

## **Tritón pigmeo – *Triturus pygmaeus* Wolterstorff, 1905**

**Ricardo Reques**  
Estación Biológica de Doñana (CSIC)

Versión 31-03-2009

Versiones anteriores: 17-04-2007; 18-12-2007; 25-03-2008.



© Ricardo Reques

## Origen

El género *Triturus* podría haber aparecido durante el periodo Eoceno, donde se encuentran restos de ejemplares con características algo diferentes a las especies actuales (Hecht y Hoffstetter, 1962; Milner *et al.*, 1982). Posteriormente, entre los periodos Eoceno y Oligoceno (hace unos 40 millones de años) se pudieron diferenciar los géneros *Triturus* (*Neotriton*) y *Lissotriton* (*Paleotriton*) según algunos análisis morfométricos (González y Sanchiz, 1986). El registro fósil claramente atribuible al género *Triturus*, se remonta a los periodos Mioceno y Plioceno con formas similares a las actuales (Estes, 1981). Se ha estimado que a finales el Mioceno se produjo la divergencia de *Triturus pygmaeus* (y *T. marmoratus*) de otros grupos del género *Triturus* (Carranza y Amat, 2005).

Este taxón ha sido tradicionalmente considerado como una subespecie de *Triturus marmoratus* que se distribuye por el oeste de Francia y norte de la Península Ibérica; sin embargo, algunos estudios morfológicos, osteológicos, inmunológicos y enzimáticos ponían en evidencia diferencias importantes similares a las encontradas entre otras especies del género *Triturus* (Dorda y Esteban, 1986; Busack *et al.*, 1988), lo que sugirió que deberían ser consideradas especies diferentes (García-Paris *et al.*, 1993). Posteriormente, estudios más finos basados en la caracterización molecular de individuos pertenecientes a zonas de contacto de los dos taxones (sierras de Guadarrama y Gata en el Sistema Central), revelaron claras diferencias específicas (García-Paris *et al.*, 2001). Las diferencias morfológicas encontradas entre ambas poblaciones coincidían con las diferencias encontradas en los patrones de corte obtenidos en una región del citocromo b del ADN mitocondrial con la enzima de restricción MVN-1 (García-Paris *et al.*, 2001). Por todo ello, en la actualidad se consideran especies diferentes. En Portugal parece que esta diferenciación específica no es tan clara.

El proceso de especiación que separó las especies *T. pygmaeus* y *T. marmoratus* se produjo hace aproximadamente 1,7 millones de años, a comienzos del Pleistoceno (Carranza y Amat, 2005). La distribución actual de ambas especies podría indicar que el Sistema Central, el río Tajo o ambos podrían haber actuado como barrera geográfica interrumpiendo el contacto de ambas formas y diferenciarse posteriormente por procesos de vicarianza (Carranza y Amat, 2005).

Según estudios recientes, la especiación se produjo a partir de un ancestro del que derivó *T. pygmaeus* y éste, al hibridarse con dicho ancestro, pudo originar a *T. marmoratus* (N. Ferrand y colaboradores, datos en fase de publicación). Por tanto, la especie más reciente sería *T. marmoratus* que aparece como resultado de una hibridación.

La distribución de *T. marmoratus* y *T. pygmaeus* en 25 sitios acuáticos de reproducción en la zona de Caldas da Rainha (centro oeste de Portugal) es parapátrica, sin poblaciones mezcladas ni híbridos interespecíficos lo que demuestra que están genéticamente aisladas y tienen estatus de especie (Themudo y Arntzen, 2007a).<sup>1</sup>

## Descripción del adulto

Este urodelo de mediano tamaño posee una cabeza algo más larga que ancha y ligeramente aplanada dorso-ventralmente. Desde la base del tronco se va estrechando levemente hasta la altura de los ojos, donde empieza la mandíbula que es corta y redondeada. Los ojos son algo prominentes y tienen una pupila circular de color negro e iridiscencias metalizadas de colores amarillos, dorados o cobrizos con puntos y pequeñas manchas negras. Las glándulas parotídeas y el pliegue gular son patentes.

La cabeza es algo más ancha en hembras que en machos (en individuos pertenecientes a varias poblaciones de Sierra Morena Central: anchura de cabeza de machos:  $9,24 \pm 0,45$  mm ( $n = 35$ ) y de hembras:  $10,17 \pm 0,61$  mm ( $n = 26$ ) (R. Reques, datos no publicados).

Las extremidades son relativamente largas y delgadas y terminan en dedos también largos y sin membranas interdigitales o palmeaduras.

La piel cuando están en tierra es algo áspera y rugosa pero en el agua se vuelve brillante y algo más tersa. El color del dorso es verde con manchas entre negras y marrones de formas y tamaños irregulares que con frecuencia se fusionan. Presentan un fino granulado y punteado negro que puede llegar a ser rojo oscuro, especialmente cerca de la cabeza. El color verde del dorso con frecuencia pasa a ser pardusco al llegar a la zona de contacto con el vientre. Una

línea muy característica aparece en el centro de la zona dorsal. En hembras e individuos jóvenes es de color naranja más o menos intenso. Los machos presentan una línea que alterna colores oscuros y anaranjados que, en la época de celo, despliegan formando una cresta.

La cola es aproximadamente igual de larga, o algo menor, que la longitud de la cabeza y cuerpo juntos. Su sección en la base es ovalada y se va comprimiendo lateralmente haciéndose más aplanada para terminar en punta. La base de la cola está recorrida por una banda oscura seguida de otra banda clara, de color blancuzco o casi plateado que puede tener algún punteado negro y por encima de ésta continúa el diseño verde jaspeado de negro del dorso.

La zona ventral es de color blanquecino, amarillento con tonos anaranjados o grisáceos con manchas negras y blancas. Las manchas oscuras ventrales son de mayor tamaño en los machos que en las hembras, especialmente en los flancos. Este patrón de coloración se presenta desde la cloaca hasta el extremo del hocico, incluyendo la zona gular (Herrero et al., 2003;<sup>3</sup> García-París et al., 2004).

Se ha citado en Jimena de la Frontera (Cádiz) un macho parcialmente albino (Romero y Real, 2007).<sup>2</sup>

Las hembras son de mayor tamaño que los machos. La longitud total oscila entre 90 y 125 mm (García-París *et al.*, 2004) aunque pueden llegar a alcanzar los 140 mm (González de la Vega, 1988). Hay una variación de tallas entre poblaciones, siendo las de Doñana, las de menor tamaño. La longitud corporal media es 42,3 mm (75,6 mm de longitud total) en machos y 43,9 mm (79,0 mm de longitud total) en hembras (Díaz Paniagua, 1996). En el apartado que trata las variaciones geográficas de esta especie se dan más detalles sobre los tamaños encontrados en diferentes poblaciones.

Durante el periodo de reproducción se producen cambios morfológicos que son especialmente patentes en los machos. En ambos sexos el color de la piel es más brillante y los pliegues labiales se desarrollan más (Salvador, 1974). Las hembras, de mayor tamaño que los machos, presentan una cloaca anaranjada y de menor tamaño que la de los machos (Figura 1). Cuando están en el periodo de vitelogénesis su abdomen se abulta y es fácil de observar los ovocitos por transparencia (Reques, 2000). Los machos, más estilizados que las hembras, desarrollan una cresta dorsal prominente y continua hasta la cola (con una ligera inflexión marcada en la zona pélvica) en la que se alternan en bandas estrechas de color negro y de color claro blancuzco o amarillento (Figura 2). En los machos las manchas oscuras del vientre son de mayor tamaño que las de las hembras. La cloaca es muy abultada y de color oscuro, casi negro. Este color se extiende a lo largo de toda la base de la cola que se hace más ancha. Paralela a esta franja, discurre otra de color claro y por encima otra estrecha franja con el mismo diseño dorsal incluyendo la cresta. En la Tabla 1 se describen algunas variables morfológicas medidas en una población de Sierra Morena Central y su relación con el peso de los individuos.



**Figura 1.** Diferencias entre las cloacas de hembras (izquierda) y machos (derecha). © Ricardo Reques.

**Tabla 1.** Variables morfológicas medidas en una población de Sierra Morena Central y su relación con el peso de los individuos. Media, desviación típica (DT), correlaciones de Spearman (rs) y probabilidad asociada (P) en un total de 35 machos respecto al peso (Peso  $x = 5.128 \pm 0.926$ ;  $N=35$ ); LC: longitud cabeza-cloaca; CR: altura de la cresta; C: anchura de la cola; T: anchura la cloaca); A: anchura de cráneo; LH: longitud del húmero (R. Reques, datos no publicados).

Variabes morfológicas	Media	DT	rs	P
LC	56.686	4.761	0.5424	0.0016
CR	3.708	0.507	0.6109	0.0004
C	12.667	0.662	0.7669	0.0041
T	6.047	0.558	0.7217	0.0069
A	9.243	0.448	0.6301	0.0184
LH	7.613	1.126	0.6716	0.0120



**Figura 2.** Tritón pigmeo macho en celo. Pueden observarse las crestas completamente desarrolladas, el abultamiento de la cloaca y la anchura de la cola. Individuo de una población de la Sierra del Aljibe, Cádiz. © Ricardo Reques.

### Descripción de huevos y larvas

Los huevos son de color blancuzco o amarillento rodeados de una capa gelatinosa transparente. Las hembras los ponen individualmente en hojas de plantas sumergidas envolviéndolos con ayuda de sus patas traseras.

Cuando se desprenden de la envoltura del huevo, las larvas miden entre 5 y 11 mm. En ese momento son de color claro, blancuzco o amarillento con finos punteados negros que generalmente conforman líneas longitudinales. Presentan unos finos filamentos a ambos lados de la cabeza llamados balancines que sirven para mantener el equilibrio en la natación, branquias poco desarrolladas y los dos miembros anteriores igualmente poco desarrollados (González de la Vega, 1988; Salvador y García-Paris, 2001; Grossenbacher, 2004;<sup>3</sup> Díaz Paniagua et al., 2005).

A los pocos días desaparecen los balancines y se forma una cresta dorso-caudal que empieza detrás de la cabeza y que se ensancha hacia atrás con unas manchas oscuras y redondeadas. Esta cresta, que es traslúcida moteada con manchas oscuras, se prolonga hacia la cola que termina con un filamento en el extremo. En este momento las branquias también crecen y se hacen plumosas, así como las patas, desarrollándose primero las anteriores y progresivamente las posteriores. Las extremidades son finas y largas y terminan en unos característicos dedos largos. Con cierta frecuencia pueden sufrir amputaciones de estas partes que son las más expuestas por ataques de depredadores u otras larvas de tritón en luchas territoriales.

Se han descrito individuos con características neoténicas en una población de Alcalá la Real (Jaén) (Fuentes-Martín, 2007).

Antes de alcanzar la metamorfosis, van adquiriendo una coloración oscura y el jaspeado característico de su forma terrestre. Los juveniles tienen un color brillante con un verde muy vivo y una línea naranja muy marcada en el dorso.



**Figura 3.** Huevos de tritón individualizados en hojas de plantas sumergidas. © Ricardo Reques.



**Figura 4.** Embrión de tritón en el envés de una hoja con forma lanceolada. © Ricardo Reques.



**Figura 5.** Embrión con restos de envuelta gelatinosa justo antes de desprenderse de ella y pasar a tener una vida nadadora. © Ricardo Reques.



**Figura 6.** Detalle de larva de tritón al desprenderse del huevo: a) balancines; b) branquias y c) miembros anteriores. © Ricardo Reques.



**Figura 7.** Larva de tritón pigmeo en la que pueden apreciarse algunos de los rasgos definitorios. © Ricardo Reques.



**Figura 8.** Aspecto del una larva de tritón pigmeo en el agua, donde pueden apreciarse las branquias desarrolladas, los largos dedos de las extremidades delanteras y la cola terminada en punta. © Ricardo Reques.



**Figura 9.** Juvenil de tritón a los pocos días de haber pasado la metamorfosis. © Ricardo Reques.

### Variación geográfica

Existen diferencias en cuanto al tamaño de individuos adultos entre poblaciones así como en el diseño y patrones de coloración dorsal y ventral. En Doñana tanto los machos como las hembras tienen un tamaño menor (Tabla 2). Precisamente, en la población de Doñana se han encontrado pequeños cambios en los pares cromosómicos 12 y 10 (García-Paris et al., 2004), siendo éstas las únicas diferencias encontradas en los patrones de bandeo cromosómico hasta el momento.

Otros estudios filogenéticos se han realizado en Portugal, encontrando diferencias entre las poblaciones de Mora y Zebreira (Sequeira et al., 2006).

**Tabla 2.** Variación de tamaño (longitud total media en mm.) entre localidades para machos y hembras.

Localidad	Machos	Hembras	Referencia
Gerena (Sevilla)	103,0	109,8	Dorda y Esteban, 1986
Castro Marim	91-128	90-119	Caetano y Castanet, 1993
Los Barrios (Cádiz)	106,5	116,5	García-Paris et al. 1993
Doñana	75,6 (n = 130)	79,0 (n = 156)	Díaz-Paniagua et al. 1996
Huelva (excepto Doñana)	90-140		González de la Vega, 1988
Sierra Morena Central (Córdoba)	108,8 (n = 35)	126,2 (n = 26)	Reques (datos no publicados)

También se han descrito diferencias en el patrón de diseño dorsal en poblaciones de Cáceres, Ciudad Real, Toledo y Madrid con pequeñas y abundantes manchas redondas de color negro sobre fondo verde que nunca llegan a fusionarse. Además, estas poblaciones presentan hocicos más redondos y dedos relativamente más cortos que el resto de las poblaciones de tritón pigmeo descritas (García-Paris, 2004).

Otras contribuciones: 1. Alfredo Salvador. 18-12-2007; 2. Alfredo Salvador. 25-03-2008; 3. Alfredo Salvador. 31-03-2009

## Hábitat

Para reproducirse utiliza charcas temporales, fuentes, acequias y arroyos con poca corriente. También puede encontrarse en canteras y en piscinas abandonadas. En general, prefiere zonas bien conservadas y con abundante vegetación acuática. Puede reproducirse tanto en medios acuáticos temporales como permanentes, si bien en estos últimos, cada vez es menos frecuente debido a la introducción de especies foráneas que depredan sobre huevos y larvas (cangrejo rojo americano, gambusia, etc.). Esta presente desde zonas cercanas al nivel del mar (por ejemplo en el cabo de Trafalgar) (Reques, 2004) hasta unos 1.500 m de altitud en la Sierra de Segura (García-Cardenete, et al., 2003).

No parece que exista una relación con el tipo de sustrato ni con la cobertura vegetal arbórea. Se encuentra en alcornocales, encinares y quejigares así como en dehesas, zonas de matorral y pastizales (García-Paris, 2004). En Doñana se localiza en zonas arenosas de matorral de monte blanco y monte negro pero está ausente en la marisma (Díaz Paniagua *et al.*, 2005). En Cádiz se han observado en charcas interdunares del Cabo de Trafalgar y en distintos puntos de las sierras en las que predomina el alcornocal (Reques, 2004). Está presente en muchos puntos de Sierra Morena donde predominan zonas de bosque y matorral mediterráneo con predominio de encinas así como en pinares de repoblación.

En las estribaciones de Sierra Morena cercanas a Gerena se han encontrado poblaciones en medios acuáticos semipermanentes y temporales pertenecientes a antiguas canteras. Díaz Paniagua (1979) hace una descripción de 12 pozas de distintas dimensiones tanto desde el punto de vista biótico (especies vegetales) como abiótico (análisis químicos del agua). Una caracterización similar de algunas charcas de Cádiz es descrita en Reques (2002). La presencia de vegetación acuática en los lugares de reproducción parece importante para esta especie. Algunas plantas con hojas planas y finas que quedan inundadas son utilizadas para realizar las puestas. En Doñana se han encontrado huevos en las hojas de *Mentha pulegium* en zonas sumergidas cercanas a la orilla (Díaz-Paniagua, *et al.*, 2005). También han sido observadas puestas en plantas del mismo género en todas las provincias de Andalucía en las

que esta especie está presente, así como en otras plantas de hojas lanceoladas (R. Reques, datos no publicados, ver figura 10).



**Figura 10.** Grupo de plantas sumergidas en las que se puede apreciar las hojas dobladas en muchas de ellas donde hay huevos de tritón jaspeado pigmeo. En la fotografía de la izquierda el limbo de las hojas tienen forma ovada (género *Mentha*) y en la derecha lanceolada. © Ricardo Reques.

En verano se han observado juveniles bajo piedras del lecho de una charca temporal seca, con una longitud total media de 33,8 mm (rango= 23 – 46 mm ; n= 45) (Romero y Real, 2008).<sup>1</sup>

### Abundancia

En la parte occidental de su distribución la especie llega a ser localmente abundante aunque parece que la tendencia general marca una regresión generalizada de sus poblaciones. Se han constatado fuertes recesiones poblacionales en la última década y han desaparecido de muchos lugares donde antes eran frecuente (Reques, 2000; Pleguezuelos y Feriche, 2003). Además, las poblaciones suelen estar muy fragmentadas (Reques, 2002). La reducción de poblaciones basada en comparación de datos de las tres últimas generaciones se estima algo superior al 30% y parece que la tendencia es a aumentar esta reducción en los próximos años con los cambios de uso de suelo que se están produciendo, al menos en Andalucía (Reques et al., 2006). Muchas poblaciones conocidas con anterioridad en Ciudad Real y Toledo han desaparecido y es muy escasa su presencia en Albacete (García-Paris, 2002).

Las poblaciones aisladas por fragmentación de hábitat no difieren genéticamente de los núcleos principales lo que indica que este aislamiento ha ocurrido recientemente (García-Paris, 2002).

En áreas bien conservadas de sierra los problemas de conservación que padecen son similares a los del resto de los anfibios. Sin embargo, estos problemas se agravan en las poblaciones más orientales. Las poblaciones más estables de tritón pigmeo dentro de Andalucía se encuentran preferentemente en lugares naturales bien conservados. Esto puede ser indicativo de la sensibilidad de esta especie a alteraciones de hábitat de distinta naturaleza, por lo que se deben marcar objetivos de conservación que no sólo impliquen los medios acuáticos sino también el entorno de éstos.

### Estatus de Conservación

Categoría Mundial IUCN (2006): Casi amenazada (NT) (Arntzen et al., 2004, 2006). Se justifica por tener un declive significativo debido a la destrucción de hábitats en gran parte de su área,

pero probablemente a una tasa menor del 30% durante 10 años en toda su área (Arntzen et al., 2008).<sup>1</sup>

Categoría en España: Vulnerable (VU) A2c (Pleguezuelos et al., 2002).

Categoría en Andalucía y criterios: Vulnerable (VU) A2ac+3c (Reques et al., 2006).

La categoría de Vulnerable se justifica por la observación de unas tendencias de reducción de varias poblaciones en los últimos años (Madrid, Toledo, Granada, Málaga y sur de Córdoba principalmente) y la probabilidad de que dichas tendencias se haga extensibles a otras poblaciones.

### Amenazas

La amenaza más importante es la destrucción generalizada de hábitat, especialmente de las charcas temporales. En el sur de Portugal y en el oeste de España las poblaciones están afectadas por la depredación de cangrejos y peces introducidos. La urbanización de las zonas alrededor de Madrid ha eliminado numerosas poblaciones. En el sur y este de España, la sobreexplotación de recursos hídricos, la contaminación de zonas agrícolas y la introducción de peces alóctonos y del cangrejo americano ha llevado a un declive severo de las poblaciones. En Portugal la especie también está afectada por la desecación de charcas temporales provocada por la agricultura intensiva (Arntzen et al., 2008).<sup>1</sup>

Hay una clara regresión de sus poblaciones y, muy especialmente, en la parte oriental de su distribución. En la provincia de Granada ésta es especialmente acusada (Pleguezuelos y Feriche, 2003). La pérdida de hábitats es la principal causa de extinción (en áreas fuertemente transformadas como zonas agrícolas, urbanizaciones, etc.), seguida de la alteración de los hábitats por sobreexplotación de aguas subterráneas y la contaminación por productos agroquímicos. En Madrid la expansión urbanística es una importante pérdida de hábitats favorables (García-Paris, 2002; Martínez-Solano, 2006).

Embriones de *T. pygmaeus* expuestos a nitrato amónico durante 25 días tuvieron una talla menor en la eclosión (Ortiz-Santaliestra et al., 2007).<sup>1</sup>

En zonas bien conservadas de Sierra Morena, en Doñana y en las sierras de Cádiz, las poblaciones parecen mantenerse en buen estado sin alteraciones notables en los últimos años. Sin embargo, otras, con mayor presión por parte del hombre se están viendo afectadas de forma negativa por el aumento de presión ganadera y por los tratamientos agrícolas. Los hábitats cercanos a la costa gaditana están desapareciendo de forma acelerada. Este tipo de hábitats para anfibios es muy escaso y vulnerable, quedando sólo algunas poblaciones muy aisladas de tritón en algunas localidades muy concretas, como es el caso de las charcas interdunares del cabo de Trafalgar (Reques, 2002).

Aunque no se han realizado estudios de seguimiento a lo largo del tiempo, el número de citas de esta especie ha disminuido en grandes áreas de Andalucía desde 1985 (Reques et al., 2006) lo que puede ser indicativo de la reducción de las poblaciones (el cómputo general de citas para el total de especies de anfibios en Andalucía ha sido creciente en este periodo de tiempo).

En la Tabla 1 se muestran las amenazas para este taxón tomando como base las propuestas de amenaza de la UICN (Reques et al., 2006).

**Tabla 1.** Amenazas encontradas para *Triturus pygmaeus* siguiendo el modelo propuesto por la UICN

Amenazas	Pasado	Presente	Futuro
<b>1. Destrucción o alteración de hábitats (acción del hombre)</b>	x	x	x
1.1. Agricultura	x	x	x
1.1.1. Cultivos	x	x	x
1.1.1.3. Explotaciones industriales	x	x	x
1.1.4. Ganadería	x	x	x
1.1.4.3. Explotaciones industriales	x	x	x
1.3. Extracción	x	x	x
1.3.6. Extracción de aguas subterráneas	x	x	x
<b>2. Especies invasoras (impacto directo en las especies)</b>		x	x
2.1. Depredación		x	x
<b>3. Captura</b>	x		
3.5. Actividades culturales, científicas o recreativas	x		
3.5.2. Comercio nacional	x		
<b>4. Mortalidad accidental</b>	x	x	x
4.2. Colisión		x	x
4.2.2. Atropellos en carretera		x	x
<b>6. Contaminación (afección a los hábitats y/o especies)</b>	x	x	x
6.1. Contaminación atmosférica			x
6.1.1. Calentamiento global/ calentamiento de los océanos		x	x
6.3. Contaminación en medios acuáticos	x	x	x
6.3.1. Agricultura	x	x	x
6.3.2. Doméstica		x	x
6.3.3. Comercial/ industrial		x	x
6.3.4. Otras no agrícolas		x	x
<b>7. Desastres naturales</b>	x	x	x
7.1. Sequía	x	x	x
7.2. Tormentas/inundaciones	x	x	x
<b>8. Cambios en la dinámica de especies nativas</b>		x	x
8.2. Depredación		x	x
<b>9. Factores intrínsecos</b>	x	x	x

9.1. Capacidad limitada de dispersión	x	x	x
9.2. Escaso reclutamiento/ reproducción	x	x	x
9.3. Alta mortandad juvenil	x	x	x
<b>10. Perturbación humana</b>	x	x	x
10.5. Incendios	x	x	x

Entre las poblaciones más amenazadas de esta especie se encuentran las de Madrid en las localidades de Alpedrete, Becerril de la Sierra y Colmenarejo (García-Paris, 2002). En Córdoba las poblaciones de las sierras Subbéticas que, probablemente han desaparecido ya. En el sur de Jaén, en los alrededores de Alcalá La Real hay poblaciones de gran valor que están aisladas y muy amenazadas. En concreto, una población en la que se han descrito tritones con características neoténicas está muy amenazada y puede desaparecer en poco tiempo (Fuentes-Martín, 2007). Algo similar ocurre con las localizadas en la comarca de los Montes y en los Llanos de Zafarraya, en Granada. Las poblaciones del borde septentrional de la Vega de Granada corren un alto riesgo de extinción. En el límite de las provincias de Málaga y Granada quedan igualmente poblaciones aisladas y amenazadas.

### Propuestas de conservación y gestión

El tritón jaspeado pigmeo es una especie que puede ser especialmente sensible a las alteraciones del medio terrestre que rodea a los lugares de reproducción; por tanto, las medidas de conservación deben ir encaminadas a la salvaguardia no sólo del hábitat reproductivo sino también de su entorno inmediato (Reques, 2000).

Para minimizar los efectos de la fragmentación de hábitat y mejorar el estado de las poblaciones es necesario tomar medidas específicas de manejo y gestión. Estas medidas deben basarse principalmente en la creación de nuevos hábitats reproductivos que puedan ser utilizados para la conexión genética de poblaciones aisladas. Estos nuevos hábitats reproductivos pueden ser pequeñas charcas de carácter temporal y con vegetación acuática adaptada a estas fluctuaciones. Para que en estas charcas se establezcan nuevas poblaciones es recomendable el cerramiento de las mismas para evitar la entrada de ganado, así como la protección de un perímetro alrededor de la misma de zona no inundable con diferentes refugios en los que el tritón pueda esconderse y alimentarse durante su fase terrestre. Estas sencillas medidas contribuyen además a la conservación de otras especies de anfibios, invertebrados y plantas acuáticas (Reques *et al.*, 2006).

Deberían realizarse estudios de seguimiento de las poblaciones de tritón en toda su distribución, pero muy especialmente en las zonas orientales. Sus lugares de reproducción están en tal riesgo que precisan de urgentes programas de gestión orientados a su recuperación.

Otras contribuciones: 1. Alfredo Salvador. 31-03-2009

### Distribución

Se trata de una especie endémica del cuadrante suroccidental de la Península Ibérica. Comprende el centro y sur de Portugal y continúa hacia el interior por Extremadura y las laderas meridionales del Sistema Central, sin llegar a sobrepasar este macizo montañoso, Encuentra su límite norte en las sierra de Gredos, Montes de Toledo y Sierra de Guadarrama donde algunas poblaciones están muy cercanas a charcas en las que se reproduce el tritón jaspeado (*Triturus marmoratus*) si bien, no se han encontrado ambas especies en simpatria estricta (García-Paris, 2004; Malkmus, 2004<sup>2</sup>; Espregueira Themudo y Arntzen, 2008<sup>2</sup>). El límite oriental se sitúa en la sierra de Alcaraz-Segura y está ausente en la porción oriental de la meseta manchega (García-Paris, 2002). En Andalucía se pueden diferenciar dos grandes núcleos a ambos lados del río Guadalquivir. El primero comprende la provincia de Huelva, norte por Sierra Morena y llega hasta las sierras de de Cazorla, Segura y Alcaraz. Está ausente

en el valle del Guadalquivir a excepción de algunas poblaciones amenazadas situadas en la falda de Sierra Morena en la provincia de Córdoba y las asociadas a su desembocadura en el Parque Natural y Nacional de Doñana. El otro núcleo de población, aislado del primero, engloba la provincia de Cádiz y continúa por las sierras de Málaga donde comienza a ser escaso. El límite oriental lo define la provincia de Granada, concretamente los términos municipales de Deifontes y Colomera, la sierra de Zafarraya y Sierra Gorda. En la provincia de Granada quedan poblaciones aisladas en los Llanos de Zafarraya, Sierras de Madrid y Parapanda, Sierra Gorda y Colomera (Astudillo *et al.*, 1997; Pleguezuelos y Feriche, 2003; Reques *et al.*, 2006). También hay poblaciones aisladas en Alcalá la Real, en la provincia de Jaén. Hay citas en las sierras subbéticas cordobesas, pero estas poblaciones, de existir en la actualidad, deben de estar al borde de la extinción (desde marzo de 1986 no se han vuelto a encontrar larvas; R. Reques y M. Tejedó obs. pers.).

En Portugal el límite de su distribución no está definido con precisión pero parece que se encuentra en el valle del río Montego y entre los valles del Tajo y Zezare (García-Paris, 2004).

La distribución de *T. pygmaeus* y *T. marmoratus* en las zonas de contacto del oeste de Portugal está modelada por la altitud, precipitaciones relativas máximas, número medio anual de días de helada y permeabilidad del suelo. En el este de Portugal y zonas próximas de España por la radiación solar anual media, y en España por la altitud, número medio anual de días de helada, precipitaciones máximas en 24 h, permeabilidad del suelo y precipitaciones relativas máximas (Arntzen y Espregueira Themudo, 2008).<sup>2</sup>

En el centro de Portugal *T. pygmaeus* parece estar expandiendo su área hacia el norte y reemplazando a *T. marmoratus*, que solamente se encuentra en algunos enclaves (Themudo y Arntzen, 2007b).<sup>1</sup>

Está presente desde zonas cercanas al nivel del mar (por ejemplo en el cabo de Trafalgar) (Reques, 2004) hasta unos 1.500 m de altitud en la Sierra de Segura (García-Cardenete *et al.*, 2003). Su distribución se encuentra dentro del dominio climático mesomediterráneo, con temperaturas medias anuales de 12 a 16° C sin temperaturas muy extremas (García-Paris *et al.*, 2004).

1. Alfredo Salvador. 18-12-2007; 2. Alfredo Salvador. 31-03-2009

### Ecología trófica

Los adultos se pueden alimentar tanto en tierra como dentro del agua. En tierra utilizan el olfato y la vista para detectar sus presas que suelen ser insectos (larvas de coleópteros, adultos de carábidos y curculiónidos, hormigas, etc.) (Díaz Paniagua *et al.*, 2005) y otros invertebrados terrestres (lombrices de tierra, babosas, arañas, etc.). Pueden atrapar presas de gran tamaño con relación al de su cuerpo (Figura 1). Dentro del agua los tritones pueden alimentarse de huevos, renacuajos y larvas de anfibios, larvas de insectos y de crustáceos (incluyendo cangrejos de pequeño tamaño) etc. (Díaz Paniagua *et al.*, 2005). En condiciones experimentales se ha observado depredación de huevos de su propia especie (Pérez-Santigosa *et al.*, 2003; Marco, 2004).



**Figura 1.** Hembra de tritón pigmeo junto a una lombriz de tierra recién regurgitada. © Ricardo Reques.

Las larvas de tritón pigmeo se alimentan principalmente de zooplancton y de larvas de insectos (Tabla 1). Generalmente, las larvas de esta especie cazan en la columna de agua a diferencia de otros urodelos que son bentónicos Díaz-Paniagua, 1979).

**Tabla 1.** Dieta de larvas (en %) de *Triturus pygmaeus* estudiada en dos localidades diferentes.

Taxón		Mérida (Rodríguez Jiménez, 1985)	Doñana (Díaz-Paniagua, 1979; Díaz-Paniagua et al., 2005)
Rotíferos			0,01
Moluscos	Gasterópodos	3,02	0,30
Arácnidos	Acarina		0,19
Crustáceos	Cladóceros	17,43	70,70
	Ostrácodos	16,64	4,80
	Copépodos	50,27	16,78
	Isópodos		0,86
Insectos	Larvas de efemeróptero	0,44	10,12
	Larvas de coleóptero	1,56	0,61
	Larvas de díptero	7,60	4,58
	Larvas de odonato	2,79	
	Heterópteros	0,11	0,09
	Homópteros		0,34
Anfibios	Larvas de urodelo	0,11	

## Reproducción

El inicio del periodo reproductor es variable dependiendo de la latitud, de la altitud y de las condiciones hídricas de los lugares de reproducción. Generalmente la actividad de los tritones comienza coincidiendo con las primeras lluvias otoñales observándose desplazamientos hacia los lugares de reproducción. En Doñana se observan adultos en el agua en el mes de noviembre y las puestas comienzan en diciembre (Díaz-Paniagua, 1979). Estas fechas coinciden aproximadamente con las observadas en las provincias de Cádiz y Córdoba siempre que las charcas u otros hábitats utilizados para la reproducción se hayan llenado de agua (Reques 2000; 2002). En ambas provincias se han observado puestas desde el mes de noviembre hasta el mes de marzo (R. Reques, datos no publicados.). Si los lugares de reproducción no han retenido suficiente agua el inicio de la reproducción se puede retrasar hasta los meses de febrero o marzo, al menos en la provincia de Córdoba. En Extremadura la actividad se inicia igualmente con las primeras lluvias otoñales pero retrasan la reproducción hasta el mes de marzo (Rodríguez-Jimenez, 1985).

En la provincia de Córdoba se ha observado que en determinados periodos del invierno en los que baja mucho la temperatura del agua se interrumpe la actividad reproductora y los individuos salen del agua (R. Reques, datos no publicados.).

El tritón pigmeo desarrolla un elaborado cortejo que ha sido descrito en detalle por Hidalgo Villa et al. (2002) para una población de Doñana. En él se pueden distinguir tres fases: 1) orientación, 2) exhibición estática y 3) deposición del espermatóforo. Las fases de orientación y exhibición pueden alternarse entre sí varias veces. En total se han descrito nueve pautas diferentes de comportamiento de cortejo para los machos y cinco para las hembras.

*Pautas descritas en machos* (Hidalgo-Villa et al., 2002; Díaz-Paniagua, 2005):

**Olfateo:** El macho se aproxima a la hembra y acerca su hocico a la cabeza, los flancos o la cloaca de la hembra.

**Exhibición:** El macho se sitúa frente a la hembra, extiende la cola y, estirando las patas, presenta a la hembra una vista lateral del cuerpo de manera que muestra la coloración conspicua de la cola y de la cresta. Este comportamiento puede realizarlo mientras avanza hacia la hembra intentando cortar el paso para atraer su atención.

**Abanico lento:** El macho realiza un movimiento lento y regular de la porción distal de la cola que puede estar más o menos flexionada contra el cuerpo. Estos movimientos los realiza frente a la hembra y puede detener y reiniciar el proceso varias veces.

**Látigo:** Se trata de un movimiento repentino y brusco de la cola que realiza arqueando el cuerpo y lanzando la cola hacia la hembra sin llegar nunca a tocarla. Esto crea una corriente de agua hacia la hembra.

**Flamenco:** El macho se sitúa con la espalda y la cola hacia la hembra con la cabeza elevada y los miembros extendidos. Eleva la cola formando un ángulo de entre 45 y 90° con el sustrato y comienza a ondular lentamente la porción extrema de la cola.

**Serpenteo:** El macho está situado delante de la hembra en la misma dirección y sentido y comienza a alejarse lentamente con su cuerpo pegado al sustrato. Simultáneamente hace ligeros movimientos ondulatorios con la cola mientras eleva su base, manteniendo el resto de la misma paralelo al sustrato, y arrastra la cloaca.

**Temblo:** Tras el “serpenteo”, el macho permanece de espaldas a la hembra y produce movimientos espasmódicos de la cola en toda su longitud. La cola permanece poco elevada respecto del resto del cuerpo.

**Deposición del espermatóforo:** Con la cola elevada y formando un ángulo de 45° o más, el macho libera el espermatóforo saltando un poco hacia delante. Esto se produce después de que la hembra lo siga muy de cerca, llegando a tocar con su hocico el extremo de la cola del macho.

**Señalización del espermatóforo:** Justo después de la deposición del espermatóforo el macho gira hasta situarse en posición perpendicular a la hembra de forma que el espermatóforo queda situado entre ambos. Entonces el macho mueve el extremo de la cola en dirección al espermatóforo creando un movimiento ondulatorio que provoca una corriente de agua hacia la hembra. La hembra avanza lentamente mientras el macho se va desplazando hasta que se ésta se sitúa sobre el espermatóforo y lo absorbe con la cloaca.

*Pautas descritas en hembras* (Hidalgo-Villa *et al.*, 2002; Díaz-Paniagua, 2005):

**Atención:** Durante el cortejo se considera que la hembra muestra un comportamiento de atención hacia el macho cuando permanece inmóvil con la cabeza orientada hacia los movimientos de la cola del macho.

**Olfateo:** La hembra se aproxima al macho y acerca su hocico a la cabeza, los flancos o la cloaca de éste.

**Abanico lento:** La hembra realiza un movimiento lento y regular de la porción distal de la cola que puede estar más o menos flexionada contra el cuerpo.

**Toque de cola:** Durante el cortejo, mientras el macho ejecuta pautas como la de “flamenco”, la hembra puede aproximarse con la cabeza ligeramente elevada y tocar la parte inferior de la cola del macho. Esto suele ocurrir en estados avanzados del cortejo previos a la deposición del espermatóforo.

**Recogida del espermatóforo:** Cuando el macho ha depositado el espermatóforo y ejecuta la pauta e “señalización del espermatóforo”, la hembra avanza lentamente colocándose encima de éste y absorbiéndolo con la cloaca. En este proceso, la hembra toca con su hocico el flanco o la cola del macho que está situado perpendicularmente a la hembra.

El cortejo suele iniciarse con un reconocimiento olfativo previo de los sexos para el cual los dos individuos se aproximan y acercan su hocico a distintas partes del cuerpo de la pareja. En ese momento el macho puede realizar movimientos de cola. Tras esta primera fase se inicia la de exhibición en la que el macho se coloca delante de la hembra y ejecuta las pautas de “abanico lento” y “látigazo” de forma repetida. La última fase culmina con la deposición del espermatóforo por parte del macho y la absorción del mismo por parte de la hembra. En esta fase el macho ejecuta las pautas de “flamenco”, “temblor” y “serpenteo” y la hembra responde con contactos ocasionales en cola y flanco del macho. Una vez que el macho deposita el

espermatóforo, mediante la pauta “señalización del espermatóforo” el macho orienta a la hembra hasta que esta se coloca sobre el paquete de esperma y se adhiere a su cloaca.

El cortejo puede ser interrumpido varias veces al tener que salir con cierta frecuencia a respirar (R. Reques, datos no publicados), si bien tras esta interrupción generalmente vuelven a sumergirse y a retomar el cortejo. En otros tritones se ha observado que la concentración de oxígeno disuelto en el agua puede ser un factor que determina el tiempo de cortejo y afectar a los patrones temporales del comportamiento sexual durante el cortejo (Halliday, 1977).

En esta especie se han descrito casos de interacciones entre machos durante el cortejo (Reques y Halliday, datos no publicados). Para ello, se realizaron ensayos en condiciones experimentales introduciendo dos machos junto a una hembra receptiva. De 22 ensayos realizados se encontraron interacciones en ocho casos (36,36%). Las parejas de machos diferían su tamaño corporal y en todos los casos en los que finalmente había deposición de espermatóforo (3 casos, un 13,63% de las veces), éste fue depositado por los machos más grandes y nunca por los menores. En estos ensayos se comprobó que los machos de mayor tamaño eran los que más tiempo cortejaban a la hembra.

Las pautas consideradas como interacción entre machos son básicamente tres (Reques y Halliday, datos no publicados):

Olfatear: un individuo se acerca a otro y huele el flanco o la cola o la cabeza.

Movimiento de cola: tras el olfateo, pueden darse unos movimientos de cola semejantes a los del cortejo, que pueden disuadir al oponente.

Desplazamiento: unido al movimiento de cola, el macho agresor puede inducir un retroceso del adversario acercándose mucho a él.

No se han observado ataques con mordiscos a los adversarios como los que describen Zuiderwijk y Sparreboom (1986) para otras especies de tritones europeos.

El tamaño relativo de los machos está relacionado con el tiempo de interacción. Cuando los tamaños de los individuos eran parecidos, el tiempo que interaccionaban fue mayor que cuando las diferencias en tamaño eran grandes (Reques y Halliday, datos no publicados).

Una misma hembra puede recoger espermatóforos de diferentes machos antes de iniciar la ovoposición (R. Reques, obs. pers. en condiciones de cautividad).

### *Puesta*

La fecundación es interna por lo que las hembras han de seleccionar los lugares en los que realizar la puesta. Para ello, buscan plantas sumergidas con hojas flexibles y suficientemente anchas para dar cabida a un huevo, descartando las plantas con hojas finas y alargadas (Díaz-Paniagua, 1986). Las hembras ponen los huevos individualmente en diferentes hojas doblando después la misma para envolver el huevo. Este proceso es lento y la realización de una puesta completa puede prolongarse durante varios días. Las especies de plantas *Mentha pulegium* y *Hypericum elodea* fueron las más usadas para realizar las puestas en dos charcas temporales de Doñana (Díaz-Paniagua, 1986b). No obstante, si las hembras no encuentran plantas adecuadas pueden depositar los huevos aislados sobre la superficie de piedras o troncos (R. Reques, obs. pers. en cautividad).

Díaz-Paniagua (1989) ha descrito el comportamiento de puesta. Las hembras olfatean las hojas de las plantas sumergidas en la charca. Después de seleccionar el lugar, trepan sobre la planta y apoyan las patas traseras en la hoja elegida hasta que consiguen doblarla, entonces sitúan la cloaca en el centro de la hoja y depositan el huevo que queda pegado en el hueco de la hoja. Este proceso dura unos 4.7 minutos y puede ser interrumpido para salir a respirar al exterior. Las hembras de mayor tamaño realizan la ovoposición de manera más eficiente que las de menor tamaño.

El número de huevos que pone una hembra oscila generalmente entre 148 y 382 (González de la Vega, 1988). Dado el tiempo que invierte cada hembra en poner individualmente cada huevo, la puesta completa puede durar de 75 a 90 días (Díaz-Paniagua, 1989).

### *Eclosión*

También en condiciones controladas de laboratorio se ha estudiado la tasa de eclosión en poblaciones de Doñana en tres momentos diferentes resultando ser de 36,4, 40,2 y 45,5 %

(Marco *et al.*, 2005). La mayoría de los individuos que murieron detuvieron su desarrollo en el estadio 33 de Harrison (1969) lo que está relacionado con un problema genético conocido como síndrome de detención del desarrollo embrionario.

En condiciones de cautividad con temperatura entre 15 y 20 °C la eclosión se produce a los 10 ó 15 días (González de la Vega, 1988).

#### *Desarrollo larvario*

En Doñana el periodo larvario se inicia en enero y se prolonga hasta julio (Díaz-Paniagua, 1979) y en Extremadura desde marzo hasta julio (Rodríguez-Jiménez, 1985). En este periodo se pueden superponer varias cohortes distintas. La duración del periodo larvario es de unos 3,5 meses (González de la Vega, 1988), aunque esto varía dependiendo de las condiciones bióticas y abióticas de las charcas. En Huelva las larvas alcanzan la metamorfosis con una longitud total de entre 37 y 56 mm (González de la Vega, 1988). En ocasiones el periodo larvario puede prolongarse durante periodos de tiempo más largos. En una población de Alcalá la Real se han descrito individuos con características neoténicas (Fuentes-Martín, 2007) de unos 80 mm de longitud (Figura 1).



**Figura 1.** Tritón con características neoténicas perteneciente a una población de Alcalá la Real (Jaén). Se pueden observar los penachos branquiales junto a caracteres sexuales como son el abultamiento de la cloaca y la cresta dorsal desarrollada. (C) Javier Fuentes Martín.

#### **Edad de madurez sexual y longevidad**

En Doñana los tritones más longevos estudiados se correspondían a hembras de 10 años y machos de 9 años, teniendo el 50 % de las hembras y el 65% de los machos edades comprendidas entre los dos y los tres años (Díaz-Paniagua *et al.*, 1986). La madurez sexual en esta localidad se alcanza en el primer o segundo año de vida (Díaz-Paniagua *et al.*, 1996). Sin embargo, en poblaciones del sur de Portugal se ha estimado que la madurez sexual se alcanza a los cuatro años y la longevidad es de 11 y 12 años (Caetano, 1990, Caetano y Castanet, 1993).

#### **Interacciones entre especies**

Cuando coinciden con otras especies de urodelos en las mismas charcas puede existir una competencia por el alimento. En algunas charcas coinciden con tritón ibérico (*Lissotriton boscai*) y se han descrito diferencias específicas en las estrategias de depredación de las larvas. *Triturus pygmaeus* suele cazar al acecho, ocultándose entre la vegetación en la columna de agua (Díaz-Paniagua, 1979).

#### **Depredadores**

En condiciones experimentales se ha comprobado que los huevos de tritón jaspeado pigmeo son depredados fundamentalmente por especies herbívoras como pueden ser las larvas de sapo de espuelas (*Pelobates cultripes*) y los cangrejos rojos americanos (*Procambarus clarkii*) que los consumen al ingerir las plantas de las que se alimentan. Otras especies depredadoras

de huevos son ditiscidos adultos (*Cybister lateralomarginalis*) y tritones adultos (*Lissotriton boscai* y *Triturus pygmaeus*) entre otras especies (Pérez-Santigosa *et al.*, 2003). Las larvas también pueden ser depredadas por larvas de insectos acuáticos (ditiscidos, odonatos, etc.), cangrejos de río, gambusias y por otros urodelos (larvas de gallipato, salamandra y tritón y adultos de gallipato y tritón) (R. Reques, obs. pers. en cautividad).

No hay datos específicos sobre depredadores de los adultos. No se ha observado depredación de adultos en Doñana, lo que puede deberse a su toxicidad (Díaz-Paniagua *et al.*, 2007).<sup>1</sup>

### Parásitos

No tenemos constancia de información sobre parásitos.

Otras contribuciones: 1. Alfredo Salvador. 31-03-2009

### Actividad

Hay poca información acerca de la actividad de estos tritones en la fase terrestre pero ésta coincide con los periodos de lluvia (Díaz Paniagua, 1987).

Generalmente el inicio de la actividad anual de los tritones empieza con las primeras lluvias otoñales, observándose desplazamientos hacia los lugares de reproducción. En Doñana se observan adultos en el agua en el mes de noviembre y las puestas comienzan en diciembre (Díaz-Paniagua, 1979). Estas fechas coinciden aproximadamente con las observadas en las provincias de Cádiz y Córdoba siempre que las charcas u otros hábitats utilizados para la reproducción se hayan llenado de agua (Reques 2000; 2002). En ambas provincias se han observado puestas desde el mes de noviembre hasta el mes de marzo (Reques, obs. pers.). Si los lugares de reproducción no han retenido suficiente agua el inicio de la reproducción se puede retrasar hasta los meses de febrero o marzo al menos en la provincia de Córdoba. En Extremadura la actividad se inicia igualmente con las primeras lluvias otoñales pero retrasan la reproducción hasta el mes de marzo (Rodríguez-Jimenez, 1985).

En la provincia de Córdoba se ha observado que en determinados periodos del invierno en los que baja mucho la temperatura del agua se interrumpe la actividad reproductora y los individuos salen del agua (R. Reques, datos no publicados).

Durante el periodo estival, los adultos suelen estar inactivos al menos en el sur de la Península Ibérica (Díaz-Paniagua *et al.* 2005).

La actividad diaria es fundamentalmente nocturna durante la fase acuática si bien ésta varía a lo largo de la misma ya que, en su inicio, se muestran más activos tras la puesta de sol y las primeras horas de la noche, mientras que, al avanzar esta fase, la actividad se prolonga durante toda la noche (Díaz-Paniagua, 1989).

### Dominio vital

No se conoce información sobre el dominio vital de esta especie.

### Patrón social y comportamiento

No suelen mostrar tendencia a agregarse los individuos. En la época de reproducción pueden producirse interacciones entre machos mientras realizan el cortejo a las hembras (R. Reques y T. Halliday, datos no publicados).

En la fase terrestre, tanto juveniles como adultos, pueden encontrarse juntos en los mismos refugios (R. Reques, obs. pers.).

## Bibliografía

- Arntzen, J. W., Beja, P., Bosch, J., Tejedo, M., Lizana, M., Jehle, R., Martínez-Solano, I., Salvador, A., García-París, M., Gil, E. R. (2004). *Triturus pygmaeus*. En: IUCN 2006. 2006 IUCN Red List of Threatened Species.
- Arntzen, J. W., Beja, P., Bosch, J., Tejedo, M., Lizana, M., Jehle, R., Martínez-Solano, I., Salvador, A., García-París, M., Recuero Gil, E., Márquez, R., Sa-Sousa, P., Díaz Paniagua, C. (2008). *Triturus pygmaeus*. En: IUCN 2008. 2008 IUCN Red List of Threatened Species. <[www.iucnredlist.org](http://www.iucnredlist.org)>.
- Arntzen, J. W., Espregueira Themudo, G. (2008). Environmental parameters that determine species geographical range limits as a matter of time and space. *Journal of Biogeography*, 35 (7): 1177-1186.
- Astudillo, G. J., García-París, M., Arano, B. (1997). *Triturus marmoratus* (Latreille, 1800). Pp. 123-126. En: Pleguezuelos, J. M. (Ed.). *Distribución y biogeografía de los anfibios y reptiles en España y Portugal*. Monografías de Herpetología, 3. Universidad de Granada, Asociación Herpetológica Española, Granada.
- Busack, S. D., Jericho, B.G., Maxxon, L.R., Uzzell, T. (1988). Evolutionary relationships of salamanders in the genus *Triturus*: The view from immunology. *Herpetologica*, 44: 307-316.
- Caetano, M. H. (1990). Use and results of skeletochronology in some urodels (*Triturus marmoratus* Latreille 1800 and *Triturus boscai* Lataste 1879). *Annales des Sciences Naturelles Zoologie*, 11: 197-199.
- Caetano, M. H., Castanet, J. (1993). Variability and microevolutionary patterns in *Triturus marmoratus* from Portugal: age, size, longevity and individual growth. *Amphibia-Reptilia*, 14: 117-129.
- 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.
- Díaz-Paniagua C., Mateo, J.A., Andreu, A. (1996). Age and size structure of small marbled newt populations (*Triturus marmoratus pygmaeus*) from Doñana National Park (SW Spain). A case of dwarfism among dwarfs. *J. Zool. Lond.*, 239: 83-92.
- Díaz-Paniagua, C. (1986b) Reproductive period of amphibians in the biological reserve of Doñana ( SW Spain ). Pp. 429-432. En: Rocek, Z (Ed.). *Studies in Herpetology*. Charles University , Prague .
- Díaz-Paniagua, C. (1979). Estudio de las interacciones entre *Triturus marmoratus* y *Triturus boscai* (Amphibia: Caudata) durante su período larvario. *Doñana, Acta Vertebrata*, 6: 19-53.
- Díaz-Paniagua, C. (1989). Ovoposition behaviour of the southern marbled newt *Triturus marmoratus pygmaeus*. *Journal of Herpetology*, 23: 159-163.
- 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. Ministerio de medio Ambiente.
- Díaz-Paniagua, C., Mateo, J. A., Andreu, C. (1996). Age and size structure of populations of small marbled newts (*Triturus marmoratus pygmaeus*) from Doñana National Park (SW Spain). A case of dwarfism among dwarfs. *J. Zool. Lond.* , 239: 83-92.
- Díaz-Paniagua, C. (1986). Selección de plantas para la ovoposición en *Triturus marmoratus*. *Rev. Esp. Herp.*, 1: 317-328.
- Díaz-Paniagua, C., Portheault, A., Gómez-Rodríguez, C. (2007). Depredadores de los anfibios adultos de Doñana: Análisis cualitativo. Pp. 148-157. En: Gosá, A., Egaña-Callejo, A., Rubio, X.

(Eds.). *Herpetologia iberiarraren egoera = Estado actual da Herpetologia Ibérica = Estado actual de la Herpetologia Ibérica : Lehen Herpetologia Kongressua Euskal Herrian, IX Congresso Luso-Espanhol, XIII Congreso Español de Herpetología*. Munibe. Suplemento, nº 25. 303 pp.

Dorda, J., Esteban, M. (1986). Evolution and subspeciation of Iberian *Triturus marmoratus*. Pp. 159-163. En: Roček, Z. (Eed.). *Studia Herpetologica*. Charles University, Prague.

Espregueira Themudo, G., Arntzen, J. W. (2008). *Triturus marmoratus* (Latreille, 1800). Pp. 102-103. 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.

Estes, R. (1981). Gymnophiona, Caudata. En: Kuhn, O. (Ed.). *Handbuch der Palaeoherpetologie*. Vol 2. Gustav Fischer Verlag. Stuttgart.

Fuentes-Martín, J. (2007). [http://www.sierradebaza.org/Fichas\\_fauna/00\\_Anfibios/05-04\\_triton-pigmeo/triton\\_pigmeo.htm](http://www.sierradebaza.org/Fichas_fauna/00_Anfibios/05-04_triton-pigmeo/triton_pigmeo.htm)

García-Cardenete, L., González de la Vega, J. P., Barnestein, J. A. M., Pérez-Contreras, J. (2003). Consideraciones sobre los límites de distribución en altitud de anfibios y reptiles en la Cordillera Bética (España), y registros máximos para cada especie. *Acta Granatense*, 2: 93-101.

García-Paris, M. (2002). *Triturus pygmaeus*. Pp. 70-72. En: Pleguezuelos, J. M., Márquez, R., Lizana, M. (Eds.). *Atlas y Libro Rojo de los Anfíbios y Reptiles de España*. Dirección General de Conservación de la Naturaleza- Asociación Herpetológica Española, Madrid.

García-Paris, M., Arano, B., Herrero, P. (2001). Molecular characterization of the contact zones between *Triturus pygmaeus* and *T. marmoratus* (Caudata: Salamandridae) in Central Spain and their taxonomic assessment. *Rev. Esp. Herp.*, 15: 115-126.

García-Paris, M., Herrero, P., Martín, C., Dorda, J., Esteban, M., Arano, B. (1993). Morphological characterization, cytogenetic analysis and geographical distribution of the Pygmy marbled newt *Triturus marmoratus pygmaeus* (Wolf, 1905)(Caudata, Salamandridae). *Bijdragen tot de Dierkunde*, 63: 3-14.

García-Paris, M., Montori, A., Herrero, P. (2004). *Amphibia, Lissamphibia*. En: Fauna Ibérica, vol. 24. Ramos M.A. et al. (Eds.). Museo Nacional de Ciencias Naturales. CSIC. Madrid. 640 pp.

González de la Vega, J. P. (1988). *Anfibios y Reptiles de la provincia de Huelva*. Ertisa, Huelva. 238 pp.

González, J. E., Sanchíz, B. (1986). Consideraciones metodológicas sobre el análisis evolutivo: el caso de los morfotipos vertebrales actuales y fósiles del género *Triturus* (Caudata, Salamandridae). *Estudios Geológicos*, 42: 479-486.

Grossenbacher, K. (2004). Bestimmungsschlüssel für die Larven der europäischen Schwanzlurche. Pp. 1133-1141. En: Thiesmeier, B., Grossenbacher, K. (Eds.). *Handbuch der Reptilien und Amphibien Europas*. Band 4/II B. Schwanzlurche (Urodela). II B. Schwanzlurche III. *Triturus 2, Salamandra*. Aula-Verlag, Wiebelsheim.

Halliday, T. R. (1977). The courtship of European newts. an evolutionary perspective. Pp. 185-232. En: Taylor, D.H., Guttman, S.L. (Eds.). *Reproductive Biology of Amphibians*. Plenum Press, New York.

Harrison, G. (1969). Harrison stages and description of the normal development of the spotted salamander *Ambystoma punctatum* (Limn.). Pp. 44-46. En: Harrison, R.G. (Ed.). *Organization and Development of the Embryo*. Yale University Press, New Haven.

Hecht, M., Hoffstetter, R. (1962). Note préliminaire sur les amphibiens et les squamates du Landénien Supérieur et du Tongrien de Belgique. *Bulletin de l'Institut Royal des Sciences Naturelles de Belgique*, 38: 1-30.

- Herrero, P., Montori, A., Arano, B. (2003). *Triturus pygmaeus* (Wolterstorff, 1905) – Südlicher Marmorolch. Pp. 543-553. En: Thiesmeier, B., Grossenbacher, K. (Eds.). *Handbuch der Reptilien und Amphibien Europas*. Band 4/II A. Schwanzlurche (Urodela). II A. Salamandridae II: *Triturus* 1. Aula-Verlag, Wiebelsheim.
- Hidalgo-Villa, J., Pérez-Santigosa, N., Díaz-Paniagua, C. (2002). The sexual behaviour of the pygmy newt, *Triturus pygmaeus*. *Amphibia-Reptilia*, 23: 393-405.
- Malkmus, R. (2004). *Amphibians and Reptiles of Portugal, Madeira and the Azores-Archipelago*. A. R. G. Gantner Verlag K. G., Ruggell.
- Marco, A. (2004). El tritón pigmeo canibaliza huevos ingiriendo completas las hojas que los envuelven. *Bol. Asoc. Herpetol. Esp.*, 15 (1): 17-19
- Marco, A., Ortíz, M. E., Del Llano, J. M. (2005). Síndrome de detención del desarrollo embrionario. *Bol. Asoc. Herpetol. Esp.*, 16 (1-2): 52-55.
- Martínez-Solano, I. (2006). Atlas de distribución y estado de conservación de los Anfibios de la Comunidad de Madrid. *Graellsia*, 62: 253-291.
- Milner, A.C., Milner, A.R., Estes, R. (1982). Amphibians and Squamates from the Upper Eocene of Hordle Cliff, Hampshire. A preliminary report. *Tertiary Research*, 4: 149-154.
- Ortiz-Santaliestra, M., Marco, A., Fernández-Beneitez, M. J., Lizana, M. (2007). Effects of ammonium nitrate exposure and water acidification on the dwarf newt: The protective effect of oviposition behaviour on embryonic survival. *Aquatic Toxicology*, 85 (4): 251-257.
- Pérez-Santigosa, N., Hidalgo-Villa, J. Díaz-Paniagua, C. (2003). Depredación y consumo de huevos de tritón pigmeo, *Triturus pygmaeus*, en los medios acuáticos temporales de Doñana. *Rev. Esp. Herp.*, 17: 11-19.
- Pleguezuelos, J. M., Feriche, M. (2003). *Anfibios y Reptiles*. Granada. Guías de la naturaleza. Diputación de Granada. 188 pp.
- Reques, R. (2000). *Anfibios. Ecología y conservación*. Serie Recursos Naturales de Córdoba. Diputación de Córdoba. Delegación de medio Ambiente y Protección Civil. 140pp.
- Reques, R. (2002). *Estudio para la Catalogación de Charcas con Interés Herpetológico en la Provincia de Cádiz*. Informe técnico. Delegación provincial de Cádiz. Consejería de Medio Ambiente. Junta de Andalucía. 800 pp + 1 CD.
- Reques, R. (2004). Hábitats reproductivos de anfibios en la provincia de Cádiz: perspectivas para su conservación. *Revista de la Sociedad Gaditana de Historia Natural*, 4: 83-13.
- Reques, R., Pleguezuelos, J. M., Caro, J. (2006). *Parajes de interés herpetológico en Andalucía*. Informe técnico de la Consejería de medio Ambiente. Junta de Andalucía. Tomos I y II: 572 pp.
- Rodríguez-Jimenez, A. J. (1985). Competencia trófica entre *Pleurodeles waltl* y *Triturus marmoratus* (Amphibia, Caudata) durante el desarrollo larvario en cursos fluviales temporales. *Alytes*, 3: 21-30.
- Romero, D., Real, R. (2007). Albinismo parcial de un macho de *Triturus pygmaeus* (Wolterstorff, 1905). *Boletín de la Asociación Herpetológica Española*, 18: 93.
- Romero, D., Real, R. (2008). Emplazamiento de juveniles de *Triturus pygmaeus* (Wolterstorff, 1905) durante la época estival, en una charca temporal de Cádiz. *Boletín de la Asociación Herpetológica Española*, 19: 18-19.
- Salvador, A. (1974). *Guía de los anfibios y reptiles españoles*. ICONA, Madrid.
- Salvador, A., García-París, M. (2001). *Anfibios Españoles*. Canseco Editores, Talavera de la Reina.

Sequeiro, F. Ferrand, N., Harris, D. J. (2006). Assessing the phylogenetic signal of the nuclear  $\beta$ -Fibrinogen intron 7 in salamandrids (Amphibia: Salamandridae). *Amphibia-Reptilia*, 27: 409-418.

Themudo, G. E., Arntzen, J. W. (2007a). Molecular identification of marbled newts and a justification of species status for *Triturus marmoratus* and *T. pygmaeus*. *Herpetological Journal*, 17 (1): 24-30.

Themudo, G. E., Arntzen, J. W. (2007b). Newts under siege: range expansion of *Triturus pygmaeus* isolates populations of its sister species. *Diversity and Distributions*, 13 (5): 580-586.

Zuiderwijk, A., Sparreboom, M. (1986). Territorial behaviour in crested newt *Triturus cristatus* and marbled newt *T. marmoratus*. *Bijdr. Dierk.*, 56: 205-213.

Revisiones: 18-12-2007; 25-03-2008; 31-03-2009