

**Universidad de Costa Rica  
Facultad de Ciencias Básicas  
Escuela de Biología**

**Tesis presentada para optar al grado de  
Licenciatura en Biología con énfasis en Zoología**

**Ámbito de hogar y forrajeo de la tortuga candado (*Kinosternon  
scorpioides* Linneo (Testudines:Kinosternidae)) en respuesta al manejo  
del hábitat de la Laguna de Palo Verde, Guanacaste, Costa Rica**

**Sebastián Alvarado Montero  
A60259**

**Ciudad Universitaria Rodrigo Facio  
2016**

## **MIEMBROS DEL TRIBUNAL**

---

**Gerardo Chaves Cordero, M.Sc.**  
**Director de tesis**

---

**Gerardo Umaña Villalobos, M.Sc.**  
**Lector de tesis**

---

**Eduardo Chacón Madrigal, M.Sc.**  
**Lector de tesis**

---

**Federico Bolaños Vives, M.Sc.**  
**Miembro del tribunal examinador**

---

**Javier Trejos Zelaya, Ph.D.**  
**Decano de la Facultad de Ciencias Básicas y Presidente del tribunal**

---

**Sebastián Alvarado Montero**  
**Postulante**

## AGRADECIMIENTOS

A mis padres, Luis Alvarado y Mayela Montero, por su incondicional apoyo desde siempre. Sin la ayuda de ustedes este trabajo no habría sido posible: desde la compra y confección del material necesario para el muestreo, hasta meterse conmigo en la laguna cuando no tenía asistentes que me ayudaran en el campo. Muchísimas gracias a ambos.

Muchas gracias a Mahmood Sasa por el interés en mi proyecto y darme la oportunidad de trabajar en la Estación Palo Verde de la OET, así como por sus palabras de ánimo durante este proceso de investigación. También muchas gracias por conseguirme financiamiento para el hospedaje y la alimentación por medio de los Fondos Holcim-CR, manejados por la OET. También quiero agradecerle a los investigadores de la Estación Palo Verde de la OET: Davinia Beneyto, Sergio Padilla, Tania Vanegas, Lilliam Morales, que me ayudaron en diferentes puntos del muestreo. Gracias a Juan Serrano por el transporte en el parque y ayuda con asuntos de georeferenciación; y a los funcionarios Salomón, Alexander, Romelio y Carlos, que siempre estuvieron disponibles cuando necesitaba algún material o me ayudaban con el muestreo, llegando con alguna tortuga que se habían encontrado de camino.

Al veterinario del Zoológico Simón Bolívar, Randall Arguedas, muchas gracias por su tiempo capacitándome para realizar correctamente el lavado estomacal de las tortugas y su atención cuando requerimos las disecciones. Gracias también a la encargada del zoológico, Yolanda Matamoros, por permitirme hacer las pruebas preliminares en la institución.

Le agradezco a Isaac López, coordinador del Programa de Investigación en el Área de Conservación Arenal Tempisque. Por su atención y diligencia obtuve los permisos de muestreo en el parque con facilidad, ayudándome mucho a agilizar la investigación.

A los asistentes de campo: José Miguel Uribe, Fabricio Vargas, Josué Corrales, Israel Segura y José Pablo Barrantes, por sacar de su tiempo para ayudarme en Palo Verde. Gracias a ustedes pude trabajar con más tranquilidad entre los cocodrilos.

Gracias al profesor Mario Blanco por su atención y ayuda con el análisis de ámbito de hogar. Sus instrucciones e interés fueron muy provechosos. También gracias a Eduardo Chacón y Gerardo Umaña por aceptar ser parte de mi comité asesor, por sus observaciones y consejos. Y finalmente muchísimas gracias a Gerardo “Cachí” Chaves. Sin su apoyo dudo que mi deseo por trabajar con tortugas continentales se hubiera traducido en este trabajo. Más que un profesor y un tutor se ha convertido en un gran amigo.

Muchas gracias a todos.

# ÍNDICE GENERAL

I. INTRODUCCIÓN .....	1
1.1 Marco Teórico .....	1
1.2 Antecedentes.....	2
1.2.1 Palo Verde y el problema con la tifa.....	2
1.2.2 Estudios sobre tortugas continentales en Costa Rica.....	3
1.3 Justificación .....	4
II. OBJETIVOS .....	5
2.1 Objetivo General.....	5
2.2 Objetivos Específicos .....	5
III. MATERIALES Y MÉTODOS.....	6
3.1 Sitio de estudio .....	6
3.2 Especie de estudio .....	6
3.3 Metodología.....	7
3.3.1 Captura de especímenes .....	7
3.3.2 Caracterización de la comunidad vegetal de la laguna .....	8
3.3.3 Análisis del ámbito de hogar de la tortuga candado .....	9
3.3.4 Análisis del contenido estomacal de la tortuga candado.....	11

IV. RESULTADOS .....	14
4.1 Captura de especímenes.....	14
4.2 La comunidad vegetal según el manejo de la laguna .....	14
4.3 Ámbito de hogar de la tortuga candado según el manejo de la laguna .....	16
4.4 Dieta de la tortuga candado según el manejo de la laguna .....	17
V. DISCUSIÓN .....	19
5.1 La comunidad vegetal según el manejo de la laguna .....	19
5.2 Ámbito de hogar de la tortuga candado según el manejo de la laguna .....	20
5.3 Dieta de la tortuga candado según el manejo de la laguna.....	22
VI. CONCLUSIONES .....	24
VII. BIBLIOGRAFÍA .....	26

## LISTA DE CUADROS

Cuadro I. Número de trampas túnel colocadas en la Laguna de Palo Verde según el régimen de lluvias y el tipo de manejo. Entre paréntesis se indica el número de tortugas capturadas.....	34
Cuadro II. Número de individuos de <i>K. scorpioides</i> obtenidos en el PN Palo Verde según la edad, el sexo y el método de captura.....	34
Cuadro III. Medidas promedio $\pm$ DE según la edad y el sexo de los 54 individuos de <i>K. scorpioides</i> capturados en el PN Palo Verde.....	34
Cuadro IV. Plantas emergentes de la Laguna de Palo Verde y porcentaje de cobertura según el manejo del hábitat y el régimen de lluvias 2014-2015, a partir de 130 fotografías para cada categoría, aproximadamente. Lluv: Lluviosa. Trans: Transición.....	35
Cuadro V. Riqueza de especies vegetales de la Laguna de Palo Verde según el manejo del ecosistema y el régimen de lluvias. Se presenta la riqueza de especies observada y la riqueza de especies esperada con su error estándar, calculados a partir de las ecuaciones de Chao (1987). Además, se adjunta el porcentaje de especies que se estima no fueron registradas durante el muestreo.....	36
Cuadro VI. Ítems alimenticios encontrados en el contenido estomacal de 54 individuos de <i>K. scorpioides</i> en el PN Palo Verde según el régimen de lluvias. Se muestra la cantidad de individuos en los que cada ítem fue obtenido. Lluv: Lluviosa. Trans: Transición.....	37
Cuadro VII. Riqueza de ítems en la dieta de <i>K. scorpioides</i> según el manejo de la Laguna de Palo Verde durante la época seca. Se presenta la riqueza de ítems observada y la riqueza de ítems esperada con su error estándar, calculados a partir de las ecuaciones de Chao (1987). Además, se adjunta el porcentaje de ítems que se estima no fueron registrados durante el muestreo.....	38
Cuadro VIII. Riqueza de ítems en la dieta de <i>K. scorpioides</i> en la zona fangueada de Laguna de Palo Verde según el régimen de lluvias. Se presenta la riqueza de ítems observada y la riqueza de ítems esperada con su error estándar, calculados a partir de las ecuaciones de Chao (1987). Además, se adjunta el porcentaje de ítems que se estima no fueron registrados durante el muestreo.....	38
Cuadro IX. Ítems alimenticios encontrados en el contenido estomacal de 25 individuos de <i>K. scorpioides</i> de la Laguna de Palo Verde según el manejo del hábitat durante la época seca. Se muestra la cantidad de individuos en los que cada ítem fue obtenido.....	39

## LISTA DE FIGURAS

- Figura 1. Curva de acumulado de especies de plantas acuáticas en la Laguna de Palo Verde según el régimen de lluvias y el manejo del hábitat (Con=Tifales, Sin=Zona Fanguada). Lluv: Lluviosa. Trans: Transición.....40
- Figura 2. Cobertura vegetal promedio  $\pm$ EE de plantas emergentes en la laguna de Palo Verde a lo largo del régimen de lluvia y según el manejo del hábitat.....40
- Figura 3. Promedio  $\pm$ EE del número de especies vegetales por fotografía en la Laguna de Palo Verde en tres períodos con régimen de lluvia diferente y según el manejo del hábitat.....41
- Figura 4. Dendrograma de disimilitud según índice de Jaccard para los transectos en áreas con diferente categoría de manejo (Con: Tifales, Sin: Zona Fanguada) y régimen de lluvia (Lluv: Lluviosa. Trans: Transición) de acuerdo al número de especies de plantas compartidas en la Laguna de Palo Verde.....41
- Figura 5. Dendrograma de disimilitud según el índice de Morisita para los transectos en áreas con diferente categoría de manejo (Con: Tifales, Sin: Zona Fanguada) y régimen de lluvia (Lluv: Lluviosa. Trans: Transición) de acuerdo al número de especies y la abundancia de las plantas compartidas en la Laguna de Palo Verde.....42
- Figura 6. Área promedio  $\pm$ EE del ámbito de hogar de *K. scorpioides* según el método kernel de estimación de la distribución del uso del hábitat (kUD) al 95% y 50% (área núcleo) de acuerdo al manejo de la Laguna de Palo Verde.....42
- Figura 7. Distancia recorrida promedio  $\pm$ EE por *K. scorpioides* según el tipo de movimiento registrado y el manejo de la Laguna de Palo Verde.....43
- Figura 8. Curva de acumulado de ítems de la dieta de 54 individuos de *K. scorpioides* en la Laguna de Palo Verde según el régimen de lluvias.....43
- Figura 9. Número de individuos de *K. scorpioides* clasificados según la amplitud de la dieta ( $B_A$ ) y el tipo de manejo de la Laguna de Palo Verde .....44
- Figura 10. Número de individuos de *K. scorpioides* clasificados según su amplitud de la dieta ( $B_A$ ) y el régimen de lluvias en la Laguna de Palo Verde.....44
- Figura 11. Número de individuos de *K. scorpioides* según el tipo de alimento encontrado en el contenido estomacal y el manejo de la Laguna de Palo Verde.....45

## RESUMEN

La Laguna de Palo Verde, en Guanacaste, Costa Rica, presenta una dominancia de la planta *Typha domingensis*, que ha llegado a cubrir la mayor parte del humedal. Para controlarla se ha implementado el fangueo, que reduce su cobertura y abre espejos de agua. Las tortugas continentales responden muy bien ante los cambios del ambiente donde viven. Debido a esto, el presente estudio tiene el objetivo de comprobar el efecto del fangueo de *T. domingensis* sobre el forrajeo de la tortuga *Kinosternon scorpioides*, determinando así la viabilidad de esta técnica de manejo para estimular la diversidad de especies en el humedal. Se midió la cobertura vegetal de la laguna en los tifales y zonas fangueadas, calculando el área ocupada por cada especie de planta. Los tifales presentan una menor diversidad de plantas y no varían con el régimen de lluvias, mientras que las zonas fangueadas tienen una mayor diversidad de plantas y experimentan sucesión de especies con el paso del tiempo. Al comparar el ámbito de hogar y la trayectoria de las tortugas se encontró que son similares en ambos tipos de ambientes. Los análisis de contenidos estomacales muestran que las tortugas son omnívoras y oportunistas. Sin embargo, la composición de la dieta es más diversa en las zonas fangueadas que en los tifales. A diferencia de estos, en la zona fangueada la sucesión en la comunidad vegetal se traduce en una mayor diversidad de recursos con el paso del régimen de lluvias. Dada la constancia en los tifales y su baja diversidad vegetal es de esperar que la dieta de las tortugas también sea más pobre en este ambiente. Esto hace del manejo de la laguna por fangueo una herramienta necesaria para mantener la viabilidad del ecosistema y la conservación de las especies que lo utilizan.

# I. INTRODUCCIÓN

## 1.1 Marco Teórico

La pérdida de hábitat es una de las principales amenazas a la diversidad biológica. Alrededor del 60% de vertebrados terrestres se encuentran en peligro por reducción o pérdida total de los ambientes que utilizan (Brooks *et al.*, 2002). Entre los factores que incentivan este proceso está la propagación de especies invasoras, que alteran los ecosistemas terrestres y acuáticos a nivel mundial (Gurevitch & Padilla, 2004). Al ser las plantas los principales estructuradores del hábitat, la colonización de especies invasoras cambia la arquitectura del ecosistema y la composición de especies nativas (Gibbons *et al.*, 2002). Esto se da, entre otras cosas, por la intervención espacial, e incluso química, que generan las especies invasoras, llegando a formar extensos parches monoespecíficos y hostiles para el resto de la comunidad (Ridenour & Callaway, 2000).

Ante esta problemática se han desarrollado medidas para regular las poblaciones de las especies invasoras, manteniendo la diversidad biológica de la comunidad original. Una de las herramientas avaladas por ecólogos y biólogos conservacionistas para estimular la heterogeneidad biológica en ecosistemas bajo manejo es la producción de disturbios (Brawn *et al.*, 2001). Ambientes con grandes reservas de organismos son capaces de recuperarse luego de disturbios intermedios, los cuales fomentan la sucesión y madurez de ecosistemas más diversos al promover la presencia de especies de gran capacidad competitiva y especies de alta capacidad colonizadora (Hobbs & Huenneke, 1992; Hughes, 2010). Este tipo de manejo debe desarrollarse bajo un buen planeamiento. De no ser así, puede provocar impactos no deseados o inesperados sobre las especies nativas y el ecosistema (Zavaleta *et al.*, 2001). De ahí la importancia de utilizar organismos sensibles a los cambios en el ambiente para comprobar qué resultados se obtienen con el manejo de la zona.

Un aspecto de la biología de los organismos que varía notablemente con cambios en el ecosistema es el uso del hábitat (Hernández & Laundré, 2005). En el caso de organismos

móviles, como animales, el ámbito de hogar es un parámetro importante a la hora de determinar el uso que se hace del ambiente. Esto se debe a que el ámbito de hogar comprende el área en la cual el individuo se desplaza normalmente mientras realiza sus actividades diarias y aprovecha los recursos disponibles (Stickel, 1950). La actividad del animal puede variar con la distribución, diversidad y abundancia de recursos (Hall & Steidl, 2007), factores que se ven fuertemente afectados por la presencia de plantas exóticas o mal manejo del ecosistema.

La composición de la dieta de un animal también es un indicador del uso del hábitat, mostrando qué recursos son aprovechados en el área abarcada. En animales como tortugas continentales se puede observar muy bien la calidad del hábitat por medio de la disponibilidad y diversidad de recursos presentes en la dieta (Kazantzidis & Goutner, 1996). Se ha visto, por ejemplo, que algunas tortugas diversifican sus hábitos alimenticios en una dieta más generalista cuando la disponibilidad de recursos es baja. Cuando cambia la estación y su hábitat presenta una mayor riqueza de recursos, se especializan en los alimentos de su preferencia (Chen & Lue, 1999). Del mismo modo, algunas especies de estos reptiles cambian su actividad en los cuerpos de agua según la disponibilidad de recursos o las características físico-químicas del ambiente, así como por efecto de las condiciones climáticas sobre el hábitat (Nieuwolt, 1996; Roe *et al.*, 2009). Esto hace de las tortugas indicadores útiles de la composición y funcionamiento del ecosistema donde viven.

## **1.2 Antecedentes**

### **1.2.1 Palo Verde y el problema con la tifa**

La laguna del Parque Nacional Palo Verde (PNPV), en Guanacaste, presenta una sobreabundancia de la planta acuática tifa (*Typha domingensis*). La tifa es de carácter perenne, por lo que su población no se ve regulada por la estacionalidad de la laguna, como el resto de las especies vegetales en el humedal. El género *Typha* tiene una amplia distribución a nivel mundial y suele ser percibido como una mala hierba por dominar cuerpos de agua, producir colmatación y desplazar otras especies vegetales nativas (Morton, 1975). Originalmente la tifa ocupaba pequeños parches de 40-50 ha en la Laguna de Palo Verde. Se ha propuesto como posible causa de su expansión la eliminación del

ganado por el establecimiento de la zona como Parque Nacional en 1978 (Bufford & González, 2012). No obstante, estas fechas coinciden también con la intensificación del fenómeno del Niño (McPhaden *et al.*, 2006), lo cual ha reducido notablemente la precipitación en el área del Tempisque en los últimos años. A partir de este momento la tifa llegó a cubrir hasta un 95% de las 500 ha del humedal para 1988 (McCoy, 1996). Esto restringió el desarrollo de espacios someros y de aguas abiertas con vegetación flotante, de gran atractivo para aves migratorias de humedales (Trama, 2005). El problema se ha visto agravado en los últimos años por la pérdida de agua que ha sufrido la cuenca del Tempisque a causa de las concesiones otorgadas en la zona (hasta 164 para el 2008), lo cual ha comprometido el caudal del río y los humedales que alimenta (Guzmán Arias, 2013).

En 1990 el personal del PNPV adoptó el fanguero: una técnica utilizada para preparar suelos en el cultivo de arroz inundado. Esta consiste en tractores con ruedas de hierro modificadas con tubos horizontales que aplastan la tifa, sumergiendo el vástago y cortando la conducción de oxígeno (Trama, 2005). Para el 2014 se ha eliminado la cobertura de tifa en 146 ha, aumentando la abundancia y diversidad de aves, tanto locales como migratorias, al igual que en otros grupos de animales como peces e insectos (Soto & López, 2014).

### **1.2.2 Estudios sobre tortugas continentales en Costa Rica**

La información que se tiene sobre la historia natural de las tortugas continentales del país es muy general (Acuña-Mesén, 1994). Sobre este grupo de reptiles hay trabajos de ecología sobre el desove en *Trachemys scripta venusta* (Moll, 1990), la morfología del caparazón de *Rhinoclemmys pulcherrima* (Acuña-Mesén & García-Díaz, 1999) y la distribución de tortugas en el Valle Central (Acuña *et al.*, 1983). En cuanto a *K. scorpioides* se conoce la morfometría del dimorfismo sexual (Acuña-Mesén & Márquez-Baltán, 1993), los mecanismos de alimentación por succión y el tiempo que permanecen sumergidas, que va de un minuto a una hora (Monge-Nájera & Morera-Brenes, 1987; Morera-Brenes & Monge-Nájera, 2011).

Con las poblaciones de *K. scorpioides* en PNPV se ha investigado el efecto de las quemadas sobre el tamaño y estructura poblacional de la tortuga, donde las hembras y los juveniles tienen la mortalidad más alta (Acuña-Mesén, 1989; Acuña-Mesén, 1990).

También hay trabajos sobre el movimiento en tierra de *K. scorpioides*, que migra hacia el bosque y pastizales cercanos a la laguna para estivar (Teska, 1976). Castañeda (2005) estudió la escogencia de sitios de anidación, demostrando la vulnerabilidad que presentan ante la presencia de ganado en el PNPV. También observó la actividad en el ambiente terrestre, encontrando que la tortuga es más activa entre 0600-0800 horas y 1600-2000 horas. Además, describe excursiones hacia el ambiente terrestre para anidar y buscar sitios de estivación.

### **1.3 Justificación**

Se han obtenido buenos resultados con el aumento en la diversidad de aves al controlar la población de tifa y crear espejos de agua en la laguna del PNPV. Sin embargo, no se cuenta con algún otro indicador animal que determine directamente la composición del ecosistema que se está creando con el fangueo. Es ahí donde la tortuga candado juega un papel importante, pues pertenece a un grupo de animales sensibles a los cambios en el hábitat. Además, *K. scorpioides* es una especie omnívora y que no presenta una partición clara en el uso del recurso a lo largo de su vida o según el sexo (Hulse, 1974; Kofron & Schreiber, 1985; Vogt & Guzman Guzman, 1988). Esto es ventajoso en primer lugar porque la muestra obtenida de la dieta de la tortuga no se vería sesgada por el sexo o la edad del individuo. También, al ser omnívoras la muestra abarca una mejor representación de los recursos disponibles en el ecosistema. Por estas características el uso de la tortuga candado como modelo produciría una visión más amplia de las consecuencias del manejo del humedal de Palo Verde.

Otra razón por la cual es necesario profundizar en la biología acuática de *K. scorpioides* es que, a pesar de ser una especie de amplia distribución y relativamente común (Savage, 2002), se desconoce mucho de su historia natural en estos ambientes. De esta forma los resultados obtenidos con esta investigación enriquecerían los conocimientos que se tienen sobre su biología, otorgando así herramientas para su conservación.

## II. OBJETIVOS

### 2.1 Objetivo General

Determinar el efecto del manejo de la planta *T. domingensis* por medio de fangueo en la laguna del PNPV sobre el forrajeo de la tortuga *K. scorpioides*.

### 2.2 Objetivos Específicos

1. Caracterizar la comunidad vegetal de la laguna del PNPV entre las zonas tratadas con fangueo y zonas donde predomina la tifa.
2. Comparar el ámbito de hogar de la tortuga candado entre las zonas tratadas con fangueo y zonas donde predomina la tifa.
3. Comparar la dieta de la tortuga candado entre las zonas tratadas con fangueo y zonas donde predomina la tifa.

### III. MATERIALES Y MÉTODOS

#### 3.1 Sitio de estudio

El PNPV se ubica en la provincia de Guanacaste, Costa Rica (10°23'N, 85°19"W). La laguna presenta una dinámica de llenado durante la época lluviosa de mayo a noviembre, llegando a una profundidad promedio de 1.50 m. Entre diciembre y febrero la profundidad de la laguna se reduce a cerca de 40 cm, secándose por completo entre marzo y abril (Trama *et al.*, 2009). Durante el período de estudio la laguna contenía agua.

La temperatura anual promedio del PNPV es de 25°C y presenta una precipitación anual promedio de 1267-1717 mm, variando de 714 mm a 2130 mm (Powers *et al.*, 2008). El sitio corresponde a la zona de vida de bosque tropical seco (Holdridge, 1967) y presenta áreas con bosque seco deciduo, bosque ribereño, sabanas y humedales (Ramírez-Arce, 2015).

El trabajo se llevó a cabo en el margen norte de la Laguna de Palo Verde, en el área comprendida entre las estaciones biológicas del Ministerio de Ambiente y Energía (MINAE) y la Organización para Estudios Tropicales (OET). Los muestreos se realizaron en la segunda mitad de noviembre 2013 (Lluviosa 1), segunda mitad de diciembre (Transición 1) y mediados de febrero 2014 (Seca 1). Luego se reanudó el muestreo entre finales de setiembre y principios de octubre 2014 (Lluviosa 2), continuando en la segunda mitad de diciembre 2014 (Transición 2), y la segunda mitad de enero y febrero 2015 (Seca 2).

#### 3.2 Especie de estudio

*K. scorpioides*, o tortuga candado, se reconoce por la presencia de dos o tres quillas en la parte dorsal del caparazón, un pico en la mandíbula superior y un patrón manchado de color rojo o anaranjado en la cabeza (Savage, 2002). A diferencia de las hembras, los machos tienen marcas negras más fuertes en la cabeza, cuello, garganta y mentón. El plastrón en machos es cóncavo, mientras que en la hembra es más plano. Por último, los

machos cuentan con una cola mucho más grande que las hembras, con el margen anterior de la cloaca extendiéndose por lo menos 2 cm más allá del margen posterior del plastrón (Acuña-Mesén & Márquez-Baltán, 1993).

Esta tortuga se distribuye desde el sur de México hasta Brasil. En Costa Rica se ubica desde el nivel del mar hasta 2500 msnm a lo largo de la vertiente Pacífica (Acuña-Mesén, 1993). Se ha observado en quebradas, ríos, lagos y pantanos, donde se reporta una alimentación carnívora basada en insectos, moluscos, renacuajos, peces, lombrices y arañas, llegando incluso a ser carroñeras (Acuña-Mesén, 1993). A lo largo de su distribución se reporta una preferencia por remansos tranquilos y estanques aislados, así como áreas abiertas inundables (Berry & Iverson, 2011). También se ha observado una tendencia a ser animales gregarios durante su permanencia en ambientes acuáticos, aunque realizan movimientos solitarios cuando salen del agua a ovopositar o a buscar sitios de estivación (Marquez, 1995).

### **3.3 Metodología**

#### **3.3.1 Captura de especímenes**

Para la captura de las tortugas se utilizó trampas túnel rectangulares de 30 cm de ancho y alto, con 60 cm de largo. Estas trampas consistieron en una armazón de hierro forrada por tela de cedazo y con dos entradas en los dos extremos con forma de embudo. Las trampas fueron diseñadas con un conducto ascendente para facilitarle al individuo capturado el ascenso a la superficie a respirar. Las trampas se colocaron aleatoriamente, procurando que estuvieran a una distancia mayor a los 10 m entre sí para evitar traslape en la medición de cobertura vegetal. Las trampas fueron georeferenciadas y revisadas cada 24 horas. Se utilizó como carnada atún o pedazos de tilapia aislados en una bolsa perforada dentro de la trampa, de manera que no contaminara la dieta de las tortugas capturadas (Parmenter, 1980).

La captura de especímenes dentro de la laguna se complementó con transectos a lo largo del sendero principal del PNPV, que lleva desde la OET hasta Puerto Chamorro, en el Río Tempisque. Los recorridos se realizaron al inicio de la mañana (0500h-0630h), al final

de la tarde (1600h-1730h) y en la noche (2000h-2130h), realizando un esfuerzo de muestreo de aproximadamente 810 horas/hombre. Estos períodos fueron escogidos por ser los momentos del día donde se ha reportado que la tortuga candado presenta una mayor actividad fuera del agua (Castañeda, 2005). Como la digestión en tortugas tarda aproximadamente 24 horas (Legler, 1970), el contenido estomacal colectado de los individuos fuera del agua fue representativo de su dieta dentro del humedal.

A las tortugas capturadas se les hizo una muesca en las placas marginales para su identificación en caso de recaptura (Cagle, 1944). El sexo de cada individuo se determinó según las características de la longitud de la cola y forma del plastrón mencionadas anteriormente. También se les midió el largo y ancho recto del caparazón y se pesaron en una balanza analítica ( $\pm 0.01$  g). Según estas medidas se clasificaron los individuos capturados en adultos y juveniles. Castañeda (2005) determinó un largo de caparazón de 14 cm como el límite entre juveniles y adultos. Estos procedimientos cuentan con el visto bueno del SINAC y el MINAE según la resolución N° 092-2013-ACAT y N° 009-2015-ACAT.

### **3.3.2 Caracterización de la comunidad vegetal de la laguna**

Para determinar el efecto que el fangueo ha tenido en la comunidad de plantas emergentes de la laguna del PNPV se caracterizó la cobertura vegetal en las zonas fangueadas y los tifales. De esta forma se pudo comprobar si el forrajeo de las tortugas realmente refleja la estructura del ecosistema. Para esto se utilizó como referencia las trampas colocadas en setiembre-octubre del 2014 (época lluviosa), en diciembre del 2014 (período de transición) y en enero del 2015 (época seca).

A partir de cada trampa se trazaron cuatro transectos perpendiculares de 5 m de longitud. Con una cámara Nikon D5100 y lente Nikon 18-55 mm se fotografió la superficie de la laguna de manera que abarcara 100 cm de longitud del transecto, tomando un total de 20 fotos por punto. Cada fotografía contuvo un área de  $6623.38 \text{ cm}^2$ . En las fotografías se identificó cada planta hasta el taxón más específico posible, utilizando como guía el libro de Crow (2002). Utilizando los programas Photoshop Elements® e ImageJ se seleccionó cada especie de las fotos y se midió el área cubierta.

Contabilizando el número de fotos en las que apareció cada especie de planta se calculó el esperado de especies según el régimen de lluvias y para los dos ambientes muestreados. Estos valores fueron estimados a partir de la ecuación Chao (1987). Por medio del valor esperado y el observado se pudo calcular el porcentaje de especies que se estima no fueron registradas durante el muestreo, determinando así su efectividad.

Con las mediciones realizadas a las fotografías se obtuvo el área con cobertura vegetal, utilizada para determinar si el fangueo afecta la presencia de plantas acuáticas y cómo varía esta según el régimen de lluvias. Luego se comparó el número de especies en la cobertura vegetal en zonas fangueadas y tifales según el régimen de lluvias. De este modo se determinó si el manejo de la laguna afecta la riqueza de especies y la sucesión de la comunidad a lo largo del período en que la laguna contiene agua. En ambos casos se utilizó un ANDEVA factorial no balanceado, promediando por foto la cobertura vegetal y el número de especies presentes.

Se determinó el efecto del manejo de la laguna sobre la diversidad de la comunidad calculando la disimilitud de la cobertura vegetal en las zonas fangueadas y tifales según el régimen de lluvias. La disimilitud se calculó según la riqueza de especies (índice de Jaccard) y tomando en cuenta también la abundancia de cada especie (índice de Morisita). Para la abundancia, como no fue posible cuantificar cada individuo por los hábitos de crecimiento de la mayoría de las plantas encontradas, se procedió a calcular el porcentaje de cobertura de cada especie en las fotos. El análisis de conglomerado se llevó a cabo mediante el método de vecino más cercano (o “single linkage” en inglés). Todos estos análisis se llevaron a cabo con el programa R 3.2.1 (R Core Team, 2015). La curva de rarefacción, el estimado de Chao y los índices de disimilitud se obtuvieron a partir de la biblioteca Vegan (Oksanen *et al.*, 2015).

### **3.3.3 Análisis del ámbito de hogar de la tortuga candado**

Para la comparación según el manejo de la laguna en los análisis de ámbito de hogar y dieta se delimitó la muestra a los individuos capturados durante la época seca. Esto se debe a que fue el único período en que se capturó tortugas en los dos tipos de ambientes

estudiados. De esta forma la muestra que se trabajó fue de 25 individuos: seis capturados en tifales y 19 provenientes de zonas fangueadas.

Se comparó el ámbito de hogar de la tortuga candado según el manejo del hábitat. Para esto se colocó un dispositivo de rastreo construido a partir de bobinas metálicas de máquina de coser industrial que contenían hilo de poliamida de 0.25 mm. Las bobinas se sujetaron al caparazón por medio de un eje fijado con pegamento epóxico (Stickel, 1950). El dispositivo fue colocado de tal manera que no sobresaliera verticalmente del caparazón de la tortuga, evitando así que interfiriera con el movimiento del animal.

Luego del procesamiento, las tortugas fueron devueltas a zonas fangueadas de la laguna o a los tifales, según donde fueron capturadas inicialmente. De esta forma se comparó el territorio abarcado y el movimiento desarrollado en estos dos ambientes. El extremo suelto del hilo en la bobina se ató a un punto fijo y se dejó a la tortuga moverse durante 48 horas. Al cabo de este período se relocalizó al individuo y se siguió el hilo de la bobina, utilizando un GPS marca Garmin<sup>®</sup>, modelo GPSmap 60CSx, para georeferenciar la trayectoria descrita.

Las trayectorias registradas con el GPS se ingresaron al programa R 3.2.1 (R Core Team, 2015) y se analizó el ámbito de hogar utilizando la biblioteca AdeHabitatHR (Calenge, 2006). Con esta biblioteca se calculó el polígono mínimo convexo (MCP: minimum convex polygon), tomando en cuenta el 100% de las relocalizaciones de las tortugas, pues no se registraron movimientos extremos. Se define que ocurrió una relocalización en aquellos puntos donde la tortuga cambió de dirección en su trayecto. Además, se utilizó el método kernel para estimar la distribución del uso del hábitat (kUD: utilization distribution). Para el parámetro de suavizado se utilizó el ancho de banda de referencia ('href') para todos los individuos. A partir de estos análisis se obtuvo el MCP para cada individuo, así como el kUD tomando en cuenta el 95% del uso de hábitat y el 50% (área núcleo). Esto último se hizo con el fin de comparar si el área núcleo del ámbito de hogar de las tortugas es constante según el manejo del hábitat. El MCP, aunque ahora su definición no es tan usada, se calculó como referencia para trabajos anteriores (Calenge, 2015).

También se analizó el movimiento realizado por las tortugas utilizando la biblioteca AdehabitatLT (Calenge, 2006). Esto se hizo para determinar si el manejo del hábitat provoca diferencias en los movimientos realizados por las tortugas. Para esto se utilizó el método de Lavielle (1999, 2005), con el cual se divide la trayectoria en fragmentos según la distancia y el cambio de dirección entre relocalizaciones. Se categorizó los fragmentos de las trayectorias en movimientos de forrajeo (distancias cortas y cambios de dirección bruscos entre relocalizaciones, usualmente concentrados en un área pequeña del ámbito de hogar), o movimientos de tránsito (relocalizaciones más distanciadas entre sí y sin cambios de dirección bruscos).

Para determinar si el ámbito de hogar de las tortugas estimado por el método MCP varía según el manejo de la laguna, se comparó los promedios de las áreas estimadas con la prueba U de Mann-Whitney. A partir del método kUD se determinó la variación del ámbito de hogar según el área estimada (50% y 95%) y el manejo de la laguna. Del mismo modo, se comparó la trayectoria de las tortugas según el tipo de movimiento descrito y el manejo de la laguna. Para ambos análisis se utilizó un ANDEVA factorial no balanceado.

### **3.3.4 Análisis del contenido estomacal de la tortuga candado**

A cada tortuga se le aplicaron lavados estomacales inyectando agua en el tracto digestivo por medio de una sonda de acero inoxidable y de punta redonda (Legler, 1977). El contenido estomacal de cada individuo se conservó en alcohol al 70% y se identificó cada ítem al taxón más específico posible. Para cada ítem se registró la abundancia y el volumen por medio de desplazamiento de un volumen de agua conocido. Para esto se utilizó pipetas de  $\pm 0.1$  mL y de  $\pm 0.01$  mL (Bury, 1986). A partir de la abundancia se calculó la frecuencia de aparición. Esta frecuencia está definida como el número de muestras que contienen un ítem de la dieta con respecto al número total de muestras (Chen & Lue, 1999).

Utilizando la frecuencia de cada ítem alimenticio se hizo un análisis de diversidad calculando el número de ítems esperado según el manejo de la laguna y para cada categoría del régimen de lluvias. Estos valores se obtuvieron con la ecuación Chao (1987). Utilizando el valor esperado y observado se calculó el porcentaje de ítems que se estima no fueron

encontrados en el muestreo y que forman parte de la dieta de las tortugas, determinando de esta forma la representatividad de la muestra obtenida.

Además, para cada ítem se calculó el índice de importancia relativa (IRI: index of relative importance) siguiendo el método de Bjorndal *et al.* (1997). El IRI se calcula a partir de la siguiente fórmula:  $IRI = \frac{100(F_i V_i)}{\sum_i^n (F_i V_i)}$ . F corresponde a la frecuencia de aparición, V al porcentaje del volumen total del contenido estomacal de un individuo, y n es el número de ítems de comida. El IRI se utilizó para calcular la amplitud y el traslape de la dieta de las tortugas según el manejo de la laguna y el régimen de lluvias.

La amplitud de la dieta (B) se calculó con la medida estandarizada de Levins (1968). La fórmula es la siguiente:  $B = \frac{1}{\sum IRI^2}$ . Esta medida de la amplitud de la dieta se estandariza ( $B_A$ ) a partir de  $B_A = \frac{B-1}{N-1}$ , donde N es el número de ítems encontrados en la dieta.  $B_A$  da como resultado un valor entre 0.0 y 1.0, siendo 0.0 un individuo con una dieta amplia. Un individuo con un valor de 1.0 presenta una dieta restringida (Chen & Lue, 1999).

El traslape de la dieta ( $R_o$ ) según el régimen de lluvias y el manejo del hábitat se calculó a partir de la medición de Horn (1996). Esta medición se deriva de las siguientes fórmulas:  $H(X + Y) = \sum_{i=1}^S \frac{x_i + y_i}{X + Y} \log \frac{X + Y}{x_i + y_i}$ , donde se tiene la muestra X ( $X = \sum_{i=1}^S x_i$ ) y la muestra Y ( $Y = \sum_{i=1}^S y_i$ ). El valor de  $x_i$  corresponde al valor de IRI para el ítem  $i$  en la muestra X. Del mismo modo sucede con  $y_i$  para la muestra Y. S es el total de ítems en ambas muestras. El valor de  $H(X+Y)$  corresponde al valor observado de H ( $H_{obs}$ ). Debe calcularse el valor máximo de H ( $H_{max} = \sum_{i=1}^S \frac{x_i}{X+Y} \log \frac{X+Y}{x_i} + \frac{y_i}{X+Y} \log \frac{X+Y}{y_i}$ ) y el valor mínimo ( $H_{min} = \frac{X}{X+Y} \left[ \sum_{x=1}^S \frac{x_i}{X} \log \frac{X}{x_i} \right] + \frac{Y}{X+Y} \left[ \sum_{y=1}^S \frac{y_i}{Y} \log \frac{Y}{y_i} \right]$ ). A partir de esto se obtiene  $R_o = \frac{H_{max} - H_{obs}}{H_{max} - H_{min}}$ . Esto produce valores entre 0.0 y 1.0, siendo 0.0 muestras completamente distintas entre sí y 1.0 muestras donde hay un traslape total.

Para comparar la amplitud de la dieta de las tortugas según el manejo de la laguna (sólo época seca) y el régimen de lluvias (sólo zona fangueada) se realizó una prueba G.

Para esto se categorizó cada individuo según el  $B_A$  calculado. Las tortugas con dieta amplia presentaban valores de  $B_A < 0.50$ , mientras que los individuos que presentaban valores de  $B_A > 0.50$  se categorizaron como dieta restringida. También se categorizó a las tortugas de acuerdo al tipo de ítem ingerido (planta o animal). Esta categorización de la dieta se comparó según el manejo de la laguna por medio de una prueba G. Además, se calculó el índice de disimilitud de los recursos ingeridos entre zonas fangueadas y tifales. Se tomó en cuenta la riqueza de ítems (índice de Jaccard), así como la abundancia de cada uno (índice de Morisita). Para calcular el esperado de ítems según Chao y la disimilitud de la dieta se utilizó el biblioteca Vegan (Oksanen *et al.*, 2015).

## IV. RESULTADOS

### 4.1 Captura de especímenes

Se trabajó con 14 trampas túnel, colocando siete en cada uno de los dos tipos de ambientes según el manejo de la laguna (tifales y zonas fangueadas). Al cabo de  $7\pm 3$  días (promedio más menos una desviación estándar) las trampas fueron relocalizadas, realizando un esfuerzo de 14 trampas por estación (Cuadro 1). La época de transición del 2014 fue la única donde no hubo relocalización de las trampas, por lo que hay un esfuerzo de sólo siete trampas para cada ambiente.

Como se indica en el Cuadro 1, la captura de tortugas por este medio fue muy baja: apenas 12 individuos a partir de un esfuerzo de muestreo de 156 trampas. Junto con las tortugas capturadas a lo largo del transecto establecido se obtuvo un total de 54 individuos. No se realizó ninguna recaptura ni se registró movimiento de individuos entre tifales y zonas fangueadas. Se capturó un mayor número de hembras que de machos: casi un 75% de los individuos procesados (Cuadro 2). Durante los muestreos de la temporada 2013-2014 se capturaron siete individuos para cada estación. En el período 2014-2015 se capturaron nueve tortugas en la época lluviosa, seis durante la época de transición y 18 en la época seca.

El Cuadro 3 muestra las medidas realizadas a los 54 individuos capturados. Los adultos en promedio muestran un largo recto del caparazón similar en ambos sexos ( $U=232$ ,  $g.l.=52$ ,  $p=0.77$ ), pero las hembras tienen un ancho recto mayor que los machos ( $U=341.50$ ,  $g.l.=52$ ,  $p=0.04$ ). La masa de los individuos de diferente sexo no fue significativamente distinta, aunque hay una tendencia a que las hembras tengan más masa que los machos ( $U=334$ ,  $g.l.=52$ ,  $p=0.06$ ).

### 4.2 La comunidad vegetal según el manejo de la laguna

Se registró un total de 35 especies de plantas acuáticas emergentes en la laguna, distribuidas en 22 familias (Cuadro 4). En las zonas fangueadas dominó *Neptunia natans*,

principalmente en la época lluviosa. Para la época seca la cobertura de esta especie disminuyó en promedio hasta un 80%, siendo sustituida por algas y *Heteranthera limosa*. En los tiales, sin embargo, la especie dominante fue *T. domingensis*, cuya cobertura se mantuvo relativamente constante a lo largo del régimen de lluvias.

Según la estimación de especies vegetales presentes en la laguna según el régimen y el manejo del hábitat, se logró obtener una buena muestra de la comunidad de plantas (Cuadro 5). El ámbito del porcentaje de especies no encontradas va de 0 a 23.08%, equivalentes a una diferencia de seis especies entre observadas y estimadas. Según las curvas de acumulación (Fig. 1), en el tial es de esperar un menor número de especies vegetales que la zona fangueada. El esfuerzo de muestreo que se debe realizar para encontrar las especies de plantas presentes en el tial es mucho menor que en las zonas fangueadas.

Los tiales presentaron una mayor cobertura vegetal que las zonas fangueadas ( $F_{(1/1013)}=328.15$ ,  $p<0.01$ , Fig. 2). Con el cambio del régimen de lluvias la laguna experimentó cambios en la cobertura vegetal ( $F_{(2/1013)}=34.72$ ,  $p<0.01$ ), pero estos sólo fueron sensibles en las zonas fangueadas ( $F_{(2/1013)}=23.27$ ,  $p<0.01$ ). Mientras que en los tiales la cobertura promedio fue constante a lo largo del tiempo, las zonas fangueadas experimentaron en promedio una gran reducción de la cobertura vegetal en la época de transición, recuperándose luego durante la época seca (Fig. 2).

El número de especies promedio que se encontraron por fotografía fue mayor en las zonas fangueadas que en los tiales ( $F_{(1/1013)}=328.15$ ,  $p<0.01$ , Fig.3). Del mismo modo que la cobertura promedio, el número de especies encontradas varía con el régimen de lluvias ( $F_{(2/1013)}=34.72$ ,  $p<0.01$ ). Sin embargo, esto sólo se observa en las zonas fangueadas, donde el conteo de especies por fotografía aumenta con el paso de la época lluviosa a la época seca ( $F_{(2/1013)}=23.27$ ,  $p<0.01$ ).

Al calcular la disimilitud de las comunidades vegetales de la laguna a partir de la riqueza de especies (Índice de Jaccard) se obtuvo dos grupos bien diferenciados. En la Figura 4 se puede observar que el dendrograma divide las comunidades según el manejo del hábitat, con una disimilitud alrededor del 90%. Además, respaldando los resultados

anteriores, muestra que la composición de especies en los tifales es más similar a lo largo del régimen de lluvias que en las zonas fangueadas. Cuando se realiza el análisis de disimilitud tomando en cuenta también la abundancia de especies (en este caso la cobertura, Índice de Morisita), se obtiene un resultado similar (Fig. 5). Sin embargo, la disimilitud entre los dos grupos es cerca de 80%.

#### 4.3 Ámbito de hogar de la tortuga candado según el manejo de la laguna

Se colocó el dispositivo de rastreo a 16 tortugas, pero sólo se obtuvo información útil de 11 de ellas. Las demás se descartaron por presentar trayectos incompletos (separación entre el dispositivo y la tortuga o interrupción del hilo) o trayectos muy rectos con los que fue imposible estimar el ámbito de hogar. Los 11 trayectos utilizados corresponden a tortugas de la época seca. De estas, ocho fueron colocadas en la zona fangueada y tres en el tifal.

El área promedio abarcada por el ámbito de hogar de las tortugas según el método MCP es muy similar según el manejo de la laguna ( $W=13$ ,  $g.l.=10$ ,  $p=0.92$ ), entre 150-175  $m^2$  aproximadamente. Al comparar el ámbito de hogar promedio según el método kUD, el área núcleo (50%) es menor que el área total ( $F_{(1/18)}=5.05$ ,  $p=0.04$ , Fig. 6). Sin embargo, con el tamaño de muestra utilizado no se encontraron diferencias en el ámbito de hogar de estos animales según el manejo de la laguna ( $F_{(1/18)}=0.16$ ,  $p=0.70$ ). El manejo tampoco influye si se estima el 50% o el 95% del ámbito de hogar total ( $F_{(1/18)}=0.08$ ,  $p=0.78$ , Fig. 6).

Al comparar la distancia promedio recorrida según el tipo de movimiento, las tortugas dedicaron una mayor actividad de su trayecto al forrajeo que a transitar en el hábitat ( $F_{(1/47)}=5.83$ ,  $p=0.02$ , Fig. 7). No obstante, el manejo del hábitat no afecta la trayectoria de las tortugas ( $F_{(1/47)}=0.13$ ,  $p=0.72$ ), ni causa diferencias en el tipo de movimiento que realizan ( $F_{(1/47)}=0.43$ ,  $p=0.52$ ). Es importante señalar que el área núcleo del ámbito de hogar estimado según el método kUD coincide con los movimientos de forrajeo de las tortugas. Esto indica que en el ámbito de hogar de *K. scorpioides* existe un 50% de probabilidad de encontrar a las tortugas forrajeando, y que se dedican a esta actividad en áreas reducidas del espacio que abarcan.

#### 4.4 Dieta de la tortuga candado según el manejo de la laguna

Se registró un total de 34 ítems en la dieta de las tortugas muestreadas (Cuadro 6). Los ítems encontrados con más frecuencia fueron artrópodos (83% de la muestra), seguido por plantas (59%) y semillas (46%). La dieta de las tortugas capturadas en la época seca fue más rica en las zonas fangueadas de la Laguna de Palo Verde, con respecto a los tifales (Cuadro 7). Según el estimado de Chao del contenido estomacal de las tortugas capturadas en el tifal, se obtuvo una muestra representativa de los recursos disponibles en el ambiente (Cuadro 7). Para la zona fangueada se espera encontrar al menos nueve ítems alimenticios más. Al tomar en cuenta sólo las tortugas provenientes de la zona fangueada y la riqueza de ítems según el régimen de lluvias, el número de ítems encontrados aumenta hacia la época seca (Cuadro 8). El ámbito del porcentaje de especies faltantes varía entre 21.74-45.45%, por lo que la zona fangueada debe presentar una mayor riqueza de recursos usados por la tortuga candado que aún no se han registrado. Esto se observa en el acumulado de ítems alimenticios, donde la curva aún no alcanza la asíntota (Fig. 8). Se observa, además, que en la época de transición es cuando aparecen más ítems nuevos.

Las tortugas de la época seca mantienen un patrón en la amplitud de la dieta según el manejo de la laguna ( $G=3.17$ ,  $g.l.=2$ ,  $p=0.20$ , Fig. 9). En los tifales hay una tendencia a haber más tortugas con dieta restringida y con estómagos vacíos que tortugas con dieta amplia ( $G=3.56$ ,  $g.l.=1$ ,  $p=0.06$ ). El mismo comportamiento se observa en la zona fangueada, donde hay más tortugas con dieta restringida que con dieta amplia o estómagos vacíos ( $G=6.53$ ,  $g.l.=1$ ,  $p=0.01$ ). Al hacer esta comparación según el régimen de lluvias en las tortugas provenientes de la zona fangueada se observa el mismo patrón en las tres épocas ( $G=6.73$ ,  $g.l.=4$ ,  $p=0.15$ , Fig. 10). Hay más individuos con dietas restringidas que individuos con dieta amplia o estómagos vacíos. Esta diferencia no es clara en la época lluviosa ( $G=4.66$ ,  $g.l.=2$ ,  $p=0.10$ ), pero sí en la época de transición ( $G=13.81$ ,  $g.l.=2$ ,  $p=0.001$ ) y la época seca ( $G=12.67$ ,  $g.l.=2$ ,  $p<0.01$ ). Además, hubo más tortugas con estómagos vacíos en la época lluviosa y seca que en la época de transición ( $G=6.45$ ,  $g.l.=2$ ,  $p=0.04$ ).

Al comparar el tipo de alimento ingerido según el manejo de la laguna, las tortugas de la época seca mantienen el mismo patrón en los dos ambientes ( $G=3.45$ ,  $g.l.=3$ ,  $p=0.33$ ,

Fig. 11). Al comparar estas categorías de dieta, en el tifal existe una tendencia a que haya más tortugas con estómagos vacíos o que consuman tanto material animal como vegetal a la vez ( $G=7.30$ ,  $g.l.=3$ ,  $p=0.06$ ). En la zona fangueada, por otro lado, se encontró un mayor número de tortugas que consumen ambos tipos de alimento al mismo tiempo ( $G=10.76$ ,  $g.l.=3$ ,  $p=0.01$ ). También en la zona fangueada se puede encontrar más individuos que consumen sólo material animal, en comparación con tortugas de los tifales ( $G=4.93$ ,  $g.l.=1$ ,  $p=0.03$ ). En cuanto a tortugas que sólo consuman material vegetal, no hay diferencias significativas entre los dos ambientes ( $G=0.92$ ,  $g.l.=1$ ,  $p=0.34$ ).

Esta similitud en el comportamiento de forrajeo de las tortugas cambia totalmente al comparar la composición de la dieta. El traslape de la dieta de las tortugas capturadas en tifales y zonas fangueadas en la época seca es de apenas 0.16, por lo que el aprovechamiento o la disponibilidad de los recursos es muy distinta según el manejo del hábitat. Esto se debe a que en los tifales la dieta de las tortugas no contiene tantos macroinvertebrados como sí se registró en la dieta de las tortugas provenientes de la zona fangueada. Lo mismo sucede con varias semillas que no aparecen en la dieta de las tortugas de los tifales (Cuadro 9). Esta gran diferencia también se observa cuando se calcula la disimilitud de la dieta de las tortugas según la riqueza de ítems (Índice de Jaccard), con un 90.69%. Al tomar en cuenta la abundancia de cada ítem (Índice de Morisita), la disimilitud se mantiene bastante alta, con un 88.19%. La leve diferencia entre ambos índices se debe a que, al tomar en cuenta la abundancia de los ítems ingeridos, los fragmentos vegetales presentan una abundancia muy similar en la dieta de las tortugas de ambos ambientes.

También se obtuvo diferencias en la composición de la dieta de las tortugas provenientes de zona fangueada a lo largo del régimen de lluvias. Mientras que la dieta de las tortugas capturadas en la época de transición y seca presenta un traslape alto ( $R_o=0.73$ ), las tortugas de la época lluviosa comparten pocos ítems en común con la época de transición ( $R_o=0.18$ ) y seca ( $R_o=0.24$ ). Esto se debe a que las tortugas de la época de transición y seca presentan en su dieta 21 ítems del total de 33 que no aparecen en la época lluviosa. Estos ítems consisten principalmente en invertebrados y algunas semillas. La época de transición y seca, por otro lado, tienen en común 15 ítems que fueron ingeridos por al menos una tortuga en ambas estaciones.

## V. DISCUSIÓN

Los resultados obtenidos demuestran que el manejo de la Laguna de Palo Verde por medio del fanguero de la planta *T. domingensis* no produce un cambio significativo en el forrajeo de la tortuga *K. scorpioides*. Sin embargo, la composición de la dieta sí se ve influida por el manejo de la laguna. Al remover la tifa se propicia el desarrollo de una comunidad vegetal más diversa y que experimenta sucesión de especies con el cambio del régimen de lluvias. Estas características se traducen en una mayor riqueza de recursos disponibles para los integrantes del ecosistema.

### 5. 1 La comunidad vegetal según el manejo de la laguna

La riqueza de especies vegetales registradas en este trabajo es menor que la presentada por Trama *et al.* (2009). Ellos encontraron 69 especies distribuidas en 35 familias. Este registro es casi el doble de lo encontrado en la presente investigación. Además, Crow, (2002) reporta 146 especies de plantas acuáticas para la Laguna de Palo Verde. El menor número de especies encontradas en este estudio probablemente se deba a que el muestreo se concentró en la orilla del humedal. La composición de especies vegetales en cuerpos de agua responde a factores como el contenido de nutrientes de la columna de agua, la composición del sustrato y las corrientes (Bornette & Puijalon, 2011). Estas características varían a lo largo de un humedal dependiendo de los cambios en su topografía, provocando diferencias en la composición de la comunidad según la fisiología de cada especie (Wilson & Keddy, 1985).

También se debe tomar en cuenta que la precipitación anual del año 2014 (953.01 mm) fue hasta un 50% menor que lo que se registró en el 2013 (1863.36 mm), por ejemplo (Estación Meteorológica Palo Verde, 2016). Esta disminución en las lluvias afecta la comunidad de plantas acuáticas, debido a que el desarrollo y permanencia de las plantas en el humedal es determinado en gran parte por el volumen de agua que contenga (Middleton *et al.*, 1991). De este modo, una laguna con un menor nivel que otros años no presentaría especies típicas de condiciones normales. Los cambios en el nivel de agua de la laguna a lo

largo del régimen de lluvias descrito en este trabajo también explican los cambios en la composición de especies. Al disminuir el volumen del humedal desaparecen especies que requieren un nivel más alto del cuerpo de agua y son sustituidas por otras plantas adaptadas a las nuevas características (Middleton *et al.*, 1991).

Este proceso de sucesión está ausente en los tifales por ser dominados por una planta perenne. Al no verse afectadas por los cambios en el nivel de la laguna, estos parches monoespecíficos se mantienen constantes a lo largo del régimen de lluvias (Fig. 2 y 3). Los tifales, a su vez, producen cambios bióticos y abióticos que limitan la presencia de otras plantas acuáticas y animales asociados. Entre ellos, la concentración de materia orgánica eutrofica el agua, disminuyendo el oxígeno disuelto y afectando el desarrollo de perifiton. También la alta densidad de los parches limita físicamente a diversos grupos de organismos (Trama *et al.*, 2009). Aunado a la competencia por obstaculización de la luz solar, las zonas dominadas por la tifa no son propicias para las demás especies vegetales. Muestra de esto es el ocasional avistamiento de *Aniseia martinicensis* (Jacq.) Choisy (Convolvulaceae) dentro de los tifales (obs. pers.). Al ser una planta con hábito trepador tiene la facilidad de acceder a la luz solar en el tifal, mientras que las demás especies quedan en desventaja al estar limitadas a pocos centímetros sobre la superficie del agua. Además, se ha reportado que *T. domingensis* tiene extractos acuosos con propiedades fitotóxicas que inhiben la germinación de semillas y reduce la fotosíntesis de otras plantas (Gallardo *et al.*, 1998). Estas características hacen del tifal un ambiente hostil para las demás plantas que hacen uso de la Laguna de Palo Verde, afectando a su vez a los animales en los distintos niveles tróficos.

## **5.2 Ámbito de hogar de la tortuga candado según el manejo de la laguna**

A la hora de medir el efecto del fanguero de *T. domingensis* sobre la diversidad de la laguna por medio del ámbito de hogar de *K. scorpioides*, se encontró una variación tan alta de un individuo a otro que resultó difícil determinar un efecto claro del manejo del ecosistema (Fig. 6 y 7). Hay una carencia de información sobre la historia natural de esta tortuga en ambientes acuáticos, por lo que no existe un punto de referencia para comparar los resultados obtenidos en este estudio (Gallego García, 2012). Los estudios de trayectoria se enfocan en el ambiente terrestre.

A partir de estos informes también se observa que los individuos muestran una gran variación en su movimiento. Por ejemplo, se ha registrado que en promedio *K. scorpioides* puede desplazarse  $68.27 \pm 78.03$  m (Forero-Medina & Castaño-Mora, 2011). Morales-Verdeja & Vogt (1997) midieron el ámbito de hogar de *K. leucostomum* en el ambiente terrestre, enfocados en los movimientos de estivación. Aunque el ámbito de hogar descrito corresponde a distancia recorrida en lugar de área abarcada, encontraron que los machos recorrieron en promedio  $83.3 \pm 57.7$  m, y las hembras,  $112.5 \pm 53.0$  m. Aunque en este caso la variación entre individuos es menor que el presente estudio y el de Forero-Medina & Castaño-Mora (2011), se observa la tendencia a recorrer distancias similares en su actividad diaria.

El análisis del ámbito de hogar de otras especies de tortugas, como *Chelodina longicollis*, muestra también una gran variación entre individuos (Roe & Georges, 2008). Sin embargo, en este estudio sí encontraron cambios en el área abarcada según variaciones en la disponibilidad de ambientes acuáticos, precipitación y disponibilidad de recursos. Roe & Georges (2008) explican que animales que habitan humedales temporales, como tortugas, deben recorrer grandes distancias para poder explotar los recursos disponibles por tiempo limitado. Esto no se cumple en el caso de *K. scorpioides*, que, a pesar de la calidad del tiral y de la zona fangueada en la Laguna de Palo Verde, prácticamente tiene el mismo comportamiento de forrajeo.

Forero-Medina & Castaño-Mora (2006) describen a la tortuga candado como una especie con hábitos oportunistas en su dieta, variando el uso de recursos según su disponibilidad. Esto explica la consistencia en sus movimientos de forrajeo en comparación con especies dependientes de un recurso específico. Este comportamiento oportunista también se ve reflejado en la distancia que dedican las tortugas a los dos movimientos descritos en este trabajo. Sin importar el ambiente, la tortuga candado dedica más distancia de su trayectoria total al forrajeo (Fig. 7). A su vez, las relocalizaciones correspondientes a este tipo de movimiento están concentradas en el área núcleo de su ámbito de hogar (50% kUD), que en promedio es un espacio muy reducido del ámbito de hogar total. Esto significa que *K. scorpioides*, una vez encontrada una fuente de alimento, concentra su actividad en ese espacio para consumir el recurso (Mahmoud, 1968).

### 5.3 Dieta de la tortuga candado según el manejo de la laguna

En la amplitud de la dieta de las tortugas también se puede apreciar el hábito oportunista de esta especie. Sin importar el manejo de la laguna o el régimen de lluvias, los individuos fueron predominantemente de dietas restringidas (Fig. 9 y 10). Sin embargo, rara vez concordaron en el mismo recurso. Otras especies de tortugas tienden a especializarse en los recursos que prefieren cuando la diversidad del ecosistema es alta, y amplían su dieta cuando la diversidad decae (Chen & Lue, 1999). A diferencia de *K. scorpioides*, en otras especies toda la población enfoca el forrajeo en un mismo recurso.

No obstante, aunque un organismo sea oportunista tendrá dificultad alimentándose si su hábitat es pobre en recursos. Tal es el caso del tifal, donde la riqueza de ítems encontrados en la dieta de las tortugas fue mucho menor que en las zonas fangueadas (Cuadro 7). Esto hace que los recursos en los cuales las tortugas candado de los tifales enfocan su dieta sean menos variados que los recursos consumidos por los individuos provenientes de la zona fangueada (Cuadro 9). Como se indicó anteriormente, la reducción de oxígeno disuelto y de espacio que ejerce la tifa dificulta la permanencia de organismos acuáticos en estos parches. De ahí que en las tortugas capturadas en el tifal no se registraran muchos de los macroinvertebrados que sí se encontraron en las tortugas que provenían de la zona fangueada. Se ha observado, además, que ambientes acuáticos con una mayor diversidad de plantas mantienen una mayor riqueza y abundancia de organismos al promover heterogeneidad de espacios en el cuerpo de agua (Gregg & Rose, 1985; Thomaz *et al.*, 2008; Taniguchi *et al.*, 2003). La estructura sencilla y homogénea de *T. domingensis* no es capaz de soportar una comunidad acuática diversa. Por otro lado, la ausencia de semillas en la dieta de la tortuga candado dentro del tifal se debe a los cambios físicos y químicos que impiden el desarrollo de otras especies vegetales. La densa estructura de los tifales también dificulta la llegada de otras semillas al interior de los parches al afectar las corrientes de agua dentro de la laguna y la dispersión de propágulos (Trama *et al.*, 2009).

Con los cambios que sufre la vegetación de la laguna en la zona fangueada con el régimen de lluvias, también la dieta de las tortugas experimenta cambios. Aunque la tortuga mantiene sus hábitos oportunistas y omnívoros, la composición de su dieta se enriquece conforme el tiempo pasa a la época seca (Cuadro 8). Esto se debe a que en humedales

estacionales la presencia de macroinvertebrados y los cambios que sufre esta comunidad surgen de adaptaciones al régimen de lluvias y la presencia de plantas adaptadas a estas condiciones (Heckman, 1998). Dependiendo del grupo, algunas especies predominarán en el ecosistema como larvas durante la época lluviosa, mientras que otras estarán presentes en su fase adulta y no se reproducirán sino hasta que las lluvias hayan pasado. Los cambios en la comunidad vegetal también atraen diferentes grupos de macroinvertebrados a lo largo del régimen de lluvias, según estén adaptados a las condiciones que se van formando. En un humedal como el de Palo Verde, donde la riqueza vegetal aumenta durante el comienzo de la época seca, el ecosistema se vuelve más atractivo para macroinvertebrados herbívoros, que a su vez atraen depredadores (Moorhead *et al.*, 1998). La disponibilidad de semillas también responde al régimen de lluvias, pues en la época lluviosa las plantas se encuentran en floración (obs. pers.). Al transcurrir hacia la época de transición se pueden encontrar los restos de frutos abiertos o flotando en la laguna, aumentando así la disponibilidad de recursos. Es muy probable que en el tical no sea posible encontrar esta sucesión en la disponibilidad de recursos. Tal y como se observó en los cambios de la cobertura vegetal (Fig. 2-5), por la estabilidad y simplicidad de los ticales es de esperarse que el proceso de sucesión esté alterado, manteniendo un ecosistema pobre y reducido a lo largo del régimen de lluvias.

## VI. CONCLUSIONES

La dominancia de *T. domingensis* en la Laguna de Palo Verde disminuye la diversidad de la comunidad de plantas acuáticas al modificar las condiciones físicas y químicas del humedal. Esto causa alteraciones en el proceso de sucesión de especies vegetales que experimenta la laguna a lo largo del régimen de lluvias. Esta alteración de los procesos biológicos se pudo comprobar utilizando a la tortuga *K. scorpioides*. Aunque aspectos de su forrajeo, como el ámbito de hogar y la amplitud de la dieta, no cambiaron según el ambiente donde se encontrara, sí hubo diferencias en los recursos que la tortuga podía aprovechar. Los tifales contienen una diversidad reducida de recursos, pues las condiciones que ofrece son hostiles para otras plantas y poco atractivas para animales. En cambio las zonas que han sido fangueadas, al presentar una mayor diversidad de especies vegetales, son capaces de mantener una mayor diversidad de animales, convirtiéndose en un ambiente rico en recursos. También la sucesión de especies vegetales que presenta la zona fangueada se observa en la disponibilidad de alimento, que se vuelve más diverso durante los últimos meses en los que la laguna contiene agua (febrero-marzo). Al no experimentar los procesos de sucesión, es de esperar que los tifales no presenten este enriquecimiento con el paso del tiempo.

Es importante que la información que se está produciendo sobre el funcionamiento de este humedal intervenido por el ser humano sea enriquecida con el aprovechamiento que otros grupos de organismos hacen del ecosistema y del efecto que el fangueo tiene sobre ellos. De esta forma se obtendrá una perspectiva más amplia de la realidad de la Laguna de Palo Verde y se podrán contemplar efectos que por algún motivo no hayan sido incluidos en este y otros estudios realizados.

En cuanto a esta investigación se refiere, los resultados obtenidos muestran que el manejo por fangueo que se hace de la Laguna de Palo Verde para disminuir la cobertura de *T. domingensis* da buenos resultados en la promoción de un ambiente más diverso. Si bien es cierto se considera una técnica invasiva, no representa una amenaza significativa a la integridad de los animales que utilizan el ecosistema. Al contrario, al reducir los tifales el

manejo atrae tanto aves como tortugas, que se alimentan de los macroinvertebrados que quedan expuestos con el paso de las fangueadoras (obs. pers.). Otras técnicas utilizadas anteriormente, como fuegos controlados o la introducción del ganado, más bien comprometen la viabilidad reproductiva de animales como la tortuga candado, matando a individuos adultos y amenazando los sitios de anidación, respectivamente (Castañeda, 2005). De esta forma el fanguero no sólo es una herramienta para crear espejos de agua que atraen a las aves migratorias, sino que también promueve la sucesión de la comunidad vegetal y crea un ecosistema más complejo, promoviendo la diversidad de recursos necesaria para mantener la viabilidad del humedal.

## VII. BIBLIOGRAFÍA

- Acuña-Mesén, R.A. (1989). *El impacto de las quemas y la sequía sobre las poblaciones de las tortugas de Palo Verde, Guanacaste, Costa Rica*. San José, Costa Rica: Editorial Organización de Estudios Tropicales.
- Acuña-Mesén, R.A. (1990). El impacto del fuego y la sequía sobre la estructura de la población de *Kinosternon scorpioides* (Testudines: Kinosternidae) en Palo Verde, Guanacaste, Costa Rica. *Brenesia*, 33, 85-97.
- Acuña-Mesén, R.A. (1993). *Las tortugas continentales de Costa Rica*. San José, Costa Rica: Editorial ICER.
- Acuña-Mesén, R.A. (1994). Conservación y ecología de las tortugas terrestres, semiacuáticas (de agua dulce y marinas) de Costa Rica. San José, Costa Rica: Editorial UNED.
- Acuña-Mesén, R.A., & García-Díaz, E.G. (1999). Implicaciones de la morfología de la concha en la tortuga roja *Rhinoclemmys pulcherrima* (Testudines: Emydidae) en Costa Rica. *Brenesia*, 52, 33-43.
- Acuña-Mesén, R.A., & Márquez-Baltán, C. (1993). El dimorfismo sexual de *Kinosternon scorpioides* (Testudines: Kinosternidae) en Palo Verde, Costa Rica. *Revista de Biología Tropical*, 41, 261-265.
- Acuña-Mesén, R.A., A. Castaing-Riba & Flores, F. (1983). Aspectos ecológicos de la distribución de las tortugas terrestres y semiacuáticas en el Valle Central de Costa Rica. *Revista de Biología Tropical*, 31, 181-192.
- Berry, J.F. & Iverson, J.B. (2011). *Kinosternon scorpioides* (Linnaeus 1766) Scorpion mud turtle. *Chelonian Research Monographs*, 1.2011(5), 063.1-063.15

- Bjorndal, K.A., A.B. Bolten, C.J. Lagueux & Jackson, D.R. (1997). Dietary overlap in three sympatric congeneric freshwater turtles (*Pseudemys*) in Florida. *Chelonian Conservation and Biology*, 2, 430-433.
- Bornette, G. & Puijalon, S. (2011). Response of aquatic plants to abiotic factors: a review. *Aquatic Sciences*, 73, 1-14.
- Brawn, J.D., S.K. Robinson & Thompson, F.R. III. (2001). The role of disturbance in the ecology and conservation of birds. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 32, 251-276.
- Brooks, T.M., R.A. Mittermeier, C.G. Mittermeier, G.A.B. da Fonseca, A.B. Rylands, W.R. Konstant, P. Flick, J. Pilgrim, S. Oldfield, G. Magin & Hilton-Taylor, C. (2002). Habitat loss and extinction in the hotspots of biodiversity. *Conservation Biology*, 16(4), 909-923.
- Bufford, J.L. & González, E. (2012). Manejo del humedal Palo Verde y de las comunidades de aves asociadas a sus diferentes hábitats. *Revista de Ciencias Ambientales*, 43(1), 5-16.
- Bury, R.B. (1986). Feeding ecology of the turtle *Clemmys marmorata*. *Journal of Herpetology*, 20, 515-521.
- Cagle, F.R. (1944). Home range, homing behavior, and migration in turtles. *Miscellaneous publications Museum of Zoology N° 61*. Michigan, MI: University of Michigan.
- Calenge, C. (2006). The package adehabitat for the R software: a tool for the analysis of space and habitat use by animals. *Ecological Modelling*, 197, 516-519.
- Calenge, C. (2015). Home range estimation in R: the adehabitatHR package. Office National de la Classe et de la Faune Sauvage Saint Benoist. 78610 Auffargis: France.

- Castañeda, F. (2005). *Ecología de la tortuga candado Kinosternon scorpioides (Kinosternidae) en el Parque Nacional Palo Verde, Costa Rica*. Tesis de M.Sc., Universidad de Costa Rica, San José, Costa Rica.
- Chao, A. (1987). Estimating the population size for capture-recapture data with unequal catchability. *Biometrics*, 43(4), 783-791.
- Chen, T.H. & K.Y. Lue. (1999). Food habits of the Chinese stripe-necked turtle, *Ocadia sinensis*, in the Keelung River, Northern Taiwan. *Journal of Herpetology*, 33, 463-471.
- Crow, G.E. (2002). *Plantas acuáticas del Parque Nacional Palo Verde y el valle del río Tempisque*. Editorial INBio, Heredia: Costa Rica.
- Estación Meteorológica Palo Verde*. Consultado en Febrero 15, 2016, del sitio web de Organización para Estudios Tropicales, <http://www.ots.ac.cr/meteoro>.
- Forero-Medina, G., & Castaño-Mora, O. (2006). *Kinosternon scorpioides albogulare* (white throated mud turtle): feeding behavior and diet. *Herpetological Reviews*, 37(4), 458-459.
- Forero-Medina, G., & Castaño-Mora, O.V. (2011). *Kinosternon scorpioides albogulare* (Duméril and Bocourt 1870): white-troated mud turtle, swanka turtle. *Chelonian Research Monographs*, 5, 064.1-0.64.5
- Gallardo, M.T., B.B. Martin, & Martin, D.F. (1998). Inhibition of water fern *Salvinia minima* by cattail (*Typha domingensis*) extracts and by 2-chlorophenol and salicylaldehyde. *Journal of Chemical Ecology*, 24(9), 1483-1490.
- Gallego García, N. (2012). Patrones de movimiento. En V.P. Páez, M.A. Morales-Betancourt, C.A. Lasso, O.V. Castaño-Mora & B.C. Bock (Eds.), *Biología y conservación de las tortugas continentales de Colombia* (pp. 159-170). Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt. Bogotá, D.C.: Colombia.

- Gibbons, J.W., D.E. Scott, T.J. Ryan, K.A. Buhlmann, T.D. Tuberville, B.S. Metts, J.L. Greene, T. Mills, Y. Leiden, S. Poppy & Winne, C.T. (2000). The global decline of reptiles, déjà vu amphibians. *BioScience*, 50(8), 653-666.
- Gregg, W.W., & Rose, F.L. (1985). Influence of aquatic macrophytes on invertebrate community structure, guild structure and microdistribution in streams. *Hydrobiologia*, 125, 45-56.
- Gurevitch, J. & Padilla, J.K. (2004). Are invasive species a major cause of extinctions? *Trends in Ecology and Evolution*, 19(9), 470-474.
- Guzmán Arias, I. (2013). *Base para la planificación del recurso hídrico superficial en la cuenca alta y media del río Tempisque, Costa Rica*. Tesis de PhD, Universidad Nacional, Heredia, Costa Rica.
- Hall, D.H., & Steidl, R.J. (2007). Movements, activity, and spacing of Sonoran mud turtles (*Kinosternon sonoriense*) in interrupted mountain streams. *Copeia*, 2007(2), 403-412.
- Heckman, C.W. (1998). The seasonal succession of biotic communities in wetlands of the tropical wet-and-dry climatic zone: V. Aquatic invertebrate communities in the Platanal of Mato Grosso, Brazil. *International Review of Hydrobiology*, 83(1), 31-63.
- Hernández, L. & Laundré, J.W. (2005). Foraging in the 'landscape of fear' and its implications for habitat use and diet quality of elk *Cervus elaphus* and bison *Bison bison*. *Wildlife Biology*, 11(3), 215-220.
- Hobbs, R.J. & Huenneke, L.F. (1992). Disturbance, diversity and invasion: implications for conservation. *Conservation Biology*, 6(3), 24-337.
- Holdridge, L.R. (1967). *Life zone ecology*. San José, Costa Rica: Tropical Science Center.
- Hughes, A. (2010). Disturbance and diversity: an ecological chicken and egg problem. *Nature Education Knowledge*, 3(10), 48.

- Hulse, A.C. (1974). Food habits and feeding behavior in *Kinosternon sonoriense* (Chelonia: Kinosternidae). *Journal of Herpetology*, 8(3), 195-199.
- Kazantzidis, S. & Goutner, V. (1996). Foraging ecology and conservation of feeding habitats of little egrets (*Egretta garzetta*) in the Axios River delta, Macedonia, Greece. *Colonial Waterbirds*, 19, 115-121.
- Kofron, C.P., & Schreiber, A.A. (1985). Ecology of two endangered aquatic turtles in Missouri: *Kinosternon flavescens* and *Emydoidea blandingii*. *Journal of Herpetology*, 19(1), 27-40.
- Lavielle, M. (1999). Detection of multiple changes in a sequence of dependent variables. *Stochastic Processes and their Applications*, 83, 79-102.
- Lavielle, M. (2005). Using penalized contrasts for the change-point problem. *Signal Processing*, 85, 1501-1510.
- Legler, J.M. (1977). Stomach flushing: a technique for chelonian dietary studies. *Herpetologica*, 33, 281-284.
- Levins, R. (1968). *Evolution in changing environments: some theoretical explorations*. New Jersey, NJ: Princeton University Press.
- Mahmoud, I.Y. (1968). Feeding behavior in kinosternid turtles. *Herpetologists' League*, 24(4), 300-305.
- Marquez, C. (1995) Historia natural y dimorfismo sexual de la tortuga *Kinosternon scorpioides* en Palo Verde Costa Rica. *Revista de Ecología Latino Americana*, 2(1-3), 37-44.
- McCoy, M. (1996). The seasonal, freshwater marsh at Palo Verde National Park. Regional Wildlife Management Program, National University, Costa Rica. En *Wetlands, Biodiversity and the Ramsar Convention*. (pp. 133-137).

- McPhaden, M.J., S.E. Zebiak & Glantz, M.H. (2006). ENSO as an integrating concept in Earth science. *Science*, 314(5806), 1740-1745.
- Middleton, B.A., A.G. van der Valk, D.H. Mason, R.L. Williams & Davis, C.B. (1991). Vegetation dynamics and seed banks of a monsoonal wetland overgrown with *Paspalum distichum* L. in northern India. *Aquatic Botany*, 40, 239-259.
- Moll, D. (1990). Population sizes and foraging ecology in a tropical freshwater stream turtle community. *Journal of Herpetology*, 24(1), 48-53.
- Monge-Nájera, J., & Moreva-Brenes, B. (1987). Notes on the feeding behavior of a juvenile mud turtle. *Herpetological Review*, 18(1).
- Moorhead, D.L., D.L. Hall, & Willing, M.R. (1998). Succession of macroinvertebrates in playas of the southern high plains, USA. *Journal of the North American Benthological Society*, 17(4), 430-442.
- Morales-Verdeja, S.A. & Vogt, R.C. (1997). Terrestrial movements in relation to aestivation and the annual reproductive cycle of *Kinosternon leucostomum*. *Copeia*, 1997(1), 123-130.
- Morera-Brenes, B., & Monge-Nájera, J. (2011). Immersion periods in four neotropical turtles. *Cuadernos de Investigación UNED*, 3(1), 97.
- Morton, J.F. (1975). Cattails (*Typha* spp.) weed problem or potential crop?. *Economic Botany*, 29(1), 7-29.
- Nieuwolt, P.M. (1996). Movement, activity, and microhabitat selection in the western box turtle, *Terrapene ornata luteola*, in New Mexico. *Herpetologica*, 52(4), 487-495.
- Oksanen, J., F.G. Blanchet, R. Kindt, P. Legendre, P.R. Minchin, R.B. O'Hara, G.L. Simpson, P. Solymos, M.H.H. Stevens & Wagner, H. (2015). Vegan: community ecology package. *R package version 2.3-1*. <http://CRAN.R-project.org/package=vegan>.

- Parmenter, R.R. (1980). Effects of food availability and water temperature on the feeding ecology of pond sliders (*Chrysemys s. scripta*). *Copeia*, 1980, 503-514.
- Powers, J.S., J.M. Becknell, J. Irving & Pérez-Aviles, D. (2008). Diversity and structure of regenerating tropical dry forest in Costa Rica: geographic patterns and environmental drivers. *Forest Ecology and Management*, 258, 959-970.
- R Core Team. (2015). R: a language and environment for statistical computing. *R Foundation for Statistical Computing*. Vienna: Austria. URL: <http://www.R-project.org/>.
- Ramírez-Arce, D. (2015). Uso del hábitat y actividad superficial del escorpión *Centruroides margaritatus* en el Parque Nacional Palo Verde, Guanacaste, Costa Rica. *Cuadernos de Investigación UNED*, 7 (2): 279-286.
- Ridenour, W.M. & Callaway, R.M. (2000). The relative importance of allelopathy in interference: the effects of an invasive weed on a native bunchgrass. *Oecologia*, 126, 444-450.
- Roe, J.H., & Georges, A. (2008). Terrestrial activity, movements and spatial ecology of an Australian freshwater turtle, *Chelodina longicollis*, in a temporally dynamic wetland system. *Austral Ecology*, 33, 1045-1056.
- Roe, J.H., A.C. Brinton, & Georges, A. (2009). Temporal and spatial variation in landscape connectivity for a freshwater turtle in a temporally dynamic wetland system. *Ecological Applications*, 19(5), 1288-1299.
- Savage, J.M. (2002). *The amphibians and reptiles of Costa Rica: a herpetofauna between two continents, between two seas*. Illinois, IL: The University Chicago Press.
- Soto, M., & López, M. (2014, 20 de febrero). Guarda parques eliminan tifa y devuelven las aves a Palo Verde. *La Nación*, p. 16A.
- Stickel, L.F. (1950). Populations and home range relationships of the box turtle, *Terrapene c. carolina* (Linnaeus). *Ecological Monographs*, 20(4), 351-378.

- Taniguchi, H., S. Nakano, & Tokeshi, M. (2003). Influences of habitat complexity on the diversity and abundance of epiphytic invertebrates on plants. *Freshwater Biology*, 48, 718-728.
- Teska, W.R. (1976). Terrestrial movements of the mud turtle *Kinosternon scorpioides* in Costa Rica. *Copeia*, 1976(3), 579-580.
- Thomaz, S.M., E.D. Dibble, L.R. Evangelista, J. Higuti, & Bini, L.M. (2008). Influence of aquatic macrophyte habitat complexity on invertebrate abundance and richness in tropical lagoons. *Freshwater Biology*, 53, 358-367.
- Trama, F.A. (2005). *Manejo activo y restauración del humedal Palo Verde: cambios en las coberturas de vegetación y respuesta de las aves acuáticas*. Tesis de Msc., Universidad Nacional, Heredia, Costa Rica.
- Trama, F.A., F.L. Rizo-Patrón, A. Kumar, E. González, D. Somma, & McCoy, M.B. (2009). Wetland cover types and plant community changes in response to cattail-control activities in the Palo Verde Marsh, Costa Rica. *Ecological Restoration*, 27(3), 278-290.
- Vogt, R.C., & Guzman Guzman, S. (1988). Food partitioning in a neotropical freshwater turtle community. *Copeia*, 1988(1), 37-47.
- Wilson, S.D., & Keddy, P.A. (1985). Plant zonation on a shoreline gradient: physiological response curves of component species. *Journal of Ecology*, 73, 851-860.
- Zavaleta, E.S., R.J. Hobbs & Mooney, H.A. (2001). Viewing invasive species removal in a whole-ecosystem context. *Trends in Ecology & Evolution*, 16(8), 454-459.

Cuadro I. Número de trampas túnel colocadas en la Laguna de Palo Verde según el régimen de lluvias y el tipo de manejo. Entre paréntesis se indica el número de tortugas capturadas.

Ambiente	2013-2014			2014-2015		
	Lluviosa	Transición	Seca	Lluviosa	Transición	Seca
Zona Fanguada	14(3)	14(2)	14(0)	14(3)	7(0)	14(0)
Tifales	14(0)	14(0)	14(0)	14(0)	7(0)	14(4)

Cuadro II. Número de individuos de *K. scorpioides* obtenidos en el PN Palo Verde según la edad, el sexo y el método de captura.

Método de captura	Hembra	Macho	Juvenil	Total
Transecto	34	8	0	42
Trampa Túnel	7	4	1	12
Total	41	12	1	54

Cuadro III. Medidas promedio  $\pm$ DE según la edad y el sexo de los 54 individuos de *K. scorpioides* capturados en el PN Palo Verde.

Edad/Sexo		Largo Recto (mm)	Ancho Recto (mm)	Masa (g)
Adultos	Hembra	151.24 $\pm$ 9.09	104.73 $\pm$ 6.82	624.27 $\pm$ 107.98
	Macho	151.33 $\pm$ 13.24	99.30 $\pm$ 7.28	526.63 $\pm$ 134.20
Juvenil		98.00	70.00	150.00

Cuadro IV. Plantas emergentes de la Laguna de Palo Verde y porcentaje de cobertura según el manejo del hábitat y el régimen de lluvias 2014-2015, a partir de 130 fotografías para cada categoría, aproximadamente. Lluv: Lluviosa. Trans: Transición.

Familia	Especies	Zona Fanguada			Tifales		
		Lluv	Trans	Seca	Lluv	Trans	Seca
-	Alga	0.00	3.50	17.70	0.02	0.59	4.40
Alismataceae	<i>Echinodorus paniculatus</i>	0.07	0.11	0.33	0.02	0.05	0.22
	<i>Echinodorus subalatus</i>	0.00	2.76x10 <sup>-3</sup>	0.00	0.00	0.00	0.00
Araceae	<i>Pistia stratiotes</i>	0.00	5.21 x10 <sup>-3</sup>	8.60 x10 <sup>-3</sup>	0.00	9.75 x10 <sup>-4</sup>	5.14 x10 <sup>-4</sup>
Asteraceae	<i>Eclipta prostrata</i>	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	8.89 x10 <sup>-4</sup>
Ceratophyllaceae	<i>Ceratophyllum muricatum</i>	7.58 x10 <sup>-5</sup>	0.39	9.25 x10 <sup>-4</sup>	0.00	3.36 x10 <sup>-4</sup>	0.00
Convolvulaceae	<i>Aniseia martinicensis</i>	0.00	0.03	2.90 x10 <sup>-3</sup>	0.01	0.15	0.05
Cyperaceae	<i>Cyperus</i> sp.	0.16	0.15	0.13	0.00	2.11 x10 <sup>-3</sup>	1.54 x10 <sup>-3</sup>
	<i>Eleocharis</i> sp.	0.67	2.74 x10 <sup>-3</sup>	0.47	0.00	0.12	0.32
	<i>Oxycaryum cubense</i>	0.00	0.00	3.10 x10 <sup>-3</sup>	0.00	0.00	0.00
Euphorbiaceae	<i>Caperonia palustris</i>	1.17 x10 <sup>-3</sup>	0.00	1.17 x10 <sup>-3</sup>	0.00	0.00	0.00
Fabaceae	<i>Mimosa pigra</i>	0.49	0.40	0.00	0.00	0.00	0.00
	<i>Neptunia natans</i>	60.60	21.70	11.00	26.00	7.14	2.95
	<i>Parkinsonia aculeata</i>	3.44 x10 <sup>-3</sup>	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
Hydrocharitaceae	<i>Limnobium laevigatum</i>	0.00	0.03	3.84 x10 <sup>-4</sup>	0.00	0.02	0.00
Lemnaceae	<i>Lemna aequinoctialis</i>	0.09	0.72	0.00	1.44	0.47	0.00
	<i>Spirodela polyrhiza</i>	0.02	4.08 x10 <sup>-3</sup>	0.00	9.27 x10 <sup>-3</sup>	3.08 x10 <sup>-3</sup>	0.00
	<i>Wolffiella welwitschii</i>	0.00	0.06	0.00	0.00	4.52 x10 <sup>-3</sup>	3.17 x10 <sup>-3</sup>
Lentibulariaceae	<i>Utricularia</i> sp.	0.00	0.16	7.00 x10 <sup>-4</sup>	0.00	0.06	2.44 x10 <sup>-3</sup>
Lythraceae	<i>Rotala ramosior</i>	0.00	6.79 x10 <sup>-3</sup>	0.00	0.00	0.00	0.00
Marantaceae	<i>Thalia geniculata</i>	0.24	0.06	0.85	0.00	0.00	0.00
Nymphaeaceae	<i>Nymphaea</i> sp.	0.65	0.81	0.07	0.02	1.54	0.87
Onagraceae	<i>Ludwigia octovalvis</i>	0.00	0.01	0.00	0.00	0.00	0.00
Parkeriaceae	<i>Ceratopteris pteridoides</i>	4.95 x10 <sup>-3</sup>	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
Poaceae	<i>Hymenachne amplexicaulis</i>	0.71	0.10	3.79	0.01	3.97 x10 <sup>-3</sup>	2.87
	<i>Leersia hexandra</i>	0.38	0.66	0.10	0.00	9.59 x10 <sup>-3</sup>	0.00
	<i>O. latifolia</i>	0.16	0.35	0.27	0.00	0.14	0.43
	<i>Paspalidium geminatum</i>	0.20	0.79	0.06	0.00	0.06	0.00
	<i>Paspalum repens</i>	0.20	2.87	0.08	0.11	0.03	0.28
Polygonaceae	<i>Polygonum segetum</i>	0.00	0.02	8.10 x10 <sup>-3</sup>	0.00	0.00	0.00
Pontederiaceae	<i>Eichhornia</i> sp.	0.00	0.01	0.00	0.00	0.00	0.00
	<i>Heteranthera limosa</i>	0.00	7.11	22.20	0.00	0.64	3.77
Salviniaceae	<i>Salvinia</i> sp.	0.00	0.04	0.06	0.00	0.01	3.15 x10 <sup>-4</sup>
Typhaceae	<i>Typha domingensis</i>	0.00	0.00	0.42	52.60	68.20	72.00
Verbenaceae	<i>Phyla nodiflora</i>	7.82 x10 <sup>-3</sup>	2.99 x10 <sup>-4</sup>	0.00	0.00	0.00	0.00

Cuadro V. Riqueza de especies vegetales de la Laguna de Palo Verde según el manejo del ecosistema y el régimen de lluvias. Se presenta la riqueza de especies observada y la riqueza de especies esperada con su error estándar, calculados a partir de las ecuaciones de Chao (1987). Además, se adjunta el porcentaje de especies que se estima no fueron registradas durante el muestreo.

Riqueza	Tifal			Fangueado		
	Lluviosa	Transición	Seca	Lluviosa	Transición	Seca
Observado	11	23	18	20	30	24
Esperado	11.00	26.33	19.50	26.00	30.50	27.33
Error Estándar	0.24	4.11	2.58	7.25	1.03	4.11
Especies Faltantes (%)	0.00	12.65	7.69	23.08	1.64	12.18

Cuadro VI. Ítems alimenticios encontrados en el contenido estomacal de 54 individuos de *K. scorpioides* en el PN Palo Verde según el régimen de lluvias. Se muestra la cantidad de individuos en los que cada ítem fue obtenido. Lluv: Lluviosa. Trans: Transición.

Ítem Alimenticio	Lluv 2013	Lluv 2014	Trans 2013	Trans 2014	Seca 2014	Seca 2015	Total Individuos
Frag. Exoesqueleto	1	4	4	4	3	3	19
Hemiptera	0	0	0	0	0	2	2
Belostomatidae	0	2	0	0	0	0	2
Naucoridae	0	0	1	0	0	0	1
Coleoptera Indet	0	0	0	0	0	2	2
Ditiscidae Adulto	0	2	0	0	0	0	2
Larva Ditiscidae	0	1	0	0	0	0	1
Diptera Indet	0	0	0	0	0	2	2
Chironomidae	0	0	0	0	0	1	1
Hymenoptera Indet	0	0	0	0	0	1	1
Formicidae	0	0	0	1	0	2	3
Isoptera	0	0	0	0	0	1	1
Larva Odonata	0	1	0	0	0	2	3
Ostracoda	0	0	0	1	0	1	2
Araneae	0	0	0	1	0	1	2
Ixodoidea	0	0	0	0	0	1	1
Nematoda	0	1	0	0	0	0	1
Hirudinea A	0	0	1	1	5	0	7
Hirudinea B	0	0	1	0	1	0	2
Gastropoda	1	0	2	3	1	4	11
Feto ave	0	1	0	0	0	0	1
Peces	1	1	2	1	1	2	8
Frag. Vegetales	3	4	5	5	4	9	30
Fruto <i>Nymphaea</i> sp.	0	0	0	0	0	1	1
Hoja <i>Salvinia</i> sp.	0	0	1	0	1	0	2
Semilla Fabaceae	1	2	3	0	1	1	8
Semilla <i>Fimbristylis</i> sp.	0	0	0	3	0	2	5
Semilla Lemnaceae	0	0	0	0	3	0	3
Semilla <i>Nymphaea</i> sp.	0	0	1	0	1	1	3
Semilla <i>Oxycaryum</i> sp.	0	0	0	0	1	0	1
Semilla Poaceae	0	0	1	1	1	2	5
Escombro	0	0	1	0	0	0	1
Material indeterminado	0	1	3	1	3	0	8
Piedra	0	0	0	1	0	0	1

Cuadro VII. Riqueza de ítems en la dieta de *K. scorpioides* según el manejo de la Laguna de Palo Verde durante la época seca. Se presenta la riqueza de ítems observada y la riqueza de ítems esperada con su error estándar, calculados a partir de las ecuaciones de Chao (1987). Además, se adjunta el porcentaje de ítems que se estima no fueron registrados durante el muestreo.

Riqueza	Tifal	Fangueado
Observado	9	24
Esperado	10.50	33.33
Error Estándar	2.56	8.84
Especies Faltantes (%)	14.29	28.00

Cuadro VIII. Riqueza de ítems en la dieta de *K. scorpioides* en la zona fangueada de Laguna de Palo Verde según el régimen de lluvias. Se presenta la riqueza de ítems observada y la riqueza de ítems esperada con su error estándar, calculados a partir de las ecuaciones de Chao (1987). Además, se adjunta el porcentaje de ítems que se estima no fueron registrados durante el muestreo.

Riqueza	Lluviosa	Transición	Seca
Observado	12	18	26
Esperado	22.00	23.00	40.00
Error Estándar	10.21	5.51	13.17
Especies Faltantes (%)	45.45	21.74	35.00

Cuadro IX. Ítems alimenticios encontrados en el contenido estomacal de 25 individuos de *K. scorpioides* de la Laguna de Palo Verde según el manejo del hábitat durante la época seca. Se muestra la cantidad de individuos en los que cada ítem fue obtenido.

Ítem Alimenticio	Tifal	Fangueado	Total Individuos
Frag. Exoesqueleto	2	4	6
Hemiptera	1	1	2
Larva Odonata	2	0	2
Gastropoda	2	3	5
Peces	1	2	3
Coleoptera Indet	0	2	2
Diptera Indet	0	2	2
Chironomidae	0	1	1
Hymenoptera Indet	0	1	1
Formicidae	0	2	2
Isoptera	0	1	1
Ostracoda	0	1	1
Araneae	0	1	1
Ixodoidea	0	1	1
Hirudinea A	0	5	5
Hirudinea B	0	1	1
Material indeterminado	0	3	3
Hoja <i>Salvinia</i> sp.	0	1	1
Semilla Lemnaceae	0	3	3
Semilla <i>Nymphaeasp.</i>	0	2	2
Semilla <i>Oxycaryum</i> sp.	0	1	1
Semilla Poaceae	0	3	3
Frag. Vegetales	3	10	13
Fruto <i>Nymphaea</i>	1	0	1
Semilla Fabaceae	1	1	2
Semilla <i>Fimbristylis</i> sp.	1	1	2

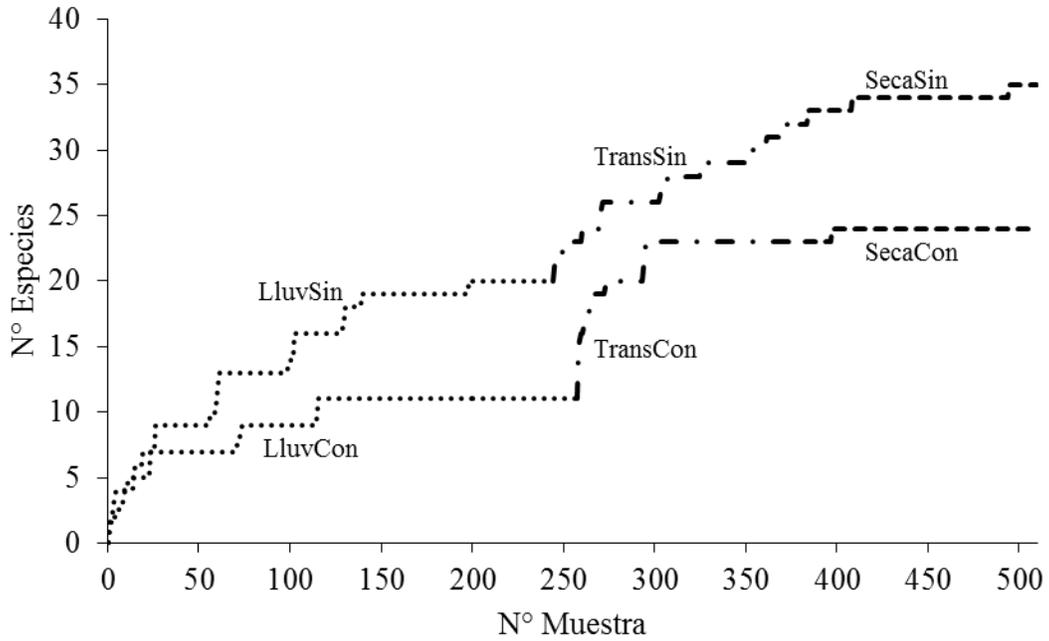


Figura 1. Curva de acumulado de especies de plantas acuáticas en la Laguna de Palo Verde según el régimen de lluvias y el manejo del hábitat (Con=Tifales, Sin=Zona Fanguada). Lluv: Lluviosa. Trans: Transición

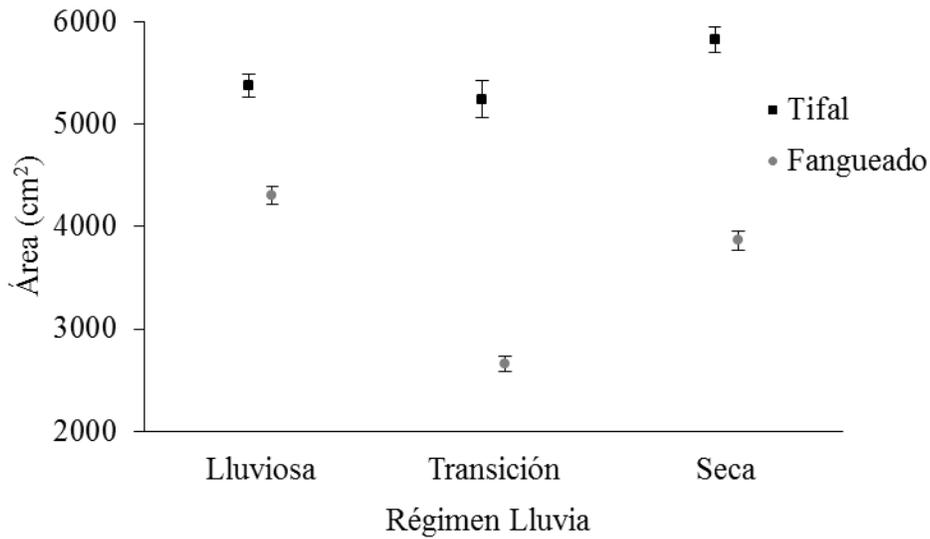


Figura 2. Cobertura vegetal promedio  $\pm$ EE de plantas emergentes en la laguna de Palo Verde a lo largo del régimen de lluvia y según el manejo del hábitat.

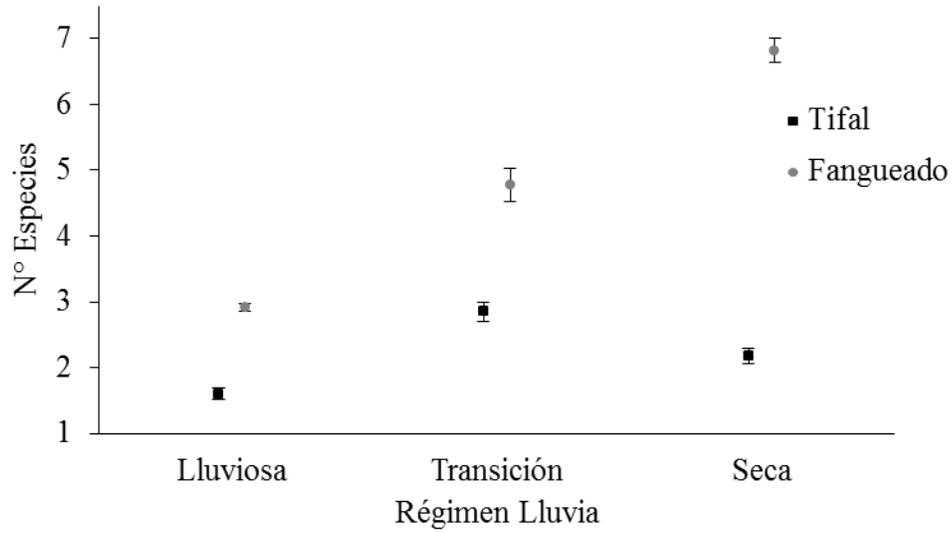


Figura 3. Promedio  $\pm$ EE del número de especies vegetales por fotografía en la Laguna de Palo Verde en tres períodos con régimen de lluvia diferente y según el manejo del hábitat.

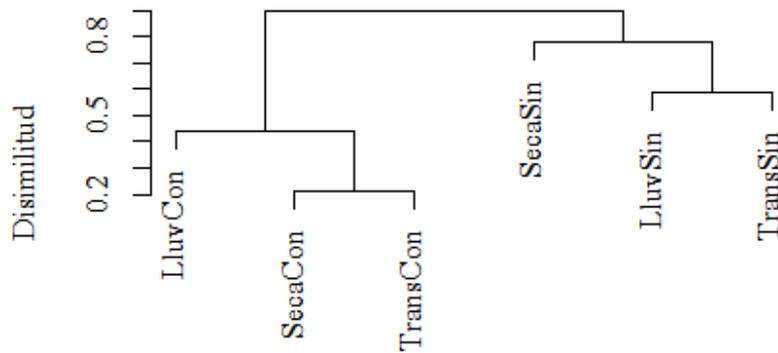


Figura 4. Dendrograma de disimilitud según índice de Jaccard para los transectos en áreas con diferente categoría de manejo (Con: Tifales, Sin: Zona Fangueada) y régimen de lluvia (Lluv: Lluviosa. Trans: Transición) de acuerdo al número de especies de plantas compartidas en la Laguna de Palo Verde.

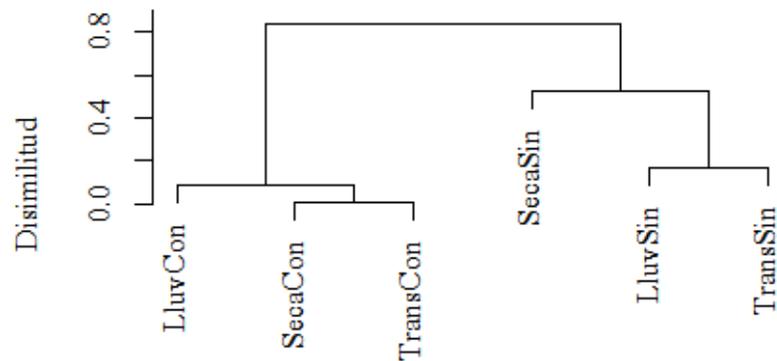


Figura 5. Dendrograma de disimilitud según el índice de Morisita para los transectos en áreas con diferente categoría de manejo (Con: Tifales, Sin: Zona Fangueada) y régimen de lluvia (Lluv: Lluviosa. Trans: Transición) de acuerdo al número de especies y la abundancia de las plantas compartidas en la Laguna de Palo Verde.

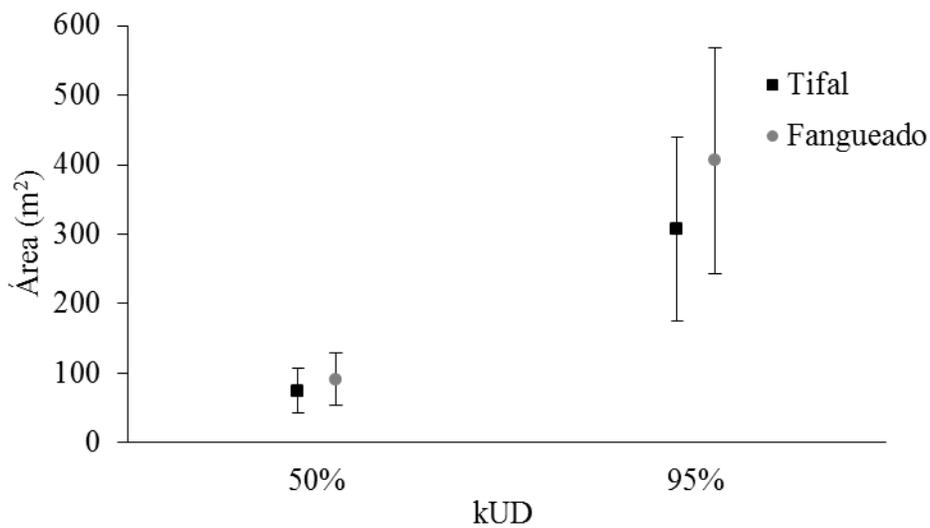


Figura 6. Área promedio  $\pm$ EE del ámbito de hogar de *K. scorpioides* según el método kernel de estimación de la distribución del uso del hábitat (kUD) al 95% y 50% (área núcleo) de acuerdo al manejo de la Laguna de Palo Verde.

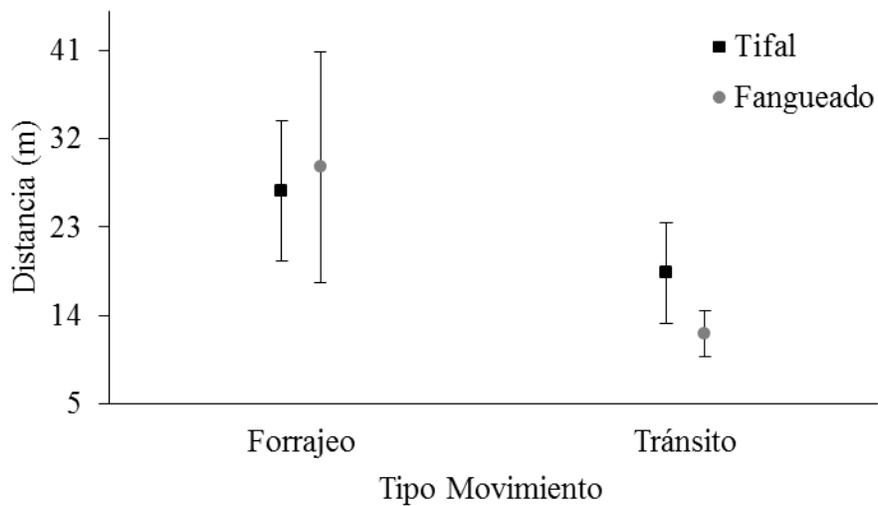


Figura 7. Distancia recorrida promedio  $\pm$ EE por *K. scorpioides* según el tipo de movimiento registrado y el manejo de la Laguna de Palo Verde.

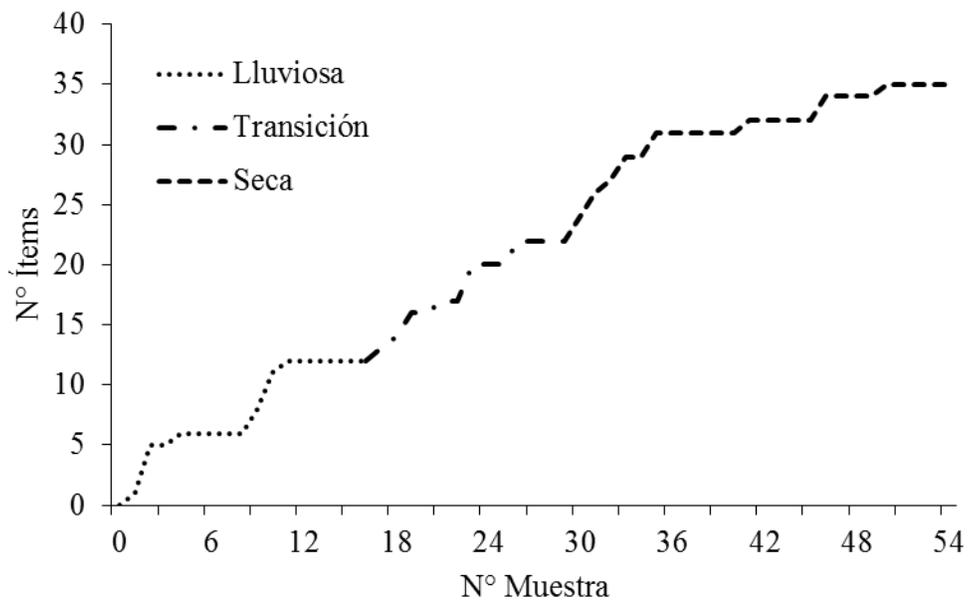


Figura 8. Curva de acumulado de ítems de la dieta de 54 individuos de *K. scorpioides* en la Laguna de Palo Verde según el régimen de lluvias.

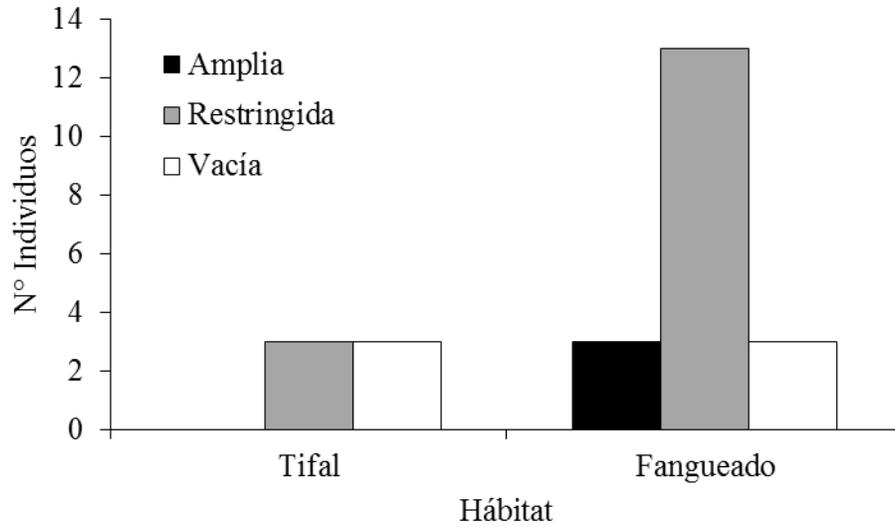


Figura 9. Número de individuos de *K. scorpioides* clasificados según la amplitud de la dieta (B<sub>A</sub>) y el tipo de manejo de la Laguna de Palo Verde.

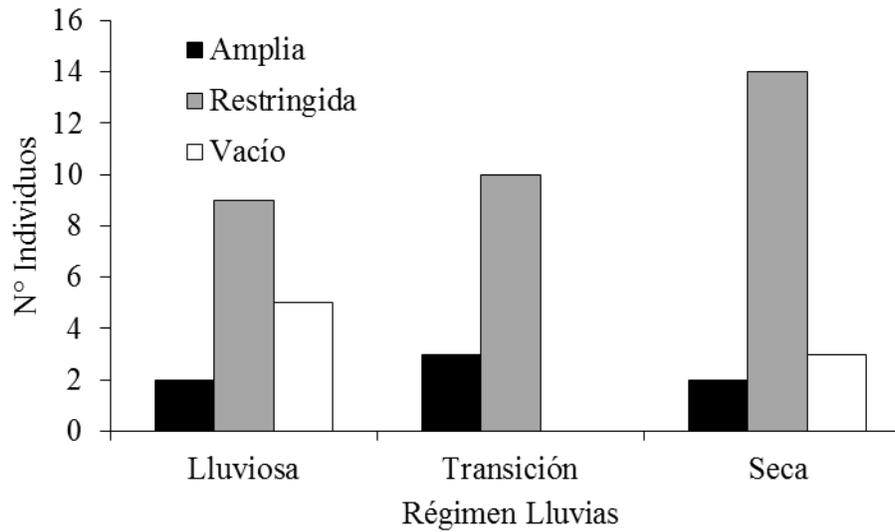


Figura 10. Número de individuos de *K. scorpioides* clasificados según su amplitud de la dieta (B<sub>A</sub>) y el régimen de lluvias en la Laguna de Palo Verde.

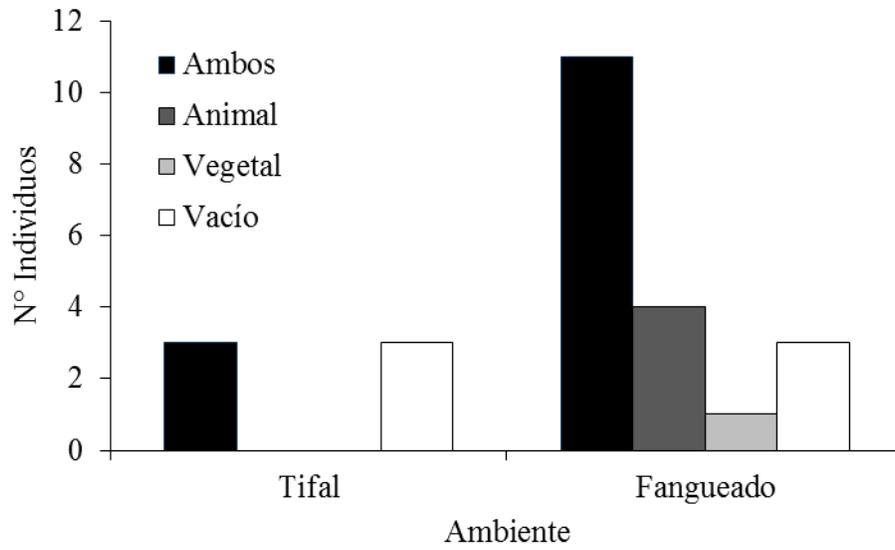


Figura 11. Número de individuos de *K. scorpioides* según el tipo de alimento encontrado en el contenido estomacal y el manejo de la Laguna de Palo Verde.