

Sapo corredor – *Epidalea calamita* (Laurenti, 1768)

Iván Gómez-Mestre
Estación Biológica de Doñana (CSIC)

Fecha de publicación: 26-05-2009



© Íñigo Martínez-Solano.

Sinónimos

Bufo calamita Laurenti, 1768; *Rana foetidissima* Hermann, 1783; *Rana portentosa* Blumenbach, 1788; *Rana ecaudata* Razoumovsky, 1789; *Bufo cruciatus* Schneider, 1799; *Rana mephitica* Shaw, 1802; *Bufo portentosa* - Leunis, 1844; *Epidalea calamita* –Cope, 1864; *Bufo calamita* var. *alpestris* Koch, 1872; *Bufo viridis* var. *calamita* – Camerano, 1884 (García-París, 2004; Frost, 2008).

La asignación de esta especie al género *Epidalea* Cope 1864 (Especie tipo: *Bufo calamita* Laurenti, 1768) como su única especie integrante proviene de Frost et al. (2006) y se ha propuesto como una solución temporal en espera de una mayor resolución filogenética de la familia Bufonidae. Este cambio de nomenclatura resulta un tanto sorprendente, máxime cuando el estudio que lo propuso no incluyó la especie en sus análisis filogenéticos. Varios autores han recibido la propuesta de Frost et al. (2006) con reticencia (Wiens, 2007) , y en concreto se ha sugerido mantener esta especie por el momento dentro del género *Bufo* (Vences, 2007 ; T. J. C. Beebee, com. pers.). El autor apoya esta postura, si bien la capacidad de actualización que ofrece el presente formato en línea permitirá a los editores modificar dinámicamente el nombre de la especie según juzguen conveniente.

Origen y evolución

Epidalea calamita pertenece a la familia Bufonidae, superfamilia Hyloidea, suborden Neobatrachia, orden Anura, Clase Amphibia. Un estudio filogenético basado en tres genes mitocondriales, uno nuclear, y datos morfológicos sugirieron que *E. calamita* está próximamente emparentado con *Bufo bufo* y *Bufo viridis*, ambos también con distribución euroasiática y con un cráneo relativamente más delgado, situándose los tres taxones en posiciones basales de la filogenia (Graybeal, 1997) . No obstante la resolución de este trabajo no era muy alta y es posible que algunas de las secuencias de ADN usadas para *E. calamita* no estuvieran exentas de errores (Harris, 2001; Frost et al., 2006) . Frost et al. (2006) no incluyeron *E. calamita* en su análisis, pero su aparente proximidad filogenética a *B. bufo* y *B. viridis* (= *Pseudapidalea viridis*) sugiere que en efecto sea una especie basal a bufónidos africanos y americanos.

Los registros fósiles más antiguos de *E. calamita* datan del Mioceno medio (Barbadillo et al., 1997) . Análisis basados en variación de microsatélites apoyan la idea de que *E. calamita* se refugió en la Península Ibérica durante la glaciación pleistocénica (Beebee y Rowe, 2000) , desde donde se expandió de nuevo hacia el norte y el este en el último periodo interglacial (hace unos 14.000 años). La incorporación de más poblaciones y de datos de ADN mitocondrial (región control) sugiere que existieron otros refugios en el norte de Europa, posiblemente en Francia, además del refugio principal ibérico (Rowe et al., 2006) . A pesar de la relativa antigüedad del linaje, *E. calamita* está ampliamente distribuido (ver *Distribución*) y parece tener una gran capacidad de adaptación a las condiciones ambientales locales (ver *Variación geográfica*).

Descripción del adulto

Robusto y de extremidades relativamente cortas, tiene la cabeza más ancha que larga y el hocico corto y redondeado. Las glándulas parótidas son conspicuas y bastante paralelas, dispuestas a continuación de unos ojos prominentes con pupila horizontal e iris amarillo metálico con vetas negras. El tímpano apenas se aprecia y mide la mitad del diámetro del ojo. Los dedos son cortos, con tubérculos subarticulares pares y dos tubérculos palmares. La piel dorsal es muy verrucosa, con las verrugas de tamaños muy dispares y dispuestas irregularmente, a menudo de color rojizo, especialmente en las hembras. La coloración es muy variable, pero generalmente verde grisáceo a marrón, alternada con manchas más claras de distinto tamaño generalmente difusas, pero que pueden presentarse bien definidas. Una característica línea media dorsal amarilla clara suele recorrer longitudinalmente el cuerpo desde la base de los ojos hasta la cloaca, pero esta línea puede estar ausente. La región ventral es de color crema y de aspecto granuloso, especialmente en la zona pélvica (García París, 2004; Sinsch, 1998, 2009).

Descripción de la larva

La larva (renacuajo) es pequeña y negra, aunque puede volverse más grisácea a lo largo del desarrollo. Se ha descrito la existencia de huevos y renacuajos albinos, aunque su frecuencia es muy baja (Beebee, 1983; Díaz-Paniagua et al., 2005). El renacuajo de *E. calamita* es muy similar al de *Bufo bufo*. Posee el espiráculo en el costado izquierdo y orientado hacia atrás. El renacuajo alcanza tamaños máximos de entre 25 y 30 mm (Beebee, 1983). Beebee (1983) describe que en renacuajos de más de 12 mm, la anchura de la boca suele ser más corta que la distancia entre los ojos, lo que puede ayudar a la distinción entre las dos especies. Posee dos filas de dentículos sobre la boca y tres bajo ella, presentando la segunda fila superior una gran interrupción central. Las papilas orales solamente flanquean los laterales del disco oral. Los pulmones están muy poco desarrollados hasta estadios próximos a la metamorfosis. La cola tiene una longitud aproximada de una vez y media la longitud del cuerpo, y las crestas caudales son relativamente estrechas. A lo largo del desarrollo la piel abdominal se va volviendo más pálida y en ocasiones puede desarrollarse una mancha blanquecina bajo el labio inferior del renacuajo, en el área que dará lugar a la garganta del animal tras la metamorfosis. De estar presente, esta mancha es característica de *E. calamita*, pero puede no hallarse. En la proximidad de la metamorfosis empieza a cambiar la coloración, marcándose la línea clara dorsal y apareciendo pequeñas verrugas coloradas, que perduran tras la metamorfosis (García París, 2004; Sinsch, 1998, 2009).

Tamaño

Epidalea calamita es un sapo de mediana talla aunque con un amplio rango de tamaño (31,3 - 71 mm en machos; 38,8 – 92 mm en hembras; (Beebee, 1983; García-París et al., 2004).

Ver *Variación geográfica y Estructura y dinámica de las poblaciones*.

Variación geográfica

Se ha descrito una reducción latitudinal en el tamaño corporal entre poblaciones catalanas (Mas de Melons, 49 mm) y poblaciones alemanas (80 mm) (Leskovar et al., 2006). El tamaño corporal, y en consecuencia el tamaño de la puesta y el tamaño del huevo, muestran también una fuerte clina en el suroeste peninsular, equivalente en magnitud a la observada entre Cataluña y Alemania. Así, en apenas 60 km se produce una reducción en la talla de aproximadamente un 76%, aparentemente asociada a cambios en el sustrato (Marangoni, 2006; Marangoni et al., 2008).

Se ha descrito también variación geográfica en la resistencia embrionaria y larvaria al estrés osmótico entre poblaciones de agua dulce y poblaciones de agua salobre en España (ver *Reproducción y desarrollo y Hábitat* (Gómez-Mestre y Tejedo, 2003, 2004), y en la capacidad competitiva frente a *Bufo bufo* (Gómez-Mestre y Tejedo, 2002).

Hábitat

Acorde con su amplia distribución, puede ocupar multitud de hábitats, desde zonas costeras o zonas áridas hasta zonas húmedas y montañosas por encima de los 2.500 m de altitud (Beebee, 1983; García-París et al., 2004), si bien podría considerarse que su hábitat 'típico' son las áreas arenosas de baja altitud. También coloniza áreas con fuerte influencia antrópica como cultivos y graveras. Los adultos tienen preferencia por áreas abiertas y bien soleadas, con escasa vegetación o de porte reducido (Beebee, 1983; Gracia y Pleguezuelos, 1990; Romero y Real, 1996). Esto conlleva una fuerte insolación y con frecuencia un grado de aridez relativamente alto (Antúñez et al., 1988; Romero y Real, 1996). La elección de este tipo de hábitats terrestres expone en ocasiones a los sapos a temperaturas elevadas, y en consecuencia los adultos toleran temperaturas más altas (en torno a los 37 °C; Mathias, 1971) que otras especies simpátricas similares como *Bufo bufo*. *Epidalea calamita* tiene asimismo preferencia por terrenos arenosos o blandos que le permiten excavar galerías en las que resguardarse de la sequía y la insolación (Denton y Beebee, 1992; Denton y Beebee, 1994).

La reducida duración de su periodo larvario (Reques y Tejedo, 1997) le permite criar en charcas de muy distinto tamaño, desde grandes praderas de inundación hasta cuerpos de agua efímeros formados en las cunetas de los caminos o incluso en rodadas de vehículos. Lo que tienen estos cuerpos de agua en común es que son someras (máx. 30-50 cm de profundidad, y por tanto temporales), bien soleadas, y con orillas de pendiente suave y escasamente vegetadas (Smith y Payne, 1980; Banks y Beebee, 1987; Warren y Buttner, 2008). La elección de este tipo de cuerpos de agua sin embargo conlleva un alto riesgo de mortandad larvaria por desecación del medio acuático (Smith y Payne, 1980), y pueden alcanzar elevadas temperaturas dada su escasa profundidad y la ausencia de cubierta vegetal (Andren y Nilson, 1985). No es sorprendente por tanto que los renacuajos de *E. calamita* soporten un amplio rango de temperaturas (6 - 43 °C; Bregulla, 1988; García-París et al., 2004). Las áreas de cría preferentes son cuerpos de agua dulce y en la medida de lo posible evita los cuerpos de agua salada o salobre (Banks y Beebee, 1987). Sin embargo, es capaz de soportar condiciones salobres si se ve abocado a ello, y los adultos llegan a tolerar hasta 13,5 ppt (454 mOsmol/l de NaCl) en poblaciones de Alemania (Sinsch et al., 1992). También se ha observado reproducción en aguas salobres en el mar Báltico (Hagström, 1981) y en la costa inglesa (Beebee, 1985). En España, existen poblaciones en el sur de Córdoba adaptadas a tolerar hasta 9-10 ppt durante la fase embrionaria (Gómez-Mestre y Tejedo, 2003; Gómez-Mestre et al., 2004) y hasta 16-18 ppt durante la fase larvaria. Asimismo *E. calamita* cría en lagunas endorreicas salobres en la provincia de Madrid (García-París et al., 1989) y en la provincia de Alicante. La resistencia a la salinidad en *E. calamita* varía geográficamente indicando eventos de adaptación local, y parece variar también latitudinalmente, siendo las poblaciones españolas generalmente más tolerantes que las británicas (Gómez-Mestre y Tejedo, 2005).

De modo análogo, a pesar de que las larvas de *E. calamita* pueden tolerar un amplio rango de pH (5-9, y óptimamente entre 6 y 8; Beebee, 1983), los adultos procuran evitar criar en agua ácida (Banks y Beebee, 1987). La tolerancia a la acidez del agua posiblemente esté sujeta también a variación geográfica puesto que huevos a pH menores que 6 en Inglaterra sufrían una elevadísima mortandad y una consiguiente infestación por *Saprolegnia* sp. (Banks y Beebee, 1988) mientras que en algunas localidades del suroeste peninsular pueden desarrollarse a mayores niveles de acidez (Díaz-Paniagua, *com. pers.*). Entre los criterios de selección de hábitats para oviposición *E. calamita* también discrimina factores bióticos y así evita charcas con fuerte presencia de renacuajos competitivamente superiores (Banks y Beebee, 1987).

Los juveniles ocupan un rango de hábitats similar al de los adultos, si bien con una mayor afinidad por los sustratos húmedos, y como en el caso de los adultos no parecen verse afectados por la presencia de ganado (Denton y Beebee, 1996).

Abundancia

Es una especie abundante en España y la parte meridional de su distribución, pero llega a ser escaso y a precisar medidas específicas de conservación en el Reino Unido, donde ha sufrido fuertes declives (Beebee, 1983; Denton et al., 1997). En España las zonas más delicadas son las de la costa cantábrica, en la que las poblaciones están más dispersas y son de menor tamaño (Pleguezuelos et al., 2002). A lo largo de la costa vasca hay en la actualidad únicamente dos poblaciones (en Gipuzkoa y Bizkaia) y ambas con números efectivos muy por debajo de los mínimos viables (Garin-Barrio et al., 2007). Ver *Estructura y dinámica de las poblaciones*.

Estatus de conservación

Categoría Mundial IUCN (2006): Preocupación menor (LC) (Beja et al., 2008).

Categoría IUCN para España (2002): Preocupación menor (LC) (Reques y Tejedo, 2004).

Aparece no obstante como 'Vulnerable' en el Catálogo Vasco de Especies Amenazadas. Está estrictamente protegida por el Convenio de Berna.

Amenazas

Las mayores amenazas para esta especie son la desaparición de humedales y los atropellos en carretera (Lizana, 1993; Fleming et al., 1996; Carretero y Rosell, 2000; García-París et al., 2004; Garin-Barrio et al., 2007) . A pesar de que *E. calamita* sea capaz de criar en cuerpos de agua efímeros como cunetas de carretera, etc, el éxito reproductor en tales condiciones es muy bajo debido a la alta probabilidad de que se sequen antes de que se haya completado el desarrollo. Por otro lado, la reproducción en España tiende a ser relativamente explosiva y ceñida a las lluvias, por lo que es frecuente ver decenas de individuos, a menudo adultos reproductores, dirigirse a las áreas de reproducción de forma sincrónica y ello los hace susceptibles de elevada mortandad por atropello en carretera.

Medidas de conservación

En áreas en las que las poblaciones de *E. calamita* son alarmantemente reducidas, como en Inglaterra o en la costa vasca, se ha intentado facilitar la reproducción mediante la confección de una red de charcas someras temporales (Denton et al., 1997; Garin-Barrio et al., 2007; Reques y Tejedo, 2008) . En Inglaterra también se llevaron a cabo desbrozos y manejo de ganado para reducir el porte de las herbáceas en áreas adyacentes a las charcas de reproducción. También se llevaron a cabo reintroducciones de poblaciones, de las que se obtuvo el establecimiento de once nuevas poblaciones en expansión (Denton et al., 1997; Buckley y Beebee, 2004) . El objetivo para poblaciones pequeñas y aisladas, con reducida diversidad genética, es lograr unos tamaños poblacionales efectivos de al menos 50 individuos, lo que implica tamaños censales de más de 200 individuos y una media de puestas de huevos superior a 100 (Rowe y Beebee, 2004) .

Distribución

Especie paleártica, está ampliamente distribuida en Europa desde la Península Ibérica hasta Bielorrusia y el oeste de Ucrania. Está presente en el Reino Unido y el suroeste de Irlanda, llegando al sur de Suecia. El borde sur de la distribución coincide con la costa de la Península Ibérica , asciende por Francia hacia el este discurriendo al pie de los Alpes y el norte de Austria y Eslovaquia (Beebee, 2004) . Está presente en la mayor parte de la Península Ibérica y ausente en las islas Baleares y Canarias (García-París et al., 2004), si bien ha sido citado en las islas Medas (Balcells, 1955) . Presente en la mayor parte de Portugal (Crespo y Oliveira, 1989; Malkmus, 2004; Soares, 2008). Se distribuye por todas las provincias españolas peninsulares, aunque es escaso en la cordillera cantábrica desde Asturias a Euskadi (Tejedo y Reques, 1997; Reques y Tejedo, 2004) . En dicha franja solamente se encuentra en la parte meridional de las provincias, tanto costeras como pirenaicas, con la excepción de dos poblaciones costeras vascas (Garin-Barrio et al., 2007) . Tejedo y Reques (1997), Reques y Tejedo (2004) y García-París et al. (2004) recogen en detalle las referencias para las distintas provincias españolas.

En su distribución altitudinal, se encuentra desde el nivel del mar hasta los 1.900 m en la Serra da Estrela en Portugal (Malkmus, 2004) y los 2.540 m en Sierra Nevada (Benavides et al., 2001).

Ecología trófica

Los renacuajos se alimentan fundamentalmente de algas que crecen sobre el sustrato y de detritos, y en menor medida de restos de fanerógamas en descomposición, siendo frecuente también el carroñeo sobre conespecíficos u otra materia animal (Díaz-Paniagua, 1985, Tabla1; Díaz-Paniagua et al., 2005) .

Tabla 1. Composición de la dieta de *E. calamita* en charcas de Doñana, como media de los porcentajes de incidencia en los individuos muestreados (Díaz-Paniagua, 1985).

Algas	%		%
Cyanofíceas	23,1	Fanerógamas	47,4
Croococcales	21,4	Hongos	0,6
Nostocales	2,2	Protozoos	---
Euchlorofíceas	70,8	Bacterias	1,3
Euchlorofíceas	35,6	Animales	2,2
Ulotrichofíceas	46,9	Rotíferos	0,8
Zygofíceas	41,7	Artrópodos	---
Chrysofíceas	25,6	Nematodos	---
Xantofíceas	1,3	Polen	6,1
Chrysofíceas	---	Detritos	98,9
Bacillariofícea	29,2	Otros	5,0
Pirrofíceas	16,1	Arena	77,8
Dinofíceas	16,1		
Euglenofíceas	---		
Euglenofíceas	---		
Algas sin identificar	1,1		

Tras la metamorfosis, los sapillos pasan a ser carnívoros (Boomsma y Arntzen, 1985, Tabla 2)

Tabla 2. Composición de la dieta de subadultos capturados en 35 trampas de caída en Holanda durante un experimento de mesocosmos (Boomsma y Arntzen, 1985)

Presas	Agosto 1972 <i>n</i> = 52	Mayo 1973 <i>n</i> = 20
Collembola	47 ± 8	9 ± 3
Araneae < 3 mm	6 ± 1	7 ± 1
Diptera < 5 mm	2 ± 1	2 ± 0
Araneae ≥ 3 mm	1 ± 0	1 ± 0
Hemiptera	4 ± 1	1 ± 0
Hymenoptera (avispas)	2 ± 0	1 ± 0
Coleoptera ≥ 5 mm	2 ± 0	2 ± 1
Acari	5 ± 1	1 ± 0
Coleoptera < 5 mm	2 ± 0	19 ± 5
Larvas (Diptera, Coleoptera, Lepidoptera)	2 ± 0	1 ± 0

El contenido estomacal de los subadultos estuvo correlacionado con la disponibilidad (abundancia y actividad) de invertebrados, indicando una falta de selección específica de presas. En las presas de tamaño medio-grande se observó una relación positiva entre el tamaño del sapo y el tamaño de la presa. La diversidad de presas consumidas en distintos

hábitats, fases ontogenéticas, y épocas del año sugieren que esta especie es un generalista trófico, capaz de explotar presas local y temporalmente abundantes.

La dieta de los adultos es estrictamente carnívora y se compone principalmente de escarabajos (Coleoptera) y hormigas (Hymenoptera) (Tablas 3 a 5) (Beebee, 1983; Boomsma y Arntzen, 1985; Lizana et al., 1990; Banks et al., 1993; Bea et al., 1994).

Tabla 3. Dieta comparada de *E. calamita*, recogiendo datos de contenido estomacal (excepto en los datos suecos, que provienen de muestras fecales) (Boomsma y Arntzen, 1985).

	Suecia	Reino Unido	Holanda	Holanda	España	España
	(Andrén y Nilson 1979) N = 10	(Mathias 1971) N = 28	D.Hillenius (sin publicar) N = 5	D.Hillenius (sin publicar) N = 25	(López-Jurado 1982) N = 62	(Valverde 1967) N = 10
Collembola	-	2	-	4	1	-
Dermaptera	-	1	-	-	0	4
Hemiptera	1	12	-	4	0	0
Diptera	3	20	-	5	1	-
Hymenoptera	35	20	15	51	72	55
Coleoptera	57	16	4	16	8	29
Arachnida	1	10	15	7	4	-
Crustacea	-	1	66	0	1	-
Larvas	3	12	1	5	5	9

Tabla 4. Composición de la dieta de adultos del norte de Inglaterra (Beebee, 1983; Banks et al., 1993).

N= 23 individuos	% de peso	% de número
Hymenoptera (hormigas)	5	6
Coleoptera < 5 mm	27	39
Coleoptera > 5 mm	40	45
Lepidoptera (larvas)	2	2
Diptera	4	2
Larvas	2	3
Crustacea (cochinillas)	2	1
Arachnida	4	2
Detritos	14	-

Tabla 5. Dieta de *E. calamita* en el Sistema Central español (N= 2), en porcentaje de grupos de presa (Lizana et al., 1990) .

	%
Opiliones	1.96
Arañas	5.88
Dermápteros	3.92
Homópteros	1.96
Coleópteros	52.94
Himenópteros	1.96
Formícidos	25.49
Lepidópteros	3.92
Dípteros	1.96

El análisis de la dieta de 10 ejemplares (384 presas) de los Aiguamolls de l'Empordà muestra también el predominio de Coleópteros e Himenópteros (Bea et al., 1994; Tabla 6).

Tabla 6. Dieta de *E. calamita* en los Aiguamolls de l'Empordà (Bea et al., 1994).

<u>N=10</u>	%
Coleópteros	22.7
Himenópteros	19.5
Lumbrícidos	3.9
Pulmonados	2.1
Araneidos	4.9
Opiliones	0.3
Isópodos	7.3
Quilópodos	4.4
Diplópodos	6.2
Dictiópteros	1.3
Dermápteros	9.1
Ortópteros	0.3
Dípteros	1.6
Larvas	
Dípteros	1.6
Lepidópteros	3.4
Homópteros	0.3
Heterópteros	0.3

Biología de la reproducción y desarrollo

Epidalea calamita está descrito como especie de reproducción prolongada en el norte de Europa, mientras que tiene un comportamiento reproductivo más bien explosivo en el área mediterránea (Wells, 1977; Tejedo, 1988; Jakob et al., 2003; Richter-Boix et al., 2006). En cualquier caso, el período reproductor no es continuo y está muy asociado a episodios de lluvia, si bien existe variación latitudinal y altitudinal en la fenología reproductiva de esta especie. En el sur peninsular, las primeras puestas pueden encontrarse a continuación de las primeras lluvias de otoño, o al comienzo del invierno, frecuentemente con un pico de reproducción entre enero y comienzos de marzo (Díaz-Paniagua, 1992; Tejedo, 1992c, a; Díaz-Paniagua et al., 2005). En la mitad septentrional de la península la reproducción tiene lugar más tarde, entre febrero y comienzos de junio (Alvarez et al., 1992; Miaud et al., 2000; Garin-Barrio et al., 2007). Con el incremento en latitud o altitud la fecha de puesta se retrasa hasta bien entrada la primavera o incluso al verano, llegando a retrasarse hasta mayo y junio en alta montaña (García-París et al., 2004) y en Francia (Jakob et al., 2003) y hasta agosto en Alemania (Sinsch, 1988). En ocasiones las poblaciones pueden desdoblarse su esfuerzo reproductor en dos pulsos, uno en otoño y otro en primavera (Richter-Boix et al., 2006), o en varios picos de puesta durante un mismo período reproductor (Díaz-Paniagua et al., 2005).

Periodos de sequía seguidos por episodios de lluvia incitan a los machos a acudir a las charcas con rapidez y en muy poco tiempo (un par de días) pueden formarse grandes coros de machos cantando (Beebee, 1983; Tejedo, 1988). Durante el día los machos permanecen escondidos en tierra en las inmediaciones de las charcas, a las que acuden durante la noche para llamar a las hembras (Díaz-Paniagua et al., 2005). En las áreas en que *E. calamita* cría de forma prolongada y discontinua por espacio de varios meses, los eventos de reproducción están normalmente asociados a episodios de lluvia precedidos de cierta sequía y una temperatura mínima de 10 °C (precedida de varios días de al menos 5 °C de mínima; Banks y Beebee, 1986). Los coros alcanzan el pico de actividad de 2 a 3 horas tras la puesta de sol y se alargan hasta 2 – 3 horas antes de amanecer (López-Jurado, 1983), en función de las condiciones ambientales (temperatura y velocidad del viento) y el tamaño del coro. Los machos cantan desde la orilla o en zonas someras, en postura erguida (Guirado Romero y Díaz-Paniagua, 1991). Si la densidad de individuos es muy alta, algunos machos pueden cantar desde el agua, flotando con las patas traseras estiradas (Beebee, 1983; López-Jurado, 1983), al igual que otros bufónidos.

El canto es un 'rrrrrrrrRUIP' que recuerda al de un grillo pero más prolongado (http://www.amphibiaweb.org/sounds/Bufo_calamita.wav; <http://www.fonozoo.com>). La estructura del canto es de llamadas simples de 0 - 40 a 0 - 80 s de duración y 1.200 - 1.830 Hz de frecuencia fundamental, con 11 a 28 pulsos de 12 a 28 ms de duración individual y unos 49 cantos / min con intervalos de silencio de 0,25 s (Arak, 1988b; Tejedo, 1989). La intensidad del canto varía en función del tamaño del macho y de las condiciones ambientales, tanto de temperatura como del contexto social. Los machos grandes producen cantos más intensos y de más bajas frecuencias que los machos pequeños (Arak, 1988b), si bien la cadencia de la llamada está relacionada con la temperatura (Arak, 1988b). Dependiendo de la relación entre el tamaño del cuerpo de agua y el número de individuos, los machos se distribuyen por la orilla (a profundidades de entre 1 y 7 cm preferentemente) en pequeños grupos de 4-8 individuos con 3- 4 m de separación entre individuos y distanciados de otros grupos similares por hasta 30- 40 m cuando las charcas son grandes (Beebee, 1983). La extensión del coro depende del número de individuos, indicando que los machos mantienen las distancias en la medida que el tamaño de la charca lo permite (Guirado Romero y Díaz-Paniagua, 1991). Estos números cambian reduciendo rápidamente el espacio entre machos hasta unos pocos centímetros cuando el número de individuos es alto. Los machos tienden a defender un territorio acústico cuyo tamaño está positivamente correlacionado con el tamaño del individuo y son frecuentes las luchas entre machos contiguos (Arak, 1988a, b). Estas luchas entre machos están relacionadas con la razón de sexos operativa y no con la densidad de individuos *per se* (Tejedo, 1988). Los machos usan la frecuencia del canto para determinar el tamaño de su oponente y los machos grandes desplazan a los pequeños fuera de su territorio (Arak, 1983). Machos pequeños, a menudo más jóvenes, adoptan con frecuencia un comportamiento *satélite*, manteniéndose silenciosos dentro del territorio acústico de un macho de gran tamaño a la espera de interceptar hembras que se dirijan a éste. Los machos de mediano tamaño se comportan facultativamente como cantores o como satélites en función de la intensidad de los

cantos circundantes (i.e. del tamaño de los demás machos; Arak, 1988a) . El éxito de combates entre machos por hembras ya en amplexo es mínimo (Tejedo, 1992b) . La proporción de machos cantores va disminuyendo en favor de la de machos silentes a medida que avanza la duración del coro (Guirado Romero y Diaz-Paniagua, 1991) .

La razón de sexos en las charcas durante la época reproductora está muy sesgada a favor de los machos (ver *Estructura y dinámica de las poblaciones*). La mitad de las hembras entran en amplexo con el primer macho que encuentran, mientras que la otra mitad visita varios machos antes de amplexarse, con una tendencia a preferir machos grandes con un canto de elevada intensidad y baja frecuencia (Arak, 1988b; Tejedo, 1992b) .

El amplexo en *E. calamita* es subaxilar. Las hembras procuran rechazar machos que no estén cantando (Arak, 1988b) , aunque a pesar de sus esfuerzos (emiten llamadas de suelta y se entierran en el fango y entre la vegetación) es raro que una vez amplexadas logren sacudirse al macho de encima (Arak, 1988b) . Los amplexos pueden durar entre 1 y 24 horas (Lopez-Jurado, 1983; Arak, 1988b) . En ocasiones pueden verse grupos de machos pugnando unos con otros por amplexar a la hembra y formando una mëlée que con frecuencia termina ahogando a la hembra.

La permanencia de los adultos en las charcas durante la época de cría es muy diferente entre machos y hembras. En Cumbria, Inglaterra, los machos permanecen en las charcas cantando y aguardando la oportunidad de conseguir amplexos entre 1 y 40 días, y obtienen entre 0 y 7 amplexos por temporada (Arak, 1988b) . Las hembras en cambio permanecen sólo una o dos noches en la charca, se amplexan, realizan la puesta y se marchan (Salvador y Carrascal, 1990) . El éxito reproductor en los machos está indirectamente ligado al tamaño corporal porque machos más grandes tienen una permanencia en las charcas más prolongada y ésta sí está asociada al éxito reproductor (Arak, 1988b; Tejedo, 1992b) . En cambio el éxito reproductor de las hembras crece exponencialmente con su tamaño y también depende del momento en que se realiza la puesta, ya que las puestas tardías sufren mayor riesgo de desecación (Tejedo, 1992a) .

La puesta tiene la estructura de un largo cordón gelatinoso (de hasta unos 2 m y 5- 10 mm de grueso) depositado en forma de madeja sobre el fondo en el que los huevos están dispuestos en una ó dos filas. Las puestas se realizan en la orilla de las charcas, en áreas bien soleadas y desprovistas de cobertura vegetal, a una profundidad que varía entre 3 y 16 cm (López-Jurado, 1983; Díaz-Paniagua et al., 2005) . El número de huevos y el tamaño de los mismos covaría con el tamaño de la hembra, si bien existe una relación de costes-beneficios entre el tamaño de puesta y el tamaño de huevo (Marangoni et al., 2008) . El número de huevos por puesta oscila entre 1.500 y 5.620 y el tamaño de huevo entre 1 y 1,65 mm (Beebee, 1983; Arak, 1988b; Marangoni et al., 2008) . El tamaño de la puesta y el tamaño del huevo covarían con el tamaño de la hembra (ver *Variación geográfica*).

La duración del desarrollo embrionario es variable y es función de la temperatura, pero puede durar entre 5 y 12 días en el sur peninsular (González de la Vega, 1988) . El tamaño de los renacuajos recién eclosionados (antes de que comiencen a alimentarse ellos mismos) es función del tamaño del huevo y de la duración del periodo embrionario, y varía entre 3,5 y 8 mm (García-París et al., 2004) . Los renacuajos son negruzcos y pequeños comparados con la mayoría de otros anfibios (ver *Descripción*). Como en el resto de los anfibios, la duración del periodo larvario depende de las condiciones ambientales en que se desarrollan, pero tiene un periodo larvario comparativamente más corto que el del resto de los anfibios europeos (Beebee, 1983) . Este corto periodo larvario parece ser una adaptación a los ambientes temporales y hasta efímeros en los que cría. Altas densidades larvarias afectan negativamente al crecimiento y causan retrasos en la fecha de metamorfosis (Tejedo y Reques, 1992; Golay y Durrer, 1994; Gómez-Mestre y Tejedo, 2002) . Sin embargo, el estadio en el que los renacuajos se ven expuestos a condiciones de bajas ingestas tiene una gran importancia; si los renacuajos han disfrutado de buenas condiciones de crecimiento iniciales, pueden alcanzar la metamorfosis sin retrasos a pesar de experimentar competencia intraespecífica (Tejedo y Reques, 1994) . Los renacuajos de *E. calamita* sufren mortandades masivas, a lo largo de toda su distribución, causadas por la desecación de los efímeros cuerpos de agua en que a menudo se desarrollan (García-París et al., 2004) . Los renacuajos de *E. calamita* parecen no ser capaces de acelerar su desarrollo en respuesta a la desecación de la charca (Reques y Tejedo, 1997; Brady y Griffiths, 2000) , aunque en ocasiones, a baja densidad, sí se ha detectado un

efecto de aceleración (Tejedo y Reques, 1994) . En cualquier caso, este efecto está muy matizado por el efecto de la densidad larvaria y la disponibilidad de alimento. La densidad larvaria fluctúa mucho, con extremos de unos 1.000 renacuajos por litro en el núcleo de agregaciones de larvas (ver *Comportamiento*), y unas densidades más frecuentes de unos 6-7 renacuajos por litro. La densidad larvaria ejerce un importante efecto negativo sobre la talla de los metamórficos (Tejedo y Reques, 1992; Gomez-Mestre y Tejedo, 2002) . La competencia interespecífica, por los recursos o por interferencia, con otros anfibios puede también afectar sensiblemente la fecha de metamorfosis y el tamaño alcanzado (Bardsley y Beebee, 1998; Gomez-Mestre y Tejedo, 2002 ; ver *Interacciones entre especies*).

Los renacuajos sobreviven por encima de los 10 °C , aunque el desarrollo transcurre normalmente por encima de los 20 °C (Beebee, 1983) . Dada la sensibilidad de la tasa de desarrollo y la tasa de crecimiento a las condiciones ambientales, el periodo larvario y el tamaño en metamorfosis muestran mucha variación. El periodo larvario tiene generalmente una duración de entre 24 y 54 días (Banks y Beebee, 1987; Gomez-Mestre y Tejedo, 2002; García-París et al., 2004) , la talla tras la metamorfosis varía entre 6,7 y 13 mm (Beebee, 1983; García-París et al., 2004) y el peso entre 40 y 100 mg (Tejedo y Reques, 1992; Gomez-Mestre y Tejedo, 2002) .

Los juveniles recién metamorfoseados pueden permanecer durante unos días en la orilla de las charcas, alimentándose de pequeños invertebrados asociados al limo. Posteriormente los animales se dispersan y se sabe relativamente poco de lo que sucede con ellos. La tasa de crecimiento juvenil es muy alta, creciendo entre tres y cuatro veces su tamaño inicial en pocos meses hasta alcanzar entre 30 y 50 mm en su segundo año de vida en las poblaciones inglesas (Beebee, 1983) y de 26 a 40 mm en España (Salvador, 1985) . Los datos más detallados sobre tasas de crecimiento juvenil están basados en estudios en condiciones artificiales. En situación de mesocosmos en Holanda, los juveniles de *E. calamita* crecieron 10 mm desde junio al otoño (Boomsma y Arntzen, 1985) . En un experimento de laboratorio en España, los juveniles crecieron de 15 a 70 mg en cinco semanas en condiciones de humedad (potencial hídrico de -150 kPa) y alimento *ad libitum* (Gómez-Mestre y Tejedo, 2005) . No obstante, esta tasa de crecimiento se vio reducida en un sustrato más seco (-1150 kPa), en el que los juveniles solamente alcanzaron 47 mg en el mismo plazo. A estas diferencias contribuyeron que en el ambiente seco los juveniles pasaran más tiempo inactivos enterrados, y que disminuyera su eficacia de captura de presas (Gómez-Mestre y Tejedo, 2005) .

Estructura y dinámica de poblaciones

Como en muchos otros anfibios (Morrison y Hero, 2003) , en *E. calamita* parece existir una relación entre la latitud y la tasa de crecimiento post metamorfosis que deviene en diferencias latitudinales en tamaño. En el caso de las hembras, también existe variación latitudinal en la fecha de madurez sexual, la longevidad, y el periodo reproductivo potencial, aumentando éstas con la latitud a expensas de una reducción en el tamaño corporal (Leskovar et al., 2006) . Así, tanto machos como hembras pueden madurar a los dos años de edad y con unos 43 mm de SVL en Europa central e Inglaterra (Denton y Beebee, 1993) , pudiendo retrasarse a los tres años en algunas poblaciones inglesas (Banks et al., 1993) , y hasta los cuatro años en Suecia (Boomsma y Arntzen, 1985) . En España por lo general también alcanzan la madurez sexual a los dos años (Tejedo et al., 1997; Díaz-Paniagua et al., 2005; Leskovar et al., 2006) . El tamaño mínimo de los machos encontrados en amplexo en Córdoba fue de 50,3 mm (López-Jurado, 1983) , mientras que el tamaño de los individuos que se reproducen por primera vez en Lleida fue de 77,2 y 81,0 para machos y hembras, respectivamente (Leskovar et al., 2006) . Los individuos de dos años que se reprodujeron por primera vez constituyeron una pequeña fracción de los adultos reproductores (11,4% de los machos y 8,1% de las hembras; Leskovar et al., 2006) . La vida media es de 3 años en los machos y de 4 en las hembras, con una edad máxima promedio de 8 años para ambos sexos (Leskovar et al., 2006) , aunque ocasionalmente se han encontrado hembras de 10 y hasta 17 años de edad (Banks et al., 1993) .

Las estimas de razón de sexos pueden variar notablemente dependiendo de si se calculan en las charcas de reproducción o en el medio terrestre. Beebee (1983) sugiere que el rango habitual de variación entre poblaciones en la razón de sexos puede ser de 1,7-4:1.

Observaciones en el medio terrestre y fuera de la época reproductora en la Reserva Biológica de Doñana dieron estimas de razón de sexos de 1,16:1 (Díaz-Paniagua et al., 2005) .

La densidad estimada de individuos varía en Inglaterra entre 3 y 62.9 individuos ha⁻¹, (Denton y Beebee, 1993) y en Holanda entre 20 y 60 individuos por ha⁻¹ (Boomsma y Arntzen, 1985) . La densidad poblacional condiciona el tamaño corporal, al menos en el caso de los machos durante su primer año de edad, dándose una correlación negativa entre ambos (Denton y Beebee, 1993) . La densidad poblacional depende principalmente de la producción de juveniles, y ésta depende de la cantidad y permanencia de charcas apropiadas disponibles en el entorno, sin que parezca haber una mortandad juvenil denso-dependiente (Beebee et al., 1996) .

La dinámica de las poblaciones de *E. calamita* puede ajustarse a un sistema de metapoblaciones en el que el flujo de migración entre lugares de cría está muy sesgado a favor de las hembras (Sinsch, 1992) . Un análisis genético (basado en microsatélites) de la estructura poblacional en tres regiones de Inglaterra indicó la existencia de una metapoblación mixta, en el que los demes presentaban una escasa pero significativa diferenciación genética con un patrón de aislamiento por distancia (Rowe et al., 2000) . La existencia de núcleos poblacionales con mayor diversidad y tamaño poblacional efectivo sugirió que en algunas áreas el flujo génico podía ser asimétrico y por tanto darse una situación de islas-continente, en el que al menos una de la subpoblaciones fuera más estable que el resto y ejerciera de fuente (Rowe et al., 2000; Stevens et al., 2006) . La calidad y estructura del paisaje en la matriz entre núcleos poblacionales es importante para la dispersión de los juveniles (ver *Comportamiento*). Las áreas urbanas y la red de carreteras sin embargo fragmentan y aíslan los núcleos poblacionales, impidiendo el establecimiento de las estructuras metapoblacionales que se organizan en extensas áreas naturales protegidas en las que los cuerpos de agua se hallan intermitentemente distribuidos (Rowe et al., 2000) . En Europa central y en Inglaterra la diversidad genética es con frecuencia baja y los tamaños efectivos de población también, incluso en los casos en los que aún no se aprecian déficit de heterocigotos (Beebee y Rowe, 2000; Stevens et al., 2006) . En algunos casos se ha podido comprobar que la reducción en la diversidad genética está unida a una reducción en el *fitness* o eficacia biológica (Rowe y Beebee, 2003) . Estimaciones genéticas obtenidas mediante análisis de aloenzimas en poblaciones alemanas indicaron la existencia de segregación temporal de poblaciones en una misma localidad, llegando a presentar mayores distancias genéticas entre poblaciones temporales en una misma localidad que entre poblaciones sincrónicas de localidades diferentes (Sinsch, 1992) . En concordancia con la hipótesis de Iberia como refugio pleistocénico de *E. calamita* (ver *Origen y evolución*), existe una pronunciada clina latitudinal de diversidad genética neutral. Así, las poblaciones ibéricas analizadas presentan una alta diversidad genética que va disminuyendo con la latitud y se reduce drásticamente en los bordes septentrionales de la distribución (Beebee y Rowe, 2000; Gómez-Mestre y Tejedo, 2004) . Las poblaciones estudiadas en el sur peninsular mostraron, al contrario que las poblaciones del norte de Europa, una escasa diferenciación poblacional, una ausencia de aislamiento por distancia, y un flujo génico estimado moderado a alto (Gómez-Mestre y Tejedo, 2004) . Esta falta de estructura geográfica (la mayor parte de la variación genética se encuentra dentro de población) sugiere la persistencia de flujo génico entre poblaciones ó un aislamiento muy reciente de las mismas (Gómez-Mestre y Tejedo, 2004) . Sin embargo las poblaciones de *E. calamita* en el sur peninsular no deben considerarse genéticamente homogéneas puesto que existen entre ellas notables divergencias en variación genética cuantitativa, al menos en lo referente a su capacidad larvaria de tolerancia al estrés osmótico (Gómez-Mestre y Tejedo, 2004) . Esta discordancia entre la variación genética neutral y la variación genética adaptativa señala la necesidad de incorporar ésta última a los estudios de conservación, puesto que los marcadores neutrales pueden obviar divergencias adaptativas muy significativas.

Recientemente se ha realizado un intento de aplicar análisis bayesianos a información genética poblacional obtenida por microsatélites para delimitar analíticamente las poblaciones (Rowe y Beebee, 2007) . Este tipo de herramientas pueden también tener una aplicación inmediata en la conservación de las poblaciones naturales ya que permiten determinar qué núcleos poblacionales conviene mantener conectados facilitando el flujo génico mediante una gestión adecuada del hábitat.

Interacciones entre especies

A pesar de la tendencia de *E. calamita* a criar en charcas de corto hidropериodo que son menos explotadas por otras especies de anfibios, pueden experimentar competencia interespecífica con especies como *Bufo bufo* y *Rana temporaria*. La competencia interespecífica suele tener un mayor impacto sobre la viabilidad y crecimiento de *E. calamita* que la competencia intraespecífica (Bardsley y Beebee, 2001b; Gómez-Mestre y Tejedo, 2002). La capacidad competitiva relativa entre renacuajos de tamaño similar viene a menudo dictada por el efecto de prioridad, por el cual las especies de fenología temprana tienen ventaja por comenzar a crecer y desarrollarse antes de manera que para cuando las otras especies crían, ellas ya cuentan con renacuajos de cierto tamaño. Este efecto de prioridad determina a menudo la superioridad competitiva de *Bufo bufo* sobre *E. calamita*, quienes tienen un gran solapamiento de nicho trófico. En presencia de *B. bufo*, *E. calamita* modifica su distribución espacial dentro de la charca (Bardsley y Beebee, 1998), lo que no evita que ralentice su desarrollo, aumente su mortalidad premetamórfica y disminuya su tamaño en metamorfosis (Bardsley y Beebee, 1998; Gómez-Mestre y Tejedo, 2002). Además de competencia por los recursos, la competencia con *B. bufo* y *R. temporaria* parece ser también de interferencia, mediada por un organismo unicelular (*Anurofeca* (= *Prototheca richardsii*) transmitido en las heces (Beebee, 1991). Este organismo es excretado en mayor medida por los renacuajos grandes, afecta a la capacidad de asimilar nutrientes en el renacuajo que lo ingiere, y atrae a las larvas pequeñas, incrementando su coprofagia y alejándolas de las fuentes de comida de alta calidad (Beebee y Wong, 1992; Griffiths et al., 1993; Bardsley y Beebee, 2001a). La capacidad competitiva de *E. calamita* frente a *B. bufo* muestra variación geográfica en el sur de España, donde se ha observado que una población sintópica con *B. bufo* compite mejor que poblaciones alotópicas (Gómez-Mestre y Tejedo, 2002). Los renacuajos de *E. calamita* son por lo general pobres competidores y sufren grandes mermas en su tasa de crecimiento frente a casi cualquier otra especie (Richter-Boix et al., 2007).

Estrategias antipredatorias

Se ha mencionado que *E. calamita* pudiera ser impalatable para depredadores vertebrados, como en el caso de embriones de *E. calamita* frente a los tritones *Lissotriton vulgaris* y *L. helveticus* (Denton y Beebee, 1991). Asimismo, se ha demostrado que los huevos de *E. calamita* son impalatables para renacuajos de *Rana dalmatina* (Heusser, 2001). Esta presunta impalatabilidad se debería a bufotoxinas presentes en otros bufónidos, pero no han sido determinadas en esta especie. Existen por el contrario numerosos ejemplos de depredación de huevos y larvas de *E. calamita* por un amplio abanico de depredadores vertebrados e invertebrados (ver *Depredadores*), lo que niega que la impalatabilidad sea una característica general de las fases tempranas de esta especie. Así, renacuajos de *E. calamita* provenientes de Sierra Morena no resultaron impalatables para galápagos (*Emys orbicularis* y *Mauremys leprosa*; Gómez-Mestre y Keller, 2003), ni renacuajos de Doñana resultaron impalatables para el tritón pigmeo (*Triturus pygmaeus*) o el gallipato (*Pleurodeles waltzi*; (Portheault et al., 2007).

Sí se ha estudiado en cambio el papel de la envuelta gelatinosa de las puestas. Recientemente se ha comprobado que la gelatina que recubre a los huevos de *E. calamita* puede constituir una barrera defensiva para depredadores invertebrados de pequeño tamaño (Portheault et al., 2007).

Los adultos, cuando son atrapados, pueden emitir un grito de unos 250 ms que puede inducir la liberación, y adoptan una postura rígida acompañada de secreción glandular repelente en la región dorsal (Weber, 1978; García-París et al., 2004).

Depredadores

Las culebras de agua *Natrix natrix* y *Natrix maura* depredan sobre los adultos (González de la Vega, 1988; Banks et al., 1993; Bea et al., 1994), especialmente sobre los machos, que pasan

más tiempo en el agua. Esto puede llegar a introducir un sesgo en la estructura de edades por sexo de la población y hacer que las hembras alcancen una edad mucho más avanzada que los machos (Banks et al., 1993 ; ver *Estructura y dinámica de poblaciones*). Algunas aves depredan sobre adultos de *E. calamita*, como es el caso de *Larus ridibundus*, *Pica pica* (Arak, 1988) , aunque son parte reducida de su dieta. No se ha detectado en cambio en la comarca de Doñana como componente de la dieta de lechuzas (a pesar de que los anfibios suponen un 10% de las mismas; J. Román, com. pers.), ni de prácticamente ninguna otra rapaz o mamífero carnívoro (Díaz-Paniagua et al., 2007), con la excepción del tejón (Revilla, 1998) .

Las puestas y larvas de *E. calamita* son depredadas tanto por vertebrados como por invertebrados:

Vertebrados

Cyprinodontiformes

Scardinius erythrophthalmus (Denton y Beebee, 1997) .

Caudata

Lissotriton boscai (Portheault et al., 2007) .

Lissotriton helveticus (Denton y Beebee, 1991) .

Lissotriton vulgaris (Denton y Beebee, 1991) .

Pleurodeles waltl (larvas) (Portheault et al., 2007) .

Triturus pygmaeus (Portheault et al., 2007) .

Anura

Bufo bufo (larvas) (Banks y Beebee, 1987) .

Pelobates cultripes (larvas) (Tejedo, 1991) .

Pelodytes punctatus (larvas) (Tejedo, 1991) .

Rana temporaria (larvas) (Banks y Beebee, 1987) .

Passeriformes

Motacilla alba (Borrás, 1995) .

Squamata

Natrix maura (Bea et al., 1994) .

Testudines

Emys orbicularis (Gómez-Mestre y Keller, 2003) .

Mauremys leprosa (Gómez-Mestre y Keller, 2003) .

Invertebrados

Coleoptera

Dytiscus pisanus (Tejedo, 1993)

Cybister lateralmarginalis (Portheault et al., 2007) .
(adultos y larvas)

Notostraca

Triops cancriformis (Portheault et al., 2007) .

Hemiptera

Notonecta glauca (larvas) (Portheault et al., 2007) .

Odonata

Libellula sp. (larvas) (Portheault et al., 2007) .

La presión de depredación varía mucho a distintas escalas geográficas, pero suele ser frecuente e intensa la depredación por escarabajos acuáticos y larvas de libélula. La depredación por vertebrados es más esporádica pero puede tener efectos locales muy importantes debido a la alta capacidad de consumo individual. Estimaciones de depredación en la

fase embrionaria en Cumbria, Inglaterra, dieron una tasa de puestas atacadas de entre 0.3 y 3% (Banks y Beebee, 1987) . En el Parque Nacional de Doñana la presencia de depredadores en las charcas habitadas por *E. calamita* fueron muy altas, y llegaron a causar mortandades de hasta 95-100 % (Porthault et al., 2007) . En las últimas décadas, el cangrejo rojo americano (*Procambarus clarkii*), una especie exótica invasora, se ha extendido por el suroeste ibérico. Esta especie tiene una gran capacidad depredadora sobre huevos y larvas de anfibios en general y de *E. calamita* en particular (Cruz y Rebelo, 2005; Cruz et al., 2006; Porthault et al., 2007) , pudiendo causar severos impactos en las poblaciones locales (Cruz et al., 2006) .

Parásitos

A lo largo de su distribución, *E. calamita* es parasitado por trematodos (Vojtkova y Roca, 1994) , nematodos (Fernández et al., 1987) , y protozoos (Vojtkova y Roca, 1993) . De estas especies, sólo los nematodos y los cestodos han sido descritos para la Península Ibérica (García-París et al., 2004) .

Actividad

Epidalea calamita se entierra durante épocas del año adversas climatológicamente: hiberna en el norte de Europa y estiva en el sur. También hiberna en aquellas regiones de la península Ibérica sometidas a bajas temperaturas durante el invierno. En ambos casos, los sapos corredores se entierran en madrigueras que excavan ellos mismos cuando el sustrato lo permite, y se cobijan bajo piedras, troncos, etc, cuando el sustrato no permite la excavación. Estas madrigueras tienen más de 20 cm de profundidad, llegando a 50-60 cm (López-Jurado, 1982; Denton y Beebee, 1993) y hasta 3 m en Alemania (Beebee, 1983) . Los mismos refugios pueden llegar a usarse tanto en invierno como en verano, profundizando más o menos en función de la severidad de las condiciones climáticas. En condiciones de reducida humedad, los juveniles incrementan el tiempo que pasan enterrados (Gomez-Mestre y Tejedo, 2005) ; ver *Biología de la reproducción y desarrollo*. La elección de los lugares de hibernación no parece atender al riesgo de inundación (Bosman et al., 1996) , sino al sustrato y la vegetación circundante. No hay evidencias naturales de mortalidad asociada a inundación de áreas de hibernación (Denton y Beebee, 1993) , a pesar de que inundaciones experimentales en condiciones seminaturales indican que *E. calamita* soportaría muy mal tales inundaciones (Bosman et al., 1997) . Los sapos corredores emergen de sus refugios periódicamente durante la noche para rehidratarse y alimentarse, incrementando la frecuencia y duración de sus incursiones fuera de refugio antes de la reproducción. Por regla general, *E. calamita* requiere un rango de temperaturas de entre 10 y 15 °C durante el día y 8 °C durante la noche para volverse activo de manera consistente (Beebee, 1983) . Esta especie es fundamentalmente nocturna, comenzando su actividad al atardecer. La orientación de los sapos hacia las fuentes de agua parece basarse en un sistema multisensorial (pistas visuales, olfativas, y geomagnéticas) y depende en gran medida de la experiencia individual previa en el área (Dall'Antonia y Sinsch, 2001) . Las migraciones hacia las áreas de cría sin embargo están mediadas principalmente por la guía acústica de los machos que primero alcanzan el cuerpo de agua e inician el canto. El rango de temperaturas a las que *E. calamita* permanece activo en la época de reproducción es entre 14 y 25 °C en la mayor parte de su distribución.

Biología térmica

Ver *Hábitat, Actividad y Biología reproductiva y desarrollo*.

Dominio vital

Las áreas de campeo de los adultos varían enormemente (entre 50 y 1.000 m²) y no difieren entre sexos (Denton y Beebee, 1993) .

Movimientos

La filopatría de esta especie depende de la estructura del hábitat, el número de charcas disponibles y la distancia entre ellas. Pueden mostrar alta filopatría y reducida dispersión reproductiva (Sinsch, 1988; Huste et al., 2006), pero también se han detectado recorridos de hasta 500 m entre lugares de cría (Miaud et al. 2000). Los machos muestran una filopatría más acentuada que las hembras (Sinsch, 1992; Sinsch y Seidel, 1995). Las distancias recorridas aumentan fuera de la época de cría, llegando a alcanzar los 4.411 m si bien la inmensa mayoría de las veces los sapos se localizan en un radio de 700 m de la charca de cría (Miaud et al., 2000). Estas migraciones a más largas distancias fuera de la época de cría confieren a la especie una cualidad de especie pionera que rápidamente coloniza hábitats en etapas tempranas de sucesión ecológica (Boomsma y Arntzen, 1985). No obstante la dispersión durante la fase juvenil es más importante que la de la fase adulta, y los juveniles tienden a escoger hábitats abiertos y a evitar en cambio áreas de cultivo (Stevens et al., 2004; Stevens et al., 2006). Esta preferencia apunta por tanto a que la estructura del paisaje en el terreno entre parches de hábitat propicios (matriz) puede ser determinante en la conectividad y viabilidad de las metapoblaciones de *E. calamita*.

Comportamiento

Los renacuajos forman en ocasiones agregaciones en las orillas de las charcas (Griffiths y Foster, 1998), y nadan de forma conspicua sin buscar el refugio de la vegetación. Este comportamiento pudiera estar facilitado por la presunta impalatabilidad frente a algunos depredadores vertebrados (Denton y Beebee, 1991; Griffiths y Foster, 1998; Heusser, 2001). No obstante la impalatabilidad de los huevos y larvas de *E. calamita* parece improbable dado el gran número de depredadores que posee (ver *Depredadores*).

Bibliografía

- Alvarez, J., Salvador, A., Martín, J., López, P. (1992). Desarrollo larvario del sapo corredor *Bufo calamita* Laurenti, 1768 (Anura: Bufonidae) en charcas temporales del noroeste español. *Boletín de la Real Sociedad Española de Historia Natural* (Sección Biológica), 88: 129-137.
- Andrén, C., Nilson, G. (1979). Om stinkpaddans *Bufo calamita* utbredning och ekologi pa den svenska västkusten. *Fauna och Flora*, 74: 121-132.
- Andren, C., Nilson, G. (1985). Habitat and other environmental characteristics of the Natterjack toad (*Bufo calamita* Laur.) in Sweden. *British Journal of Herpetology*, 6: 419-424.
- Antúnez, A., Real, R., Vargas, J. M. (1988). Análisis biogeográfico de los anfibios de la vertiente sur de la Cordillera Bética. *Miscellanea Zoologica*, 12: 261-272.
- Arak, A. (1983). Sexual selection by male-male competition in natterjack toad choruses. *Nature*, 306: 261-262.
- Arak, A. (1988a). Callers and satellites in the natterjack toad - evolutionarily stable decision rules. *Animal Behaviour*, 36: 416-432.
- Arak, A. (1988b). Female mate selection in the natterjack toad - Active choice or passive attraction. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 22: 317-327.
- Balcells, E. R. (1955). Contributions to the study of the life cycle of Spanish amphibians. *British J. Herpetol.*, 2: 1-6.
- Banks, B., Beebee, T. J. C. (1986). Climatic effects on calling and spawning of the natterjack toad *Bufo calamita*: Discriminant analyses and applications for conservation monitoring. *Biological Conservation*, 36: 339-350.
- Banks, B., Beebee, T. J. C. (1987). Factors influencing breeding choice by the pioneering amphibian *Bufo calamita*. *Holarctic Ecology*, 10: 14-21.

- Banks, B., Beebee, T. J. C. (1987). Spawn predation and larval growth inhibition as mechanisms for niche separation in anurans. *Oecologia*, 72: 569-573.
- Banks, B., Beebee, T. J. C. (1988). Reproductive success of natterjack toads *Bufo calamita* in two contrasting habitats. *Journal of Animal Ecology*, 57: 475-492.
- Banks, B., Beebee, T. J. C., Denton, J. S. (1993). Long-term management of a natterjack toad (*Bufo calamita*) population in southern Britain. *Amphibia-Reptilia*, 14: 155-168.
- Barbadillo, L. J., García-París, M., Sanchíz, B. (1997). Orígenes y relaciones evolutivas de la herpetofauna ibérica. Pp. 47-100. En: Pleguezuelos, J. M. (Ed.). *Distribución y biogeografía de los anfibios y reptiles de España y Portugal*. Universidad de Granada - Asociación Herpetológica Española, Granada.
- Bardsley, L., Beebee, T. J. C. (1998). Interspecific competition between *Bufo* larvae under conditions of community transition. *Ecology*, 79: 1751-1759.
- Bardsley, L., Beebee, T. J. C. (2001a). Non-behavioural interference competition between anuran larvae under semi-natural conditions. *Oecologia*, 128: 360-367.
- Bardsley, L., Beebee, T. J. C. (2001b). Strength and mechanisms of competition between common and endangered anurans. *Ecological Applications*, 11: 453-463.
- Bea, A., Montori, A., Pascual, X. (1994). Herpetofauna dels Aiguamolls de l'Empordà. Pp. 359-407. En: Gosálbez i Noguera, J., Serra i Raventós, J., Velasco i Batlle, E. (Coords.). *Els sistemes naturals dels aiguamolls de l'Empordà*. Treballs de la Institució Catalana d'Història Natural, 13.
- Beebee, T. J. C. (1983). *The natterjack toad*. Oxford University Press, Oxford.
- Beebee, T. J. C. (1985). Salt tolerances of natterjack toad (*Bufo calamita*) eggs and larvae from coastal and inland populations in Britain. *Herpetological Journal*, 1: 14-16.
- Beebee, T. J. C. (1991). Purification of an agent causing growth inhibition in anuran larvae and its identification as a unicellular unpigmented alga. *Canadian Journal of Zoology*, 69: 2146-2153.
- Beebee, T. J. C. (2004). *Bufo calamita* Laurenti, 1768. Pp. 120-121. 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. S., Veith, M., Zuidervijk, A. (2004). *Atlas of amphibians and reptiles in Europe*. Réédition. Patrimoines Naturelles, 29. Museum National d'Histoire Naturelle, Paris, France.
- Beebee, T. J. C., Denton, J. S., Buckley, J. (1996). Factors affecting population densities of adult natterjack toads *Bufo calamita* in Britain. *Journal of Applied Ecology*, 33: 263-268.
- Beebee, T. J. C., Rowe, G. (2000). Microsatellite analysis of natterjack toad *Bufo calamita* Laurenti populations: consequences of dispersal from a Pleistocene refugium. *Biological Journal of the Linnean Society*, 69: 367-381.
- Beebee, T. J. C., Wong, A. L. C. (1992). Prototheca-mediated interference competition between anuran larvae operates by resource diversion. *Physiological Zoology*, 65: 815-831.
- Beja, P., Kuzmin, S., Beebee, T., Denoël, M., Schmidt, B., Tarkhishvili, D., Ananjeva, N., Orlov, N., Nyström, P., Ogradowczyk, A., Ogielska, M., Bosch, J., Miaud, C., Tejedo, M., Lizana, M., Mar, I. (2008). *Epidalea calamita*. En: IUCN 2008. 2008 IUCN Red List of Threatened Species. <www.iucnredlist.org>.
- Benavides, J., Viedma, A., Clivillés, J., Ortiz, A., Gutiérrez, J. M. (2001). Cotas máximas para la península ibérica de siete especies de herpetos de la provincia de Granada. *Boletín de la Asociación Herpetológica Española*, 12 (1): 10-11.
- Boomsma, J. J., Arntzen, J. W. (1985). Abundance, growth and feeding of natterjack toads (*Bufo calamita*) in a 4-year-old artificial habitat. *Journal of Applied Ecology*, 22: 395-405.

- Borrás, A. (1995). A white tailed wagtail *Motacilla alba* feeding on tadpoles. *Butlletí del Grup Català d'Anellament*, 11: 57.
- Bosman, W., Van Gelder, J. J., Strijbosch, H. (1996). Hibernation sites of the toads *Bufo bufo* and *Bufo calamita* in a river floodplain. *Herpetological Journal*, 6: 83-86.
- Bosman, W., Van Gelder, J. J., Strijbosch, H. (1997). The effect of inundation on hibernating *Bufo bufo* and *Bufo calamita*. *Amphibia-Reptilia*, 18: 339-346.
- Brady, L. D., Griffiths, R. A. (2000). Developmental responses to pond desiccation in tadpoles of the British anuran amphibians (*Bufo bufo*, *B. calamita* and *Rana temporaria*). *Journal of Zoology*, 252: 61-69.
- Bregulla, D. (1988). Temperaturuntersuchungen an Laichgewässern der Kreuzkröte *Bufo calamita* Laurenti, 1768 (Anura: Bufonidae). *Salamandra*, 24: 276-286.
- Buckley, J., Beebee, T. J. C. (2004). Monitoring the conservation status of an endangered amphibian: the natterjack toad *Bufo calamita* in Britain. *Animal Conservation*, 7: 221-228.
- Carretero, M. A., Rosell, C. (2000). Incidencia del atropello de anfibios, reptiles y otros vertebrados en un tramo de carretera de construcción reciente. *Boletín de la Asociación Herpetológica Española*, 11: 39-43.
- Crespo, E. G., Oliveira, M. E. (1989). *Atlas de distribuição dos anfíbios e répteis de Portugal continental*. Serviço Nacional de Parques Reservas e Conservação da Natureza, Lisboa.
- Cruz, M. J., Pascoal, S., Tejado, M., Rebelo, R. (2006). Predation by an exotic crayfish, *Procambarus clarkii*, on Natterjack Toad, *Bufo calamita*, embryos: Its role on the exclusion of this amphibian from its breeding ponds. *Copeia*, 2006: 274-280.
- Cruz, M. J., Rebelo, R. (2005). Vulnerability of Southwest Iberian amphibians to an introduced crayfish, *Procambarus clarkii*. *Amphibia-Reptilia*, 26: 293-303.
- Dall'Antonia, P., Sinsch, U. (2001). In search of water: orientation behaviour of dehydrated natterjack toads, *Bufo calamita*. *Animal Behaviour*, 61: 617-629.
- Denton, J. S., Beebee, T. J. C. (1991). Palatability of anuran eggs and embryos. *Amphibia-Reptilia*, 12: 111-114.
- Denton, J. S., Beebee, T. J. C. (1992). An evaluation of methods for studying natterjack toads (*Bufo calamita*) outside the breeding season. *Amphibia-Reptilia*, 13: 365-374.
- Denton, J. S., Beebee, T. J. C. (1993). Density-related features of natterjack toad (*Bufo calamita*) populations in Britain. *Journal of Zoology*, 229: 105-119.
- Denton, J. S., Beebee, T. J. C. (1994). The basis of niche separation during terrestrial life between two species of toad (*Bufo bufo* and *Bufo calamita*) - Competition or specialization? *Oecologia*, 97: 390-398.
- Denton, J. S., Beebee, T. J. C. (1996). Habitat occupancy by juvenile natterjack toads (*Bufo calamita*) on grazed and ungrazed heathland. *Herpetological Journal*, 6: 49-52.
- Denton, J. S., Beebee, T. J. C. (1997). Effects of predator interactions, prey palatability and habitat structure on survival of natterjack toad *Bufo calamita* larvae in replicated semi-natural ponds. *Ecography*, 20: 166-174.
- Denton, J. S., Hitchings, S. P., Beebee, T. J. C., Gent, A. (1997). A recovery program for the natterjack toad (*Bufo calamita*) in Britain. *Conservation Biology*, 11: 1329-1338.
- Díaz-Paniagua, C. (1985). Larval diets related to morphological characters of five anuran species in the Biological Reserve of Doñana (Huelva, Spain). *Amphibia-Reptilia*, 6: 307-322.
- Díaz-Paniagua, C. (1992). Variability in timing of larval season in an amphibian community in SW Spain. *Ecography*, 15: 267-272.

Díaz-Paniagua, C., Gómez-Rodríguez, C., Portheault, A., de Vries, W. (2005). *Los anfibios de Doñana*. Naturaleza y parques nacionales. Serie técnica. Organismo Autónomo Parques Nacionales, Madrid. 181 pp.

Díaz-Paniagua, C., Portheault, A., Gómez-Rodríguez, C. (2007). Depredadores de los anfibios adultos de Doñana: Análisis cualitativo. *Munibe* (Suplemento), 25: 148-157.

Fernández, J. P., Raga, J. A., Carbonell, E., Rodríguez-Babio, C. (1987). Sobre algunos nematodos parásitos encontrados en anfibios del género *Bufo*. *Miscellània Zoològica*, 10: 61-64.

Fleming, L. V., Mearns, B., Race, D. (1996). Long term decline and potential for recovery in a small, isolated population of natterjack toads *Bufo calamita*. *Herpetological Journal*, 6: 119-124.

Frost, D. R. (2008). *Amphibian Species of the World: an Online Reference*. Version 5.2 (15 July, 2008). Electronic Database accessible at <http://research.amnh.org/herpetology/amphibia/index.php>. American Museum of Natural History, New York, USA.

Frost, D. R., Grant, T., Faivovich, J., Bain, R. H., Haas, A., Haddad, C. F. B., De Sa R. O., Channing, A., Wilkinson, M., Donnellan, S. C., Raxworthy, C. J., Campbell, J. A., Blotto, B. L., Moler, P., Drewes, R. C., Nussbaum, R. A., Lynch, J. D., Green, D. M., Wheeler, W. C. (2006). The amphibian tree of life. *Bulletin of the American Museum of Natural History*, 297: 1-370.

García-París, M. (2004). Anura. Pp. 275-480. En: García-París, M., Montori, A., Herrero, P. (Eds.). *Amphibia. Lissamphibia*. En: Ramos, M. A. et al. (Eds.). *Fauna Ibérica*. Vol. 24. Museo Nacional de Ciencias Naturales, CSIC, Madrid. 639 pp.

García-París, M., Martín, C., Dorda, J., Esteban, M. (1989). *Los anfibios y reptiles de Madrid*. Agencia de Medio Ambiente, Madrid.

García-París, M., A. Montori, Herrero, P. (2004). *Amphibia. Lissamphibia*. Museo Nacional de Ciencias Naturales. CSIC, Madrid.

Garin-Barrio, I., San Sebastián, O., Océn-Ratón, M., Rubio, X. (2007). Estado de conservación de las poblaciones de sapo corredor (*Bufo calamita*) de la costa vasca. *Munibe*, 26: 292-301.

Golay, N., Durrer, H. (1994). Volume of effective and accessible water and crowding effect in *Bufo calamita* tadpoles. *Alytes*, 12: 64-74.

Gómez-Mestre, I., Keller, C. A. (2003). Experimental assessment of turtle predation on larval anurans. *Copeia*, 2003: 349-356.

Gómez-Mestre, I., Tejedo, M. (2002). Geographic variation in asymmetric competition: a case study with two larval anuran species. *Ecology*, 83: 2102-2111.

Gómez-Mestre, I., Tejedo, M. (2003). Local adaptation of an anuran amphibian to osmotically stressful environments. *Evolution*, 57: 1889-1899.

Gómez-Mestre, I., Tejedo, M. (2004). Contrasting patterns of quantitative and neutral genetic variation in locally adapted populations of the natterjack toad, *Bufo calamita*. *Evolution*, 58: 2343-2352.

Gómez-Mestre, I., Tejedo, M. (2005). Adaptation or exaptation? An experimental test of hypotheses on the origin of salinity tolerance in *Bufo calamita*. *Journal of Evolutionary Biology*, 18: 847-855.

Gómez-Mestre, I., Tejedo, M., Ramayo, E., Estepa, J. (2004). Developmental alterations and osmoregulatory physiology of a larval anuran under osmotic stress. *Physiological and Biochemical Zoology*, 77: 267-274.

González de la Vega, J. P. (1988). *Anfibios y reptiles de la provincia de Huelva*. ERTISA, Huelva.

- Gracia, P., Pleguezuelos, J. M. (1990). Distribución de los anfibios de la provincia de Granada. *Anales de Biología*, 16: 71-84.
- Graybeal, A. (1997). Phylogenetic relationships of bufonid frogs and tests of alternate macroevolutionary hypotheses characterizing their radiation. *Zoological Journal of the Linnean Society*, 119: 297-338.
- Guirado Romero, N., Díaz-Paniagua, C. (1991). Características de un coro de sapos corredores (*Bufo calamita*) en el sureste de España. *Doñana Acta Vertebrata*, 18: 51-62.
- Griffiths, R. A., Denton, J., Wong, A. L. C. (1993). The effect of food level on competition in tadpoles - interference mediated by protothecan algae. *Journal of Animal Ecology*, 62: 274-279.
- Griffiths, R. A., Foster, J. P. (1998). The effect of social interactions on tadpole activity and growth in the British anuran amphibians (*Bufo bufo*, *B. calamita*, and *Rana temporaria*). *Journal of Zoology*, 245: 431-437.
- Hagström, T. (1981). Tadpoles of the common toad (*Bufo bufo* L.) found in brackish water. *Amphibia-Reptilia*, 2: 187-188.
- Harris, D. J. (2001). Reevaluation of 16S Ribosomal RNA Variation in *Bufo* (Anura: Amphibia). *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 19: 326-329.
- Heusser, H. (2001). Eggs of *Bufo calamita* are toxic to *Rana dalmatina* tadpoles. *Amphibia-Reptilia*, 22: 363-365.
- Huste, A., Clobert, J., Miaud, C. (2006). The movements and breeding site fidelity of the natterjack toad (*Bufo calamita*) in an urban park near Paris (France) with management recommendations. *Amphibia-Reptilia*, 27: 561-568.
- Jakob, C., Poizat, G., Veith, M., Seitz, A., Crivelli, A. J. (2003). Breeding phenology and larval distribution of amphibians in a Mediterranean pond network with unpredictable hydrology. *Hydrobiologia*, 499: 51-61.
- Leskovar, C., Oromi, N., Sanuy, D., Sinsch, U. (2006). Demographic life history traits of reproductive natterjack toads (*Bufo calamita*) vary between northern and southern latitudes. *Amphibia-Reptilia*, 27: 365-375.
- Lizana, M. (1993). Mortalidad de anfibios y reptiles en carreteras: Informe sobre el estudio AHE - CODA. *Boletín de la Asociación Herpetológica Española*, 4: 37-41.
- Lizana, M., Pérez-Mellado, V., Ciudad, M. J. (1990). Analysis of the structure of an amphibian community in the Central System of Spain. *Herpetological Journal*, 1: 435-446.
- López-Jurado, L. F. (1982). Estudios sobre el sapo corredor (*Bufo calamita*) en el sur de España. I. Biometría. *Doñana, Acta Vertebrata*, 9: 53-69.
- López-Jurado, L. F. (1982). Estudios sobre el sapo corredor (*Bufo calamita*) en el sur de España. II. Alimentación. *Doñana, Acta Vertebrata*, 9: 71-84.
- López-Jurado, L. F. (1983). Estudios sobre el sapo corredor (*Bufo calamita*) en el sur de España. III. Reproducción. *Doñana, Acta Vertebrata*, 10: 19-39.
- Malkmus, R. (2004). *Amphibians and Reptiles of Portugal, Madeira and the Azores-Archipelago*. Distribution and Natural History Notes. A. R. G. Gantner Verlag, Ruggell.
- Marangoni, F. (2006). *Variación clinal en el tamaño del cuerpo a escala microgeográfica en dos especies de anuros (Pelobates cultripipes y Bufo Calamita)*. Tesis doctoral. Universidad de Sevilla. 298 pp.
- Marangoni, F., Tejedo, M., Gómez-Mestre, I. (2008). Extreme reduction in body size and reproductive output associated with sandy substrates in two anuran species. *Amphibia-Reptilia*, 29: 541-553.

Mathias, J. H. (1971). *The comparative ecologies of two species of amphibia (Bufo bufo and Bufo calamita) on the Ainsdale Sand Dunes National Nature Reserve*. University of Manchester, Manchester.

Miaud, C., Sanuy, D., Avrillier, J. N. (2000). Terrestrial movements of the natterjack toad *Bufo calamita* (Amphibia, Anura) in a semi-arid, agricultural landscape. *Amphibia-Reptilia*, 21: 357-369.

Morrison, C., Hero, J.-M. (2003). Geographic variation in life-history characteristics of amphibians: A review. *The Journal of Animal Ecology*, 72: 270-279.

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

Portheault, A., Díaz-Paniagua, C., Gómez-Rodríguez, C. (2007). Predation on amphibian eggs and larvae in temporary ponds: The case of *Bufo calamita* in Southwestern Spain. *Revue D'Ecologie-La Terre Et La Vie*, 62: 315-322.

Reques, R., Tejedo, M. (1997). Reaction norms for metamorphic traits in natterjack toads to larval density and pond duration. *Journal of Evolutionary Biology*, 10: 829-851.

Reques, R., Tejedo, M. (2004). *Bufo calamita*. Pp. 107-109. En: Pleguezuelos, J. M., Márquez, R., Lizana, M. (Eds). *Atlas y libro rojo de los anfibios y reptiles de España*. Tercera impresión. Dirección General de la Conservación de la Naturaleza - Asociación Herpetológica Española, Madrid.

Reques, R., Tejedo, M. (2008). Crear charcas para anfibios: una herramienta eficaz de conservación. *Quercus*, 273: 15-20.

Revilla, E. (1998). *Organización social del tejón en Doñana*. Tesis doctoral. Universidad de León.

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

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

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

Rowe, G., Beebee, T. J. C. (2003). Population on the verge of a mutational meltdown? Fitness costs of genetic load for an amphibian in the wild. *Evolution*, 57: 177-181.

Rowe, G., Beebee, T. J. C. (2004). Reconciling genetic and demographic estimators of effective population size in the anuran amphibian *Bufo calamita*. *Conservation Genetics*, 5: 287-298.

Rowe, G., Beebee, T. J. C. (2007). Defining population boundaries: use of three Bayesian approaches with microsatellite data from British natterjack toads (*Bufo calamita*). *Molecular Ecology*, 16: 785-796.

Rowe, G., Beebee, T. J. C., Burke, T. (2000). A microsatellite analysis of natterjack toad, *Bufo calamita*, metapopulations. *Oikos*, 88: 641-651.

Rowe, G., Harris, D. J., Beebee, T. J. C. (2006). Lusitania revisited: A phylogeographic analysis of the natterjack toad *Bufo calamita* across its entire biogeographical range. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 39: 335-346.

Salvador, A. (1985). *Guía de campo de los anfibios y reptiles de la Península Ibérica, Islas Baleares y Canarias*. Edición del autor, León.

Salvador, A., Carrascal, L. M. (1990). Reproductive phenology and temporal patterns of mate access in Mediterranean anurans. *Journal of Herpetology*, 24: 438-441.

- Sinsch, U. (1988). Temporal spacing of breeding activity in the natterjack toad, *Bufo calamita*. *Oecologia*, 76: 399-407.
- Sinsch, U. (1992). Structure and dynamic of a natterjack toad metapopulation (*Bufo calamita*). *Oecologia*, 90: 489-499.
- Sinsch, U. (1998). *Biologie und Ökologie der Kreuzkröte Bufo calamita*. Laurenti Verlag, Bochum. 222 pp.
- Sinsch, U. (2009). *Bufo calamita* Laurenti, 1768 - Kreuzkröte. Pp. 337-411. En: Grossenbacher, K. (Ed.). *Handbuch der Reptilien und Amphibien Europas*. Band 5/II. Froschlurche (Anura) II (Hylidae, Bufonidae). Aula Verlag, Wiebelsheim. 503 pp.
- Sinsch, U., Seidel, D. (1995). Dynamics of local and temporal breeding assemblages in a *Bufo calamita* metapopulation. *Australian Journal of Ecology*, 20: 351-361.
- Sinsch, U., Seine, R., Sherif, N. (1992). Seasonal changes in the tolerance of osmotic stress in natterjack toads (*Bufo calamita*). *Comp. Biochem. Physiol.*, 101A: 353-360.
- Smith, P. H., Payne, K. R. (1980). A survey of natterjack toad *Bufo calamita* distribution and breeding success in the North Merseyside sand dune system, England. *Biological Conservation*, 19: 27-39.
- Soares, C. (2008). *Bufo calamita* Laurenti, 1768. Pp. 118-119. En: Loureiro, A., Ferrand de Almeida, N., Carretero, M. A., Paulo, O. S. (Eds.). *Atlas dos Anfíbios e Répteis de Portugal*. Instituto da Conservação da Natureza e da Biodiversidade, Lisboa. 257 pp.
- Stevens, V. M., Leboultange, E., Wesselingh, R. A., Baguette, M. (2006). Quantifying functional connectivity: experimental assessment of boundary permeability for the natterjack toad (*Bufo calamita*). *Oecologia*, 150: 161-171.
- Stevens, V. M., Polus, E., Wesselingh, R. A., Schtickzelle, N., Baguette, M. (2004). Quantifying functional connectivity: experimental evidence for patch-specific resistance in the Natterjack toad (*Bufo calamita*). *Landscape Ecology*, 19: 829-842.
- Stevens, V. M., Verkenne, C., Vandewoestijne, S., Wesselingh, R. A., Baguette, M. (2006). Gene flow and functional connectivity in the natterjack toad. *Molecular Ecology*, 15: 2333-2344.
- Tejedo, M. (1988). Fighting for females in the toad *Bufo calamita* is affected by the operational sex ratio. *Animal Behaviour*, 36: 1765-1769.
- Tejedo, M. (1989). *Éxito reproductor y selección sexual en el sapo corredor, Bufo calamita*. Tesis doctoral. Universidad de Córdoba.
- Tejedo, M. (1991). Effect of predation by two species of sympatric tadpoles on embryo survival in natterjack toads (*Bufo calamita*). *Herpetologica*, 47: 322-327.
- Tejedo, M. (1992a). Effects of body size and timing of reproduction on reproductive success in female natterjack toads (*Bufo calamita*). *Journal of Zoology*, 228: 545-555.
- Tejedo, M. (1992b). Large male mating advantage in the natterjack toads, *Bufo calamita* - sexual selection or energetic constraints. *Animal Behaviour*, 44: 557-569.
- Tejedo, M. (1992c). Variation in viability during development and hatching success in embryos of the toad *Bufo calamita*. *Herpetological Journal*, 2: 142-144.
- Tejedo, M. (1993). Size-dependent vulnerability and behavioral responses of tadpoles of two anuran species to beetle larvae predators. *Herpetologica*, 49: 287-294.
- Tejedo, M., Reques, R. (1992). Effects of egg size and density on metamorphic traits in tadpoles of the natterjack toad (*Bufo calamita*). *Journal of Herpetology*, 26: 146-152.
- Tejedo, M., Reques, R. (1994). Plasticity in metamorphic traits of natterjack tadpoles: the interactive effects of density and pond duration. *Oikos*, 71: 295-304.

Tejedo, M., Reques, R. (1997). *Bufo calamita*. Pp. 155-157. En: Pleguezuelos, J. M. (Ed.). *Distribución y biogeografía de los anfibios y reptiles de España y Portugal*. Monografías de Herpetología. Vol. 3. Universidad de Granada - Asociación Herpetológica Española, Granada.

Tejedo, M., R. Reques, Esteban, M. (1997). Actual and osteochronological estimated age of natterjack toads (*Bufo calamita*). *Herpetological Journal*, 7: 81-82.

Valverde, J. A. (1967). Estructura de una comunidad mediterránea de vertebrados terrestres. *Monografías de Ciencia Moderna*, 76: 1-218.

Vences, M. (2007). The amphibian tree of life: Ideology, chaos, or biological reality? *Zeitschrift für Feldherpetologie*, 14: 153-162.

Vojtkova, L., Roca, V. (1993). Parasites of the frogs and toads in Europe. Part I. Protozoa. *Revista Española de Herpetología*, 7: 37-35.

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

Warren, S. D., Buttner, R. (2008). Relationship of endangered amphibians to landscape disturbance. *Journal of Wildlife Management*, 72: 738-744.

Weber, E. (1978). Distress calls of *Bufo calamita* and *Bufo viridis* (Amphibia - Anura). *Copeia*, 1978:354-356.

Wells, K. D. (1977). The social behaviour of anuran amphibians. *Animal Behaviour*, 25: 666-693.

Wiens, J. (2007). Book review: The amphibian tree of life. *The Quarterly Review of Biology*, 82: 55-56.