

“Unken reflex” en el tritón ibérico, *Triturus boscai*: postura defensiva innata en hábitats terrestres

ADOLFO MARCO¹ & JESÚS LEGUÍA²

¹Estación Biológica de Doñana, CSIC
Apartado 1056, Sevilla 41013, España
amarco@cica.es

²El Rosal, 10, Monsagro 37532, Salamanca, España

Resumen: Se describe la exhibición de la postura defensiva estereotipada denominada “unken reflex” en el tritón ibérico, *Triturus boscai*. Tras un ataque simulado en el que se incluyen leves golpes en el dorso del cuello, tritones adultos exhibieron con frecuencia una postura rígida que consistía en arquear el cuerpo, levantando la cola y la cabeza y estirando las extremidades. En esta postura mostraban la coloración anaranjada o rojiza de las zonas ventrales de la cabeza, cuerpo y cola. Esta postura fue también exhibida por tritones recién metamorfoseados que nunca la habían observado antes en otro individuo. Se trata por tanto de una conducta innata que no requiere aprendizaje por parte de los tritones. Cuando los tritones estaban en fase terrestre la respuesta antidepredadora más frecuente fue la postura Unken. Sin embargo, esta postura nunca fue exhibida cuando el tritón se encontraba en el agua, donde la respuesta defensiva fue siempre la huida. Tritones en fase acuática que eran sacados del agua exhibían inmediatamente la postura Unken aunque con menor frecuencia que individuos en fase terrestre. Como alternativa a la postura Unken, los tritones permanecieron totalmente inmóviles en una postura horizontal habitual o escaparon activamente. No se han observado diferencias significativas entre sexos y clases de edad postmetamórficas en su respuesta antidepredadora ni en la duración de la postura Unken. La exhibición de esta postura varió entre 3 s y 760 s, con un valor medio de 78 s. Las larvas nunca exhibieron la postura Unken y en agua, ante un ataque, siempre escaparon nadando.

Palabras clave: Urodela, *Triturus boscai*, *Unken reflex*, defensa, conducta

Abstract: Unken reflex on Bosca’s newt (*Triturus boscai*): innate defensive behaviour for the terrestrial life.- We describe the display of an stereotyped defensive behaviour on Bosca’s newt, *Triturus boscai*, considered as “Unken reflex”. After a simulated attack where newts were prodded on the dorsal part of the neck, adults frequently exhibited a rigid posture arching the entire body, raising up the tail and head and extending the arms and legs. On that posture newts showed the red or orange ventral coloration. This posture was also exhibited by newly metamorphosed newts that had never observed that posture before on other newts. We may consider that the Unken posture is innate and newts do not require learning to exhibit it. When newts were on terrestrial life, the Unken posture was the most frequent antipredator response. However, this posture was never exhibited when newts were in the water. In the aquatic environment, the defensive response was always the active swimming. Newts on aquatic life that moved out of the water, immediately exhibited the Unken posture, but with less frequency than newts in terrestrial phase. Other defensive responses despite of Unken posture were total immobility on the usual horizontal posture or active running. There were not significant differences among sexes or post-metamorphic age classes on the antipredator response and the duration of the Unken posture. The display of the Unken posture varied from 3 to 760 s, and the average was 78 s. Larvae never exhibited the Unken posture and after an attack in the water, they always responded by actively swimming away.

Key words: Urodela, *Triturus boscai*, *Unken reflex*, defence, behaviour

INTRODUCCIÓN

La defensa contra los depredadores es un elemento importante en la vida de los animales, pues puede influir decisivamente en su supervivencia. Los urodelos exhiben una gran

variedad de adaptaciones morfológicas y conductas que los protegen de sus depredadores (DUELLMAN & TRUEB, 1994; STEBBINS & COHEN, 1995). Además, estas respuestas defensivas suelen interaccionar sinérgicamente incrementando su eficiencia (BRODIE, 1977).

La postura suele ser importante en la defensa (BRODIE III, 1989; DUCEY & BRODIE, 1991). Determinadas posturas pueden crear una impresión de mayor tamaño corporal, imitar a un depredador agresivo, exhibir zonas corporales no vitales o con mayor concentración de sustancias tóxicas o proteger zonas vitales (rev: DUELLMAN & TRUEB, 1994). Una respuesta defensiva descrita en urodelos es el denominado "Unken reflex" (HINSCHKE, 1926). Esta postura normalmente supone el arqueamiento de todo el cuerpo, de forma que la cabeza y la cola se elevan y las extremidades se estiran. En esta postura las zonas ventrales son exhibidas. Esta conducta estereotipada suele ir asociada con coloraciones ventrales llamativas y con pieles venenosas (GRIFFITHS, 1995). Unken es el nombre común en alemán del sapo de vientre de fuego, *Bombina bombina* (HINSCHKE, 1926), primera especie en la que se describió esta conducta. Esta estrategia defensiva ha sido descrita posteriormente en algunos géneros de tritones de la familia Salamandridae, que tienen coloraciones ventrales llamativas, como *Cynops*, *Notophthalmus*, *Paramesotriton*, *Salamandrina*, *Taricha* y *Triturus* (BRODIE, 1977; DENTON, 1990; LANZA, 1967). En el género *Triturus*, la postura Unken ha sido descrita en las especies *T. alpestris*, *T. cristatus*, *T. helveticus* y *T. vulgaris* (BRODIE, 1977). Una variación de la postura Unken ha sido descrita en *Alytes cisternasii* como una fase de la conducta de apareamiento de las hembras (MARQUEZ & VERRELL, 1991).

Los urodelos pueden variar su conducta antidepredadora en función del tipo y la conducta del depredador (DUCEY & BRODIE, 1983) y, en concreto, el "Unken reflex" suele exhibirse durante ataques por pájaros y mamíferos carnívoros y no otros depredadores como serpientes (HOWARD & BRODIE, 1973).

Las especies de anfibios que exhiben la postura Unken suelen mostrar dorsalmente coloraciones de camuflaje. Las coloraciones llamativas defensivas (rojas, amarillas, negras) suelen estar ocultas en zonas ventrales que son

repentinamente mostradas cuando los anfibios son atacados (STEBBINS & COHEN, 1995). Son coloraciones aposemáticas, que los depredadores asocian con sabores o tactos irritantes o desagradables provocados por las sustancias tóxicas presentes en glándulas cutáneas (JOHNSON & BRODIE, 1972; GRIFFITHS, 1995). Las toxinas cutáneas en anfibios también pueden cumplir otras funciones, como proteger la sensible piel de los anfibios de ataques de hongos y bacterias (HABERMEHL, 1994).

El tritón ibérico, *T. boscai*, presenta un patrón de coloración similar a las especies en las que se ha observado la postura Unken. La coloración dorsal varía del pardo oliváceo o amarillento al pardo verdoso oscuro, siendo normalmente estas coloraciones más oscuras en la fase acuática (GARCÍA-PARIS, 1985; SALVADOR, 1985; BARBADILLO, 1987). El vientre es anaranjado, amarillo rojizo con manchas negras relativamente grandes y de forma redondeada. Se puede encontrar en el agua durante todo el año aunque también presenta un período estival de vida en medios terrestres.

En este estudio se ha observado la respuesta antidepredadora del tritón ibérico, *T. boscai* y se describe por primera vez la realización de la postura Unken en esta especie. Además, se analiza la frecuencia con la que los tritones ibéricos exhiben esta postura en función del hábitat en que se encuentren y se compara la respuesta antidepredadora entre individuos adultos de ambos sexos, recién metamorfoseados sin experiencia y larvas desarrolladas.

MATERIAL Y MÉTODOS

La descripción y el estudio de la respuesta defensiva del tritón ibérico se realizó en laboratorio. Se usaron un total de 86 tritones que se clasificaron en 4 categorías de edad y sexo: 1) larvas en un estado de desarrollo inmediatamente previo a la metamorfosis, 2) juveniles recién metamorfoseados; 3) hembras adultas; y 4) machos adultos. Los tritones adultos fueron capturados en un estanque situado en la

sierra de Francia (Monsagro, Salamanca) en Marzo de 1999. Fueron mantenidos en cautividad durante al menos 24 h antes de iniciar las pruebas y durante un máximo de 10 días. Las larvas y los juveniles sin experiencia se obtuvieron de la cría en cautividad desde la etapa de huevo. 40 huevos en diferentes estados de desarrollo fueron recolectados en Mayo de 1999 en el mismo estanque donde fueron capturados los adultos. Los huevos fueron mantenidos en recipientes de 40 L de agua hasta su eclosión y las larvas fueron mantenidas en los mismos recipientes hasta su metamorfosis. Los recipientes contenían 40 L de agua procedente del estanque de origen de los huevos, y contenían vegetación y fauna acuática abundante. Se añadió agua desclorada cuando fue necesario para mantener estable el volumen de agua en los recipientes. La metamorfosis se produjo al final de Agosto de 1999. Las pruebas con larvas se realizaron a final de Agosto y las pruebas en juveniles se realizaron dentro de las primeras 24 h tras la total reabsorción de las branquias.

Las pruebas se realizaron en tres condiciones distintas: 1) en el agua con individuos en fase acuática; 2) en tierra con individuos en fase acuática, y 3) en tierra con individuos en fase terrestre. Se consideró a un individuo en fase acuática cuando había estado dentro del agua durante al menos 24 h. Se consideró a un individuo en fase terrestre cuando había estado fuera del agua durante al menos 24 h. La mayoría de los tritones fueron evaluados en al menos 2 de las condiciones consideradas, pero siempre con una diferencia de 48 h entre dos pruebas consecutivas. Las larvas evaluadas no fueron usadas de nuevo tras su metamorfosis. Para el análisis de la frecuencia de exhibición de cada tipo de respuesta antidepredadora sólo se consideró la primera observación de cada animal tras un periodo de 48 horas sin ser testado.

Los individuos que se consideraron de fase acuática fueron mantenidos en recipientes de 40 L de agua procedente del estanque de origen de los tritones, y contenían vegetación y

fauna acuática abundante que sirvió de alimento. Los individuos considerados de fase terrestre fueron mantenidos hasta el inicio de los experimentos en recipientes rectangulares de una superficie de 30 × 22 cm. El fondo de los recipientes fue cubierto con tierra vegetal, musgos y ramas y fue mantenido permanentemente húmedo. Se aportó periódicamente nuevo suelo o material vegetal al fondo del contenedor que contenía abundantes invertebrados que sirvieron de alimento para los tritones. Todos los tritones fueron mantenidos en condiciones naturales de temperatura y fotoperíodo. La temperatura del agua durante la realización de las pruebas varió entre 15 y 19 grados Celsius.

Las pruebas en medio acuático se realizaron en un recipiente de 10 L de agua desclorada en el que el tritón se había aclimatado previamente durante 1h. Las pruebas en medio terrestre se realizaron sobre una superficie de madera húmeda. Para simular el ataque de un depredador y determinar la respuesta defensiva, al inicio de cada prueba los tritones fueron golpeados levemente en el dorso del cuello, sin causarles daño, con una barra delgada de plástico rígido con final romo. En cada prueba, los tritones fueron golpeados en un máximo de cinco ocasiones consecutivas. A continuación se anotaba la reacción del animal. Las conductas exhibidas, fueron agrupadas en tres categorías: 1) postura *Unken*, 2) huida y 3) inmovilidad en posición horizontal. En el caso de la postura *Unken*, se realizó una observación pormenorizada de la postura y se midió el tiempo de duración de dicha postura con un cronómetro digital. Tras las pruebas, todos los animales fueron devueltos al estanque de procedencia.

RESULTADOS

Ante un ataque simulado en el que se incluyen leves golpes en el dorso del cuello, tritones adultos exhibieron con frecuencia una conducta estereotipada que consistía en arquear el cuerpo, levantando la cola y la cabeza y es-

tirando las extremidades de forma que muestran la coloración anaranjada o rojiza de zonas ventrales de la cabeza, cuerpo y cola (Figura 1). Esta conducta fue exhibida inmediatamente después del ataque. Alternativamente, los tritones permanecieron totalmente inmóviles en una postura horizontal habitual o escaparon activamente. En individuos en total libertad se han observado similares respuestas antidepredadoras (observaciones personales).

En la postura Unken los tritones permanecen totalmente inmóviles y sólo al cabo de cierto tiempo (variable según individuos) comienzan a relajar progresivamente los músculos y tanto la cabeza como la cola van descendiendo progresivamente. Algunos individuos descienden ambos extremos corporales simultáneamente, o bien descienden un extremo antes del otro, observándose posturas incompletas de sólo la cabeza levantada o más frecuentemente sólo la cola levantada. En algunos casos la cola se arqueó hacia delante, aproximándose e incluso contactando con la cabeza. En otros individuos la cola se irguió vertical. Excepcionalmente, algunos tritones realizaron movimientos ondulantes y lentos del extremo distal de la cola. Al terminar la exhibición de la postura defensiva algunos tritones iniciaron un desplazamiento de huida y otros permanecieron inactivos.

La postura Unken fue exhibida por tritones recién metamorfoseados que nunca la habían observado antes en otro individuo, ni habían recibido ningún ataque por un depredador terrestre. Sin embargo, la postura Unken nunca fue exhibida por las larvas. Paralelamente, la coloración ventral llamativa aparece durante la metamorfosis, y mientras que es claramente visible en juveniles recién metamorfoseados, nunca se ha observado en las larvas.

La respuesta antidepredadora en tierra varió en función del hábitat en el que se encontraban los tritones inmediatamente antes de realizar la prueba. La frecuencia en la que los tritones exhibieron la postura Unken fue muy elevada cuando estaban en fase terrestre (87.50% de todas las observaciones de individuos metamorfoseados; Tabla 1) y se redujo significativamente cuando estaban en fase acuática y eran sacados del agua (35.07% de todas las observaciones de individuos metamorfoseados; comparación de dos frecuencias: $Z = 5.335$, $P < 0.001$) (Tabla 1). La respuesta más frecuente de tritones adultos con fase acuática y sacados del agua fue la huida, mientras que para los juveniles fue la postura Unken la respuesta más frecuente (Tabla 1). La postura Unken nunca fue exhibida cuando el tritón se encontraba dentro del agua. No se



Figura 1: Postura Unken en dos machos adultos de la especie *Triturus boscai*.

Figure 1: Unken posture of two adult males of the species *Triturus boscai*.

Tabla 1: Frecuencia relativa de exhibición de las tres respuestas antidepredadoras observadas (postura Unken, huida e inmovilidad en posición horizontal) en diferentes clases de edad y sexo del tritón ibérico (*Triturus boscai*) y en diferentes condiciones ecológicas.

Table 1: Relative frequency of the display of the three observed anti-predator responses (Unken posture, escape and motionless) on different age and sex classes of the Iberian newt (*Triturus boscai*) and on different ecological conditions.

			N	Postura Unken	Huida	Inmovilidad	
En agua	Fase acuática	Adultos	30	0.00	100.00	0.00	
		Juveniles	11	0.00	100.00	0.00	
		Larvas	12	0.00	100.00	0.00	
En tierra	Fase acuática	Machos	50	32.00	54.00	14.00	
		Hembras	23	17.39	56.52	26.09	
		Juveniles	61	44.26	20.00	37.70	
		Larvas	10	0.00	0.00	100.00	
	Fase terrestre	Machos	44	90.91	2.27	6.82	
		Hembras	23	86.96	0.00	13.04	
		Juveniles	45	84.44	0.00	15.56	

encontró ninguna diferencia estadísticamente significativa entre la respuesta antidepredadora de machos, hembras y juveniles tanto en fase terrestre como en fase acuática. Las larvas nunca exhibieron la postura Unken. En agua siempre escaparon nadando activamente y en tierra siempre permanecieron inmóviles.

La exhibición de la postura Unken varió entre 2 s y 740 s, con un valor medio de 73.52 s (SD = 104.37, N = 167) (Tabla 2). En la Tabla 2 se indican los valores medios, el rango y la desviación típica, para las diferentes clases de edad y sexo donde se observó esta postura. No se detectaron diferencias estadísticamente significativas en la duración de la postura Unken entre individuos adultos de ambos sexos e individuos recién metamorfoseados (ANOVA, $F = 0.294$, $P = 0.746$, $df = 2, 103$). Tampoco se encontraron diferencias estadísticamente significativas en la duración de la postura Unken entre tritones que inmediatamente antes de la prueba se encontraban en fase acuática o terrestre (ANOVA, $F = 0.003$, $P = 0.956$, $df = 1, 103$).

DISCUSIÓN

En el género *Triturus* al igual que en la mayoría de urodelos se han descrito gran variedad de respuestas defensivas como la liberación de sustancias tóxicas, la emisión de sonidos de defensa, la ocultación en fondos fangosos, la huida, la exhibición de diferentes posturas defensivas, la exhibición de coloraciones aposemáticas, e incluso se han descrito mordiscos de tritones al depredador (BRODIE, 1977; DUELLMAN & TRUEB, 1994; GARCÍA-PARÍS & DEBAN, 1995; NÖLLERT & NÖLLERT, 1995; STEBBINS & COHEN, 1995). En *Triturus boscai* hemos observado varias de estas respuestas como por ejemplo la emisión de sonidos o la exhibición de la postura defensiva Unken. Al ser capturados, algunos tritones ibéricos tanto en fase acuática como terrestre emiten un sonido corto y agudo. Esta respuesta ha sido observada en varias especies de tritones europeos (NÖLLERT & NÖLLERT, 1995). La respuesta comportamental defensiva varía radicalmente en función del hábitat en que se

Tabla 2: Duración (segundos) de la exhibición de la postura Unken en diferentes clases de edad y sexo del tritón ibérico, *Triturus boscai*. Los valores se refieren a todas las observaciones realizadas sobre cada individuo (máximo de 3).

Table 2: Duration of the Unken posture display (seconds) on different age and sex classes of the Iberian newt, *Triturus boscai*. We have used all observations done over each individual (over a maximum of 3).

Individuos	N	Media	Desviación típica	Rango
Todos	167	73,52	104,37	2 – 740
Juveniles	46	84,13	107,32	4 – 565
Machos adultos	90	65,47	100,81	2 – 740
Hembras adultas	31	81,16	108,03	4 – 600

encuentra el tritón. En agua, la respuesta tanto de adultos, juveniles como larvas fue siempre la huida, nadando en dirección contraria al depredador. NÖLLERT & NÖLLERT (1995) también indican que el tritón ibérico en el agua huye hacia la vegetación densa o intenta ocultarse en el fondo fangoso, al igual que ocurre con otras especies del género *Triturus*. Sin embargo, durante su fase terrestre, la huida no fue una respuesta muy frecuente. En tierra, el tritón es mucho menos rápido que en el agua (observaciones personales) pero probablemente su defensa química liberando sustancias tóxicas sea mucho más efectiva. La eficiencia de la defensa química se vería aumentada con la posesión de coloraciones ventrales llamativas que exhiben mediante la postura Unken.

A pesar de no exhibir la postura Unken en el agua, tritones en fase acuática eran capaces de realizar la postura Unken inmediatamente después de ser sacados del agua, aunque con menor frecuencia que tritones que han pasado un período prolongado fuera del agua. Esto indicaría que los tritones no precisan ningún cambio fisiológico o morfológico para la exhibición de la postura Unken. Tampoco consideramos que exista alguna limitación mecánica para la exhibición de la postura Unken dentro del agua. El mismo tritón ante el mismo tipo de estímulo mecánico, exhibe una respuesta diferente en función del hábitat en que se encuentra. Tal vez, los tritones no exhiben

la postura Unken dentro del agua, porque no es una respuesta eficiente en el ambiente acuático. En anfibios que alternan fases terrestre y acuática esta conducta sólo se mostraría durante la fase terrestre.

Tritones recién metamorfoseados y criados en cautividad sin ningún contacto con otros tritones, exhiben la postura Unken en su primera exposición ante un potencial depredador. La postura de estos tritones es totalmente similar a la de tritones adultos. Los tritones no precisan aprender a realizar esta postura, y por tanto, se puede considerar como una conducta innata.

La postura Unken nunca fue exhibida por larvas aunque pocos días después, tras la metamorfosis, sí era realizada por los juveniles. La exhibición de la postura Unken se iniciaría tras la metamorfosis, cambio morfológico que entre otras cosas, supone el inicio de la vida fuera del agua de los tritones que alternarán en el futuro con etapas de vida acuática (SALVADOR, 1985). Las larvas sí podrían tener alguna limitación morfológica o fisiológica para la exhibición de la postura Unken. Por ejemplo, durante la metamorfosis la cola sufre una transformación importante, pasando de ser aplanaada en sentido vertical y translúcida, a tener una sección circular y ser totalmente opaca. Sin embargo, esto no supondría una merma en la eficiencia de su respuesta antidepredadora, pues tritones en fase acuática con capacidad para exhibir la postura Unken, nunca optaron

por este tipo de respuesta ante un ataque dentro del agua.

Se han descrito exhibiciones de posturas *Unken* durante períodos de hasta 2 y 3 minutos en *Notophthalmus viridescens* (PETRANKA, 1987). El tritón ibérico muestra una gran variabilidad en la duración de esta conducta. En casos extremos, los tritones son capaces de mantener dicha postura durante más de 10 min.

Agradecimientos

Agradecemos la colaboración a Valentín Pérez Mellado, Miguel Lizana Avia y Carmen Díaz Paniagua.

REFERENCIAS

- BARBADILLO, L.J. (1987): *La guía de INCAFO de los Anfibios y Reptiles de la Península Ibérica, Islas Baleares y Canarias*. Madrid: INCAFO. 694 pp.
- BRODIE, E.D.III. (1989): Individual variance in antipredator response of *Ambystoma jeffersonianum* to snake predators. *J. Herpetol.*, 23: 307-309.
- BRODIE, E.D.JR. (1977): Salamander antipredator postures. *Copeia*, 1977: 523-535.
- DENTON, J. (1990): Defensive reflexes in newts of the genus *Triturus*. *Br. Herpetol. Soc. Bull.*, 32:30.
- DUCEY, P.K. & BRODIE, E.D.JR. (1983): Salamanders respond selectively to contacts with snakes: survival advantage of alternative antipredator strategies. *Copeia*, 1983: 1036-1041.
- DUCEY, P.K. & BRODIE, E.D.JR. (1991): Evolution of antipredator behavior: individual and populational variation in a neotropical salamander. *Herpetologica*, 47: 89-95.
- DUCELLMAN, W.E. & TRUEB, L. (1994): *Biology of Amphibians*. Baltimore and London: The Johns Hopkins University Press.
- GARCÍA-PARÍS, M. (1985): *Los Anfibios de España*. Publicaciones de Extensión Agraria, Madrid. 287 pp.
- GARCÍA-PARÍS, M. & DEBAN, S.M. (1995): A novel antipredator mechanism in salamanders: rolling escape in *Hydromantes platycephalus*. *J. Herpetol.*, 29: 149-151.
- GRIFFITHS, R.A. (1995): *Newts and Salamanders of Europe*. Poyser Natural History, London.
- HABERMEHL, G. (1994): The biological relevance of *Salamandra venom*. *Mertensiella*, 4: 209-214.
- HINSCHKE, G. (1926): Vergleichende untersuchungen zum sogenannten unkenreflex. *Biol. Zentralbl.*, 46: 296-305.
- HOWARD, R.R. & BRODIE, E.D.JR. (1973): A Batesian mimetic complex in salamanders: responses of avian predators. *Herpetologica*, 29: 33-41.
- JOHNSON, J.A. & BRODIE, E.D.JR. (1972): Aposematic function of the defensive behavior in the salamander *Taricha granulosa*. *Am. Zool.*, 12: 647-648.
- LANZA, B. (1967): Reazione di tipo Unkenreflex in un urodolo (*Salamandrina terdigitata*). *Z. Tierpsychol.*, 23: 855-857.
- MARQUEZ, R. & VERRELL, P. (1991): The courtship and mating of the Iberian midwife toad *Alytes cisternasii* (Amphibia: Anura: Discoglossidae). *J. Zool. Lond.*, 225: 125-139.
- NÖLLERT, A. & NÖLLERT, C. (1995): *Los Anfibios de Europa*. Ed. Omega, Barcelona. 399 pp.
- PETRANKA, J.W. (1987): *Notophthalmus viridescens dorsalis* (Broken-striped newt). *Behav. Herpetol. Rev.*, 18: 72-73.
- SALVADOR, A. (1985): *Guía de campo de los anfibios y reptiles de la Península Ibérica, Islas Baleares y Canarias*. León: García S.(Ed.). 212 pp.
- STEBBINS, R.C. & COHEN, N.W. (1995): *A natural history of amphibians*. Princeton University Press, Princeton, New Jersey.

Recibido: 22/10/99

Aceptado: 06/09/00