

UNIVERSIDAD NACIONAL DE COSTA RICA

INSTITUTO INTERNACIONAL EN CONSERVACIÓN

Y MANEJO DE VIDA SILVESTRE

Evaluación de los factores bióticos y abióticos asociados a la depredación de tortuga lora (*Lepidochelys olivacea*) y verde (*Chelonia mydas*) por jaguar (*Panthera onca*) en diferentes playas de anidación del Parque Nacional Santa Rosa, Costa Rica.

Autor:

José Miguel Chopin Rodríguez

Instituto Internacional en Conservación y Manejo de Vida Silvestre

Universidad Nacional

Heredia, Costa Rica

Comité de Tesis

Tutor: Eduardo Carrillo Jiménez, PhD.

Asesores: Víctor Hugo Montalvo Guadamuz, M.Sc.

Carolina Sáenz-Bolaños, M.Sc.

Fecha: 07 de noviembre de 2020

MIEMBROS DEL TRIBUNAL EXAMINADOR

[PhD. Mayela Coto Chotto/ Dra. Caterina Guzmán Verri/ Dr. Luis A. Miranda Calderón,
Dr. Francisco San Lee Campos, PhD. Álvaro Martín Parada Gómez, MSc. Daniel
Rueda Araya]

Representante del Consejo Central de Posgrado

Luis Diego Alfaro Alvarado, Dr.
Coordinador del posgrado o su representante

Eduardo Carrillo Jiménez, PhD.
Tutor de tesis

Víctor Hugo Montalvo Guadamuz, M.Sc.
Miembro del Comité Asesor

Carolina Sáenz Bolaños, M.Sc.
Miembro del Comité Asesora

José Miguel Chopin Rodríguez
Sustentante

Agradecimientos

Quiero agradecer a mi familia, en especial a mis padres: María Ángeles Rodríguez y Miguel Ángel Chopin, quienes han sido siempre mi inspiración y apoyo en todo sentido, me han fomentado el interés por la ciencia desde niño y me han hecho entender que el conocimiento es el arma más poderosa en la vida. A mi hermana Beatriz de Los Ángeles Chopin, a mis tíos y primos, quienes siempre han estado al pendiente de mí colaborando de todas las maneras posibles como una verdadera familia. A Thaissa Rodas por ser mi compañera de batallas, en las buenas y las malas, por el apoyo, comprensión y amor incondicional. A mis compañeros de maestría por todos los buenos momentos vividos, en especial a mis compañeros dentro del proceso de tesis en el ACG, Brayán Morera y Kevin Lloyd, quienes me han apoyado tanto en trabajo de campo como con sus conocimientos para esta investigación; en especial a Kevin, quien siempre me apoyó con transporte, insumos, conocimiento y trabajo.

También quiero agradecer a los guardaparques del sector Naranjo, Minor Navarro y Adrián Rivera, por el apoyo brindado durante mi estadía en playa Naranjo, así como a los voluntarios Martín Bonder y Orlando Li Mandri quienes me ayudaron mucho en mi trabajo de campo e hicieron más amena mi estadía. Agradezco en manera muy especial a cada uno de los miembros del Programa Jaguar de la Universidad Nacional de Costa Rica, de quienes he recibido un apoyo total en mi proceso de tesis, me han hecho sentir parte de un gran equipo de trabajo y han brindado la que sin lugar a dudas ha sido mi más grande realización como profesional. Agradezco a Julio Gonzales por siempre llevarnos a todas partes y alegrarnos el día, a Juan Carlos Cruz quien, a pesar de no ser parte de mi comité de tesis, me ha brindado su apoyo conocimiento y amistad, a mi asesora Carolina Sáenz por su apoyo académico asesoría y comprensión, a Isabel Hagnauer, por alojarme en su casa cuando lo necesité, a mi asesor Víctor Montalvo a quien a pesar de no haber sido mi maestro en algún curso, ha sido una de las personas que más me ha enseñado y apoyado en prácticamente todo aspecto y momento de la tesis. Finalmente a Eduardo Carrillo, a quien admiro profundamente como profesional, pero admiro aún más como persona, por su apoyo constante en aspectos académicos y personales, ha estado para mí cuando más lo necesitaba. Les agradezco cada gesto y los aprecio profundamente a cada uno.

Agradezco al Servicio Alemán de Intercambio académico (DAAD) por otorgarme la beca de postgrado y hacer posible todos mis estudios mediante apoyo logístico y

económico; también agradezco al Instituto Internacional de Conservación y Manejo de Vida Silvestre (ICOMVIS) por permitirme estudiar en su institución y formarme de la mejor manera posible, así como al Área de Conservación Guanacaste (ACG) por brindar apoyo logístico en esta investigación

Contenido

Introducción general	6
Literatura citada	9
CAPÍTULO I	14
Influencia de factores bióticos y abióticos en la actividad de anidación de las tortugas marinas verde (<i>Chelonia mydas</i>) y lora (<i>Lepidochelys olivacea</i>) en playas de anidación del PNSR.	14
Resumen	14
1. INTRODUCCIÓN	14
2. OBJETIVO	17
3. ÁREA DE ESTUDIO	17
4. METODOLOGÍA	19
Análisis de datos	20
5. RESULTADOS	21
6. DISCUSIÓN	25
7. LITERATURA CITADA	30
CAPÍTULO II	34
Factores biofísicos que condicionan la depredación de tortugas marinas por jaguar (<i>Panthera onca</i>) en diferentes playas del PNSR.	34
Resumen	34
1. INTRODUCCIÓN	35
2. OBJETIVO	37
3. ÁREA DE ESTUDIO	37
4. METODOLOGÍA	39
Análisis de datos	41
5. RESULTADOS	42
6. DISCUSIÓN	45
7. LITERATURA CITADA	49
CAPÍTULO III	55
Factores asociados a la distribución de carcasas de tortugas marinas depredadas por jaguar (<i>Panthera onca</i>) en diferentes playas de anidación del PNSR.	54
Resumen	54
1. INTRODUCCIÓN	54
2. OBJETIVO	58
3. ÁREA DE ESTUDIO	58
4. METODOLOGÍA.	60
Análisis de datos	61
5. RESULTADOS	63
Análisis distancia a la playa	66
6. DISCUSIÓN	68
7. LITERATURA CITADA	73
CONCLUSIONES Y RECOMENDACIONES	78
Conclusiones	78
Recomendaciones	79

INTRODUCCIÓN GENERAL

Cuando se toman medidas de conservación generalmente suelen ser especies con poblaciones reducidas por algún factor antrópico (Kaeslin y Williamson 2010). Por esta razón, el estudio de las interacciones ecológicas que involucran múltiples especies amenazadas es un tema complejo (Veríssimo et al. 2012). Debido a esto, la comprensión de estos procesos ecológicos relacionados a cada especie y sus interrelaciones es clave para comprender la dinámica de ambas y así garantizar su conservación (Alfaro et al. 2016).

Tal es el caso de la interacción ecológica depredador-presa que ocurre entre el jaguar (*Panthera onca*) y las tortugas marinas, ya que involucra a especies bandera para la conservación (Veríssimo et al. 2012). Este fenómeno involucra seis especies bajo categoría de amenaza (UICN 2020), empezando por el depredador el jaguar, el cual se encuentra como casi amenazado (Quigley et al. 2018), la tortuga lora (*Lepidochelys olivacea*) categorizada como vulnerable (Abreu-Grobois y Plotkin 2008), la tortuga verde (*Chelonia mydas*) categorizada como en peligro (Seminoff 2008), la tortuga baula (*Dermochelys coriacea*) (Tiwari et al. 2013), la tortuga carey (*Eretmochelys imbricata*) y tortuga boba (*Caretta caretta*) clasificadas como en peligro crítico ((Mortimer y Donnelly 2008, Arroyo-Arce et al. 2017)

Este fenómeno fue reportado por primera vez en Costa Rica en el Parque Nacional Corcovado en 1994 (Carrillo et al. 1994), pero se sabe que ocurren en diferentes playas del continente americano como México (Cuevas-Flores et al. 2011), Surinam (Autar 1994) y Guyana (Fretey 1977). En Costa Rica, además del Parque Nacional Corcovado, también fue reportado años después en el Parque Nacional Tortuguero (Troëng 2000) y el Parque Nacional Santa Rosa (PNSR) (Alfaro et al. 2016).

En Costa Rica, específicamente, está documentada la depredación del jaguar sobre tortugas marinas de diferentes especies, entre estas se han reportado a cinco: tortuga lora (Carrillo et al. 1994), tortuga verde (Alfaro et al. 2016), tortuga carey (Herrera y Carrillo 2016) y tortuga baula (Troëng 2000), incluso un caso aislado de tortuga boba (*Caretta caretta*) (Arroyo-Arce et al. 2017) en el Parque Nacional Tortuguero.

En el caso concreto del PNSR, anidan cuatro especies de tortugas marinas: baula, verde, carey y lora, mismas que a su vez se encuentran bajo alguna categoría de protección

(Richard y Hughes 1972). Las especies más abundantes en anidaciones dentro del PNSR son la tortuga lora y la tortuga verde (Cornelius 1986, Fonseca et al. 2015), por esa misma razón son las dos especies con mayor depredación en el parque (Escobar-Lasso et al. 2017). Las anidaciones de tortuga baula y carey ocurren en menor frecuencia (Cornelius 1986), por esta misma razón con tortuga carey únicamente se han registrado dos eventos de depredación en el parque (Fonseca et al. 2017, Herrera y Carrillo 2016), mientras que los registros de depredación de tortuga baula se reportan únicamente en Parque Nacional Tortuguero (Troëng 2000).

Las depredaciones de tortugas marinas en el PNSR han sido registradas en diferentes playas de anidación con presencia de jaguar, entre dichas playas se pueden mencionar: Naranjo, Nancite, Colorada, Potrero Grande y Pelada (Fonseca et al. 2017). En estos sitios las tortugas marinas representan para el jaguar un importante recurso a un bajo costo energético, debido a sus lentos movimientos en tierra, a su relativamente alta disponibilidad, además de ser presas fáciles en comparación con otras, como los venados. Por lo tanto, representan una gran cantidad de biomasa para consumo (Eckrich y Owens 2014).

Las tortugas verde y lora muestran ciclos de anidación bien definidos, lo cual facilita su depredación por jaguar (Herrera 2016, Montalvo et al. 2020), estos ciclos están relacionados a ciertas señales ambientales como la estacionalidad y fase lunar (Carrillo et al. 2009). Además de estos factores, las tortugas verde y lora muestran preferencias por playas con ciertas características (Zavaleta-lizárraga y Morales-mávil 2013), las mareas (Brooks et al. 2009), la cobertura boscosa (Mazaris et al. 2004) y temperatura de la superficie oceánica (Houtan et al. 2015), entre otras. Por lo tanto, la anidación de tortugas se vuelve un proceso muy complejo influenciado por muchos factores que pueden variar tanto espacial como temporalmente (Hughes y Richard 1974).

Usualmente se ha usado la distribución de carcasa de tortugas marinas como manera de calcular la depredación por jaguar en diferentes playas del PNSR (Herrera et al. 2017). Dicha distribución está asociada a factores propios del jaguar y las tortugas marinas (Escobar-Lasso et al. 2017). El comportamiento de estas especies, a su vez, puede estar influenciado por factores ambientales o características propias de la playa y el bosque contiguo a ésta (Hughes y Richard 1974).

Siendo las características propias de playa Nancite que la hace sobresalir de las otras del área de conservación. Playa Nancite es una de las ocho playas en el mundo donde ocurren arribadas masivas de tortugas loras en apenas un kilómetro de playa (Cornelius y Robinson 1982), este fenómeno suele ocurrir durante la fase lunar de cuarto menguante. Por tal razón el acceso a turistas está prohibido, únicamente se permite la presencia de investigadores.

Por otro lado, playa Naranjo es muy larga en extensión, aproximadamente 5 km, y cuenta con presencia turística durante todo el año (Herrera 2017), lo cual significa un mayor nivel de presencia humana comparada con playa Nancite.

Por el contrario, las otras playas del PNSR (Colorada, Blanca, Pelada y Potrero) donde se han registrado carcasas, carecen de presencia humana para actividades de turismo o investigación durante todo el año (Fonseca et al 2017). Siendo el factor de presencia humana muy importante, pues se sabe que los sitios de mayor actividad del jaguar se alejan de los puntos de mayor presencia humana (Arroyo-Arce y Thomson 2016).

Otro factor a tomar en cuenta para la depredación de tortugas marinas por jaguar es el porcentaje de cobertura vegetal, pues se ha reportado en la zona una relación positiva con respecto al porcentaje de cobertura vegetal y la presencia de carcasas de tortugas marinas (Morera-chacón et al. 2019). Dicha relación positiva está asociada a que el jaguar prefiere esconder sus presas de los carroñeros, para poder regresar a esta en los próximos días a alimentarse (Escobar-Lasso 2017). Además, el jaguar suele preferir los bosques primarios y evitar las áreas dominadas por los humanos (Junior et al. 2013). Este factor también está relacionado con las tortugas marinas, pues se sabe que la tortuga verde (*Chelonia mydas*) anida muy cerca de la línea de vegetación o directamente en ésta, y prefiere lugares con mayor vegetación y cobertura de dosel (Cornelius 1976).

Como se puede notar el fenómeno de depredación de tortugas marinas por jaguar está influenciado por muchos factores, tanto por parte del jaguar, como las tortugas y el ambiente; es decir, factores bióticos y abióticos, por tanto todos ellos deben ser tomados en cuenta si se desea comprender mejor los procesos ecológicos y mediante éstos conservar a las especies involucradas. Es por ello que surgió el objetivo general de la presente investigación, el cual es evaluar los factores bióticos y abióticos que

determinan la depredación de tortugas marinas en diferentes playas de anidación del PNSR.

En el capítulo uno se realiza un análisis de los factores asociados a actividad y anidación de tortugas marinas en playas del PNSR, para comprender cuáles factores afectan en mayor medida la anidación de tortugas. El capítulo dos aborda los factores asociados a la depredación de tortugas marinas por jaguar en las playas del PNSR, esto con el propósito de comprender mejor la relación depredador-presa y cuál es el factor más influyente para que este fenómeno suceda. Por último, el tercer capítulo trata sobre los factores asociados a la distribución de carcasas de tortugas marinas depredadas por jaguar en diferentes playas del PNSR, esto con el propósito de identificar los factores que influyen en la distribución de carcasas de tortugas, así como una comparación entre playas con diferentes niveles de apertura al público.

Este estudio aporta herramientas para la conservación de las especies involucradas, debido a que una mejor comprensión de los procesos ecológicos puede direccionar y mejorar las acciones de manejo, además de enfocar esfuerzos en los factores más influyentes en este estudio.

LITERATURA CITADA

- Abreu-Grobois, A., y P. Plotkin. 2008. *Lepidochelys olivacea*. The IUCN Red List of Threatened Species 2008: e.T11534A3292503.
<<https://www.iucnredlist.org/species/11534/3292503>>. Accedido 1 jul 2020.
- Alfaro, L. D., V. Montalvo, F. Guimaraes, C. Saenz, J. Cruz, F. Morazan, y E. Carrillo. 2016. Characterization of attack events on sea turtles (*Chelonia mydas* and *Lepidochelys olivacea*) by jaguar (*Panthera onca*) in Naranjo sector, Santa Rosa National Park, Costa Rica. *International Journal of conservation Science* 7:101-108.
- Arroyo-Arce, S., y I. Thomson. 2016. Depredación de jaguar *Panthera onca* sobre tortugas marinas en el Parque Nacional Tortuguero, Costa Rica Ubicación: Coastal Jaguar Conservation. Heredia, Costa Rica.
- Arroyo-Arce, S., I. Thomson, E. Harrison, S. Wilmott, y G. Baker. 2017. First record of jaguar (*Panthera onca*) predation on a loggerhead sea turtle (*Caretta caretta*) in Tortuguero National Park, Costa Rica. *Herpetology Notes* 10:17-18.

Autar, L. 1994. Sea Turtles Attacked and Killed By Jaguars in Suriname. *Marine Turtle Newsletter* 67:11-12pp.

Brooks, L. B., J. T. Harvey, y W. J. Nichols. 2009. Tidal movements of East Pacific green turtle *Chelonia mydas* at a foraging area in Baja California Sur , México. *Marine Ecology Progress Series*.

Carrillo, E., R. A. Morera-Avila, y G. Wong-Reyes. 1994. Depredación de tortuga lora (*Lepidochelys olivacea*) y de tortuga verde (*Chelonia mydas*) por el jaguar (*Panthera onca*). *Vida Silvestre Neotropical* 3:48-49.

Carrillo, E., T. K. Fuller, y J. C. Saenz. 2009. Jaguar (*Panthera onca*) hunting activity: Effects of prey distribution and availability. *Journal of Tropical Ecology* 25:563-567.

Cornelius, S. E. 1976. Marine turtle nesting activity at Playa Naranjo, Costa Rica. *Brenesia*. Volumen 8. <<http://orton.catie.ac.cr/cgi-bin/wxis.exe/?IsisScript=OET.xis&method=post&formato=2&cantidad=1&expresion=mfn=001691>>.

Cornelius, S. E. 1986. The sea turtles of Santa Rosa National Park. Fundación Parques Nacionales, Costa Rica. Fundación de Parques Nacionales, San José, Costa Rica.

Cornelius, S. E., y D. C. Robinson. 1982. Abundance, distribution and movements of Olive ridley sea turtles in Costa Rica. *U.S. Fish and willife service* 1:1-38.

Cuevas-Flores, E., J. C. Faller-Menendez, y A. Anguelo. 2011. Marine Turtles and Jaguars Two mystical species coexisting on the coast of Quintana Roo, México: Pronatura.

Eckrich, C. E., y D. W. Owens. 2014. Abundance, Distribution and Movements of Olive Ridley Sea Turtles in Costa Rica. *Herpetologica* 51:349-354.

Escobar-Lasso, S. 2017. Depredación Y Carroñeo De Tortugas Marinas Y Uso De Hábitat Del Jaguar En El Parque Nacional Santa Rosa, Costa Rica.

Escobar-Lasso, S., M. Gil-fernández, J. Sáenz, E. Carrillo-jiménez, y G. Wong. 2017. Distribution and hotspots of the feeding areas of jaguars on sea turtles at a national park in Costa Rica *Distribuição e pontos de concentração de áreas de predação de tartarugas. Neotropical Biology and Conservation* 12:2-11.

Fonseca, L. G., S. Arroyo-Arce, I. Thomson, W. N. Villachica, y R. A. Valverde. 2017. New records of jaguar predation on sea turtles, Pacific coast, Costa Rica. *Cat news* 66:36-36pp.

Fonseca, L. G., E. Villachica, Wilberth N Rojas, H. Valverde, W. Quirós, M. Pesquero, y P. T. Plotkin. 2015. Reporte final de la anidación de tortuga verde (*Chelonia mydas*), Playa Nancite, Parque Nacional Santa Rosa, Costa Rica (julio 14 - febrero 15). Repositorio Digital del Área de Conservación Guanacaste.

Fretey, J. 1977. Cuases de mortalite des tortues luth adults (*Dermochelys coriacea*) sur le littoral guyanais. *Courrier de la Nature* 52:257-266.

Herrera, H. A. 2016. Actividad diaria y depredación de tortugas marinas por el jaguar (*Panthera onca*) en el Parque Nacional Santa ...

Herrera, H. A. 2017. Actividad diaria y depredación de tortugas marinas por el jaguar (*Panthera onca*) en el Parque Nacional Santa Rosa, Costa Rica. Universidad nacional de Costa Rica.

Herrera, H. A., y E. Carrillo. 2016. Predation on the Hawksbill Turtle *Eretmochelys imbricata* by the Jaguar *Panthera onca* in the Pacific coast of Costa Rica. *notas Mastozoologia* 3:13-16.

Herrera, H., E. Carrillo, J. Saenz, M. Spinola, G. Wong, y S. Escobar-Lasso. 2017. Jaguar (*Panthera onca*) activity patterns and hunting behavior in the Guanacaste Conservation Area, Costa Rica. *Wild Felid Research Grants*.

Houtan, K. S. Van, J. M. Halley, y W. Marks. 2015. Terrestrial basking sea turtles are responding to spatio-temporal sea surface temperature patterns. *The Royal Society Publishing*.

Hughes, D. A., y J. D. Richard. 1974. the Nesting of the Pacific Ridley Turtle *Lepidochelys olivacea* on Playa Nancite, Costa Rica. *Marine Biology* 24:97-107.

Junior, L. C., D. A. Sana, F. Lima, K. C. De Abreu, y A. Uezu. 2013. Selection of habitat by the jaguar, *Panthera onca* (Carnivora : Felidae), in the Selection of habitat by the jaguar, *Panthera onca* (Carnivora : Felidae), in the upper Paraná River, Brazil. *Zoologia*.

- Kaeslin, E., y D. Williamson. 2010. Los bosques, las personas y la vida silvestre: retos para un futuro común. *Unasylva* 61:3-10.
- Mazaris, A. D., E. Kornaraki, Y. G. Matsinos, y D. Margaritoulis. 2004. Temperature on sea turtle nesting activities by investigating seasonal trends. *Natural Resource Modeling* 17:445-465.
- Montalvo, V., T. Fuller, C. Saénz-Bolaños, J. C. Cruz-Días, I. Hagnauer, H. Herrera, y E. Carrillo. 2020. Influence of sea turtles nesting on hunting behavior and movements of jaguars in the dry forest of northwest Costa. *Biotropica* 1-8.
- Morera-chacón, B. H., A. C. Posadas-García, M. J. Mora-Benavides, y E. Carrillo. 2019. Relationship between vegetation cover and feeding areas of jaguars (*Panthera onca*) on sea turtles in Santa Rosa National Park, Costa Rica. *Food Webs* e00127. <<https://doi.org/10.1016/j.fooweb.2019.e00127>>.
- Mortimer, J. ., y M. Donnelly. 2008. *Eretmochelys imbricata*. The IUCN Red List of Threatened Species 2008: e.T8005A12881238. <<https://www.iucnredlist.org/species/8005/12881238>>. Accedido 1 jul 2020.
- Quigley, H., R. Foster, L. Petracca, E. Payan, R. Salom, y B. Harmsen. 2018. *Panthera onca* (errata version published in 2018). The IUCN Red List of Threatened Species 2017. <<https://www.iucnredlist.org/species/15953/123791436>>. Accedido 1 jul 2020.
- Richard, J. D., y D. A. Hughes. 1972. Some Observations of Sea Turtle Nesting Activity in Costa Rica*. *Marine Biology* 309.
- Seminoff, J. A. 2008. *Chelonia mydas*. The IUCN Red List of Threatened Species 2004: e.T4615A11037468. <<https://www.iucnredlist.org/species/4615/11037468>>. Accedido 1 jul 2020.
- Tiwari, M., B. . Wallace, y M. Girondot. 2013. *Dermochelys coriacea*(West Pacific Ocean subpopulation). The IUCN Red List of Threatened Species 2013: e.T46967817A46967821. <<https://www.iucnredlist.org/species/46967817/46967821>>. Accedido 1 jul 2020.
- Troëng, S. 2000. Predation of green (*Chelonia mydas*) and leatherback (*Dermochelys coriacea*) turtles by jaguars (*Panthera onca*) at Tortuguero National Park, Costa Rica.

Chelonian Conservation and Biology 3:751-753.

<[http://www.conserveturtles.org/pdf/reports/Tortuguero Green Turtle Report 1999.pdf](http://www.conserveturtles.org/pdf/reports/Tortuguero%20Green%20Turtle%20Report%201999.pdf)>.

UICN. 2020. Unión Internacional para la conservación de la Naturaleza, Lista roja de especies amenazadas. <<https://www.iucnredlist.org>>. Accedido 1 jul 2020.

Veríssimo, D., D. A. Jones, R. Chaverri, y S. R. Meyer. 2012. Jaguar *Panthera onca* predation of marine turtles: Conflict between flagship species in Tortuguero, Costa Rica. *Oryx* 46:340-347.

Zavaleta-lizárraga, L., y J. E. Morales-mávil. 2013. Nest site selection by the green turtle (*Chelonia mydas*) in a beach of the north of Veracruz , Mexico. *Revista Mexicana de Biodiversidad* 84:927-937. <http://dx.doi.org/10.7550/rmb.31913>.

CAPÍTULO I

Influencia de factores bióticos y abióticos en la actividad de anidación de las tortugas marinas verde (*Chelonia mydas*) y lora (*Lepidochelys olivacea*) en playas de anidación del PNSR

RESUMEN

Costa Rica posee muchas playas importantes para la anidación de tortugas marinas, no obstante dos de ellas se encuentran en el Área de Conservación Guanacaste (ACG), Sector Parque Nacional Santa Rosa (PNSR); playa Naranjo y playa Nancite. En playa Naranjo y playa Nancite anidan principalmente las especies: tortuga lora (*Lepidochelys olivacea*) y tortuga verde (*Chelonia mydas*). Conocer los factores involucrados en la anidación de tortugas marinas es de gran importancia para la conservación y manejo de éstas, ya que permite focalizar las acciones de manejo en los puntos críticos. Por tal razón, propuse la presente investigación con el objetivo de “Caracterizar los factores bióticos y abióticos que influyen en la actividad de anidación de las tortugas marinas en diferentes playas de anidación del PNSR”.

Muestreé playa Naranjo (N=63 días) y playa Nancite (N=22 días) mediante recorridos diarios en busca de rastros de tortugas. Para cada registro reporté la especie, coordenadas geográficas (WGS84) de la anidación, ancho del nido, fecha y playa. Realicé el análisis de datos mediante modelos lineales generalizados y regresiones lineales de los más influyentes a través del R versión 3.6.3 (R core development 2018).

Registré 143 anidaciones en playa Nancite; 107 registros de tortugas loras y 36 de tortugas verdes. Mientras que en playa Naranjo registré 121 anidaciones; 104 registros de tortugas loras y 17 de tortugas verdes. Observé una concentración de eventos de anidación para ambas especies en ciertos sectores de cada playa, indicando que playa Naranjo concentró sus anidaciones en el sector norte de la playa (11.9 nidos en 330.1m lineales de playa), con pequeñas aglomeraciones al centro (10.7 nidos en 162.2 m lineales de playa) y sur (9.27 nidos en 102.2 m lineales de playa), mientras en playa Nancite las anidaciones se concentraron al sur (1.91 nidos por 108.8 m lineales de playa). En cuanto a los factores asociados a la anidación de tortugas marinas, evalué la evidencia de 10 modelos lineales generalizados, en donde el modelo con mayor soporte estadístico ($W=0.77$) incluyó fase lunar y su interacción con el coeficiente de marea,

playa de anidación y la temperatura de la superficie oceánica. Respecto a la fase lunar esto puede estar asociado a que las tortugas marinas suelen anidar en cuarto menguante, además el coeficiente de marea está relacionado directamente a la luna, por lo tanto, este también tiene influencia sobre las tortugas. Las anidaciones sucedieron en su mayoría a coeficientes de mareas bajas, ya que esto significa para la tortuga un menor esfuerzo para alcanzar la playa. La diferencia en las anidaciones por playa puede estar asociada a que las anidaciones en playa Nancite históricamente siempre han sido superiores a playa Naranjo, principalmente porque playa Nancite es una playa de arribadas, además de la escasa presencia humana en esta y otros factores como su topografía y drenaje de agua.

1. INTRODUCCIÓN

Costa Rica posee muchas playas importantes para la anidación de tortuga lora (*Lepidochelys olivacea*) y tortuga verde (*Chelonia mydas*) en el Pacífico (Chacón et al. 2007), algunas en el Área de Conservación Guanacaste (ACG), Sector Parque Nacional Santa Rosa (PNSR). Tal es el caso de playa Naranjo y playa Nancite, en estas la actividad de anidación de tortugas marinas ha sido ampliamente estudiada, en especial Nancite por el fenómeno de arribadas de tortuga lora que consiste en la anidación masiva de tortugas loras al mismo tiempo, las cuales pueden llegar a ser miles durante la misma noche (Hughes y Richard 1974) (Cornelius y Robinson 1982). Este fenómeno únicamente sucede en ocho playas del mundo, dos de estos sitios están localizados en Costa Rica: playa Nancite y playa Ostional (Cornelius y Robinson 1982). El fenómeno ocurre en su mayoría durante el cuarto menguante y la luna nueva, ya que llegan a registrarse anidaciones 10 veces mayores que en otros periodos.

En el PNSR anidan cuatro especies de tortugas marinas, las cuales son: tortuga baula (*Dermochelys coriacea*), tortuga verde (*Chelonia mydas*), tortuga carey (*Eretmochelys imbricata*) y tortuga lora (*Lepidochelys olivacea*) (Cornelius 1986), las cuatro se encuentran bajo alguna categoría de protección (UICN 2020).

La especie más abundante en anidaciones dentro del PNSR es la tortuga lora (Fonseca et al. 2011), seguido de la tortuga verde (Fonseca et al. 2015). Las anidaciones de tortuga baula y tortuga carey ocurren, pero en escasas ocasiones (Cornelius 1986).

Debido a la importancia de conservación de estas playas en el PNSR el aspecto más estudiado de las tortugas marinas es la anidación, este fenómeno presenta cierto grado

de complejidad, ya que está relacionado con múltiples factores como la fase lunar, estacionalidad y temperatura (Hughes y Richard 1974, Carrillo et al. 2009). Se conoce que la temperatura de la superficie oceánica está relacionada a la actividad de las tortugas, lo que permite realizar procesos metabólicos normales como la digestión, actividad reproductiva (Mazaris et al. 2004) y el desarrollo del huevo (Houtan et al. 2015). Se sabe incluso que ligeros aumentos en temperaturas de la superficie oceánica pueden provocar a su vez un aumento en la actividad de anidación (Mazaris et al. 2009, Weishampel et al. 2010).

Los coeficientes de mareas son una variable influyente en la actividad de anidación de las tortugas marinas, en especial para las tortugas solitarias (Hughes y Richard 1974), ya que las mareas sirven a las tortugas para facilitar su desplazamiento y transporte de alimento (Brooks et al. 2009); aunque coeficientes de marea mayores a la línea de pleamar pueden resultar contraproducentes pues reducen el tamaño de la zona de anidación y destruyen los nidos ya existentes (Pike et al. 2015). Las características biofísicas de la playa son un importante factor para la anidación de tortugas, ya que suelen seleccionar playas con pendientes moderadas, buena humedad, drenaje y la distancia desde los nidos hasta la línea de marea con los potenciales sitios de anidación (Lee Mo 1997, Zavaleta-lizárraga y Morales-mávila 2013). También suele considerarse el tamaño de las partículas de arena, la cobertura vegetal, salinidad, humedad del aire y temperatura de la arena (Mazaris et al. 2004).

Playa Naranjo y playa Nancite son playas colindantes, sin embargo, ambas presentan diferencias en cuanto a tasas de anidación ya que esta última es una playa de arribadas de tortuga lora, fenómeno que consiste en la anidación masiva de múltiples individuos (Plotkin et al. 1995); usualmente en el cuarto menguante lunar pueden llegar a anidar hasta 145,000 tortugas en un periodo de 3 a 7 días (Valverde et al. 1998). Este fenómeno ha sido descrito como una estrategia para evitar la severidad de la depredación (Hughes y Richard 1974), ya que mediante la saciedad de los depredadores, aumentan las probabilidades de éxito de sobrevivencia, en comparación con anidaciones solitarias (Eckrich y Owens 2014).

Pese a que las tortugas marinas siguen patrones de anidación, cada especie presenta variantes en su comportamiento, por ejemplo, la tortuga lora que es la más abundante en el PNSR suele preferir secciones de la playa bastante niveladas o ligeramente inclinadas

y desprovistas de vegetación, anidando en un punto bajo de la playa y antes de la línea de vegetación (Cornelius 1976, Drake 1998). Usualmente anidan a lo largo de toda la playa, pero existe una ligera tendencia hacia la parte centro y norte de playa Naranjo (Drake et al. 2003, Fonseca et al. 2009); mientras en playa Nancite la mayor cantidad de tortugas solitarias anidan al sur (Cornelius y Robinson 1982). Esta especie ha reducido su número de anidaciones a lo largo de un periodo de 36 años, no obstante, a pesar de la baja en la población, éstas se muestran estables (Fonseca et al. 2009). Asimismo, la producción de neonatos sigue aumentando a lo largo del tiempo, por lo que se espera que la población de tortugas anidantes aumente en los próximos años (Fonseca et al. 2011).

En cuanto a la tortuga verde, anida muy cerca de la línea de vegetación o directamente en la parte alta de la playa, seleccionando lugares con mayor vegetación y cobertura de dosel, además que suelen ser muy selectivas con el sitio de anidación, razón por la que todo su proceso de anidación dura aproximadamente 2 horas, en contraste con los 40 minutos que dura una tortuga lora aproximadamente. En playa Naranjo tienen una clara preferencia por la parte sur de la playa, pero también hay registros al centro de la playa (Cornelius 1976, Drake et al. 2003). La tortuga verde ha mostrado una disminución en la cantidad de hembras anidantes con respecto a años anteriores, pero con un aumento en las recapturas de ejemplares previamente marcados, como prueba de la fidelidad de la especie a las playas de anidación (Fonseca et al. 2015).

Debido a la importancia de determinar los patrones de las anidaciones de tortugas verde y lora, los factores involucrados en el manejo y conservación de ambas especies, propuse caracterizar los factores bióticos y abióticos y su relación con la actividad de anidación de las tortugas verde y lora en playa Naranjo y Nancite; dos playas de anidación dentro del PNSR con distintas restricciones de manejo.

2. OBJETIVO

- Caracterizar los factores bióticos y abióticos que influyen en la actividad de anidación de las tortugas marinas en diferentes playas de anidación del PNSR.

3. ÁREA DE ESTUDIO

Realicé la investigación en el ACG, un área de conservación con una extensión de 163,000 ha, ubicada en la provincia de Guanacaste, al noreste del Pacífico de Costa Rica (10°53' 01" N, 85°46' 30" O). Esta a su vez está conformada por: el PNSR, Parque

Nacional Guanacaste (PNG) y Parque Nacional Rincón de la Vieja, la Estación Experimental Forestal Horizontes y el Refugio de Vida Silvestre Bahía Junquillal (RVSBJ). Realicé la investigación en el sector PNSR, el cual comprende un área de 39,000 ha terrestres y 42,500 ha marinas, limitando al norte con el poblado de Cuajiniquil, al este con el PNG, al sur con el Golfo de Papagayo, y al oeste con el Océano Pacífico (ACG 2019).

El tipo de bosque es seco y se considera el último relicto del ecosistema de bosque seco en Centroamérica (SINAC 2020). Las temperaturas oscilan entre los 16° -36°C y la precipitación entre 900 - 2500 mm, con una gradiente altitudinal de 0 - 500 msnm. Anualmente hay dos estaciones bien definidas: seca y lluviosa. La época seca se extiende de diciembre a mediados de mayo, mientras que la estación lluviosa se extiende de mayo a las últimas semanas de noviembre (Ramírez 2003). Dentro del PNSR hay varias playas de anidación de tortugas marinas: playa Colorada, playa Potrero, playa Blanca, playa Pelada, aunque para este estudio he considerado únicamente 2 de las más importantes: playa Naranjo (10°46'44.66"N 85°39'57.96"O) y playa Nancite (10°48'13.32"N 85°41'53.97"O) (Fig.1). Ambas playas se encuentran en el sureste de la península de Santa Elena, cuentan con presencia de manglares y estuarios a lo largo de la costa. El sector de playa Naranjo cuenta con visitación turística en su parte centro, aproximadamente 10 turistas al día (Herrera 2017); mientras que playa Nancite no tiene visitación turística debido al fenómeno de arribadas masivas de tortuga lora; para evitar perturbación de la especie, únicamente permanecen pequeños grupos de investigadores a lo largo del año en la parte central de la playa (Fonseca et al. 2009).

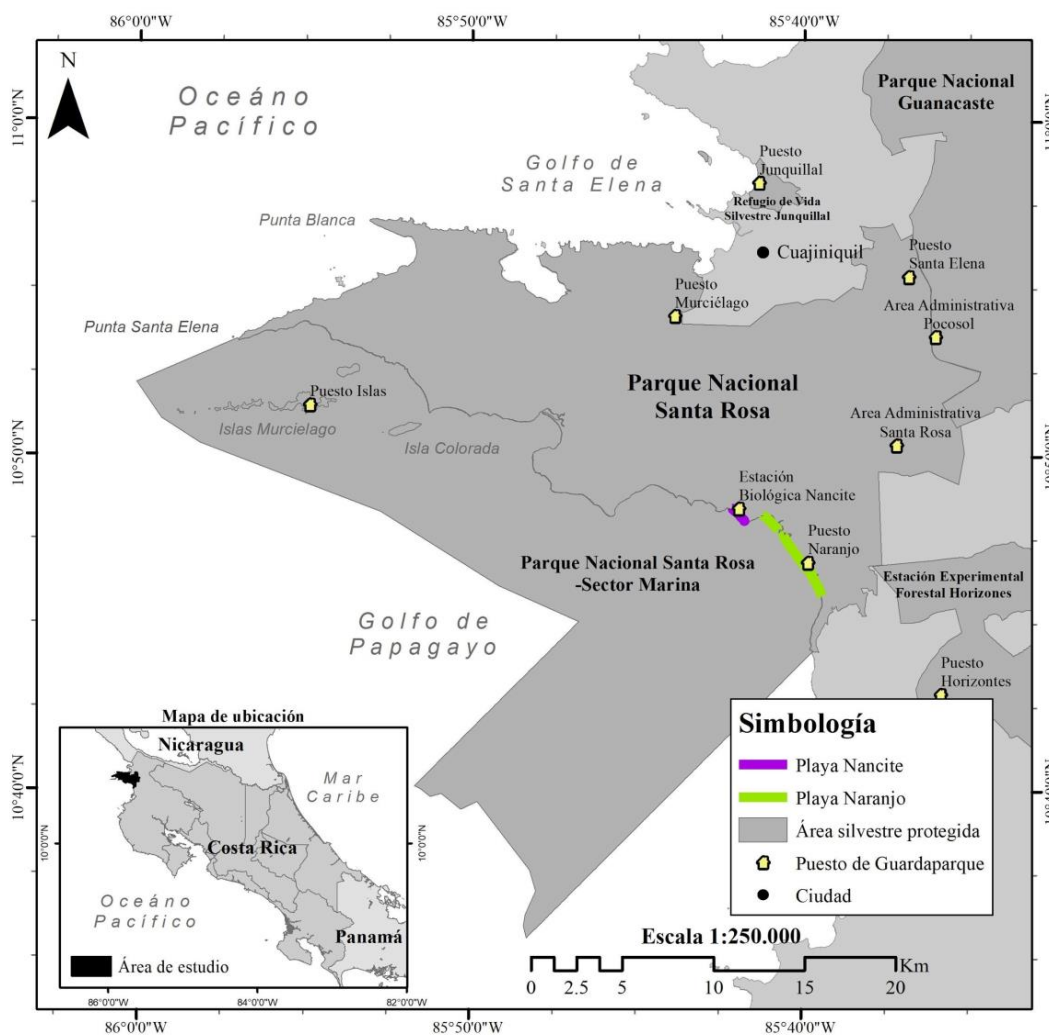


Figura 1. Ubicación del área de estudio, donde se muestra la ubicación de las playas de anidación a estudiar: playa Nancite y playa Naranjo, PNSR, Costa Rica, 2020.

4. METODOLOGÍA

Para evaluar la anidación en las playas realicé caminatas diarias en toda su extensión (4 km en el caso de playa Naranjo y 1 km en el caso de playa Nancite), con el propósito de patrullar toda la línea de playa en la que las tortugas puedan anidar. Estos patrullajes los realicé durante las primeras horas de la mañana (0700 h) para identificar los rastros más recientes (Eckert et al. 1999). Realicé recorridos diarios en playa Naranjo (N=63 días) y playa Nancite (N=22 días) en busca de rastros de tortugas durante 85 días, de los cuales 63 días corresponden en playa Naranjo (del 6 de junio al 27 de julio, del 16 al 20 de octubre, del 27 de octubre al 3 de noviembre); y 22 en playa Nancite (del 4 al 25 de septiembre y del 10 al 12 de noviembre), periodo que comprende la temporada de anidación de tortugas marinas en la zona (Chacón et al. 2007).

Una vez encontrado un rastro de tortuga marina en la arena, procedí a la identificación por especie según el patrón en la arena y el ancho (Chacon et al. 2008), tomé los siguientes datos: 1. especie, 2. coordenadas geográficas WGS84, 3. anidación, 4. ancho del nido, 5. fecha y 6. playa.

Para las variables de coeficiente de marea y fase lunar, registré estos datos de una tabla de mareas NACASCOLO (TidesChart 2019), la cual indica mareas mínimas y máximas registradas para cada día en la región de Guanacaste. En el caso de la variable *temperatura de la superficie oceánica*, utilicé las bases de datos de la NOAA (National Oceanic and Atmospheric Administration), mediante el satélite NEO (Nasa Earth Observation), el cual registra las temperaturas de la superficie oceánicas mundiales con una precisión de 0.25°C en promedios semanales (NASA Earth Observations 2019), utilice los datos correspondientes a las playas de estudio durante el periodo de la investigación.

Análisis de datos

Analicé los datos espaciales de anidación mediante el software Qgis versión 2.18 (QGIS Development team 2017) con el cual elaboraré mapas de calor mediante el método de Kernel, identificando como puntos calientes los sitios con mayor frecuencia de anidaciones de tortugas verde y lora.

Para el análisis estadístico utilicé el software R versión 3.6.3 (R core development 2018), utilicé modelos lineales generalizados; MLG asumiendo una distribución de Poisson para evaluar el soporte empírico de los modelos (Cuadro 1).

Cuadro 1. Descripción de los 10 modelos candidatos a evaluar el efecto de la fase lunar (fase.lunar), temperatura de la superficie oceánica (t.s.o), coeficiente de marea (marea) y playa de anidación (playa) sobre el número de nidos de tortugas marinas registrados por noche (nidos) en el PNSR, Costa Rica, 2020.

Modelos	Descripción
modelo 0=nidos~fase.lunar	nidos según fase lunar
modelo 1=nidos~fase.lunar+marea	nidos según fase lunar y mareas en forma aditiva
modelo 2=nidos~fase.lunar+t.s.o	nidos según fase lunar y t.s.o en forma aditiva

modelo 3=nidos~t.s.o	nidos según t.s.o
modelo 4=nidos~playa	nidos según playa
modelo 5=nidos~fase.lunar* marea	nidos según la interacción entre fase.lunar y marea
modelo 6=nidos~fase.lunar*marea+playa+t.s.o	nidos según la interacción entre fase.lunar y marea, más efecto aditivo de playa y t.s.o
modelo 7=nidos~fase.lunar*marea+playa	nidos según la interacción entre fase lunar y marea más el efecto aditivo de playa
modelo full =nidos~fase.lunar+marea+playa+t.s.o	nidos según fase lunar más el efecto aditivo de mareas, playas y t.so.
modelo nulo=nidos ~ 1	Nidos según un distribución aleatoria

El número de nidos de tortugas marinas registrados la noche previa de ambas especies se definió como la variable respuesta (variable de escala), mientras que las variables productoras fueron: fase lunar (variable nominal), coeficiente de marea (variable de escala en m), la playa de anidación (variable nominal) y la temperatura de la superficie oceánica (variable de escala en °C). Para seleccionar el modelo con mayor soporte empírico utilicé el criterio de información Akaike (AIC) y su respectivo peso (W) (Burnham y Anderson 2002); así como análisis descriptivos adicionales para evaluar la presencia de patrones por medio del paquete estadístico Visreg (Breheny y Burchett 2017).

5. RESULTADOS

En playa Naranjo registré 143 anidaciones; 107 (75%) corresponden a tortugas loras y 36 (25%) a tortugas verdes. Mientras que en playa Nancite registré 121 anidaciones; 104 (86%) de las cuales corresponden a tortugas loras y 17 (14%) a tortugas verdes. Estos eventos de anidación combinados (lora y verde) muestran patrones de distribución diferentes en cada playa; en playa Naranjo localicé el punto de mayor anidación de tortugas marinas al norte (Fig. 2) (11.9 nidos en 330.1 m lineales de playa), con pequeñas concentraciones al centro (10.7 nidos en 162.2 m lineales de playa) y sur (9.27 nidos en 102.2 m lineales de playa). Mientras que en playa Nancite localicé el punto de

mayor anidación al sur (Fig. 2) (1.91 nidos por 108.8 m lineales de playa).

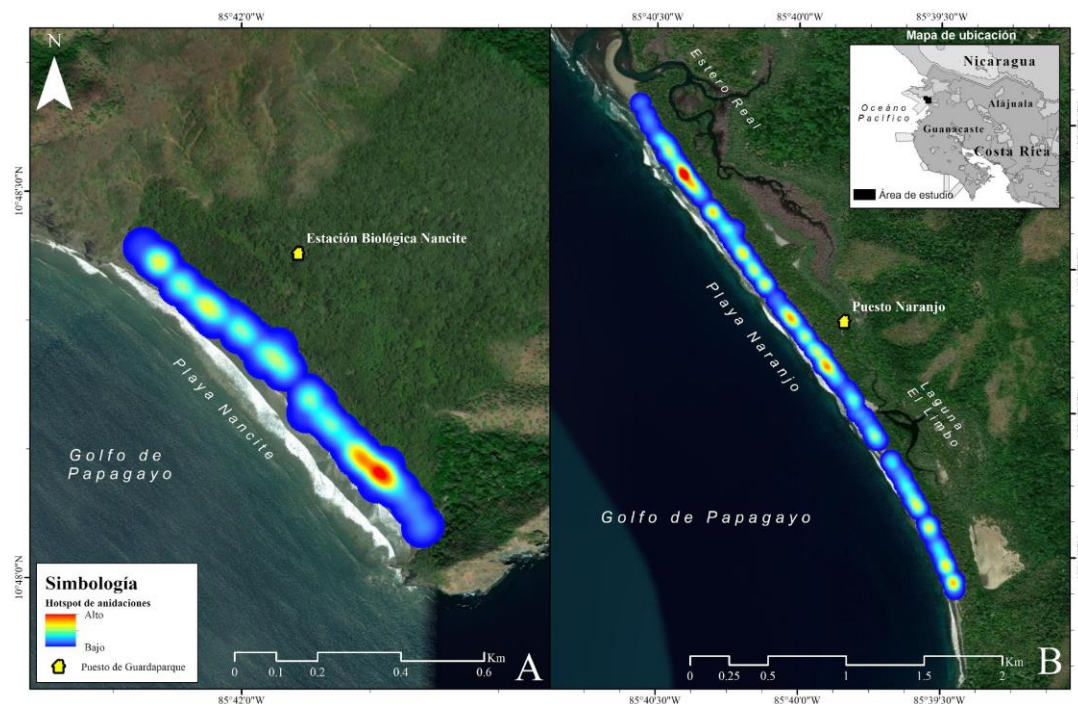


Figura 2. Distribución de los sitios de anidación de tortuga verde (*Chelonia mydas*) y tortuga lora (*Lepidochelys olivacea*) en playa Nancite (A) y playa Naranjo (B), Parque Nacional Santa Rosa, Costa Rica, 2019.

En cuanto a los factores asociados a la anidación de tortugas marinas (lora y verde), evalué 10 modelos lineales generalizados de los cuales el que presentó mayor soporte empírico para la abundancia de tortugas anidantes es el modelo 6 ($W=0.77$) (Cuadro 2), el cual incluye las variables: fase lunar y su interacción con el coeficiente de marea (son variables relacionadas), la playa de anidación (Naranjo o Nancite) y la temperatura de la superficie oceánica.

Cuadro 2. Importancia de 10 modelos candidatos describiendo el efecto de las variables: fase lunar (fase.lunar), coeficiente de marea (marea), playa de anidación (playa) y temperatura de la superficie oceánica (t.s.o), en el número de nidos por noche (nidos). El modelo más parsimonioso ($W = 1$), indica mayor evidencia dado el modelo con mayor peso empírico.

Modelos	Factores	AICc	dAICc	df	W
modelo6	nidos~fase.lunar*marea+playa+t	412.1	0.0	1	0.77

	.s.o			0	
modelo	nidos~fase.lunar+marea+playa+t	414.5	2.4	7	0.23
full	.s.o				
modelo7	nidos~fase.lunar* marea+playa	435.6	23.5	9	<0.001
modelo5	nidos~fase.lunar* marea	487.7	75.5	8	<0.001
modelo 2	nidos~fase.lunar+t.s.o	493.7	81.5	5	<0.001
modelo 4	nidos~playa	500.0	87.9	2	<0.001
modelo 0	nidos~fase.lunar	515.6	103.5	4	<0.001
modelo 3	nidos~t.s.o	521.6	109.5	2	<0.001
modelo	nidos ~ 1	546.5	134.4	1	<0.001
nulo					
modelo 1	nidos~fase.lunar+ marea	31589.8	31177.7	4	<0.001

La variable *fase lunar* muestra que la fase en la que sucedieron más anidaciones fue cuarto menguante (Fig. 3), en promedio 4.79 (SD=6.25) nidos por noche (50.8%), seguido de luna nueva 2.73 (SD=3.93) nidos por noche (15.5%), después cuarto creciente 2.1 nidos por noche (SD=2.17) (50.86%) y luna llena 2.08 (SD=2.35) nidos por noche (18.93%) (Fig. 3).

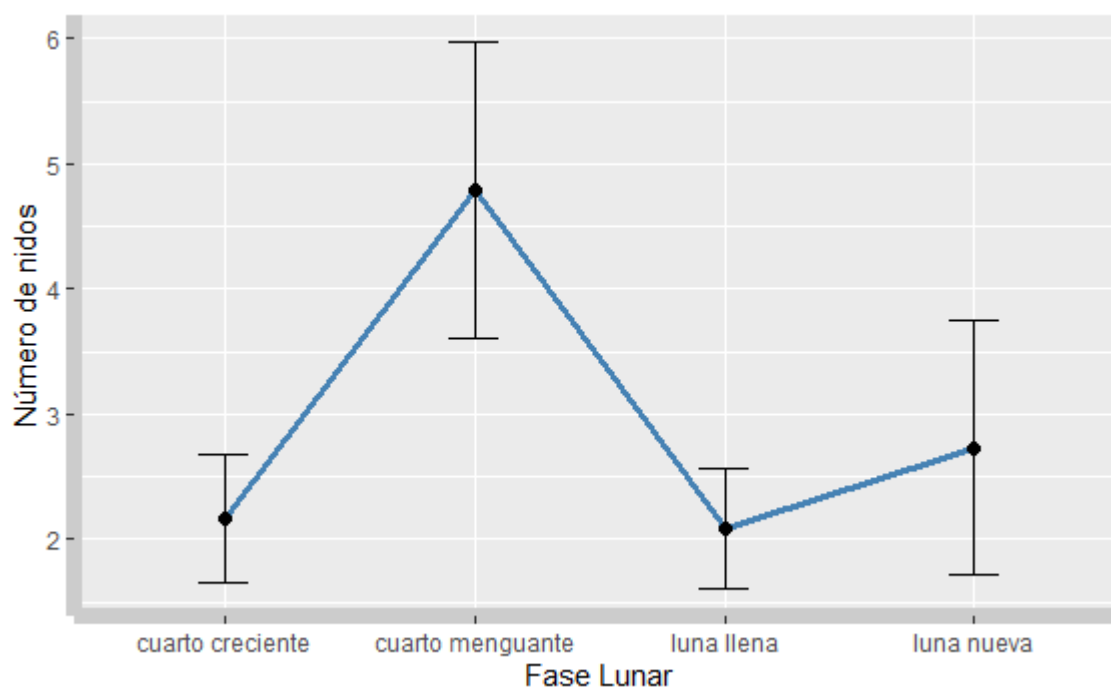


Figura 3: Número de nidos por noche según fase lunar en playas de anidación (Naranjo y Nancite) del Parque Nacional Santa Rosa, Costa Rica, 2019.

En cuanto a la variable *coeficiente de marea*, existe una correlación negativa con el número de nidos por noche (Fig. 4), es decir que por cada metro que aumenta el coeficiente de marea el número de nidos por noche disminuye en un 5%. Mientras que la temperatura de la superficie oceánica muestra una ligera correlación positiva con el número de nidos por noche (Fig. 4), es decir que por cada décima de grado centígrado que aumenta la temperatura de superficie oceánica, el número de nidos por noche aumenta en un 1%.

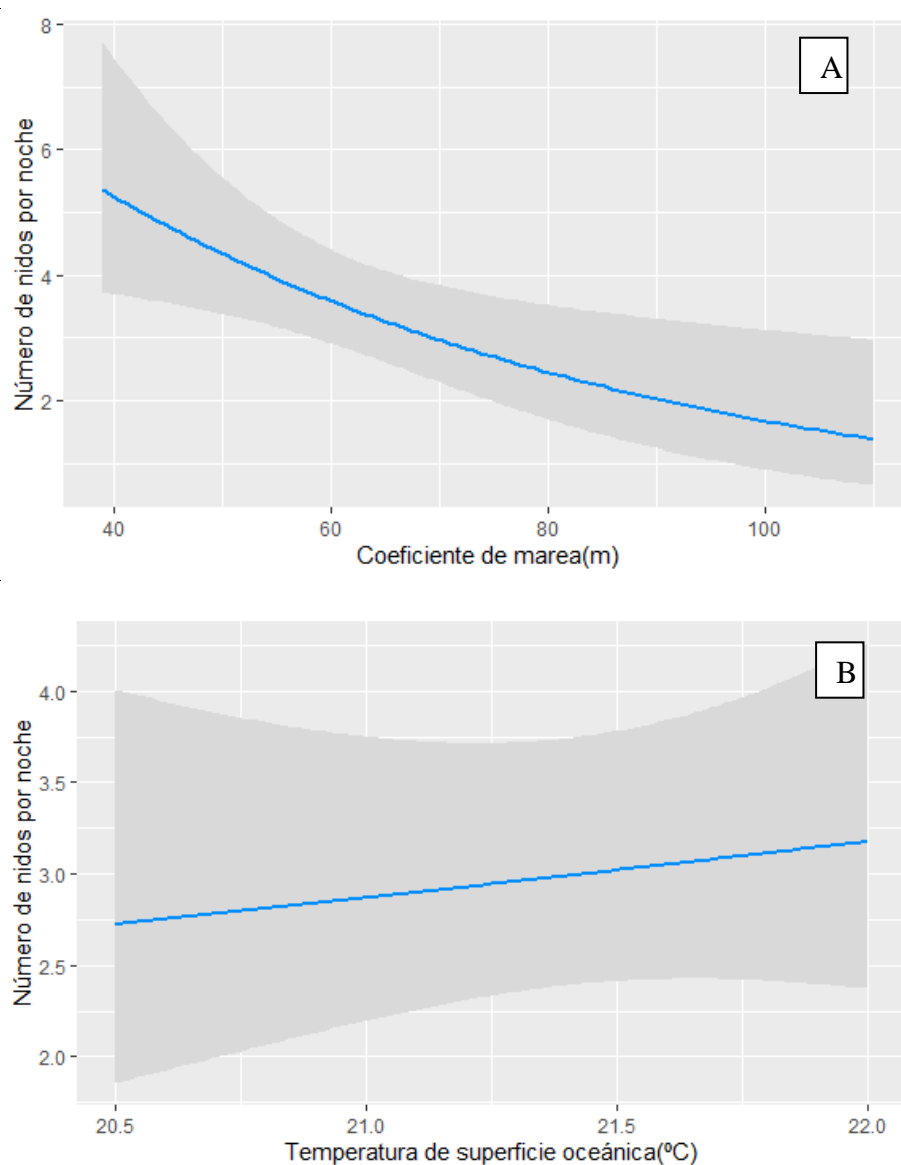


Figura 4: Número de nidos por noche respecto al coeficiente de marea (A) y temperatura de la superficie oceánica (B) en playas de anidación del Parque Nacional Santa Rosa, Costa Rica, 2019.

La variable *playa* muestra una diferencia entre el promedio total de nidos de tortuga lora y verde reportados para ambos sitios, playa Naranjo en promedio registró (2.26 (SD=2.68) nidos por noche) (Fig. 5) lo que sería un 40.09% menos de los nidos registrados por noche en playa Nancite (5.5 nidos por noche (SD=6.86)) (Fig. 5).

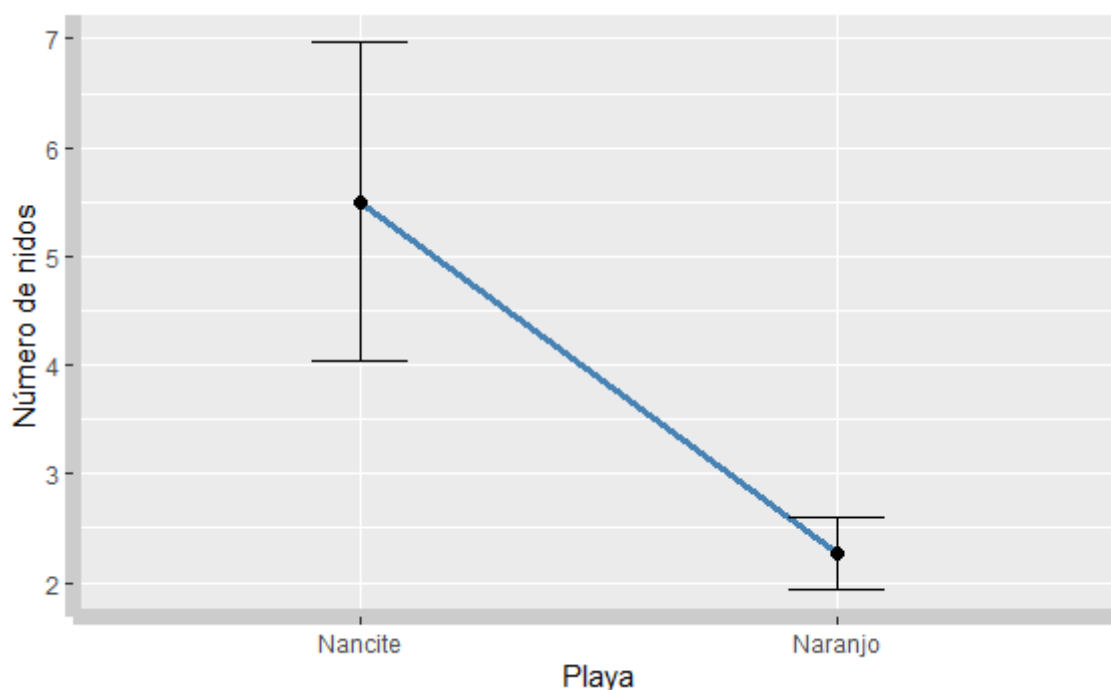


Figura 5: Número de nidos por noche según playa de anidación (Naranjo y Nancite) del Parque Nacional Santa Rosa, Costa Rica, 2019.

6. DISCUSIÓN

Registré únicamente anidaciones de tortuga lora y verde en playa Naranjo así como en playa Nancite, durante este periodo no registré nidos de tortuga Carey ni de tortuga baula, esto coincide con el comportamiento anidatorio de las especies de tortugas marinas de estas playas, ya que a pesar que se tiene registro de anidación de tortuga Carey y baula en ambos sitios, esto suele ser poco frecuente (Cornelius 1986), además el periodo de la investigación no coincide con el periodo de mayor anidación para la especie (Chacón et al. 2007).

Las proporciones de nidos según la especie variaron por playa, pues en Nancite registré un 86% de tortugas loras y 14% de tortugas verdes. Este valor para la tortuga verde, corresponde a un porcentaje mayor a lo reportado con anterioridad en la zona, pues en los años 80 las anidaciones de tortuga verde representaban apenas un 0.7% de los nidos (Lee Mo 1997). Esto puede estar vinculado a una variación temporal en ciclo de anidación de las tortugas durante el periodo de este estudio, ya que se sabe que las tortugas cambian sus ciclos de anidación año con año (Carrillo 2009), aunque en los últimos años se ha reportado un ligero aumento en la actividad de anidación para tortuga verde en playas del ACG (Fonseca et al. 2015), probablemente producto del proceso de regeneración ecológica que ha ocurrido en la zona, ya que esta especie suele ser muy cuidadosa al seleccionar sus sitios de anidación y busca sitios calmos con buena cobertura vegetal (Pike et al. 2015).

En playa Naranjo, la proporción por especie también muestra una mayoría de nidos de tortuga lora 75% y un 25% de tortuga verde, mostrando una mayor actividad en comparación con playa Nancite. Este aumento es incluso superior a proporciones anteriores donde se ha visto un 92.4% de nidos de tortuga lora y un 7.6% de nidos de tortuga verde en esta playa (Drake et al. 2003). Estos resultados muestran un número mayor de anidaciones respecto a registros anteriores, en investigaciones previas se han llegado a registrar 11 nidos en la temporada de octubre a febrero (Drake 1998), y en esta investigación registré 36, es decir más del triple, esto puede estar relacionado a una variación temporal propio del año de estudio, ya que el número de anidaciones no coincide con patrones anteriores, también a factores climáticos o ambientales pueden afectar al actividad de anidación anual y generan picos atípicos.

Los puntos de mayor actividad de anidación de tortugas marinas fueron diferentes en las dos playas de estudio, en playa Naranjo el punto de mayor anidación de tortugas marinas se encuentra en el norte de la playa (Figura 2), con puntos más pequeños al centro y sur, estos puntos coinciden con los puntos históricos de anidación en Naranjo (Drake et al. 2003, Fonseca et al. 2009). El pequeño punto de actividad al final de la playa está asociado más a la actividad de tortugas verdes, pues esta suele preferir esta zona de la playa (Cornelius 1976). Probablemente las zonas norte y centro son seleccionadas porque las tortugas loras prefieren zonas con el área de playa más ancha y con menor vegetación, mientras que la tortuga verde prefiere más el sur por ser una zona con más vegetación y cobertura de dosel (Cornelius 1976). De igual manera, esta

distribución de los puntos de mayor actividad puede estar asociada a los puntos de menor presencia humana, ya que todos se encuentran alejados de la zona de camping de playa Naranjo, tanto hacia el norte como hacia el sur.

En playa Nancite registré el punto de mayor anidación al sur, el cual corresponde a lo que históricamente se ha descrito como el punto de mayor anidación para la playa (Cornelius y Robinson 1982). Esto puede estar asociado que esta sección de la playa tiene una menor pendiente, la playa es más ancha y la línea de marea alta está más alejada de la vegetación (Lee Mo 1997), comparado al resto de la playa la cual tiene una línea de pleamar muy cercana la línea de vegetación, por lo tanto deja un espacio efectivo de anidación más reducido, comparado al sur de la playa. Además, este sector se encuentra alejado del punto con presencia humana (Estación biológica), esto representa un sector más adecuado para la anidación y especial para la tortuga verde, la cual es muy asustadiza y selecciona muy cuidadosamente sus sitios de anidación.

Los factores más importantes para la anidación de tortugas marinas en el PNSR fueron: la fase lunar y su interacción con el coeficiente de marea (son variables relacionadas), la playa de anidación (Naranjo o Nancite) y la temperatura de la superficie oceánica (Cuadro 1). Estas variables anteriormente han sido descritas como factores de gran importancia a tomar en cuenta para la anidación de tortugas marinas, tanto en las playas del PNSR (Cornelius 1976, Cornelius 1986, Hughes y Richard 1974) como en diferentes playas del mundo (Mazaris et al. 2004, Mazaris et al. 2009, Neeman et al. 2015, Pike et al. 2015).

La fase lunar durante la cual registré el mayor número de anidaciones fue el cuarto menguante (Fig. 3), el cual coincide con las tendencias poblacionales previas como la fase lunar más influyente para la actividad de anidación de tortugas marinas (Hughes y Richard 1974), incluso se sabe en algunos casos puede llegar a ser hasta 10 veces mayor que otras fases (Carrillo et al. 2009). Usualmente se asocia esta fase lunar a mayor actividad de anidación de tortugas debido la cantidad de luz reflejada por la luna, ya que es un punto intermedio en el cual no se sienten tan expuestas como en una luna llena cuando la luz es la máxima, ni completamente ausente como en una luna nueva, ya que las tortugas suelen usar el reflejo de la luz de la luna en el agua del mar para guiar su camino de vuelta al mar (Adamany et al. 1997), es decir, el cuarto menguante brinda luz suficiente para que estas puedan guiarse de regreso al mar, pero sin sentirse demasiado

expuestas. Cabe resaltar que se registró esta fase como la de mayor anidación a pesar de que no tomé en cuenta para este estudio los nidos correspondientes a períodos de arribada en playa Nancite, pues estos valores extremos de miles de tortugas por noche afectan la robustez de los análisis estadísticos.

La variable *fase lunar* mostró tener relación con la fase coeficiente de marea, lo cual es de esperarse ya que las fases lunares y ciclos de mareas son aspectos relacionados (Hughes y Richard 1974), pues durante luna llena se registran las mareas más altas y durante luna nueva las más bajas, por lo tanto, durante el cuarto menguante la marea es intermedia, esto permite condiciones más favorables para la anidación (Cornelius y Robinson 1982). El mayor número de anidaciones ocurrieron a un menor coeficiente de marea, es decir que mareas más calmas son favorables para anidación, esto puede estar asociado al desplazamiento de las tortugas hacia la playa, a menor marea, menor esfuerzo para nadar (Brooks et al. 2009), otro aspecto en el que mareas medias favorecen a la anidación es debido a que de esta manera la tortuga asegura que su nido no sea destruido a causa del oleaje cuando la marea se encuentre en su punto más alto (Pike et al. 2015).

Otra variable muy relacionada a la anidación fue la temperatura de la superficie oceánica, registré mayor número de anidaciones a mayor temperatura de la superficie oceánica, esto puede estar relacionado a que las tortugas son poiquiloterms, por lo tanto la temperatura externa afecta directamente su actividad; es decir, a mayor temperatura, mayor actividad (Mazaris et al. 2004) y mayor anidación, (Mazaris et al. 2009, Weishampel et al. 2010). Incluso se sabe que temperaturas altas aumentan el metabolismo de la tortuga y favorecen la formación de huevos (Houtan et al. 2015). Esto a su vez puede generar problemas en cuanto las tasas de supervivencia de la especie a largo plazo, ya que a pesar que temperaturas altas pueden aumentar la actividad de anidación, este cambio también puede adelantar la temporada de anidación de las especies (Mazaris et al. 2009); y a mediano plazo una mayor mortalidad en los nidos, además los nidos que sobreviven suelen tener una tendencia anormal a una mayor proporción de hembras, ya que en estas especies la temperatura pivote es entre 29.4 °C y 30.4°C, un valor superior a este provoca un mayor nacimiento de hembras (Wibbels et al. 1998).

Por último, la variable *playa* mostró diferencia entre playa Naranjo y playa Nancite (Fig. 5) ya que esta última presentó más del doble de nidos promedio por noche que Naranjo, esto puede estar asociado a que las anidaciones en Nancite históricamente siempre han sido superiores a Naranjo (Cornelius 1986), principalmente porque Nancite es una playa de arribadas. Esta característica única vuelve a Nancite una playa con una anidación muy superior al resto, incluso en las anidaciones de hembras solitarias es alto (Plotkin et al. 1995) en días previos o posteriores a las arribadas (Valverde et al. 1998). Además de muchos factores propios de la playa, ya que es una playa muy pequeña, con baja pendiente, buena cobertura vegetal, menor presencia humana, buen drenaje y buena distancia a la línea de vegetación (Zavaleta-lizárraga y Morales-mávil 2013); condiciones propicias para anidación de tortugas marinas (Hughes y Richard 1974, Lee Mo 1997, Mazaris et al. 2004). De igual manera, otro factor muy importante que interviene en la diferencia en las anidaciones por playa es el nivel de presencia humana, ya que playa Naranjo tiene visitación turística durante todo el año, en promedio unos 10 turistas al día, los cuales suelen mantenerse en la área de camping incluso durante las noches (Herrera 2017). En contraste, playa Nancite mantiene presencia humana intermitente de grupos de investigadores, y el ingreso turístico está prohibido, por lo tanto también podría suponerse que este nivel de presencia humana menor sea inversamente proporcional a la actividad de las tortugas marinas en la playa, en especial para un especie como la tortuga verde, la cual suele ser muy asustadiza y cuidadosa para la selección de su sitio de anidación.

Cada uno de los factores evaluados (fase lunar, temperatura de la superficie oceánica, coeficiente de marea y playa de anidación) influye en la anidación de las tortugas marinas y forman parte de un complejo proceso, por tal razón los datos generados en esta investigación serán de gran ayuda para mejorar la comprensión de estos procesos y para contribuir con la conservación de las especies. Con base en esto, se recomienda dar continuidad al monitoreo de anidaciones de playa Naranjo y playa Nancite, ya que el número de nidos de tortugas verdes en este estudio es superior a los valores históricos de anidación para la especie, en especial en playa Naranjo, lo cual puede sugerir un aumento en el número de tortugas verdes que anidan en playas del PNSR, pero puede ser únicamente un evento aislado que se limita al periodo comprendido por este estudio, por lo tanto, es necesario realizar a monitoreo a largo plazo para observar si esta tendencia se mantiene y poder realizar afirmaciones más robustas.

De igual manera, se recomienda regular la actividad turística en los sitios de más importancia en playa Naranjo; es decir, evitar que las personas caminen por la playa hacia la sección más al norte durante las noches, donde se concentra la anidación de tortugas, de igual manera, evitar que caminen hacia el extremo sur, pues este punto es muy importante para la anidación de tortuga verde.

7. LITERATURA CITADA

- ACG. 2019. ¿Qué es el Área de Conservación Guanacaste? <<https://www.acguanacaste.ac.cr/acg/que-es-el-acg>>. Accedido 20 jul 2019.
- Adamany, S., M. Salmon, y B. Witherington. 1997. Behavior of sea turtles at an urban beach, costs and benefits of nest caging as a management strategy. *Florida Academy of Sciences* 60:239-253.
- Breheny, P., y W. Burchett. 2017. Visualization of Regression Models Using visreg. *The R Journal* 9:56–71.
- Brooks, L. B., J. T. Harvey, y W. J. Nichols. 2009. Tidal movements of East Pacific green turtle *Chelonia mydas* at a foraging area in Baja California Sur , México. *Marine Ecology Progress Series*.
- Burnham, K. P., y D. R. Anderson. 2002. *Model Selection and Multimodel Inference*. Springer, editor. Second Edi. Fort Collins.
- Carrillo, E., T. K. Fuller, y J. C. Saenz. 2009. Jaguar (*Panthera onca*) hunting activity: Effects of prey distribution and availability. *Journal of Tropical Ecology* 25:563-567.
- Chacon, D., B. Dick, H. Emma, L. Sarti, y M. Solano. 2008. Manual sobre técnicas de manejo y conservación de las tortugas marinas en playas de anidación de Centroamérica. Secretaria Pro Tempore de la Convención Interamericana para la Protección y Conservación de las Tortugas Marinas (CIT).
- Chacón, D., J. Sánchez, y J. Joaquín Calvo Jenny Ash. 2007. Manual para el manejo y la conservación de las tortugas marinas en Costa Rica; con énfasis en la operación de proyectos en playa y viveros. Sistema Nacional de Áreas de Conservación, Ministerio de Ambiente y Energía. 101 p. <<http://www.hsi.org/assets/pdfs/manual-turtle-conserv-in-cr.pdf>>.

Cornelius, S. E. 1976. Marine turtle nesting activity at Playa Naranjo, Costa Rica.

Brenesia. Volumen 8. <<http://orton.catie.ac.cr/cgi-bin/wxis.exe/?IsisScript=OET.xis&method=post&formato=2&cantidad=1&expresion=mfn=001691>>.

Cornelius, S. E. 1986. The sea turtles of Santa Rosa National Park. Fundación Parques Nacionales, Costa Rica. Fundación de Parques Nacionales, San José, Costa Rica.

Cornelius, S. E., y D. C. Robinson. 1982. Abundance, distribution and movements of Olive ridley sea turtles in Costa Rica. U.S. Fish and wildlife service 1:1-38.

Drake, D. L. 1998. La Anidación de Tortugas Marinas, y Los Efectos de la Temperatura en la Salida de Sus Nacimientos a Playa Naranjo, Parque Nacional Santa Rosa, Costa Rica, 1998-9. Drexel University.

Drake, D. L., J. E. Behm, M. A. Hagerty, P. A. Mayor, S. J. Goldenberg, y J. R. Spotila. 2003. Marine Turtle Nesting Activity at Playa Naranjo, Santa Rosa National Park, Costa Rica, for the 1998-1999 Season. *Chelonian Conservation and Biology* 4:675-678.

Eckert, K. L., K. A. Bjorndal, F. A. Abreu-grobois, M. Donnelly, R. Briseño-dueñas, F. A. Abreu-grobois, J. C. Cantú, C. Jiménez, y J. Peña. 1999. Técnicas de Investigación y Manejo para la Conservación de las Tortugas Marinas. *UICN/CSE* 4:1-265.

Eckrich, C. E., y D. W. Owens. 2014. Abundance, Distribution and Movements of Olive Ridley Sea Turtles in Costa Rica. *Herpetologica* 51:349-354.

Fonseca, L. G., G. A. Murillo, L. Guadamúz, R. M. Spínola, y A. Roldán. 2009. Downward but Stable Trend in the Abundance of Arribada Olive Ridley Sea Turtles (*Lepidochelys olivacea*) at Nancite Beach, Costa Rica (1971 – 2007) Downward but Stable Trend in the Abundance of Arribada Olive Ridley Sea Turtles. *Chelonian Conservation and Biology*. 8:19-27.

Fonseca, L. G., E. Villachica, Wilberth N Rojas, H. Valverde, W. Quirós, M. Pesquero, y P. T. Plotkin. 2015. Reporte final de la anidación de tortuga verde (*Chelonia mydas*), Playa Nancite, Parque Nacional Santa Rosa, Costa Rica (julio 14 - febrero 15). Repositorio Digital del Área de Conservación Guanacaste.

Fonseca, L. G., W. Villachica, E. Rangel, y R. A. Valverde. 2011. Reporte final de la

anidación de tortuga lora (*Lepidochelys olivacea*), Playa Nancite, Parque Nacional Santa Rosa, Costa Rica (Temporada 2010 - 2011). Repositorio Digital del Área de Conservación Guanacaste.

Herrera, H. A. 2017. Actividad diaria y depredación de tortugas marinas por el jaguar (*Panthera onca*) en el Parque Nacional Santa Rosa, Costa Rica. Universidad Nacional de Costa Rica.

Houtan, K. S. Van, J. M. Halley, y W. Marks. 2015. Terrestrial basking sea turtles are responding to spatio-temporal sea surface temperature patterns. The Royal Society Publishing.

Hughes, D. A., y J. D. Richard. 1974. the Nesting of the Pacific Ridley Turtle *Lepidochelys olivacea* on Playa Nancite, Costa Rica. *Marine Biology* 24:97-107.

Lee Mo, C. 1997. Monitoring of Olive Ridley Sea Turtle Populations at Nancite Beach, Santa Rosa National Park, Costa Rica.

Mareas, T. de. 2019. Tabla de mareas y solunares. <https://tablademareas.com/cr/costa-oceano-pacifico/guanacaste#_coeficiente_mareas>. Accedido 2 mar 2019.

Mazaris, A. D., A. S. Kallimanis, J. Tzanopoulos, S. P. Sgardelis, y J. D. Pantis. 2009. Journal of Experimental Marine Biology and Ecology Sea surface temperature variations in core foraging grounds drive nesting trends and phenology of loggerhead turtles in the Mediterranean Sea. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 379:23-27. Elsevier B.V. <<http://dx.doi.org/10.1016/j.jembe.2009.07.026>>.

Mazaris, A. D., E. Kornaraki, Y. G. Matsinos, y D. Margaritoulis. 2004. Temperature on sea turtle nesting activities by investigating seasonal trends. *Natural resource Modeling* 17.

NASA Earth Observations. 2019. Sea surface temperature (8 day - aqua/modis). <<https://neo.sci.gsfc.nasa.gov/view.php?datasetId=MYD28W&date=2019-12-01>>.

Neeman, N., N. J. Robinson, F. V Paladino, J. R. Spotila, y M. P. O. Connor. 2015. Phenology shifts in leatherback turtles (*Dermochelys coriacea*) due to changes in sea surface temperature. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 462:113-120. Elsevier B.V. <<http://dx.doi.org/10.1016/j.jembe.2014.10.019>>.

Pike, D. A., E. A. Roznik, I. Bell, y D. A. Pike. 2015. Nest inundation from sea-level rise threatens sea turtle population viability Subject Category: Subject Areas: Author for correspondence: The Royal Society Publishing 4-6.

Plotkin, P. T., R. A. Byles, D. C. Rostal, y D. W. Owens. 1995. Independent versus socially facilitated oceanic migrations of the olive ridley , *Lepidochelys olivacea*. *Marine Biology* 137-143.

QGIS Development team. 2017. QGIS Geographic Information System. Open Source Geospatial Foundation. 2.18. <<http://qgis.org>>.

Ramírez, S. 2003. Abundancia relativa y tipos de hábitat preferidos por el jaguar (*Panthera onca*) y el puma (*Puma concolor*) en el Parque Nacional Santa Rosa, Guanacaste, Costa Rica. Universidad Nacional de Costa Rica.

SINAC. 2020. Área de Conservación Guanacaste (ACG). <<http://www.sinac.go.cr/ES/ac/acg/Paginas/default.aspx>>. Accedido 20 jul 2020.

TidesChart. 2019. Horarios de mareas & tablas de mareas Guanacaste. <<https://es.tideschart.com/Costa-Rica/Guanacaste/Liberia/Guanacaste/>>. Accedido 2 mar 2019.

UICN. 2020. Unión Internacional para la conservación de la Naturaleza, Lista roja de especies amenazadas. <<https://www.iucnredlist.org>>. Accedido 1 jul 2020.

Valverde, R. A., S. E. Cornelius, y C. L. Mo. 1998. Decline of the Olive Ridley Sea Turtle (*Lepidochelys olivacea*) Nesting Assemblage at Nancite Beach, Santa Rosa National Park, Costa Rica. *Chelonian Conservation and Biology*.

Weishampel, J. F., D. A. Bagley, L. M. Ehrhart, y A. C. Weishampel. 2010. Nesting phenologies of two sympatric sea turtle species related to sea surface temperatures. *Endangered species research* 12:41-47.

Wibbels, T., D. Rostal, y R. Byles. 1998. High Pivotal Temperature in the Sex Determination of the Olive Ridley Sea Turtle , *Lepidochelys olivacea* , from Playa Nancite , Costa Rica. *Copeia* 1998:1086-1088.

Zavaleta-lizárraga, L., y J. E. Morales-mávil. 2013. Nest site selection by the green turtle (*Chelonia mydas*) in a beach of the north of Veracruz , Mexico. *Revista Mexicana de Biodiversidad* 84:927-937. Elsevier. <<http://dx.doi.org/10.7550/rmb.31913>>.

CAPÍTULO II

Factores biofísicos que condicionan la depredación de tortugas marinas por jaguar (*Panthera onca*) en diferentes playas del PNSR

RESUMEN

El estudio de las interacciones ecológicas que involucran múltiples especies amenazadas se vuelve crucial para contribuir a la conservación de una o más especies, como la relación entre tortugas marinas y el jaguar (*Panthera onca*) en el Área de Conservación Guanacaste (ACG), sector Parque Nacional Santa Rosa (PNSR).

Estas interacciones depredador-presa entre jaguares y tortugas es controversial, ya que ambas especies se encuentran bajo alguna categoría de amenaza, además tanto tortugas como jaguares son especies bandera para la conservación. Es por este motivo que para emprender esfuerzos de conservación y debido a la importancia de conocer los procesos ecológicos depredador-presa entre jaguar (*Panthera onca*) y tortugas marinas (tortuga lora: *Lepidochelys olivacea*; tortuga verde: *Chelonia mydas*); propuse la presente investigación con el objetivo de determinar los factores biofísicos que condicionan la depredación de tortugas marinas por el jaguar en diferentes playas del PNSR.

Muestreé playa Naranjo (N=63 días) y playa Nancite (N=22 días) mediante recorridos diarios en busca de nidos de tortugas marinas y tortugas depredadas por jaguar. Para cada registro reporté anidaciones diarias por especie, eventos de depredación de tortugas marinas (especie y coordenada de carcasa), coordenadas geográficas de anidación (WGS84), fecha y playa. Realicé el análisis de datos mediante modelos lineales generalizados donde evalué la evidencia estadística de los factores más relevantes mediante el software R versión 3.6.3.

Registré 19 eventos de depredación en total, de los cuales 12 pertenecen a playa Naranjo (63.16%) y 7 a playa Nancite (36.84%). En Naranjo se presentó un 50% de depredación para tortuga lora (5.6 depredaciones por cada 100 anidaciones) y el 50% restante fueron tortugas verdes (16.67 depredaciones por cada 100 anidaciones). Mientras que en playa Nancite registré un 85.7% de depredación a tortugas loras (5.87 depredaciones por cada 100 anidaciones) y 14.3% de depredación a tortugas verdes (5.9 depredaciones por cada 100 anidaciones).

En cuanto a los factores asociados a la depredación de tortugas marinas por jaguar, evalué 12 modelos lineales generalizados, el modelo con mayor soporte empírico ($W=0.59$) únicamente incluyó el número de anidación de tortuga verde por noche.

Si se sugiere que la anidación de tortugas verdes fue el factor más importante para la depredación de tortugas marinas, debido a que la tortuga verde suele durar más del doble de tiempo en su proceso de anidación que las tortugas loras, lo cual se traduce a mayor tiempo expuestas en la playa, por lo tanto, su probabilidad de ser depredada es mayor.

Esta relación no solo es notoria a nivel temporal, sino también espacial, ya que en Naranjo el mayor punto de anidación de tortuga verde se encuentra al sur (2.6 nidos en 100 m lineales de playa) y coincide con el punto con más eventos de depredación (1.3 eventos por cada 100 m lineales de playa). Este patrón se repite de manera similar en playa Nancite ya que el punto de mayor anidación de tortuga verde se encuentra también al sur (cuatro nidos en 100 m lineales de playa) y coincide con el punto con más eventos de depredación (seis eventos por cada 100 m lineales de playa).

Por lo tanto, para conservar tanto a tortugas marinas como jaguares se recomienda focalizar esfuerzos de conservación en los puntos importantes para la anidación de la tortuga verde, el cual se encuentra al extremo sur de playa Naranjo, por la razón se recomienda restringir el acceso turístico en dicha zona y prohibirlo durante horas nocturnas para no interferir con el comportamiento natural de tortugas y jaguares.

1. INTRODUCCIÓN

A lo largo de la historia se han tomado medidas de conservación a favor de ciertas especies cuando sus poblaciones se han visto reducidas, generando que sean catalogadas bajo algún nivel de amenaza. Por tal razón el estudio de las interacciones ecológicas que involucran múltiples especies amenazadas se vuelve crucial para contribuir a la conservación de una o más especies (Alfaro et al. 2016, Veríssimo et al. 2012), tal es el caso de las tortugas marinas y el jaguar (*Panthera onca*) en el Parque Nacional Santa Rosa (PNSR), pues ocurren interacciones depredador-presa, donde las especies se encuentran bajo alguna categoría de amenaza (Carrillo 2009). La relación ecológica que existe entre el jaguar y las tortugas marinas es controversial, pues relaciona especies en

peligro de extinción, además tanto tortugas como jaguares son especies bandera para la conservación (Veríssimo et al. 2012).

La depredación de tortugas marinas por jaguar no es un fenómeno exclusivo del PNSR, este fenómeno se ha documentado en otras playas dentro de Parques Nacionales del país, por ejemplo el Parque Nacional Corcovado (Carrillo-Jiménez et al. 1994), Parque Nacional Tortuguero (Arroyo et al. 2013) y PNSR (Alfaro et al. 2016), donde la tortuga es un componente importante de la dieta del jaguar (Chinchilla 1997).

En Costa Rica, se ha reportado depredación por parte del jaguar a cinco especies de tortugas marinas, las cuales son: tortuga lora (*Lepidochelys olivacea*) (Carrillo et al. 1994), tortuga verde (*Chelonia mydas*) (Alfaro et al. 2016), tortuga carey (*Eretmochelys imbricata*) (Herrera y Carrillo 2016) y tortuga baula (*Dermochelys coriacea*) (Troëng 2000), incluso un caso aislado de tortuga boba (*Caretta caretta*) (Arroyo-Arce et al. 2017).

Dentro del PNSR se ha reportado frecuentemente la depredación de tortugas marinas por jaguar, principalmente en las playas de mayor anidación de tortugas: playa Naranjo, playa Nancite, playa Colorada y playa Potrero Grande (Escobar-Lasso 2017). Las especies de tortuga que anidan en este lugar se encuentran bajo diferentes categorías de amenaza las cuales son: la tortuga lora (*Lepidochelys olivacea*) categorizada como vulnerable, la tortuga verde (*Chelonia mydas*) categorizada como en peligro, la tortuga baula (*Dermochelys coriacea*) y la tortuga carey (*Eretmochelys imbricata*), clasificadas como en peligro crítico (UICN 2020).

Las tortugas marinas representan para el jaguar una importante fuente de alimento, debido a su limitada movilidad en tierra representan una importante recompensa energética a expensas de un bajo presupuesto energético (Montalvo et al. 2020). Las tortugas muestran ciclos de anidación bien definidos, lo cual facilita que sean depredadas (Herrera 2016), sin embargo, esto las vuelve presas estacionales, que varían sus anidaciones según la estación y fase lunar (Carrillo et al. 2009, Montalvo et al. 2020). Patrón que consecuentemente tiene efecto sobre la actividad del jaguar, ya que sus movimientos y patrones de actividad repuntan en relación con los de sus principales presas (Carrillo et al. 2009).

Las tortugas marinas representan una porción importante de la dieta del jaguar en el PNSR, debido a su disponibilidad, abundancia y nula capacidad de repeler ataques; son una de las principales presas para la población del jaguar en el PNSR (Herrera 2016). Estudios previos han mostrado cómo la actividad de anidación y las fluctuaciones estacionales se relacionan con los eventos de depredación (Montalvo et al 2020). En el PNSR se ha registrado a la tortuga lora como la especie más abundante en anidaciones (Fonseca et al. 2011), seguido por la tortuga verde (Fonseca et al. 2015), siendo ambas especies depredadas por jaguares (Escobar-Lasso et al. 2017a). Además, las otras especies que anidan en dichas playas únicamente se han reportado en casos muy aislados (Herrera y Carrillo 2016), por consiguiente, las tortugas lora y verde son las especies de tortugas marinas que representan las presas más importantes para el jaguar dentro del PNSR.

Estudios previos han demostrado que la abundancia de tortugas marinas tiene influencia en los patrones de actividad del jaguar, dado que la actividad del jaguar se ha visto reducida cuando los fenómenos climáticos han disminuido las anidaciones (Carrillo et al. 2009), lo cual muestra la estrecha relación entre un depredador y una presa, como las tortugas marinas y el jaguar.

En vista de esta relación trófica, propuse, identificar los factores biofísicos que condicionan la depredación de tortugas marinas por el jaguar en las playas de anidación del PNSR, además de su relación con otros factores biofísicos que determinan la depredación de tortugas marinas por el jaguar en las playas del PNSR.

2. OBJETIVO

- Identificar los factores biofísicos que condicionan la depredación de tortugas marinas por el jaguar en las playas de anidación del PNSR.

3. ÁREA DE ESTUDIO

Realicé la investigación en el ACG, esta es un área de conservación con una extensión de 163,000 ha, se encuentra ubicada en la provincia de Guanacaste, al noreste del Pacífico de Costa Rica (10°53' 01" N, 85°46' 30" O). Esta a su vez está conformada por: El PNSR, Parque Nacional Guanacaste (PNG) y Parque Nacional Rincón de la Vieja, la Estación Experimental Forestal Horizontes y el Refugio de Vida Silvestre Bahía Junquillal (RVSBJ). Realicé la investigación en el sector PNSR, el cual

comprende un área de 39,000 ha terrestres y 42,500 ha marinas, limitando al norte con el poblado de Cuajiniquil, al este con el PNG, al sur con el Golfo de Papagayo y al oeste con el Océano Pacífico (ACG 2019).

El tipo de bosque es seco y se considera el último relicto del ecosistema de bosque seco en Centroamérica (SINAC 2020). Las temperaturas oscilan entre los 16°- 36°C y la precipitación entre 900 - 2500 mm, con una gradiente altitudinal de 0 - 500 msnm. Anualmente hay dos estaciones bien definidas: seca y lluviosa. La época seca se extiende de diciembre a mediados de mayo, mientras que la estación lluviosa se extiende de mayo a las últimas semanas de noviembre (Ramírez 2003). Dentro del PNSR hay varias playas de anidación de tortugas marinas: playa Colorada, playa Potrero, playa Blanca, playa Pelada, aunque para este estudio he considerado únicamente 2 de las más importantes, las cuales son: playa Naranjo (10°46'44.66"N 85°39'57.96"O) y playa Nancite (10°48'13.32"N 85°41'53.97"O) (Fig.1). Ambas playas se encuentran en el sureste de la península de Santa Elena, cuentan con presencia de manglares y estuarios a lo largo de la costa. El sector de playa Naranjo cuenta con visitación turística en su parte central, aproximadamente 10 turistas al día (Herrera 2017), mientras que playa Nancite no tiene visitación turística, debido al fenómeno de arribadas masivas de tortuga lora para evitar perturbación de la especie, únicamente permanecen pequeños grupos de investigadores a lo largo del año en la parte central de la playa (Fonseca et al. 2009).

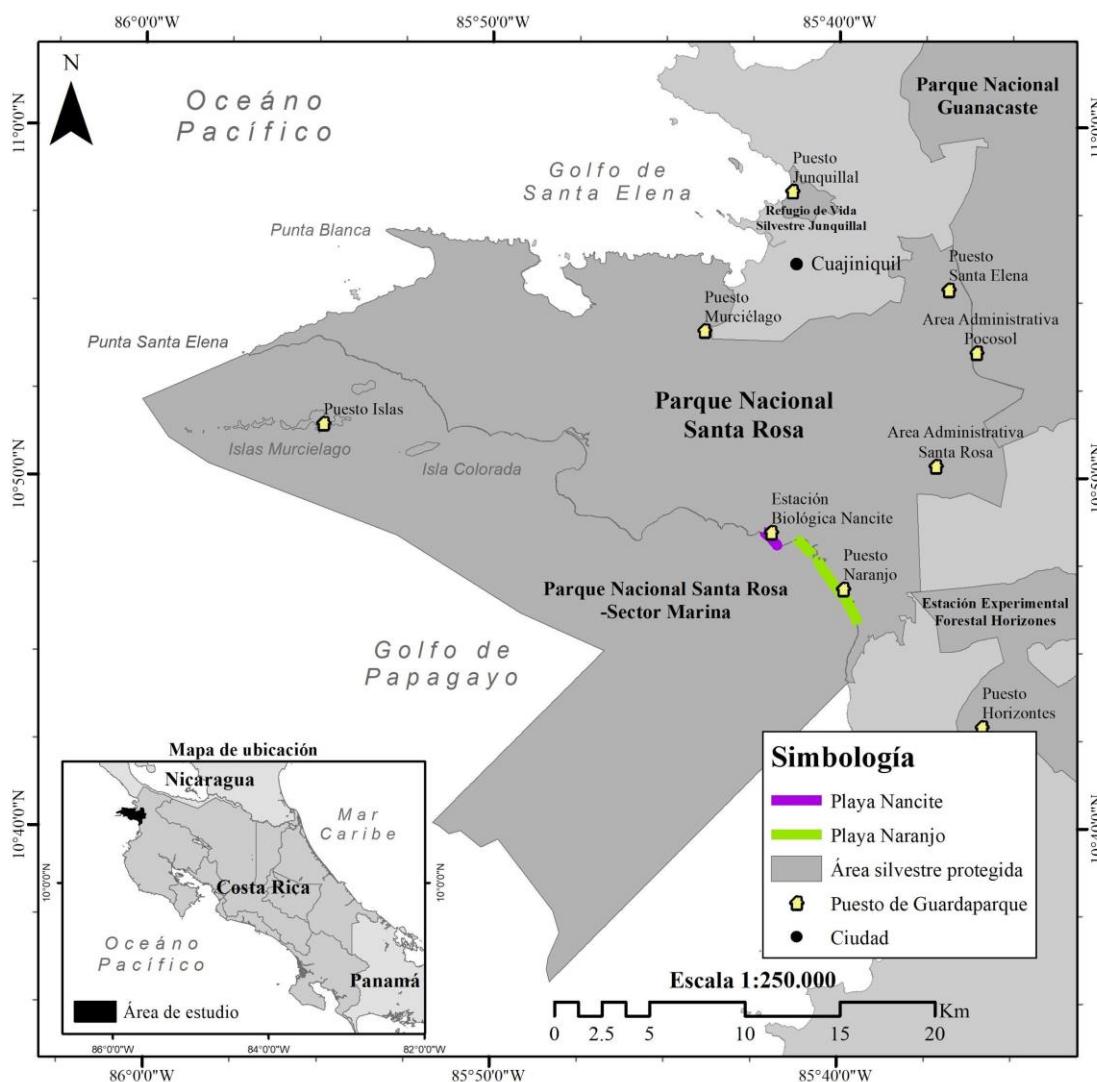


Figura 1. Ubicación del área de estudio, donde se muestra la ubicación de las playas de anidación a estudiar, playa Nancite y playa Naranja, PNSR, Costa Rica, 2020.

4. METODOLOGÍA

Realicé caminatas diurnas diarias en toda la extensión de cada una de las playas (playa Naranja 4 km y playa Nancite 1 km), en las primeras horas de la mañana (0700 h) para identificar los rastros más recientes de tortugas marinas y eventuales depredaciones por jaguar (Eckert et al. 1999). Los muestreos comprendieron 85 días durante la temporada de anidación, de los cuales 63 días corresponden a Playa Naranja (del 6 de junio al 27 de julio, del 16 al 20 de octubre, del 27 de octubre al 3 de noviembre); y 22 a playa Nancite (del 4 al 25 de septiembre y del 10 al 12 de noviembre). Una vez encontrado un rastro de tortuga marina en la arena, procedí a buscar señales de depredación por jaguar, como huellas del carnívoro cercanas al rastro de la tortuga (Fig. 2), señales de arrastre o

lucha, ausencia de un rastro de regreso al mar por parte de la tortuga o presencia de sangre.

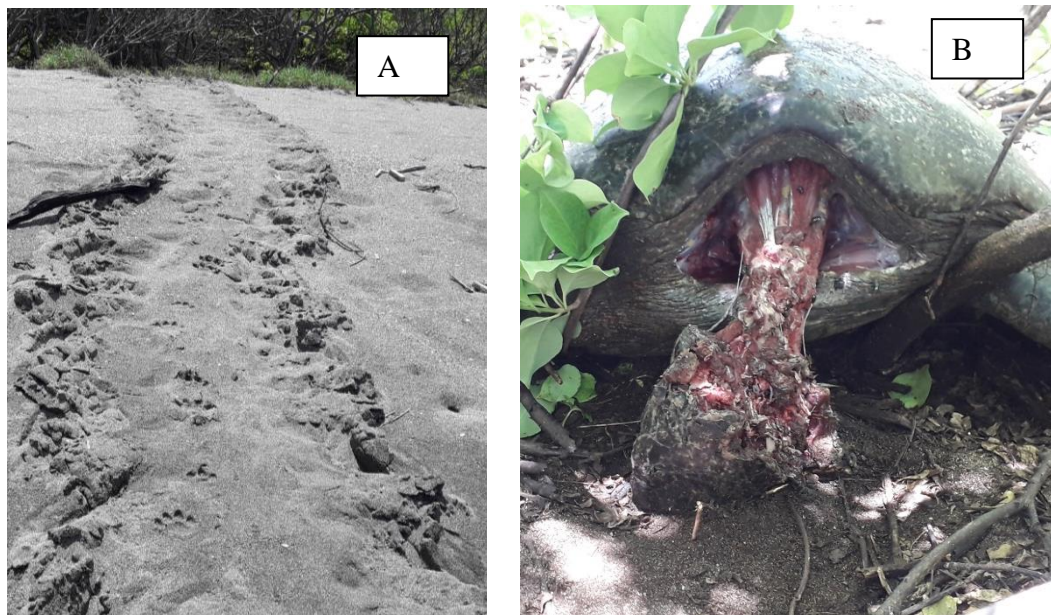


Figura 2. Huellas de jaguar sobre rastro de tortuga verde depredada por este mismo, no hay rastro de regreso al mar, lo que sugiere que la tortuga fue depredada antes de regresar (A). Tortuga verde depredada por jaguar encontrada a pocos metros del rastro dentro del bosque (B).

Posterior a la confirmación de que el rastro corresponde a una tortuga depredada por jaguar, procedí a la identificación de la especie de tortuga según el patrón característico en la arena y el ancho del mismo (Chacon et al. 2008). Seguí el rastro de arrastre dentro del bosque hasta encontrar la carcasa depredada por el jaguar para tomar datos de: 1. especie, 2. coordenadas GPS (tanto del nido como de las carcasas frescas), 3. largo y ancho de la carcasa, 4. fecha y 5. playa. Repetí este mismo proceso en las playas evaluadas: playa Nancite y playa Naranjo.

Para las variables de coeficiente de marea y fase lunar, registré estos datos de una tabla de mareas NACASCOLO (TidesChart 2019), la cual indica mareas mínimas y máximas registradas para cada día en la región de Guanacaste. En el caso de la variable *temperatura de la superficie oceánica*, utilicé las bases de datos de la NOAA (National Oceanic and Atmospheric Administration), mediante el satélite NEO (Nasa Earth Observation) el cual registra las temperaturas de la superficie oceánicas mundiales con una precisión de 0.25°C en promedios semanales (NASA Earth Observations 2019),

utilicé los datos correspondientes a las playas de estudio durante el periodo de la investigación.

Análisis de datos

Analicé los datos espaciales de anidación mediante el software Qgis versión 2.18 (QGIS Development team 2017) con el cual elaboré mapas de calor mediante el método de Kernel, identifiqué como puntos calientes los sitios con mayor frecuencia de depredaciones de tortugas verde y lora por jaguar.

Para el análisis estadístico utilicé el software R versión 3.6.3 (R core development 2018), utilicé modelos lineales generalizados; MLG asumiendo una distribución binomial para evaluar el soporte empírico de los modelos (Cuadro 1).

Cuadro 1. Descripción de los 12 modelos candidatos evaluando el efecto de la fase lunar (fase.lunar), coeficiente de marea (marea) y playa de anidación (playa), número total de nidos de tortugas marinas registrados por noche (nidos), número de nidos de tortugas verdes registrados por noche (verdes) y número de nidos de tortugas loras registrados por noche (loras), sobre la frecuencia de eventos de depredación de tortuga marina por jaguar por noche (depredación) en el PNSR, Costa Rica, 2020.

Modelos	Descripción
Modelo0= Depredación ~fase.lunar	Depredación según fase.lunar
Modelo1= Depredación ~fase.lunar+ marea	Depredación según fase.lunar y marea en forma aditiva
Modelo2= Depredación ~nidos	Depredación según nidos
Modelo3= Depredación~ verdes	Depredación según verdes
Modelo4= Depredación ~loras	Depredación según loras
Modelo5= Depredación ~fase.lunar+ nidos	Depredación según fase.lunar y nidos en forma aditiva
Modelo6= Depredación ~fase.lunar+ marea+playa	Depredación según fase.lunar , mareas y playa en forma aditiva
Modelo7= Depredación ~fase.lunar+verdes	Depredación según fase.lunar y verdes en forma aditiva
Modelo8= Depredación	Depredación según fase.lunar y loras en

~fase.lunar+loras	forma aditiva
Modelo9= Depredación	Depredación según fase.lunar y la
~fase.lunar+ nidos*verdes	interacción de nidos y verdes en forma aditiva
Mfull= Depredación ~fase.lunar+ marea+playa+loras+verdes, nidos	Depredación según fase.lunar, marea, playa, verdes y nidos en forma aditiva.
Mnulo= Depredación ~ 1	Depredación según una distribución aleatoria

La variable respuesta fue la ocurrencia de evento de depredación de tortuga marina por jaguar por noche (variable de escala), mientras que las variables predictoras fueron; fase lunar (variable nominal), coeficiente de marea (variable de escala en m), la playa de anidación (variable nominal), la temperatura de la superficie oceánica (variable de escala en °C), número de anidaciones totales por noche (suma de anidaciones de tortuga lora y tortuga verde) (variable de escala), anidaciones de tortuga lora por noche (variable de escala) y anidaciones de tortugas verdes por noche (variable de escala). Para seleccionar el modelo con mayor soporte empírico utilicé el criterio de información Akaike (AIC) y sus respectivo peso (W) (Burnham y Anderson 2002), realicé los análisis descriptivos posteriores para evaluar la magnitud de las variables presencia de patrones mediante el paquete estadístico Visreg (Breheny y Burchett 2017).

5. RESULTADOS

Registré un total de 19 eventos de depredación, 12 (63.15% del total de depredaciones) en playa Naranjo, de estos 6 (50%) corresponden a tortugas loras, (5.6 depredaciones por cada 100 anidaciones) y 6 (50%) a tortugas verdes (16.7 depredaciones por cada 100 anidaciones). En playa Nancite registré 7 eventos de depredación (36.85% del total de depredaciones), de los cuales 6 (85.71%) corresponden a tortugas loras (5.9 depredaciones por cada 100 anidaciones) y 1 (14.28%) a tortuga verde (5.8 depredaciones por cada 100 anidaciones).

En cuanto a los factores asociados a la depredación de tortugas marinas por jaguar, evalué 12 modelos lineales generalizados, en donde el modelo con mayor evidencia empírica incluye únicamente la abundancia de tortugas verdes ($W= 0.59$) (Cuadro 2), el cual incluye la variable *número de anidación de tortuga verde por noche*.

Cuadro 2. Importancia de 12 modelos candidatos describiendo el efecto de las variables: fase lunar (fase.lunar), coeficiente de marea (marea), playa de anidación (playa), número de nidos de tortugas marinas registrados por noche (nidos), número de nidos de tortugas verdes registrados por noche (verdes) y número de nidos de tortugas loras registrados por noche (loras) sobre la ocurrencia de evento de depredación de tortuga marina por jaguar por noche (depredación) en el PNSR, Costa Rica, 2020. El modelo más parsimonioso ($W = 1$), indica mayor evidencia dado el modelo con mayor peso empírico.

Modelo	Factores	AICc	dAICc	df	W
modelo3	Depredación~ verdes	87.1	0.0	2	0.5928
modelo 7	Depredación ~fase.lunar+verdes	90.1	2.9	5	0.1371
modelo 2	Depredación ~nidos	90.3	3.1	2	0.1228
modelo 4	Depredación ~loras	92.1	5.0	2	0.0485
modelo nulo	Depredación ~ 1	92.4	5.3	1	0.0429
modelo10	Depredación ~fase.lunar+ nidos*verdes	93.4	6.3	7	0.0260
modelo 5	Depredación ~fase.lunar+ nidos	94.9	7.8	5	0.0120
modelo0	Depredación ~fase.lunar	95.4	8.2	4	0.0096
modelo8	Depredación ~fase.lunar+loras	96.4	9.3	5	0.0057
modelo 6	Depredación ~fase.lunar+ marea+playa	97.9	10.8	6	0.0027
modelofull	Depredación ~fase.lunar+ marea+playa+loras+verdes, nidos	324.4	237.3	8	<0.001
modelo 1	Depredación ~fase.lunar+ marea	23277 8.4	232691 .3	4	<0.001

La variable *número de nidos de tortuga verde* muestra una correlación positiva respecto al número de eventos de depredación por noche (Fig. 3), es decir que por cada anidación de tortuga verde por noche, la probabilidad de un evento de depredación por jaguar aumenta 2.08 veces. Las noches que registré eventos de depredación en promedio anidaron más tortugas verdes (1.15 (SD=1.34) anidaciones de tortuga verde por noche)

que las noches que el jaguar no depredó (0.46 (SD=0.7) anidaciones de tortuga verde por noche).

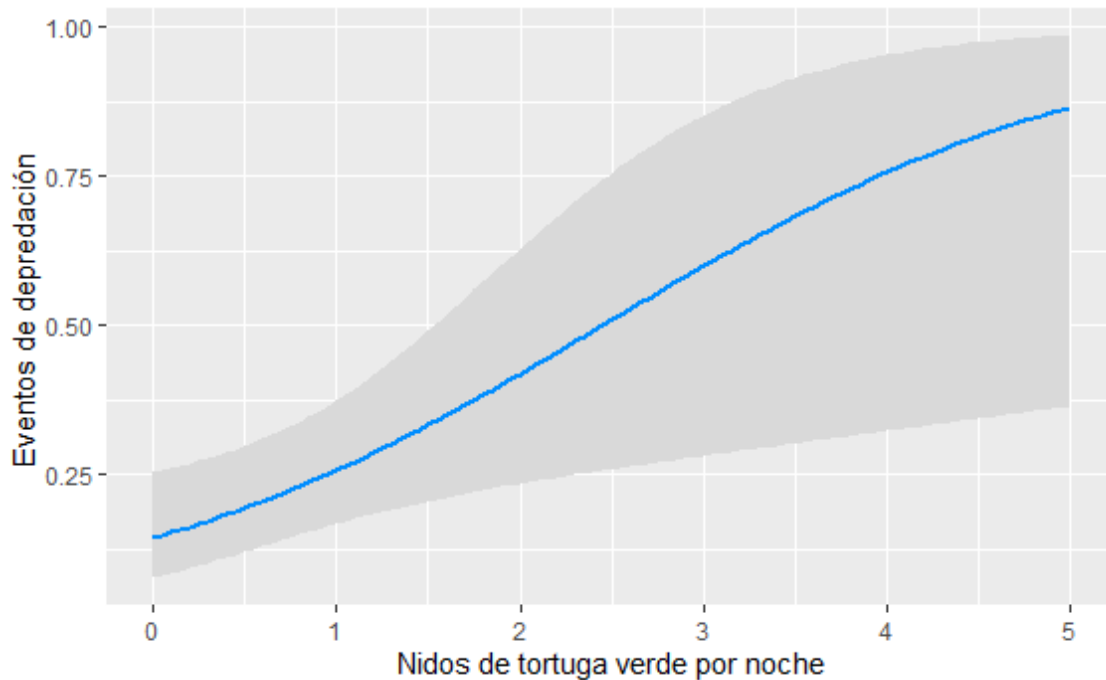


Figura 3. Número de eventos de depredación de tortugas marinas por jaguar por noche respecto al número de nidos de tortuga verde en playas de anidación del Parque Nacional Santa Rosa, Costa Rica, 2019.

La relación entre la actividad de anidación de las tortugas verdes y los eventos de depredación registrados muestra un patrón temporal y espacial muy evidente: responde a la abundancia y disponibilidad de tortugas. Registré mayor anidación de tortuga verde hacia el sur de playa Naranjo (2.6 nidos en 100 m lineales de playa) y coincide con el punto con más eventos de depredación (1.29 eventos en 100 m lineales de playa) (Fig. 3). Este patrón se repite de manera similar en playa Nancite, ya que el punto de mayor anidación de tortuga verde se encuentra también al sur (4 nidos en 100 m lineales de playa) y coincide con el punto con más eventos de depredación (6 eventos por cada 100 m lineales de playa) (Fig. 4).

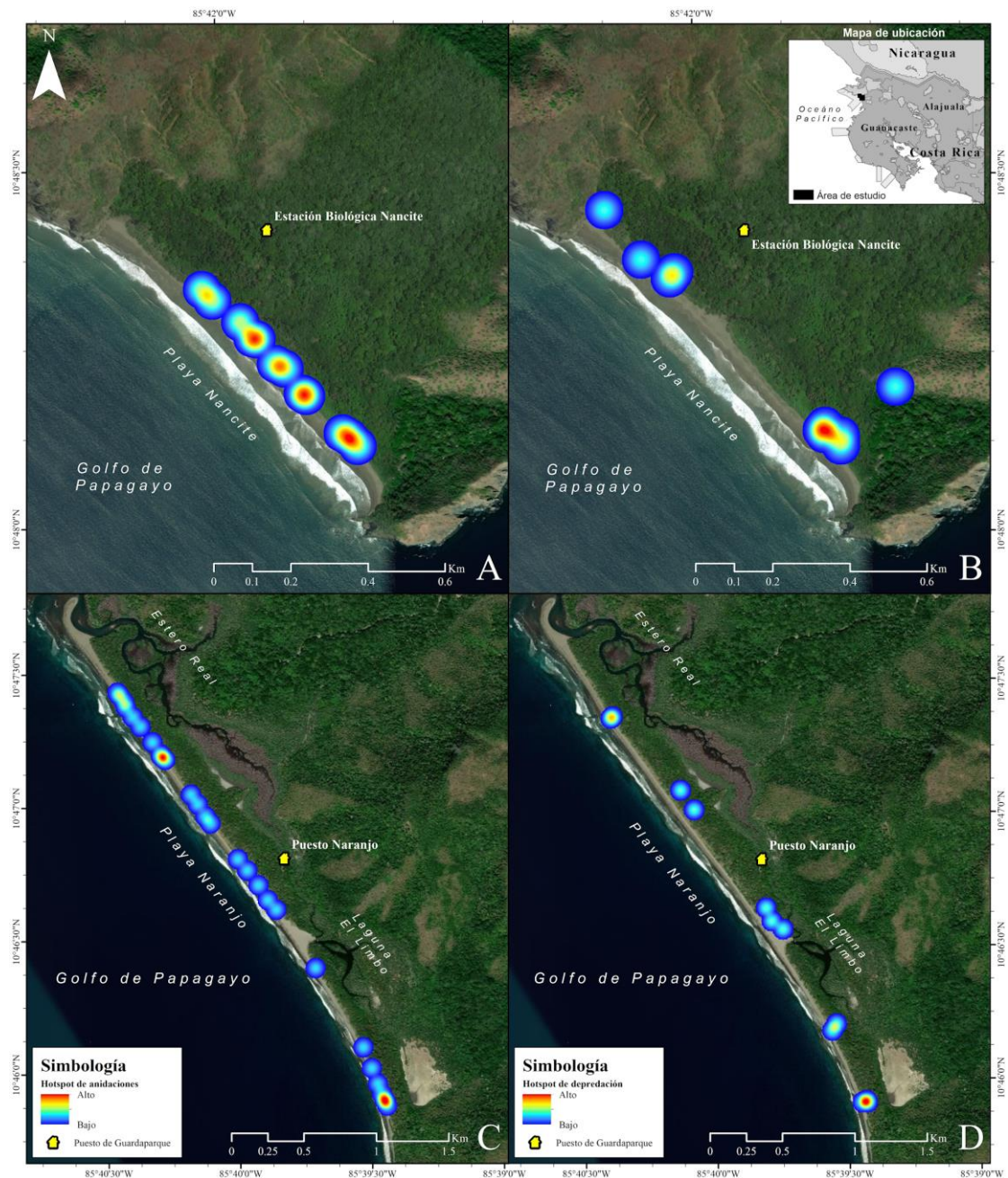


Figura 4. Coincidencia espacial (puntos de anidación y de depredación) entre puntos con mayor eventos de depredación por jaguar (B y D) y puntos de mayor anidación de tortuga verde (*Chelonia mydas*) (A y C) en playa Nancite (A y B) y playa Naranjo (C y D), Parque Nacional Santa Rosa, Costa Rica, 2019.

6. DISCUSIÓN

Durante el periodo del estudio registré la depredación de las especies: tortuga lora y tortuga verde en playa Naranjo y playa Nancite por jaguares, no registrando depredaciones de tortuga carey, ni de tortuga baula. Es probable que la baja frecuencia

de individuos anidantes de estas dos últimas especies de tortugas marinas haya influenciado estos valores, ya que a la fecha existe un único reporte de depredación para tortuga carey en el PNSR (Herrera y Carrillo 2016).

Las proporciones de depredaciones según especie variaron por playa, en playa Naranjo el 50% de depredaciones correspondientes a tortugas loras (16 depredaciones por cada 100 anidaciones), y 50% a tortugas verdes (5 depredaciones por cada 100 anidaciones). Esto muestra una mayor proporción de tortugas verdes depredadas en dicha playa con respecto registros del año 2015-2016 (Herrera 2017), pero al mismo tiempo esta proporción de tortugas verdes es menor a la correspondiente al año 2012 y 2013 (Alfaro et al. 2016). Lo cual sugiere que las proporciones de depredación de tortugas marinas por jaguares fluctúan en el tiempo, esto debido a que dichas tendencias no se mantienen año con año, ya sea por factores que influyen sobre el jaguar o sobre la disponibilidad de las presas, es decir, la anidación de las tortugas pueden variar mucho su actividad anual según factores ambientales o ciclos climáticos (Carrillo et al. 2009).

En playa Nancite, registré 85.72% de tortugas loras (5.9 depredaciones por cada 100 anidaciones) y 14.28% de tortugas verde (5.8 depredaciones por cada 100 anidaciones), siguiendo el patrón previamente registrado (Escobar-Lasso et al. 2017b, Herrera 2017). Este resultado puede estar asociado a que playa Nancite las tortugas loras anidan masivamente, no obstante, la proporción de tortugas verdes en playa Nancite es muy baja en contraste con playa Naranjo (Drake et al. 2003). Adicionalmente, como resultado de estas arribadas masivas de tortugas lora (Cornelius 1986), aumenta enormemente la proporción de anidaciones de esta especie con respecto a la tortuga verde, por lo tanto, la tortuga lora es un recurso mucho más abundante en dicha playa.

El factor de las anidaciones por especie de tortuga marina es de gran importancia para la depredación, según el análisis de modelos lineales generalizados, el que mejor explica el comportamiento de las depredaciones en ambas playas es el que únicamente toma en cuenta la variable *número de anidaciones de tortuga verde por noche* (Cuadro 1). Esto difiere con estudios previos que identifican a la tortuga lora como la especie más importante en los eventos de depredación (Escobar-Lasso et al. 2017b, Herrera 2017), pero coincide con datos previos donde se ha identificado años con mayores depredaciones de tortugas verdes en el PNSR (Alfaro et al. 2016). Esto puede estar

asociado a una variación anual de la actividad de tortugas marinas por especie, ya que año con año las proporciones de tortuga verde y lora cambian, según registros en los últimos años se ha reportado una ligera tendencia de aumento en actividad de tortugas verdes en el PNSR (Fonseca et al. 2015), por lo tanto podría esperarse que el jaguar depreda en función de la disponibilidad de recursos, es decir, si actualmente la abundancia de tortugas verdes es mayor, la depredación hacia estas también lo sea, así como en playa Nancite la mayoría de depredaciones registradas fueron tortugas loras, por ser éstas más abundantes en dicha playa. Por este motivo se afirma que el jaguar es un depredador oportunista, no depreda bajo un criterio de selección por especie, sino bajo un criterio de disponibilidad, depredará la especie que más abunde y que esté disponible para él en ese momento y lugar.

Este resultado sugiere que la actividad de anidación de la tortuga verde es un factor clave para los eventos de depredación por jaguar, a pesar de que en este estudio esta especie fue menos abundante (25% de las anidaciones en playa Naranjo) que la tortuga lora (75% de anidaciones en playa Naranjo). Este patrón probablemente está asociado al tiempo que cada especie permanece expuesta en la playa durante el proceso de anidación, ya que en las tortugas verdes es 4 veces mayor que la tortuga lora, donde la tortuga verde puede permanecer en este proceso de 2 a 3 horas, mientras que la tortuga lora apenas de 30 a 45 minutos (Chacón et al. 2007). Por lo tanto, la tortuga verde aunque es menos abundante, es más vulnerable a la depredación, lo cual se ve reflejado en su probabilidad de depredación, pues cada tortuga verde que anida tiene un 17% de probabilidades de ser depredadas, comparada a una lora que apenas muestra un 5%. Cabe resaltar que a pesar que la tortuga verde es más vulnerable a la depredación por jaguar, investigaciones previas sugieren que el impacto de esta depredación no representa una amenaza la conservación de la especie (Alfaro et al. 2016)

Este patrón es más claro durante las noches que registré depredación de tortugas por jaguar, en promedio anidaron más tortugas loras (3.84 ± 4.82) que tortugas verdes (1.15 ± 1.34). A simple vista esto parece un patrón contrario, ya que las anidaciones más abundantes en las noches de depredación fueron las tortugas loras, pero si se multiplica el número total de nidos por noche por el tiempo promedio de anidación en cada especie (30 minutos para las tortugas loras y 150 minutos para las tortugas verdes (Chacón et al. 2007)), se obtiene que las tortugas loras en total durante la noche estuvieron disponibles durante 115.2 minutos en su proceso de anidación, mientras que

la tortuga verde durante 172 minutos, lo cual representa un 66.78% más de tiempo disponible respecto a la tortuga lora. Esto quiere decir que, a pesar que en promedio las anidaciones de tortuga verde en días de depredación son menos de un tercio que tortugas loras en términos de abundancia, estas son mayores en términos de disponibilidad por el mayor tiempo vulnerable en la anidación, lo cual sugiere que el jaguar depreda de manera oportunista, en términos de la disponibilidad de su presa (Montalvo et al. 2020).

Este patrón se repite no solo a nivel temporal sino también de manera espacial, pues tanto en playa Naranjo como Nancite los sitios de mayor depredación por jaguar coinciden con los puntos de mayor actividad de anidación de tortuga verde, ambos localizados al sur de la playa, pero es más notorio en playa Naranjo (Fig. 3). Estos resultados coinciden con lo anteriormente reportado para ambas playas, donde se han registrado puntos de calor o mayor depredación al sur de ambas playas (Herrera 2016) (Escobar-Lasso et al. 2017*b*), aunque difiere levemente con los resultados de esta investigación, pues en tales reportes también se reportaron fuertes puntos de actividad más al norte de ambas playas (Fonseca et al. 2011), y no es el caso de este estudio.

Estos puntos de mayor actividad pueden estar asociados que en ambas playas corresponden a los sitios más alejados de los puntos de presencia humana en las playas, por consiguiente, las condiciones son más adecuadas tanto para la anidación de tortugas marinas como, para el jaguar como depredador, pues se sabe que este último suele preferir alejarse de los sitios con mayor presencia humana (Arroyo-Arce 2014).

Por otra parte, para las tortugas estos puntos de mayor actividad pueden estar asociados al hecho que las tortugas verdes prefieren anidar más cerca de la línea de vegetación o directamente sobre ésta (Zavaleta-Lizárraga y Morales-Mávil 2013). En el sector sur de playa Naranjo, la cobertura vegetal es mayor, la pendiente de la playa es menor y el espacio para anidar en la playa mayor, esto aunado a lo alejado que se encuentra el punto de los sitios con más presencia humana en la playa propicia las condiciones para la anidación de esta especie.

Los aspectos característicos de la tortuga verde la convierte en un factor clave para la depredación por jaguar, como el mayor tiempo de anidación respecto a las demás especies anidantes, la cercanía a línea de vegetación y el sitio alejado al sur que suelen elegir para anidar por ser de una menor pendiente; sumado al hecho que especie en

términos de biomasa puede representar el doble con respecto a una tortuga lora (Cornelius 1976), llevan a pensar que el jaguar responde según la teoría del forrajeo óptimo, ya que la tortuga verde constituye una presa fácil, vulnerable y que representa una gran recompensa por un bajo gasto energético, dicho comportamiento está ampliamente descrito en otras especies (Caraco et al. 1980), por tal razón se sugiere que esta especie es clave para la ocurrencia de dichos eventos.

Los datos obtenidos en esta investigación serán de gran ayuda para mejorar la comprensión de los procesos ecológicos de las especies involucradas y de esta manera contribuir a la conservación de éstas. Al identificar la anidación de tortugas verdes como factor más importante en la depredación de tortugas marinas por el jaguar, es posible centrar esfuerzos de conservación en los puntos de donde más ocurren las anidaciones de esta especie, una medida importante recomendada es regular la actividad turística en dichos sitios; es decir, evitar que los turistas caminen por la playa hacia la sección más al sur durante las noches, la presencia humana durante la noche debería estar limitadas al área de camping o en la playa en los metros más cercanos a la entrada al área de camping, para no interferir con la actividad de las tortugas marinas como de los jaguares.

De igual forma, es recomendable dar continuidad al monitoreo de depredaciones de tortugas marinas por jaguar en playas del PNSR para corroborar si las tendencias reportadas en este estudio se mantienen en el tiempo o correspondieron únicamente a una variación en este periodo. Asimismo, se recomienda realizar nuevos estudios que relacionen el impacto de la presencia humana en la actividad tanto del jaguar como de tortugas marinas en diferentes playas del PNSR, así como un estudio que describa cómo afectan las arribadas de tortugas loras en playa Nancite al comportamiento depredatorio del jaguar, ya que dichos períodos no fueron considerados para esta investigación.

7. LITERATURA CITADA

ACG. 2019. ¿Qué es el Área de Conservación Guanacaste?

<<https://www.acguanacaste.ac.cr/acg/que-es-el-acg>>. Accedido 20 jul 2019.

Alfaro, L. D., V. Montalvo, F. Guimaraes, C. Saenz, J. Cruz, F. Morazan, y E. Carrillo.

2016. Characterization of attack events on sea turtles (*Chelonia mydas* and

Lepidochelys olivacea) by jaguar (*Panthera onca*) in Naranjo sector, Santa Rosa

National Park, Costa Rica. *International Journal of conservation Science* 7:101-108.

Arroyo-Arce, S., J. Guilder, y R. Salom-pérez. 2014. Habitat features influencing jaguar *Panthera onca* (Carnivora : Felidae) occupancy in Tortuguero National Park, Costa Rica. 62:1449-1458.

Arroyo-Arce, S., I. Thomson, E. Harrison, S. Wilmott, y G. Baker. 2017. First record of jaguar (*Panthera onca*) predation on a loggerhead sea turtle (*Caretta caretta*) in Tortuguero National Park, Costa Rica. *Herpetology Notes* 10:17-18.

Arroyo, S., L. Berrondo, Y. Canto, N. Carrillo, V. Gomez Carrillo, C. Loaiza, M. Mendez, D. Rivera, y K. Unda. 2013. Living conditions of sainos (*Pecarí tajacu*) in two types of train-forests in the station «La Selva», located in Costa Rica. *Cultura científica* 32-39.

Breheny, P., y W. Burchett. 2017. Visualization of Regression Models Using visreg. *The R Journal* 9:56–71.

Burnham, K. P., y D. R. Anderson. 2002. *Model Selection and Multimodel Inference*. Springer, editor. Second Edi. Fort Collins.

Caraco, T., S. Martindale, y T. S. Whittam. 1980. An empirical demonstration of risk-sensitive foraging preferences. *Animal Behaviour* 28:820-830.

Carrillo, E., R. A. Morera-Avila, y G. Wong-Reyes. 1994. Depredación de tortuga lora (*Lepidochelys olivacea*) y de tortuga verde (*Chelonia mydas*) por el jaguar (*Panthera onca*). *Vida Silvestre Neotropical* 3:48-49.

Carrillo, E., T. K. Fuller, y J. C. Saenz. 2009. Jaguar (*Panthera onca*) hunting activity: Effects of prey distribution and availability. *Journal of Tropical Ecology* 25:563-567.

Chacón, D., J. Sánchez, y J. Joaquín Calvo Jenny Ash. 2007. *Manual para el manejo y la conservación de las tortugas marinas en Costa Rica; con énfasis en la operación de proyectos en playa y viveros*. Sistema Nacional de Áreas de Conservación, Ministerio de Ambiente y Energía. 101 p. <<http://www.hsi.org/assets/pdfs/manual-turtle-conserv-in-cr.pdf>>.

Chacon, D., B. Dick, H. Emma, L. Sarti, y M. Solano. 2008. *Manual sobre técnicas de manejo y conservación de las tortugas marinas en playas de anidación de*

Centroamérica. Secretaría Pro Tempore de la Convención Interamericana para la Protección y Conservación de las Tortugas Marinas (CIT).

Chinchilla, F. A. 1997. Diets of *Panthera onca*, *Felis concolor* and *Felis pardalis* (Carnivora : Felidae) in Parque Nacional Corcovado, Costa Rica . *Revista De Biología Tropical* 45:1223-1229.

Cornelius, S. E. 1976. Marine turtle nesting activity at Playa Naranjo, Costa Rica. *Brenesia*. Volumen 8. <<http://orton.catie.ac.cr/cgi-bin/wxis.exe/?IsisScript=OET.xis&method=post&formato=2&cantidad=1&expresion=mfn=001691>>.

Cornelius, S. E. 1986. The sea turtles of Santa Rosa National Park. Fundación Parques Nacionales, Costa Rica. Fundación de Parques Nacionales, San José, Costa Rica.

Drake, D. L., J. E. Behm, M. A. Hagerty, P. A. Mayor, S. J. Goldenberg, y J. R. Spotila. 2003. Marine Turtle Nesting Activity at Playa Naranjo, Santa Rosa National Park, Costa Rica, for the 1998-1999 Season. *Chelonian Conservation and Biology* 4:675-678.

Eckert, K. L., K. A. Bjorndal, F. A. Abreu-grobois, M. Donnelly, R. Briseño-dueñas, F. A. Abreu-grobois, J. C. Cantú, C. Jiménez, y J. Peña. 1999. Técnicas de Investigación y Manejo para la Conservación de las Tortugas Marinas. *UICN/CSE* 4:1-265.

Escobar-Lasso, S. 2017. Depredación Y Carroñeo De Tortugas Marinas Y Uso De Hábitat Del Jaguar En El Parque Nacional Santa Rosa, Costa Rica.

Escobar-Lasso, S., M. Gil-Fernández, D. A. Gómez-hoyos, M. Gil-Fernández, J. Sáenz, E. Carrillo-Jiménez, y G. Wong. 2017a. Distribution and hotspots of the feeding areas of jaguars on sea turtles at a national park in Costa Rica *Distribuição e pontos de concentração de áreas de pred. Neotropical Biology and Conservation* 12:2-11.

Escobar-Lasso, S., M. Gil-Fernández, J. Sáenz, E. Carrillo-Jiménez, y G. Wong. 2017b. Distribution and hotspots of the feeding areas of jaguars on sea turtles at a national park in Costa Rica *Distribuição e pontos de concentração de áreas de predação de tartarugas. Neotropical Biology and Conservation* 12:2-11.

Escobar-Lasso, S., M. Gil-Fernández, J. Sáenz, E. Carrillo-Jiménez, G. Wong, L. G.

Fonseca, y D. A. Gómez-Hoyos. 2017c. Distribuição e pontos de concentração de áreas de predação de tartarugas marinhas por onças pintadas em parque nacional da Costa Rica. *Neotropical Biology and Conservation* 12:2-11.

Fonseca, L. G., G. A. Murillo, L. Guadamúz, R. M. Spínola, y A. Roldán. 2009. Downward but Stable Trend in the Abundance of Arribada Olive Ridley Sea Turtles (*Lepidochelys olivacea*) at Nancite Beach , Costa Rica (1971 – 2007) Downward but Stable Trend in the Abundance of Arribada Olive Ridley Sea Turtles. 8:19-27.

Fonseca, L. G., E. Villachica, Wilberth N Rojas, H. Valverde, W. Quirós, M. Pesquero, y P. T. Plotkin. 2015. Reporte final de la anidación de tortuga verde (*Chelonia mydas*), Playa Nancite, Parque Nacional Santa Rosa, Costa Rica (julio 14 - febrero 15). Repositorio Digital del Área de Conservación Guanacaste.

Fonseca, L. G., W. Villachica, E. Rangel, y R. A. Valverde. 2011. Reporte final de la anidación de tortuga lora (*Lepidochelys olivacea*), Playa Nancite, Parque Nacional Santa Rosa, Costa Rica (Temporada 2010 - 2011). Repositorio Digital del Área de Conservación Guanacaste.

Herrera, H. A. 2016. Actividad diaria y depredación de tortugas marinas por el jaguar (*Panthera onca*) en el Parque Nacional Santa ...

Herrera, H. A. 2017. Actividad diaria y depredación de tortugas marinas por el jaguar (*Panthera onca*) en el Parque Nacional Santa Rosa , Costa Rica. Universidad nacional de Costa Rica.

Herrera, H. A., y E. Carrillo. 2016. Predation on the Hawksbill Turtle *Eretmochelys imbricata* by the Jaguar *Panthera onca* in the Pacific coast of Costa Rica. *notas Mastozoología* 3:13-16.

NASA Earth Observations. 2019. Sea surface temperature (8 day - aqua/modis). <<https://neo.sci.gsfc.nasa.gov/view.php?datasetId=MYD28W&date=2019-12-01>>.

Montalvo, V., T. Fuller, C. Saénz-Bolaños, J. C. Cruz-Días, I. Hagnauer, H. Herrera, y E. Carrillo. 2020. Influence of sea turtle nesting on hunting behavior and movements of jaguars in the dry forest of northwest Costa. *Biotropica* 1-8.

Ramírez, S. 2003. Abundancia relativa y tipos de hábitat preferidos por el jaguar

(*Panthera onca*) y el puma (*Puma concolor*) en el Parque Nacional Santa Rosa, Guanacaste, Costa Rica. Universidad Nacional de Costa Rica.

SINAC. 2020. Área de Conservación Guanacaste (ACG).

<<http://www.sinac.go.cr/ES/ac/acg/Paginas/default.aspx>>. Accedido 20 jul 2020

TidesChart. 2019. Horarios de mareas & tablas de mareas Guanacaste.

<<https://es.tideschart.com/Costa-Rica/Guanacaste/Liberia/Guanacaste/>>. Accedido 2 mar 2019.

Troëng, S. 2000. Predation of green (*Chelonia mydas*) and leatherback (*Dermochelys coriacea*) turtles by jaguars (*Panthera onca*) at Tortuguero National Park, Costa Rica. *Chelonian Conservation and Biology* 3:751-753.

<[http://www.conserveturtles.org/pdf/reports/Tortuguero Green Turtle Report 1999.pdf](http://www.conserveturtles.org/pdf/reports/Tortuguero%20Green%20Turtle%20Report%201999.pdf)>.

UICN. 2020. Unión Internacional para la conservación de la Naturaleza, Lista roja de especies amenazadas. <<https://www.iucnredlist.org>>. Accedido 1 jul 2020.

Veríssimo, D., D. A. Jones, R. Chaverri, y S. R. Meyer. 2012. Jaguar *Panthera onca* predation of marine turtles: Conflict between flagship species in Tortuguero, Costa Rica. *Oryx* 46:340-347.

Zavaleta-lizárraga, L., y J. E. Morales-mávil. 2013. Nest site selection by the green turtle (*Chelonia mydas*) in a beach of the north of Veracruz, Mexico. *Revista Mexicana de Biodiversidad* 84:927-937. Elsevier.

<<http://dx.doi.org/10.7550/rmb.31913>>.

CAPÍTULO III

Factores asociados a la distribución de carcasas de tortugas marinas depredadas por jaguar (*Panthera onca*) en diferentes playas de anidación del PNSR

RESUMEN

En el Área de Conservación Guanacaste (ACG) sector Parque Nacional Santa Rosa (PNSR) ha sido reportada la depredación de tortugas marinas por jaguar, principalmente por hallazgos de carcasas, ya sean frescas o antiguas. En este sitio las tortugas marinas representan para el jaguar una importante fuente de alimento.

Usualmente se asocia la presencia de carcasas de tortugas en ciertas playas únicamente a factores propios del jaguar o de las tortugas marinas, pero el comportamiento de estas especies a su vez puede estar influenciado por factores ambientales o características propias de la playa y el bosque contiguo a ésta. Por tal razón propuse la presente investigación con el objetivo determinar los factores asociados a la distribución de carcasas de tortugas marinas depredadas por jaguar en diferentes playas de anidación del PNSR.

Muestreé playa Naranja, playa Nancite y playa Colorada en busca de carcasas de tortugas marinas depredadas por jaguar, entre junio y noviembre de 2019. Realicé una búsqueda en el bosque adyacente a la playa, una vez que encontraba una carcasa, tomaba los datos: especie, coordenadas geográficas (WGS84), largo y ancho de la carcasa, cobertura vegetal del sitio de la carcasa, cobertura promedio del sitio fecha y playa. Realicé el análisis de datos mediante modelos lineales generalizados y regresiones lineales de los más influyentes a través del R versión 3.6.3 (R core development 2018).

Registré 338 carcasas de tortugas marinas depredadas por jaguar, 156 corresponden a playa Naranja, 103 a playa Nancite y 89 a playa Colorada. En términos de número de carcasas por ha, la playa con mayor densidad promedio fue playa Colorada (8.7 (SD=5.42) carcasas por Ha), seguida de playa Nancite (6.06 (SD=5.58) carcasas por Ha) carcasas por Ha) y por último playa Naranja (2.64 (SD=1.79) carcasas por Ha) carcasas por Ha). En cuanto a los factores asociados a la distribución de carcasas de tortugas marinas depredadas por jaguar, evalué la evidencia de 11 modelos lineales

generalizados, en donde el modelo con mayor soporte estadístico ($W=0.66$) incluyó las variables: porcentaje de cobertura por carcasa y su interacción con el porcentaje de cobertura de la zona (son variables relacionadas), distancia a la playa y playa de anidación. En cuanto a los porcentajes de cobertura esto puede estar relacionado a que el jaguar selecciona sitios de mayor cobertura para esconder a sus presas, de igual forma la tortuga verde suele preferir zonas con buena cobertura para anidar. La distancia a la playa muestra una relación negativa con el número de carcasas, esto puede estar asociado a las dimensiones de la tortuga y el esfuerzo que significa para el depredador arrastrarla, pues las tortugas verdes (especie de mayor tamaño) fueron encontradas a menor distancia que las tortugas loras. En cuanto al factor playa se observa una tendencia de mayores concentraciones en sitios de menor presencia humana, este factor puede estar afectando tanto a las tortugas en sus anidaciones, como al jaguar en su actividad de depredación sobre estas últimas.

1. INTRODUCCIÓN

La depredación de tortugas marinas por jaguar (*Panthera onca*) es una relación depredador-presa que involucra en ambas partes a especies bajo categoría de amenaza (Veríssimo et al. 2012). Este fenómeno ha sido reportado en diferentes playas del continente americano, como México (Cuevas-Flores et al. 2011), Surinam (Autar 1994), Guyana (Fretey 1977) y especialmente en Costa Rica, donde se ha registrado en el Parque Nacional Corcovado (Carrillo et al. 1994), Parque Nacional Tortuguero (Troëng 2000) y el Parque Nacional Santa Rosa (PNSR) (Alfaro et al. 2016).

Las tortugas marinas representan para el jaguar una importante fuente de alimento en el PNSR, debido a sus lentos movimientos en tierra, son presas fáciles en comparación con otras como venados y pecaríes, además las tortugas representan una gran cantidad de biomasa para consumo (Eckrich y Owens 2014). Esto es muy conveniente para el jaguar como depredador, ya que a mayor biomasa de la presa, mayor intervalo de tiempo para su siguiente cacería y en términos energéticos es más favorable para éste (Cavalcanti y Gese 2010).

En el Área de Conservación Guanacaste (ACG) sector PNSR ha sido reportada la depredación de tortugas marinas por jaguar principalmente por hallazgos de carcasas, ya sean frescas o antiguas, con marcas de depredación propias de jaguar (Alfaro et al. 2016). Esto ha sido reportado y estudiado en las playas más conocidas por anidación de

tortugas marinas (Naranjo y Nancite), debido a la relación que existe entre la actividad de anidación de las tortugas marinas y la depredación por jaguar (Arro-Arce y Thomson 2016), pues el jaguar es un depredador que responde según a la disponibilidad de sus presas (Carrillo et al. 2009) (Arroyo-Arce et al. 2014).

A pesar de que las playas de mayor conocimiento sobre la depredación de tortugas marinas en el PNSR son playa Naranjo y playa Nancite, este fenómeno se ha registrado en varias otras playas del parque, pero que son menos conocidos por su muy difícil acceso y su considerable lejanía a las zonas de acceso turístico. Estas otras playas donde se ha reportado la depredación en tortugas por jaguar debido a hallazgos de carcasa son: Colorada, Potrero, Blanca, Pelada, incluso en tres playas del parque que son tan poco conocidas e inaccesibles que se desconoce su nombre, únicamente han sido registradas como Playa A, Playa B y Playa C (Fonseca et al. 2017).

Usualmente se asocia la presencia de carcasas de tortugas en ciertas playas únicamente a factores propios del jaguar y de las tortugas marinas, pero el comportamiento de estas especies a su vez puede estar influenciado por factores ambientales o características propias de la playa y el bosque contiguo a ésta (Hughes y Richard 1974). Las playas del PNSR presentan diferentes características biofísicas, por ejemplo playa Naranjo es más extensa, con aproximadamente 5 km, pero cuenta con presencia turística durante todo el año (aproximadamente 10 turistas al día y en picos hasta 100) (Herrera 2017), en especial en épocas de vacaciones, además la permanente presencia de guardaparques, lo cual significa un mayor nivel de presencia humana comparada con playa Nancite, la cual únicamente tiene permitido el acceso a investigación (grupos de investigadores de 1 a 20 por temporada).

Por otro lado, se encuentran las playas del PNSR donde se han registrado carcasas, pero la actividad humana no es permitida durante todo el año (con excepción de expediciones científicas muy poco frecuentes, como este estudio); entre estas playas están: Colorada, Blanca, Pelada y Potrero, en esta última incluso ha llegado a reportarse la depredación de tortuga Carey (*Eretmochelys imbricata*) (Herrera y Carrillo 2016), lo cual se considera un hecho muy poco común. El factor humano es muy importante, pues se sabe que los sitios de mayor actividad del jaguar se alejan de los puntos de mayor presencia humana (Arroyo-Arce y Thomson 2016).

La distribución de carcasas de tortugas marinas depredadas por jaguar en estas playas ha sido muy variada, pues en recuentos totales se han llegado a contabilizar hasta 228 carcasas en diferentes playas del parque (Fonseca et al. 2017). La playa en la que se han contabilizado más carcasa ha sido playa Nancite (93 carcasas), seguida por Naranjo (80 carcasas) (Herrera et al. 2017), Colorada (72 carcasas), Potrero (23 carcasas), Pelada (20 carcasas) y playa Blanca (5 carcasas) (Fonseca et al. 2017). Asimismo, se sabe que los puntos de mayor concentración de carcasas se encuentran al sur de playa Naranjo (Herrera 2017) y en playa Nancite en los extremos norte y sur (Escobar-Lasso et al. 2017a).

Un factor más a tomar en cuenta para la presencia de carcasas de tortugas marinas depredadas por jaguar es el porcentaje de cobertura vegetal, pues se ha reportado en la zona una relación positiva con respecto al porcentaje de cobertura vegetal y la presencia de carcasas (Morera-chacón et al. 2019). Esto está asociado a que el jaguar prefiere esconder sus presas de los carroñeros para poder regresar a alimentarse de ésta en los próximos días (Escobar-Lasso 2017), además el jaguar suele preferir los bosques primarios y evitar las áreas dominadas por los humanos (Junior et al. 2013). Este factor también está relacionado a las tortugas marinas, pues se sabe que la tortuga verde (*Chelonia mydas*) anida muy cerca de la línea de vegetación o directamente en ella y prefiere lugares con mayor vegetación y cobertura de dosel (Cornelius 1976).

La especie de tortuga marina también es un factor influyente en la distribución de carcasas de tortuga depredadas por jaguar, pues se ha notado que las tortugas loras (*Lepidochelys olivacea*) son arrastradas un poco más en la vegetación que los cadáveres de tortuga verde (Escobar-Lasso et al. 2017a), aunque los datos han sido poco concluyentes y no se puede hablar de una diferencia muy marcada. Esta diferencia puede estar asociada a la diferencia de tamaño de ambas especies, ya que la tortuga verde en promedio puede llegar a pesar hasta 80 kg comparados a una tortuga lora que en promedio ronda los 50 kg (Chacón et al. 2007).

Por último, otro factor que se sabe está asociado a la distribución de carcasas en las playas es la distancia a la que estas se encuentran con respecto a la playa, es decir que tan lejanas han sido arrastradas dentro del bosque, esta distancia puede ser muy variada, se sabe que pueden encontrarse desde los 0m hasta 1 km bosque adentro (Alfaro et al. 2016). Por parte del jaguar, se sabe que existe una relación inversa entre la distancia a la

playa y la probabilidad de ocupación del hábitat de este (Arroyo-Arce 2013), mientras que por parte de las tortugas marinas se sabe que existe mayor probabilidad de anidación en playas con distancias cortas desde la zona de bajamar hasta la zona pleamar (Zavaleta-lizárraga y Morales-mávil 2013).

La distribución de las carcasas de tortugas depredadas por jaguar en el PNSR se vuelve muy compleja de analizar, pues es necesario tomar en cuenta muchos factores para realizar las acciones de manejo necesarias en pro de la conservación de las especies involucradas. Para ello propuse identificar los factores asociados a la distribución de carcasas de tortugas marinas depredadas por jaguar en diferentes playas de anidación del PNSR.

2. OBJETIVO

- Determinar los factores asociados a la distribución de carcasas de tortugas marinas depredadas por jaguar en diferentes playas de anidación del PNSR.

3. ÁREA DE ESTUDIO

Realicé la investigación en el ACG, esta es un área de conservación con una extensión de 163,000 ha, se encuentra ubicada en la provincia de Guanacaste, al noreste del Pacífico de Costa Rica (10°53' 01" N, 85°46' 30" O). Esta a su vez está conformada por: El PNSR, Parque Nacional Guanacaste (PNG) y Parque Nacional Rincón de la Vieja, la Estación Experimental Forestal Horizontes y el Refugio de Vida Silvestre Bahía Junquillal (RVSBJ). Realicé la investigación en el sector PNSR, el cual comprende un área de 39,000 ha terrestres y 42,500 ha marinas, limitando al norte con el poblado de Cuajiniquil, al este con el PNG, al sur con el Golfo de Papagayo y al oeste con el Océano Pacífico (ACG 2019)

El tipo de bosque es seco y se considera el último relicto del ecosistema de bosque seco en Centroamérica (SINAC 2020). Las temperaturas oscilan entre los 16°- 36°C y la precipitación entre 900 - 2500 mm, con una gradiente altitudinal de 0 - 500 msnm. Anualmente hay dos estaciones bien definidas: seca y lluviosa. La época seca se extiende de diciembre a mediados de mayo, mientras que la estación lluviosa se extiende de mayo a las últimas semanas de noviembre (Ramírez 2003). Dentro del PNSR hay varias playas de anidación de tortugas marinas: playa Colorada, playa Potrero, playa Blanca, playa Pelada, aunque para este estudio he considerado

únicamente tres de las más importantes, las cuales son: playa Naranjo ($10^{\circ}46'44.66''\text{N}$ $85^{\circ}39'57.96''\text{O}$), playa Nancite ($10^{\circ}48'13.32''\text{N}$ $85^{\circ}41'53.97''\text{O}$) y playa Colorada ($10^{\circ}51'49.83''\text{N}$ $85^{\circ}51'25.23''\text{O}$) (Fig.1). Tanto playa Naranjo como playa Nancite se encuentran en el sureste de la península de Santa Elena, cuentan con presencia de manglares y estuarios a lo largo de la costa. El sector de Playa Naranjo cuenta con visitación turística en su parte centro, aproximadamente 10 turistas al día (Herrera 2017), mientras que playa Nancite no tiene visitación turística, debido al fenómeno de arribadas masivas de tortuga lora para evitar perturbación de la especie, únicamente permanecen pequeños grupos de investigadores a lo largo del año en la parte central de la playa (Fonseca et al. 2009).

Playa Colorada, se encuentra más al norte de la península que Naranjo y Nancite, este sitio es reconocido como una playa de mucha importancia para la anidación de tortuga verde y se tiene registros de depredación de tortugas por jaguar, pero ha sido muy poco estudiada (Fonseca et al. 2017). Dicha playa se encuentra completamente aislada de la presencia humana, el turismo no es permitido, no existe acceso por vía terrestre, la única manera de llegar es por bote.

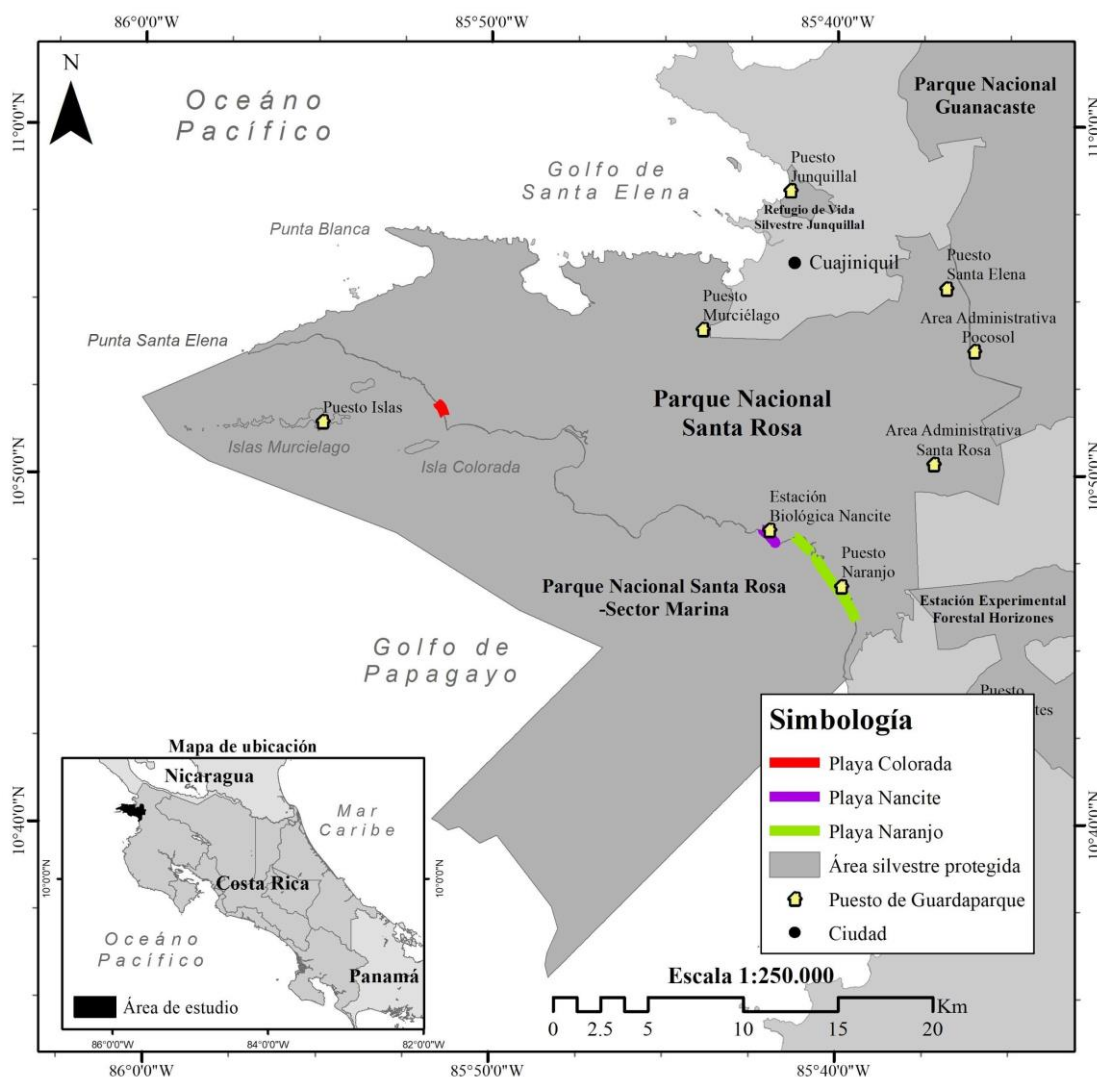


Figura 1. Ubicación del área de estudio, donde se muestra la ubicación de las playas de anidación a estudiar: playa Nancite, playa Naranjo y playa Colorada, PNSR, Costa Rica, 2020.

4. METODOLOGÍA

Para evaluar la distribución de las carcasas de tortugas marina depredadas por jaguar realicé caminatas diurnas diarias en toda la extensión de cada una de las playas, adentrándome en el bosque adyacente a la playa en búsqueda de carcasas.

Realicé una búsqueda sistemática de carcasas de tortugas marinas en el bosque mediante movimiento de zigzag desde la línea de playa hasta el interior del bosque y del interior del bosque hacia la línea de playa con un espacio de no más de 20 m de ancho. En cada uno de estos recorridos llegaba aproximadamente a 500 m de distancia al interior del

bosque, repetí este proceso hasta cubrir toda la extensión del bosque adyacente a cada playa.

Una vez encontrada una carcasa de tortuga procedí a buscar señales características de depredación por jaguar, como marcas de colmillos o mordidas evidentes y remoción parcial o total de la cabeza, (Alfaro et al. 2016), posterior a eso tomé los datos: 1. especie (identificación por número de escudos laterales en el caparazón, lora de 5 a 9 escudos; verde 4 escudos (Cornelius 1986)), 2. coordenadas geográficas (WGS84), 3. largo y ancho de la carcasa, 4. cobertura vegetal del sitio de la carcasa (mediante el uso de un densiómetro), 5. cobertura promedio del sitio (puntos de cobertura vegetal, control aleatorios en un radio de 100 metros) 6. fecha y 7. playa.

Análisis de datos

Analicé los datos espaciales de carcasas mediante el software Qgis versión 2.18, (Qgis-core development team), con el cual elaboraré mapas de calor mediante el método de Kernel, para esta investigación consideré puntos calientes (hotspots) a sitios con mayor abundancia de carcasas de tortugas marinas por unidad de área. Mediante este mismo software calculé las distancias a la línea de playa.

Realicé el análisis de número de carcasas por hectárea mediante una grilla hexagonal, en la que dividí cada playa en hexágonos de 1 ha y así poder comparar los diferentes hexágonos en diferentes playas (Fig. 2).



Figura 2. Ejemplo de grilla hexagonal (línea roja) y carcasas de tortugas marinas depredadas por jaguar dentro de ellas (puntos amarillos), utilizados para el análisis de número de carcasas/Ha, playa Nancite, PNSR, Costa Rica, 2020.

Para el análisis estadístico utilicé el software R versión 3.6.3 (R core development 2018), utilicé modelos lineales generalizados; MLG asumiendo una distribución de Poisson, para evaluar el soporte empírico de los modelos (Cuadro 1).

Cuadro 1. Descripción de los 11 modelos candidatos evaluando el efecto de las variables: porcentaje de cobertura por carcasa (cobc), porcentaje de cobertura de la zona (cobz), distancia a la playa (dist) y playa de anidación (playa) sobre la abundancia de carcasas/Ha(ncarc): en el Parque Nacional Santa Rosa, Costa Rica, 2020.

Modelos	Descripción
modelo 1= ncarc~ cobz	ncarc según cobz
modelo 2= ncarc~ cobc	ncarc según cobc
modelo 3= ncarc~ cobc +playa	ncarc según cobc y playa en forma aditiva
modelo 4= ncarc~ cobc +dist+playa	ncarc según cobc, dist y playa en forma aditiva
modelo 5= ncarc~Playa	ncarc según playa
modelo 6= ncarc~cobc+ cobz	ncarc según cobc y cobz en forma aditiva
modelo 7= ncarc~ cobc + cobz +playa	ncarc según cobc, cobz y playa en forma aditiva
Modelo 8= ncarc~ cobc * cobz +dist+Playa	ncarc según la interrelación entre cobc y cobz, dist y playa en forma aditiva
modelo full = ncarc~ cobc + cobz +dist+Playa	ncarc según cobc, cobz, dist y playa en forma aditiva
modelo nulo= ncarc ~ 1	ncarc según una distribución aleatoria

Definé la abundancia de carcasas de tortugas marinas depredadas por jaguar por hectárea como la variable respuesta (variable de escala), mientras que las variables predictoras fueron: porcentaje de cobertura por carcasa (variable de escala), porcentaje de cobertura de la zona (variable de escala), distancia a la playa (variable de escala) y playa de anidación (variable nominal).

Para seleccionar el modelo con mayor soporte empírico utilicé el criterio de información Akaike (AIC) y su respectivo peso (W) (Burnham y Anderson 2002); para evaluar la diferencia entre medias realicé un prueba de t student. Realicé análisis descriptivos adicionales mediante el paquete estadístico Visreg (Breheny y Burchett 2017).

5. RESULTADOS

Registré 338 carcasas de tortugas marinas depredadas por jaguar en tres playas del PNSR, de las cuales 156 corresponden a playa Naranjo, 103 a playa Nancite y 89 a playa Colorada. En cuanto a número de carcasas por unidad de área (ha) (carcasas/ha), la playa con mayor densidad promedio fue playa Colorada (8.7 (SD=5.42) carcasas por ha), seguida de playa Nancite (6.06 (SD=5.58) carcasas por ha) y por último playa Naranjo (2.64 (SD=1.79) carcasas por ha).

La distribución de los puntos con mayor número de carcasas (hotspots) fue diferente en cada playa, en playa Naranjo el punto más importante se localizó al sur de la playa (Fig. 2), además existe otro punto ligeramente más pequeño al extremo norte, al otro lado del Estero Real. Mientras que en playa Nancite el punto de mayor concentración de carcasas se encuentra del lado sur (Fig. 3). Por último, playa Colorada muestra zonas de alta concentración de carcasas en sus extremos norte y sur (Fig. 3).

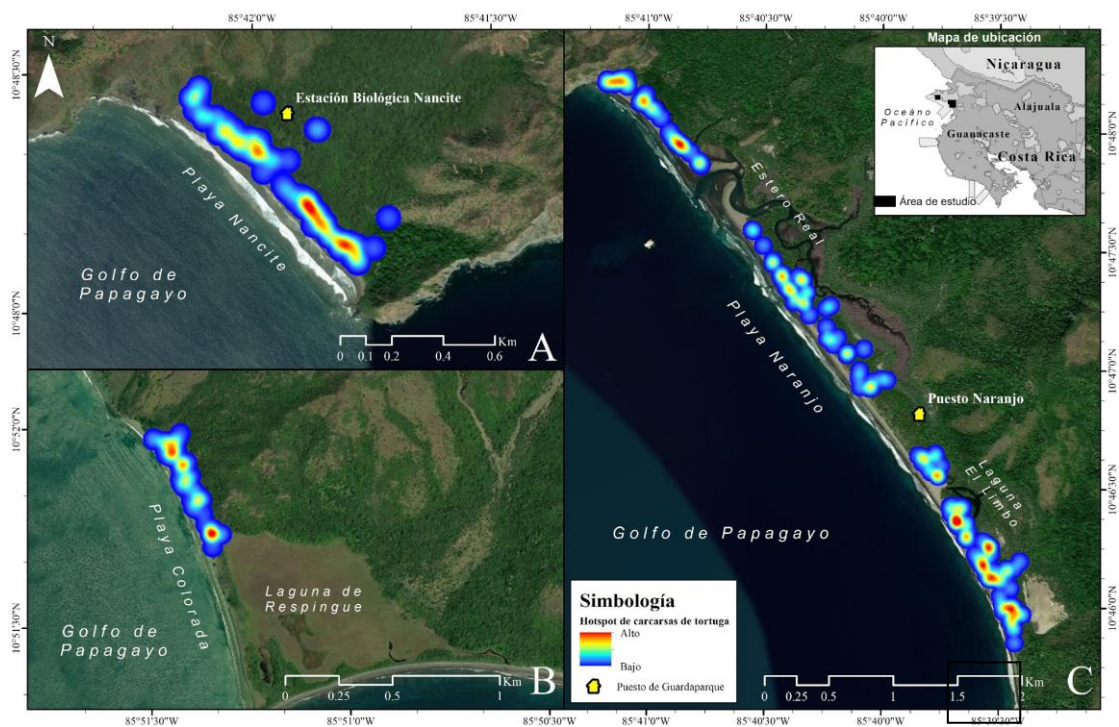


Figura 3. Distribución de las carcasas de tortugas marinas depredadas por jaguar en playa Nancite (A), playa Colorada (B) y playa Naranjo (C) Parque Nacional Santa Rosa, Costa Rica, 2019.

En cuanto a los factores asociados a la distribución de carcasas de tortugas marinas depredadas por jaguar, evalué 11 modelos lineales generalizados, asumiendo una distribución de Poisson de los errores, de los cuales el que mejor explica la abundancia de carcasas/ha es el modelo 8 ($W= 0.66$) (Cuadro 2), el cual incluye las variables: porcentaje de cobertura por carcasa y su interacción con el porcentaje de cobertura de la zona (son variables relacionadas), distancia a la playa y playa de anidación.

Cuadro 2. Importancia de los 11 modelos candidatos describiendo el efecto de las variables: porcentaje de cobertura por carcasa (cobc), porcentaje de cobertura de la zona (cobz), distancia a la playa (dist) y playa de anidación (playa) sobre la abundancia de carcasas/Ha(ncarc): en el Parque Nacional Santa Rosa, Costa Rica, 2020. El modelo más parsimonioso ($W = 1$), indica mayor evidencia dado el modelo con mayor peso empírico.

Modelo	Factores	AICc	dAICc	df	W
modelo8	ncarc~ cobc * cobz +dist+Playa	398.8	0.0	7	0.6672
modelo9	ncarc~ cobz+dist+Playa	400.8	2.0	5	0.2492
modelofull	ncarc~ cobc + cobz +dist+Playa	403.0	4.2	6	0.0818
modelo4	ncarc~ cobc +dist+Playa	410.7	11.9	5	0.0017
modelo5	ncarc~Playa	426.9	28.1	3	<0.001
modelo3	ncarc~ cobc +playa	428.6	29.8	4	<0.001
modelo7	ncarc~ cobc + cobz +playa	429.7	30.9	5	<0.001
modelo2	ncarc~ cobc	504.2	105.5	2	<0.001
modelo6	ncarc~cobc+ cobz	505.2	106.4	3	<0.001
modelo1	ncarc~ cobc	505.8	107.0	2	<0.001
Modelo nulo	ncarc ~ 1	507.2	108.4	1	<0.001

La variable *porcentaje de cobertura por carcasa* muestra una correlación positiva con el número de carcasas/ha (Fig. 4); es decir, que por cada unidad que aumenta porcentaje de cobertura de las carcasas, el número de estas por ha aumenta en un 1.7%. De igual manera el porcentaje de cobertura de la zona muestra una correlación positiva con el número de carcasas/ha (Fig. 4), lo que significa que por cada unidad que aumenta el porcentaje de cobertura de la zona, el número carcasas/ha aumenta en un 3.8%. Mientras que la distancia a la playa muestra un relación negativa con el número de carcasas/ha, lo que indica que por cada metro que aumenta la distancia a la playa el número carcasas/ha disminuye en un 0.59%.

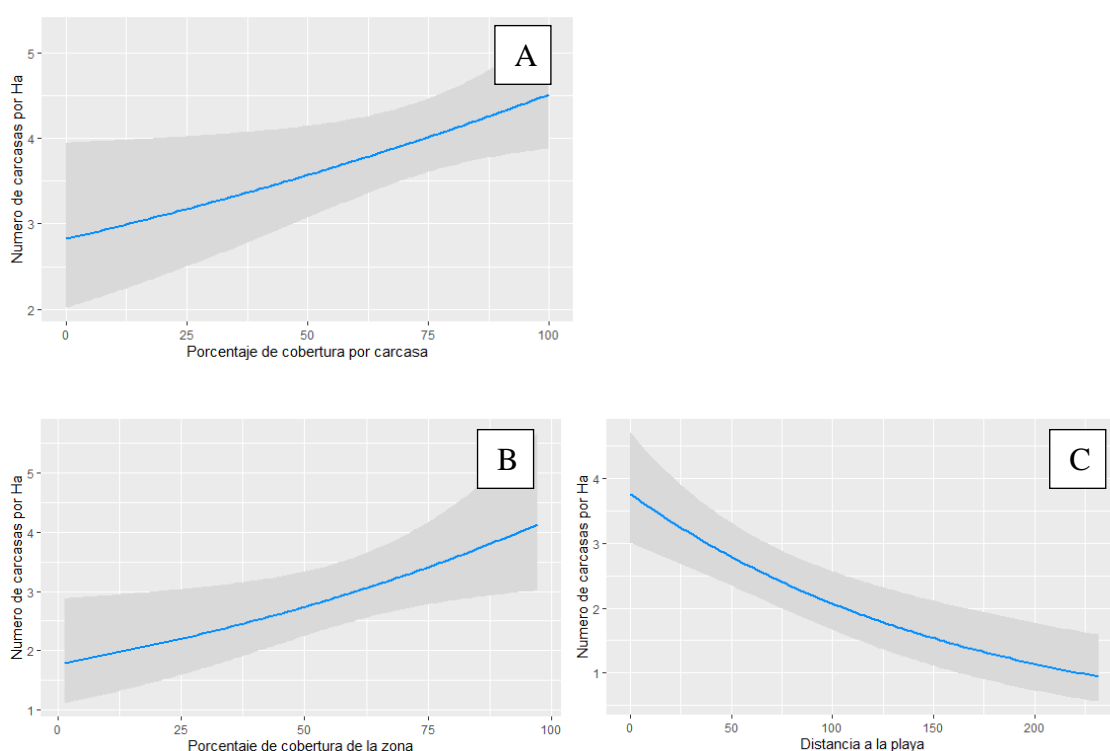


Figura 4. Número de carcasas/ha respecto al porcentaje de cobertura por carcasa (A), porcentaje de cobertura de la zona (B) y distancia a la playa (C) en playas de anidación del Parque Nacional Santa Rosa, Costa Rica, 2019.

La variable *playa* muestra una diferencia entre el número de carcasas de tortugas marinas depredadas por jaguar por hectárea, pues playa Colorada en promedio (8.7 (SD=5.42) carcasas/ha) (Fig. 5) registró el mayor número de carcasas/ha; seguida de playa Nancite (6.05 (SD=5.58) carcasas/ha) (Fig. 5) y, por último, playa Naranjo (2.64 (SD=1.79) carcasas/ha).

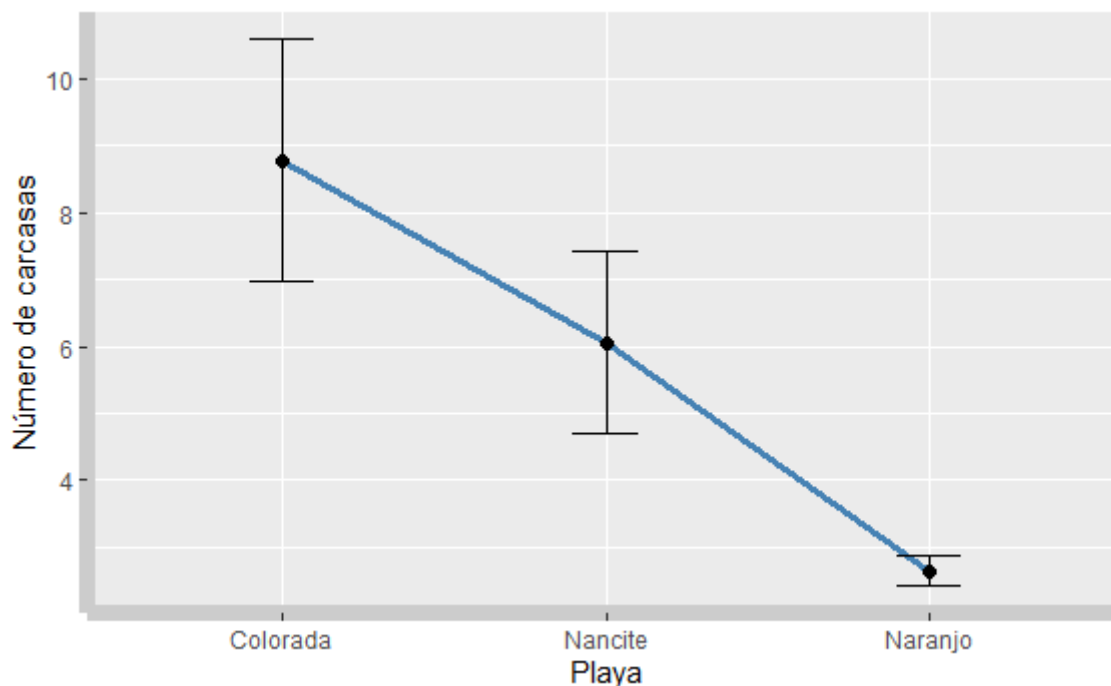


Figura 5. Número de carcasas/Ha según playa de anidación (Naranjo, Nancite y Colorada) del Parque Nacional Santa Rosa, Costa Rica, 2019.

Análisis distancia a la playa

Registré la distancia a la playa de 338 carcasas de tortugas marinas depredadas por jaguar en tres playas del PNSR: 156 corresponden a playa Naranjo, 103 a playa Nancite y 89 a playa Colorada. En playa Naranjo registré 134 tortugas loras (85.9%) y 22 tortugas verdes (14.1%); en playa Nancite registre 98 tortugas loras (95.15%) y 5 tortugas verdes (4.85%); por último, en playa Colorada registré 14 tortugas loras (15.7%) y 65 tortugas verdes (84.3%).

En cuanto a los factores asociados a la distancia de la playa a la que se encuentran las carcasas de tortugas marinas depredadas por jaguar, evalué las variables: playa de anidación (Naranjo, Nancite y Colorada), la especie de tortuga marina (lora o verde) y el porcentaje de cobertura por carcasa encontrada.

La variable *especie* muestra una diferencia en la distancia de las carcasas de tortugas marinas respecto a la playa ($t = 6.13$ $p = 2.48e-09$), pues las tortugas loras se encontraban un 45.82% (49.78 (SD=46.84) m) más lejos de la playa que las tortugas verdes (26.97 (SD=22.81) m) (Fig. 6), seguida de playa Nancite (36.47 (SD=41.03) m) (Fig. 4) y por último playa Colorada (24.47 (SD=18.69) m).

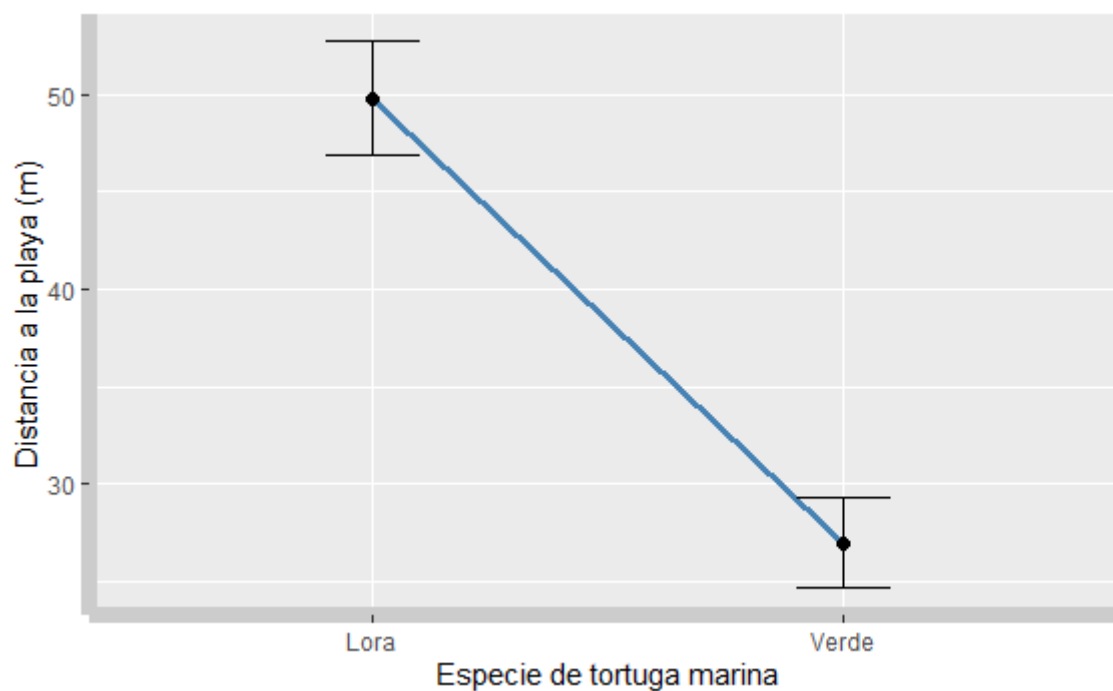


Figura 6. Distancia de las carcasas de tortugas marinas depredadas respecto a la playa según especie (verde (*Chelonia mydas*), lora (*Lepidochelys olivácea*)) del Parque Nacional Santa Rosa, Costa Rica, 2019.

La variable *playa* muestra una diferencia en la distancia de las carcasa de tortugas marinas respecto a la playa, pues en Naranjo en promedio (58.22 (SD=47.98) m) la mayor distancia, seguida de Playa Nancite (36.47 (SD=41.03) m) y por último playa Colorada (24.47 (SD=18.69) m) (Fig.7).

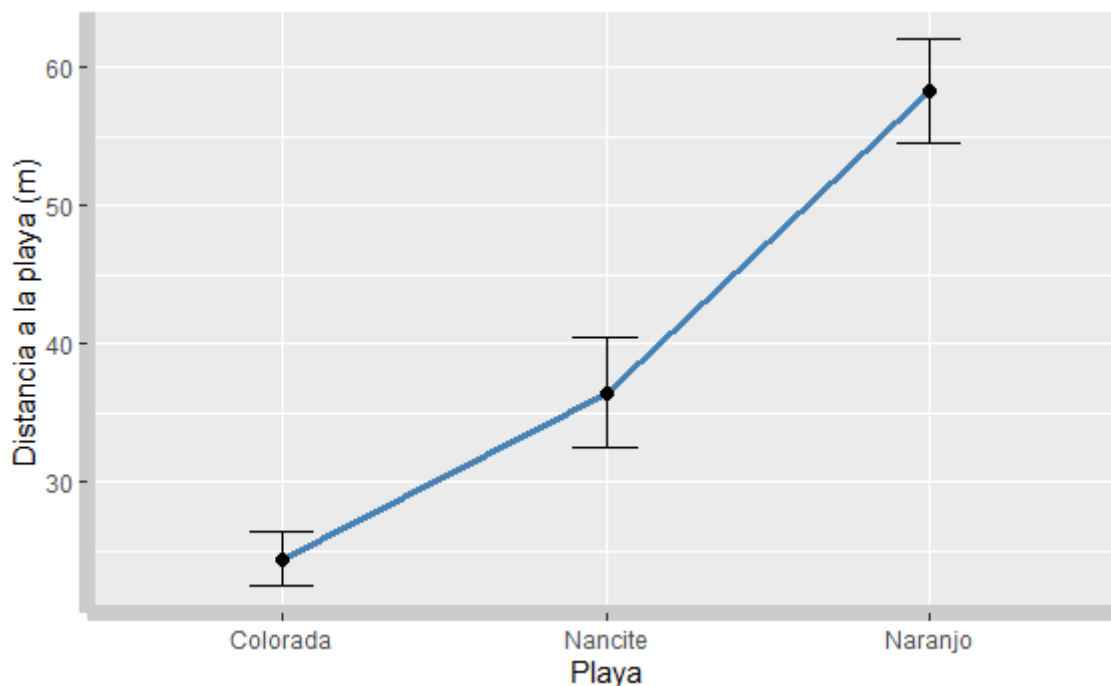


Figura 7. Distancia de las carcasas de tortugas marinas depredadas respecto a la playa (línea de vegetación), según playa de anidación (Naranjo, Nancite y Colorada) del Parque Nacional Santa Rosa, Costa Rica, 2019.

6. DISCUSIÓN

Registré las carcasas de tortugas marinas depredadas por jaguar de las especies: tortuga lora (*Lepidochelys olivacea*) y tortuga verde (*Chelonia mydas*) en playa Naranjo, en playa Nancite y playa Colorada, registré una carcasa de tortuga Carey (*Eretmochelys imbricata*) en playa Colorada, pero no la tomé en cuenta para los análisis por ser la única depredada de esta especie. Únicamente registré una carcasa de tortuga Carey y ninguna de tortuga baula (*Dermochelys coriacea*), ya que a pesar de ser especies de las que se han registrado anidaciones en estas playas, suelen ser poco frecuentes (Cornelius 1986); en el caso de la tortuga Carey solo se han reportado dos registros de carcasas depredadas de esta especie en todo el PNSR (Herrera y Carrillo 2016) (Fonseca et al. 2017) y en el caso de la tortuga baula, nunca se ha registrado depredación de esta especie en el PNSR, únicamente en el Parque Nacional Tortuguero (Troëng 2000).

Las cantidades de carcasas variaron según las playas, en total registré 338 carcasas, esta cantidad de carcasas de tortugas marinas es la más grande alguna vez registrada en un estudio de depredación por jaguares en PNSR, pues anteriormente el registro más alto

que se tenía en un solo estudio era de 228 (Fonseca et al. 2017). La playa donde registré la mayor cantidad de carcasas fue Naranjo (156 carcasas) lo cual difiere de los anteriores registros, donde se mencionaba que Nancite era la playa con mayor número de carcasas reportadas (Fonseca et al. 2017). Este resultado puede estar asociado a que Naranjo es la playa de anidación con la mayor extensión de todo el PNSR y a pesar de que ésta tiene una baja densidad de carcasas (2.64 ± 1.79 carcasas por ha), Naranjo tiene la mayor extensión de todas las playas en estudio.

En playa Nancite registré 103 carcasas, lo cual representa un mayor número de carcasas de lo que se sabe en registros anteriores (Escobar-Lasso 2017), esto puede estar asociado a un aumento en la actividad depredatoria por parte del jaguar en dicha playa, probablemente al proceso de regeneración ecológica que ha llevado a cabo el ACG en las anteriores décadas y ha generado un aumento en las poblaciones de jaguares en toda la zona (Montalvo et al. 2015). En este caso específico se piensa que la anidación de las tortugas no es un factor limitante, pues por ser una playa de arribadas de tortugas loras (Honarvar 2007) la abundancia de estas siempre es alta.

Por otro lado, en playa Colorada registré 89 carcasas de tortugas, lo cual corresponde al menor número de carcasas totales de las playas en estudio, pero en términos de densidad y carcasas por hectárea esta playa es la que presenta la densidad más alta de todas (8.7 ± 5.42 carcasas por ha). Esto difiere con investigaciones previas, donde se ha descrito a playa Nancite como el punto de mayor concentración de carcasas de tortugas marinas depredadas por jaguar (Escobar-Lasso et al. 2017a), mientras que en esta investigación dicha playa fue la segunda en densidad de carcasas (6.06 ± 5.58 carcasas por ha). Estas diferencias pueden estar asociada a la diferencia en los métodos de análisis de datos, así también a variaciones temporales de la actividad tanto del jaguar como en la anidación de tortugas, incluso puede sugerir un aumento en la actividad de anidación en playa Colorada en los últimos años, pues de este lugar no se cuenta con registros que lo comprueben.

Los puntos de mayor concentración de carcasas de tortugas marinas fueron diferentes en las tres playas de estudio, en playa Naranjo el punto de mayor concentración de carcasas tortugas marinas se encuentra en el sur de la playa (Fig.2) además existe otro punto ligeramente más pequeño al extremo norte, al otro lado del Estero Real. Estos puntos coinciden con los puntos históricos descritos como de mayor depredación de tortugas

marinas (Alfaro et al. 2016, Herrera 2016). Este hecho puede estar asociado a que este punto coincide con el punto de mayor anidación de tortugas marinas en la playa (Drake et al. 2003); además que este sitio tiene una mayor cobertura, está más lejano de los sitios de mayor presencia humana de la playa (Herrera et al. 2017), por lo tanto el jaguar tiene más presencia en dicha zona, ya que se sabe que sitios de mayor actividad del jaguar se alejan de los puntos de mayor presencia humana (Arroyo-Arce y Thomson 2016).

En playa Nancite el punto de mayor concentración de carcasas se encuentra del lado sur, lo cual coincide con un punto de concentración de carcasas anteriormente reportado (Escobar-Lasso et al. 2017*b*). Este punto puede estar asociado a que en dicha playa las anidaciones suelen concentrarse fuertemente en la zona sur, además que esta zona está más alejada del punto de presencia humana de la playa, el cual es la estación biológica al centro y refuerza el punto que el jaguar suele preferir alejarse de puntos de mayor presencia humana (Herrera et al. 2017).

Playa Colorada concentró sus puntos de mayor presencia de carcasas de tortugas marinas en los extremos norte y sur, en este caso no fue posible asociar esta distribución a puntos de presencia humana puesto que esta playa se encuentra completamente aislada, por lo tanto es posible inferir que estos puntos estén asociados a sitios con mayor cobertura vegetal o de mayor anidación de tortugas, así como está descrito para otras playas como Naranjo (Drake et al. 2003) y Nancite (Fonseca et al. 2011), e incluso en Tortuguero ha llegado a reportarse esta relación (Arroyo-Arce y Thomson 2016).

Los factores más importantes para la distribución de carcasas de tortugas marinas son: el porcentaje de cobertura por carcasa y su interacción con el porcentaje de cobertura de la zona (son variables relacionadas), playa de anidación y distancia a la playa (Cuadro 1). Estas variables anteriormente han sido descritas como factores de importancia a tomar en cuenta en la depredación por jaguar (Junior et al. 2013).

La cobertura vegetal en el sitio donde encontré cada carcasa, así como la cobertura promedio de la zona (ha) muestra una correlación positiva con el número de carcasas/ha, lo cual coincide con datos reportados para el PNSR, pues se sabe que existe una relación positiva entre la densidad de carcasas y el porcentaje de cobertura (Morera-Chacón et al. 2019). Esta relación puede estar relacionada a que el jaguar selecciona sitios de mayor cobertura para esconder sus presas y de esta manera protegerla de

posibles carroñeros (Escobar-Lasso 2017), así puede llegar más días a alimentarse y tendrá un mayor intervalo de tiempo para su siguiente cacería (Cavalcanti y Gese 2010). Visto a nivel macro, también se puede considerar esta preferencia por zonas de mayor cobertura, ya que el jaguar prefiere bosques primarios por sobre sitios alterados (Junior et al. 2013). De igual manera, visto desde el punto de vista de la presa, este factor puede estar asociado directamente a la tortuga, específicamente la tortuga verde, ya que se sabe que estas suelen preferir zonas con buena cobertura vegetal para anidar (Cornelius 1976, Drake et al. 2003), por lo tanto la depredación por jaguar también puede estar determinada por la disponibilidad de tortugas que anidan en la zona.

El número de carcasas por hectárea por playa muestra una diferencia, playa Colorada presentó en la mayor densidad, seguida de Nancite y por último Naranjo, resultado que difiere con estudios anteriores que identifican a Nancite como sitio de mayor concentración de carcasas de tortugas (Escobar-Lasso et al. 2017a). Esto hace notar que el sitio con mayor concentración de carcasas por hectárea es la playa con nula presencia humana (Colorada), seguida de la playa con presencia humana media (Nancite) y por último la que tiene más presencia humana (Naranjo); por lo tanto, la tendencia parece demostrar que existe una relación inversa entre presencia humana y depredación de tortugas marinas por jaguares (Herrera 2017). A su vez refuerza la idea que el jaguar tiende a alejarse de los puntos de mayor presencia humana (Arroyo-Arce y Thomson 2016). Al mismo tiempo el factor de presencia humana puede afectar la anidación de tortugas marinas en la playa y por lo tanto, el jaguar esté respondiendo según a la disponibilidad de sus presas (Carrillo et al. 2009).

La distancia a la playa muestra una relación negativa con el número de carcasas por hectárea, lo cual coincide con lo descrito anteriormente en la región del Parque Nacional Tortuguero, donde se ha observado que el jaguar muestra una relación inversa entre la distancia a la playa y la probabilidad de ocupación del hábitat (Arroyo-Arce 2013). Además, por parte de las tortugas puede estar asociado a que existe mayor probabilidad de anidación en playas con distancias cortas desde la zona de bajamar hasta la zona pleamar (Zavaleta-lizárraga y Morales-mávil 2013).

Esta diferencia en la distancia a la playa de las carcasas está asociada a diversos factores, como por ejemplo la playa, pues Naranjo promedió la mayor distancia, seguida de playa Nancite (Fig. 5) y por último, playa Colorada. Este resultado muestra una

relación directa entre distancia de arrastre y nivel de presencia humana (más presencia humana más arrastre), ya que los sitios con menor presencia muestran menor arrastre dentro del bosque, algo muy notorio en campo al visitar playa Colorada, fue la presencia muchas tortugas en la playa (0 m de arrastre) y en Naranjo han llegado a registrarse carcasas hasta 1 km de la línea de playa (Alfaro et al. 2016). Dicha tendencia tiene sentido si se piensa que en Colorada no necesita alejar su presa de la presencia humana, pues esta es inexistente, comparada a Naranjo donde hay visitación turística (Herrera et al. 2017), el jaguar debe esconder más profundo dentro del bosque su presa para evitar perturbaciones.

Incluso la especie de tortuga marina depredada ha demostrado que puede afectar la distancia con respecto a la playa, pues las tortugas loras se encontraban mucho más profundo en el bosque (45.82%) que las tortugas verdes, aunque estudios previos han notado esta tendencia, las diferencias no han sido muy marcadas (Escobar-Lasso et al. 2017a), en este caso probablemente por el número de muestra mayor, refleja una tendencia más clara. También es probable que esta diferencia esté asociada a la dimensiones de cada especie, ya que la diferencia en la distancia es casi del doble, corresponde de igual manera a la diferencia también cercana al doble en los pesos promedios descritos para tortugas verdes (Fonseca et al. 2015) y loras (Cornelius 1976). Por lo tanto, es de esperarse que una tortuga de mayor tamaño como la tortuga verde, sea arrastrada en menor distancia por el jaguar, debido al gasto energético que esto representa, comparado a arrastrar una tortuga lora con casi la mitad del peso.

De igual manera, este aspecto de la distancia a la línea de playa está relacionado positivamente con la cobertura, pues el propósito de mover a la presa está asociado a ocultarla de los carroñeros o presencia humana (Escobar-Lasso 2017). También parece ser que el jaguar mueve más lejos de la playa su presa buscando una mayor cobertura y protección de un bosque más cerrado (Junior et al. 2013).

En conclusión, los factores más importantes relacionados a la distribución de carcasas de tortugas marinas depredadas por el jaguar en el PNSR son: el porcentaje de cobertura por carcasa y su interacción con el porcentaje de cobertura de la zona, playa de anidación y distancia de la línea de vegetación. La distribución de carcasas es diferente en cada playa. Este patrón probablemente esté asociado al nivel de presencia humana en

las playas, pues las playas con menos presencia humana son las que tienen la mayor concentración de carcasas/ha.

Se recomienda en playa Naranjo, la cual tiene visitación turística, regular la actividad en los sitios de más importancia; es decir, evitar que las personas caminen por la playa hacia la sección más al sur durante las noches, donde se concentran las carcasas de tortuga depredadas por jaguar. En el caso de playa Colorada, demostró tener una alta actividad de depredación de tortugas marinas por jaguar, por lo tanto, se recomienda implementar programa de monitoreo de depredación de tortugas marinas por jaguares en dicha playa, ya que actualmente es un lugar muy poco estudiado y ha demostrado ser de gran importancia para la actividad de jaguar y tortugas marinas. Por tales razones los datos obtenidos en esta investigación serán de gran ayuda para mejorar la comprensión de los procesos ecológicos normales, tanto de jaguares como de tortugas marinas, para contribuir a la conservación de estas especies.

7. LITERATURA CITADA

- ACG. 2019. ¿Qué es el Área de Conservación Guanacaste? <<https://www.acguanacaste.ac.cr/acg/que-es-el-acg>>. Accedido 20 jul 2019.
- Alfaro, L. D., V. Montalvo, F. Guimaraes, C. Saenz, J. Cruz, F. Morazan, y E. Carrillo. 2016. Characterization of attack events on sea turtles (*Chelonia mydas* and *Lepidochelys olivacea*) by jaguar (*Panthera onca*) in Naranjo sector, Santa Rosa National Park, Costa Rica. *International Journal of conservation Science* 7:101-108.
- Arroyo-Arce, S. 2013. Selección de hábitat del jaguar (*Panthera Onca*) en el Parque Nacional Tortuguero y su situación en el área de amortiguamiento. Universidad Nacional de Costa Rica.
- Arroyo-Arce, S., y I. Thomson. 2016. Depredación de jaguar *Panthera onca* sobre tortugas marinas en el Parque Nacional Tortuguero, Costa Rica Ubicación: Coastal Jaguar Conservation. Heredia, Costa Rica.
- Arroyo-Arce, S., J. Guildler, y R. Salom-pérez. 2014. Habitat features influencing jaguar *Panthera onca* (*Carnivora* : *Felidae*) occupancy in Tortuguero National Park , Costa Rica. *Revista de Biología Tropical* 62:1449-1458.
- Autar, L. 1994. Sea Turtles Attacked and Killed By Jaguars in Suriname. *Marine Turtle*

Newsletter 67:11-12pp.

Breheeny, P., y W. Burchett. 2017. Visualization of Regression Models Using visreg. *The R Journal* 9:56–71.

Burnham, K. P., y D. R. Anderson. 2002. *Model Selection and Multimodel Inference*. Springer, editor. Second Edi. Fort Collins.

Carrillo, E., R. A. Morera-Avila, y G. Wong-Reyes. 1994. Depredación de tortuga lora (*Lepidochelys olivacea*) y de tortuga verde (*Chelonia mydas*) por el jaguar (*Panthera onca*). *Vida Silvestre Neotropical* 3:48-49.

Carrillo, E., T. K. Fuller, y J. C. Saenz. 2009. Jaguar (*Panthera onca*) hunting activity: Effects of prey distribution and availability. *Journal of Tropical Ecology* 25:563-567.

Cavalcanti, S. M. C., y E. M. Gese. 2010. Kill rates and predation patterns of jaguars (*Panthera onca*) in the southern Pantanal, Brazil. *Journal of Mammalogy* 91:722-736.

Chacón, D., J. Sánchez, y J. Joaquín Calvo Jenny Ash. 2007. *Manual para el manejo y la conservación de las tortugas marinas en Costa Rica; con énfasis en la operación de proyectos en playa y viveros*. Sistema Nacional de Áreas de Conservación, Ministerio de Ambiente y Energía. 101 p. <<http://www.hsi.org/assets/pdfs/manual-turtle-conserv-in-cr.pdf>>.

Cornelius, S. E. 1976. Marine turtle nesting activity at Playa Naranjo, Costa Rica. *Brenesia*. Volumen 8. <<http://orton.catie.ac.cr/cgi-bin/wxis.exe/?IsisScript=OET.xis&method=post&formato=2&cantidad=1&expresion=mfn=001691>>.

Cornelius, S. E. 1986. *The sea turtles of Santa Rosa National Park*. Fundación Parques Nacionales, Costa Rica. Fundación de Parques Nacionales, San José, Costa Rica.

Cuevas-Flores, E., J. C. Faller-Menendez, y A. Anguelo. 2011. *Marine Turtles and Jaguars Two mystical species coexisting on the coast of Quintana Roo, México: Pronatura*.

Drake, D. L., J. E. Behm, M. A. Hagerty, P. A. Mayor, S. J. Goldenberg, y J. R. Spotila. 2003. Marine Turtle Nesting Activity at Playa Naranjo, Santa Rosa National Park, Costa Rica, for the 1998-1999 Season. *Chelonian Conservation and Biology* 4:675-678.

Eckrich, C. E., y D. W. Owens. 2014. Abundance, Distribution and Movements of Olive Ridley Sea Turtles in Costa Rica. *Herpetologica* 51:349-354.

Escobar-Lasso, S. 2017. Depredación Y Carroñeo De Tortugas Marinas Y Uso De Hábitat Del Jaguar En El Parque Nacional Santa Rosa, Costa Rica.

Escobar-Lasso, S., M. Gil-fernández, J. Sáenz, E. Carrillo-jiménez, y G. Wong. 2017a. Distribution and hotspots of the feeding areas of jaguars on sea turtles at a national park in Costa Rica Distribuição e pontos de concentração de áreas de predação de tartarugas. *Neotropical Biology and Conservation* 12:2-11.

Escobar-Lasso, S., M. Gil-Fernández, J. Sáenz, E. Carrillo-Jiménez, G. Wong, L. G. Fonseca, y D. A. Gómez-Hoyos. 2017b. Distribuição e pontos de concentração de áreas de predação de tartarugas marinhas por onças pintadas em parque nacional da Costa Rica. *Neotropical Biology and Conservation* 12:2-11.

Fonseca, L. G., G. A. Murillo, L. Guadamúz, R. M. Spínola, y A. Roldán. 2009. Downward but Stable Trend in the Abundance of Arribada Olive Ridley Sea Turtles (*Lepidochelys olivacea*) at Nancite Beach , Costa Rica (1971 – 2007) Downward but Stable Trend in the Abundance of Arribada Olive Ridley Sea Turtles. 8:19-27.

Fonseca, L. G., S. Arroyo-Arce, I. Thomson, W. N. Villachica, y R. A. Valverde. 2017. New records of jaguar predation on sea turtles, Pacific coast, Costa Rica. *Cat news* 66:36-36pp.

Fonseca, L. G., E. Villachica, Wilberth N Rojas, H. Valverde, W. Quirós, M. Pesquero, y P. T. Plotkin. 2015. Reporte final de la anidación de tortuga verde (*Chelonia mydas*), Playa Nancite, Parque Nacional Santa Rosa, Costa Rica (julio 14 - febrero 15). Repositorio Digital del Área de Conservación Guanacaste.

Fonseca, L. G., W. Villachica, E. Rangel, y R. A. Valverde. 2011. Reporte final de la anidación de tortuga lora (*Lepidochelys olivacea*), Playa Nancite, Parque Nacional Santa Rosa, Costa Rica (Temporada 2010 - 2011). Repositorio Digital del Área de Conservación Guanacaste.

Fretey, J. 1977. Cuases de motalite des tortues luth adults (*Dermodochelys coriacea*) sur le littoral guayanais. *Courrier de la Nature* 52:257-266.

Herrera, H. A. 2016. Actividad diaria y depredación de tortugas marinas por el jaguar (*Panthera onca*) en el Parque Nacional Santa ...

Herrera, H. A. 2017. Actividad diaria y depredación de tortugas marinas por el jaguar (*Panthera onca*) en el Parque Nacional Santa Rosa, Costa Rica. Universidad nacional de Costa Rica.

Herrera, H. A., y E. Carrillo. 2016. Predation on the Hawksbill Turtle *Eretmochelys imbricata* by the Jaguar *Panthera onca* in the Pacific coast of Costa Rica. *Notas Mastozoología* 3:13-16.

Herrera, H., E. Carrillo, J. Saenz, M. Spinola, G. Wong, y S. Escobar-Lasso. 2017. Jaguar (*Panthera onca*) activity patterns and hunting behavior in the Guanacaste Conservation Area, Costa Rica. *Wild Felid Research Grants*.

Honarvar, S. 2007. Nesting Ecology of Olive Ridley (*Lepidochelys olivacea*) Turtles on Arribada Nesting Beaches. Drexel University.

Hughes, D. A., y J. D. Richard. 1974. the Nesting of the Pacific Ridley Turtle *Lepidochelys olivacea* on Playa Nancite, Costa Rica. *Marine Biology* 24:97-107.

Junior, L. C., D. A. Sana, F. Lima, K. C. De Abreu, y A. Uezu. 2013. Selection of habitat by the jaguar, *Panthera onca* (Carnivora: Felidae), in the Selection of habitat by the jaguar, *Panthera onca* (Carnivora: Felidae), in the upper Paraná River, Brazil. *Zoologia*.

Montalvo, V. G., C. S. Bolaños, S. R. Carvajal, y E. C. Jiménez. 2015. Abundancia del jaguar (*Panthera onca*), otros felinos y sus presas potenciales en el Parque Nacional Santa Rosa, Costa Rica Victor. *Research Journal of the Costa Rican Distance Education University* 7:305-311.

Morera-chacón, B. H., A. C. Posadas-García, M. J. Mora-Benavides, y E. Carrillo. 2019. Relationship between vegetation cover and feeding areas of jaguars (*Panthera onca*) on sea turtles in Santa Rosa National Park, Costa Rica. *Food Webs* e00127. Elsevier Inc. <<https://doi.org/10.1016/j.fooweb.2019.e00127>>.

Ramírez, S. 2003. Abundancia relativa y tipos de hábitat preferidos por el jaguar (*Panthera onca*) y el puma (*Puma concolor*) en el Parque Nacional Santa Rosa,

Guanacaste, Costa Rica. Universidad Nacional de Costa Rica.

SINAC. 2020. Área de Conservación Guanacaste (ACG).

<<http://www.sinac.go.cr/ES/ac/acg/Paginas/default.aspx>>. Accedido 20 jul 2020

Troëng, S. 2000. Predation of green (*Chelonia mydas*) and leatherback (*Dermochelys coriacea*) turtles by jaguars (*Panthera onca*) at Tortuguero National Park, Costa Rica. *Chelonian Conservation and Biology* 3:751-753.

<[http://www.conserveturtles.org/pdf/reports/Tortuguero Green Turtle Report 1999.pdf](http://www.conserveturtles.org/pdf/reports/Tortuguero%20Green%20Turtle%20Report%201999.pdf)>.

Veríssimo, D., D. A. Jones, R. Chaverri, y S. R. Meyer. 2012. Jaguar *Panthera onca* predation of marine turtles: Conflict between flagship species in Tortuguero, Costa Rica. *Oryx* 46:340-347.

Zavaleta-lizárraga, L., y J. E. Morales-mávil. 2013. Nest site selection by the green turtle (*Chelonia mydas*) in a beach of the north of Veracruz, Mexico. *Revista Mexicana de Biodiversidad* 84:927-937. Elsevier.

<<http://dx.doi.org/10.7550/rmb.31913>>.

CONCLUSIONES Y RECOMENDACIONES

CONCLUSIONES

Los factores más importantes relacionados a la anidación de tortugas marinas en el PNSR son: la fase lunar, el coeficiente de marea, la playa de anidación y la temperatura de la superficie oceánica. Cada uno influye en mayor o menor medida y forman parte de un complejo proceso. Las anidaciones de tortugas marinas solitarias son diferentes en playa Naranjo y playa Nancite, ya que esta última presenta en promedio un número superior de anidaciones por noche y es muy importante para la anidación de las tortugas loras, pero playa Naranjo posee un número mayor de anidaciones de tortuga verde que playa Nancite, por lo tanto, es una playa con mayor importancia para dicha especie.

El factor más importante relacionado a la depredación de tortugas marinas en el PNSR según este estudio es el número de anidaciones de tortuga verde por noche, este resultado muestra la estrecha relación depredador-presa entre jaguar y tortugas marinas, en especial de la tortuga verde, la cual se encuentra categorizada como en peligro de extinción. Las depredaciones de tortugas marinas por jaguar son diferentes en playa Naranjo y playa Nancite, ya que esta última presenta en promedio depredaciones de tortuga más frecuentes, pero playa Naranjo posee un número mayor de depredaciones de tortuga verde.

Los factores más importantes relacionados a la distribución de carcasas de tortugas marinas (tortuga verde y tortuga lora) depredadas por el jaguar en el PNSR son: el porcentaje de cobertura por carcasa y su interacción con el porcentaje de cobertura de la zona, playa de anidación y distancia de la línea de vegetación. La distribución de carcasas de tortugas marinas depredadas por el jaguar es diferente en cada playa de estudio, ya que playa Colorada presenta en promedio el número superior de carcasas por hectárea, pero el menor número de carcasas totales en toda su extensión; playa Nancite mostró un número de carcasas/ha inferior a playa Colorada, pero superior a playa Naranjo; sin embargo, playa Naranjo posee el mayor número de carcasas en toda su extensión de playa. Este patrón probablemente esté asociado al nivel de presencia humana en las playas, ya que los sectores de las playas de estudio donde registré más anidaciones, depredaciones y carcasas/ha corresponden a los puntos de menor presencia

humana, es decir que la actividad humana está negativamente relacionada a la actividad de las tortugas marinas y jaguares en playas del PNSR.

Las conclusiones de este estudio están limitadas al periodo y sitios de estudio, para saber si estas tendencias se mantienen en el tiempo es necesario un programa de monitoreo a largo plazo de ambas especies.

RECOMENDACIONES

En playa Naranja debido a su visitación turística, se recomienda regular la actividad en los sitios de más importancia para la anidación de tortugas marinas, depredación de éstas por jaguar y distribución de carcasas; es decir, evitar que las personas caminen por la playa hacia la sección más al norte durante las noches, donde se concentra la anidación de tortugas. De igual manera, evitar que caminen hacia el extremo sur, pues este punto es muy importante para la anidación de tortugas verdes y donde se concentran los eventos de depredación por jaguar, así como el mayor número de carcasas/ha. Por lo tanto, las actividades turísticas durante la noche deberían estar limitadas al área de camping o en la playa en los metros más cercanos de la entrada a ésta, para evitar interferir con los procesos ecológicos normales de tortugas marinas y jaguares.

Es necesario un programa de monitoreo permanente que considere la actividad del jaguar y tortugas marinas en las playas de estudio. Estos programas de monitoreo deberían tener énfasis en la tortuga verde, ya que se identificó como especie de gran importancia para el jaguar y la misma ha mostrado un aumento en su actividad en los últimos años en el PNSR. De igual manera, se recomienda un estudio que compare el comportamiento de depredación del jaguar durante anidaciones solitarias en playa Naranja y durante arribadas en playa Nancite, ya que este estudio no consideró las arribadas dentro de los análisis.

En el caso de playa Colorada, se recomienda implementar programa de monitoreo de depredación de tortugas marinas por jaguares, ya que demostró ser la que tiene el mayor número de carcasas de tortugas/ha. Actualmente es un lugar muy poco estudiado y ha demostrado ser de gran importancia para la actividad de jaguar y tortugas marinas, por lo que es de vital importancia garantizar la conservación de esta zona sin alteraciones humanas. De igual manera, es recomendable realizar nuevos estudios del impacto de la

presencia humana sobre la actividad tanto de jaguares como de tortugas en las playas del PNSR, ya que los resultados sugieren una relación negativa entre presencia humana y actividad tanto de jaguares como de tortugas marinas.