

Velo-Antón, G., Buckley, D. (2015). Salamandra común – *Salamandra salamandra*. En: Enciclopedia Virtual de los Vertebrados Españoles. Salvador, A., Martínez-Solano, I. (Eds.). Museo Nacional de Ciencias Naturales, Madrid. <http://www.vertebradosibericos.org/>

## **Salamandra común – *Salamandra salamandra* (Linnaeus, 1758)**

**Guillermo Velo-Antón<sup>1</sup> y David Buckley<sup>2,3</sup>**

<sup>1</sup>CIBIO-InBIO, Centro de Investigação em Biodiversidade e Recursos Genéticos da Universidade do Porto, Instituto de Ciências Agrárias de Vairão, R. Padre Armando Quintas, 4485-661 Vairão, Portugal

<sup>2</sup>Departamento de Biodiversidad y Biología Evolutiva. Museo Nacional de Ciencias Naturales MNCN-CSIC. c/ José Gutiérrez Abascal 2, Madrid 28006

<sup>3</sup>Dirección actual: 1 Bailey Mews, Auckland Road. Cambridge CB5 8DR

Fecha de publicación: 2-12-2015



© G. Velo-Antón

### Sinónimos y combinaciones

*Lacerta salamandra* Linnaeus, 1758; *Salamandra candida* Laurenti, 1768; *Salamandra maculosa* Laurenti, 1768; *Salamandra terrestris* Houttuyn, 1782; *Gecko salamandra* Meyer, 1795; *Triton vulgaris* Rafinesque, 1814; *Salamandra maculata* Merrem, 1820; *Salamandra vulgaris* Cloquet, 1827; *Triton corthyphorus* Leydig, 1867; *Salamandra maculosa* var. *nera* Doderlein, 1872; *Salamandra maculosa* var. *pezzata* Doderlein, 1872; *Salamandra maculosa* Boulenger, 1882; *Salamandra maculosa* var. *europaea* Bedriaga, 1883; *Salamandra maculosa* var. *gallaica* López-Seoane, 1885; *Salamandra maculosa* var. *molleri* Bedriaga, 1889; *Salamandra salamandra* Lönnberg, 1896; *Salamandra maculosa* var. *nigriventris* Dürigen, 1897; *Salamandra maculosa* var. *typica* Bedriaga, 1897; *Salamandra maculosa* var. *taeniata* Dürigen, 1897; *Salamandra maculosa* var. *quadri-virgata* Dürigen, 1897; *Salamandra maculosa* var. *coccinea* Schweizerbarth, 1909; *Salamandra salamandra salamandra* Poche, 1912; *Salamandra moncheriana* Schreiber, 1912; *Salamandra maculata* Schreiber, 1912; *Salamandra maculosa* forma *fastuosa* Schreiber, 1912; *Salamandra maculosa* var. *speciosa* Schreiber, 1912; *Salamandra salamandra gallaica* Nikolskii, 1918; *Salamandra salamandra molleri* Nikolskii, 1918; *Salamandra salamandra taeniata* Nikolskii, 1918; *Salamandra maculosa taeniata* forma *bernardezi* Wolterstorff, 1928; *Salamandra salamandra carpathica* Calinescu, 1931; *Salamandra maculosa bejarae* Wolterstorff, 1934; *Salamandra maculosa bejarae* Wolterstorff, 1934; *Salamandra salamandra almanzoris* Müller and Hellmich, 1935; *Salamandra maculosa* subsp. *Bernardezi* Scharlinski, 1939; *Salamandra salamandra albanica* Gayda, 1940; *Salamandra salamandra thuringica* Gayda, 1940; *Salamandra salamandra bejarae* Mertens and Müller, 1940; *Salamandra salamandra hispanica* Mertens and Müller, 1940; *Salamandra salamandra bonnali* Mertens and Müller, 1940; *Salamandra salamandra bernardazi* Mertens and Müller, 1940; *Salamandra salamandra* forma *francica* Sochurek and Gayda, 1941; *Salamandra salamandra wernerii* Sochurek and Gayda, 1941; *Salamandra salamandra gigliolii* Eiselt and Lanza, 1956; *Salamandra salamandra salamandra* Eiselt, 1958; *Salamandra salamandra fastuosa* Eiselt, 1958; *Salamandra salamandra terrestris* Eiselt, 1958; *Salamandra (Salamandra) salamandra* Özeti, 1967; *Salamandra salamandra beschkovi* Obst, 1981; *Salamandra salamandra (gallaica) crespoides* Malkmus, 1983; *Salamandra salamandra morenica* Jogger and Steinfartz, 1994; *Salamandra salamandra longirostris* Jogger and Steinfartz, 1994; *Salamandra salamandra alfredschmidti* Köhler and Steinfartz, 2006 (Frost, 2014).

### Origen y evolución

La historia biogeográfica de *S. salamandra* es bastante compleja. Los datos genéticos analizados hasta la fecha apuntan a una colonización del centro y norte de Europa en el periodo postglacial (Steinfartz et al., 2000). Esta colonización debió originarse desde al menos dos áreas geográficas situadas en el sur de Europa: la Península Ibérica y la Península Balcánica (Steinfartz et al., 2000). Sin embargo, la enorme diversidad y diferenciación genética observada entre las subespecies de la Península Ibérica (Dopazo et al., 1998; García-París et al., 2003; Velo-Antón et al., 2007) indican un proceso de diversificación anterior a la colonización del centro y norte de Europa. Los diferentes ciclos climáticos ocurridos durante el Plioceno-Pleistoceno llevarían a esta especie a buscar micro-refugios dentro de la Península Ibérica, conduciendo a procesos de subespeciación alopátrica. Durante periodos con condiciones climáticas más propicias para esta especie, se producirían expansiones desde los microrefugios, dando lugar a las diferentes zonas de contacto existentes actualmente. Este escenario podría explicar la enorme complejidad morfológica y el polimorfismo observado en esta especie. Un ejemplo de la complejidad biogeográfica de *S. salamandra* es la agrupación, a nivel mitocondrial de las subespecies *S. s. bernardezi* (restringida al noroeste de la Península Ibérica) y *S. s. gigliolii* (distribuida por el sur de la Península Itálica) en un grupo monofilético (Steinfartz et al., 2000; García-París et al., 2003; Vences et al., 2014), el cual está claramente diferenciado del resto de subespecies. Nuevos datos genéticos, basados en secuencias de un gen nuclear, apoyan el estrecho parentesco entre estas dos subespecies y su diferenciación genética con el resto, a pesar de ser muy diferentes en caracteres morfológicos y en el patrón de coloración (Velo-Antón et al., 2015a). Ambos grupos podrían considerarse como poblaciones relictas de una gran población distribuida ancestralmente por Europa, que fue afectada por los diferentes ciclos climáticos durante el Pleistoceno (Steinfartz et al., 2000), existiendo evidencias de posteriores recolonizaciones más recientes de ambas subespecies, tanto en la Península Ibérica (hacia los Pirineos, García-París et al., 2003), como en la

Península Itálica (hacia el norte de Italia, D. Canestrelli, comunicación personal). Por otro lado, la separación de *S. s. longirostris*, el linaje más diferenciado dentro de los presentes en la Península Ibérica, probablemente es anterior, quizás en el Plioceno o en el Pleistoceno temprano, y actualmente se mantiene aislada geográficamente con respecto al resto de subespecies (García-París et al., 1998). Es necesario un análisis ecológico y genético de las poblaciones del tercio sur de la Península Ibérica para determinar cuando ocurrió la separación entre las poblaciones del sur y analizar el flujo genético histórico y presente.

### **Descripción del adulto**

La descripción general de esta especie se realiza en base a la subespecie con mayor distribución (*S. s. gallica*) y a continuación se describen las características morfológicas y rango de distribución para cada una de las subespecies descritas en la Península Ibérica. Aunque estas descripciones recogen las características generales de cada subespecie, hay que reiterar que, dada la complejidad de cada grupo, se observan grandes variaciones sobre los patrones generales descritos.

La piel es lisa y brillante y el diseño de coloración, con manchas o líneas amarillas, o una combinación de ambas, sobre fondo negro, es muy variable entre subespecies, pero también dentro de cada subespecie. Es común la presencia de una mancha amarilla en la parte superior del inicio de cada extremidad, mancha ya visible durante las últimas fases del desarrollo larvario. En ejemplares de algunas subespecies (ver descripción de cada subespecie) el fondo puede ser también marrón oscuro y pueden presentar manchas de color rojo o vino. El vientre es generalmente negro aunque varía a nivel intra- e interpoblacional, y las glándulas parótidas suelen ser amarillas y muy prominentes. El tamaño y la forma de las manchas amarillas en el cuerpo se modifican con el tiempo, como ocurre en otras especies del género (Beukema, 2011), haciendo que el patrón de manchas no sea un sistema adecuado para el reconocimiento de individuos. Se han descrito ejemplares albinos (Benavides et al., 2000; Boada et al., 2012), así como casos de melanismo y neotenia (Palaus i Soler, 1999; Martínez y Fesser Justes, 2000; Salvador y García París, 2001) y otras coloraciones anómalas (Rivera et al., 1994). Se asume que el patrón de coloración general (negro y amarillo) cumple funciones aposemáticas (e.g., Llorente et al., 1995; Vences et al., 2014), aunque también se han discutido sus posibles funciones crípticas y miméticas (Bas y Gasser, 1994; Rivera et al., 2014).

La cabeza está bien diferenciada del cuerpo. Es grande y robusta, con un morro puntiagudo o redondeado, carácter usado para diferenciar subespecies. Los ojos son grandes y de color negro, con el iris de color marrón oscuro. El tamaño y la forma de las glándulas parótidas son también muy variables y están cubiertas por poros glandulares. El cuerpo es casi cilíndrico, a excepción de la zona ventral, con surcos transversales a lo largo del cuerpo y ausencia de crestas caudales o dorsales. Presenta poros glandulares por todo el cuerpo, y en las líneas laterales del cuerpo se distribuyen en hileras paralelas. La cola es de aspecto cilíndrico y su diámetro disminuye en sentido dorso-caudal. El tamaño de las extremidades y los dedos, desprovistos de membranas digitales, es también muy variable (Barbadillo, 1987). Se han encontrado casos de polimelia en Málaga (Escoriza y García-Cardenete, 2006) y en Asturias (Villanueva, 2007).

La hendidura cloacal es alargada y los labios cloacales son más abultados en los machos, especialmente durante la época de celo.

### **Dimorfismo sexual**

No presenta un dimorfismo sexual muy marcado, aunque las hembras son más robustas y alcanzan mayor longitud que los machos (Galán y Fernández-Arias, 1993; Cordero et al., 2007; Labus et al., 2013; Balogová y Uhrin 2015), tienen los dedos de todas las extremidades más robustos (González de la Vega, 1988), cabezas más grandes y las colas y extremidades más cortas (Labus et al., 2013). Los labios cloacales son de mayor tamaño en los machos, haciéndose más evidente esta diferencia durante la época nupcial. Recientemente se ha demostrado que existe dicromatismo sexual en poblaciones eslovacas (Balogová y Uhrin,

2015), observándose un mayor tamaño de las manchas amarillas en los machos, pero no en el número de manchas o en la tonalidad del color amarillo.

### **Tamaño**

Es un urodelo de tamaño medio y aspecto robusto que no suele superar los 200 mm de longitud total, aunque en alguna población llega a alcanzar los 250 mm (Ferrand de Almeida et al., 2001).

### **Descripción de los huevos y de la larva**

#### Huevo

Los huevos de la salamandra común son blancos y con un diámetro aproximado de entre 4.5-4.7 mm, rodeados por una cápsula transparente (Buckley, 2003; Buckley et al., 2007; Galán et al., 2011).

#### Larva

Existen en las poblaciones ovovivíparas (larvíparas). El tamaño de la larva oscila entre 19 y 35 mm antes de la metamorfosis (Velo-Antón et al., 2015b), aunque se han observado larvas de hasta 70 mm en las lagunas de Gredos (Alcobendas y Castanet, 2000). La cabeza es robusta y ancha, y el morro muy redondeado. Presenta una cresta que comienza por el lado dorsal a mitad del cuerpo continuando a lo largo de la cola, y por el lado ventral iniciándose al comienzo de la cola, formando un extremo romo o redondeado al final de la cola. Las branquias están formadas por tres penachos branquiales con numerosas ramificaciones (Díaz-Paniagua y López-Jurado, 1981). El patrón de ramificación es bastante variable y está relacionado inversamente con la cantidad de oxígeno en el agua y el momento de desarrollo al ser liberadas al agua. Se observa una tendencia al aumento de tamaño y complejidad de las branquias con el descenso de la concentración de oxígeno en el agua (Campeny, 1991).

Durante el desarrollo de la larva y la metamorfosis, las crestas dorsal y caudal van desapareciendo, y las branquias se van reabsorbiendo progresivamente. El color pardo y moteado de negro inicial va oscureciéndose y distinguiéndose manchas o líneas amarillas. Las manchas claras del inicio de las extremidades cambian al color amarillo y el vientre se vuelve grisáceo. Al final de la metamorfosis pueden alcanzar los 80 mm.

Se ha encontrado casos de bicefalia en larvas de esta especie (Velo-Antón et al., 2007a).

### **Características citogenéticas y bioquímicas**

*Salamandra salamandra* posee 24 cromosomas, metacéntricos o submetacéntricos, exceptuando el par 8 que presenta carácter heterobraquial (Mancino et al., 1969). En las regiones proximales de los cromosomas muestra una granulación (Ragghianti et al., 1982), en lugar de una banda definida, diferenciándose así de especies como la salamandra rabilarga (*Chioglossa lusitanica*).

El análisis bioquímico mediante proteínas de suero identificó dos series de proteínas de tipo seroalbúmina (Gasser, 1967) y una gran variabilidad en las fracciones séricas y hasta 22 globulinas diferentes (Gasser, 1978; Montori y Herrero, 2004).

En *S. salamandra* el contenido en ADN por núcleo diploide es de 70,55 pg. (Lizana et al., 2000).

### **Variación geográfica**

Esta especie presenta una enorme variabilidad morfológica, morfométrica, de diseños de pigmentación y de formas de reproducción. Como resultado, se han descrito hasta 10 subespecies en la Península Ibérica (Figura 1).

Algunas de estas variaciones no están restringidas a diferencias intersubespecíficas o interpoblaciones, sino que pueden ocurrir también dentro de las subespecies o poblaciones. Esta especie muestra politipismo pero también polimorfismo y se hace necesaria una revisión de la validez de la taxonomía subespecífica, tal y como se ha realizado recientemente con *S. s. alfredschmidti* (Köhler y Steinfartz, 2006), la cual constituye un ejemplo del polimorfismo de color y no de una diferenciación ecológica o genética con *S. s. bernardezi* (Beukema et al.,

2015). Además, la existencia de zonas de contacto e introgresión entre algunas de estas subespecies donde se observa individuos con caracteres morfológicos intermedios (Hillenius, 1968; Fachbach, 1976; Bas, 1983; Malkmus, 1983; Bas y Gasser, 1994; Veith, 1997; Alcobendas et al., 1996; García-París et al., 2003; Galán, 2007; Reis et al., 2011), y la aparente invalidez de los caracteres morfométricos usados en la descripción de subespecies (Montori y Francesch, 1995), refuerzan el interés por una re-evaluación de la taxonomía dentro esta especie, la cual debería realizarse combinando estudios morfológicos, genéticos y ecológicos. Estudios de sistemática molecular (Alcobendas et al., 1994; García-París et al., 1998, 2003; Buckley y Martínez-Solano, datos no publicados) recuperan cinco linajes evolutivos principales dentro de la especie, linajes definidos a partir de su variación en marcadores del ADN mitocondrial: el complejo *bernardezi*, de poblaciones vivíparas o de estrategia mixta; el complejo *gallaica/bejarae/terrestris/fastuosa*, al oeste y centro de la Península, extendiéndose también por el resto de Europa; la subespecie *S. s. almanzoris*, en torno al Sistema Central; el complejo *crespoi/morenica*, entre los ríos Guadiana y Guadalquivir, y la subespecie *S. s. longirostris*, localizada al sur del Guadalquivir. La complejidad dentro de estos grandes linajes es notable, en especial en los dos primeros. Además, los contactos secundarios entre estos linajes históricos y la introgresión genética entre ellos, como en el caso de las subespecies *S. s. bernardezi* y *S. s. fastuosa*, dificultan aún más el establecer una taxonomía intraespecífica robusta.

A falta de un estudio concluyente que analice las diferencias morfológicas y genéticas entre las subespecies descritas en la península Ibérica, se describen a continuación las nueve subespecies (Figura 1) hasta ahora reconocidas (con la excepción de *S. s. alfredschmidti*, ver Beukema et al., 2015), enfatizando que su validez está todavía por clarificar.



**Figura 1.** Distribución aproximada de las subespecies de *S. salamandra* en la Península Ibérica.

-*S. s. almanzoris* Müller y Hellmich, 1935: La caracterización morfológica y molecular de esta subespecie muestra la existencia de tres grupos de poblaciones en las Sierras de Gredos, Guadarrama y San Vicente (Figura 2) (Martínez-Solano et al., 2005). Se localiza generalmente por encima de los 1800 m, en prados subalpinos con lagunas de origen glaciar. Por su elevada actividad acuática (García-París, 1985) y pequeño tamaño, ha sido considerada un ecotipo de *S. s. bejarae* (Gasser, 1978), aunque pertenecen a linajes evolutivos independientes (Steinfartz et al., 2000; García-París et al., 2003; Martínez-Solano et al., 2005). Se caracteriza por presentar manchas pequeñas y amarillas, de contorno irregular y dispersas sobre el dorso, en el que predomina el color negro (Bosch y López-Bueis, 1994). Puede tener coloración rojiza en la cabeza y parótidas, aunque no es un carácter típico para la subespecie. Las poblaciones de *S. s. almanzoris* son ovovivíparas.



Figura 2. Salamandra de Peñalara (Madrid) (C). I. Martínez-Solano

-*S. s. bejarae* Wolterstorff, 1934: distribuida por todo el Sistema Central, Montes de Toledo, zonas montañosas de Cáceres y Badajoz, además de parte de Castilla y León. Se caracteriza por su forma rechoncha, morro puntiagudo, parótidas cortas y anchas, y dorso negro con un diseño de manchas amarillas e irregulares (Figura 3). En ocasiones presenta color rojizo en el cuerpo y/o parótidas. Tanto los análisis genéticos realizados hasta la fecha, como la propia distribución de esta especie (carente de un sentido biogeográfico) y su enorme semejanza con *S. s. gallaica*, apuntan a otro caso de polimorfismo dentro de *S. salamandra* y por lo tanto la validez de esta subespecie debería ser estudiada. Las poblaciones de *S. s. bejarae* son ovovivíparas.



Figura 3. Salamandra de Villablino (León) (C). G. Velo-Antón

-*S. s. bernardezi* Mertens y Müller, 1940: se distribuye por el norte de las provincias de A Coruña y Lugo, y en Asturias. Se asemeja morfológicamente a *S. s. fastuosa*, presentando un tamaño pequeño (hasta 180 mm; Velo-Antón et al., 2015b), diseño rayado, parótidas pequeñas y morro corto y ligeramente puntiagudo (Figuras 4 y 5), lo cual dificulta la distinción de ambas subespecies. Existen zonas de contacto con *S. s. gallaica* al norte de A Coruña y Lugo (Galán, 2007), y al este con *S. s. fastuosa* (García-París et al. 2003). Además, entra en contacto con *S. s. bejarae* a lo largo de la Cordillera Cantábrica. Raramente presenta manchas rojizas. En los valles de los ríos Tendi y Marea (Figura 6) (Piloña, Asturias) fue descrita la subespecie *S. s. alfredschmidti* (Köhler y Steinfartz, 2006) en base a la ausencia de líneas negras dorsolaterales propias de *S. s. bernardezi* y a las diferencias genéticas obtenidas en base a ADN mitocondrial (D-loop). Sin embargo, un estudio más reciente en que se amplió el área de estudio analizando el patrón de coloración de más de 1.100 individuos, e incluyendo análisis genéticos y de similitud de nicho ecológico, demostró que se trata de un ejemplo de polimorfismo dentro de *S. s. bernardezi* (Beukema et al., 2015). Por lo tanto, el patrón de coloración es también variable en esta subespecie y es común el color pardo o marrón oscuro en muchos individuos (Villanueva, 1993; Pasmans y Keller, 2000; Pasmans et al., 2004; Beukema, 2006). El viviparismo es el modo de reproducción común en esta subespecie, al menos en el centro y oeste de Asturias, aunque se observa también ovoviviparismo en las poblaciones gallegas y en el oriente asturiano. En las poblaciones urbanas de Oviedo se han observado una gran cantidad de partos, todos ellos vivíparos (Buckley et al., 2007; Álvarez, 2012; Velo-Antón et al., 2015b). Presenta un ciclo anual.



Figura 4. Salamandra de Arriondas (Asturias) (C). G. Velo-Antón



Figura 5. Salamandras de Navia (Asturias) (C). G. Velo-Antón



Figura 6. Salamandras del Valle de Marea (Asturias) (C). G. Velo-Antón

-*S. s. crespói* Malkmus, 1983: La distribución de esta subespecie es muy reducida, localizándose entre los 200 y 600 m de altitud en la Sierra de Monchique, en el sudoeste del Alentejo y probablemente en el Algarve (Reis et al., 2011). Se caracteriza por su gran tamaño (hasta 250 mm) y por tener la cabeza pequeña y aplanada, el morro en punta, extremidades y

dedos largos y diseño de manchas pequeñas en forma de punto o gancho en el dorso, pudiendo formar pequeñas líneas transversales. Puede presentar coloración rojiza, al igual que *S. s. gallaica*.

-*S. s. fastuosa* Schreiber, 1912: distribuida en los Pirineos centrales y occidentales, País Vasco y Cantabria, y estableciendo zonas de contacto al sur con *S. s. bejarae* (Veith et al., 1997), al oeste de Cantabria con *S. s. bernardezi* (García-París et al., 2003), y en el Pirineo central con *S. s. terrestris*. El dorso es rayado y el grosor de las líneas es bastante variable (Figuras 7 y 8), generalmente sin interrupciones hasta llegar a su distribución más oriental, Benasque y el Val d'Aran, donde sí se observan individuos con un rayado discontinuo (Montori y Herrero, 2004). No presenta manchas rojizas. Es una subespecie de tamaño pequeño, morro corto y redondeado, cola y dedos relativamente largos y parótidas pequeñas. Presenta las dos estrategias reproductoras, viviparismo y ovoviviparismo (Uotila et al., 2013) y un ciclo bianual en las poblaciones pirenaicas (Gasser y Joly, 1972).



Figura 7. Salamandra de Santander (C). G. Velo-Antón



Figura 8. Salamandras de San Sebastián (Guipúzcoa) (C). G. Velo-Antón

-*S. s. gallaica* Seoane, 1884: se distribuye por Galicia y Portugal, contactando con poblaciones de *S. s. crespoi* al sur de su rango de distribución (Malkmus, 1983), y con poblaciones de *S. s. bernardezi* al noreste (Bas, 1983; Galán, 2007) y *S. s. bejarae* al este. Los individuos de esta subespecie son por lo general de gran tamaño y hocico puntiagudo. El tamaño en las poblaciones gallegas oscila entre 120 y 200 mm (Galán y Fernández-Arias, 1993, Cordero et al., 2007; Velo-Antón et al., 2015b), pudiendo llegar hasta 250 mm (Ferrand de Almeida et al., 2001). Podría decirse que *S. s. gallaica* es la subespecie que muestra mayor variación en pigmentación y diseño (Figura 9). Aunque la combinación del negro y amarillo son los colores predominantes en este grupo, también es frecuente observar individuos melánicos, e individuos con un elevado porcentaje de color rojo y/o gris distribuido por todo el cuerpo (Guiberteau et al., 2012). Las poblaciones insulares de San Martiño y Ons tienen una marcada tendencia al melanismo, presentando menor proporción de amarillo, rojo y gris que las poblaciones costeras próximas a estas islas. En cuanto al patrón de manchas, también varían desde el típico patrón de manchas irregulares a diseños con líneas discontinuas. Las poblaciones de *S. s. gallaica* son ovovivíparas, exceptuando las poblaciones insulares de las Rías Baixas (Velo-Antón et al., 2007; 2012; 2015b) y la zona de contacto con *S. s. bernardezi* a lo largo del norte y el oriente gallego, donde son vivíparas (Bas, 1983; Galán, 2007). En los alrededores de Coimbra también

se han detectado casos de viviparismo (Fachbach, 1976), aunque no se ha podido volver a demostrar.



Figura 9. Salamandras de los alrededores de Pontevedra (C). G. Velo-Antón

-*S. s. longirostris* Joger y Steinfartz, 1994: se localiza en la Sierra de Ronda, Sierra de Grazalema, al este del Guadalhorce y al oeste de Sierra Nevada. La longitud total alcanza los 230 mm y se caracteriza por tener un morro corto y muy puntiagudo (con forma de cuña desde una visión lateral), la cola corta y rechoncha, parótidas grandes de color amarillo, y un diseño dorsal con manchas cuadrangulares de color amarillo alineándose en dos bandas longitudinales (Figura 10). Presenta también manchas amarillas en la parte superior de los ojos y en la parte posterior de la boca. No presenta manchas de coloración rojiza. Este linaje subspecífico es el único que presenta una discontinuidad geográfica con el resto de distribución de la especie, con entidad morfológica propia y con un claro aislamiento genético a nivel mitocondrial (García-París et al., 1998, 2003), aunque todavía no se ha demostrado su aislamiento genético con marcadores nucleares. Sus poblaciones son ovovíparas.



Figura 10. Salamandra de Cádiz (C). I. Martínez-Solano

-*S. s. morenica* Joger y Steinfartz, 1994: Se distribuye desde Sierra Morena a las Sierras de Segura, Cazorla y Alcaraz. La longitud total alcanza los 210 mm y se caracteriza por tener la cabeza redondeada, un morro puntiagudo y manchas moteadas en el dorso que en ocasiones forman líneas similares a *S. s. crespoi*. Las parótidas tienen coloración amarilla o roja (Figura 11).



Figura 11. Salamandra de la Sierra de Cazorla (Jaén) (C). J. Bosch

-*S. s. terrestris* Bonnaterre, 1789: en la península Ibérica esta subespecie se distribuye en el Pirineo oriental hasta el Val d'Aran, y se extiende por Cataluña a través de la Serralada Litoral y Prelitoral hasta la Serra del Montsant-Prades (Montori y Herrero, 2004; Donaire et al., 2014). Como ocurre con otras subespecies, muestra una elevada variedad de patrones de coloración dorsal, desde manchas amarillas formando dos líneas continuas, líneas formadas por manchas más irregulares y manchas situadas cerca de la línea vertebral (Rivera y Simón, 1999; Donaire et al., 2014). Fuera de la Península Ibérica se extiende por la mayor parte del territorio francés, centro y norte de Europa. Presenta una talla media, y morro algo redondeado. La estrategia reproductora es el ovoviviparismo y presenta ciclo anual.

### Hábitat

Es una especie de hábitos terrestres y se encuentra en ambientes húmedos y sombríos. Puede encontrarse en cualquier tipo de comunidad vegetal, con poblaciones más abundantes en bosques caducifolios, siempre que las condiciones de humedad sean elevadas y existan masas de agua próximas (arroyos o charcas), necesarias para la liberación de las larvas en poblaciones ovovivíparas. En general, no se encuentran en ambientes con suelos poco profundos o con escasa cobertura vegetal. Las poblaciones vivíparas son independientes de las masas de agua para la reproducción, permitiendo su supervivencia en ambientes aislados y algo extremos, como es el caso de las poblaciones urbanas situadas en pequeñas parcelas dentro de las ciudades de Oviedo, en especial dentro de los muros de la catedral y otros edificios históricos como el monasterio de clausura de Las Pelayas (Álvarez, 2012; Álvarez et

al., 2015; Lourenço et al., 2015), Gijón (Cerro de Santa Catalina; observación personal) y San Sebastián (Monte Urgull; Uotila et al., 2013), así como en las islas de San Martiño, Ons y Tambo (Velo-Antón et al., 2007, 2015; Velo-Antón, 2008). Generalmente se encuentran en suelos poco compactos, con abundancia de hojarasca, restos vegetales y musgo, como ocurre en los bosques caducifolios, aunque también abunda en ecosistemas dominados por matorral. Puede encontrarse también en suelos degradados como plantaciones de eucalipto, que afectan negativamente a la abundancia de esta especie (Cordero et al., 2007), o en zonas costeras, incluso en la misma línea de playa. Suelen desaparecer de zonas deforestadas de forma intensiva y de plantaciones y monocultivos. También se han observado en minas y cuevas (Giménez-López y Guarner-Deu, 1982; Manenti et al., 2011).

En áreas de pastos en Pirineos, está presente en zonas forestales con arroyos con macrobentos abundante y sustrato heterogéneo (Manenti et al., 2013).

Se distribuye en un amplio rango altitudinal, desde playas en zonas costeras hasta los 2400 m, aunque en muchas regiones de la Península Ibérica es más abundante en zonas de media montaña, principalmente en las regiones más áridas donde solo los valles de ambientes montanos proporcionan condiciones de humedad adecuada (Egea-Serrano et al., 2006). Las cumbres desprovistas de vegetación de determinadas sierras actúan como filtro o barrera que limitan el contacto entre poblaciones situadas a ambos lados, como es el caso de las cumbres más elevadas a lo largo de la Cordillera Cantábrica.

### Abundancia

A escala nacional se considera abundante, especialmente en el norte peninsular, aunque sus poblaciones se encuentran en declive moderado (Bosch y Carabias, 2015). En el extremo sur peninsular, y en general en ambientes más mediterráneos, es más escasa y la observación de adultos activos durante la noche es más difícil. En términos poblacionales, es probable que el número de individuos sea mayor del esperado, como demuestran recientes trabajos de marcaje-recaptura. Por ejemplo, en una pequeña parcela de tan solo 248 m<sup>2</sup> en la Facultad de Ciencias de Oviedo se ha estimado una población de más de 100 ejemplares, con una densidad media de 0,45 individuos por m<sup>2</sup> (Álvarez et al., 2015). En el pico del Peñalara, se han citado abundancias larvarias por encima de 1000 individuos en algunos puntos de reproducción, aunque lo más habitual son abundancias de entre 10 y 100 larvas por punto de reproducción (30% de los puntos muestreados). En la misma zona se estimaron densidades de adultos de entre 12 y 18 ind/ha (Martínez-Solano et al., 2006).

### Estado de conservación

Categoría global IUCN (2008): Preocupación Menor LC (Kuzmin et al., 2009).

Categoría para España IUCN (2002): En España se considera Vulnerable VU, lo mismo que las subespecies *bejarae*, *almanzoris* y *longirostris*, mientras que las subespecies *gallaica*, *terrestris*, *bernardezi*, *fastuosa*, *crepoi* y *morenica* están catalogadas como "Casi Amenazada" (Buckley y Alcobendas, 2002).

En las últimas dos décadas, *S. salamandra* ha sufrido una regresión notable en muchas regiones del territorio peninsular, como Castilla y León (Martínez-Solano et al., 2003a), Castilla la Mancha y Madrid (Martínez-Solano et al., 2003b, 2006, pero ver también Bosch y Fernández-Beaskoetxea, 2015). En Galicia ocurrieron declives importantes de poblaciones reproductoras en los años 70, 80 y 90, pero parece que en la última década las poblaciones de *Salamandra* se mantienen estables (Galán, 1999).

En Sierra Nevada no se tienen citas desde principios de los años 75 o 76 del s XX (Tinaut, A., com. pers.). En la provincia de Granada se considera extinta la subespecie *S. s. longirostris* (Pleguezuelos y Feriche, 2003). Las últimas citas dentro de la provincia (cuadrículas 30S UG90 y UG91) son de marzo de 1989 (Juan Pablo González de la Vega, com. per.).

Se extinguió en los años 90 del Siglo XX en Sierra Espuña (Murcia) (Escoriza, E., com. pers.).

Por su limitado rango de distribución y aislamiento, las poblaciones de las subespecies *S. s. almanzoris* y *S. s. longirostris* requieren de medidas de gestión y manejo adecuadas para

asegurar su conservación en el futuro (Guerrero, 1993). En particular, las poblaciones de *S. s. longirostris* de la sierra de Málaga requieren una especial atención, debido a la continuada pérdida de puntos de reproducción (García-París, 1985; Fernández-Cardenete et al., 2000). La pérdida y fragmentación de bosques de *Quercus* es una de las principales amenazas para *S. s. longirostris* (Romero et al., 2013).

Las poblaciones de *S. salamandra* insulares, debido a su aislamiento e interés evolutivo (las poblaciones de San Martiño (archipiélago de Cíes) y Ons evolucionaron hacia el viviparismo de forma independiente al viviparismo que caracteriza la mayor parte de las poblaciones de *S. s. bernardezi*) requieren de especiales medidas de gestión, en particular la población de San Martiño, que presenta un elevado nivel de consanguinidad y un tamaño de población muy reducido (Velo-Antón et al., 2012; Velo-Antón y Cordero-Rivera, 2015). Por otro lado, se ha constatado extinciones de las poblaciones insulares de Faro y Monteagudo (archipiélago de Cíes) a finales del siglo pasado (Galán, 2003), y de poblaciones aisladas de montaña en la comunidad de Madrid, Ávila, Burgos y Granada debido fundamentalmente a la destrucción del hábitat (Buckley y Alcobendas, 2002).

### Amenazas

Los factores de amenaza son muy diversos, entre ellos están: la degradación y pérdida de hábitat (incendios, deforestación, presión urbanística, etc.); el aumento de la sequía y aridificación del terreno; la eliminación o contaminación de masas de aguas, fuentes, abrevaderos, etc. a través del uso de fertilizantes; la introducción de especies invasoras en lagunas y arroyos como los cangrejos, peces y visón americano (Pleguezuelos, 2002), además de los atropellos en carreteras. Especial atención merecen las enfermedades emergentes que están afectando a los anfibios globalmente, y que incluyen hongos (Bosch y Martínez-Solano, 2006; Martel et al., 2013, 2014; Sabino-Pinto et al., 2015) y virus (Price et al., 2014) (ver interacciones con otras especies).

La Tabla 1 recoge datos de mortalidad por atropello en carreteras de España y Portugal.

**Tabla 1.** Mortalidad por atropello en carreteras de España y Portugal.

Area	Periodo	Nº <i>S. salamandra</i>	Nº total anfibios	Referencia
Portalegre (Portugal)	1996, 2005	121	1136	Carvalho y Mira (2011)
Porto (Portugal)		21	330	Matos et al. (2012)
España		114	7612	López Redondo y López Redondo (1992)
España	1990-1992	224	9971	PMVC (2003)
Ourense-Os Peares	1989	381	10870	González-Prieto et al. (1993)
Pontevedra		17	67	Cifuentes Torres y García Oñate (1992)
Asturias		49	2610	Barragán Fernández (1992)
Cataluña	2002	441	1240	Montori et al. (2007)
Barcelona		12	53	Babiloni González (1992)
Salamanca		10	73	Lizana Avia (1992)
Salamanca		5	312	Sillero (2008)
Madrid		1	299	López Redondo (1992)
Alto valle Lozoya		1	123	Espinosa et al. (2012)
Badajoz		14	371	Gragera Díaz et al. (1992)
Córdoba		10	246	Rodríguez Rojas (1992)
Huelva		6	44	López Fernández (1992)
Cádiz		1	4	Galán Ortegón (1992)

La introducción de peces en charcas de la sierra de Neila (Burgos) ha hecho desaparecer a la salamandra (Martínez-Solano et al., 2003a). En charcas de Castelo Branco (Portugal) la presencia de *Lepomis gibbosus*, *Gambusia holbrooki* y *Micropterus salmoides* tiene efectos negativos sobre la presencia de urodelos, entre ellos *S. salamandra*. Las plantaciones de eucaliptos favorecen la presencia de salamandras en esta zona, pero probablemente se deba a que son la única cobertura forestal presente (Cruz et al., 2015). En la isla de San Martiño (Islas

Cíes) las salamandras sobreviven en las zonas ocupadas por eucaliptos (Cordero et al., 2007; Romero, 2015).

La presencia del cangrejo rojo americano (*Procambarus clarkii*) en charcas de Baixo Alentejo (Portugal) es un predictor negativo de la probabilidad de reproducción de *S. salamandra* (Cruz et al., 2006).

Los virus (*Ranavirus* spp.) de la familia Iridovirus están causando mortalidades masivas en poblaciones de anfibios en los Picos de Europa y en Galicia (Price et al., 2014), pero no se ha detectado salamandras infectadas por estos virus.

Recientemente se ha detectado una nueva especie de hongo quitridio, *Batrachochytrium salamandrivorans* (*Bsal*), en Holanda, donde ha devastado las escasas poblaciones que allí se encuentran (Martel et al., 2013) y que se ha comenzado a extender a las poblaciones de Bélgica y Alemania (Sabino-Pinto et al., 2015). Este hongo es originario de Asia (Japón, Tailandia y Vietnam) y su entrada en Europa se ha identificado a través del comercio de animales exóticos (resistentes al hongo) (Martel et al., 2014). Este hongo es más letal que el *B. dendrobatidis* y su expansión puede llevar a una catástrofe provocando extinciones masivas en diferentes especies de urodelos.

Se ha detectado pérdida de hábitat de reproducción en las sierras del Jobo y Camarolos (arco calizo malagueño) por la expansión de los cultivos de olivar por encima de los puntos de cría, lo que ha condicionado una eutrofización de los vasos. Un ejemplo muy palpable de esto ha sido en los montes calizos de Villanueva del Rosario. Igualmente, en la Puebla de Don Fradrique (nordeste de Granada), pérdida de puntos de cría por derivación de aguas negras en los puntos de vega, donde ya no aparece la especie (Fernández-Cardenete, J. R., agentes de medio ambiente, com. pers.).

Sobre los efectos del cambio climático sobre la distribución en la Península Ibérica ver apartado de Distribución geográfica.

### **Medidas de conservación**

La especie no requiere medidas de protección especiales además de las generales para otros anfibios, como son la protección del hábitat y de los cursos de agua que sirven de puntos de reproducción, o medidas para evitar atropellos en las carreteras y el contagio y propagación de enfermedades emergentes.

### **Distribución geográfica**

Se encuentra ampliamente distribuida en la región del paleártico occidental (Thiesmeier y Grossenbacher, 2004; Sillero et al., 2014), desde el sur de la Península Ibérica (Barbadillo, 1987; Ferrand de Almeida et al. 2001; Salvador y García-París, 2001) hasta Europa del este (Bulgaria, Petrov, 2007; Rumania, Cogălniceanu et al., 2013; Ucrania, Kuzmin, 1996), los Balcanes y Grecia (Džukić y Kalezić, 2004; Valakos et al., 2008). Está presente en la mayor parte de la Península Itálica (Bernini et al., 2006) y al norte alcanza el sur de Polonia (Najbar et al., 2015) y la mayor parte de Alemania (Steinfartz et al., 2000).

En la Península Ibérica se distribuye de manera uniforme por todo el norte desde Cataluña (Llorente et al., 1995), a través de los Pirineos, País Vasco, Cantabria, cornisa cantábrica, Cordillera Cantábrica, Montes de León y Sanabria (Buckley y Alcobendas, 2002; Diego-Rasilla y Ortiz-Santaliestra, 2009), hasta Galicia, donde se distribuye de forma continua (Galán y Fernández Arias, 1993) (Figura 1). Se extiende hacia el sur por toda la geografía portuguesa (Ferrand et al., 2001), exceptuando las zonas más áridas del Alentejo; y desde Portugal hacia el este siguiendo los sistemas montañosos transversales que cruzan la Península a lo largo del Sistema Central hasta el Sistema Ibérico oriental (Martínez-Solano et al., 2005; Martínez-Solano, 2006), donde no existen citas recientes de la especie, que podría haberse extinguido allí; Montes de Toledo, Sierra de Guadalupe, Sierra Morena hasta Sierra Seca y Sierra de Guillimona. Existen núcleos aislados en el sureste en las Sierras de Segura, Cazorla, las Villas, Alcaraz, Castril, La Sagra, al este, y Sierras del Jobo y Camarolos, Serranía de Ronda y Sierra de Grazalema al oeste (González de la Vega, 1988; García-París et al., 1998; Buckley y Alcobendas, 2002; Miñano et al., 2003; Egea-Serrano et al., 2006; Fernández-Cardenete, J. R., com. pers.).

En la región de Murcia se encuentra en las Sierras de Moratalla, de la Muela, El Cerezo, Villafuerte, Revolcadores y del Gavilán (Torralva Forero et al., 2005; Escoriza, E., com. pers.).

Existen poblaciones insulares muy cercanas al litoral gallego: las islas de Ons y San Martiño, pertenecientes al Parque Nacional de las Islas Atlánticas de Galicia (Pontevedra, Galán, 1999), la isla de Tambo (Ría de Pontevedra, Velo-Antón, 2008), y en los islotes de Coelleira y San Pelaio (Lugo) y San Vicente (A Coruña, Galán, 1999).

Bajo escenarios climáticos disponibles para el siglo XXI, los modelos proyectan contracciones en la distribución potencial actual de la especie entre un 49% y un 53% en 2041-2070 y el nivel de coincidencia entre la distribución observada y potencial se reduce hasta un rango de entre un 50% y un 53% en 2041-2070 (Araújo et al., 2011).

### Ecología trófica

Durante la fase de larva se alimenta de pequeños invertebrados acuáticos (Tabla 2), variando la composición en función de las presas disponibles en el medio (Díaz-Paniagua, 1986; Montori, 1988).

Los porcentajes de tipos de presa en la dieta varían estacionalmente entre diciembre y mayo. En diciembre predominan los tricópteros (52,9%), en febrero los crustáceos (34,8%) y en mayo los dípteros (74,6%) (Thiesmeier, 1994).

Ocasionalmente depreda larvas de anfibios. Se han encontrado restos de larvas de *Chioglossa lusitanica* en el contenido estomacal de larvas de *S. salamandra* (Thiesmeier, 1994). Depreda larvas de *Rana iberica* en cuevas de la Serra da Estrela (Portugal) (Rosa y Penado, 2013).

**Tabla 2.** Composición taxonómica (%) de la dieta de larvas de *Salamandra salamandra* en la Península Ibérica. (1) Sierra de Caurel (Bas, 1982); (2) Valxestoso (A Coruña) (Thiesmeier, 1994); (3) Cerdanya (Montori 1988); (4) Cerdanya (Montori 1988); (5) Sierra de Cazorla (Díaz-Paniagua, 1986). L: larvas. Ad: adultos.

	1	2	3	4	5
<i>Acari</i>	1,85	4,4			1,84
Oligochaeta	3,02				
<i>Rotífera</i>	2,07				
<i>Gastropoda</i>		39,2			0,22
<i>Crustacea</i>		16,1			
<i>Ostracoda</i>	13,72				13,72
<i>Copepoda</i>	63,1		3,24		63,1
<i>Cladocera</i>					0,52
<i>Plecoptera</i> L.		3,2	8,72	17	0,29
<i>Ephemeroptera</i> L.		1,3	18,26	29	
<i>Trichoptera</i> L.		27	2,03		
<i>Collembola</i>	4,79				4,79
<i>Coleoptera</i> L.	1,4		6,49		1,4
<i>Diptera</i> Ad.			2,23		0,29
<i>Diptera</i> L.	6,42	2,6	53,35	53	6,42
<i>Isopoda</i>					
<i>Lepidoptera</i> L.					
<i>Coleoptera</i> Ad.		3,3	2,24		0,73
<i>Heteroptera</i>			1,22		
<i>Hymenoptera</i>					
Huevos	6,66				
<i>Amphibia</i>		2,9			
Otros			2,22		0,14
Nº estómagos	15	42	43	10	15

Las larvas son muy voraces y son frecuentes los casos de canibalismo, sobre todo cuando se encuentran en densidades altas (Figura 12; ver también Martínez-Solano et al., 2006).



**Figura 12.** Canibalismo en *S. salamandra* (C) G. Velo-Antón

Una vez completada la metamorfosis se alimenta de numerosas especies de invertebrados (Tabla 3) (Bas, 1983; Díaz-Paniagua, 1986; Guerrero, 1990), aunque existen diferencias en el tipo de presas consumidas cuando se comparan poblaciones de montaña con las de baja altitud (Guerrero, 1990). Ocasionalmente pueden depredar sobre vertebrados, como larvas de *Pleurodeles waltl* (Busack, 2014).

Las presas suelen ser pequeñas, blandas y poco móviles. Los juveniles y adultos localizan primero a las presas visualmente, después las reconocen olfativamente y, por último, las apresan con las mandíbulas o en ocasiones proyectando la lengua.

Estudios de dieta con salamandras en cautividad deducen que la digestión en esta especie es lenta; una completa digestión de las presas puede durar entre 6 y 7 días (Bas, 1983) y sin necesidad de buscar más alimento mientras dure el periodo de digestión. La menor actividad alimentaria durante el otoño tanto en machos como en hembras puede deberse a un periodo de actividad sexual más intensa, principalmente en las hembras, cuyos úteros estarían llenos de larvas dejando menos espacio para ingerir y digerir el alimento en el tubo digestivo (Bas, 1983). Por otro lado, se han detectado diferencias de dieta entre sexos (Guerrero, 1990), con una mayor diversidad trófica en las hembras. Parece existir también diferencias entre adultos y juveniles, manifestando, los adultos, una mayor apetencia por presas más grandes y alargadas (Bas, 1983), que suelen variar entre 4 y 20 mm de longitud (Bas et al., 1979).

**Tabla 3.** Composición taxonómica (%) de la dieta de adultos de *Salamandra salamandra* en la Península Ibérica. (1) Galicia (Bas López et al., 1979); (2) Sierra de Caurel (Bas, 1982); (3) Salamanca (Lizana et al., 1990). L: larvas. Ad: adultos.

	1	2	3
Oligochaeta	10,2	7,46	6,66
Myriapoda	13,1	17,91	8,88
Isopoda	2,1	8,96	
Arachnida	51,4	4,47	5,88
Gastropoda	18,9	14,93	
Insecta	37,5		
Diptera Ad.		1,49	6,66
Diptera L.		1,49	
Lepidoptera L.		4,48	4,44
Coleoptera L.		7,46	
Coleoptera Ad.		5,97	33,33
Hymenoptera			19,99
Dermaptera		2,98	8,88
Otros		22,38	2,22
Nº estómagos	72	25	4

## Biología de la reproducción

### Apareamiento

El apareamiento se produce durante la noche y en tierra. Al contrario que las hembras, los machos sí muestran una conducta activa durante la época de celo, rastreando a las hembras mediante señales químicas, quizás liberadas en el sustrato en forma de feromonas a través de las glándulas en la cloaca (Caspers y Steinfartz, 2011).

Durante este periodo, también se puede ver combates entre machos. Al llegar un macho a la zona de posicionamiento de otro, ambos se acercan buscando el costado del rival. Tras esto se suceden intentos de voltear al contrincante, a veces en posición erguida. El ejemplar dominante se intenta colocar sobre el cuerpo del rival. Finalmente uno de los machos se retira mientras el otro le persigue antes de retomar su posición inicial (Velo-Antón et al., 2012a; Rodríguez-Rodríguez et al., 2015).

Una vez localizada a la hembra, se produce una serie de conductas estereotípicas, donde el macho comienza reconociendo olfativamente a la hembra y se sitúa debajo hasta conseguir colocarla sobre su dorso y agarrarla con los miembros anteriores (Arnold, 1987). Si la hembra no está receptiva, se aplasta sobre el suelo para impedir el acceso del macho y después huye. Si la hembra está receptiva, se levanta sobre sus extremidades y el macho libera, próximos a la cloaca de la hembra, de uno a cuatro espermatozoides. La hembra los recoge con los labios cloacales para finalmente almacenarlos en un receptáculo seminal denominado espermateca. La hembra puede retener el espermatozoides en su interior hasta un año y medio (Montori y Herrero, 2004). El espermatozoides tiene un aspecto piramidal, es de color blanco y translúcido y mide entre 8-10 mm de largo y 6 mm de ancho. En la parte superior se localiza una pequeña cápsula de color blanquecino donde se encuentran los espermatozoides. En Galicia, los apareamientos suelen tener lugar en otoño y con menos frecuencia en primavera (Galán y Fernández-Arias, 1993).

### Ciclo reproductor

El ciclo sexual de las hembras es anual, aunque en las poblaciones de *S. s. fastuosa* del Pirineo central (Gasser y Joly, 1972) y en poblaciones de *S. s. gallaica* de zonas altas en Galicia (Galán y Fernández-Arias, 1993) puede ser bianual. La espermatogénesis tiene lugar entre los meses de abril y septiembre, liberándose los espermatozoides durante el otoño y comenzando de nuevo el ciclo en primavera (Bas, 1983), aunque también pueden tener una segunda evacuación de espermatozoides durante la primavera, coincidiendo con el inicio de la espermatogénesis (Joly, 1971). La ovulación tiende a comenzar al final de la primavera o principios de verano, la gestación se produce durante el verano y la liberación de las primeras larvas durante los meses de septiembre y octubre, y se prolonga durante el otoño, invierno y primavera siguientes (Buckley, 2003; Buckley et al., 2007). La fecundación se produce en el oviducto una vez liberados los espermatozoides del receptáculo seminal (Greven y Guex, 1994), y aquellos que no fecundan ningún ovocito son reabsorbidos.

Se ha demostrado multipaternidad en esta especie (Steinfartz et al., 2006; Caspers et al., 2014). Las hembras consiguen almacenar el esperma de hasta 4 machos en la espermateca durante varios meses. Sin embargo, la mayor parte de las larvas en cada hembra (un 70% de media) proceden de un solo padre, sugiriendo un mecanismo de selección por parte de la hembra o una acumulación ordenada del esperma antes de fertilizar los óvulos. Este fenómeno de poliandria favorece el éxito reproductor de las hembras y el número de larvas liberadas es mayor cuanto mayor es el grado de parentesco entre los padres, sugiriendo una elección de pareja por parte de la hembra (Caspers et al., 2014).

El modo de reproducción es el ovoviviparismo, o larviparismo, en la mayoría de las subespecies, excepto en *S. s. fastuosa* y *S. s. bernardezi* en las que se ha constatado el viviparismo (Joly, 1968; Gasser y Joly, 1972; Galán y Fernández-Arias, 1993; Dopazo, 1995; Alcobendas et al., 1996; Galán, 1999; García-París et al., 2003; Buckley, 2003, 2012; Buckley et al., 2007; Uotila et al., 2013). También existen poblaciones vivíparas de *S. s. gallaica* en el Parque Nacional de las Islas Atlánticas de Galicia (islas de Ons y San Martiño; Galán, 2003; Velo-Antón et al., 2007b; 2012b; 2015), y en zonas de contacto con *S. s. bernardezi* en el norte y oriente gallego (Galán, 2007). Hay constancia, también, de algún caso puntual de oviparismo

en *S. s. terrestris* (Aranda et al., 2012), además de casos de puestas de huevos infecundos (Galán et al., 2011).

El origen del viviparismo en *S. salamandra* fue inicialmente señalado en poblaciones de la Cordillera Cantábrica, como consecuencia de los procesos selectivos ocurridos en algunas poblaciones aisladas en la cordillera durante los cambios climáticos pleistocénicos, desplazándose posteriormente (cuando las condiciones climáticas eran más favorables), hacia el este hasta llegar a los Pirineos, y en menor medida hacia el oeste debido a las barreras montañosas que limitaron las migraciones (García-París et al., 2003). Posteriormente se demostró que existen poblaciones insulares vivíparas en *S. s. gallaica* (islas de Ons y San Martiño) (Galán, 2003) y que el origen del viviparismo en estas poblaciones insulares es independiente al de *S. s. bernardezi* y *S. s. fastuosa*. La evolución hacia el viviparismo en estas poblaciones insulares posiblemente tuvo lugar posteriormente a su aislamiento con la formación de las islas, ocasionado por la subida del nivel del mar hace aproximadamente 8000 años durante el último deshielo (Velo-Antón et al., 2007b; 2012b, 2015). Un tercer ejemplo de viviparismo ha sido recientemente descrito en una población urbana de *S. s. fastuosa*, en el parque del monte Urgull, en Donostia-San Sebastián (Uotila et al., 2013).

El agente causante de esta novedad evolutiva en estas zonas geográficas no ha podido ser identificado todavía, pero quizás, la ausencia o escasez de agua, tanto en las islas como en las zonas kársticas de la cordillera o en la población urbana de *S. s. fastuosa* de Urgull, pudo ejercer de motor del cambio de estrategia reproductora en la especie. Esta novedad evolutiva plantea evidentes retos que necesitan ser investigados desde una perspectiva integradora, que pasa por analizar y comparar las diferencias de ambas estrategias (viviparismo y larviparismo) a nivel ecológico, fisiológico, genómico y reproductor (Buckley et al., 2009).

El parto en hembras ovovivíparas se suele realizar en aguas limpias y remansadas (Bas, 1983; Weitere et al. 2004), pero también en aguas eutróficas, localizadas en pozas, arroyos y regatos de montaña (Montori y Herrero, 2004; Babik y Rafinski, 2001) o cuevas (Manenti et al., 2011). En zonas áridas, los partos se realizan en ambientes lénticos (bebederos, albercas, balsas agrícolas y charcas) situados en bosques relictos de zonas montañosas, las cuales favorecen ambientes más húmedos (Egea-Serrano et al., 2005, 2006). Weitere et al. (2004) sugiere la existencia de diversificación ecológica en esta especie mediante adaptaciones locales, y no plasticidad ambiental, para explicar las diferencias observadas en el uso de arroyos y charcas en poblaciones de *S. salamandra* en Alemania. En poblaciones de alta montaña pueden reproducirse una gran variedad de puntos de agua, con muy diferentes hidroperíodos, desde arroyos y charlas temporales a lagunas permanentes de gran extensión (Bosch y Martínez-Solano, 2003; Martínez-Solano et al., 2006). Las hembras se aproximan o se lanzan al agua para realizar los partos y en ocasiones, como ocurre en depósitos de agua de paredes verticales, no son capaces de salir y mueren ahogadas. Las hembras eligen el lugar de la puesta en función de las características del curso de agua (corriente o estancada, tipo de vegetación, profundidad, etc.) y se han observado diferencias en la conducta y la inversión maternal entre hembras que depositan larvas en pequeños arroyos y aquellas que lo hacen en charcos temporales (Caspers et al., 2009), prolongando el tiempo de deposición y aumentando la inversión maternal en las últimas (Caspers et al., 2015). Estas diferencias en el uso del hábitat favorecen la diferenciación genética entre ambos grupos ecológicos, lo cual ha sido interpretado como un proceso adaptativo y de especiación incipiente (Steinfartz et al., 2007). Durante el desarrollo de las larvas es común observar casos de canibalismo cuando existe escasez de recursos tróficos (Joly, 1968; Bas, 1983; Martínez-Solano et al., 2006). Hay varios factores que podrían contribuir al aumento de agresiones conoespecíficas, como son la temperatura del agua, altas densidades y diferencias en el tamaño de las larvas (Reques y Tejedó, 1996).

El período de alumbramientos es también muy variable en la Península Ibérica, produciéndose entre octubre y abril en Galicia y Cataluña (Bas, 1983; Rivera et al., 1999) y entre marzo y junio en el Sistema Central (García-París, 1985; Martínez-Solano et al., 2006) y en los Pirineos, o desde abril hasta agosto en la Cerdanya (Montori, 1988). En Murcia se observan larvas entre octubre y mayo (Egea-Serrano et al., 2005).

El desarrollo larvario se extiende durante varios meses (1-5 meses: Rivera et al., 1999; 5 meses: Bas, 1982; 3-4 meses: González de la Vega, 1988, Montori, 1988), aunque puede prolongarse más de un año en condiciones de baja disponibilidad de alimento y bajas

temperaturas (García-París, 1985; Alcobendas y Castanet, 2000). Las larvas alcanzan entre 50-65 mm antes de la metamorfosis, aunque existe una gran variabilidad a nivel intrapoblacional. Con la metamorfosis se produce la absorción de las branquias y de las crestas dorsal y caudal, un oscurecimiento del animal y la diferenciación de manchas amarillas. De este modo, los juveniles pasan a tener hábitos terrestres como los adultos aunque se mantienen en zonas húmedas y próximas a cursos de agua. El diseño de manchas dorsales en los juveniles recién metamorfoseados recuerda a los adultos, pero va cambiando con la edad, principalmente durante los primeros años hasta que llegan a la madurez sexual (3-5 años).

Las hembras ovovíparas paren un número muy variable de larvas (desde 2 a 86; Velo-Antón et al., 2015), aunque los valores habituales oscilan entre 30 y 40 larvas por parto. La talla de las larvas también es muy variable (20-35 mm). El tamaño de las branquias también oscila entre larvas, estando parcialmente reabsorbidas en algunas. Podría existir una correlación entre el tamaño de las hembras y el número de larvas, aunque Guerrero (1993) no encontró ninguna relación significativa. También se ha observado que los partos de salamandras en zonas más áridas liberan un mayor número de larvas pero más pequeñas y en diferentes momentos, quizás favoreciendo la dispersión de la descendencia en diferentes charcas (Rebello y Leclair, 2003a).

En las poblaciones vivíparas de la Cordillera Cantábrica, las larvas prolongan su desarrollo en el útero materno y el alumbramiento se produce posteriormente a la metamorfosis, cuando son juveniles completos, o en ocasiones cuando las larvas están muy próximas a la metamorfosis (Thiesmeier y Haker, 1990; Thiesmeier et al., 1994; Dopazo, 1995; Buckley et al., 2007). En los individuos vivíparas el número de juveniles es reducido en cada parto, oscilando entre 1 y 23 en *S. s. bernardezi* y entre 1 y 35 en las poblaciones insulares de *S. s. gallaica* (Velo-Antón et al., 2015). Existen además otras diferencias clave para entender la evolución al viviparismo que están asociadas a una aceleración del desarrollo embrionario en las salamandras vivíparas a través de: 1) un rápido consumo de las reservas del huevo (Dopazo y Alberch, 1994; Dopazo, 1995; Dopazo y Korenblum, 2000; Buckley et al., 2007); 2) la eclosión precoz de los embriones dentro del oviducto materno (Buckley, 2003; Buckley et al., 2007); y 3) la producción de huevos no fertilizados y el desarrollo de estructuras cefálicas que posibilitan los fenómenos de canibalismo intrauterino (oofagia y adelfofagia) (Dopazo y Alberch, 1994; Wourms, 1981; Greven, 1998; Buckley et al., 2007). Todos estos cambios heterocrónicos aceleran el desarrollo embrionario, posibilitando que en el mismo periodo de tiempo (90 días aproximadamente) las hembras vivíparas liberen al medio juveniles completos e independientes de una fase acuática, mientras que las hembras ovovíparas liberen larvas que necesitan todavía desarrollarse en el agua varios meses hasta completar la metamorfosis (Buckley et al., 2007). El hecho de que estos cambios ocurran en fases tempranas del desarrollo sugiere la existencia de mecanismos intrínsecos que regulan estos procesos. No se ha estudiado todavía el desarrollo embrionario de las poblaciones vivíparas insulares de *S. s. gallaica* y de la población urbana de *S. s. fastuosa* de Urgull y, por lo tanto, los procesos heterocrónicos podrían diferir de los observados en *S. s. bernardezi*, ya que el origen del viviparismo es independiente en los tres casos.

Existe una enorme variabilidad en el tamaño de puesta y el tamaño medio de la progenie a nivel materno y de modo reproductor. Los juveniles vivíparas suelen ser más pesados y pequeños que las larvas ovovíparas en el momento del alumbramiento (Kopp y Baur, 2000; Alcobendas et al., 2004; Buckley et al., 2007). No se han encontrado diferencias significativas en la inversión materna entre los modos de reproducción, sugiriendo que la evolución hacia el viviparismo podría surgir con una re-distribución de parte de los huevos hacia la matrotrofia (Greven, 2011; Dopazo y Korenblum, 2000; Buckley, 2012; Velo-Antón et al., 2015).

### **Estructura y dinámica de poblaciones**

La madurez sexual se alcanza a los 3-5 años (Rebello y Caetano, 1997; Alcobendas y Castanet, 2000), aunque se han registrado edades de maduración más tardías en las poblaciones de la serranía de Ronda (6-8 años, Alcobendas y Castanet, 2000). Joly (1968) estima que los machos alcanzan la madurez sexual con un tamaño aproximado de 130 mm y las hembras con 150 mm. La longevidad de la salamandra común se estima en aproximadamente 12 años para *S. s. longirostris* (Alcobendas y Castanet, 2000), o 20 años en

poblaciones de *S. s. crespoid* (Rebello y Caetano, 1995), aunque pueden llegar a vivir varias decenas de años en cautividad.

La proporción de sexos en las poblaciones estudiadas se encuentra equilibrada (Bas, 1982; Guerrero, 1993), aunque dependiendo del mes y el área geográfica existen diferencias entre la actividad de los machos y las hembras. Las densidades poblacionales son por lo general elevadas, aunque varían mucho entre poblaciones, oscilando entre varias decenas o pocas centenas de individuos por hectárea (Joly, 1968; Guerrero, 1993; Rivera et al., 1999; Rebello y Leclair, 2003b; Martínez-Solano et al., 2006), o incluso densidades mucho más grandes en poblaciones aisladas (Velo-Antón et al., 2012b; Álvarez et al., 2015).

### Interacciones entre especies

En cuanto al uso del espacio, no parece que haya una interacción negativa con otras especies de anfibios presentes en las mismas áreas (Bas, 1983; Werner et al., 2014), exceptuando *Calotriton asper* (Amat y Carranza, 2011), que depreda sobre las larvas de *S. salamandra*, estableciendo una segregación espacial (Montori, 1988).

También se ha señalado que existe cierta segregación por microhábitat en zonas donde *S. salamandra* y *Chioglossa lusitanica* coexisten. En taludes y zonas circundantes, *S. salamandra* se encuentra a menor altura y pendiente que *C. lusitanica* (Galán, 2012). En simpatria con larvas de *Chioglossa lusitanica*, las larvas de *S. salamandra* prefieren aguas remansadas mientras que las larvas de *C. lusitanica* prefieren aguas con corriente (Thiesmeier, 1994).

En el sureste ibérico las larvas pueden encontrarse junto con larvas de otras especies de anfibios, como *Triturus pygmaeus*, *Alytes dickhilleni*, *Bufo spinosus* y *Epidalea calamita* (Fernández-Cardenete et al., 2014).

### Estrategias antidepredatorias

Su diseño negro y amarillo le confiere una coloración aposemática que alerta de su toxicidad y mal sabor a los potenciales depredadores. A través de las glándulas distribuidas por el cuerpo, pero principalmente desde las glándulas parotídeas, secreta un componente tóxico, compuesto por una variedad de alcaloides, llamado salamandrina y de efecto neurotóxico (Schöpf, 1961; Daly et al., 2005; Vences et al., 2014).

Frente a depredadores, adopta posturas peculiares relacionadas con la situación de sus glándulas parotídeas. Al sentir algún estímulo táctil en la cabeza y miembros anteriores, estira las patas hacia arriba y agacha la cabeza mostrando las glándulas. Pueden llegar a lanzar veneno raramente, pudiendo alcanzar 2 m de distancia (Brodie, 1977; Brodie y Smatresk, 1990; Malkmus, 2005a).

Un ejemplar de la Serra de Monfurado (Portugal) emitió un chillido de una duración de 1,5 s al ser tocado (Malkmus, 2005b).

### Depredadores

A pesar de sus mecanismos de defensa, existen algunos depredadores de *S. salamandra*. En Europa central los adultos son depredados por erizo (*Erinaceus europaeus*), tejón (*Meles Meles*), jabalí (*Sus scrofa*), ratas (*Rattus* sp.) y *Natrix natrix*. Los juveniles son depredados por coleópteros (*Carabus* sp.). Las larvas son depredadas por coleópteros acuáticos, larvas de odonatos, *Neomys fodiens*, *Cinclus cinclus*, *Salmo trutta*, *Cottus gobio* y tritones (*Triturus vulgaris*, *Lissotriton helveticus*, *Ichthyosaura alpestris*) (Thiesmeier y Grossenbacher, 2004).

En la Península Ibérica se citan como depredadores de los juveniles el roquero solitario (*Monticola solitarius*) (Malkmus, 2012) y de los adultos algunos mamíferos: erizo (*Erinaceus europeus*) (Salvador y García-París, 2001), nutria (*Lutra lutra*) (Morales et al., 2004), tejón (*Meles Meles*) (Salvador y García-París, 2001), turón (*Mustela putorius*) (Bas et al., 1979; Ballarín et al., 1980), jabalí (*Sus scrofa*) (Carretero y Rosell, 1999), aves: busardo ratonero (*Buteo buteo*) (Bustamante-Díaz, 1985), cárabo (*Strix aluco*) (Otero et al., 1978) y reptiles:

culebra de collar (*Natrix natrix*) (Braña, 1998), culebra viperina (*Natrix maura*) y víbora cantábrica (*Vipera seoanei*) (Bas et al., 1979).

La presencia de varios adultos devorados parcialmente, cabeza y parte anterior, en la isla de San Martiño, indica la presencia de depredadores en esta isla, aunque todavía no se ha podido identificar el responsable de estos ataques. La abundante presencia de la rata negra, *Rattus rattus* en la isla sugiere que esta especie pueda estar también depredando salamandras, aunque podría tratarse del visón americano (*Neovison vison*) (Velo-Antón y Cordero-Rivera, 2011).

Las larvas de *S. salamandra* son depredadas en la Península Ibérica por invertebrados acuáticos (coleópteros y larvas de odonatos principalmente, además de la sanguijuela *Haemopsis sanguisuga* (Galán, 2011), peces: trucha (*Salmo trutta*), mamíferos: *Neomys fodiens* (Salvador y García-París, 2001), aves acuáticas, culebra viperina (*Natrix maura*) (Ceacero Herrador, 2006) o tritones como *Triturus marmoratus* (Villero et al., 2006), *Calotriton asper* (Amat y Carranza, 2011) y *Calotriton arnoldi* (Amat y Carranza, 2014).

### Parásitos y enfermedades

En la Península Ibérica se citan en *S. salamandra* acantocéfalos: *Acanthocephalus anthuris* (Cordero del Campillo et al., 1994), trematodos Digenea: *Brachycoelium salamandrae* (Cordero del Campillo et al., 1994), *Haematoloechus carbonelli* (Lluch et al., 1991) y nematodos: *Oxysomatium brevicaudatum* (Cordero del Campillo et al., 1994), *Dorylaimus parasiticus* (Navarro et al. 1995).

*Salamandra salamandra* es susceptible al ataque de algunas de las enfermedades emergentes y ya se han detectado individuos afectados por el hongo quitridio, *Batrachochytrium dendrobatidis* (Bd) en diferentes puntos a lo largo de su distribución, como es el caso de las poblaciones de Peñalara (Madrid) en el Sistema Central (Bosch y Martínez-Solano, 2006). Un muestreo de salamandras realizado en el macizo del Montseny entre 2007 y 2011 dio resultados negativos (Obón et al., 2013).

### Actividad

Durante su fase larvaria, las salamandras viven en pequeños cursos de agua o charcas caracterizados por tener escasa vegetación acuática y agua limpia. El periodo larvario puede durar desde aproximadamente tres meses hasta dos inviernos en ambientes menos productivos como lagunas de alta montaña en la Sierra de Gredos (ver, por ejemplo, Alcobendas y Castanet, 2000). Se han observado casos de neotenia facultativa en un individuo de *S. s. gigliolii* al sur de Italia (Canestrelli y Bagnoli, 2007) y otro individuo de *S. s. gallaica* de una población gallega (M. Cabirta, comunicación personal). En ambos casos, se observaron individuos adultos reteniendo características larvianas (branquias) y ambos poseían una coloración leucística.

Estudios de esqueletocronología realizados en diferentes subespecies de la Península Ibérica muestran que el crecimiento óseo está relacionado con el periodo de actividad. Así, las poblaciones de montaña tienen periodos de actividad más cortos que el resto de poblaciones, dando lugar a un menor desarrollo óseo anual y un menor tamaño en los adultos debido las extremas condiciones de alta montaña (Alcobendas y Castanet, 2000). Este patrón, sin embargo, no se recupera en *S. s. bernardezi*. Con un mismo periodo de actividad que en otras subespecies, los adultos alcanzan tamaños relativamente más pequeños como consecuencia de tasas de crecimiento menores, posiblemente ligadas a su característico modo de reproducción y desarrollo (Alcobendas y Castanet, 2000).

*Salamandra salamandra* es a una especie eminentemente nocturna, refugiándose durante el día en oquedades del terreno, troncos caídos, bajo piedras o en galerías y grietas. La hibernación o estivación se produce en el interior de grietas o fisuras. Durante la noche, la mayor actividad se centra en las primeras y últimas horas de la noche (Bas, 1983; Guerrero, 1993). En el caso de la Laguna Grande en el circo de Gredos se ha observado un patrón bimodal diferente para machos y hembras, estando los machos más activos durante las primeras horas de la noche y las hembras más activas al amanecer (Guerrero, 1993). En días

de lluvia o de niebla, también puede encontrarse activas durante el día (Bas, 1982) y se ha observado actividad a pleno sol en canchales de la Sierra de Guadarrama (García-París, 1985). Se ha observado que la población de la Isla de San Martiño del Parque Nacional de las Islas Atlánticas de Galicia únicamente muestra actividad diurna, aunque las causas que pueden explicar la ausencia de actividad nocturna están todavía siendo investigadas (Velo-Antón y Cordero Rivera, 2011; 2015).

Las condiciones óptimas de actividad se sitúan alrededor de 90-100% de humedad relativa o lluvia y una temperatura del aire de entre 5-18°C, siendo alrededor de 10-12°C la temperatura más propicia para su actividad. Se ha observado que el rango de temperatura de actividad oscila en Galicia entre los 4-18°C (Bas, 1982; 1983; datos propios), entre un 5-16°C en Laguna Grande, situada en la Sierra de Gredos (Guerrero, 1993), entre 7-15°C en Badalona (Rivera et al., 1999a) y entre 3-11°C en el interior de Cataluña. Ocasionalmente se puede observar a temperaturas inferiores (hasta 0°C en poblaciones de alta montaña). En *S. s. almanzoris*, la temperatura corporal (entre 3.6 y 14°C) parece depender de la ambiental durante los meses de mayo y junio, cambiando a depender del sustrato en los meses más calurosos (Guerrero, 1993). La actividad disminuye notablemente con el viento.

El periodo de actividad varía con las condiciones climáticas, estando menos activas y con periodos de estivación durante los meses más calurosos y de menos pluviometría, y con un periodo de inactividad invernal en el Pirineo (Gasser y Joly, 1972). El inicio de la actividad comienza con las primeras lluvias de otoño. En Portugal y Galicia la actividad se concentra entre septiembre y mayo (Ferrand de Almeida et al., 2001; datos propios), existiendo una diapausa prolongada en el verano (Bas, 1983). En poblaciones de alta montaña (Pirineos), el inicio de la actividad en primavera suele ser más tardío, prolongándose la actividad de los adultos durante los meses de verano y parte del otoño (Gasser y Joly, 1972). En la población de Peñalara se observaron adultos activos entre los meses de abril y octubre (Martínez-Solano et al. 2006). En Galicia y Cataluña, los machos son más activos durante el otoño y, después del invierno, son las hembras y los juveniles quienes están más activos, coincidiendo con los desplazamientos para el parto (Bas, 1982; 1983; Rivera et al., 1999a,b; datos propios). Estas diferencias entre sexos apuntan a algún tipo de regulación interna del ritmo de actividad, ya sea metabólica o hormonal, relacionada con el ciclo sexual (Bas, 1983). En Badalona, la actividad transcurre entre septiembre y mayo (Rivera et al., 1999). En zonas altas de montaña es común encontrar activas a las salamandras durante el verano, como ocurre en la Laguna Grande de Gredos (Guerrero, 1993).

### **Dominio vital**

Las salamandras son relativamente sedentarias y territoriales (Joly, 1968; Bas, 1983; Rebelo y Leclair, 2003; Schulte et al., 2007; Schmidt et al., 2014; Álvarez et al., 2015), ocupando pequeñas parcelas de terreno durante largos periodos de tiempo, lo que puede dificultar el establecimiento de individuos jóvenes que son forzados a desplazarse a otros lugares no ocupados, facilitando así la expansión y colonización de nuevas áreas. El patrón de desplazamiento en *S. salamandra* fue estudiado en poblaciones naturales usando métodos de marcaje-recaptura (Schulte et al., 2007), o fotografías (Schmidt et al., 2007; 2014), observándose un dominio vital de varios cientos de metros cuadrados (siempre por debajo de los 2 km<sup>2</sup>) (Schulte et al., 2007). Denoël (1996), sin embargo, indica un dominio vital de los adultos de entre 50-100 m<sup>2</sup>, o mucho menor en el caso de poblaciones urbanas (Álvarez, 2012).

En Galicia, los machos tienden a ocupar zonas próximas a los arroyos durante el inicio de otoño, quizás aprovechando que las hembras acuden allí para depositar las larvas, lo que facilita la búsqueda de pareja. Durante los meses de invierno y primavera, cuando la actividad reproductora disminuye, tanto machos como hembras se distribuyen de una forma más homogénea en el bosque (Bas, 1983).

### **Movimientos**

Para cazar, las salamandras pueden salir a zonas abiertas y esperan a que pasen presas cerca, mientras mantienen una posición erguida levantándose sobre sus brazos y elevando el

morro. Esta conducta también se aplica a la búsqueda de pareja por parte de los machos durante la fase de apareamiento. También tienen una conducta activa en la búsqueda de presas, desplazándose por el terreno entre la hojarasca. Cuando localizan a la presa, a través de estímulos visuales y olfativos, se aproximan con movimientos lentos y la olfatean, proyectando la lengua o atrapándola con las mandíbulas si es de su interés. Debido a sus hábitos subterráneos, la presencia de salamandras en el exterior podría estar más influenciada por la actividad reproductora que por la actividad depredadora (Bas 1983).

Las larvas son relativamente agresivas y en condiciones de alta densidad los ataques intraspecíficos son frecuentes (Reques y Tejedo, 1996).

Las salamandras tienden a ser solitarias, y los reducidos agrupamientos pueden deberse al azar en poblaciones con elevadas densidades, y a las interacciones entre hembras y machos durante la época de los apareamientos.

Se ha observado, en condiciones de laboratorio, que la edad puede ser un factor importante para reconocer los depredadores mediante señales químicas, estando los individuos más jóvenes atraídos por las señales químicas del potencial depredador (heces de rata) (Ibáñez et al., 2014). Por otro lado, se ha demostrado que las larvas alimentadas con peor alimento, y por lo tanto en peor condición física, corren menos riesgos a la hora de buscar alimento y pasan más tiempo buscando refugio que las larvas con mejor condición física (Krause et al., 2011).

Ver también dominio vital.

### **Patrón social y comportamiento**

Ver apartados de Actividad, Movimientos y Biología de la reproducción.

### **Bibliografía**

- Alcobendas, M., Buckley, D., Tejedo, M. (2004). Variability in survival, growth, and metamorphosis in the larval fire salamanders (*Salamandra salamandra*): effects of larval birth size, sibship and environment. *Herpetologica*, 60: 232-245.
- Alcobendas, M., Castanet, J. (2000). Bone growth plasticity among populations of *Salamandra salamandra*: interactions between internal and external factors. *Herpetologica*, 56: 14-26.
- Alcobendas, M., Dopazo, H., Alberch, P. (1994). Genetic structure and differentiation in *Salamandra salamandra* populations from the northern Iberian Peninsula. *Mertensiella*, 4: 7-23.
- Alcobendas, M., Dopazo, H., Alberch, P. (1996). Geographic variation in allozymes of populations of *Salamandra salamandra* (Amphibia: Urodela) exhibiting distinct reproductive modes. *Journal of Evolutionary Biology*, 9 (1): 83-102.
- Álvarez, D. (2012). Las salamandras de la ciudad de Oviedo: una vida entre el asfalto. *Quercus*, 321: 26-32.
- Álvarez, D., Lourenço, A., Oro, D., Velo-Antón, G. (2015). Assessment of census (N) and effective population size (Ne) reveals consistency of Ne single-sample estimators and a high Ne/N ratio in an urban and isolated population of fire salamanders. *Conservation Genetics Resources*, 7 (3): 705-712.
- Amat, F., Carranza, S. (2011). Opportunistic predation of *Salamandra* larvae (*Salamandra salamandra terrestris*) by the Montseny Brook Newt (*Calotriton arnoldi*). *Butlletí de la Societat Catalana d'Herpetologia*, 19: 66-69.
- Aranda, D., Sara-Mas, S., Benejam, L., Rivera, X. (2012). Oviparisme ocasional en *Salamandra salamandra* (Linnaeus, 1758). *Butlletí de la Societat Catalana d'Herpetologia*, 20: 18-25.
- Araújo, M. B., Guilhaumon, F., Rodrigues Neto, D., Pozo Ortego, I., Gómez Calmaestra, R. (2011). *Impactos, vulnerabilidad y adaptación de la biodiversidad española frente al cambio*

*climático*. 2. Fauna de vertebrados. Dirección general de medio Natural y Política Forestal. Ministerio de Medio Ambiente, y Medio Rural y Marino, Madrid. 640 pp.

Arnold, S. J. (1987). The comparative ethology of courtship in Salamandrid salamanders. 1. *Salamandra* and *Chioglossa*. *Ethology*, 74: 133-145.

Babik, W., Rafinski, J. (2001). Amphibian breeding site characteristics in the Western Carpathians Poland. *Herpetological Journal*, 11: 41-51.

Babiloni González, G. (1992). Informe provisional del seguimiento de la mortalidad de vertebrados en las carreteras de la provincia de Barcelona. Pp. 127-135. Tomo I. *I Jornadas para el Estudio y Prevención de la Mortalidad de Vertebrados en Carreteras*. Coordinadora de Organizaciones de Defensa Ambiental. Madrid.

Ballarín, I., Garzón, J., Palacios, F., Cuesta, L., Castroviejo, J. (1980). Sobre la alimentación del turón (*Putorius putorius* L. 1758) en España. *I Reunión Iberoamer. Zoo. Vert., La Rábida 1977*: 625-627.

Balogová, M., Uhrin, M. (2015). Sex-biased dorsal spotted patterns in the fire salamander (*Salamandra salamandra*). *Salamandra*, 51 (1): 12-18.

Barbadillo, L. J. (1987). *La Guía de Incafo de los Anfibios y Reptiles de la Península Ibérica, Baleares y Canarias*. Incafo, Madrid.

Barragán Fernández, B. (1992). Informe provisional del seguimiento de la mortalidad de vertebrados en las carreteras de Asturias. Septiembre 1991. Pp. 101-109. Tomo I. *I Jornadas para el Estudio y Prevención de la Mortalidad de Vertebrados en Carreteras*. Coordinadora de Organizaciones de Defensa Ambiental. Madrid.

Bas López, S., Guitián Rivera, J., de Castro Lorenzo, A., Sánchez Canals, J. L. (1979). Datos sobre la alimentación de la salamandra (*Salamandra salamandra* L.) en Galicia. *Boletín de la Estación Central de Ecología*, 8 (16): 73-78.

Bas, S. (1982). La actividad de la salamandra, *Salamandra salamandra* (L.) en Galicia. *Doñana, Acta Vertebrata*, 9: 41-52.

Bas, S. (1982). La comunidad herpetológica de Caurel: Biogeografía y ecología. *Amphibia-Reptilia*, 3 (1): 1-26.

Bas, S. (1983). *Estudio de la situación microevolutiva y de la ecología de Salamandra salamandra (L.) en el Noroeste Ibérico*. Tesis Doctoral. Universidad de Valencia.

Bas, S., Gasser, F. (1994). Polytypism of *Salamandra salamandra* (L.) in North-western Iberia. *Mertensiella*, 4: 41-74.

Benavides, J., García-Cardenete, L., Esteban Sánchez, J. L., Escoriza Abril, E., Clivillés Franco, J., Gutiérrez Titos, J. M., Fuentes Martín, J. (2004). Regresión y extinción de poblaciones de urodelos en la provincia de Granada. *Acta Granatense*, 3: 152-158.

Benavides, J., Viedma, A., Clivillés, J., Ortiz, A., Gutiérrez, J. M. (2000). Albinismo en *Alytes dickhilleni* y *Salamandra salamandra* en la Sierra del Castril (Granada). *Boletín de la Asociación Herpetológica Española*, 11: 83.

Bernini, F., Doria, G., Razzetti, E., Sindaco, R. (2006). *Atlante degli Anfibi e dei Rettili d'Italia*. Polistampa, Firenze.

Beukema, W. (2006). Filling the gap in the distribution of *Salamandra salamandra alfredschmidti* Köhler & Steinfartz 2006, and remarks on the reproduction of the Rio Tendi valley salamanders in Asturias, Spain. *Amphibia*, 5 (2): 20-23.

Beukema, W. (2011). Ontogenetic pattern change in amphibians: The case of *Salamandra corsica*. *Acta Herpetologica*, 6(2): 169-174.

Beukema, W., Nicieza, A. G., Lourenço, A., Velo-Antón, G. (2015). Colour polymorphism in *Salamandra salamandra* (Amphibia: Urodela), revealed by a lack of genetic and environmental differentiation between distinct phenotypes. *Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research*. En prensa.

Boada, M., Aguirre, D., Maluquer-Margalef, J. (2012). Trobada d'un exemplar de Salamandra comuna *Salamandra salamandra* (Linnaeus, 1758) albina al Montnegre (Vallès Oriental; Catalunya). *Butlletí de la Societat Catalana d'Herpetologia*, 19: 180-183.

Bosch, J., Carabias, J. (2015). Primeros resultados del Proyecto SARE en anfibios. *Boletín de la Asociación Herpetológica Española*, 25: 11-19.

Bosch, J., Fernández-Beaskoetxea, S. (2014). Quince años de seguimiento de las poblaciones de anfibios del macizo de Peñalara (Parque Nacional de la Sierra de Guadarrama, Madrid). *Boletín de la Asociación Herpetológica Española*, 25: 30-37.

Bosch, J., López-Bueis, I. (1994). Comparative study of the dorsal pattern in *Salamandra salamandra bejarae* (Wolterstorff, 1934) and *S. s. almanzoris* (Müller & Hellmich, 1935). *Herpetological Journal*, 4: 46-48.

Bosch, J., Martínez-Solano, I. (2003). Factors influencing occupancy of breeding ponds in a montane amphibian assemblage. *Journal of Herpetology*, 37: 410–413.

Bosch, J., Martínez-Solano, I. (2006). Chytrid fungus infection related to unusual mortalities of *Salamandra salamandra* and *Bufo bufo* in the Peñalara Natural Park, Spain. *Oryx*, 40 (1): 84-89.

Braña, F. (1998). *Natrix natrix* (Linnaeus, (1758). Pp. 454-466. En: Salvador, A. (coord.), Ramos, M. A. et al. (eds.), *Fauna Ibérica*, vol. 10: Reptiles. Museo Nacional de Ciencias Naturales-CSIC, Madrid.

Brodie, E. D. (1977). Salamander antipredator postures. *Copeia*, 1977: 523-535.

Brodie, E. D., Smatresk, N. J. (1990). The antipredator arsenal of fire salamanders: Spraying of secretion from highly pressurized dorsal skin glands. *Herpetologica*, 46: 1-7.

Buckley, D. (2003). *La evolución del viviparismo en Salamandra salamandra (Linnaeus, 1758)*. Tesis Doctoral. Universidad Autónoma de Madrid.

Buckley, D. (2012). *Evolution of viviparity in salamanders (Amphibia, Caudata)*. En: Encyclopedia of Life Sciences. Wiley, Chichester. doi:10.1002/9780470015902.a0022851

Buckley, D., Alcobendas, M. (2002). *Salamandra salamandra* (Linnaeus, 1758). Salamandra común. Pp. 55-56. En: Pleguezuelos, J. M., Márquez, R. Lizana, M. (Eds.). *Atlas y Libro Rojo de los Anfibios y Reptiles de España*. Dirección General de Conservación de la Naturaleza, Madrid.

Buckley, D., Alcobendas, M., García-París, M. (2009). *The evolution of viviparity in salamanders (Amphibia, Caudata): Organization, variation, and the hierarchical nature of the evolutionary process*. En: Dopazo, H., Arcadi, A. (Eds.). *Evolución y Adaptación. 150 años después del Origen de las Especies*. SESBE, Obrapropia, S.L.

Buckley, D., Alcobendas, M., García-París, M., Wake, M. H. (2007). Heterochrony, cannibalism, and the evolution of viviparity in *Salamandra salamandra*. *Evolution & Development*, 9: 105-115.

Busack, S. D. (2014). *Salamandra longirostris* (Prebetic Zone Fire Salamander). Diet. *Herpetological Review*, 45: 476.

Bustamante Díaz, J. M. (1985). Food habits of the buzzard (*Buteo buteo* L. 1758) in the North of Spain. *Doñana Acta Vertebrata*, 12: 51-62.

Campeny, R. (1991). Variaciones en las branquias de larvas de *Salamandra salamandra* en hábitats naturales hipóxicos. *Revista Española de Herpetología*, 6: 101-106.

- Canestrelli, D., Bagnoli, C. (2007). Occurrence of paedomorphosis in the fire salamander *Salamandra salamandra*. *Salamandra*, 43: 249-252.
- Carretero, M. A., Rosell, C. (1999). *Salamandra salamandra* (fire salamander). Predation. *Herpetological Review*, 30 (3): 161.
- Carvalho, F., Mira, A. (2011). Comparing annual vertebrate road kills over two time periods, 9 years apart: a case study in mediterranean farmland. *European Journal of Wildlife Research*, 57: 157-174.
- Caspers, B. A., Junge, C., Weitere, M., Steinfartz, S. (2009). Habitat adaptation rather than genetic distance correlates with female preference in fire salamanders (*Salamandra salamandra*). *Frontiers in zoology*, 6(1): 13.
- Caspers, B. A., Krause, E. T., Hendrix, R., Kopp, M., Rupp, O., Rosentreter, K., Steinfartz, S. (2014). The more the better—polyandry and genetic similarity are positively linked to reproductive success in a natural population of terrestrial salamanders (*Salamandra salamandra*). *Molecular Ecology*, 23 (1): 239-250.
- Caspers, B. A., Steinfartz, S. (2011). Preference for the other sex: Olfactory sex recognition in terrestrial fire salamanders (*Salamandra salamandra*). *Amphibia-Reptilia*, 32: 503-508.
- Caspers, B. A., Steinfartz, S., Krause, E. T. (2015). Larval deposition behaviour and maternal investment of females reflect differential habitat adaptation in a genetically diverging salamander population. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 69 (3): 407-413.
- Ceacero Herrador, F., Pedrajas Pulido, L., Rodríguez Ramírez, M., Villodre Carrilero, A. (2006). Predación de larva de *Salamandra salamandra* por ejemplar juvenil de *Natrix maura*. *Boletín de la Asociación Herpetológica Española*, 17 (1): 36-37.
- Cifuentes Torres, A., García Oñate, B. (1992). Mortandad de anfibios en carreteras de la provincia de Pontevedra. Pp. 231-238. Tomo II. *I Jornadas para el Estudio y Prevención de la Mortalidad de Vertebrados en Carreteras*. Coordinadora de Organizaciones de Defensa Ambiental. Madrid.
- Cogălniceanu, D., Székely, P., Samoilă, C., Ruben, I., Tudor, M., Plăiașu, R., Stănescu, F., Rozyłowicz, L. (2013). Diversity and distribution of amphibians in Romania. *ZooKeys*, 296: 35-57.
- Cordero, A., Velo-Antón, G., Galán, P. (2007). Ecology of amphibians in small coastal Holocene islands: local adaptations and the effect of exotic tree plantations. *Munibe*, 25: 94–103.
- Cordero del Campillo, M., Castañón Ordóñez, L., Reguera Feo, A. (1994). *Índice- catálogo de zooparásitos ibéricos*. Segunda edición. Secretariado de publicaciones, Universidad de León.
- Cruz, J., Sarmiento, P., Carretero, M. A., White, P. C. L. (2015). Exotic Fish in Exotic Plantations: A Multi-Scale Approach to Understand Amphibian Occurrence in the Mediterranean Region. *PLoS One*, 10 (6): e0129891.
- Cruz, M. J., Rebelo, R., Crespo, E. G. (2006). Effects of an introduced crayfish, *Procambarus clarkii*, on the distribution of south-western Iberian amphibians in their breeding habitats. *Ecography*, 29 (3): 329-338.
- Daly, J. W., Spande, T. F., Garraffo, H. M. (2005). Alkaloids from amphibian skin: a tabulation of over eight-hundred compounds. *Journal of Natural Products* 68: 1556-1575.
- Denoël, M. (1996). Phénologie et domaine vital de la salamandre terrestre *Salamandra salamandra terrestris* (Amphibia, Caudata) dans un bois du Pays de Herve (Belgique). *Cahiers d'Ethologie*, 16: 291-306.
- Díaz-Paniagua, C. (1986). Notas sobre la alimentación de larvas de anfibios: 2.-*Salamandra salamandra* de Cazorla. *Doñana Acta Vertebrata*, 13: 166-169.

Díaz-Paniagua, C., López-Jurado, L. F. (1981). Notas sobre las larvas de urodelos de la mitad sur de la Península Ibérica: caracteres diferenciadores y desarrollo. *Boletín de la Estación Central de Ecología*, 10 (20): 27-34.

Diego-Rasilla, F. J., Ortiz-Santaliestra, M. E. (2009). *Los Anfibios*. Colección Naturaleza en Castilla y León. Caja de Burgos, Burgos. 237 pp.

Donaire, D., Rivera, X., Fernández, D. (2014). Colour pattern of *Salamandra salamandra* (Linnaeus, 1758) in Catalonia and Europe. *Butlletí de la Societat Catalana d'Herpetologia*, 21: 37-74.

Dopazo, H. J. (1995). *Evolución intraespecífica de una característica macroevolutiva: viviparismo en Salamandra salamandra (Amphibia, Salamandridae)*. Tesis Doctoral. Universidad Autónoma de Madrid.

Dopazo, H. J., Alberch, P. (1994). Preliminary results on optional viviparity and intrauterine siblicide in *Salamandra salamandra* populations from northern Spain. *Mertensiella*, 4: 125-138.

Dopazo, H. J., Boto, L., Alberch, P. (1998). Mitochondrial variability in viviparous and ovoviviparous populations of the urodele *Salamandra salamandra*. *Journal of Evolutionary Biology*, 11: 365-378.

Dopazo, H. J., Korenblum, M. (2000). Viviparity in *Salamandra salamandra* (Amphibia: Salamandridae): adaptation or exaptation? *Herpetologica*, 56: 144-152.

Džukić, G., Kalezić, M. L. (2004). *The biodiversity of amphibians and reptiles in the Balkan Peninsula*. Pp. 167-192. En: Griffiths, H. I., Krystufek, B., Reed, J. M. (Eds.). *Balkan Biodiversity*. Springer, Netherlands.

Egea-Serrano, A., Oliva-Paterna, F. J., Torralva, M. (2005). Fenología reproductiva de la comunidad de anfibios del noroeste de la región de Murcia (SE Península Ibérica). *Zoologica Baetica*, 16: 59-72.

Egea-Serrano, A., Oliva-Paterna, F. J., Torralva, M. (2006). Breeding habitat selection of *Salamandra salamandra* (Linnaeus, 1758) in the most arid zone of its European distribution range: application to conservation management. *Hydrobiologia*, 560 (1): 363-371.

Eiselt, J. F. (1958). Der Feuersalamander, *Salamandra salamandra*, Beiträge zu einer taxonomischen Synthese. *Abhandlungen und Berichte für Naturkunde und Vorgeschichte Museum Magdeburg*, 10, 77-154.

Escoriza, E., García-Cardenete, L. (2006). Polimelia en *Alytes dickhilleni* y *Salamandra salamandra longirostris*. Dos casos de ejemplares con seis extremidades. *Boletín de la Asociación Herpetológica Española*, 16 (1-2): 39-41.

Espinosa, A., Serrano, J. A., Montori, A. (2012). Incidencia de los atropellos sobre la fauna vertebrada en el Valle de El Paular. LIC "Cuenca del río Lozoya y Sierra Norte". *Munibe*, 60: 209-236.

Fachbach, V. G. (1976). Biologie, Taxonomie und phylogenetische Beziehungen der verschiedenen Unterarten von *Salamandra salamandra* im Bereich der Iberischen Halbinsel. *Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research*, 14 (1): 59-78.

Fernández-Cardenete, J. R. et al. (2014). *Guía Básica para la Identificación de los Anfibios del Sureste Ibérico*. Parrondo-Celdrán, C (coord.). Asociación Columbares. Murcia. 40 pp.

Fernández-Cardenete, J. R., Luzón-Ortega, J. M., Pérez-Contreras, J., Tierno de Figueroa, J. M. (2000). Revisión de la distribución y conservación de los anfibios y reptiles en la provincia de Granada (España). *Zoologica Baetica*, 11: 77-104.

Ferrand de Almeida, N., Ferreira, A., Teixeira, J. A., Catalão, A. I. (2001). *Anfíbios e Répteis de Portugal*. Ed. FAPAS, Porto.

- Frost, D. R. (2014). Amphibian Species of the World: an Online Reference. Version 6.0. <http://research.amnh.org/herpetology/amphibia/index.html>. American Museum of Natural History, New York, USA.
- Galán, P. (1999). *Conservación de la Herpetofauna Gallega*. Universidade da Coruña. 286 pp.
- Galán, P. (1999). Contribución al conocimiento de la herpetofauna de las islas de Galicia: Inventario faunístico y notas sobre la ecología y morfología de algunas poblaciones. *Chioglossa*, 1: 147-163.
- Galán, P. (2011). Depredación de una larva de *Salamandra salamandra* por la sanguijuela *Haemopsis sanguisuga* en Galicia. *Boletín de la Asociación Herpetológica Española*, 22: 82-84.
- Galán, P. (2012). Selección de la morfología del suelo en *Chioglossa lusitanica* y *Salamandra salamandra* en Galicia. *Boletín de la Asociación Herpetológica Española*, 23: 36-41.
- Galán, P. (2003). *Anfibios y Reptiles del Parque Nacional de las Islas Atlánticas de Galicia: Faunística, Biología y Conservación*. Organismo Autónomo Parques Nacionales. 276 pp.
- Galán, P. (2007). Viviparismo y distribución de *Salamandra salamandra bernardezi* en el norte de Galicia. *Boletín de la Asociación Herpetológica Española*, 18: 44-48.
- Galán, P., Fernández Arias, G. (1993). *Anfibios e Réptiles de Galicia*. Edicións Xerais, Vigo.
- Galán, P., Velo-Antón, G., Cordero-Rivera, A. (2011). Puestas de huevos infecundados en *Salamandra salamandra*. *Boletín de la Asociación Herpetológica Española*, 22: 86-89.
- Galán Ortegón, T. (1992). Informe provisional del seguimiento de la mortalidad de vertebrados en las carreteras de la provincia de Córdoba. Septiembre 1991. Pp. 72-78. Tomo I. *I Jornadas para el Estudio y Prevención de la Mortalidad de Vertebrados en Carreteras*. Coordinadora de Organizaciones de Defensa Ambiental. Madrid.
- García-París, M. (1985). *Los Anfibios de España*. Ministerio de Agricultura, Pesca y Alimentación, Madrid.
- García-París, M., Alcobendas, M., Alberch, P. (1998). Influence of the Guadalquivir River Basin on the mitochondrial DNA evolution of *Salamandra salamandra* (Caudata: Salamandridae) from southern Spain. *Copeia*, 1998: 173-176.
- García-París, M., Alcobendas, M., Buckley, D., Wake, D. B. (2003). Dispersal of viviparity across contact zones in Iberian populations of fire salamanders (*Salamandra*) inferred from discordance of genetic and morphological traits. *Evolution*, 57: 129-143.
- Gasser, F. (1967). Differences au niveau des protéines sériques de type serumalbumine chez *Salamandra salamandra terrestris* et *Salamandra salamandra fastuosa* (Urodèle, Salamandridae). *Comptes Rendues Hebdomadaires des Séances de la Académie des Sciences série D*, 265: 704.
- Gasser, F. (1978). Le polytypisme de l'espèce paléarctique *Salamandra salamandra* (L.) (Amphibien, Urodèle). I. Protéines sériques et groupes sériques. *Archives de Zoologie Expérimentale et Générale*, 119: 585-617.
- Gasser, F., Joly, J. M. J. (1972). Existence d'un cycle sexuel biennal chez la femelle de *Salamandra salamandra fastuosa* Schreiber (Urodèle, Salamandridae) a différentes altitudes dans les Pyrénées centrales: influence des facteurs génétiques et climatiques. *Annales des Sciences Naturelles Zoologie et Biologie Animale*, 14: 427-444.
- Giménez-López, S., Guarner Deu, N. (1982). Distribucion hipogea de *Salamandra salamandra* Laurenti (Amphibia Salamandridae) en San Lorenç del Munt i Serra de l'Obac (Terrasa, provincia de Barcelona, España). *Publicaciones del Centro Pirenaico de Biología Experimental*, 13: 43-45.
- González de la Vega, J. P. (1988). *Anfibios y Reptiles de la Provincia de Huelva*. Ertisa, Huelva.

González-Prieto, S., Villarino, A., Freán, M. M. (1993). Mortalidad de vertebrados por atropello en una carretera nacional del NO de España. *Ecología*, 7: 375-389.

Gragera Díaz, F., Corbacho, M. A., de Avalos Schlegel, J. (1992). Informe provisional del seguimiento de la mortalidad de vertebrados en las carreteras de la provincia de Badajoz. Septiembre 1991. Pp. 136-144. Tomo I. *Jornadas para el Estudio y Prevención de la Mortalidad de Vertebrados en Carreteras*. Coordinadora de Organizaciones de Defensa Ambiental. Madrid.

Greven, H. (1998). Survey of the oviduct of salamandrids with special reference to the viviparous species. *Journal of Experimental Zoology*, 282: 507-525.

Greven, H. (2011). Maternal adaptations to reproductive modes in amphibians. Pp. 117-141. En: Norris, P., Lopez, K. (Eds.). *Hormones and Reproduction of Vertebrates*, volume 2, *Amphibians*. Elsevier, USA.

Greven, H., Guex, G. D. (1994). Structural and physiological aspects of viviparity in *Salamandra salamandra*. *Mertensiella*, 4: 139-160.

Guerrero, F. (1993). *Ecología de Salamandra salamandra almanzoris en la Sierra de Gredos*. Tesis doctoral. Universidad de Salamanca.

Guerrero, F., Pérez-Mellado, V., Gil, M. J., Lizana, M. (1990). Food habits and trophic availability in the high mountain population of the spotted Salamander from Spain (*Salamandra salamandra almanzoris*) (Caudata: Salamandridae). *Folia Zoologica*, 39 (4): 341-353.

Guiberteau, D. F., Vázquez Graña, R., López, J. E. (2012). Variabilidad de patrones y pigmentación en *Salamandra salamandra gallaica*. *Butlletí de la Societat Catalana d'Herpetologia*, 20: 115-120.

Hillenius, D. (1968). Notes on *Salamandra salamandra* ssp. *Bijdragen tot de Dierkunde*, 38:31-38.

Ibáñez, A., Caspers, B. A., López, P., Martín, J., Krause, E. T. (2014). Is the reaction to chemical cues of predators affected by age or experience in fire salamanders (*Salamandra salamandra*)? *Amphibia-Reptilia*, 35 (2): 189-196.

Joger, U., Steinfartz, S. (1994). Zur subspezifischen gliederung der südiberischen feuersalamander (*Salamandra salamandra*-komplex). *Abhandlungen und Berichte für Naturkunde*, 17: 83-98.

Joly, J. (1968). Données écologiques sur la salamandre tachetée *Salamandra salamandra* (L.). *Annales des Sciences Naturelles, Zoology*, 10: 301-366.

Joly, J. (1971). Les cycles sexuels de *Salamandra* (L.). I Cycle sexuel de mâles. *Annales des Sciences Naturelles, Zoology* 13: 451-504.

Köhler, G., Steinfartz, S. (2006). A new subspecies of the fire salamander, *Salamandra salamandra* (Linnaeus, 1758) from the Tendi valley, Asturias, Spain. *Salamandra*, 42: 13-20.

Kopp, M., Baur, B. (2000). Intra- and inter-litter variation in life-history traits in a population of fire salamanders (*Salamandra salamandra terrestris*). *Journal of Zoology*, 25: 231-236.

Krause, E. T., Steinfartz, S., Caspers, B. A. (2011). Poor nutritional conditions during the early larval stage reduce risk taking activities of fire salamander larvae (*Salamandra salamandra*). *Ethology*, 117 (5): 416-421.

Kuzmin, S. L. (1996). Threatened amphibians in the former Soviet Union: the current situation and the main threats. *Oryx*, 30 (1): 24- 30.

Kuzmin, S., Papenfuss, T., Sparreboom, M., Ugurtas, I. H., Anderson, S., Beebee, T., Denoël, M., Andreone, F., Anthony, B., Schmidt, B., Ogradowczyk, A., Ogielska, M., Bosch, J., Tarkhnishvili, D., Ishchenko, V. (2009). *Salamandra salamandra*. En: *The IUCN Red List of Threatened Species 2009*. e.T59467A11928351.

- Labus, N., Cvijanović, M., Vukov, T. (2013). Sexual size and shape dimorphism in *Salamandra salamandra* (Amphibia, Caudata, Salamandridae) from the central Balkans. *Archives of Biological Sciences*, 65 (3): 969-975.
- Lizana Avia, M. (1992). Informe provisional del seguimiento de la mortalidad de vertebrados en las carreteras de la provincia de Salamanca, con datos aislados de la Sierra de Gredos y provincia de Zamora. Septiembre 1991. Pp. 115-117. Tomo I. *I Jornadas para el Estudio y Prevención de la Mortalidad de Vertebrados en Carreteras*. Coordinadora de Organizaciones de Defensa Ambiental. Madrid.
- Lizana, M., Márquez, R., Martín-Sánchez, R., Ciudad, J., López, A., Orfao, A. (2000). Determination of cellular DNA content of Iberian salamanders by flow cytometry. *Amphibia-Reptilia*, 21 (4): 411-418.
- Lizana, M., Pérez-Mellado, V. Ciudad, M. J. (1990). Analysis of the structure of an amphibian community in the Sistema Central of Spain. *Herpetological Journal*, 1: 435-446.
- Llorente, G. A., Montori, A., Santos, X., Carretero, M.A. (1995). *Atlas dels Amfibis i Rèptils de Catalunya i Andorra*. Ed. El Brau, Barcelona.
- Lluch, J., Navarro, P., Pérez-Soler, P. (1991). *Haematoloechus carbonelli* sp.n. (Haematoloechidae: Plagiorchiata) un nouveau Trématode parasite d'Amphibiens de la Péninsule Ibérique. *Révue Suisse de Zoologie*, 98: 255-260.
- López Fernández, L. R. (1992). Informe provisional del seguimiento de la mortalidad de vertebrados de varias carreteras costeras de Huelva. Septiembre 1991. Pp. 88-96. Tomo I. *I Jornadas para el Estudio y Prevención de la Mortalidad de Vertebrados en Carreteras*. Coordinadora de Organizaciones de Defensa Ambiental. Madrid.
- López Redondo, J. (1992). Informe provisional del seguimiento de la mortalidad de vertebrados en las carreteras de la provincia de Madrid. Septiembre 1991. Pp. 168-179. Tomo II. *I Jornadas para el Estudio y Prevención de la Mortalidad de Vertebrados en Carreteras*. Coordinadora de Organizaciones de Defensa Ambiental. Madrid.
- López Redondo, J., López Redondo, G. (1992). Aproximación a los primeros resultados globales provisionales del PMVC. Pp. 22-34. Tomo I. *I Jornadas para el Estudio y Prevención de la Mortalidad de Vertebrados en Carreteras*. Coordinadora de Organizaciones de Defensa Ambiental. Madrid.
- Lourenço A., Álvarez D., Velo-Antón G. (2015). Trapped within a city: the effects of recent isolation on population structure and demography of *Salamandra salamandra* in Oviedo. 18th SEH (European Congress of Herpetology), 7-12 September 2015, Wrocław, Poland.
- Malkmus, R. (1983). Beschreibung einer neuen Form des Feuersalamanders der Serra de Monchique (Portugal): *Salamandra salamandra (gallaica) crespoi* n. subsp. *Faunistische Abhandlungen*, 10: 169-174.
- Malkmus, R. (2005a). Abwehrverhalten bei *Salamandra salamandra gallaica* und *Salamandra s. crespoi*. *Zeitschrift für Feldherpetologie*, 12 (1): 133-136.
- Malkmus, R. (2005b). Lautaeusserung bei *Salamandra salamandra gallaica*. *Zeitschrift für Feldherpetologie*, 12 (1): 131-132.
- Malkmus, R. (2012). Blaumerle verfuettetert junge Feuersalamander an ihre Nestlinge. *Zeitschrift für Feldherpetologie*, 19 (2): 271.
- Mancino, G., Barsacchi, G., Nardi, I. (1969). The lampbrush chromosomes of *Salamandra salamandra* (L.) (Amphibia Urodela). *Chromosoma*, 26 (4): 365-387.
- Manenti, R., De Bernardi, F., Ficetola, G. F. (2013). Pastures vs forests: do traditional pastoral activities negatively affect biodiversity? The case of amphibians communities. *North-Western Journal of Zoology*, 9 (2): 284-292.

- Manenti, R., Ficetola, G. F., Marieni, A., De Bernardi, F. (2011). Caves as breeding sites for *Salamandra salamandra*: habitat selection, larval development and conservation issues. *North-Western Journal of Zoology*, 7(2): 304-309.
- Martel, A., Blooi, M., Adriaensen, C., Van Rooij, P., Beukema, W., Fisher, M. C., Farrer, R. A., Schmidt, B. R., Tobler, U., Goka, K., Lips, K. R., Muletz, C., Zamudio, K. R., Bosch, J., Lötters, S., Wombwell, E., Garner, T. W. J., Cunningham, A. A., Spitzen-van der Sluijs, A., Salvidio, S., Ducatelle, R., Nishikawa, K., Nguyen, T. T., Kolby, J. E., Van Bocxlaer, I., Bossuyt, F., Pasmans, F. (2014). Recent introduction of a chytrid fungus endangers Western Palearctic salamanders. *Science*, 346 (6209): 630–631.
- Martel, A., Spitzen-van der Sluijs, A., Blooi, M., Bert, W., Ducatelle, R., Fisher, M.C., Woeltjes, A., Bosman, W., Chiers, K., Bossuyt, F., Pasmans, F. (2013). *Batrachochytrium salamandrivorans* sp. nov. causes chytridiomycosis in amphibians. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 110(38): 15325–15329.
- Martínez, M. O., Fesser Justes, C. (2000). *Los Anfibios del Alto Aragón*. Instituto de Estudios Altoaragoneses, Huesca.
- Martínez-Solano, I. (2006). Atlas de la distribución y estado de conservación de los anfibios de la Comunidad de Madrid. *Graellsia*, 62: 253-291.
- Martínez-Solano, I., Alcobendas, M., Buckley, D., García-París, M. (2005). Molecular characterisation of the endangered *Salamandra salamandra almanzoris* (Caudata, Salamandridae). *Annales Zoologici Fennici*, 42: 57-68.
- Martínez-Solano, I., Barbadillo, L., Lapeña, M. (2003a). Effect of introduced fish on amphibian species richness and densities at a montane assemblage in the Sierra De Neila, Spain. *Herpetological Journal*, 13: 167–173.
- Martínez-Solano, I., Bosch, J., García-París, M. (2003b). Demographic Trends and Community Stability in a Montane Amphibian Assemblage. *Conservation Biology*, 17: 238-244.
- Martínez-Solano, I., García-París, M., Bosch, J. (2006). *Anfibios de Peñalara: Identificación y Conservación*. Comunidad de Madrid, Madrid. 113 pp.
- Matos, C., Sillero, Argaña, E. (2012). Spatial analysis of amphibian road mortality levels in northern Portugal country roads. *Amphibia-Reptilia*, 33: 469-483.
- Mertens, R., Müller, L. (1940). Liste der Amphibien und Reptilien Europas (2. Liste). — *Abh. Senckenb. naturf. Ges.*, Frankfurt, 451: 1-56.
- Miñano, P. A., Egea, A., Oliva-Paterna, F. J., Torralva, M. (2003). Hábitat reproductor de *Salamandra salamandra* (Linnaeus, 1758) en el Noroeste de la Región de Murcia (S.E. Península Ibérica): Distribución actualizada. *Anales de Biología*, 25: 203-205.
- Montori, A. (1988). *Estudio sobre la biología y ecología del tritón pirenaico "Euproctus asper" (Duges, 1852) en la Cerdanya*. Tesis doctoral. Universitat de Barcelona.
- Montori, A., Francesch, J. J. (1995). Morphometric analysis of *Salamandra salamandra* in the Iberian Peninsula: Preliminary data. *Scientia Herpetologica*, 1995: 37-40.
- Montori, A., Herrero, P. (2004). *Caudata*. En: García-París, M., Montori, A., Herrero, P. *Amphibia, Lissamphibia*. En: Ramos, M. A., et al. (Eds.). *Fauna Ibérica*, vol. 24. Museo Nacional de Ciencias Naturales, CSIC, Madrid.
- Montori, A., Llorente, G. A., Carretero, M. A., Santos, X., Richter-Boix, A., Franch, M., Garriga, N. (2007). Bases para la gestión forestal en relación con la herpetofauna. Pp. 275-335. En: Camprodon i Subirach, J., Plana Bach, E. (Eds.). *Conservación de la biodiversidad, fauna vertebrada y gestión forestal*. 2ª edición revisada y ampliada. Universitat de Barcelona.
- Morales, J. J. Lizana, M., Acera, F. (2004). Ecología trófica de la nutria paleártica *Lutra lutra* en el río Francia (cuenca del Tajo, Salamanca). *Galemys*, 16 (2): 57-77.

Müller, L., Hellmich, W. (1935). Mitteilungen über die Herpetofauna der Iberischen Halbinsel I. Über *Salamandra salamandra almanzoris* n. ssp. und *Bufo bufo gredosicola* n. ssp., zwei neue Amphibienrassen aus der Sierra de Gredos. *Zoologischer Anzeiger*, 112: 49-57.

Najbar, A., Babik, W., Najbar, B., Ogielska, M. (2015). Genetic structure and differentiation of the fire salamander *Salamandra salamandra* at the northern margin of its range in the Carpathians. *Amphibia-Reptilia*, 36 (3): 301-311.

Navarro, P., Guerrero, F., Pérez-Mellado, V., Lluch, J. (1995). Description of a new species: *Dorylaimus parasiticus*, a parasite of amphibians in the Iberian Peninsula (Nematoda: Dorylaimida). *Journal of Zoology*, 237 (2): 169-177.

Obón, E., Carbonell, F., Valbuena-Urena, E., Alonso, M., Larios, R., Fernández-Beaskoetxea, S., Fisher, M. C., Bosch, J. (2013). Chytridiomycosis surveillance in the critically endangered Montseny brook newt, *Calotriton arnoldi*, northeastern Spain. *Herpetological Journal*, 23 (4): 237-240.

Palau i Soler, X. (1999). Un cas de melanisme a *Salamandra salamandra* (L.). *Butlletí de la Societat Catalana d'Herpetologia*, 14: 95-96.

Pasmans, F., Bogaerts, S., Keller, H. (2004). Note on the distribution of *Salamandra salamandra* cf. *bernardezi* in Asturias, northern Spain. *Podarcis*, 5: 58-60.

Pasmans, F., Keller, H. (2000). Morphological variation in neighbouring populations of *Salamandra salamandra bernardezi* in northern Spain. *Zeitschrift für Feldherpetologie*, 7: 77-84.

Petrov, B. P. (2007). *Amphibians and reptiles of Bulgaria: fauna, vertical distribution, zoogeography, and conservation*. Pp. 85-107. En: Fet, V. Popov, A. (Eds.). *Biogeography and Ecology of Bulgaria*. Springer, Netherlands.

Pleguezuelos, J. M. (2002). *Las especies introducidas de Anfibios y Reptiles*. Pp 501-532. En: Pleguezuelos, J. M., Márquez, R. Lizana, M. (Eds.). *Atlas y Libro Rojo de los Anfibios y Reptiles de España* Dirección General de Conservación de la Naturaleza, Madrid.

Pleguezuelos, J. M., Feriche, M. (2003). *Anfibios y Reptiles. Granada. Guías de la Naturaleza*. Diputación de Granada.

PMVC (2003). *Mortalidad de vertebrados en carreteras*. Documento técnico de conservación nº 4. Sociedad para la Conservación de los Vertebrados (SCV). Madrid. 350 pp.

Price, S. J., Garner, T. W. J., Nichols, R. A., Balloux, F., Ayres, C., Mora-Cabello de Alba, M., Bosch, J. (2014). Catastrophic declines of host communities due to an introduced and indiscriminate ranavirus. *Current Biology*, 24: 2586-2591.

Ragghianti, M., Bucci-Innocenti, S., Mancino, G. (1982). C-banded karyotype and cytotaxonomy of *Mertensiella caucasica* (Waga, 1876)(Caudata: Salamandridae). *Amphibia-Reptilia*, 3 (4): 303-307.

Rebelo, R., Caetano, M. H. (1995). Use of the skeletochronological method for ecodemographical studies on *Salamandra salamandra gallaica* from Portugal. Pp. 135-140. En: Llorente, G. A., Montori, A., Santos, X., Carretero, M. A. (Eds.). *Scientia Herpetologica: papers submitted from the 7th Ordinary General Meeting of Societas Europaea Herpetologica, Barcelona, September 15-19, 1993*. Asociación Herpetológica Española, Barcelona.

Rebelo, R., Caetano, M. H. (1997). Body size differences among populations of *Salamandra salamandra* from Portugal: a skeletochronological study. Pp. 307-312. En: Bohme, W., Bischoff, W., Ziegler, T. (Eds.). *Herpetologia Bonnensis. Proceedings of the 8th Ordinary General Meeting of the Societas Europaea Herpetologica, 23-27 August 1995, Bonn, Germany*. Societas Europaea Herpetologica, Bonn.

Rebelo, R., Leclair, M. H. (2003a). Differences in size at birth and brood size among Portuguese populations of the fire salamander, *Salamandra salamandra*. *Herpetological journal*, 13 (4): 179-188.

- Rebelo, R., Leclair, M. H. (2003b). Site tenacity in the terrestrial salamandrid *Salamandra salamandra*. *Journal of Herpetology*, 37: 440-445.
- Reis, D. M., Cunha, R. L., Patrão, C., Rebelo, R., Castilho, R. (2011). *Salamandra salamandra* (Amphibia: Caudata: Salamandridae) in Portugal: not all black and yellow. *Genetica*, 139 (9): 1095-1105.
- Reques, R., Tejedo, M. (1996). Intraspecific aggressive behaviour in fire salamanders larvae (*Salamandra salamandra*): the effect of density and body size. *Hepetological Journal*, 6: 15-19.
- Rivera, J., Simón, J. G. (1999). Diseños en la coloración dorsal en *Salamandra salamandra* (Linnaeus, 1758), de una población de Badalona (Catalunya). *Butlletí de la Societat Catalana d'Herpetologia*, 14: 70-77.
- Rivera, J., Simón, J. G., Vilagrosa, A., Fonoll, R. (1994). Datos sobre la presencia de salamandras (*Salamandra salamandra* L. 1758) de manchas rojo-anaranjadas en la Península Ibérica. *Boletín de la Asociación Herpetológica Española*, 5: 25-27.
- Rivera, X., Donaire-Barroso, D., Arribas, O. (2014). Hipótesis sobre el origen y función del patrón de coloración y de la estrategias reproductivas en el género *Salamandra* Laurenti, 1768. *Butlletí de la Societat Catalana d'Herpetologia*, 21: 75-92.
- Rivera, X., Simón, J. G., Melero, J. A. (1999). Observaciones en el ciclo larvario de *Salamandra salamandra* (Linnaeus, 1758), en una población de Catalunya (Noreste de la Península Ibérica). *Butlletí de la Societat Catalana d'Herpetologia*, 14: 62-69.
- Rivera, X., Simón, J. G., Melero, J. A., Uriós, N., Vilagrosa, A. (1991a). La influencia de la humedad relativa, la temperatura y la pluviosidad en la actividad de *Salamandra salamandra* (L.) en una población de Catalunya (Nordeste de la Península Ibérica). *Butlletí de la Societat Catalana d'Herpetologia*, 14: 48-55.
- Rivera, X., Simón, J. G., Melero, J. A., Uriós, N., Vilagrosa, A. (1991b). El ciclo de actividad de *Salamandra salamandra* (L.) en una población de Catalunya (Nordeste de la Península Ibérica). *Butlletí de la Societat Catalana d'Herpetologia*, 14: 56-61.
- Rodríguez Rojas, A. (1992). Informe provisional del seguimiento de la mortalidad de vertebrados en las carreteras de Cádiz. Pp. 66-71. Tomo I. *I Jornadas para el Estudio y Prevención de la Mortalidad de Vertebrados en Carreteras*. Coordinadora de Organizaciones de Defensa Ambiental. Madrid.
- Rodríguez-Rodríguez, E. J., De Wries, W., Marco, A. (2015). Comportamiento agonístico de *Salamandra salamandra morenica* en el Parque Natural Sierra Norte de Sevilla. *Boletín de la Asociación Herpetológica Española*, 26 (1): 20-23.
- Romero, D., Olivero, J., Real, R. (2013). Comparative assessment of different methods for using land-cover variables for distribution modelling of *Salamandra salamandra longirostris*. *Environmental Conservation*, 40 (01): 48-59.
- Romero, R. (2015). Nuevos datos sobre la presencia de *Salamandra salamandra* en la isla de San Martiño (archipiélago de Cíes, Parque Nacional de las Islas Atlánticas de Galicia). *Boletín de la Asociación Herpetológica Española*, 26 (1): 43-46.
- Rosa, G. M., Penado, A. (2013). *Rana iberica* (Boulenger, 1879) goes underground: subterranean habitat usage and new insights on natural history. *Subterranean Biology*, 11: 15-29.
- Sabino-Pinto, J., Bletz, M., Hendrix, R., Perl, R. B., Martel, A., Pasmans, F., Lötters, S., Mutschmann, F., Schmeller, D. S., Schmidt, B. R., Veith, M., Wagner, N., Vences, M., Steinfartz, S. (2015). First detection of the emerging fungal pathogen *Batrachochytrium salamandrivorans* in Germany. *Amphibia-Reptilia*, 36: 411-416.
- Salvador, A., García-París, M. (2001). *Anfibios Españoles: Identificación, Historia Natural y Distribución*. Ed. Esfagnos.

- Schmidt, B. R., Itin, E., Schaub, M. (2014). Seasonal and annual survival of the salamander *Salamandra salamandra salamandra*. *Journal of Herpetology*, 48 (1): 20-23.
- Schmidt, B. R., Schaub, M., Steinfartz, S. (2007). Apparent survival of the salamander *Salamandra salamandra* is low because of high migratory activity. *Frontiers in Zoology*, 4 (1): 19.
- Schöpf, C. (1961). Die Konstitution der Salamander-Alkaloide. *Experientia*, 17: 285- 328.
- Schreiber, E. (1912). *Herpetologia Europaea. Eine systematische Bearbeitung der Amphibien und Reptilien welche bisher in Europa ausgefunden sind*. Jena: Verlag von Gustav Fischer. 960 pp.
- Schulte, U., Küsters, D., Steinfartz, S. (2007). A PIT tag based analysis of annual movement patterns of adult fire salamanders (*Salamandra salamandra*) in a Middle European habitat. *Amphibia-Reptilia*, 28 (4): 531-536.
- Seoane, V. L. (1884). *Identidad de Lacerta schreiberi (Bedriaga) y Lacerta viridis, Var. Gadovii (Boulenger), e investigaciones herpetológicas de Galicia*. Abad, La Coruña. 20pp.
- Sillero, N. (2008). Amphibian mortality levels on Spanish country roads: descriptive and spatial analysis. *Amphibia-Reptilia*, 29 (3): 337-347.
- Sillero, N., Campos, J., Bonardi, A., Corti, C., Creemers, R., Crochet, P. A., Crnobrnja Isailović, J., Denoël, M., Ficetola G. F., Gonçalves, J., Kuzmin, S., Lymberakis, P., de Pous, P., Rodríguez, A., Sindaco, R., Speybroeck, J., Toxopeus, B., Vieites D. R., Vences, M. (2014). Updated distribution and biogeography of amphibians and reptiles of Europe. *Amphibia-Reptilia*, 35 (1): 1-31.
- Steinfartz, S., Stemshorn, K., Kuesters, D., Tautz, D. (2006). Patterns of multiple paternity within and between annual reproduction cycles of the fire salamander (*Salamandra salamandra*) under natural conditions. *Journal of Zoology*, 268(1): 1-8.
- Steinfartz, S., Veith, M., Tautz, D. (2000). Mitochondrial sequence analysis of *Salamandra* taxa suggests old splits of major lineages and postglacial recolonizations of Central Europe from distinct source populations of *Salamandra salamandra*. *Molecular Ecology*, 9 (4): 397-410.
- Steinfartz, S., Weitere, M., Tautz, D. (2007). Tracing the first step to speciation: ecological and genetic differentiation of a salamander population in a small forest. *Molecular Ecology*, 16(21): 4550-4561.
- Thiesmeier, B. (1994). Trophische Beziehungen und Habitatpräferenzen sympatrisch lebender *Salamandra salamandra*- und *Chioglossa lusitanica*-Larven. *Abhandlungen und Berichte für Naturkunde*, 17: 119-126.
- Thiesmeier, B., Grossenbacher, K. (2004). *Salamandra salamandra* (Linnaeus, 1758) – Fuersalamander. Pp. 1059-1132. En: Thiesmeier, B., Grossenbacher, K. (Eds.). *Handbuch der Reptilien und Amphibien Europas*. Band 4/II B. Schwanzlurche (Urodela II B. Salamandridae III: Triturus 2, Salamandra. Aula Verlag, Wiebelsheim.
- Thiesmeier, B., Haker, K. (1990). *Salamandra salamandra bernardezi* Wolterstorff 1928 aus Oviedo, Spanien, nebst Bemerkungen zur Viviparie in der Gattung *Salamandra*. *Salamandra*, 26: 140-154.
- Thiesmeier, B., Sauer, W., Mutz, T. (1994). Birth and dates of birth of offspring of *Salamandra salamandra bernardezi* from Oviedo. *Mertensiella*, 4: 347-354.
- Torralva Forero, M., Oliva Paterna, F. J., Egea Serrano, A., Miñano Alemán, P. A., Verdiell Cubedo, D., De Maya Navarro, J. A., Andreu Soler, A. (2005). *Atlas de Distribución de los Anfíbios de la Región de Murcia*. Dirección General del Medio Natural, Consejería de Industria y Medio Ambiente, Región de Murcia - Universidad de Murcia. Gráficas F. Gómez, Cartagena. 85 pp.

- Uotila, E., Díaz, A. C., Azkue, I. S., Rubio Pilarte, X. (2013). Variation in the reproductive strategies of "*Salamandra salamandra*" (Linnaeus, 1758) populations in the province of Gipuzkoa (Basque Country). *Munibe Ciencias Naturales. Natur zientziak*, (61): 91-101.
- Valakos, E. D., Pafilis, P., Lymberakis, P., Maragou, P. (2008). *The Amphibians and Reptiles of Greece*. Ed. Chimaira, Frankfurt am Main. 463 pp.
- Veith, M. (1997). Allozyme clines in *Salamandra salamandra* populations from the Cantabrian Mountains, Spain. *Amphibia-Reptilia*, 18: 298-303.
- Velo-Antón, G. (2008). Presencia de *Salamandra salamandra* en la isla de Tambo (Rías Bajas, Pontevedra). *Boletín de la Asociación Herpetológica Española*, 19:61-62.
- Velo-Antón, G., Buckley, D., Daoudi, A. D., Rivera, A. C. (2007a). Bicephaly in *Salamandra salamandra* larvae. *Herpetological Bulletin*, 101: 31-32.
- Velo-Antón, G., Buckley, D., Martínez-Solano, I., Canestrelli, D., Lourenço, A., Martínez-Freiría, F. (2015a). Reconstructing the biogeographic history of geographically disjunct populations: the case of *S. s. bernardezi* and *S. s. giglioli*. 18th SEH (European Congress of Herpetology), 7-12 September 2015, Wrocław, Poland.
- Velo-Antón, G., Cordero-Rivera, A. (2011). Predation by invasive mammals on an insular viviparous population of *Salamandra salamandra*. *Herpetology Notes*, 4: 299-301.
- Velo-Antón, G., Galán, P., Béjar, X. (2012a). *Salamandra salamandra gallaica* and *Salamandra salamandra europaea* (Fire salamander). Agonistic behaviour. *Herpetological Review*, 43: 460-461.
- Velo-Antón, G., García-París, M., Galán P., Cordero Rivera, A. (2007b). The evolution of viviparity in Holocene islands: ecological adaptation versus phylogenetic descent along the transition from aquatic to terrestrial environments. *Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research*, 45: 345–352.
- Velo-Antón, G., Rivera, A. C. (2015). La singular adaptación de las salamandras en el Parque Nacional de las Islas Atlánticas. *Quercus*, 353: 32-39.
- Velo-Antón, G., Santos, X., Sanmartín-Villar, I., Cordero-Rivera, A., Buckley, D. (2015b). Intraspecific variation in clutch size and maternal investment in pueriparous and larviparous *Salamandra salamandra* females. *Evolutionary Ecology*, 29: 185-204.
- Velo-Antón, G., Zamudio, K. R., Cordero-Rivera, A. (2012b). Genetic drift and rapid evolution of viviparity in insular fire salamanders (*Salamandra salamandra*). *Heredity*, 108 (4): 410-418.
- Vences, M., Sanchez, E., Hauswaldt, J. S., Eikelmann, D., Rodriguez, A., Carranza, S., Donaire, D., Gehara, M., Helfer, V., Lotters, S., Werner, P., Schulz, S., Steinfartz, S. (2014). Nuclear and mitochondrial multilocus phylogeny and survey of alkaloid content in true salamanders of the genus *Salamandra* (Salamandridae). *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 73: 208-216.
- Villanueva, A. (1993). Hallazgo de una nueva coloración de *Salamandra salamandra bernardezi* en Asturias. *Boletín de la Asociación Herpetológica Española*, 4: 14-15.
- Villanueva, A. (2007). Polimelia en un ejemplar de *Salamandra salamandra* en Asturias. *Boletín de la Asociación Herpetológica Española*, 18: 90-91.
- Villero, D., Montori, A., Llorente, G. A. (2006). Alimentación de los adultos de *Triturus marmoratus* (Urodela, Salamandridae) durante el periodo reproductor en Sant Llorenç del Munt, Barcelona. *Revista Española de Herpetología*, 20: 57-70.
- Weitere, M., Tautz, D., Neumann, D., Steinfartz, S. (2004). Adaptive divergence vs. environmental plasticity: tracing local genetic adaptation of metamorphosis traits in salamanders. *Molecular Ecology*, 13: 1665-1677.

Velo-Antón, G., Buckley, D. (2015). Salamandra común – *Salamandra salamandra*. En: Enciclopedia Virtual de los Vertebrados Españoles. Salvador, A., Martínez-Solano, I. (Eds.). Museo Nacional de Ciencias Naturales, Madrid. <http://www.vertebradosibericos.org/>

Werner, P., Lötters, S., Schmidt, B. R. (2014). Analysis of habitat determinants in contact zones of parapatric European salamanders. *Journal of Zoology*, 292: 31-38.

Wolterstorff, W. (1934). Über *Salamandra maculosa molleri* und eine neue Form, subsp. *bejarae*. *Bil. Aquar.-Terrar.-Kunde*, 45: 147-159.

Wourms, J. P. (1981). Viviparity: the maternal–fetal relationship in fishes. *American Zoologist*, 21: 473-515.