Depredación y consumo de huevos de tritón pigmeo, Triturus pygmaeus en los medios acuáticos temporales de Doñana

NATIVIDAD PÉREZ-SANTIGOSA, 1 JUDIT HIDALGO-VILA 1 & CARMEN DÍAZ-PANIAGUA 1

¹ Estación Biológica de Doñana (CSIC), Apdo 1056, 41080 Sevilla, España (e-mail: paniagua@cica.es)

Resumen: La depredación sobre huevos de tritones se analizó tras someterlos a la presencia de depredadores en dos situaciones experimentales en acuarios: a) Colocándolos tal y como los depositan las hembras (la mayoría están envueltos en hojas de plantas acuáticas, quedando una pequeña proporción de huevos no envueltos o accesibles), y b) incrementando el número de huevos accesibles tras abrir manualmente la hoja. Se contabilizó el número de huevos ingeridos por distintas especies de depredadores potenciales, comunes en las charcas temporales de Doñana. Los mayores consumidores de huevos fueron las especies típicamente herbívoras, las larvas de sapo de espuelas (*Pelobates cultripes*) y los cangrejos (*Procambarus clarkii*), que los consumen accidentalmente al ingerir las plantas. Entre las demás especies, los principales depredadores son ditíscidos adultos, que seleccionan los huevos como alimento, ingiriendo tanto huevos accesibles, como protegidos. Otros depredadores, como los tritones, consumen una escasa proporción, pudiendo considerarse como aporte nutritivo adicional, consumiendo principalmente los huevos accesibles. A pesar de que el mayor consumo de huevos lo realizaron especies típicamente herbívoras, su impacto puede ser menor en condiciones naturales, donde existe mayor diversidad de plantas que en nuestras situaciones experimentales.

Palabras clave: anfibios, depredación de huevos, Triturus.

Abstract: Predation and feeding on pygmy newt (*Triturus pygmaeus*) eggs in temporary ponds from Doñana. – In this study, we introduced different aquatic predatory species in aquaria with *Triturus pygmaeus* eggs. We recorded the number of eggs fed under two different experimental scenarios: a) the number of eggs wrapped in leaves of aquatic plants was higher than unwrapped (after the common oviposition behaviour of female newts); b) we manipulated and opened the leaves to get a similar proportion of wrapped and unwrapped eggs. *Pelobates cultripes* tadpoles and crayfish (*Procambarus clarkii*) were the most important egg consumers, because they ingested eggs while feeding on vegetation. Adult ditiscids were important predators which selected eggs as food items, both wrapped and unwrapped eggs. Newts fed a low proportion of eggs, mainly unwrapped. Although our results indicate a high proportion of eggs fed by grazers, we suggest that it should be lower under natural conditions, where there is a higher plant diversity and abundance.

Key words: amphibians, egg predation, Triturus.

Introducción

Los anfibios de los ecosistemas propios de climas templados no suelen realizar cuidados parentales, sino que la mayoría de ellos depositan sus huevos libremente expuestos en el interior de los medios acuáticos (DUELLMANN & TRUEB, 1986). Las hembras del género

Triturus, sin embargo, depositan los huevos de uno en uno, envolviéndolos entre las hojas sumergidas de las plantas acuáticas, de tal forma que quedan cuidadosamente ocultos en su interior. Este comportamiento se ha descrito en detalle para varias especies del género: Triturus pygmaeus (Díaz-Paniagua, 1989), T. helveticus, T. alpestris y T. cristatus

(MIAUD, 1994). Triturus pygmaeus invierte aproximadamente cinco minutos en depositar cada huevo. En los primeros 40 segundos la hembra dobla la hoja v deposita el huevo en su interior, el resto del tiempo permanece completamente inmóvil sujetando la hoja con sus patas posteriores para que quede firmemente pegada alrededor del huevo (DíAZ-PANIAGUA, 1989). Los beneficios de tal inversión en la puesta se pueden explicar como defensa contra la depredación. Así, en T. helveticus, T. cristatus y T. alpestris, MIAUD (1994) encontró que la tasa de supervivencia era mayor en los huevos envueltos que en los que estaban al alcance de los depredadores. En Triturus marmoratus, se ha observado que el hecho de envolver los huevos los protege también contra los daños producidos por la luz solar y la radiación ultravioleta, que en esta especie puede producir la muerte de huevos y embriones (MARCO et al., 2001). Asimismo, el hecho de poner cada huevo aisladamente se puede considerar también como defensa contra el contagio de las infecciones por hongos (GREEN, 1999), frecuentes en puestas masivas o comunales (KIESECKER & BLAUSTEIN, 1997).

MIAUD (1993, 1994) analizó el impacto de los depredadores sobre los huevos de tres especies de Triturus en el sur de Francia. En el presente estudio, utilizando depredadores similares a los descritos por MIAUD (1993) nos propusimos analizar las tasas de consumo sobre los huevos de T. pygmaeus, incluyendo además como depredadores potenciales al cangrejo rojo Procambarus clarkii, una especie invasora que podría afectar a las poblaciones de anfibios con las que cohabita. Asimismo, se ha analizado también la eficacia del comportamiento de puesta, comparándose la tasa de depredación sobre huevos protegidos (tal como la hembra los envuelve) con la de huevos expuestos, más accesibles a depredadores.

MATERIAL Y MÉTODOS

Durante los meses de enero y febrero del año 2000, se capturaron 15 hembras grávidas de T. pygmaeus en la Reserva Biológica de Doñana (Huelva, España). Se introdujeron en acuarios que contenían aproximadamente seis litros de agua, con plantas acuáticas que habían sido previamente extraídas de las mismas charcas en que se capturaron las hembras, siendo éstas las especies en las que principalmente se observan huevos de T. pygmaeus en condiciones naturales (Mentha pulegium, Myosotis ramosissima). Cada hembra se mantuvo en cautividad durante un período nunca superior a 10 días. Las plantas en las que las hembras depositaron huevos se extrajeron y recolocaron en otros acuarios de las mismas características donde se realizaron a continuación los experimentos de depredación. Antes de introducir a los depredadores se contabilizaba el número de huevos completamente envueltos por hojas (huevos protegidos) y el número de huevos en los que la hoja quedaba abierta (huevos accesibles), calculándose la tasa de apertura como número de huevos accesibles frente al total de huevos en el acuario. La temperatura del agua de los acuarios osciló entre 14 v 17°C.

Se consideraron dos situaciones diferentes de experimentación: sin manipulación y con manipulación. En la primera se colocaron los huevos tal y como los habían depositado las hembras, siendo la proporción de huevos protegidos frente a accesibles similar a la obtenida por las hembras (véase tasa de apertura en Tabla 1). En la situación con manipulación se procedió a abrir manualmente las hojas que envolvían huevos hasta conseguir una proporción equilibrada de huevos protegidos frente a huevos accesibles. En los casos en que los depredadores fueron *Pelobates cultripes* y cangrejos (*Procambarus clarkii*), y se utilizaron plantas con huevos previamente expuestas

a depredadores, se consideraron como manipuladas aquellos situaciones en que la tasa de apertura inicial fue superior al 60%.

Los depredadores potenciales se capturaron en las mismas charcas en que se encontraban los tritones. Larvas y adultos de coleópteros ditíscidos (Cybister lateralomarginalis), hemípteros (Notonecta glauca), larvas de odonatos (Aeshna sp.), larvas de anuros (Pelobates cultripes), adultos de ambos sexos de dos especies de tritones (T. pygmaeus y T. boscai), y también individuos inmaduros de la especie de cangrejo introducida Procambarus clarkii, actualmente extendida por la mayoría de los medios acuáticos temporales de Doñana (observación personal).

Los depredadores se mantuvieron aislados y sin alimento durante 24 horas, introduciéndose a continuación en los acuarios en los que se habían colocado las plantas con huevos de T. pygmaeus durante 12 horas. En cada prueba se introducían dos depredadores de una misma especie (a excepción de la larva de Aeshna pues, por su agresividad, se introducía un sólo ejemplar). El número de huevos en cada acuario se contaba antes y después de la estancia de los depredadores potenciales, evaluándose además si se había modificado la tasa de apertura. Se calculó la tasa de consumo de huevos para las distintas pruebas realizadas con depredadores, mediante la relación entre el número total de huevos consumidos frente al número total de huevos que se introdujeron al principio de la prueba. La misma proporción se calculó también para calcular el consumo de huevos protegidos, y el de accesibles, considerando en cada caso sólo los del grupo correspondiente.

Para cada especie de depredador se comparó el consumo de huevos protegidos frente al consumo de huevos accesibles, mediante χ^2 , utilizándose cuando las proporciones eran muy reducidas el test de la probabilidad exac-

ta de Fisher. La comparación de las distintas tasas de consumo de un mismo depredador entre las dos situaciones experimentales se realizó mediante análisis de la varianza.

RESULTADOS

Situación sin manipulación

Entre las especies utilizadas como depredadores potenciales, los mayores consumidores de huevos fueron las larvas de Pelobates cultripes, que consumieron el 60.8% de los huevos incluidos en el experimento, entre los que se encontraban la totalidad de los huevos accesibles y el 50% de los protegidos. La segunda especie más consumidora de huevos fue Procambarus clarkii, que consumió el 49.3% de los huevos, pero no mostró diferencias entre los huevos protegidos o los expuestos (Tabla 1). Ambas especies consumían tanto los huevos como las hojas que los incluían, siendo grandes devoradoras en general de la materia vegetal contenida en los acuarios. La tasa de consumo es mucho menor en el caso de los ditíscidos adultos, aunque no despreciable, pues consumieron el 23.2% de los huevos, con similar consumo de huevos protegidos que accesibles. Los tritones adultos son también consumidores de huevos, aunque su tasa de consumo es en todos los casos inferior al 10%. Ingirieron principalmente huevos accesibles, presentando diferencias significativas entre el consumo de huevos de ambos tipos. Entre las dos especies de tritones, Triturus boscai realizó mayor consumo de huevos. Entre los otros grupos de depredadores potenciales, no observamos consumo de huevos de tritón por Notonecta, larvas de ditíscidos, y larvas de Aeshna sp. (Tabla 1).

Situación con manipulación de la tasa de apertura

Tras presentar a los depredadores potenciales similar proporción de huevos accesi-

TABLA 1. Número de huevos (entre paréntesis el número de pruebas) de *Triturus pygmaeus*, tasa de apertura de las hojas que los envuelven, tasa de consumo sobre huevos protegidos y sobre huevos accesibles en la situación experimental sin manipulación, en relación con los diferentes depredadores. Se muestra también el valor de la prueba de χ^2 o Fisher* y su significación para la comparación entre las tasas de consumo entre huevos accesibles y protegidos.

TABLE 1. Number of *Triturus pygmaeus* eggs (number of trials in parentheses), proportion of wrapped to total number of eggs, and proportion of wrapped and unwrapped eggs consumed in the experiments without unwrapping manipulation, for different predators. Significance of comparisons using χ^2 or Fisher's* exact tests between feeding rates on wrapped versus unwrapped eggs are given.

Depredador	Nº huevos (Nº pruebas)	Tasa apertura (%)	Tasa consumo (%)	Tasa consumo accesibles (%)	Tasa consumo proteg. (%)	$\chi^{2}(p)$
P.clarkii	69 (2)	34.8	49.3	58.3	44.4	ns
C. lateralomarginalis						
(larvas)	48 (2)	50	0	0	0	_
C. lateralomarginalis						
(adultos)	207 (8)	27.5	23.2	21.1	24.0	ns
Aeshna sp. (larvas)	32 (2)	31.3	0	0	0	_
N. glauca	55 (2)	36.4	0	0	0	_
P. cultripes (larvas)	51 (2)	21.6	60.8	100	50	3.0 (0.003)
T. boscai (machos)	143 (5)	21.0	6.3	16.7	3.5	2.63 (0.009)
T. boscai (hembras)	85 (4)	11.8	5.9	20	4	2.02 (0.004)
T. pygmaeus (machos)	167 (7)	15.0	3.0	16.0	0.7	(0.003)*
T. pygmaeus (hembras)	217 (8)	20.7	2.3	8.9	0.58	(0.008)*

bles y de protegidos, la tasa de consumo de huevos resultó ser diferente a la observada sin manipulación para dos tipos de depredadores potenciales: *P. clarkii* y larvas de *Pelobates cultripes* (en esta especie sólo fue significativamente diferente el consumo de huevos accesibles). Éstas consumieron además menor proporción de huevos en esta situación experimental, a pesar de que la proporción de huevos accesibles era mayor. En las hembras de tritón enano, que sólo consumieron los huevos accesibles, se apreciaron también diferencias significativas con el consumo observado bajo tasa de apertura similar a la natural (Tabla 2).

Igual que se había detectado ya en la situación sin manipular, ante similar proporción de huevos accesibles que protegidos, los ditíscidos adultos consumieron mayor número de huevos protegidos, mientras que en todos los demás grupos es mayor el consumo de los huevos accesibles, siendo significativas las diferencias para *T. boscai* además de para los cangrejos y larvas de *Pelobates*. Las larvas de libélulas, las hembras de *T. boscai* y ambos sexos de *T. pygmaeus* no llegaron a consumir huevos protegidos. En este caso sí se observó el consumo de un huevo por una larva de ditíscido (Tabla 2).

DISCUSIÓN

La depredación de huevos puede ejercer una presión importante en la dinámica poblacional de los anfibios, donde muchas especies realizan puestas de un elevado número de huevos, que quedan expuestas en el medio sin apenas protección durante su desarrollo embrionario. Los principales depredadores de huevos de anfibios que se describen son los peces, invertebrados acuáticos e incluso algunas especies de anfibios con renacuajos depredadores, o los propios adultos de los tritones o salamandras (HENRIKSON, 1990;

Tabla 2. Número huevos (entre paréntesis el número de pruebas) de *Triturus pygmaeus*, tasa de consumo sobre huevos protegidos y sobre huevos accesibles en la situación experimental manipulada hasta obtener una tasa de apertura aproximada del 50%, en relación con los diferentes depredadores. Se muestra también el valor de la prueba de χ^2 o Fisher* y su significación para la comparación entre las tasas de consumo entre huevos accesibles y protegidos, así como entre las situaciones con manipulación y sin ella.

TABLE 2. Number of *Triturus pygmaeus* eggs (number of trials in parentheses), egg feeding rate on wrapped and unwrapped eggs after manipulating the leaves up to get a similar proportion of wrapped and unwrapped eggs, for different predators. Significance of comparisons using χ^2 or Fisher's* exact tests between feeding rates on wrapped versus unwrapped eggs are given, and also between different experimental scenarios.

Depredador	Nº huevos (Nº pruebas)	Tasa consumo (%)	Tasa consumo accesibles (%)	Tasa consumo protegidos (%)	χ² (p) accesibles x protegidos (%)	F (p) manip. x no manip.	F (p) manip. x no manip. (acc).	F (p) manip. x no manip. (proteg.)
P. clarkii	66 (2)	27.3	42.4	12.1	2.76 (0.006)	ns	ns	ns
C. lateralomarginalis	90 (3)	2.0	2.0	2.4	ns	ns	ns	ns
(larvas)								
C. lateralomarginalis	131 (4)	42.0	38.8	45.3	ns	ns	ns	ns
(adultos)								
Aeshna sp. (larvas)	129 (4)	0.8	1.5	0	ns	ns	ns	ns
N. glauca	64 (2)	0	0	0	_	-	_	_
P. cultripes (larvas)	148 (5)	25.7	28.4	23.0	ns	ns	4.17 (0.009)	ns
T. boscai (machos)	97 (3)	15.5	29.2	2.0	(0.001)*	ns	ns	ns
T. boscai (hembras)	78 (2)	14.1	28.2	0	(0.001)*	9.0 (0.03)	ns	ns
T. pygmaeus (machos)	130 (4)	2.3	4.7	0	ns	ns	ns	ns
T. pygmaeus (hembras)	116 (5)	4.31	7.7	0	(0.06)* ns	ns	ns	ns

Marshall et al., 1990; Magnusson & Hero, 1991; MIAUD, 1993). Ante la presión de los depredadores algunas especies han desarrollado mecanismos de defensa, como la presencia de espesas gelatinas que envuelven los huevos (GRUBB, 1972; HENRIKSON, 1990), o de sustancias químicas que evitan que los huevos sean consumidos por depredadores típicos como son los peces (LICHT, 1968) o los propios tritones (DENTON & BEEBEE, 1991). La selección de determinados tipos de hábitats de reproducción, e incluso de modos de reproducción con ovoposición terrestre, se considera también como una adaptación de algunas especies para incrementar el éxito reproductivo en medios con ausencia de depredadores (HENRIKSON, 1990; MAGNUSSON & Hero, 1991; Downie et al., 2001). El comportamiento de las hembras de tritón para proteger la puesta es característico del género Triturus, implicando un coste energético importante para las hembras que lleva asociado la dispersión de la puesta tanto espacial como temporalmente, lo que posiblemente contribuya a incrementar su éxito de eclosión (DÍAZ-PANIAGUA, 1986, 1989). Las hembras de Triturus, además de dispersar individualmente los huevos, los envuelve completamente con hojas de plantas, lo que dificulta considerablemente la accesibilidad de los depredadores (Díaz-Paniagua, 1989). Miaud (1993) calculó tasas de supervivencia de huevos de T. alpestris entre el 52 y 80%, deduciendo que el comportamiento de puesta reducía considerablemente la depredación (MIAUD, 1994).

HENRIKSON (1990) y MIAUD (1993) clasificaban a las especies depredadoras de huevos de anfibios en función de su modo alimenticio. Igualmente las especies incluidas en

nuestros experimentos podrían incluirse en: a) masticadores, que son capaces de capturar e ingerir el huevo completamente, entre los que se incluyen los adultos de tritón, y las larvas de libélulas y los adultos y larvas de coleópteros acuáticos como Cybister lateralomarginalis; b) los succionadores, que extraen el contenido interno de los huevos, encontrándose entre éstos los adultos de hemípteros como Notonecta glauca; c) y herbívoros como las larvas de anuros. Entre los dos primeros tipos de depredadores, las tasas de consumo registradas en nuestro estudio no difieren considerablemente de los resultados obtenidos para Triturus alpestris por MIAUD (1993). Las tasas de consumo de huevos por parte de tritones, y de larvas de invertebrados acuáticos son relativamente bajas, aunque se incrementan con la accesibilidad de los huevos. Ésto sugiere que la oofagia es un recurso alimenticio utilizado sólo ocasionalmente por estas especies, no constituyendo una parte importante en su dieta, sino que es aprovechada por sus cualidades nutritivas cuando éstos se encuentran accesibles. Cuando el depredador utilizado es la propia especie, el consumo de huevos se puede considerar canibalismo, lo que se ha observado en otras especies de urodelos, pudiéndose explicar, además de por el alto contenido nutritivo de los huevos, por cuestiones de competencia intraespecífica cuando la depredación se dirige especialmente a los huevos de otras hembras (MARSHALL et al., 1990). El comportamiento de ovoposición de T. pygmaeus implica la dispersión de la puesta, dificultando a las hembras el reconocimiento de sus propios huevos. De hecho, en cautividad hemos comprobado ocasionalmente que las hembras ingieren los huevos que ha depositado previamente, por lo que probablemente el consumo de huevos no esté relacionado con competencia intraespecífica sino con su aporte nutritivo.

Cabe destacar, la importancia de los ditísci-

dos como depredadores de huevos, ya que parecen detectar su presencia, tanto cuando se encuentran accesibles como cuando están completamente envueltos entre las hojas, consumiendo entre un 21 y un 45% de los huevos introducidos. En estos depredadores, a diferencia de los demás, los huevos de tritón parecen ser un recurso seleccionado, que probablemente constituyan una porción importante de su dieta. Similares resultados han sido descritos para otras especies de ditíscidos como importantes consumidores de huevos de T. alpestris (MIAUD, 1993) y de B. bufo (HENRIKSON, 1990). En ditíscidos está descrito el canibalismo de sus propios huevos (PAJUNEN & PAJUNEN, 1991), lo que apoya el hecho de considerarlos depredadores específicos de este recurso. Por otra parte, la única especie succionadora incluida en nuestro estudio fue un hemíptero, N. glauca, que no consumió huevos de tritones, como ya había detectado MIAUD (1993) que ocurría en ésta y otras especies succionadoras, lo cual se explicaba por el comportamiento depredador de estas especies, que suele estar inducido por el movimiento de las presas, mientras que los huevos de tritón constituyen un alimento típicamente estático.

Las larvas de anuros (Rana temporaria) utilizadas por MIAUD (1993) en sus experimentos no consumieron huevos de tritón, mientras que las larvas de Pelobates cultripes utilizadas en nuestro estudio consumieron un porcentaje muy importante de huevos, que osciló entre el 23 y el 100% de los huevos presentados. Las larvas de Pelobates son básicamente herbívoras, consumiendo grandes proporciones de la biomasa vegetal de los medios acuáticos, tanto de macrófitos como de algas planctónicas (DÍAZ-PANIAGUA, 1985). El consumo de huevos por estas especies está asociado al hecho de que se encuentran envueltos por las hojas de las plantas acuáticas, siendo realmente las plantas la base de su alimentación, mientras que los huevos podrían ser ingeridos accidentalmente.

Por ello, la relación entre las tasas de consumo en huevos accesibles o protegidos no es relevante, sino que llega a invertirse de una situación experimental a otra, independientemente de la tasa de accesibilidad de los huevos. El hecho de que MIAUD (1993) no considerara a los renacuajos de Rana como depredadores de huevos de tritón, se puede explicar porque este autor no utilizaba las hojas de las plantas acuáticas, sino un soporte artificial para que las hembras de tritón depositaran sus huevos. Sin embargo, aunque no puedan considerarse típicos depredadores de huevos, su consumo indirecto a través del consumo de la planta en este caso ha resultado ser el de mayor importancia entre los depredadores utilizados, por lo que podría tener un impacto importante sobre las poblaciones de tritones. De hecho, las larvas de P. cultripes, son importantes consumidores primarios, que pueden llegar a realizar una gran transformación del microhábitat en los medios acuáticos, especialmente en las etapas más avanzadas del periodo larvario, cuando llegan a alcanzar un gran tamaño corporal. Sin embargo, éste no es el caso de nuestra situación experimental, ni tampoco suele darse en condiciones naturales, ya que estas larvas no alcanzan grandes tamaños durante el periodo de puesta de los tritones (Díaz-Paniagua, 1988). Asimismo, el hábitat típico de reproducción de los tritones en el área de Doñana. no coincide totalmente (aunque si ocasionalmente) con el de P. cultripes, que suele encontrarse en medios de mayor extensión que las típicas charcas temporales propias T. pygmaeus (Díaz-Paniagua, 1990).

En este trabajo hemos abordado también la importancia de una especie invasora, actualmente imposible de erradicar en los medios acuáticos de Doñana: el cangrejo rojo americano, *P. clarkii* (GUTIÉRREZ-YURRITA *et al.*, 1999). La introducción del cangrejo, junto a otras invasoras, se supone responsable del declive de anfibios en algunas poblaciones de

Galicia (GALÁN, 1997) y en Portugal (REBELO et al., 2002). En este trabajo se confirma un impacto negativo, ya que al ser consumidor, como las larvas de P. cultripes, de las plantas acuáticas, consumen paralelamente los huevos de tritón, alcanzando tasas de consumo de hasta un 60%. En ambas especies la tasa de consumo probablemente está asociada a la abundancia de las plantas que principalmente seleccionan las hembras para proteger sus huevos, en relación a la abundancia del resto de las especies que constituyen la dieta de estas especies. En nuestra situación experimental, sin embargo, la biomasa vegetal estaba constituida básicamente por estas plantas, por lo que hay que considerar que, probablemente, en condiciones naturales las tasas de consumo de huevos puedan ser considerablemente menores que las detectadas en nuestros experimentos. También hay que añadir que, aunque P. clarkii es considerado actualmente una plaga en Doñana, su abundancia en las charcas temporales donde se suele encontrar a T. pygmaeus no es elevada, sino que se encuentran principalmente en medios más estables y extensos, por lo que no conocemos la importancia del impacto de esta especie sobre las poblaciones de tritones. Sin embargo, el consumo de huevos de anfibios detectado en este trabajo podría afectar también a otras especies de anfibios propias de tales medios, como es el caso por ejemplo de Rana perezi o Pleurodeles waltl, por lo que sería de gran interés para su conservación la evaluación del impacto de esta especie invasora.

Agradecimientos

Agradecemos la colaboración de Wouter de Vries en las tareas de campo, y los comentarios y consejos de Adolfo Marco. La Junta de Andalucía (grupo RNM128) y Ministerio de Ciencia y Tecnología (REN2002-03-759) contribuyeron a la financiación del proyecto.

REFERENCIAS

- Denton, J. & Beebee, T.J.C. (1991): Palatability of anuran eggs and embryos. *Amphibia-Reptilia*, 12: 111-114.
- 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. (1986): Selección de plantas para la ovoposición en *Triturus marmoratus*. *Revista Española de Herpetología*, 1: 317-327.
- Díaz-Paniagua, C. (1988): Temporal segregation in larval amphibian communities in temporary ponds at a locality in SW Spain. *AmphibiaReptilia*, 9: 15-26.
- Díaz-Paniagua, C. (1989): Ovoposition behavior of *Triturus marmoratus pygmaeus*. *Journal of Herpetology*, 23: 159-163.
- Díaz-Paniagua, C. (1990): Temporary ponds as breeding sites of amphibians at a locality in southwestern Spain. *Herpetological Journal*, 1: 447-453.
- DOWNIE, J.R., LIVINGSTONE, S.R. & CORMACK, J.R. (2001): Selection of tadpole deposition sites by male Trinidadian stream frogs, *Mannophryne Trinitatis* (Dendrobatidae): an example of antipredator behaviour. *Herpetological Journal*, 11: 91-100.
- Duellman, W.E. & Trueb, L. (1986): Biology of Amphibians. McGraw-Hill, New York.
- GALÁN, P. (1997): Declive de poblaciones de anfibios en dos embalses de La Coruña (noroeste de España) por introducción de especies exóticas. *Boletín de la Asociación Herpetológica Española*, 8: 38-40.
- Green, A.J. (1999): Implications of pathogenic fungi for life-history evolution in amphibians. *Functional Ecology*, 13: 573-575.

- GRUBB, J.C. (1972): Differential predation by *Gambusia affinis* on the eggs of seven species of anuran amphibians. *American Midland Naturalist*, 88:102-108.
- GUTIÉRREZ-YURRITA, P.J., MARTÍNEZ, J.M., BRAVO, M.A., MONTES, C., ILHÉU, M. & BERNARDO, J. (1999): The status of crayfish populations in Spain and Portugal. Pp. 161-192, *in*: Holdich, D.M. & Gherardi, F. (eds.), *Crayfish in Europe as Alien Species: How to Make the Best of a Bad Situation?* Crustacean isues, A.A. Balkema, The Netherlands.
- HENRIKSON, B.I. (1990): Predation on amphibian eggs and tadpoles by common predators in acidified lakes. *Holarctic Ecology*, 13: 201-206.
- KIESECKER, J.M. & BLAUSTEIN, A.R. (1997): Influences of egg laying behavior on pathogenic infection of amphibian eggs. *Conservation Biology*, 11: 214-220.
- LICHT, L.E. (1968): Unpalatability and toxicity of toad eggs. *Herpetologica*, 24: 93-98.
- Magnusson, W.E. & Hero, J.M. (1991): Predation and the evolution of complex oviposition behaviour in Amazon rainforest frogs. *Oecologia*, 86: 310-318.
- MARCO, A., LIZANA, M., ALVAREZ, A. & BLAUSTEIN, A.R. (2001): Egg-wrapping behaviour protects newt embryos from UV radiation. Animal Behaviour, 61: 639-644.
- MARSHALL, C.J., DOYLE, L.S. & KAPLAN, R.H. (1990): Intraspecific and sex-specific oophagy in a salamander and a frog: reproductive convergence of *Taricha torosa* and *Bombina orientalis*. *Herpetologica*, 46: 395-399.
- MIAUD, C. (1993): Predation on newt eggs (*Triturus alpestris* and *T. helveticus*): identification of predators and protective role of oviposition behaviour. *Journal of Zoology, London*, 231: 575-582.

- MIAUD, C. (1994): Role of wrapping behavior on egg survival in three species of *Triturus* (Amphibia: Urodela). *Copeia*, 1994: 535-537.
- Pajunen, V.I. & Pajunen, I. (1991): Oviposition and egg cannibalism in rockpool corixids (Hemiptera: Corixidae). *Oikos*, 60: 83-90.
- Rebelo, R., Cruz, M.J., Segurado, P., Sousa, M. & Crespo, E.G. (2002): Colapso da comunidade de anfibios da

Reserva Natural do Paúl do Boquilobo após a introdução do lagostim-vermelho-americano, *Procambarus clarkii*. *Libro de Resúmenes del VII Congreso Luso-Español, XI Congreso Español de Herpetología, Evora, Portugal*: 78.

ms # 166

Recibido: 03/05/02 Aceptado: 17/06/03