



**DIFERENCIAS EN LA PERCEPCIÓN DEL RIESGO DE
DEPREDACIÓN ENTRE EL GALÁPAGO LEPROSO
(*Mauremys leprosa*) Y EL INTRODUCIDO GALÁPAGO
AMERICANO (*Trachemys scripta elegans*)**

Nuria Polo Cavia

Director: José Martín Rueda

Tutor: Javier de Miguel Águeda

AGRADECIMIENTOS

En especial a José y Pilar por vuestra continua orientación y dedicación.

A Javier, por todo el apoyo que me has dado desde el principio, por tu optimismo siempre.

A GREFA, sin vuestra ayuda el proceso de este estudio hubiera sido mucho más complicado y largo.

A la Estación Biológica El Ventorrillo, a su gente y muy especialmente a Nino.

A la Universidad Autónoma de Madrid y al Museo Nacional de Ciencias Naturales.

ÍNDICE

INTRODUCCIÓN	4
METODOLOGÍA	10
RESULTADOS	13
DISCUSIÓN	21
BIBLIOGRAFÍA	26

INTRODUCCIÓN

La introducción de seres vivos fuera de su área de distribución natural representa, tras la pérdida del hábitat, la segunda causa de amenaza a la biodiversidad global (DEVINE, 1998; IUCN, 2000; MACK *et al.*, 2000). La introducción de especies exóticas afecta tanto a la estructura como al funcionamiento de los ecosistemas, desviando flujos de energía o desplazando especies nativas de sus nichos ecológicos (HERBOLD y MOYLE, 1986; WILLIAMSON, 1996). Los efectos de estas introducciones son generalmente impredecibles, a no ser que la demografía, el uso de los recursos y las relaciones bióticas de las especies hayan sido cuidadosamente investigadas, pero fenómenos de depredación, contaminación genética, introducción de patógenos y competencia entre especies invasoras y nativas parecen una consecuencia lógica derivada de este tipo de alteraciones (ELTON, 1958; DODD y SEIGEL, 1991; BUTTERFIELD *et al.*, 1997; ARANO *et al.*, 1995; MANCHESTER y BULLOCK, 2000).

Los resultados de los procesos de competencia entre especies dependen de las diferencias entre sus respectivas capacidades para aprovechar los recursos de un hábitat concreto, para adaptarse a un hábitat extraño (en el caso de la especie invasora) o para resistir la presencia del invasor (en el caso de la nativa) (CADI y JOLY, 2003). Así pues, las especies introducidas que acaban por convertirse en invasoras suelen presentar características tales como amplia valencia ecológica (capacidad de adaptación a diversos hábitats), estrategia de la “r” en su ecología reproductiva (basada en la amplia procreación con escasa dedicación a las crías), asociación con hábitats antrópicos o comensalismo con el hombre, y un origen en continentes con faunas diversas y saturadas (SAX y BROWN, 2000; KOLAR y LODGE, 2001). Por otro lado, un alto grado de aislamiento geográfico, baja riqueza específica, nivel elevado de modificaciones de origen antrópico en el medio, y ausencia, entre las especies nativas, de enemigos hacia las especies introducidas son características propias de las regiones que padecen invasiones (FOX y FOX, 1986; SMALLWOOD, 1994; EWELL, 1999; SAX y BROWN, 2000).

El galápago americano, *Trachemys scripta elegans* (WIED, 1839), tiene una distribución muy amplia, extendiéndose por la cuenca del Mississippi, desde Illinois, oeste de Kansas, Oklahoma, Florida y Virginia hasta el Golfo de Méjico al sur. Habita lagunas, canales, ríos de curso lento, bahías y humedales. Alcanza 28 centímetros de longitud de caparazón y se caracteriza por poseer una ancha mancha roja postorbital, estrechas bandas gulares y una banda amarilla transversal en cada escudo pleural (ERNST y BARBOUR, 1989). Actualmente se encuentra introducida como reproductora en muchos países de África, Asia y Europa (TIEDEMANN, 1990; CHEN y LUE, 1998), especialmente en países mediterráneos (Francia, Grecia, Italia, Portugal, además de España; GENIEZ y CHEYLAN, 1987; ARAÚJO, 1996; LUISELLI *et al.*, 1997; FILELLA *et al.*, 1999), donde se mantiene en todo tipo de masas de agua gracias a su gran capacidad de adaptación, incluso en aguas muy contaminadas (GIBBONS, 1990). La introducción de la especie es debida a la liberación incontrolada (desde hace varios años está prohibida la importación de la subespecie *T. scripta* en la Unión Europea) por parte de particulares de ejemplares adquiridos como animales de compañía, lo que ha dado lugar a la gran expansión observada en la Península Ibérica, estando presente en mayor o menor densidad, en diversas marismas, lagunas, canales, ríos y humedales de la franja litoral y también en puntos dispersos del interior (PLEGUEZUELOS, 2002). Si bien únicamente abandona el agua para realizar la puesta, también puede realizar desplazamientos dispersivos terrestres y sobretodo acuáticos por las redes hidrográficas (GIBBONS, 1990).

Algunas observaciones indican que el galápago americano es una especie que compite con los galápagos autóctonos ibéricos (el europeo, *Emys orbicularis* y el leproso, *Mauremys leprosa*), si bien la forma en que se puedan estar produciendo las interferencias no está clara. Su mayor tolerancia a la contaminación y a la presencia humana; mientras que el galápago leproso se sumerge ante cualquier signo de actividad humana (LÓPEZ *et al.*, en prensa), el americano se mantiene inalterado (ACEITUNO, 2001; MARTÍNEZ-SILVESTRE *et al.*, 2001), podrían suponer una ventaja de esta especie sobre las autóctonas (con muchos más requerimientos ecológicos), permitiéndole una distribución más amplia. Además, el galápago americano se muestra

activo a temperaturas del agua inferiores, por lo que puede comenzar antes en el año su actividad (ACEITUNO, 2001), alcanza tallas superiores a las de los galápagos autóctonos, produce una mayor descendencia, tiene una madurez sexual más temprana y una dieta más variada (GIBBONS, 1990).

A pesar de todo esto, se han encontrado ejemplares de galápagos americano conviviendo con leproso en muchas localidades, incluso compartiendo los mismos lugares de asoleamiento (ACEITUNO, 2001; AYRES, 2001; BALSET, 2001; MARTÍNEZ-SILVESTRE *et al.*, 2001; DÍAZ-PANIAGUA *et al.*, 2002). Si bien es más fitófago que los galápagos autóctonos (FILELLA *et al.*, 1999; GÓMEZ-CANTARINO y LIZANA, 2000; DÍAZ-PANIAGUA *et al.*, 2002), por lo que no se presupone mucha competencia por los recursos tróficos, ingiere materia animal de manera constante (PARMENTER y AVERY, 1990; DÍAZ-PANIAGUA *et al.*, 2002), e incluso depreda sobre anfibios autóctonos (*Rana perezi*; PLEGUEZUELOS, 2002), y es posible que exista competencia por los refugios, lugares de asoleamiento, etc. (CRUCITTI *et al.*, 1990).

En la Laguna del Acebuche (P.N. Doñana), se observó que al extraer galápagos americanos de las zonas más profundas, con menor riesgo de depredadores terrestres (jabalí), éstas iban siendo colonizadas por el galápagos leproso, lo que indica que la presencia de los primeros está excluyendo a los segundos en determinados enclaves (DÍAZPANIAGUA *et al.*, 2002). La ausencia de galápagos leproso en zonas de mayor riesgo de depredación que sí ocupa el americano, refuerza la teoría de que esta especie es más sensible a la presión depredatoria que la americana, por lo que ante un supuesto ataque, pasará más tiempo refugiada, bien dentro del caparazón, bien en un refugio alternativo, antes de recuperar su actividad normal, con los consecuentes costes energéticos que esta estrategia lleva asociados (DILL y FRASER, 1997; MARTÍN y LÓPEZ, 1999; SIH, 1997). Incrementar el tiempo refugiados dentro del caparazón puede persuadir al depredador a que se vaya, pero también puede darle más tiempo y oportunidades para romperlo, o al menos, causarles daños en las partes blandas del cuerpo. Además, el tiempo pasado en un refugio supone un coste de pérdida de oportunidades, en tanto que se pierde tiempo para realizar otro tipo de actividades como

la búsqueda de parejas (CROWLEY *et al.*, 1991; SIH *et al.*, 1990; MARTÍN y LÓPEZ, 2003), o costes fisiológicos que puedan implicar un detrimento de la condición física, ocasionado por posibles factores como la reducción del tiempo disponible para la búsqueda de alimento, lo cual repercute en una menor ingesta de energía (DILL y FRASER, 1997; GODIN y SPROUL, 1988; KOIVULA *et al.*, 1995), menor eficiencia de las digestiones debido a las bajas temperaturas de los refugios (HUEY, 1982; STEVENSON *et al.*, 1985) y por tanto, una disminución de la energía almacenable (HARLOW *et al.*, HARWOOD, 1979), o el desgaste energético generado en las secuencias de huida para evitar depredadores (MARTÍN y LÓPEZ, 1999a).

Normalmente las tortugas tienden a huir hacia a un refugio seguro cuando detectan un peligro a cierta distancia, pero si un depredador es capaz de aproximarse lo suficiente y capturarlos, éstos retraen las extremidades, cola y cabeza a la parte interior del caparazón. En algunas especies existen incluso mecanismos de cierre del caparazón de manera que queda como una estructura fuertemente cerrada que rodea la cabeza y las patas. Sin embargo, el caparazón no siempre es un refugio completamente seguro. Algunos depredadores son capaces de romper el caparazón con sus mandíbulas (cocodrilos o jabalíes) o de acceder a las partes blandas del cuerpo del animal con el pico (por ejemplo, las rapaces y cigüeñas). Así, algunas tortugas utilizan otros mecanismos alternativos de defensa, como despedir unos olores muy fuertes por la cloaca, y siempre tienden a escapar hacia refugios seguros como el agua o la vegetación espesa después de intentar disuadir al depredador escondiéndose dentro del caparazón (GREENE, 1988).

Tanto el galápagos leproso como el americano son especies principalmente acuáticas, pero salen a las orillas para asolearse, donde son presas potenciales de diversos depredadores, como algunas aves o mamíferos (MARTÍN y LÓPEZ, 1990). Por esta razón, durante los momentos en los que toman el sol se muestran muy cautelosos, especialmente los leprosos, estando en constante alerta y expectantes, y zambulléndose en el agua ante la menor señal de peligro (LÓPEZ *et al.*, en prensa). Sin embargo, al ser animales de movimientos lentos, los depredadores pueden ser capaces de atraparlos antes

de que estos alcancen el agua, e incluso sacarlos de aguas de poca profundidad, en épocas de sequía o escasez de agua. En estos casos, los galápagos optan por esconderse dentro del caparazón, pero si el depredador los deja temporalmente, tratarán de huir hacia un lugar seguro.

Así pues, la decisión de cuándo salir del caparazón e iniciar un escape activo debería estar influenciada por el nivel de riesgo que supone el depredador, y también por la posibilidad de encontrar un refugio seguro antes de que el depredador pueda capturarlo de nuevo y atacar las partes expuestas del cuerpo (MARTÍN *et al.*, 2005). Esto requiere que los galápagos valoren el nivel de riesgo con precisión y que empleen con flexibilidad diferentes estrategias antidepredatorias a medida que cambia el riesgo. Modelos teóricos de uso de refugios han sugerido que las presas deben ajustar el tiempo que pasan refugiadas de tal manera que el momento de salida del refugio fuera aquel en el que los costes de permanencia en el mismo fueran mayores que los de su abandono, exponiéndose de nuevo a un potencial peligro (SIH *et al.*, 1992; MARTÍN y LÓPEZ 1999b). Los animales deben optimizar pues, la decisión de cuándo salir del refugio una vez que se haya producido un ataque fallido por parte del depredador, bien teniendo en cuenta los costes de uso de refugio (SIH, 1992, 1997; DILL y FRASER, 1997), o cuando los refugios son sólo parcialmente seguros, estimando el riesgo con precisión para decidir cuando cambiar a estrategias de defensa alternativas si el depredador persiste en el ataque (MARTÍN y LÓPEZ, 2003). Si la percepción del riesgo es mayor en los galápagos leprosos que en los americanos, los costes derivados de un exceso de prudencia podrían estar suponiendo una desventaja de los primeros con respecto a los segundos.

En el presente estudio se ha analizado la percepción del nivel de riesgo de depredación en el galápagos americano (*T. scripta*), examinando los factores que provocan la decisión del uso de refugios bajo condiciones variables que afectan a su sensación de peligro, y comparando las respuestas observadas con las del galápagos leproso (*M. leprosa*). Se han simulado ataques de diferentes características (diferentes combinaciones de varios factores de riesgo) y bajo diferentes condiciones (proximidad a refugios seguros), lo

cual contribuiría a la estimación del nivel de riesgo total. Se ha examinado particularmente como el nivel de peligro afecta al tiempo que pasa retraído dentro del cuerpo hasta pasar a una estrategia de escape activo.

Las principales predicciones son:

- Los diferentes factores de riesgo afectan al tiempo que los galápagos pasan refugiados dentro de su caparazón. Refugios alternativos más lejanos implicarían mayores tiempos de permanencia de los galápagos refugiados dentro del caparazón. Por otro lado, una sensación de peligro mayor, motivada por una mayor agresividad del ataque o la constancia del depredador podrían persuadir al galápagos a buscar con rapidez un refugio más seguro que su propia protección.
- La percepción de riesgo ante el ataque de un depredador es mayor en el galápagos leproso (*M. leprosa*) que en el americano (*T. scripta*). Esta hipótesis predice que las huidas se iniciarían antes en el galápagos leproso, mientras que el americano permanecería más tiempo refugiado en su caparazón, tratando de disuadir al depredador, antes de incurrir en costes mayores al desarrollar un escape activo.

METODOLOGÍA

Durante mayo de 2005 se llevaron a cabo experimentos con 20 ejemplares de galápago americano (*T. scripta*) (longitud del caparazón: $\bar{X} \pm SE = 15,1 \pm 1,46$ cm.), procedentes del Grupo de Rehabilitación de la Fauna Autóctona y su Hábitat (GREFA), donde eran mantenidos en condiciones de semilibertad. Todos los galápagos se encontraban sanos durante las pruebas y se prevé su devolución al centro tras haber completado su estudio. Los galápagos fueron alojados individualmente en la Estación Biológica “El Ventorrillo” cerca de Navacerrada (Madrid), en terrarios colocados al aire libre (60 x 40 x 30 cm.) con agua y piedras que les permitían asolearse fuera del agua. Han sido alimentados tres veces por semana con carne picada, lombrices y babosas. El fotoperiodo y la temperatura es la misma que la de las zonas de alrededor.

Los mencionados experimentos se compararon con los realizados en mayo de 2003 (MARTÍN *et al.*, 2005) con 16 ejemplares de galápago leproso (*Mauremys leprosa*) (longitud del caparazón: $\bar{X} \pm SE = 15,2 \pm 5$ cm.), capturados mediante trampas en forma de embudo en varios estanques y pequeños arroyos afluentes del río Guadiana. Estos hábitats de agua dulce, localizados en una dehesa de encinas en Olivenza y Alconchel (Badajoz), contienen una importante población de galápagos. En esta área se ha constatado también la presencia de numerosos depredadores potenciales de este galápago: aves, entre las que destacan cigüeñas (*Ciconia ciconia*), garza real (*Ardea cinerea*), alimoche (*Neophron percnopterus*) o milano negro (*Milvus migrans*) y mamíferos como jabalíes (*Sus scrofa*), zorros (*Vulpes vulpes*) o nutrias (*Lutra lutra*) (ANDREU y LÓPEZ-JURADO, 1998; KELLER y BUSACK, 2001; MARTÍN y LÓPEZ, 1990). Estos galápagos fueron mantenidos en cautividad al menos un mes antes de los experimentos para que se aclimasen a las condiciones de cautividad. Al finalizar las pruebas todos los individuos habían mantenido o incrementado la masa corporal, y fueron devueltos al sitio exacto de captura. Los experimentos cumplían todas las leyes actuales de España y de los Organismos Medioambientales de la “Junta de Extremadura” y de la “Comunidad de Madrid” donde fueron llevados a cabo.

Se simularon ataques de depredadores a galápagos individualmente controlando tres variables: sustrato (tierra vs. agua), nivel de riesgo de depredación (bajo vs. alto riesgo) y persistencia del depredador (cerca vs. lejos). Los ataques se realizaron sobre un sustrato de hierba baja (tratamiento en “tierra”) y en un recinto experimental cerrado (70 x 60 x 15 cm.) con 4 cm de profundidad de agua (tratamiento en “agua”). De esta forma se simulaban dos microhábitats diferentes donde el galápagos era atacado en tierra lejos de un masa de agua, o en aguas poco profundas similares a las de las orillas, es decir, cercanas a aguas más profundas y seguras. Para simular los dos niveles de riesgo se tomaba un galápagos de su terrario y, tras manipularlo delicada y brevemente, se depositaba en el centro del recinto de experimentación (tratamiento “bajo riesgo”), o bien era manipulado durante varios segundos, se dejaba en el recinto de experimentación y se procedía a simular sucesivos ataques con golpes suaves de la mano sobre el caparazón del galápagos durante unos 20 s., antes de volver a depositar el galápagos en el recinto (tratamiento “alto riesgo”). En ese momento, y sin volver a tocar al galápagos, el observador simulaba un depredador persistente permaneciendo inmóvil en un punto cercano al recinto (aproximadamente 1 m.) (tratamiento “cerca”), o un depredador que abandona el área para esconderse a una distancia de unos 8 m. (tratamiento “lejos”). Para evitar otros factores que pudieran afectar a la percepción del riesgo por parte de los galápagos, la misma persona llevando la misma ropa realizaba todos los experimentos de una forma similar (BURGER y GOCHFELD, 1993; COOPER, 1997).

A cada galápagos se le realizaron las pruebas de forma individual y bajo las ocho posibles combinaciones de tratamientos experimentales en una secuencia aleatoria y los experimentos fueron suficientemente separados en el tiempo para que el posible estrés de cada experimento no influyera sobre los que se realizaban posteriormente. Antes de los experimentos se permitía a los galápagos asolearse al menos dos horas, lo cual les permitía alcanzar y mantener la temperatura óptima corporal. La temperatura ambiente fue controlada durante todas las pruebas.

Después del ataque simulado, y como consecuencia de la manipulación, los galápagos normalmente permanecen escondidos dentro del caparazón (cabeza, extremidades y cola

no son visibles mirando por encima del caparazón). Desde ese momento se medía con un cronómetro (precisión 1 s.) el tiempo que pasaban dentro del caparazón desde que eran depositados en el recinto hasta que asomaban la cabeza y los ojos podían verse desde encima del caparazón (“tiempo de aparición”), y el tiempo desde que aparecía la cabeza hasta que el galápago asomaba todo su cuerpo y comenzaba a andar (“tiempo de espera). Estos dos tiempos fueron elegidos debido a que cuando el galápago se encuentra totalmente escondido en el caparazón, no tiene información visual del depredador ni del área que le rodea hasta el momento en que comienza a asomar la cabeza (“tiempo de aparición”). De este modo, el “tiempo de espera” representa el tiempo en el que la tortuga puede evaluar visualmente la situación, y decidir cuando emprender el escape activo hacia un refugio más seguro.

ANÁLISIS DE DATOS

Se utilizaron análisis de varianza de medidas repetidas (ANOVAs) con tres factores intra-sujetos para analizar las diferencias en los tiempos de aparición y de espera en cada tipo de sustrato (agua vs. tierra), riesgo de depredación (bajo vs. alto), y la persistencia del depredador (lejos vs. cerca) (todos como factores de medidas repetidas). El sexo y la especie se incluyeron como factores inter-sujetos. Los datos fueron transformados con logaritmos para asegurar la normalidad (comprobado con el test de Shapiro-Wilk). Los tests sobre la homogeneidad de varianzas (test de Levene) muestran que las varianzas no son significativamente heterogéneas tras la transformación. Las comparaciones entre medias a posteriori fueron realizadas utilizando el test de Tukey (SOKAL y ROHLF, 1995).

RESULTADOS

TIEMPO DE APARICIÓN

Análisis previos mostraron que no existían diferencias entre sexos en los tiempos de aparición, por lo que machos y hembras son considerados en conjunto. Sí se encontraron diferencias significativas entre las especies ($p = 0.008$), pero la interacción entre sexo y especie no resultó significativa (tabla 1).

	F	p
Especie	7.92	0.008
Sexo	0.01	0.960
Especie * Sexo	0.02	0.883

Tabla 1. *Tiempos de aparición. Pruebas de los efectos inter-sujetos ($gl = 1,32$).*

Entre los factores intra-sujetos, son significativos el sustrato y el nivel de riesgo del ataque, así como la interacción entre estos dos factores ($p \leq 0.001$ en todos los casos). Se encontraron también diferencias en el factor persistencia entre las dos especies estudiadas ($p = 0.014$). El resto de las interacciones no son significativas ($p > 0.15$ en todos los casos) (tabla 2, figura 7).

	F	p
Sustrato	23.28	< 0.001
Sustrato * Especie	0.18	0.678
Riesgo	12.13	0.001
Riesgo * Especie	0.39	0.537
Persistencia	0.36	0.550
Persistencia * Especie	6.70	0.014
Sustrato * Riesgo	21.73	< 0.001
Sustrato * Riesgo * Especie	1.73	0.198
Sustrato * Persistencia	1.97	0.169
Sustrato * Persistencia * Especie	1.17	0.287

Tabla 2. *ANOVA de medidas repetidas para los tiempos de aparición ($gl = 1,34$).*

El tiempo que los galápagos tardan en sacar la cabeza del caparazón tras un ataque simulado es mayor en tierra que en agua, y cuando el nivel de riesgo es alto. En cuanto al efecto de la interacción, los galápagos aparecen antes cuando están en tierra después de un ataque de bajo riesgo que tras ataques de alto riesgo (test de Tukey, $p = 0.00025$), pero el tiempo de aparición no difiere entre niveles de riesgo cuando las pruebas se realizan en el agua (figura 1). Además, el tiempo de aparición en ambos niveles de

riesgo en el agua es significativamente más corto que cuando se realizan con alto riesgo en tierra ($p < 0.0002$ en ambos casos), pero no difiere significativamente cuando el riesgo es bajo y el ataque se realiza en tierra.

Fig. 1. Interacción Sustrato – Nivel de riesgo

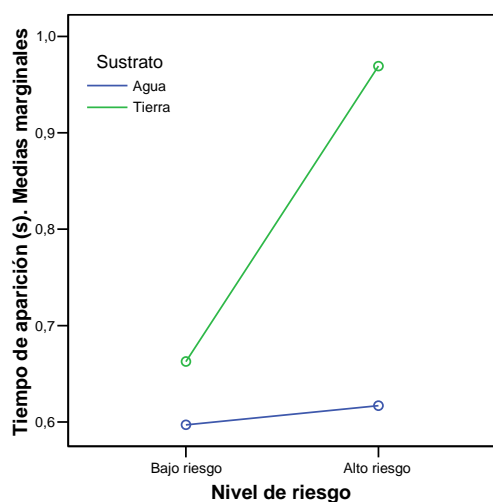
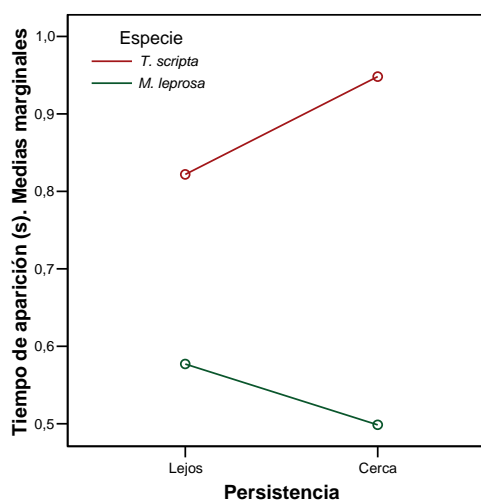


Fig. 2. Interacción Persistencia – Especie



El efecto de la persistencia aparece bajo la influencia de la especie (figura 2), apreciándose tendencias diferentes para cada una de las especies (mientras que la presencia del depredador se relaciona con tiempos de aparición menores en *M. leprosa*, *T. scripta* asoma la cabeza antes cuando el depredador se aleja), si bien las pruebas post hoc (test de Tukey) no aportan resultados significativos para las diferencias en este caso.

TIEMPO DE ESPERA

Las pruebas de los efectos inter-sujetos muestran que no existen tampoco diferencias significativas entre machos y hembras en los tiempos de espera, pero sí existen entre especies ($p < 0.001$). La interacción entre los efectos inter-sujetos no es significativa (tabla 3).

	F	p
Especie	34.98	< 0.001
Sexo	0.69	0.414
Especie * Sexo	0.10	0.755

Tabla 3. Tiempos de espera. Pruebas de los efectos inter-sujetos ($gl = 1,32$).

Se encontraron diferencias (tabla 4) en los factores sustrato y persistencia ($p < 0.001$ en ambos casos), siendo los tiempos de espera mayores en tierra que en agua y mayores también cuando el depredador persiste en el ataque (se mantiene cerca del galápagos tras el mismo). Las interacciones entre el sustrato y el nivel de riesgo y el sustrato y la persistencia son también significativas (ambas $p < 0.001$). Las diferencias entre especies se producen sólo en estas interacciones ($p = 0.01$ para la interacción entre sustrato y riesgo y $p < 0.001$ para la interacción entre sustrato y persistencia). Ni el nivel de riesgo del ataque ni el resto de las interacciones resultaron significativas (figura 8).

	F	p
Sustrato	37.57	< 0.001
Sustrato * Especie	2.88	0.099
Riesgo	1.02	0.320
Riesgo * Especie	0.21	0.650
Persistencia	38.70	< 0.001
Persistencia * Especie	2.15	0.151
Sustrato * Riesgo	17.60	< 0.001
Sustrato * Riesgo * Especie	7.49	0.010
Sustrato * Persistencia	15.47	< 0.001
Sustrato * Persistencia * Especie	25.96	< 0.001

Tabla 4. ANOVA de medidas repetidas para los tiempos de espera ($gl = 1,34$).

Un análisis por separado de cada especie muestra que el sustrato y la persistencia tienen un efecto significativo en ambas especies, mientras que ni el nivel de riesgo ni ninguna de las interacciones es significativa en el caso de *T. scripta*, pero sí lo son las interacciones entre sustrato y nivel de riesgo y entre sustrato y persistencia en el caso de *M. leprosa* ($p = 0.002$ y $p < 0.001$) (tabla 5).

	<i>T. scripta</i> ($F_{1,19}$)		<i>M. leprosa</i> ($F_{1,15}$)	
	F	p	F	p
Sustrato	17.17	0.001	18.99	0.001
Nivel de riesgo	0.14	0.709	1.27	0.278
Persistencia	18.94	< 0.001	18.78	0.001
Sustrato * Nivel de riesgo	2.37	0.140	13.30	0.002
Sustrato * Persistencia	2.11	0.163	20.26	< 0.001

Tabla 5. ANOVA de medidas repetidas para cada una de las especies *T. scripta* y *M. leprosa*.

Respecto a la interacción entre el sustrato y el riesgo, si bien no existen diferencias entre bajo y alto riesgo cuando los galápagos se encuentran en tierra (test de Tukey, $p = 0.614$) ni en agua ($p = 0.12$), el tiempo de espera en tierra bajo un nivel de riesgo alto es significativamente mayor que en agua en ambos niveles de riesgo ($p < 0.01$ en ambos casos), pero el tiempo de espera en condiciones de riesgo bajo en tierra no difiere significativamente de los tiempos en agua bajo ambas condiciones de riesgo ($p > 0.09$ en ambos casos) (figura 3). En cuanto a la interacción entre el sustrato y la persistencia, el efecto de la persistencia del depredador es significativo cuando los galápagos están en tierra ($p = 0.0001$), pero no lo es cuando están en agua ($p = 0.99$) (figura 4).

Fig. 3. Interacción Sustrato – Nivel de riesgo

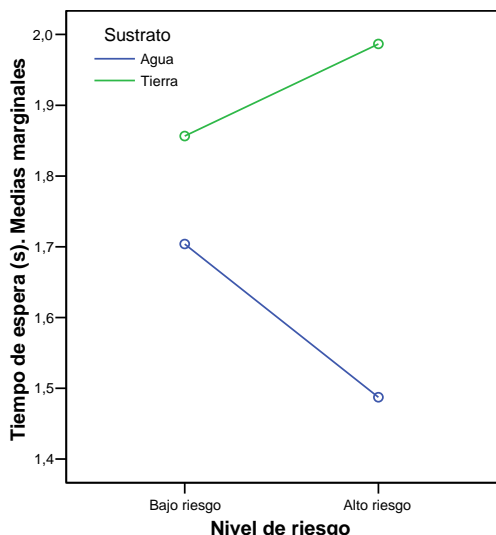


Fig. 4. Interacción Sustrato – Persistencia

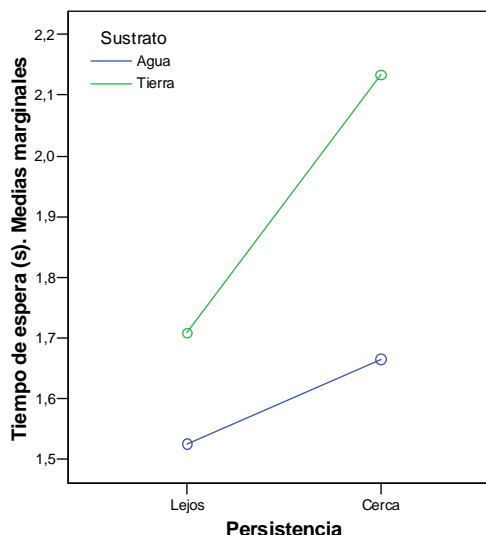
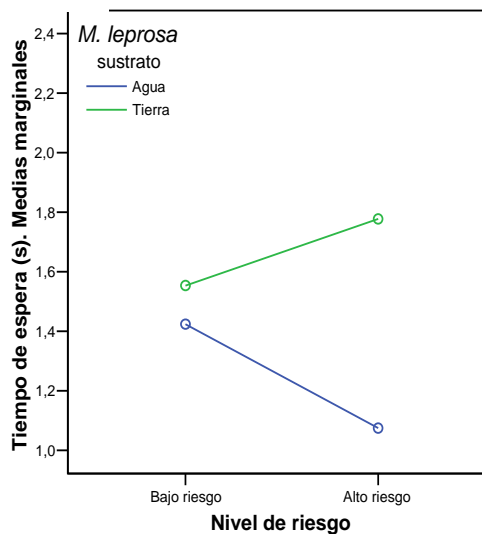
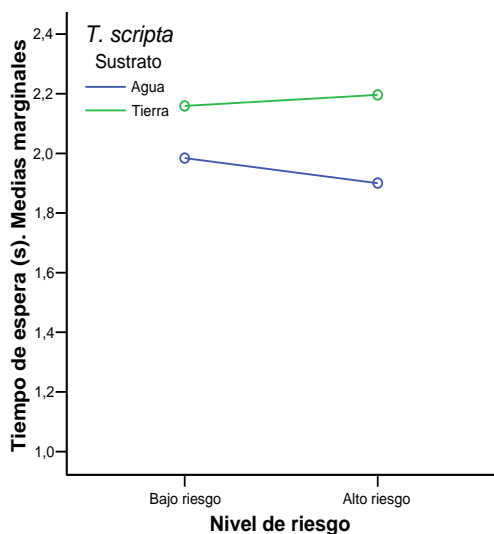


Fig. 5. Interacción Sustrato – Nivel de riesgo – Especie



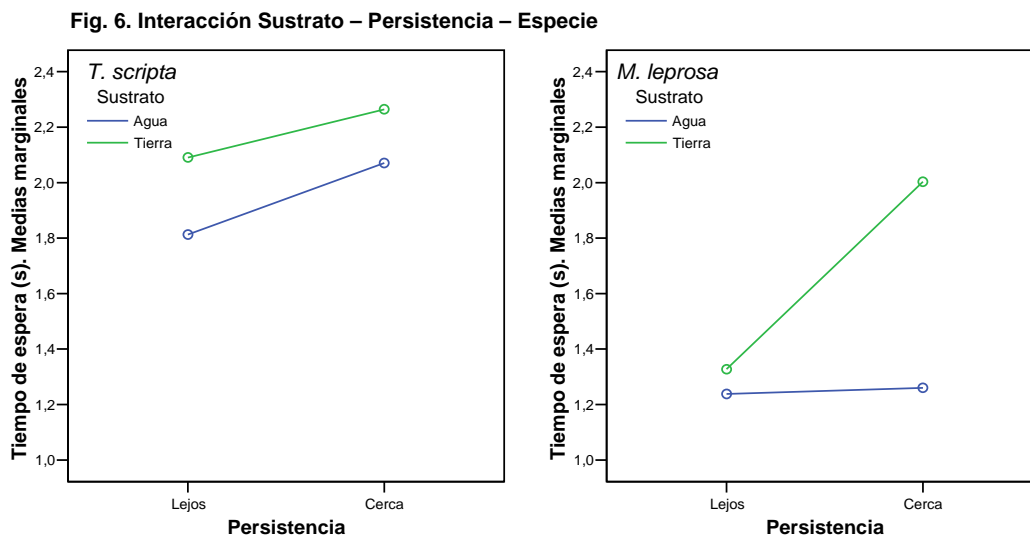
Se observaron diferencias entre especies debido a los efectos de las interacciones con el sustrato. En el caso de *T. scripta* levemente se aprecian tendencias diferentes para condiciones de bajo y alto riesgo dependiendo del sustrato (tiempos mayores en situaciones de bajo riesgo en agua y de alto riesgo en tierra), si bien estas diferencias no son estadísticamente significativas, pero en el caso de *M. leprosa* las diferencias, mucho más marcadas, adquieren significación (figura 5).

Los tiempos de espera en agua y en condiciones de bajo riesgo de la especie *T. scripta* son mayores que los de *M. leprosa* en agua cuando es sometida a un ataque de alto riesgo (comparaciones entre especies, test de Tukey, $p = 0.003$), y también lo son cuando *T. scripta* se encuentra en tierra y *M. leprosa* en agua, con independencia del nivel de riesgo ($p = 0.031$ para condiciones de bajo riesgo, $p = 0.0003$ para alto riesgo, $p = 0.0004$ cuando a *T. scripta* se le aplica bajo riesgo y a *M. leprosa* alto, y $p = 0.02$ en el caso de alto riesgo aplicado a *T. scripta* y bajo a *M. leprosa*), pero no existen diferencias con el resto de los factores (tabla 6).

		<i>M. leprosa</i>			
		A-BR	A-AR	T-BR	T-AR
<i>T. scripta</i>	A-BR	0.52	0.003	0.51	0.98
	A-AR	0.38	0.11	0.75	0.99
	T-BR	0.031	0.0004	0.42	0.66
	T-AR	0.02	0.0003	0.09	0.82

Tabla 6. Diferencias significativas en test de Tukey, obtenidas a posteriori comparando entre especies para la interacción entre sustrato y nivel de riesgo. A: Agua, T: Tierra, BR: bajo riesgo, AR: Alto riesgo.

Con respecto a la interacción entre sustrato y persistencia (figura 6), mientras que el comportamiento de *T. scripta* mantiene una misma tendencia con independencia del sustrato para condiciones de baja y alta persistencia (los tiempos son mayores en tierra que en agua y mayores también cuando el depredador se encuentra cerca) en el caso de *M. leprosa* la similitud que guardan los tiempos de espera en agua cuando el depredador se encuentra cerca y cuando se aleja se pierde cuando los galápagos se hallan en tierra, donde los tiempos de espera para condiciones de persistencia alta son mucho mayores que cuando la persistencia es baja.



Los tiempos de espera de *T. scripta* cuando el galápagos se encuentra en el agua y el depredador cerca son mayores que los de *M. leprosa* cuando esta especie se halla en el agua y la persistencia es baja ($p = 0.008$) y cuando se halla en tierra y el depredador se aleja ($p = 0.025$), pero no cuando se mantiene próximo al galápagos. Por otra parte, los tiempos de espera de *T. scripta* cuando los galápagos se encuentran en tierra y el depredador lejos son mayores que los de *M. leprosa* en agua tanto si el depredador está lejos ($p = 0.006$), como si se encuentra cerca ($p = 0.008$), pero no existen diferencias significativas con los tiempos que emplea *M. leprosa* en tierra. Sí se dan, sin embargo estas diferencias cuando *T. scripta* se halla sobre un sustrato de tierra y el depredador se mantiene cerca del galápagos, en este caso los tiempos de espera son mayores que los de *M. leprosa* tanto cuando está en agua (depredador lejos: $p = 0.0006$, depredador cerca: $p = 0.0008$) como cuando está en tierra y el depredador lejos ($p = 0.002$) (tabla 7).

		<i>M. leprosa</i>			
		A-L	A-C	T-L	T-C
<i>T. scripta</i>	A-L	0.49	0.19	0.34	0.99
	A-C	0.008	0.12	0.025	0.99
	T-L	0.006	0.008	0.17	0.99
	T-C	0.0006	0.0008	0.002	0.98

Tabla 7. Diferencias significativas en test de Tukey, comparaciones a posteriori entre especies para la interacción entre sustrato y persistencia. A: Agua, T: Tierra, L: Lejos, C: Cerca.

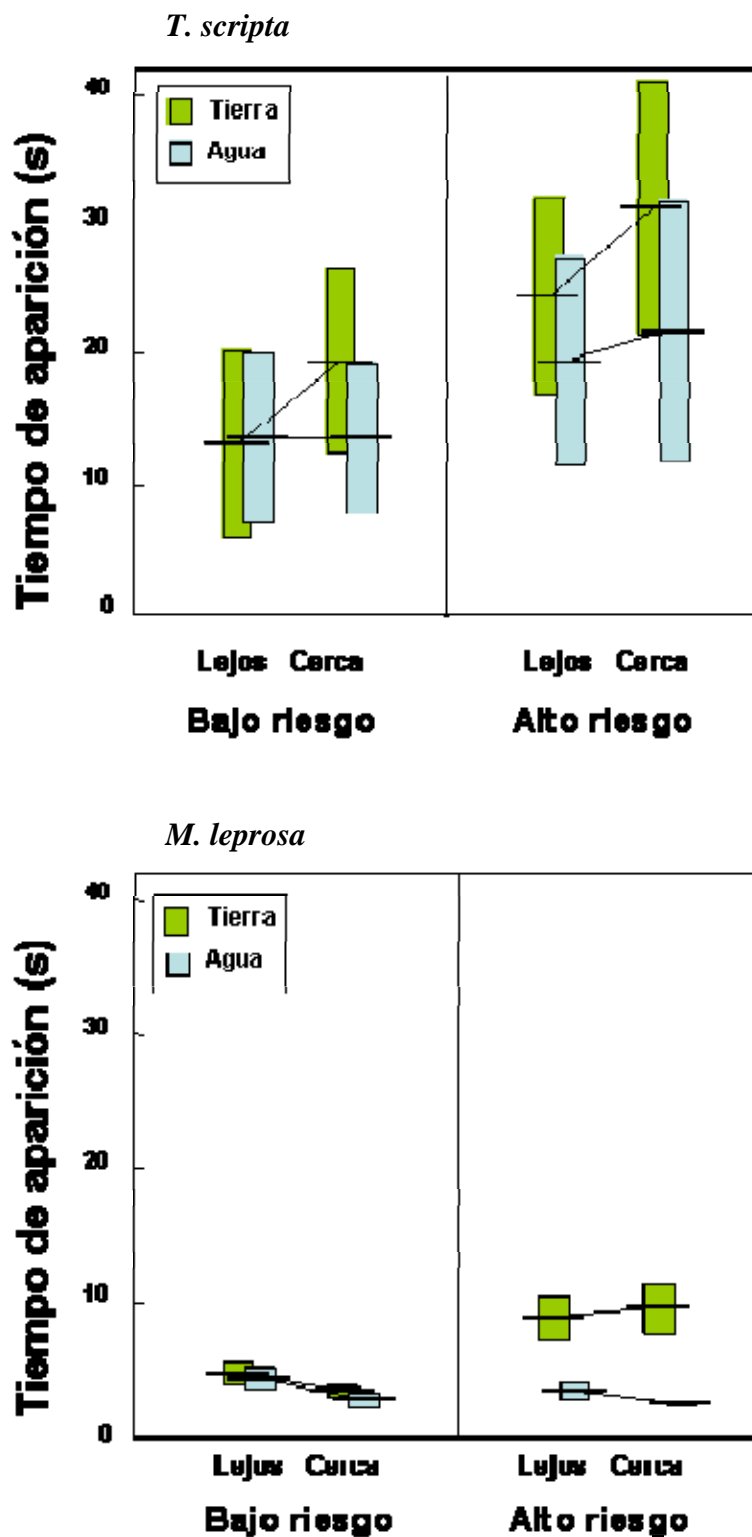


Fig. 7. Comparación entre especies de la media (\pm SE) del tiempo que los galápagos pasan refugiados en el caparazón antes de asomar la cabeza tras sufrir un ataque simulado por un observador bajo diferentes niveles de riesgo (“bajo riesgo” vs. “alto riesgo”), en sustratos diferentes (“agua” vs. “tierra”) y cuando el observador permanecía cerca del galápagos (“cerca”) o se alejaba a una posición escondida (“lejos”).

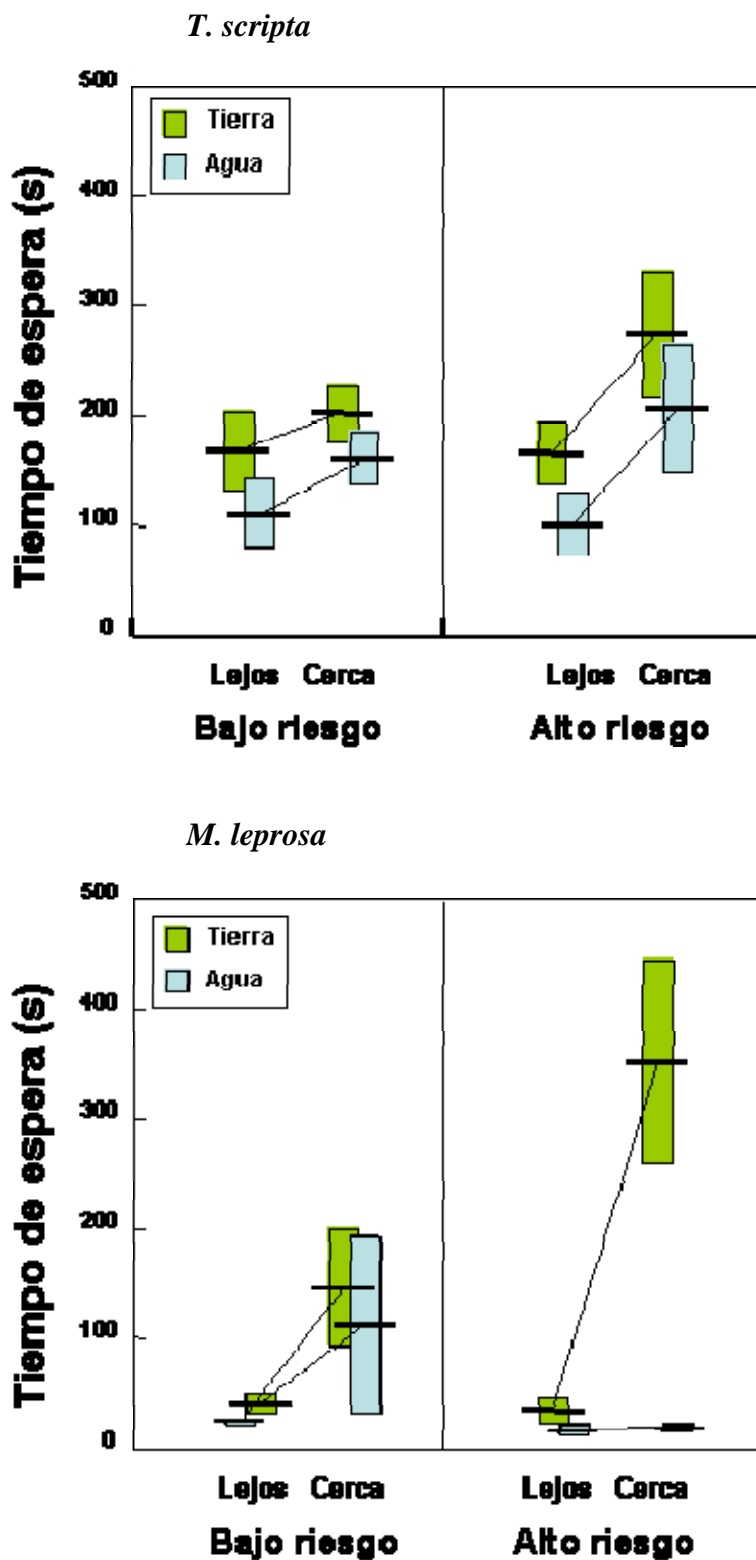


Fig. 8. Comparación entre especies de la media (\pm SE) del tiempo que los galápagos esperan antes de iniciar un escape activo y recuperar su actividad normal después del ataque. Mismas condiciones de la figura anterior.

DISCUSIÓN

Los resultados muestran que los galápagos son capaces de regular la estrategia de uso del caparazón como refugio, valorando el nivel de riesgo que supone un depredador y los costes de permanecer escondidos. Los galápagos muestran una adaptación similar, en la estrategia de ajuste del tiempo que pasan refugiados en su caparazón, a la que muestran otros animales sésiles en el tiempo que permanecen escondidos en sus estructuras (DILL y FRASER, 1997; DILL y GILL, 1991; JOHANSSON y ENGLUND, 1995), y a la de los animales móviles cuando ajustan el tiempo que pasan escondidos en refugios externos (COOPER 1998; MARTÍN y LÓPEZ, 1999a,b). No obstante, en contraste con los animales sésiles o móviles, los galápagos tienen la posibilidad de desarrollar dos estrategias alternativas, usar su propio caparazón como refugio o huir activamente para buscar refugios más seguros, y la combinación de estas dos opciones parece afectar al tiempo que pasan refugiados en el caparazón antes de desarrollar una huida hacia un lugar seguro.

Los tiempos que permanecen escondidos están, en parte, determinados por el riesgo que implica salir del caparazón antes de que el depredador haya renunciado a la presa (HUGIE, 2003; SIH, 1992). Sin embargo, estos experimentos muestran que, en galápagos, la posibilidad de pasar de una estrategia antidepredatoria a un escape activo para buscar un refugio seguro también influye en el tiempo que permanecen ocultos en el caparazón.

El tiempo de aparición es mayor cuando el nivel de peligro, establecido por la agresividad del ataque, es mayor. Incrementando el tiempo dentro del caparazón, los galápagos esperan que el depredador abandone el lugar (HUGIE, 2003; MARTÍN y LÓPEZ, 1999a,b), pero se exponen a que sea capaz de dañarlos si insiste en el ataque, rompiendo el caparazón o accediendo a las partes blandas que tienen parcialmente expuestas. Además, existen costes como el riesgo de sobrecalentarse si la temperatura ambiente es demasiado elevada, o la pérdida de tiempo para realizar otras actividades, tales como la búsqueda de alimento o de parejas potenciales (MARTÍN *et al.*, 2003a,b).

Modelos teóricos y evidencias empíricas han sugerido que las presas no deben huir inmediatamente después de detectar la presencia de un depredador, sino cuando éste se encuentra en un punto en el que el riesgo de depredación es igual a los costes de escape (YDENBERG y DILL, 1986). Los galápagos utilizan sus posibilidades crípticas y se mantienen inmóviles, confiando en que el depredador se aleje, al igual que hacen otras presas móviles (CUADRADO *et al.*, 2001), pero con la ventaja de estar parcialmente refugiados dentro del caparazón. Si la estrategia de cripsis falla, aún existe la posibilidad de superar el ataque, siempre que el depredador no sea capaz de acceder al interior del caparazón. Mantenerse dentro del mismo implica costes mencionados anteriormente, pero iniciar una huida en busca de un refugio más seguro conlleva otros costes importantes, como alertar al depredador en caso de que no haya reparado en la presa, o el desgaste energético derivado del propio ejercicio de escape. Los galápagos deben ser capaces de evaluar todos los costes asociados a ambas estrategias y decidir cual es el momento óptimo para cambiar de táctica en función de este balance.

Así pues, el tiempo de aparición es dependiente del riesgo cuando los galápagos están sobre tierra, pero no sobre agua, ya que la posibilidad de escapar con éxito hacia aguas profundas es mayor que la de disuadir al depredador permaneciendo escondidos en el caparazón. En cuanto a la persistencia del depredador, no tiene influencia sobre el tiempo de aparición (aunque se encontraron diferencias entre ambas especies y a priori parece que *T. scripta* se tomaría más tiempo antes de sacar la cabeza del caparazón cuando el depredador está cerca, pero estas diferencias no han sido confirmadas por el test de Tukey), probablemente porque, cuando el galápagos se refugia en el caparazón, no puede controlar la presencia del depredador en el exterior. La sensación de peligro parece entonces estar determinada por el tipo de sustrato en que se encuentra y el nivel de agresividad del ataque sufrido. Este hecho se vio favorecido por las condiciones del experimento, ya que el supuesto depredador permanecía inmóvil y en silencio sin manipular al galápagos, pero parece posible que los galápagos escondidos en el caparazón obtengan información de la presencia de depredadores por medio de señales acústicas o vibratorias, si el depredador se está moviendo o hace ruido alrededor, lo cual afectaría

también al tiempo de aparición. En cualquier caso, sólo cuando el galápago tiene la cabeza parcialmente fuera del caparazón, adquiere mayor información sobre el depredador.

De acuerdo con lo anterior, los tiempos de espera sí se ven afectados por la persistencia del depredador. Para los galápagos, la persistencia del depredador puede indicar una mayor confianza o motivación de éste por romper la protección (de lo contrario habría abandonado la presa antes de que saliese del caparazón). La probabilidad de que el ataque del depredador sea realmente efectivo se incrementa, por tanto, con la persistencia. En el caso de *M. leprosa*, de forma similar al efecto que tiene el nivel de riesgo, la proximidad del depredador influye en los tiempos de espera cuando los galápagos están sobre tierra y no hay otras alternativas aparte de refugiarse en el caparazón, pero no cuando existe la posibilidad de escapar hacia un refugio seguro en el agua. Incluso cuando el depredador se encuentra cerca, parecen preferir huir hacia el agua cuando es posible, que esperar más tiempo en el interior del caparazón. Sin embargo, en el caso de *T. scripta* no existe dependencia entre persistencia y sustrato, los tiempos de espera son mayores cuando el depredador se mantiene cerca, tanto si el galápago se encuentra en tierra como en agua, y tampoco influye el sustrato en la respuesta al nivel de riesgo (igual bajo ambas condiciones de riesgo).

Es posible que estas diferencias entre las dos especies se deban al hecho de que *T. scripta* procede de un hábitat original en el que los depredadores se encuentran en tierra (mapaches, mofetas, zorros, rapaces y cigüeñas, depredan juveniles y huevos) pero el mayor peligro procede del agua (caimanes y cocodrilos, que atacan también ejemplares adultos) (GREEN, 1988), mientras que los depredadores de *M. leprosa* son fundamentalmente mamíferos y aves que los atacan en tierra (MARTÍN y LÓPEZ, 1990), sintiéndose más protegidos en el agua. De este modo, en *M. leprosa* se favorecería la estrategia de huir hacia el agua siempre que sea posible y ante la menor señal de alarma en el exterior (LÓPEZ *et al.*, en prensa) (únicamente usaría el caparazón cuando se encontrara en tierra lejos del agua y el acoso del depredador fuera extremo) mientras que *T. scripta* permanecería más tiempo refugiada en el caparazón antes de huir hacia el agua, confiando en disuadir al depredador del ataque con esta estrategia.

Teniendo en cuenta que en muchas ocasiones los depredadores no generan una inmediata amenaza hasta que no se aproximan lo suficiente a los galápagos como para poder atacarlos, y que variables ambientales como la estructura del microhábitat o la temperatura pueden estar también influyendo en el riesgo de depredación (MARTÍN y LÓPEZ, 1998, 2000), el galápago americano, con un umbral de alerta mayor se encontraría en una posición ventajosa con respecto al galápago leproso, en tanto que evita con mayor frecuencia los costes que supone una innecesaria huida en busca de un refugio alternativo al caparazón, cuando un depredador se aproxima indirectamente al galápago pero no dirige un ataque específico contra él.

Si como se ha visto, la decisión de huir de los galápagos ante el posible ataque de un depredador está determinada por el balance entre la percepción del riesgo de depredación y los costes derivados de la huida y el uso de refugios, los galápagos deben asumir costes mayores para evitar un posible ataque cuanto mayor es la sensación de peligro que les produce el depredador. Los experimentos muestran que el galápago leproso incurre en costes mayores que el americano, sugiriendo así que estos últimos poseen una percepción menor del riesgo de depredación cuando están fuera del agua o en las orillas (por ejemplo, mientras están asoleándose, estimarían que el riesgo de huir hacia el agua apresuradamente podría ser mayor que el de permanecer inmóviles). De acuerdo con ello, existen observaciones de campo preliminares que sostienen que un posible depredador logra aproximarse más a los galápagos americanos antes de que éstos se sumerjan en el agua.

Confianza en su propia protección, *T. scripta* sería capaz de superar en muchas ocasiones potenciales ataques, con el beneficio de haber interrumpido tan sólo levemente su actividad (por ejemplo, termorregulación), hasta que considera que el peligro ha pasado, incurriendo en costes menores que si hubiera procedido a desarrollar una huida hacia el agua, con lo que sería inevitable la interrupción del asoleamiento o la digestión. El mantenimiento de una temperatura corporal óptima es esencial en animales ectotermos, con el fin de maximizar gran número de procesos fisiológicos y comportamientos relacionados con importantes consecuencias en la eficacia biológica (BENNETT, 1980; AVERY *et al.* 1982; HUEY, 1982) y experimentos previos han demostrado que un incremento en el

tiempo pasado en un refugio a temperaturas poco favorables suponen una disminución en la eficacia de funciones fisiológicas, con resultados tales como la pérdida de masa corporal (MARTÍN y LÓPEZ, 1999a). En este sentido, el galápagos americano se encontraría en una situación favorable con respecto al leproso, ya que estaría aprovechando mejor los lugares de asoleamiento al no perder tiempo ni oportunidades de uso con las repetidas huidas, durante las cuales otros individuos pueden monopolizar los lugares más adecuados, con la consecuente repercusión en la actividad termorreguladora.

En conclusión, las decisiones antidepredatorias de los galápagos están influidas por la amenaza inicial de depredación presentada por el depredador y por los costes de uso de los refugios, pero también por factores propios de la especie que afectan a su percepción del riesgo, siendo menor la sensación de peligro del galápagos americano, y mayor por tanto su umbral de respuesta ante potenciales ataques, algo que puede suponer una ventaja para la especie, en tanto que le permite realizar otras actividades con menos interrupciones y evitar costes elevados derivados del uso de refugios y estrategias innecesarias de escape, en los cuales incurre continuamente el galápagos leproso.

No obstante, no es probable que estas diferencias entre especies en la respuesta al riesgo de depredación sean suficientes como para causar por sí mismas el desplazamiento de los galápagos autóctonos.

BIBLIOGRAFÍA

- ACEITUNO, J. (2001): *La población del galápago de Florida (Trachemys scripta elegans) en la desembocadura del Río Cofio-embalse de San Juan (Madrid)*. Informe no publicado. AHE, Madrid.
- ANDREU, A.C. Y LÓPEZ-JURADO, L.F. (1998): *Mauremys leprosa* (Schweigger, 1812), En: *Fauna Ibérica*, Vol. 10. (Ramos, M.A., ed.). Madrid: Museo Nacional de Ciencias Naturales, CSIC: 103-108.
- ARANO, B. LLORENTE, G.A., GARCÍA-PARÍS, M. y HERRERO, P. (1995): Species translocation menaces Iberian waterfrogs. *Biol. Conserv.*, 9(1): 196-198.
- ARAÚJO, P.R. (1996): *Contribuição para o estudo do comportamento do Cágado-mediterrânico, Mauremys leprosa (Schweigger, 1812). Testudines: Emydidae*. Test. Mestr., Univ. Lisboa. 67pp.
- AYRES, C. (2001): *La situación de Trachemys scripta elegans en Galicia*. Informe no publicado. AHE, Vigo.
- AVERY, R.A., BEDFORD, J.D. y NEWCOMBE, C.P. (1982): The role of thermoregulation in lizard biology: predatory efficiency in a temperature diurnal basker. *Behav. Ecol. Sociobiol.*, 11: 261-267.
- BALSET, J. (2001): *El galápago leproso (Mauremys leprosa), el galápago europeo (Emys orbicularis) y el galápago de Florida (Trachemys scripta) en la Laguna del Campillo (Madrid)*. Informe no publicado. AHE, Madrid.
- BENNETT, A.F. (1980): The thermal dependence of lizard behaviour. *Anim. Behav.*, 28: 752-762.
- BURGER, J. y GOCHFELD, M., (1993): The importance of the human face in risk perception by black iguanas, *Ctenosaura similis*. *J. Herpetol.*, 27: 426-430.
- BUTTERFIELD, B.P., W.E. MESHAKA, JR., y GUYER. C. (1997): Nonindigenous amphibians and reptiles, pp. 123-138. En: Simberloff, D., Schmitz, D.C. y Brown, T.C. (eds.). *Strangers in Paradise: Impact and Management of Nonindigenous Species in Florida*. Island Press, Washington, D.C.
- CADI, A. y JOLY, P. (2003): Competition for basking places between the endangered European pond turtle (*Emys orbicularis galloitalica*) and the introduced red-eared slider (*Trachemys scripta elegans*). *Can. J. Zool.*, 81(8): 1392-1398.
- COOPER, W.E. (1997): Threat factors affecting antipredator behavior in the broad-headed skink (*Eumeces laticeps*): repeated approach, change in predator path, and predator's field of view. *Copeia*, 1997: 613-619.
- COOPER, W.E. (1998): Risk factors and emergence from refuge in the lizard *Eumeces laticeps*. *Behaviour*, 135: 1065-1076.
- CHEN, T.H. y LUE, K.Y. (1998): Ecological Notes on Feral Populations of *Trachemys scripta elegans* in Northern Taiwan. *Chelonian Conservation and Biology*, 3 (1): 87-90.

- CUADRADO, M., MARTÍN, J. y LÓPEZ, P. (2001): Camouflage and escape decisions in the common chameleon *Chamaeleo chamaeleon*. *Biol. J. Linn. Soc.*, 72: 547-554.
- CROWLEY, P.H., TRAVERS, S.E., LINTON, M.C., COHN, S.L., SIH, A. y SARGENT, R.C. (1991): Mate density, predation risk, and the seasonal sequence of mate choices: a dynamic game. *Am. Nat.*, 137: 567-96.
- CRUCITTI, P. CAMPESER, A. y MALORI, M. (1990): Popolazioni sintopiche di *Emys orbicularis* e *Mauremys caspica* nella Tracia, Grecia orientale (Reptilia, Testudines: Emydidae). *Bull. Mus. Scien. Nat. Torino*, 8 (1): 187-196.
- DEVINE, R. (1998): *Alien Invasions*. Nat. Geog. Soc., Washington.
- DÍAZ-PANIAGUA, C., MARCO, A., ANDREU A.C., SÁNCHEZ, C., PEÑA, L., ACOSTA, M. y MOLINA, I. (2002): *Trachemys scripta* en Doñana. Informe no publicado. AHE, Sevilla.
- DILL, L.M. Y FRASER, A.H.G. (1997): The worm re-turns: hiding behavior of a tube-dwelling marine polychaete, *Serpula vermicularis*. *Behav. Ecol.* 8: 186-193.
- DILL, L.M. y GILLETT, J.F. (1991): The economic logic of barnacle *Balanus glandula* (Darwin) hiding behavior. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 153: 115-127.
- DODD, C.K., JR. y SEIGEL, R.A. (1991): Relocation, repatriation, and translocation of amphibians and reptiles: are there conservation strategies that work? *Herpetologica*, 47 (3): 336-350.
- ELTON, C.S. (1958): *The ecology of invasions by animals and plants*. Methuen and Co., Ltd., London, UK, 181 pp.
- ERNST, C.H., y BARBOUR, R.W. (1989): *Turtles of the World*. Smithsonian Institution Press, Washington, D.C. and London. 313 pp.
- EWELL, J.J. (1999): Deliberate introductions of species: research needs. *Bioscience*, 49: 619-630.
- FILELLA, E., RIVER, X., ARRIVAS, O. y MELERO, J.A. (1999): Estatus i dispersió de *Trachemys scripta elegans* a Catalunya (Nord-est de la Península Ibérica). *Bull. Soc. Cat. D'Herp.*, 14: 30-36.
- FOX, M.D. y FOX, B.J. (1986): The susceptibility of natural communities to invasion, pp. 57-66. En: Groves, R.H. y Burdon, J.J. (eds.). *Ecology of biological invasions*. Cambridge University Press, Cambridge.
- GENIEZ, P. y CHEYLAN, M. (1987): *Atlas de distribution des Reptiles et des Amphibiens du Languedoc-Roussillon*. Laboratoire de Biogéographie et Ecologie des Vertébrés, Montpellier.
- GIBBONS, W.J. (1990): The slider turtle, pp. 3-18. En: Gibbons, W. J. (eds.). *Life History and Ecology of the slider turtle*. Smithsonian Institution Press, Washington D.C.
- GODIN, J.G.L. y SPROUL, C.D., (1988): Risk taking in parasitized sticklebacks under threat of predation: effects of energetic need and food availability. *Can. J. Zool.*, 66: 2360-2367.
- GÓMEZ-CANTARINO, A. y LIZANA, M. (2000): Distribución y uso del hábitat de los Galápagos (*Mauremys leprosa* y *Emys orbicularis*) en la Provincia de Salamanca. *Bol. Asoc. Herpetol. Esp.*, 11 (1): 4-8.

- GREENE, H.W. (1988): Antipredator mechanisms in reptiles. En: *Biology of the Reptilia*, Volume 16. (Gans, C. y Huey, R.B. eds.). New York: John Wiley and Sons: 1-152.
- HARLOW, E.A., HILLMAN, S.J. y HOFFMAN, M. (1976): The effect of temperature on the digestive efficiency of the herbivorous lizard *Dipsosaurus dorsalis*. *Journal of Comparative Physiology*, 11: 1-6.
- HARWOOD, R.H. (1979): The effect of temperature on the digestive efficiency of three species of lizards, *Cnemidophorus tigris*, *Gerrhonotus multicarinatus* and *Sceloporus occidentalis*. *Comparative Biochemical Physiology A*, 63: 417-433.
- HERBOLD, B. y MOYLE, P.B. (1986): Introduced species and vacant niches. *American Naturalist*, 128: 751-760.
- HUEY, R.B. (1982): Temperature, physiology and the ecology of reptiles, pp. 25-91. En: Gans, C. y Pough, F.H. (eds.). *Biology of the Reptilia*, Vol. 12. Academic Press, New York.
- HUGIE, D.M. (2003): The waiting game: a "battle of waits" between predator and prey. *Behav. Ecol.*, 14: 807-817.
- IUCN (2000): *IUCN guidelines for the Prevention of Biodiversity Loss caused by Alien Invasive Species*. <http://iucn.org/themes/ssc/pubs/policy/invasivesEng.htm>.
- JOHANSSON, A. y ENGLUND, G. (1995): A predator-prey game between bullheads and case-making caddis larvae. *Anim. Behav.*, 50: 785-792.
- KELLER, C. Y BUSACK, S.D. (2001): *Mauremys leprosa* (Schweigger, 1812) - Maurische Bachschildkröte. En: *Handbuch der Reptilien und Amphibien Europas*. Band 3/III A, Schildkröten (Testudines) I. (Fritz U, ed). Wiesbaden, Germany: Aula Verlag: 57-88.
- KOIVULA, K., RYTKÖNEN, S. y ORELL, M. (1995): Hunger-dependency of hiding behaviour after a predator attack in dominant and subordinate willow tits. *Ardea*, 83: 397-404.
- KOLAR, C. y LODGE, D.M. (2001): Progress in invasion biology: predicting invaders. *Trends in Ecology and Evolution*, 16: 199-204.
- LUISELLI, L., CAPULA, M., CAPIZZI D., FILIPPI, E., TRUJILLO, J.V., y ANIBALDI, C. (1997): Problems for conservation of pond turtles (*Emys orbicularis*) in central Italy: is the introduced red-eared turtle (*Trachemys scripta*) a serious threat? *Chelonian Conserv. Biol.*, 2: 417-419.
- LÓPEZ, P., MARCOS, I. y MARTÍN, J. (En prensa): Effects of habitat-related visibility on escape decisions of the Spanish terrapin *Mauremys leprosa*. *Amphibia-Reptilia*.
- MACK, R.N., SIMBERLOFF, D., LONSDALE, W.M., EVANS, H., CLOUT, M. y BAZZAZ, F.A. (2000): Biotic invasions: causes, epidemiology, global consequences, and control. *Ecological Applications*, 10: 689-710.
- MANCHESTER, S.J. y BULLOCK, J.M. (2000). The impacts of non-native species on UK biodiversity and the effectiveness of control. *Journal of Applied Ecology*, 37: 845- 864.
- MARTÍN, J. Y LÓPEZ, P. (1990): Amphibians and reptiles as prey of birds in southwestern Europe. *Smithson. Herp. Inf. Serv.* 82: 1-43.

- MARTÍN, J. y LÓPEZ, P. (1998): Shifts in microhabitat use by the lizard *Psammmodromus algirus*: responses to seasonal changes in vegetation structure. *Copeia*, 1998: 780-786.
- MARTÍN, J. y LÓPEZ, P. (1999a): An experimental test of the costs of antipredatory refuge use in the wall lizard, *Podarcis muralis*. *Oikos*, 84: 499-505.
- MARTÍN, J. y LÓPEZ, P. (1999b): When to come out from a refuge: risk-sensitive and state-dependent decisions in an alpine lizard. *Behavioral Ecology*, 10: 487-492.
- MARTÍN, J. y LÓPEZ, P. (2000): Costs of refuge use affect escape decisions of Iberian-rock lizards, *Lacerta monticola*. *Ethology*, 106: 483-492.
- MARTÍN, J. y LÓPEZ, P. (2003): Changes in the escape responses of the lizard *Acanthodactylus erythrurus* under persistent predatory attacks. *Copeia*, 2003: 408-413.
- MARTÍN, J. LÓPEZ, P. Y COOPER, W.E. Jr. (2003a): Loss of mating opportunities influences refuge use in the Iberian rock lizard, *Lacerta monticola*. *Behav. Ecol. Sociobiol.*, 54: 505-510.
- MARTÍN, J. LÓPEZ, P. Y COOPER, W.E. Jr. (2003b): When to come out from a refuge. Balancing predation risk and foraging opportunities in an alpine lizard. *Ethology*, 109: 77-87.
- MARTÍN, J., MARCOS, I. y LÓPEZ, P. (2005): When to come out from your own shell: risk sensitive hiding decisions in terrapins. *Behav. Ecol. Sociobiol.*, 57: 405-411.
- MARTÍNEZ-SILVESTRE, A., SOLER, J., SOLÉ, R., GONZÁLEZ, F.X., y SAMPERE, X. (1997): Nota sobre la reproducción en condiciones naturales de la tortuga de Florida (*Trachemys scripta elegans*) en Masquefa (Cataluña, España). *Bol. Assoc. Herpetol. Esp.*, 8: 40-43.
- MARTÍNEZ-SILVESTRE, A., SOLER, J. y MEDINA, D. (2001): *La tortuga de Florida (Trachemys scripta elegans): Situación en el pantano de Foix (Tarragona)*. Informe no publicado. AHE, Barcelona.
- PARMENTER, R.R. y AVERY, H.W. (1990): The feeding ecology of the slider turtle, pp. 257-265. En: W.J. Gibbons (eds.). *Life History and Ecology of the Slider Turtle*. Smithsonian Institution Press. Washington, D.C.
- PLEGUEZUELOS, J.M. (2002): Las especies introducidas de Anfibios y Reptiles, pp. 501-532. En: *Atlas y Libro Rojo de los Anfibios y Reptiles de España*. Ministerio de Medio Ambiente, Madrid.
- SAX, D.F. y BROWN, J.H. (2000): The paradox of invasion. *Global Ecology and Biogeography*, 9, 363-371.
- SIH, A. (1992): Prey uncertainty and the balancing of antipredator and feeding needs. *Am. Nat.* 139: 1052-1069.
- SIH, A. (1997): To hide or not to hide? Refuge use in a fluctuating environment. *Trends Ecol. Evol.* 12: 375-376.
- SIH, A., KRUPA, J. y TRAVERS, S. (1990): An experimental study on the effects of predation risk and feeding regime on the mating behavior of the water strider, *Gerris remigis*. *Am. Nat.*, 135: 84-290.

- SIH, A., KATS, L. B. y MOORE, R. D. (1992): Effects of predatory sunfish on the density, drift and refuge use of stream salamander larvae. *Ecology*, 73: 1418-430.
- SMALLWOOD, K.S. (1994): Site invasibility by exotic birds and mammals. *Biological Conservation*, 69: 251-259.
- SOKAL, R.R. y ROHLF, F.J. (1995): *Biometry* 3ª ed. New York: Freeman.
- STEVENSON, R.D., PETERSON, C.R., y TSUJI, J.S. (1985): The thermal dependence of locomotion, tongue flicking, digestion and oxygen consumption in the wandering garter snake. *Phys. Zool.*, 58: 46-57.
- TIEDEMANN, F. ed. (1990): *Lurche und Kriechtiere Wiens*. J. & V. Edit., Wien.
- WILLIAMSON, M. (1996): *Biological Invasions*. Chapman and Hall, London, UK, 244 pp.
- YDENBERG, R.C. y DILL, L.M. (1986): The economics of fleeing from predators. *Adv. Study Behav.*, 16: 229-249.