

UNIVERSIDAD NACIONAL
SISTEMA DE ESTUDIOS DE POSGRADO
INSTITUTO INTERNACIONAL EN CONSERVACIÓN Y MANEJO DE VIDA SILVESTRE
Maestría en Conservación y Manejo de Vida Silvestre

**DEPREDACIÓN Y CARROÑEO DE TORTUGAS MARINAS Y USO DE HÁBITAT DEL
JAGUAR EN EL PARQUE NACIONAL SANTA ROSA, COSTA RICA**

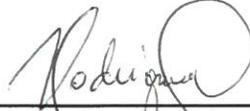
Por
Sergio Escobar-Lasso

Tesis presentada como requisito parcial para optar al grado de Magister Scientiae en
Conservación y Manejo de la Vida Silvestre

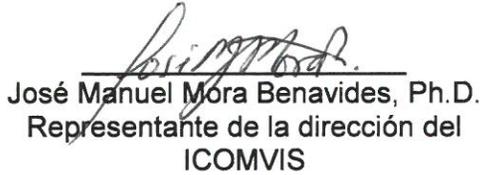
Heredia, Costa Rica

2017

MIEMBROS DEL TRIBUNAL EXAMINADOR



José Rodríguez Zelaya, M.Sc.
Presidente del Consejo Central de Posgrado



José Manuel Mora Benavides, Ph.D.
Representante de la dirección del
ICOMVIS



Joel Sáenz Méndez, M.Sc.
TUTOR



Eduardo Carrillo Jiménez, Ph.D.
ASESOR



Grace Wong Reyes, Ph.D.
ASESOR



Sergio Escobar-Lasso
Sustentante

AGRADECIMIENTOS

Deseo agradecer muy especialmente a mi padre Luis Fernando Escobar-Velásquez por todo el apoyo brindado en mi vida personal y por ser fuente de inspiración para la realización de todos mis trabajos de investigación. Deseo agradecer a mis compañeros de maestría Hansen Herrera, Lina Restrepo-Monsalve, Elpis Joan, Daniel Tenez y Margarita Gil-Fernández por todo el apoyo y compañía brindada durante la toma de datos de la presente investigación. También quiero agradecer a mis amigos Cristofer Versaggi, Daniela Carranza y Olivia por todo el apoyo en campo y los momentos felices compartidos en playa Nancite. También deseo agradecer a los guardaparques del sector Naranjo Mainor Navarro y Humberto López por la compañía y apoyo brindado durante mi estadía en el Parque Nacional Santa Rosa.

Agradezco a todos los profesores del Instituto Internacional de Conservación y Manejo de Vida Silvestre (ICOMVIS) por compartir sus experiencias y conocimientos, y ser parte trascendental de mi formación profesional. También a mi tutor (Joel Sáenz) y asesores (Eduardo Carrillo Jiménez y Grace Wong Reyes) por brindarme la oportunidad de realizar la presente investigación. Agradezco al Instituto Internacional de Conservación y Manejo de Vida Silvestre (ICOMVIS) por otorgarme la beca de postgrado para realizar mis estudios de maestría en la Universidad Nacional de Costa Rica.

Agradezco a los biólogos Diego Gómez y Margarita Gil-Fernández por enriquecer este trabajo con sus ideas y conocimientos, además al investigador de tortugas marinas Luis G. Fonseca por facilitar mi estadía y manutención en playa Nancite.

DEDICATORIA

La concepción de esta investigación está dedicada a mi padre Luis Fernando Escobar-Velásquez por ser mi querido compañero de viaje en esta aventura llamada vida. Mi trayectoria académica está en gran parte influida por el conocimiento adquirido de maestros y amigos de diferentes regiones de Latinoamérica. A ellos les dedico esta investigación.

Estamos en la mar. Es femenina. Hemos vivido seis meses de vida trascendental. Nuestras cortezas cerebrales están excitadas, desenfrenadas. Yacemos en decúbito dorsal en las aguas salobres. Aquí percibimos más claramente que la tierra es nuestra madre; las olas nos mecen y acarician. Toda célula, todo organismo está empapado en el movimiento rítmico y vital; cuando óvulos, cuando embriones, cuando la multiplicación celular en las entrañas maternas, todo nuestro vivir era el palpitar de la energía en nuestra madre; después, nos mecía el movimiento del pecho materno causado por el circular de la vida, y para dormirnos nos balanceaban los brazos de la madre. Por eso esta alegría en medio de las aguas vivas del mar es alegría esencial. Los que triunfan, lo deben a una creencia arraigada, generalmente a la creencia en sí mismos.

Viaje a pie (1929).
FERNANDO GONZÁLEZ

CONTENIDO

	Número de página
INTRODUCCIÓN GENERAL.....	1
OBJETIVOS	5
LITERATURA CITADA	6
CAPÍTULO 1. CARROÑEROS DE TORTUGAS MARINAS, ACTIVIDAD DE LOS ZOPILOTES Y SU RELACIÓN EN EL COMPORTAMIENTO DE ALIMENTACIÓN DEL JAGUAR EN PLAYA NANCITE, PARQUE NACIONAL SANTA ROSA, COSTA RICA.....	9
RESUMEN	9
ABSTRACT.....	10
INTRODUCCIÓN	11
ÁREA DE ESTUDIO	13
MÉTODOS.....	15
RESULTADOS	16
DISCUSIÓN.....	18
CONCLUSIONES.....	22
RECOMENDACIONES.....	23
LITERATURA CITADA	24
CAPÍTULO 2. DISTRIBUCIÓN DE LOS SITIOS DE ALIMENTACIÓN DEL JAGUAR SOBRE TORTUGAS MARINAS EN PLAYA NANCITE, PARQUE NACIONAL SANTA ROSA, COSTA RICA.....	29
RESUMEN	29
ABSTRACT.....	30
INTRODUCCIÓN	31
ÁREA DE ESTUDIO	34
MÉTODOS.....	36
RESULTADOS	38
DISCUSIÓN.....	43
CONCLUSIONES.....	46
RECOMENDACIONES.....	47
LITERATURA CITADA	49
CAPÍTULO 3. MOVIMIENTO Y USO DE HÁBITAT DEL JAGUAR DENTRO Y FUERA DEL PARQUE NACIONAL SANTA ROSA, COSTA RICA.....	54
RESUMEN	54
ABSTRACT.....	55
INTRODUCCIÓN	56
ÁREA DE ESTUDIO	59
MÉTODOS.....	60
RESULTADOS	63
DISCUSIÓN.....	68
CONCLUSIONES.....	70
RECOMENDACIONES.....	71
LITERATURA CITADA	73
CONCLUSIONES.....	77
RECOMENDACIONES.....	78

INTRODUCCIÓN GENERAL

Las tortugas marinas son consumidas por una gran variedad de depredadores naturales durante sus primeras etapas de vida como huevos y neonatos (Engeman et al. 2005). Sin embargo, las tortugas marinas adultas tienen sólo un pequeño número de depredadores naturales registrados en la literatura científica (Heithaus et al. 2008). En el mar, los depredadores más comunes de tortugas marinas adultas son los tiburones y las orcas (*Orcinus orca*) (Heithaus et al. 2008). Cuando las hembras de tortugas marinas anidan en la playa, solo dos depredadores naturales han sido registrados consumiéndolas: a) jaguares (*Panthera onca*) y b) cocodrilos americanos (*Crocodylus acutus*) (Carrillo et al. 1994, Ortiz et al. 1997, Heithaus et al. 2008, Alfaro et al. 2016). El cocodrilo americano ha sido registrado depredando tortugas lora (*Lepidochelys olivacea*) en Costa Rica (Ortiz et al. 1997). El Jaguar ha sido registrado depredando tortugas marinas en siete playas de anidación pertenecientes a los países de Costa Rica, Guyana, México y Surinam (Fretey 1977, Autar 1994, Cuevas et al. 2014, Guilder et al. 2015).

La relación trófica entre las tortugas marinas y los jaguares es una de las relaciones predatorias más controvertidas, debido a que implica cinco especies en peligro de extinción (Veríssimo et al. 2012). El jaguar está listado por la UICN (Unión Internacional para la Conservación de la Naturaleza) como una especie casi amenazada (Caso et al. 2008), y a su vez el jaguar ha sido registrado depredando cuatro especies de tortugas marinas, incluyendo tortuga verde *Chelonia mydas* (Amenazada de extinción; Seminoff 2004), tortuga lora *Lepidochelys olivacea* (Vulnerable a la extinción; Abreu-Grobois y Plotkin 2008), tortuga carey *Eretmochelys imbricata* (críticamente amenazada de extinción; Mortimer y Donnelly 2008) y tortuga baula *Dermochelys coriacea* (Vulnerable a la extinción; Wallace et al. 2013) (Fretey 1977, Autar 1994, Carrillo et al. 1994, Chinchilla 1997, Tröeng 2000, Heithaus et al. 2008, Veríssimo et al. 2012, Keeran 2013, Arroyo-Arce et al. 2014, Cuevas et al. 2014, Arroyo-Arce y Salom-Pérez 2015, Guilder et al. 2015, Alfaro et al. 2016).

Otro aspecto que hace controversial la relación trófica entre jaguares y tortugas marinas, es que dichas especies son ampliamente reconocidas como especies bandera en iniciativas de conservación (Caro et al. 2004) y proyectos de gran escala, como Operación Tortuga (Bjorndal et al. 1999) y Paseo Pantera (Ceballos et al. 2002) han sido desarrollados para conservarlas.

Gran parte del conocimiento sobre la relación depredador-presa entre jaguares y tortugas marinas viene de estudios realizados en Costa Rica (Carrillo et al. 1994, Chinchilla 1997, Tröeng 2000, Veríssimo et al. 2012, Arroyo-Arce et al. 2014, Arroyo-Arce y Salom-Pérez 2015, Guilder et al. 2015). Dichos estudios han sido realizados en playas de anidación en tres parques nacionales: Tortuguero, Corcovado y Santa Rosa (Carrillo et al. 1994, Guilder et al. 2015). En el Parque Nacional Tortuguero es frecuente la depredación de las tortugas marinas en sus playas de anidación (Tröeng 2000, Veríssimo et al. 2012, Arroyo-Arce et al. 2014, Arroyo-Arce y Salom-Pérez 2015, Guilder et al. 2015). Un fenómeno similar parece estar ocurriendo en el Parque Nacional Santa Rosa (comp. pers. Carrillo). Los primeros investigadores en documentar la relación predatoria entre jaguares y tortugas marinas en Santa Rosa fueron Cornelius (1986) y Carrillo et al. (1994), al describir anecdóticamente los ataques de jaguares sobre tortugas marinas en playa Nancite. Recientemente Alfaro et al. (2016) caracterizaron los ataques de jaguares sobre tortugas en playa Naranjo, sin embargo, muchos aspectos etológicos, ecológicos y demográficos de la depredación de tortugas marinas por jaguares dentro del Parque Nacional Santa Rosa siguen siendo desconocidos (Carrillo et al. 1994, Alfaro et al. 2016). El Parque Nacional Tortuguero cuenta con información de las tendencias temporales y espaciales de depredación del jaguar, las tasas de utilización de los cadáveres de tortuga y el impacto de la depredación del Jaguar sobre las poblaciones de tortugas marinas (ver Veríssimo et al. 2012, Arroyo-Arce et al. 2014, Arroyo-Arce y Salom-Pérez 2015, Guidera et al. 2015).

Por otro lado, el Parque Nacional Santa Rosa es uno de los mejores y pocos ejemplos de restauración ecológica en el mundo (Janzen 1988). En Santa Rosa se logró pasar de potreros a cobertura boscosa en 36 años aproximadamente (Janzen 1988). Durante el proceso no solo se ha restaurado la cobertura vegetal, sino que también las poblaciones de fauna silvestre. Uno de los mejores ejemplos de recuperación de fauna silvestre la encontramos en las poblaciones de jaguares en el Parque Nacional Santa Rosa. Las poblaciones de jaguares de Santa Rosa son consideradas unas de las más saludables de

Costa Rica (Carrillo, E. 2015 com. pers.). El entendimiento de procesos ecológicos básicos y de la importancia de cada elemento del ecosistema que ocurre en el área que se desea conservar, son aspectos esenciales para la conservación y el manejo, para tomar decisiones apropiadas que promuevan el bienestar y permanencia de la vida silvestre. Por ejemplo, a medida que se recuperan las poblaciones de jaguares, algunos individuos pueden salir del parque hacia zonas ganaderas y depredar el ganado, lo que puede originar un conflicto entre los ganaderos y los jaguares. En el Área de Conservación Guanacaste al que pertenece el Parque Nacional Santa Rosa, los jaguares han causado algunos conflictos con las fincas ganaderas aledañas al parque. Sin embargo, muchos aspectos demográficos, comportamentales y del conflicto (humano-jaguar) son desconocidos (comp. pers. Carrillo). En este sentido, investigar los patrones de movimiento y uso de hábitat del jaguar, dentro y en los alrededores del Parque Nacional Santa Rosa, es fundamental para comprender la dinámica del uso de áreas naturales dentro del parque y de las áreas ganaderas de los alrededores de Santa Rosa, lo cual puede ayudar a mitigar el conflicto entre ganaderos y jaguares en el área.

En muchos casos se ha reportado que las áreas protegidas toman las mejores decisiones de conservación y manejo de su vida silvestre, cuando están basadas en información científica del fenómeno o aspecto que quieren manejar, conservar o restaurar (Veríssimo et al. 2012). El manejador del área protegida, necesita entender holísticamente el fenómeno o aspecto que quieren manejar, conservar o restaurar (Veríssimo et al. 2012, Cuevas et al. 2014); lo anterior se logrará si hay disponible información científica holística del fenómeno o aspecto que se desea intervenir (Veríssimo et al. 2012). Si el fenómeno trófico entre jaguares y tortugas marinas presente en las playas de anidación del Parque Nacional Santa Rosa sufriera algún cambio (aumento o disminución) por causa antrópicas o naturales, los manejadores de Santa Rosa podrían tener la necesidad de tomar una decisión de manejo que, en un escenario ideal, debería estar basada en información científica. La presente investigación pretende atender lo anterior, buscando sumarse a los esfuerzos de otros investigadores (e.g. Carrillo et al. 1994, Alfaro et al. 2016) para poner a disposición de la sociedad, los científicos y de los administradores del Parque Nacional Santa Rosa, información científica útil, si se llega el caso de tomar alguna decisión de conservación y manejo que involucre directa o indirectamente la relación entre jaguares y tortugas marinas en las playas de anidación del parque Santa Rosa. Debido a que la presente investigación buscó estudiar el fenómeno trófico entre jaguares y tortugas marinas desde un punto de vista amplio y holístico, se investigó dicho fenómeno en tres aspectos,

cada uno de ellos expuesto como capítulo independiente para una mejor exposición, análisis y discusión de los resultados. En el primer capítulo, se estudia el fenómeno trófico en su aspecto ecológico, ya que se describen las interacciones tróficas de depredación, carroñeo y cleptoparasitismo que se establecen en torno a la depredación de tortugas marinas por jaguares. En el segundo capítulo, se estudia el fenómeno trófico en el aspecto de su caracterización, ya que se investiga dónde, cuántas y qué especies de tortugas marinas mata el jaguar. El tercer y último capítulo estudia el fenómeno trófico en el aspecto de la ecología del movimiento del jaguar entre y en los alrededores de las playas de anidación de tortugas marinas.

OBJETIVOS

- 1) Registrar las especies de vertebrados carroñeros que se benefician de manera indirecta de la relación trófica entre jaguares y tortugas marinas.
- 2) Evaluar la influencia de la actividad de los zopilotes en el comportamiento alimenticio de los jaguares sobre las tortugas marinas.
- 3) Describir el número de eventos de depredación de tortugas marinas en playa Nancite.
- 4) Registrar y ubicar las áreas de alimentación del jaguar sobre tortugas marinas en la playa Nancite.
- 5) Determinar el ámbito hogareño (mínimo) y movimientos (distancias recorridas) del jaguar dentro y en los alrededores del Parque Nacional Santa Rosa.
- 6) Determinar el uso de hábitat del jaguar dentro y en los alrededores del Parque Nacional Santa Rosa.

LITERATURA CITADA

- Abreu-Grobois, A y Plotkin, P. (IUCN SSC Marine Turtle Specialist Group). 2008. *Lepidochelys olivacea*. The IUCN Red List of Threatened Species 2008: e.T11534A3292503. <http://dx.doi.org/10.2305/IUCN.UK.2008.RLTS.T11534A3292503.en>. Downloaded on 13 May 2016.
- 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 R. Salom-Pérez. 2015. Impact of Jaguar *Panthera onca* (Carnivora: Felidae) predation on marine turtle populations in Tortuguero, Caribbean coast of Costa Rica. *Biología Tropical* 63:815-825.
- 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* 67:11-12.
- Bjorndal, K. A., J. A. Wetherall, A. B. Bolten, y J. A. Mortimer. 1999. Twenty-six years of green turtle nesting at Tortuguero, Costa Rica: an encouraging trend. *Conservation Biology* 13:126-134.
- 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.
- Caso, A., López-González, C., Payan, E., Eizirik, E., De Oliveira, T., Leite-Pitman, R., Kelly, M. y Valderrama, C. 2008. *Panthera onca*. In IUCN 2013. IUCN Red List of Threatened Species. Versión 2014.1. www.iucnredlist.org.
- Caro, T., J. R. Engilis, E. Fitzherbert, y T. Gardner. 2004. Preliminary assessment of the flagship species concept at a small scale. *Animal Conservation* 7:63-70.
- Ceballos, G., C. Chávez, A. Rivera, C. Manterola, y B. Wall. 2002. Tamaño poblacional y conservación del jaguar en la reserva de la biosfera Calakmul, Campeche, México. Fondo de cultura económica, UNAM, Mexico DF, México.
- Chinchilla, F.A. 1997. La dieta del jaguar (*Panthera onca*), el puma (*Felis concolor*) y el manigordo (*Felis pardalis*) en el Parque Nacional Corcovado, Costa Rica. *Revista de Biología Tropical* 45:1223-1229.

- Cornelius, S. E. 1986. The sea turtles of Santa Rosa National Park. Fundación de Parques Nacionales, San José, Costa Rica.
- Cuevas, E., J. C. Fallerm, A. Angulo, M. Andrade, R. A. Puc, y B. I. González. 2014. Marine turtles and jaguars: two mystical species coexisting on the coast of Quintana Roo, México. *Biodiversitas* 114:13-16.
- Engeman, R. M., R. E. Martin, H. T. Smith, J. Woolard, C. K. Crady, y S. A. Shwiff. 2005. Dramatic reduction in predation on marine turtle nests through improved predator monitoring and management. *Oryx* 39:318-326.
- Fretey, J. 1977. Cuases de mortalite des tortues luth adults (*Dermochelys coriacea*) sur le littoral guyanais. *Courrier de la Nature* 52:257-266.
- Guilder, J., B. Barca, S. Arroyo-Arce, R. Gramajo, y R. Salom-Pérez. 2015. Jaguars (*Panthera onca*) increase kill utilization rates and share prey in response to seasonal fluctuations in nesting green turtle (*Chelonia mydas mydas*) abundance in Tortuguero National Park, Costa Rica. *Mammalian Biology* 80:65-72.
- Heithaus, M. R., A. J. Wirsing, J. A. Thomson, y D. A. Burkolder. 2008. A review of lethal and non-lethal effects of predators on adult marine turtles. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 356:43-51.
- Janzen, D. H. 1988. Guanacaste National Park: Tropical Ecological and Biocultural Restauración. CRC Press, Florida. 192 p.
- Keeran, D. 2013. Jaguars killing endangered marine turtles almost for fun. <http://www.kaieteurnewsonline.com/2013/07/14/jaguars-killing-endangered-marine-turtles-almost-for-fun-conservationist/>.
- Mortimer, J.A., y M. Donnelly. 2008. *Eretmochelys imbricata*. The IUCN Red List of Threatened Species 2008: e. T8005A12881238. <http://dx.doi.org/10.2305/IUCN.UK.2008.RLTS.T8005A12881238.en>. Downloaded on 13 May 2016.
- Ortiz, R. M., P. T. Plotkin, y D. W. Owens. 1997. Predation on olive ridley sea turtles (*Lepidochelys olivacea*) by the American crocodile (*Crocodylus acutus*) at Playa Nancite, Costa Rica. *Chelonian Conservation Biology* 2:585-587.
- Seminoff, J. A. 2004. *Chelonia mydas*. The IUCN Red List of Threatened Species 2004: e.T4615A11037468. <http://dx.doi.org/10.2305/IUCN.UK.2004.RLTS.T4615A11037468.en>. Downloaded on 13 May 2016.

- Troëng, S. 2000. Predation of green (*Chelonia mydas*) and leatherback (*Dermochelys coriacea*) turtles by jaguar (*Panthera onca*) at Tortuguero National Park, Costa Rica. *Chelonian Conservation and Biology* 3:751-753.
- 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.
- Wallace, B. P., M. Tiwari, y M. Girondot. 2013. *Dermochelys coriacea*. The IUCN Red List of Threatened Species 2013: e.T6494A43526147.
<http://dx.doi.org/10.2305/IUCN.UK.2013-2.RLTS.T6494A43526147.en>. Downloaded on 13 May 2016.

CAPÍTULO I.

CARROÑEROS DE TORTUGAS MARINAS, ACTIVIDAD DE LOS ZOPILOTES Y SU RELACIÓN EN EL COMPORTAMIENTO DE ALIMENTACIÓN DEL JAGUAR EN PLAYA NANCITE, PARQUE NACIONAL SANTA ROSA, COSTA RICA

RESUMEN

Una perspectiva más completa sobre el uso de carroña por vertebrados terrestres podría mejorar nuestro entendimiento de procesos ecológicos críticos, especialmente aquellos asociados con el flujo de energía y las relaciones tróficas. Partiendo del argumento anterior los objetivos de este capítulo fueron: 1) registrar las especies de carroñeros que se benefician de la relación depredador-presa entre el jaguar y las tortugas marinas al consumir sus restos y 2) evaluar la influencia de la actividad de los zopilotes en el comportamiento alimenticio de los jaguares sobre las tortugas marinas. La depredación por jaguar fue registrada mediante caminatas matutinas a lo largo de playa Nancite, Parque Nacional Santa Rosa, Costa Rica. Estas caminatas se realizaron diariamente entre el 1 de agosto y el 1 de diciembre del 2015. Durante el periodo de estudio se registró un total de 24 eventos de depredación de tortugas marinas, en los que el jaguar arrastró y escondió 16 cadáveres de tortuga (66,6%) en el interior de bosque y ocho cadáveres (33,3%) en arbustos o vegetación costera. El jaguar arrastró los cadáveres de la playa a la vegetación en promedio $164,45 \pm 219,48$ m (1-678 m), y se alimentó de los cadáveres en promedio 1,47 días (1-5 días). Se registraron 11 especies de vertebrados alimentándose de los restos de tortugas marinas. El tiempo promedio que los zopilotes demoraron en encontrar los cadáveres fue de $2,37 \pm 1,83$ días (1-7 días). Se encontró que el número de días que los jaguares se alimentan de los cadáveres de tortugas marinas, estuvo relacionado con el número de días que los zopilotes se demoraron en encontrar estos restos; y a su vez, el número de días que los zopilotes se demoraron en encontrar los cadáveres, estuvieron relacionados con la distancia que el jaguar arrastró el cadáver desde la playa hasta el interior de bosque. Se concluye que el valor ecológico del jaguar no se restringe a ser un depredador superior, sino que actúa como proveedor de cadáveres para los carroñeros, y que el carroñeo genera más interacciones tróficas (11 especies beneficiadas) que la depredación en sí misma (solo una especie beneficiada).

ABSTRACT

A more complete perspective on the use of carrion for terrestrial vertebrates could improve our understanding of critical ecological processes, especially those associated with the energy flow and trophic relationships. Based on the above argument the aims of this chapter were: 1) record the scavengers species who benefit from the predator-prey relationship between the jaguar and sea turtles to eat their remains and 2) evaluate the influence of the vultures activity on the feeding behavior of jaguars on sea turtles. Morning walks along Nancite beach, Santa Rosa National Park, Costa Rica, were made for recorded the jaguar predation on sea turtles. These walks were performed daily between August 1 and December 1, 2015. During the study period a total of 24 predation events of sea turtles were recorded, where the jaguar dragged and buried 16 turtle carcasses (66.6%) within forest and eight carcasses (33.3%) were recorded in bushes or coastal vegetation. The jaguar dragged the turtle carcasses from the beach to the vegetation an average of 164.45 ± 219.48 m (1-678 m), and fed on the carcasses on average 1.47 days (1-5 days). 11 species of vertebrates feeding on sea turtles carcasses were recorded. The average time that the vultures took to find the carcasses was 2.37 ± 1.83 days (1-7 days). Was found that the number of days that jaguars feed on the sea turtles carcasses, was related with the number of days that the vultures took to find these carcasses; and in turn, the number of days that the vultures took to find the carcasses, were related to the distance that the jaguar dragged the carcasses from the beach to the forest interior. It was concluded that the ecological value of the jaguar is not restricted to being a top predator, the jaguar also acts as a supplier of carcasses for scavengers and scavenging generates more trophic interactions (11 benefited species) that predation itself (only one species beneficiary).

INTRODUCCIÓN

En la mayoría de la literatura científica relacionada con redes tróficas y ciclos de nutrientes no se da importancia al valor de las relaciones de carroñeo (Wilson y Wolkovich 2011, Moleón y Sánchez-Zapata 2015). Además, la energía transferida por el carroñeo excede sustancialmente a la transferida por depredación; sin embargo, frecuentemente se sobreestima el impacto de la depredación y se minimizan los efectos indirectos del carroñeo (Wilson y Wolkovich 2011, Moleón y Sánchez-Zapata 2015). No obstante, recientes publicaciones y revisiones han recabado evidencias que resaltan el valor esencial del carroñeo en la ecología trófica de las especies (DeVault et al. 2003, Wilson y Wolkovich 2011, Beasley et al. 2012, Barton et al. 2013, Moleón et al. 2014, Pereira et al. 2014, Mateo-Tomás et al. 2015, Moleón y Sánchez-Zapata 2015). Incluso, se ha mencionado que actualmente los estudios sobre el carroñeo están tomando importancia en la ecología de las especies (Moleón y Sánchez-Zapata 2015).

La ecología del carroñeo tiene un marco conceptual considerable y evidencia empírica sobre la trascendencia y la magnitud de esta transferencia de energía con amplias implicaciones, que abarcan niveles desde el individuo, la población, la comunidad hasta el ecosistema; además tiene relaciones cercanas con otros procesos ecológicos (Barton et al. 2013, Moleón et al. 2014, Pereira et al. 2014, Mateo-Tomás et al. 2015). Por ejemplo, el cadáver de un solo vertebrado en un ecosistema terrestre (bosque o sabana) puede ser visitado por consumidores de diferentes niveles, como depredadores superiores (osos, lobos, leones), consumidores secundarios (roedores pequeños, zorros y hienas), así como consumidores aéreos (águilas, halcones, zopilotes e insectos) (Moleón y Sánchez-Zapata 2015). Aun cuando existen avances significativos en el campo de la ecología, se está lejos de reconocer y entender las interacciones tróficas directas e indirectas relacionadas con el carroñeo (Moleón et al. 2014, Pereira et al. 2014, Mateo-Tomás et al. 2015, Moleón y Sánchez-Zapata 2015). La descripción de las relaciones tróficas entre presas, depredadores y carroñeros es fundamental para mejorar el conocimiento sobre el carroñeo y el flujo de energía (Getz 2011, Wilson y Wolkovich 2011, Moleón et al. 2014).

Los depredadores pueden facilitar alimento a los carroñeros al hacer disponibles los restos de cadáveres. Existen tres factores principales por los cuales los cadáveres de tortuga quedan disponibles para los carroñeros: a) depredadores que proveen a los carroñeros con los restos de sus presas, b) muerte natural y c) mortalidad causada por

actividad humana (Moleón et al. 2014). En la literatura científica se reconoce que los grandes carnívoros juegan un papel importante como depredadores superiores (Miller et al. 2001). Sin embargo, la importancia de los grandes carnívoros como proveedores de alimento a los carroñeros ha sido poco reconocida, aun cuando diversas investigaciones han resaltado sus excepcionales alcances (Moleón et al. 2014, Pereira et al. 2014, Mateo-Tomás et al. 2015, Moleón y Sánchez-Zapata 2015). Muchos estudios han demostrado que en hábitats terrestres los principales consumidores de carroña son los vertebrados (DeVault et al. 2003, Moleón et al. 2014, Pereira et al. 2014, Mateo-Tomás et al. 2015). Ningún mamífero o reptil ha evolucionado a carroñero obligado; de hecho, los únicos carroñeros obligados entre los vertebrados son los buitres (zopilotes) del Nuevo y el Viejo Mundo (Mateo-Tomás et al. 2015).

La relación trófica que ocurre entre los jaguares y las tortugas marinas, es una interacción de interés para los estudios relacionados con la ecología trófica del carroñero (Arroyo-Arce y Salom-Pérez 2015, Guilder et al. 2015). En América, los jaguares han sido registrados depredando cuatro especies de tortugas marinas (*Chelonia mydas*, *Lepidochelys olivacea*, *Eretmochelys imbricata* y *Dermochelys coriacea*) en sus playas de anidación (Fretey 1977, Autar 1994, Carrillo et al. 1994, Chinchilla 1997, Troëng 2002, Heithaus et al. 2008, Veríssimo et al. 2012, Barça 2013, Arroyo-Arce et al. 2014, Cuevas et al. 2014, Arroyo-Arce y Salom-Pérez 2015, Guilder et al. 2015, Alfaro et al. 2016). El conocimiento acerca de esta relación ha aumentado considerablemente en años recientes, especialmente en las tendencias espaciales y temporales de la depredación del jaguar (Veríssimo et al. 2012, Alfaro et al. 2016), las tasas de utilización de cadáveres (Carrillo et al. 1994, Guilder et al. 2015) y, el impacto en las poblaciones de tortugas marinas (Arroyo-Arce y Salom-Pérez 2015). Sin embargo, un aspecto totalmente desconocido son las relaciones ecológicas de carroñeo (Guilder et al. 2015). Por ejemplo, no se conocen las relaciones tróficas que se establecen en torno a los cadáveres de tortugas marinas. Además, se requieren investigaciones para determinar los efectos que los carroñeros pueden tener en las tasas de retorno del jaguar al cadáver de tortuga (Guilder et al. 2015).

Por lo tanto, los objetivos de este estudio fueron: 1) Registrar las especies de vertebrados carroñeros que se benefician de manera indirecta de la relación trófica entre jaguares y tortugas marinas, 2) Evaluar la influencia de la actividad de los zopilotes sobre el comportamiento alimenticio de los jaguares sobre las tortugas marinas.

ÁREA DE ESTUDIO

El Parque Nacional Santa Rosa (PNSR) se localiza en la provincia de Guanacaste, en el noroeste del Pacífico de Costa Rica. El PNSR tiene una extensión de 38,628 ha, el cual forma parte de un bloque de tierra protegido de 163,000 ha dentro del Área de Conservación Guanacaste. El PNSR comprende uno de los bosques secos mejor preservados de Centroamérica. Dentro de este parque existen varias playas de anidación de tortugas marinas (e.g. Naranjo, Colorada, Nancite, Isla San José, Potrero Grande, entre otras). Una de las playas de anidación más importantes es Nancite; ésta se localiza en la parte suroeste del PNSR (10°48'N y 85°39'W; Figura 1), tiene una extensión de aproximadamente 1050 m y comprende principalmente ecosistemas marino-costeros (además de manglares, lagunas y bosque deciduo y semideciduo). Nancite está completamente protegida de actividades humanas intrusivas, lo que incluye el turismo.

Los primeros 300 m de la playa alta y media están cubiertos por mangle de botoncillo (*Conocarpus erecta*), que normalmente se convierte en el límite de la línea de marea alta. En el centro de la playa se ubica un estero, que normalmente se encuentra desconectado del mar y representa la zona más ancha de la playa (hasta 45 m de longitud a partir de la línea de marea alta a la vegetación). Desde el centro de la playa hasta el extremo sur, el ancho de la playa puede oscilar entre 5 m y 20 m dependiendo de las variaciones en las mareas. La vegetación frente a esta parte de la playa, está compuesta principalmente por árboles aislados de majagua (*Hibiscus tiliaceus*) y Brasil (*Haematoxylon brasiletto*). Bajo estos árboles crece zacate salado (*Distichlis spicata*) y bejuquillo de playa (*Ipomoea pescaprae*).

Históricamente, cuatro especies de tortugas marinas han sido registradas anidando en playa Nancite: *Lepidochelys olivacea*, *Cheloniemydas*, *Eretmochelys imbricata* y *Dermochelys coriacea* (Cornelius 1986, Fonseca et al. 2009). Sin embargo, es importante destacar que *D. coriacea* y *E. imbricata* son poco comunes y su anidación en playa Nancite es muy baja (Cornelius 1986). Playa Nancite es reconocida por el fenómeno de arribada de tortuga lora (*Lepidochelys olivacea*) (Cornelius 1986, Fonseca et al. 2009). Este fenómeno consiste en la anidación sincrónica de cientos o miles de tortugas loras a lo largo de pocas noches consecutivas (Cornelius 1986, Bernardo y Plotkin 2007, Fonseca et al. 2009). Este fenómeno también ocurre en otra playa de Costa Rica (Ostional) y algunas playas de México, India, Nicaragua (La flor y Chacocente) y Panamá (Isla Cañas) (Fonseca et al.

2009). Nancite es uno de los sitios más importantes para la anidación solitaria y en arribada de tortuga lora en el mundo. Sin embargo, las arribadas han mostrado una importante reducción en el tamaño y frecuencia (Valverde et al. 2010, Fonseca et al. 2009). La posible causa de la disminución fue la baja tasa de reclutamiento que presentó la playa durante los años de las grandes arribadas, como consecuencia de la alta densidad de nidos incubándose al mismo tiempo, lo cual se refleja actualmente en el número de hembras anidantes por arribada (Fonseca et al. 2009).

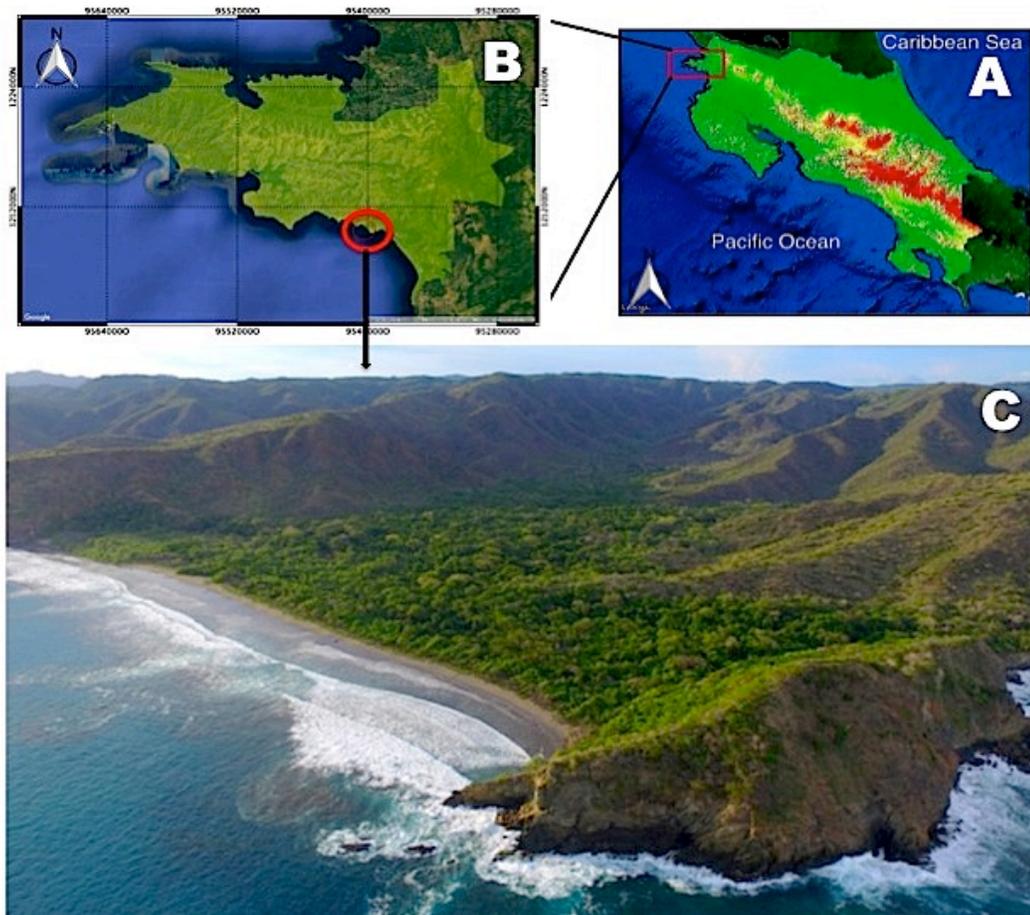


Figura 1. Localización de playa Nancite, en el Parque Nacional Santa Rosa, Provincia de Guanacaste, Costa Rica, 2015. A) Costa Rica. B) Parque Nacional Natural Santa Rosa. C) Playa Nancite.

MÉTODOS

Los eventos de depredación de tortugas por el jaguar fueron registrados mediante caminatas matutinas a lo largo de la playa entre las 6:00 y 9:00 h. Estas caminatas se realizaron diariamente entre el primero de agosto y el primero de diciembre de 2015. Los cadáveres depredados por jaguar se identificaron por un conjunto de caracteres como marcas de colmillos en la parte anterior del caparazón de la tortuga y en sus aletas delanteras, por huellas alrededor de la presa o si la presa fue arrastrada hacia la vegetación (Veríssimo et al. 2012, Alfaro et al. 2016). Se colocaron cámaras trampa en los cadáveres frescos de tortugas marinas depredadas por jaguares con el fin de documentar las tasas de retorno de los jaguares sobre los cadáveres y la identidad y actividad de los carroñeros.

Para cada tortuga depredada por el jaguar se registraron los siguientes datos: 1) especies de vertebrados carroñeros que se alimentaron del cadáver, 2) número de días que el jaguar se alimentó del cadáver, 3) distancia en metros que el jaguar arrastró el cadáver desde la playa hasta el interior de bosque, 4) tamaño del caparazón de la tortuga depredada y 5) número de días que los zopilotes se demoraron en encontrar el cadáver (ver Anexo A). En ésta última variable no se discrimino entre zopilote negro (*Coragyps atratus*) y zopilote rojo (*Cathartes aura*) debido a que el número de días en que dichos zopilotes se demoraron en encontrar el cadáver fue el mismo para ambas especies, es decir que encontraban el cadáver al mismo tiempo. Por tal motivo se decidió unir ambas especies en el gremio zopilotes.

Para evaluar la relación de los zopilotes sobre el comportamiento alimentario de los jaguares, se utilizó el coeficiente de correlación de Spearman. Todos los análisis estadísticos y gráficos fueron realizados utilizando el programa R, con la interface Rcmdr (Fox 2005).

RESULTADOS

Carroñeros vertebrados que consumieron los cadáveres de tortugas marinas.

Durante el periodo de estudio, un total de 24 eventos de depredación de tortugas por causa del jaguar fueron registrados en playa Nancite. De estos, 20 (83,3%) fueron sobre tortuga lora (*Lepidochelys olivacea*) y cuatro (16,6%) fueron sobre tortuga verde (*Chelonia mydas agassizii*). Se registraron 11 especies de vertebrados alimentándose de los cadáveres de las tortugas, estas especies se distribuyeron en tres clases, siete órdenes, nueve familias y 11 géneros (Figura 2). De las 11 especies reportadas, el zopilote negro (*Coragyps atratus*) y el zopilote cabeza roja (*Cathartes aura*) fueron los principales carroñeros de tortugas, seguidos por el zorro pelón (*Didelphis marsupialis*) (Figura 2).

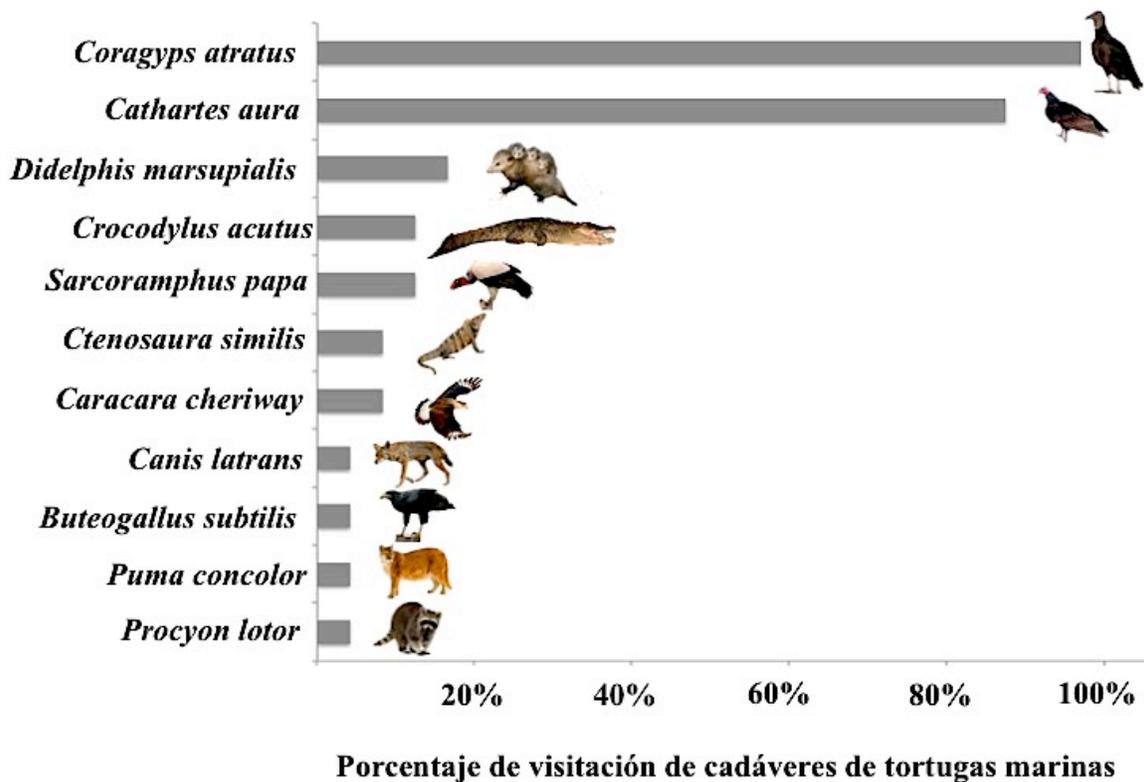


Figura 2. Porcentaje de visitación de las diferentes especies de vertebrados que carroñaron las tortugas marinas depredadas por jaguar en Playa Nancite, Parque Nacional Santa Rosa, Costa Rica, 2015.

Actividad de los zopilotes y la utilización de cadáveres por el jaguar.

De los 24 eventos de depredación registrados, el jaguar arrastró y escondió 16 cadáveres (66,6%) en el interior de bosque y ocho cadáveres (33,3%) en arbustos o

vegetación costera. El jaguar arrastró los cadáveres de la playa a la vegetación en promedio $164,45 \pm 219,48$ m (1-678 m), y se alimentó de los cadáveres en promedio de 1.47 días (1-5 días). El tiempo promedio que los zopilotes se demoraron en encontrar los cadáveres fue de $2,37 \pm 1,83$ días (1-7 días). Se encontró una correlación positiva y significativa entre los días que el jaguar se alimentó del cadáver (Días-alimentación) y el número de días que los zopilotes se demoraron en encontrarlo (inicio-carroñeo) ($r_s = 0,838$ $p < 0.001$; Cuadro 1). Asimismo, se encontró una correlación entre número de días que los zopilotes se demoraron en encontrar los cadáveres y la distancia que el jaguar arrastró los cadáveres ($r_s = 0,781$, $p < 0,001$; Cuadro 1). Los días de alimentación resultaron negativamente correlacionados con el tamaño de la tortuga, pero no fue significativo (Cuadro 1).

Cuadro 1. Correlación de Spearman para las diferentes variables relacionadas con la utilización de los cadáveres de tortuga por jaguar en Playa Nancite, Parque Nacional Santa Rosa, Costa Rica. La diagonal superior contiene los coeficientes de correlación y la diagonal inferior contiene los p-valores correspondientes.

	Días- alimentación	Inicio-carroñeo	Distancia	Longitud
Días- alimentación	*****	0,838	0,781	-0,379
Inicio-carroñeo	3,031e-07	*****	0,858	-0,249
Distancia	6,639e-06	7,855e-08	*****	-0,277
Longitud de caparazón	0,067	0,239	0,189	*****

Días-alimentación = número de días que el jaguar se alimentó del cadáver de tortuga.

Inicio-carroñeo = número de días que le tomo a los zopilotes encontrar el cadáver.

Distancia = Distancia en metros que el jaguar arrastró el cadáver de tortuga marina desde la playa hasta el interior del bosque. Longitud = Largo del caparazón de la tortuga

depredada.

DISCUSIÓN

Muchos estudios han demostrado que en hábitats terrestres los principales consumidores de carroña desde el punto de vista del volumen consumido son los vertebrados (DeVault et al. 2003, Moleón et al. 2014, Pereira et al. 2014, Mateo-Tomás et al. 2015). Las aves fue el grupo más registrado comiendo carroña de tortugas marinas, con cinco especies, seguido por los mamíferos con cuatro especies y en un menor grado, los reptiles, con sólo dos especies. Las aves son el grupo más especializado para el consumo de carroña, debido al bajo costo de la locomoción al planear durante la búsqueda de carroñas (Buckley 1999). Planear requiere menos energía que correr o caminar (Schmidt-Nielson 1972), por lo tanto, las aves pueden inspeccionar áreas grandes de manera más eficiente que los mamíferos o reptiles carroñeros (Houston 1979). Ningún mamífero o reptil ha evolucionado a carroñero obligado, de hecho, los únicos carroñeros obligados entre los vertebrados son los buitres del nuevo (zopilotes) y viejo mundo (Houston 1979, Kirk y Mossman 1998, Buckley 1999).

De las once especies de vertebrados que se registraron consumiendo los cadáveres de tortugas marinas, solo dos especies habían sido registradas previamente como carroñeras de tortugas marinas (*Cathartes aura* y *Coragyps atratus*) (Guilder et al. 2015). Las ocho especies restantes (*Canis latrans*, *Puma concolor*, *Procyon lotor*, *Didelphis marsupialis*, *Crocodylus acutus*, *Ctenosaura similis*, *Buteogallus subtilis*, *Caracara cheriway* y *Sarcoramphus papa*) no habían sido registradas consumiendo tortugas marinas en otras investigaciones (ver Fretey 1977, Autar 1994, Carrillo et al. 1994, Chinchilla 1997, Troëng 2002, Heithaus et al. 2008, Veríssimo et al. 2012, Barça 2013, Arroyo-Arce et al. 2014, Cuevas et al. 2014, Arroyo-Arce y Salom-Pérez 2015, Guilder et al. 2015, Alfaro et al. 2016). Por lo tanto, las observaciones realizadas en este estudio son el primer registro de tortuga marina en la dieta de *Canis latrans*, *Puma concolor*, *Procyon lotor*, *Didelphis marsupialis*, *Crocodylus acutus*, *Ctenosaura similis*, *Buteogallus subtilis*, *Caracara cheriway* y *Sarcoramphus papa*.

El zopilote de cabeza roja y el zopilote negro fueron, por mucho, los principales carroñeros de los cadáveres encontrados (Figura 2), la dominancia de los zopilotes sobre otras especies de vertebrados carroñeros ya ha sido ampliamente demostrada en otros estudios (Houston 1986, Prior y Weatherhead 1991, Gomez et al. 1993). Los zopilotes se registraron consumiendo entre 90-95% de los cadáveres en bosques de Panamá (Houston

1986). En un estudio similar, los zopilotes y los mamíferos carroñeros localizaron 63% y 5% de los cadáveres respectivamente (Gómez et al. 1993). Se ha postulado que los zopilotes superan a otras especies de carroñeros simplemente porque encuentran los cadáveres más rápido (DeVault et al. 2003), debido a las adaptaciones que estas especies tienen para el carroñeo, como su capacidad excepcional para planear (Houston 1979) y un buen sentido del olfato (DeVault et al. 2003).

El registro de carnívoros como pumas, mapaches y coyotes alimentándose de los cadáveres de tortugas marinas muertas por el jaguar, podría sugerir la presencia de cleptoparasitismo, además de carroñeo. Por definición, el cleptoparasitismo (parasitismo por robo) es una forma de alimentación en la cual un animal toma las presas u otros alimentos de otro que los ha cazado, colectado o almacenado (Wilson y Wolkovich 2011, Pereira et al. 2014). Sin embargo, hay escasa información para determinar la verdadera naturaleza de las interacciones entre los cleptoparásitos y el jaguar.

Un estudio reciente ha resaltado que las relaciones de carroñeo son subestimadas en los ecosistemas tanto marinos como terrestres, aun cuando existe un flujo de energía sustancialmente mayor por enlaces determinados por el carroñeo que por enlaces de depredación en las redes tróficas (Wilson y Wolkovich 2011). Este caso es un buen ejemplo de interacciones tróficas entre el ecosistema marino (a través de los cuerpos de las tortugas marinas) y un ecosistema terrestre (por la depredación de la tortuga por parte del jaguar). Aunque en el caso de la depredación de tortugas por jaguares el flujo de energía fluye entre el mar y la tierra y, es posible que la mayor parte de energía sea transferida vía carroñeo (11 especies beneficiadas) y no solo por depredación (solo una especie beneficiada). Los últimos estudios publicados sobre la relación trófica entre jaguares y tortugas marinas resaltan la importancia de la depredación para la estabilidad del ecosistema terrestre (Arroyo-Arce et al. 2014, Cuevas et al. 2014, Arroyo-Arce y Salom-Pérez 2015, Guilder et al. 2015, Alfaro et al. 2016), pero los efectos indirectos, como el carroñeo, son ampliamente minimizados y poco discutidos. Se requiere de más investigación para evaluar la importancia de los jaguares como proveedores de alimento a los carroñeros y facilitadores del flujo de energía entre los ecosistemas marinos y terrestres.

Algunos felinos grandes (como leones) consumen la totalidad de sus presas pocas horas después de la caza (Lehmann et al. 2008), por lo que dejan pocos restos para los buitres y demás carroñeros y, entonces no compiten con estos (DeVault et al. 2003, Moleón

y Sánchez-Zapata 2015). Sin embargo, otros grandes felinos como los leopardos, los pumas y los jaguares, usualmente consumen pequeñas porciones del cadáver a lo largo de varios días, por lo que estos tratan de esconderlo de los carroñeros (Hayward et al. 2006, Guilder et al. 2015). Como resultado, en primer lugar el tiempo que los carroñeros encuentran el cadáver dependerá, de que tan bien fue escondido por el jaguar, además si los carroñeros encuentran el cadáver escondido y tienen la capacidad de consumir gran parte de éste, limitan la disponibilidad de alimento para el depredador que regresará por la presa cazada, lo que podría originar cierto nivel de competencia entre el depredador y el carroñero. Lo anterior, podría haber ocurrido en el presente estudio, ya que entre más días se tardan los zopilotes en encontrar el cadáver de la tortuga, más días se alimenta el jaguar de ésta; lo que sugiere una relación de competencia entre los zopilotes y los jaguares. Aunque en este estudio encontramos que la actividad de los zopilotes estuvo relacionada con el número de días que el jaguar se alimenta de los cadáveres de tortuga marina, es importante destacar que es posible que existan otras variables que actúen independientemente o sinérgicamente para influenciar en las tasas de retorno del jaguar al cadáver de tortuga.

En ecología existen dos tipos fundamentales de competencia, por interferencia y por explotación o consumo (Prior y Weatherhead 1991, Gómez et al. 1993). La competencia por interferencia implica un combate físico entre competidores. Diversas investigaciones han registrado que la presencia de grandes carnívoros reduce el número de zopilotes en los cadáveres (Prior y Weatherhead 1991, Hayward et al. 2006, Lehmann et al. 2008, Kendall et al. 2012, Kendall 2013) y que casi todos los carnívoros defienden activamente sus presas de los carroñeros (Moleón et al. 2014). La competencia por explotación o consumo ocurre cuando los individuos de una especie inhiben a los individuos de otra mediante el consumo de un recurso compartido (Prior y Weatherhead 1991, Gómez et al. 1993). Los jaguares del área de estudio tienen un patrón de actividad principalmente nocturna (Montalvo-Guadamuz 2012) y, por otro lado, los zopilotes tienen una actividad completamente diurna (Houston 1986, Prior y Weatherhead 1991, Gómez et al. 1993). Durante el día, los jaguares no están presentes para defender a sus presas de los zopilotes y otros carroñeros diurnos; esta segregación temporal favorece a los zopilotes. Por lo tanto, en este estudio, los zopilotes superan al jaguar por explotación, no por interferencia. Para ejemplificar, se observó que, una vez que los zopilotes encontraron el cadáver, estos pueden consumir la totalidad de este en un solo día.

En este estudio se encontró que el número de días que los zopilotes se demoran en encontrar el cadáver de tortuga estuvo relacionado con la distancia que el jaguar arrastró a la tortuga de la playa hacia el bosque. Se puede decir que mientras más adentro en el bosque esté el cadáver de la tortuga, estará mejor escondido y entonces, los zopilotes tardan más en encontrarlo. La explicación a lo anterior, es que en los primeros días después de la muerte de la tortuga, los zopilotes se basan solo en la vista para encontrar los cadáveres, por eso los cadáveres que se encuentran muy adentro en la vegetación son los últimos en ser encontrados y el jaguar puede comerlos durante más días. Cuando la descomposición de la tortuga avanza, los zopilotes pueden ubicar los cadáveres con el olfato, sin importar que tan escondidos estén en la vegetación.

CONCLUSIONES

Debido a la actividad depredadora de los jaguares sobre las tortugas marinas, sus cadáveres están disponibles para diversas especies de carroñeros. Dichas especies se benefician indirectamente de las relaciones tróficas entre el jaguar y las tortugas marinas. Este es un argumento más para reconocer que el valor ecológico del jaguar no solo es como depredador superior, especie sombrilla, especie bandera y especie clave, sino también como una especie proveedora de cadáveres para una gran variedad de carroñeros terrestres.

El carroñeo genera más relaciones o interacciones tróficas (11 especies beneficiadas) que la depredación en si misma (solo una especie beneficiada). La relación entre jaguares y tortugas marinas promueve interacciones tróficas entre un ecosistema marino (a través de los cuerpos de las tortugas marinas) y un ecosistema terrestre (por la depredación de la tortuga por parte del jaguar).

Los jaguares facilitan a los carroñeros los restos de tortugas marinas, pero, al mismo tiempo carroñeros como el zopilote imitan la disponibilidad de alimento para el jaguar al continuar consumiendo estos restos y agotar la carne del cadáver, lo que podría originar competencia por explotación entre el jaguar y los zopilotes.

Debido al bajo número de eventos de depredación de jaguar sobre tortugas marinas (24 eventos en seis meses), comparado con la gran cantidad de tortugas marinas que anidan en playa nancite (en especial durante las arribadas), se concluye que la mortalidad de tortugas marinas causada por la depredación del jaguar no esta diezmando o afectando negativamente la población de tortugas marinas que anida en playa Nancite.

RECOMENDACIONES

Se requiere de más investigación para evaluar la importancia de los jaguares como facilitadores del flujo de energía entre los ecosistemas marinos y terrestres, e investigar si las tortugas son un recursos clave para los carroñeros y depredadores en periodos en los cuales la disponibilidad de otros tipos de presas y cadáveres es baja.

Se recomienda que las autoridades del Parque Nacional Santa Rosa y las universidades, investigadores, instituciones y/o fundaciones encargadas de la conservación e investigación tanto de los jaguares como de las tortugas marinas traten de que la relación trófica entre jaguares y tortugas marinas transcurra de forma totalmente natural. Debido a que dicha relación trófica potencia las relaciones ecológicas en los ecosistemas marino costeros donde se presenta (por las interacciones tróficas del carroñeo) y no se tiene evidencia de que actividad predatoria del jaguar este afectando negativamente las poblaciones naturales de tortugas marinas en el Parque Nacional Santa Rosa; se recomienda que no realice ningún tipo intervención humana, ya que hasta el momento no es necesario hacer ningún tipo de manejo de la relación trófica.

LITERATURA CITADA

- 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.
- Alvarado, L. F., W. Contreras, M. Alfaro, y E. Jimenez. 2012. Escenarios de cambio climático regionalizados para Costa Rica. Ministerio del Ambiente, Energía y Telecomunicaciones (MINAET) Costa Rica.
- Arroyo-Arce, S. y R. Salom-Pérez. 2015. Impact of jaguar *Panthera onca* (Carnivora: Felidae) predation on marine turtle populations in Tortuguero, Caribbean coast of Costa Rica, *Biología Tropical* 63:815-825.
- 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, *Biología Tropical* 62:1449-1458.
- Autar, L. 1994. Sea turtles attacked and killed by jaguars in Suriname. *Marine Turtle Newsletter* 67:11-12.
- Barça, B. 2013. Dealing with conservation overflows: working with conflict in Tortuguero National Park, Costa Rica. MSc thesis. University of Oxford, United Kingdom.
- Barton, P. S., S. A. Cunningham, D. B. Lindenmayer, y A. D. Manning. 2013. The role of carrion in maintaining biodiversity and ecological processes in terrestrial ecosystems. *Oecologia* 171:761-772.
- Beasley, J. C., Z. H. Olson, y T. L. DeVault. 2012. Carrion cycling in food webs: Comparisons among terrestrial and marine ecosystems. *Oikos* 121:1021-1026.
- Begon, M., C. R. Townsend, y J. L. Harper, *Ecology: from individuals to ecosystems*. Blackwell Publishing Ltd, Fourth edition.
- Bernardo, J. y P. T. Plotkin. 2007. An evolutionary perspective on the arribada phenomenon and reproductive behavioral polymorphism of olive ridley sea turtles, (*Lepidochelys olivacea*). *Biology and Conservation of Ridley sea Turtles* (Editors: P. T. Plotkin), Johns Hopkins University Press, Baltimore, MD.
- Buckley, N. J. 1999. Black vulture (*Coragyps atratus*). *The birds of North America* (Editors: A. Poole, F. Gill), Number 411, 1999.
- Caro, T., J. R. Engilis, E. Fitzherbert, y T. Gardner. 2004. Preliminary assessment of the flagship species concept at a small scale. *Animal Conservation* 7:63-70.

- Carrillo, E., M. A. Morera, y G. R. Wong. 1994. Depredación de tortuga lora (*Lepidochelys olivacea*) y de tortuga verde (*Chelonia mydas*) por el jaguar (*Panthera onca*), Vida Silvestre Neotropical 3:48-49.
- Chinchilla, F. A. 1997. La dieta del jaguar (*Panthera onca*), el puma (*Felis concolor*) y el manigordo (*Felis pardalis*) en el Parque Nacional Corcovado, Costa Rica. Revista de Biología Tropical 45:1223-1229.
- Cornelius, S. E. 1986. The sea turtles of Santa Rosa National Park. Fundación de Parques Nacionales, San José, Costa Rica.
- Cuevas, E., J. C. Faller Menéndez, A. Angulo, M. Andrade-Hernández, R. A. Puc-Gil, y B. I. González-Garza. 2014. Marine turtles and jaguars: two mystical species coexisting on the coast of Quintana Roo, México. Biodiversitas 114:13-16.
- Davic, R. D. 2003. Linking keystone species and functional groups: a new operational definition of the keystone species concept. Conservation Ecology 7:11-13.
- DeVault, T. L., O. E. Rhodes, y J. A. Shivik. 2003. Scavenging by vertebrates: Behavioral, ecological, and evolutionary perspectives on an important energy transfer pathway in terrestrial ecosystems. Oikos 102:225-234.
- Fonseca, L.G., G. A. Murillo, L. Guadamuz, R. M. Spínola, y R. A. Valverde. 2009. Downward but Stable Trend in the Abundance of Arribada Olive Ridley Sea Turtles (*Lepidochelys olivacea*) at Nancite Beach, Costa Rica (1971-2007). Chelonia Conservation and Biology 8:19-27.
- Fox, J. 2005. The Rcommander: A Basic Statistics Graphical User Interface to R. Journal of Statistical Software 14:1-42.
- Fretey, J. 1977. Cuases de mortalite des tortues luth adults (*Dermochelys coriacea*) sur le littoral guayanaise. Courrier de la Nature 52:257-266.
- Getz, W. M. 2011. Biomass transformation webs provide a unified approach to consumer-resource modeling. Ecology Letters 14:113-124.
- Gómez, L. G., D. C. Houston, P. Cotton, y A. Tye. 1993. The role of greater yellow-headed vultures *Cathartes melambrotus* as scavengers in neotropical forest. Ibis 136:193-196.
- Guilder, J., B. Barca, S. Arroyo-Arce, R. Gramajo, y R. Salom-Pérez. 2015. Jaguars (*Panthera onca*) increase kill utilization rates and share prey in response to seasonal fluctuations in nesting green turtle (*Chelonia mydas mydas*) abundance in Tortuguero National Park, Costa Rica. Mammalian Biology 80:65-72.
- Hayward, M. W., P. Henschel, J. O'Brien, M. Hofmeyr, G. Balme, y G. I. H. Kerley. 2006. Prey preferences of the leopard (*Panthera pardus*). Journal of Zoology 270:298-313.

- Heithaus, M. R., A. J. Wirsing, J. A. Thomson, y D. A. Burkolder. A review of lethal and non-lethal effects of predators on adult marine turtles. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 356:43-51.
- Houston, D. C. 1979. The adaptations of scavengers. Serengeti, dynamics of an ecosystem (Editors: Sinclair, A. R. E. & M.N. Griffiths), University of Chicago.
- Houston, D. C. 1986. Scavenging efficiency of Turkey Vultures in tropical forest. *Condor* 88:318-323.
- Janzen, D. H. 1986. Guanacaste National Park: Tropical ecological and cultural restoration. Editorial Universidad Estatal A Distancia, San Jose, Costa Rica.
- Kendall, C. 2013. Alternative strategies in avian scavengers: how subordinate species foil the despotic distribution. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 67:383-393.
- Kendall, C., M. Z. Virani, P. Kirui, S. Thomsett, y M. Githiru. 2012. Mechanisms of coexistence in vultures: understanding de patterns of vulture abundance at carcasses in Masai Mara National Reserve, Kenia. *Condor* 114:523-531.
- Kirk, D. A. y M. J. Mossman. 1998. Turkey vulture (*Cathartes aura*). The birds of North America (Editors: Poole, A. y F. Gill), The Birds of North America.
- Lehmann, M. B., P. J. Funston, C. R. Owen, y R. Slotow. 2008. Feeding behaviour of lions (*Panthera leo*) on a small reserve. *South African Journal of Wildlife research* 38:66-78.
- Mateo-Tomás, P., P. Olea, M. Moleón, J. Vicente, F. Botella, N. Selva, J. Viñuela, y J. A. Sánchez-Zapata. 2015. From regional to global patterns in vertebrate scavenger communities subsidized by big game hunting. *Diversity and Distributions* 21:913-924.
- Miller, B., B. Dugelby, D. Foreman, C. Martínez, R. Noss, M. Phillips, R. Reading, M. E. Soulé, J. Terborgh, y L. Willcox. 2001. The importance of large carnivores to healthy ecosystems. *Endangered species* 18:202-210.
- Moleón, M. y J. A. Sánchez-Zapata. 2015. The Living Dead: Time to Integrate Scavenging into Ecological Teaching. *BioScience* 32:1-8.
- Moleón, M., J. A. Sánchez-Zapata, N. Selva, J. A. Donázar, y N. Owen-Smith. 2014. Inter-specific interactions linking predation and scavenging in terrestrial vertebrate assemblages. *Biological Reviews* 89:1042-1054.
- Montalvo-Guadamuz, V. H. 2012. Cambios en la abundancia, actividad temporal y dieta de jaguar (*Panthera onca*), otros felinos y sus presas en el Parque Nacional Santa Rosa, Costa Rica. MSc thesis. Universidad Nacional de Costa Rica.
- Pereira, L. M., N. Owen-Smith, y M. Moleón. 2014. Facultative predation and scavenging by mammalian carnivores: Seasonal, regional and intraguild comparisons. *Mammal Review* 44:44-55.

- Prior, K. A. y P. J. Weatherhead. 1991. Competition at the carcass: opportunities for social foraging by turkey vultures in southern Ontario. *Canadian Journal of Zoology* 69:1550-1556.
- Sang-Wook, Y., K. Jong-Seong, B. Dewitte, K. Min-Ho, P. Ben, B. P. Kirtman, y J. Fei-Fei. 2009. El Niño in a changing climate. *Nature* 461:511-514.
- Schmidt-Nielson, K. 1972. Energy cost of swimming, running and flying. *Science* 177:222-228.
- Stager, K. E. 1964. The role of olfaction in food location by the turkey vulture (*Cathartes aura*). *County Mus. Contr. Sci.*
- Troëng, S. 2002. Predation of green (*Chelonia mydas*) and leatherback (*Dermochelys coriacea*) turtles by jaguar (*Panthera onca*) at Tortuguero National Park, Costa Rica. *Chelonian Conservation and Biology* 3:751-753.
- Valverde, R. A., S. Wingard, F. Gómez, M. T. Todoir y C. M. Orrego. 2010. Field lethal incubation temperature of olive ridley sea turtle *Lepidochelys olivacea* embryos at a mass nesting rookery. *Endangered Species Research* 12:77-86.
- 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.
- Wilson, E. E. y E. M. Wolkovich. 2011. Scavenging: How carnivores and carrion structure communities. *Trends in Ecology and Evolution* 26:129-135.

Anexo A. Datos colectados de los eventos de depredación de tortugas marinas por jaguar (*Panthera onca*), en Playa Nancite, Parque Nacional Santa Rosa, Costa Rica.

Evento de depredación	Fecha	Días-alimentación	Inicio-carroñeo	Distancia (m)	Vegetación
1	5-Ag-2015	3	3	80	Bosque
2	17-Ag-2015	2	1	10	Matorral
3	17-Ag-2015	1	1	4	Matorral
4	24-Ag-2015	3	2	400	Bosque
5	26-Ag-2015	5	7	678	Bosque
6	26-Ag-2015	2	1	12	Matorral
7	9-Sep-2015	4	2	105	Bosque
8	17-Sep-2015	1	1	1	Matorral
9	1-Oct-2015	3	2	95	Bosque
10	3-Oct-2015	2	1	7	Matorral
11	6-Oct-2015	4	4	431	Bosque
12	6-Oct-2015	5	3	265	Bosque
13	7-Oct-2015	1	1	18	Bosque
14	11-Oct-2015	4	5	230	Bosque
15	18-Oct-2015	1	1	2	Matorral
16	19-Oct-2015	1	1	18	Bosque
17	20-Oct-2015	1	1	70	Bosque
18	21-Oct-2015	1	1	3	Matorral
19	30-Oct-2015	3	5	634	Bosque
20	4-Nov-2015	1	2	170	Bosque
21	5-Nov-2015	1	1	9	Matorral
22	25-Nov-2015	2	1	22	Bosque
23	30-Nov-2015	4	6	85	Bosque
24	2-Dic-2015	5	4	598	Bosque

Días-alimentación = número de días que el jaguar se alimentó del cadáver de tortuga marina. Inicio-carroñeo = número de días que los zopilotes se demoraron en encontrar el cadáver. Distancia = distancia en metros que el jaguar arrastró el cadáver de tortuga marina desde la playa hasta el interior del bosque. Vegetación = tipo de vegetación (bosque o matorral) donde el jaguar escondió la tortuga.

CAPÍTULO II.

DISTRIBUCIÓN DE LOS SITIOS DE ALIMENTACIÓN DEL JAGUAR SOBRE TORTUGAS MARINAS EN PLAYA NANCITE, PARQUE NACIONAL SANTA ROSA, COSTA RICA

RESUMEN

Un aspecto poco conocido de la relación trófica entre las tortugas marinas y los jaguares, es la distribución de los sitios de alimentación de los jaguares cuando se alimentan de tortugas marinas en las playas donde ocurre dicha interacción. Identificar las áreas de alimentación del jaguar es muy importante, porque es en estos sitios donde se podrían concentrar los esfuerzos de conservación y manejo, considerando que la alimentación es una de actividades más importantes de cualquier especie. Los objetivos de este estudio fueron: a) documentar el número de eventos de depredación de tortugas marinas en playa Nancite y b) registrar las áreas de alimentación del jaguar sobre tortugas marinas en la playa Nancite, Parque Nacional Santa Rosa, Costa Rica, entre el 1 de octubre de 2015 y el 20 de febrero de 2016. Durante los muestreos se buscaron caparazones de tortugas marinas en una distancia de 2000 m de la playa, dentro de la vegetación a lo largo de la playa y en los bosques cercanos. La distribución de los sitios de alimentación fueron determinados y mapeados utilizando el método de Kernel para estimar los puntos calientes de alimentación. Se Registraron un total de 76 caparazones de tortugas marinas depredadas; de éstos, 54 (71%) pertenecieron a tortugas lora (*Lepidochelys olivacea*) y 22 (29%) pertenecían a tortugas verdes (*Chelonia mydas*). Los caparazones de las tortugas lora midieron $67,1 \pm 2,94$ cm (61-73,5 m) de largo y de ancho $71,4 \pm 3,41$ cm (64-82,2 m). Los caparazones de las tortugas verde midieron $83,5 \pm 4,92$ cm (65-89 m) de largo y de ancho $78,6 \pm 4,23$ cm (68-86 m). Los jaguares arrastraron los cadáveres de tortugas de la playa hacia el bosque en promedio $78,39 \pm 77,46$ m (3-336 m). No se encontró diferencias en la distancia de arrastre entre las tortugas verde y lora, a pesar que ambas tortugas difieren en su tamaño corporal. Dos áreas principales de alimentación del jaguar fueron identificados, ambas en los extremos de la playa Nancite; uno se encuentra al sur y el otro en el extremo norte de la playa. Se debe prestar atención a estos sitios y hacer investigación adicional para establecer si la distribución y tamaño de los sitios de alimentación del jaguar están determinados por características del hábitat, por la actividad humana y/o por la distribución de la anidación de tortugas marinas.

ABSTRACT

A little known aspect of the trophic relationship between sea turtles and jaguars, is the distribution of feeding sites of jaguars when they feed on sea turtles on beaches where this interaction occurs. Identify areas jaguar feeding is very important because it is at these sites could concentrate conservation efforts and management, considering that food is one of most important activities of any species. The aims of this chapter were: a) document the number of predation events of sea turtles on Nancite beach b) record the feeding areas of the jaguars on Nancite beach, Santa Rosa National Park, Costa Rica, from 1 October 2015 and 20 February 2016. During the samples we searched the turtle carapaces at a distance of 2000 m from the beach, in the vegetation along the beach and in the nearby forest. The distribution of feeding areas were determined and mapped using the Kernel method for estimating hotspots. A total of 76 carapaces of sea turtles were recorded; of these, 54 (71%) belonged to olive ridley turtles (*Lepidochelys olivacea*) and 22 (29%) belonged to green turtles (*Chelonia mydas*). The olive ridley carapaces measured 67.1 ± 2.94 cm (61-73.5 m) of long and 71.4 ± 3.41 cm of wide (64-82.2 m). The green turtle carapaces measured 83.5 ± 4.92 cm (65-89 m) of long and 78.6 ± 4.23 cm (68-86 m) of wide. The jaguars dragged the carcasses of sea turtles from the beach to the forest on average $78.39 \text{ m} \pm 77.46 \text{ m}$ (3-336 m). We not find differences in distance of dragged between the green and olive ridley turtles, despite that both species differ in body size. Two main feeding areas were identified, both at the extremes of the Nancite beach; one located south and the other at the northern extreme of the beach. Further research should be done to establish whether the distribution and size of feeding areas of the Jaguar are determined by characteristics of habitat, by human activity and / or by distribution of nesting sea turtles.

INTRODUCCIÓN

En el mar, los depredadores más comunes de tortugas marinas adultas son tiburones y orcas (*Orcinus orca*) (Heithaus et al. 2008). Cuando las hembras de tortugas marinas anidan en la playa, solo tres depredadores diferentes han sido registrados depredándolas: a) jaguares (*Panthera onca*), b) cocodrilo americano (*Crocodylus acutus*) y c) humanos (Ortiz et al. 1997, Aguirre et al. 2006, Heithaus et al. 2008, Alfaro et al. 2016). De las siete especies de tortugas marinas que existen en los mares actualmente (Dijk et al. 2014), los humanos se alimentan de todas ellas (Aguirre et al. 2006). El cocodrilo Americano ha sido registrado depredando solamente tortugas lora *Lepidochelys olivacea* (Ortiz et al. 1997), y al jaguar se le ha registrado depredando cuatro especies de tortugas marinas, tortuga verde (*Chelonia mydas*), tortuga lora (*Lepidochelys olivacea*), tortuga carey (*Eretmochelys imbricata*) y tortuga baula (*Dermochelys coriacea*) (Fretey 1977, Autar 1994, Carrillo et al. 1994, Chinchilla 1997, Tröeng 2000, Heithaus et al. 2008, Veríssimo et al. 2012, Keeran 2013, Arroyo-Arce et al. 2014, Cuevas et al. 2014, Arroyo-Arce y Salom-Pérez 2015, Guilder et al. 2015, Alfaro et al. 2016).

Las tortugas marinas son una fuente importante de alimento para los jaguares, porque son presas fáciles de atrapar en comparación con otras presas como pecaríes o venados y representan una gran cantidad de biomasa (Veríssimo et al. 2012, Arroyo-Arce y Salom-Pérez 2015, Guilder et al. 2015). Las tortugas marinas pueden ser recurso clave para el jaguar, en periodos en estrés ambiental y cuando la disponibilidad de otras presas es baja (Veríssimo et al. 2012). En este sentido, investigar la ecología de la relación trófica entre jaguares y tortugas, es fundamental para reconocer la importancia de dicha interacción y generar estrategias de conservación y manejo adecuadas.

La relación trófica entre las tortugas marinas y los jaguares es una de las más interesantes y controvertidas debido a que dicha relación implica cinco especies en peligro de extinción (Veríssimo et al. 2012). Por otro lado, las tortugas marinas y los jaguares son ampliamente reconocidos como especies importantes en el contexto de conservación (Caro et al. 2004, Eckert y Hemphill 2005) y proyectos a gran escala se realizan para su conservación (Bjorndal et al. 1999, Ceballos et al. 2002). El conocimiento de los aspectos ecológicos de la relación entre tortugas marinas y jaguares puede contribuir a su conservación y para la toma de decisiones de manejo (Alfaro et al. 2016). Muchos de los esfuerzos de conservación, y los recursos económicos para realizarlos, están enfocados en

especies bandera (Caro et al. 2004, Veríssimo et al. 2012). Seleccionar especies bandera para implementar proyectos de conservación, ha demostrado ser exitoso en la mayoría de los casos (Caro et al. 2004, Veríssimo et al. 2012). Sin embargo, dicho enfoque tiene limitaciones. Por ejemplo, cuando una especie bandera como el jaguar, se convierte en una amenaza potencial para otras especies bandera, tales como las tortugas marinas (Simberloff 1998). En tal caso, es importante realizar investigación que genere conocimiento útil para manejar adecuadamente, no sólo las interacciones ecológicas y comportamentales entre las especies involucradas (jaguares y tortugas marinas), sino también, las relaciones entre las partes interesadas, tales como las autoridades de áreas protegidas y organizaciones de conservación (Veríssimo et al. 2012).

Las estrategias de manejo de la relación trófica entre jaguares y tortugas marinas, deben tener en cuenta tanto el contexto ecológico como el contexto humano. Las autoridades encargadas del área donde se da la interacción entre jaguares y tortugas marinas, deben tratar de generar una buena comunicación y buen entendimiento entre las partes interesadas, tanto en la conservación de jaguares como de tortugas marinas (Veríssimo et al. 2012). Esto, no sólo evitaría conflictos entre las personas que trabajan para conservar los diferentes taxones, sino también evitaría conflictos entre los actores locales y los que utilizan los jaguares y tortugas marinas como especies importantes para la conservación.

Las variaciones temporales y espaciales de la depredación de tortugas marinas y jaguar han sido estudiadas recientemente, así como las tasas de utilización de cadáveres de tortugas marinas (Tröeng 2000, Guilder et al. 2015, Alfaro et al. 2006, Veríssimo et al. 2012) y el impacto sobre las poblaciones de tortugas marinas (Arroyo-Arce y Salom-Pérez 2015). Sin embargo, un aspecto poco conocido es la distribución de los sitios de alimentación de jaguares cuando las tortugas marinas son la presa en las playas de anidación (Veríssimo et al. 2012, Arroyo-Arce y Salom-Pérez 2015, Alfaro et al. 2016). Se han reportado depredaciones de tortugas marinas por jaguares en siete playas de anidación en toda América tropical (Fretey 1977, Autar 1994, Carrillo et al. 1994, Keeran 2013, Cuevas et al. 2014, Guilder et al. 2015, Alfaro et al. 2016), sin embargo, sólo en dos playas, ambas en Costa Rica, se han descrito las áreas de alimentación de jaguares sobre tortugas marinas: a) Parque Nacional Tortuguero (Veríssimo et al. 2012, Arroyo-Arce y Salom-Pérez 2015) y b) playa Naranjo, Parque Nacional Santa Rosa (Alfaro et al. 2016). Identificar las áreas de alimentación de jaguares sobre tortugas marinas es muy importante para llevar a cabo acciones de conservación y manejo.

Por lo tanto los objetivos de este estudio fueron: 1) Describir el número de eventos de depredación de tortugas marinas en playa Nancite, 2) Registrar y ubicar las áreas de alimentación del jaguar sobre tortugas marinas en la playa Nancite.

ÁREA DE ESTUDIO

El Parque Nacional Santa Rosa (PNSR) se localiza en la provincia de Guanacaste, en el noroeste del Pacífico de Costa Rica. El PNSR tiene una extensión de 38,628 ha, la cual forma parte de un bloque de tierra protegido de 163,000 ha dentro del Área de Conservación Guanacaste. El PNSR comprende uno de los bosques secos mejor preservados de Centroamérica. Dentro de este parque existen varias playas de anidación de tortugas marinas (e.g. Naranjo, Colorada, Nancite, Isla San José, Potrero Grande, entre otras). Una de las playas de anidación más importantes es Nancite; ésta se localiza en la parte suroeste del PNSR (10°48'N and 85°39'W; Figura 1), tiene un extensión de aproximadamente 1050 m y comprende principalmente ecosistemas marino-costeros (además de manglares, lagunas y bosque deciduo y semideciduo). Nancite está completamente protegida de actividades humanas intrusivas, lo que incluye el turismo.

Los primeros 300 m de la playa alta y media están cubiertos por mangle de botoncillo (*Conocarpus erecta*), que normalmente se convierte en el límite de la línea de marea alta. En el centro de la playa se ubica un estero, que normalmente se encuentra desconectado del mar y representa la zona más ancha de la playa (hasta 45 m de longitud a partir de la línea de marea alta a la vegetación). Desde el centro de la playa hasta el extremo sur, el ancho de la playa puede oscilar entre 5 m y 20 m dependiendo de las variaciones en las mareas. La vegetación frente a esta parte de la playa está compuesta principalmente por árboles aislados de majagua (*Hibiscus tiliaceus*) y Brasil (*Haematoxylon brasiletto*). Bajo estos árboles crece zacate salado (*Distichlis spicata*) y bejuquillo de playa (*Ipomoea pescaprae*).

Históricamente, cuatro especies de tortugas marinas han sido registradas anidando en playa Nancite: *Lepidochelys olivacea*, *Cheloniemydas*, *Eretmochelys imbricata* y *Dermochelys coriacea* (Cornelius 1986, Fonseca et al. 2009). Sin embargo es importante destacar que *D. coriacea* y *E. imbricata* son poco comunes y su anidación en playa Nancite es muy baja (Cornelius 1986). Playa Nancite es reconocida por el fenómeno de arribada de tortuga lora (*Lepidochelys olivacea*) (Cornelius 1986, Fonseca et al. 2009). Este fenómeno consiste en la anidación sincrónica de cientos o miles de tortugas loras a lo largo de pocas noches consecutivas (Cornelius 1986, Bernardo y Plotkin 2007, Fonseca et al. 2009). Este fenómeno también ocurre en otra playa de Costa Rica (Ostional) y algunas playas de México, India, Nicaragua (La Flor y Chacocente) y Panamá (Isla Cañas) (Fonseca et al.

2009). Nancite es uno de los sitios más importantes para la anidación solitaria y en arribada de tortuga lora en el mundo. Sin embargo, las arribadas han mostrado una importante reducción en el tamaño y frecuencia (Valverde et al. 2010, Fonseca et al. 2009). La posible causa de la disminución fue la baja tasa de reclutamiento que presentó la playa durante los años de las grandes arribadas, como consecuencia de la alta densidad de nidos incubándose al mismo tiempo, lo cual se refleja actualmente en el número de hembras anidantes por arribada (Fonseca et al. 2009).

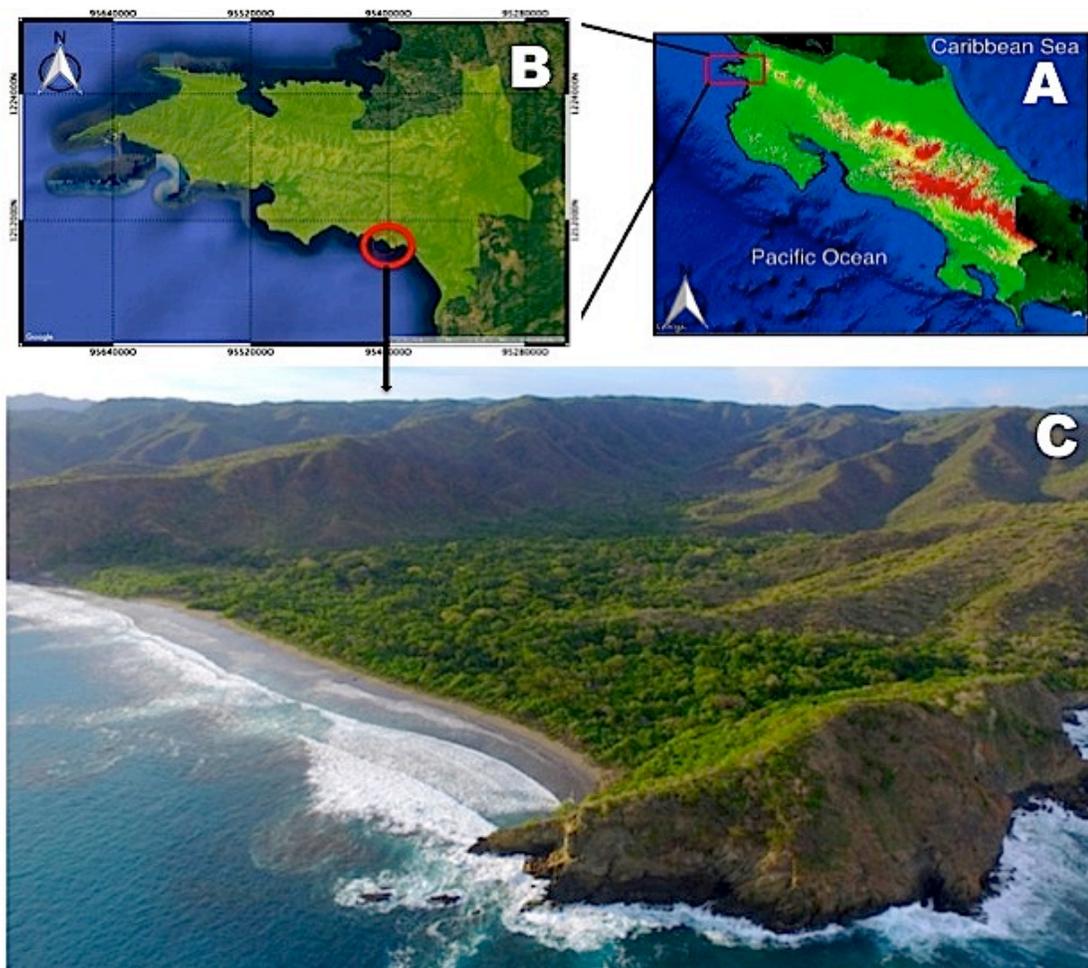


Figura 1. Localización de playa Nancite, en el Parque Nacional Santa Rosa, Provincia de Guanacaste, Costa Rica, 2015. A) Costa Rica. B) Parque Nacional Natural Santa Rosa. C) Playa Nancite.

MÉTODOS

El número de eventos de depredación y la distribución de los sitios de alimentación de jaguares en playa Nancite se evaluó a través de muestreos diurnos llevados a cabo entre el 1 de octubre de 2015 y el 20 de febrero de 2016. Durante dichos muestreos se buscaron caparazones de tortugas marinas en una distancia de 2000 m de la playa, dentro de la vegetación que existe a lo largo de la playa y en los bosques cercanos (Figura 2). Marcamos cada caparazón con pintura roja con el fin de evitar la duplicación de los registros de los caparazones. Para documentar el número de eventos de depredación de tortugas marinas en playa Nancite, se asumió que cada caparazón que se encontró en la vegetación de la playa y el bosque cercano correspondió a un evento de depredación por el jaguar.



Figura 2. Caparazones de tortugas marinas depredadas por jaguares en playa Nancite, Parque Nacional Santa Rosa, Costa Rica, 2015. (A) Caparazón de tortuga lora (*Lepidochelys olivacea*) y (B) Caparazón de tortuga verde (*Chelonia mydas*). Note las marcas de la mordedura del jaguar en la parte delantera de los caparazones de las tortugas marinas.

Es importante destacar que el jaguar y el cocodrilo americano (*Crocodylus acutus*) son los únicos depredadores registrados en playa Nancite con capacidad de matar tortugas marinas adultas (Cornelius 1986, Carrillo et al. 1994, Ortiz et al. 1997). Sin embargo, los eventos de depredación de tortugas marinas por cocodrilos americanos son extremadamente raros en playa Nancite (Ortiz et al. 1997). Por lo tanto, cuando se encontró un caparazón, se examinó las marcas evidentes que mostraran la depredación por jaguar

(marcas de mordeduras en la parte anterior del caparazón (Figura 2). La identificación de las especies de tortugas marinas se basó en su caparazón. La tortuga lora presenta un caparazón en forma oval, de 5 a 9 escamas laterales y una longitud promedio de 65 cm (Cornelius 1986). La tortuga verde presenta un caparazón en forma de gotera, 4 escamas laterales y una longitud promedio de 80 cm (Cornelius 1986) (Figura 2).

Cada vez que se encontró un caparazón de tortuga depredada por un jaguar se le registro las siguientes variables: a) la especie de tortuga marina, b) la ubicación geográfica (coordenadas), c) la distancia en metros que el jaguar arrastró el cadáver de tortuga marina de la playa al interior de bosque y d) la longitud del caparazón (Anexo A). Con la ubicación geográfica de cada caparazón es estimo la distribución de los sitios de alimentación del jaguar los cuales fueron determinados y mapeados usando el plugin "Heatspots" del software Qgis versión 2.14, el cual utiliza el método de Kernel para estimar los puntos calientes. En este trabajo los puntos calientes son lugares con alta concentración de sitios de alimentación de jaguares sobre tortugas marinas. Se utilizó la prueba t-Student para evaluar si hubo diferencias en la distancia de arrastre de tortuga verde frente a la tortuga lora. El análisis estadístico se realizó utilizando el programa R con la interfase Rcmdr (Fox 2005) y las gráficas fueron hechas utilizando el paquete ggplot 2 (Wickham 2009).

RESULTADOS

Se encontraron y midieron 76 caparazones de tortugas marinas depredadas por el jaguar, de éstas 54 (71%) fueron de tortuga lora y 22 (29%) fueron de tortuga verde. El caparazón de las tortugas lora presentó un largo de $67,1 \pm 2,94$ cm (61-73,5 m) y un ancho $71,4 \pm 3,41$ cm (64-82,2 m). Los caparazones de las tortugas verdes presentaron largo de $83,5 \pm 4,92$ cm (65-89 m) y un ancho $78,6 \pm 4,23$ cm (68-86 m) (Figura 3). Los jaguares arrastraron los cadáveres de tortugas marinas de la playa hacia el bosque un promedio de $78,39 \text{ m} \pm 77,46$ m, (rango = 3-336 m). Para las tortugas verdes la distancia promedio de arrastre fue de $60,72 \pm 56,69$ m (3-220 m) y el promedio para la tortuga lora fue $85,59 \pm 83,88$ m (8-336 m) (Figura 4). No se encontró diferencias significativas en la distancia de arrastre entre estas dos especies de tortugas marinas ($t = 1,49$, $p = 0,140$), a pesar que ambas tortugas difieren en su tamaño y peso corporal; sin embargo, si se encontró que los cadáveres de tortugas lora fueron entrados un poco más en la vegetación que los cadáveres de tortuga verde, porque esta última es más pesada y grande (Figura 4).

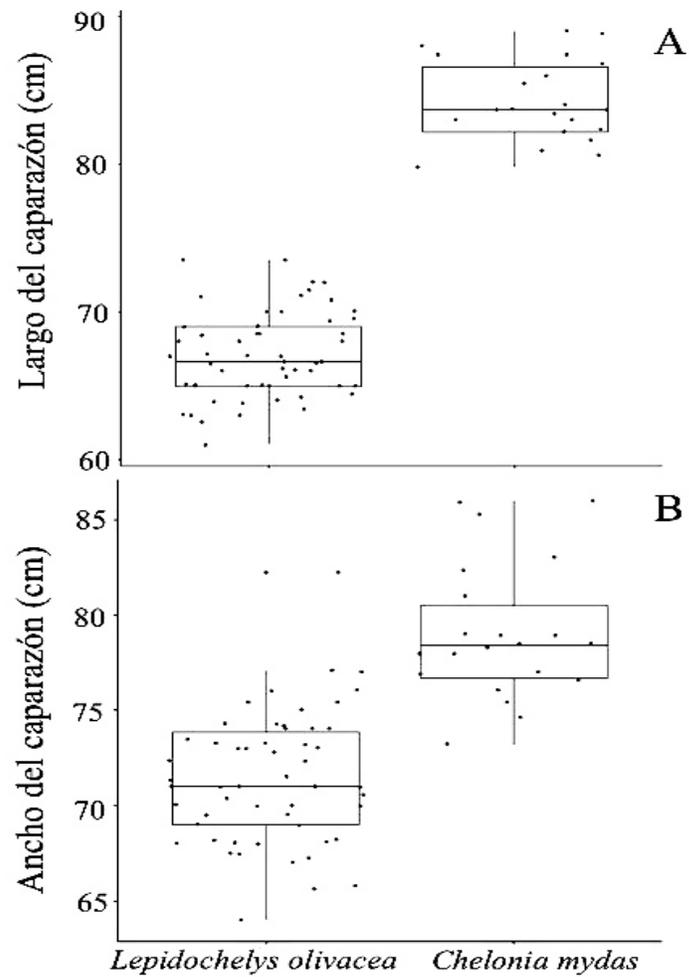


Figura 3. Diferencias entre el largo (A) y el ancho (B) de los caparazones de tortugas lora (*Lepidochelys olivacea*) y verde (*Chelonia mydas*) que fueron depredadas por jaguares (*Panthera onca*) y encontradas en la vegetación de los alrededores de playa Nancite, Parque Nacional Santa Rosa, Costa Rica, 2015.

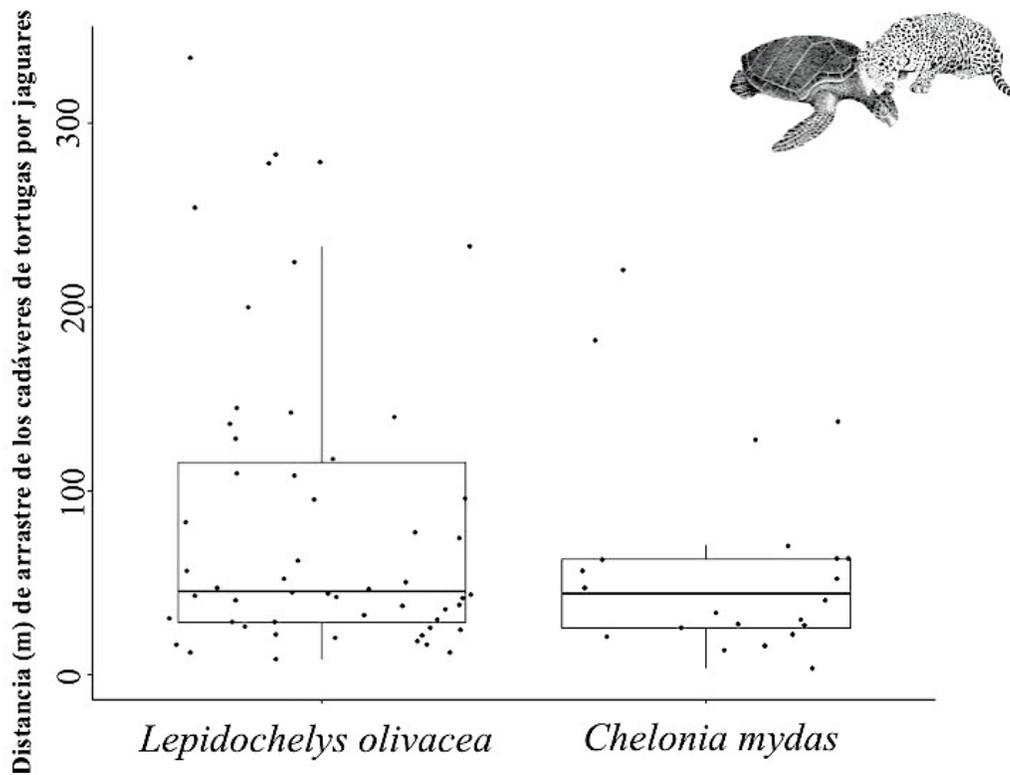


Figura 4. Distancia que el jaguar (*Phantera onca*) arrastró los cadáveres de tortugas lora (*Lepidochelys olivacea*) y verde (*Chelonia mydas*) desde la playa hacia el interior de bosque en playa Nancite, Parque Nacional Santa Rosa, Costa Rica, 2015. Note como los cadáveres de tortuga lora fueron arrastrados una mayor distancia en comparación con los cadáveres de tortuga verde.

Mediante el análisis de la distribución de los sitios de alimentación de jaguares de ambas especies de tortugas marinas, se encontró variación espacial y distintas áreas de alimentación a través de playa Nancite (Figura 5). Además, dos sitios principales de alta concentración de alimentación (puntos calientes) fueron identificados dentro del área de estudio. Dichos sitios se encuentran en los extremos sur y norte de la playa (Figura 5). El punto caliente sur es ligeramente mayor (19 eventos; 837 m²) en comparación con el punto caliente norte (11 eventos; 570 m²). Ambos puntos calientes se encuentran en la vegetación que circunda la playa, la cual corresponde a bosque secundario.

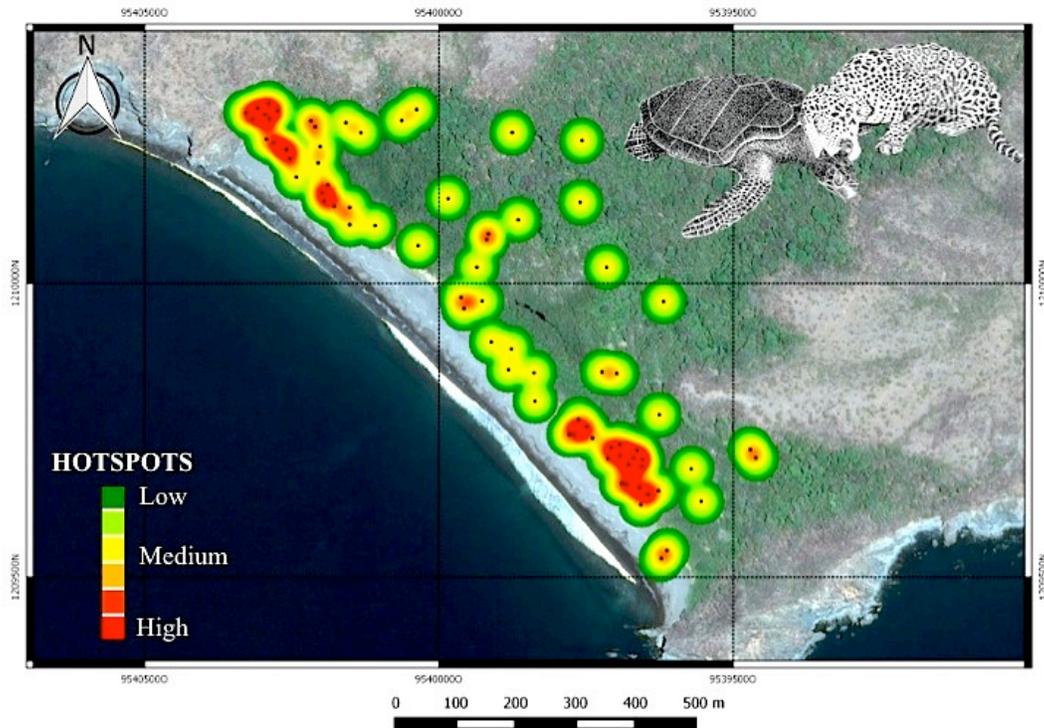


Figura 5. Distribución de los sitios de alimentación de jaguares (*Panthera onca*) sobre tortugas marinas en playa Nancite, Parque Nacional Santa Rosa, Costa Rica, 2015.

Aunque el número de eventos de depredación fue diferente para las tortugas verde y lora, la distribución de las áreas de alimentación fueron similares; por lo tanto, se identificaron dos importantes puntos calientes de alimentación independientemente de la especie (Figura 6). El punto caliente norte de la tortuga lora es ligeramente mayor (17 registros; 480 m²), pero altamente disperso en comparación con el punto caliente sur (13 eventos; 410 m²) el cual es menos disperso (Figura 6). Por el contrario, el punto caliente sur de la tortuga verde es ligeramente mayor (6 registros; 600 m²) en comparación con el punto caliente norte (dos eventos; 50 m²) (Figura 6).

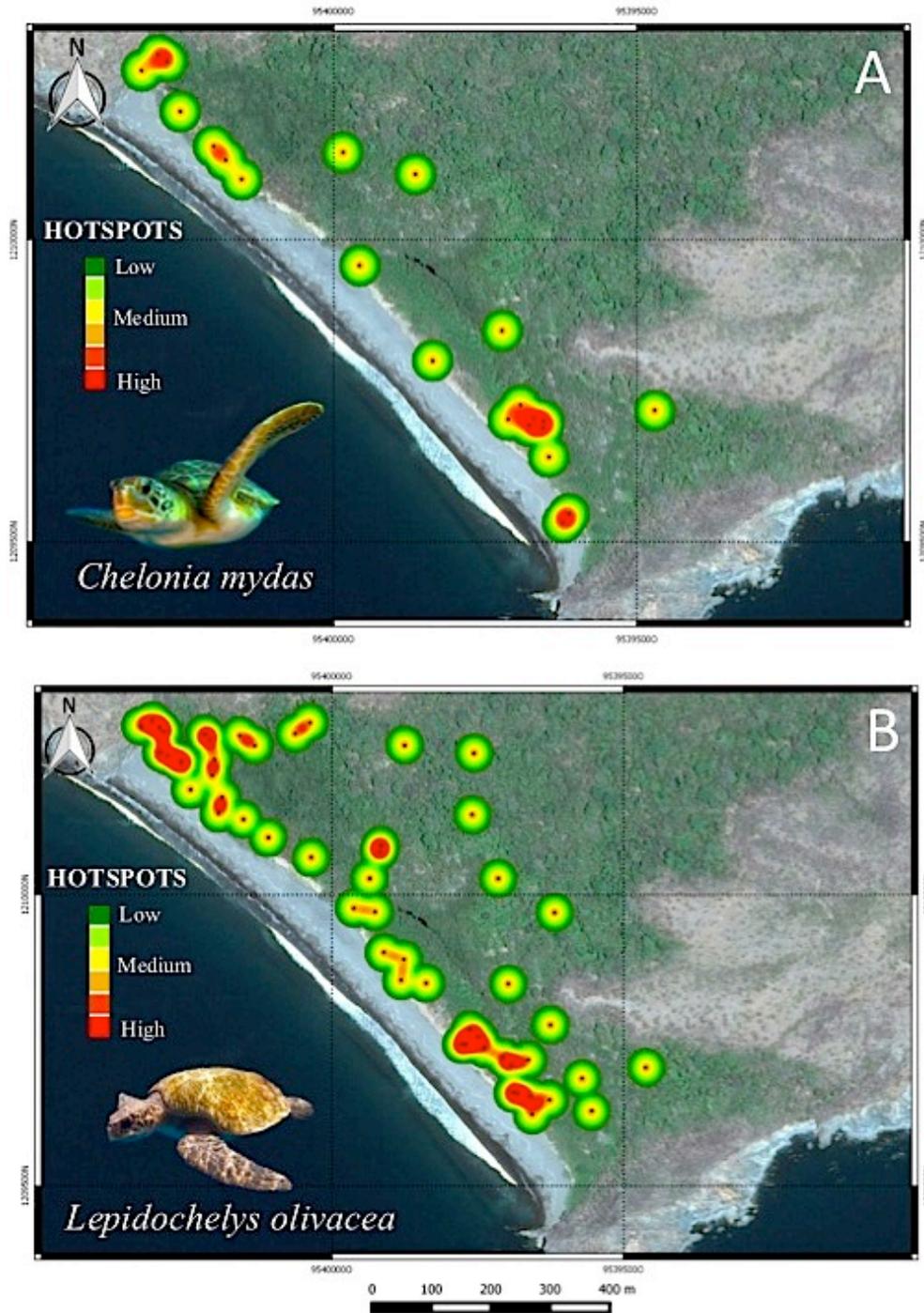


Figura 6. Distribución de los sitios de alimentación de los jaguares sobre tortuga verde (*Chelonia mydas*) (A) y tortuga lora (*Lepidochelys olivacea*) (B) en playa Nancite, Parque Nacional Santa Rosa, Costa Rica, 2015.

DISCUSIÓN

Cuatro especies de tortugas marinas han sido registradas anidando en playa Nancite: *Lepidochelys olivacea*, *Chelonia mydas*, *Eretmochelys imbricata* y *Dermochelys coriacea* (Cornelius 1986, Fonseca et al. 2009). Sin embargo, es importante destacar que *D. coriacea* y *E. imbricata* son poco común y su anidación en playa Nancite es muy baja (Cornelius 1986). Prueba de ello es que cuando se registró la distribución de los caparzones en Nancite sólo se encontró de *L. olivacea* y *C. mydas* (Figura 6), no se encontró evidencia de que el jaguar depreda individuos de *D. coriacea* y *E. imbricata* en playa Nancite.

Los jaguares arrastraron los cadáveres de tortugas marinas de la playa al interior de bosque una distancia máxima de 336 m. Alfaro et al. (2016) encontraron que los jaguares arrastraron las tortugas una distancia máxima de 1025 m. Se cree que los jaguares arrastran los cadáveres de tortugas marinas al interior de bosque como un intento de ocultarlos de los carroñeros (Guilder et al. 2015). La tortuga verde es más pesada (70-125 kg) en comparación con la tortuga lora (35-45 kg) (Cornelius 1986), en cualquier caso, no se encontró diferencias estadísticamente significativas en la distancia de arrastre entre ambas especies. Es posible que las tortugas verdes, aunque son más pesadas que las loras, no son lo suficientemente pesadas para limitar la capacidad del jaguar para arrastrarlas, y por esta razón no se encontró diferencias estadísticas en la distancia de arrastre entre ambas especies.

Playa Nancite no fue utilizada de manera uniforme para la alimentación de tortugas marinas por jaguares. La distribución de los sitios de alimentación varió espacialmente, y revela distintas áreas de alta concentración de sitios de alimentación (puntos calientes) a través de playa Nancite (Figura 5). Este hecho también ha sido reportado en el Parque Nacional Tortuguero (Veríssimo et al. 2012, Arroyo-Arce y Salom-Pérez 2015) y en playa Naranjo, Parque Nacional Santa Rosa (Alfaro et al. 2016). Dichos trabajos encontraron que, para los jaguares, los factores principales que determinaron la distribución y el tamaño de las áreas de alimentación de tortugas marinas son: a) la distribución de la actividad humana a lo largo de la playa, b) la distribución de las tortugas hembras que anidan a lo largo de la playa, y c) las interacciones y comportamientos territoriales entre jaguares (Veríssimo et al. 2012, Arroyo-Arce y Salom-Pérez 2015, Alfaro et al. 2016). Estos tres factores pueden actuar de forma independiente o sinérgicamente, dependiendo de las circunstancias

particulares de cada playa (Veríssimo et al. 2012, Arroyo-Arce y Salom-Pérez 2015).

Varios estudios han registrado que el jaguar tiende a evitar las zonas dominadas por humanos (Cullen et al. 2013). Por lo tanto, se espera que las áreas centrales de la actividad del jaguar, y sus sitios de alimentación se localicen lejos de la infraestructura y la presencia humana (Arroyo-Arce y Salom-Pérez 2015). Por ejemplo, en la playa Tortuguero los sitios de alimentación de tortugas marinas por el jaguar se encuentran en el extremo más alejado del pueblo de Tortuguero (Veríssimo et al. 2012, Arroyo-Arce y Salom-Pérez 2015). Similarmente, Alfaro et al. (2016) registraron que la zona de alimentación de tortugas marinas se encontró lejos de las zonas de mayor concentración de turismo. En playa Nancite el turismo está estrictamente prohibido, sin embargo, está abierto a la investigación científica. Durante la mayor parte del año hay grupos de investigadores que monitorean la anidación de las tortugas marinas. Estos grupos están compuestos en ciertas ocasiones de hasta 25 personas, que viven en la estación biológica de Nancite y patrullan la playa todas las noches, tiempo durante el cual los jaguares se encuentran en actividad y se alimentan de las tortugas marinas.

La actividad humana restringe las zonas de alimentación del jaguar sobre tortugas marinas en playa Tortuguero (Veríssimo et al. 2012, Arroyo-Arce y Salom-Pérez 2015) y en playa Naranjo (Alfaro et al. 2016). El efecto negativo de la actividad humana podría ser mayor en playa Nancite teniendo en cuenta que dicha playa tiene una longitud de tan sólo 1.050 m, la cual es mucho más pequeña, en comparación con las playas de Tortuguero (con 29 km de longitud) y Naranjo (con 6 km de longitud). Las áreas sin presencia humana son menores en Nancite debido a su pequeño tamaño. Los resultados sugieren que la actividad humana podría restringir los sitios de alimentación de los jaguares sobre tortugas marinas en Nancite. Por ejemplo, el camino principal que conduce a la playa y la estación biológica, se encuentra en el centro de la playa (Figura 4) y además la actividad de los investigadores y voluntarios estuvo concentrada en el centro de la playa, lo que podría explicar el hecho de que los sitios de alimentación de los jaguares se encuentran en los extremos sur y norte, y no el centro de la playa.

Además de la actividad humana, la distribución espacial de las tortugas marinas a lo largo de la playa es otro factor que también podría estar afectando la disposición espacial de la actividad de la caza y los sitios donde se concentran la depredación y consumo de la presa del jaguar en playa Nancite. En Naranjo y Tortuguero, las áreas con mayor anidación de tortugas marinas son también las zonas con menor actividad humana, y es en estas

áreas donde están ubicados los sitios de alimentación del jaguar sobre tortugas marinas (Veríssimo et al. 2012, Arroyo-Arce y Salom-Pérez 2015, Alfaro et al. 2016). En playa Nancite se encontró algo similar. Las áreas de mayor anidación de tortugas marinas están en la parte central y norte de la playa (Fonseca et al. 2009). Por lo tanto, en punto caliente de alimentación situado en el extremo norte de Nancite (Figura 5), el patrón registrado en Naranjo (Alfaro et al. 2016) y Tortuguero (Arroyo-Arce y Salom-Pérez 2015) se repite. Sin embargo, en el centro de la playa hay una alta actividad humana en ciertos momentos del año, y esto podría causar que el jaguar evite cazar en dicha área.

Lo anterior pudo facilitar la formación de áreas de concentración de alimentación en la parte sur de la playa, incluso cuando esta zona tiene menor anidación de tortugas marinas en comparación con las zonas centro y norte de la playa. Esto sugiere que tanto la actividad humana como la distribución de la anidación de tortugas marinas influyen sinérgicamente para determinar la distribución de los sitios de alimentación del jaguar sobre tortugas marinas en playa Nancite. Sin embargo, además de la actividad humana y la distribución espacial de las tortugas marinas a lo largo de la playa, puede haber otros factores propios del hábitat que estén determinando la distribución y tamaño de los sitios de alimentación. Esta variable no ha sido evaluada en este trabajo ni en trabajos anteriores (Veríssimo et al. 2012, Arroyo-Arce y Salom-Pérez 2015, Alfaro et al. 2016).

CONCLUSIONES

El número de eventos de depredación de tortugas marinas por el jaguar fue alto en playa Nancite, en comparación con el número de eventos registrados en trabajos realizados en las playas de Naranjo y Tortuguero, en Costa Rica. El número de eventos de depredación en playa Nancite fue diferente para las tortugas verde y lora, lo cual puede estar relacionado con la abundancia de las especies en la playa, y/o preferencias por parte del jaguar a una especie en particular.

No se encontró diferencias significativas en la distancia que el jaguar arrastro los cadáveres de tortuga verde y lora, a pesar de que ambas tortugas difieren en su tamaño corporal. Las tortugas verdes pueden no ser lo suficientemente pesadas para limitar la capacidad del jaguar para arrastrarlas.

Se encontró variación en la distribución y tamaño de las áreas de alimentación del jaguar sobre tortugas marinas, y dos principales áreas de alta concentración de alimentación fueron identificados, uno en extremo sur y otro en el norte de playa Nancite. La actividad humana, la distribución espacial de la anidación de las tortugas marinas, y factores propios del hábitat pueden estar determinando la distribución y tamaño de los sitios de alimentación.

RECOMENDACIONES

Identificar los sitios de alimentación del jaguar sobre tortugas marinas es muy importante para guiar acciones de manejo y prevenir o mitigar todas las posibles amenazas que pueden alterar la relación trófica entre jaguares y tortugas marinas. Por lo tanto, las autoridades del PNSR, basado en la información de la ubicación y tamaño de los sitios de alimentación del jaguar en playa Nancite, deben regular, si es necesario, las actividades de investigación, principalmente en lo relacionado con el monitoreo de tortugas marinas dentro de esas zonas clave, con el objetivo de proteger dicha relación trófica.

Por lo tanto se recomienda reducir el número de personas que patrullan la anidación de tortugas en playa Nancite. Nuestra recomendación puntual es que no haya mas de cuatro personas caminando al mismo tiempo en la playa. En los meses de junio y julio en playa Nancite el número de investigadores de tortugas puede ser desde 13 hasta 20 personas los cuales patrullan la playa durante toda la noche, nosotros consideramos que son demasiadas personas caminando al mismo tiempo en la playa, lo cual con podría intimidar a los jaguares; por lo tanto se recomienda hacer grupos de patrulla de máximo cuatro personas los cuales se van relevado durante el transcurso de la noche para que todos los investigadores tengan la oportunidad de patrullar y monitorear la anidación de tortugas marinas. Además, debido a que los puntos calientes de actividad, caza y alimentación del jaguar están en los extremos sur y norte de playa Nancite, recomendamos a los investigadores de tortugas marinas que los pequeños descansos (de 15 a 20 minutos) que realizan cuando recorren la playa de extremo a extremo los realicen en el centro de la playa y no en los extremos como lo hacen en la actualidad. Estas pequeñas medidas pueden ayudar a mitigar un poco los efectos negativos de la actividad humana en la importante relación trófica entre jaguares y tortugas marinas.

Dentro del Parque Nacional Santa Rosa hay importantes playas de anidación de tortugas marinas donde los jaguares han sido registrados depredándolas (e.g. Naranjo, Colorada, Nancite, Potrero Grande). Los sitios de alimentación del jaguar sobre tortugas marinas han sido descritos únicamente en Naranjo (Alfaro et al. 20016) y Nancite (este trabajo). Por lo tanto, investigación adicional se debería hacer en las playas de Potrero Grande y Colorado para documentar los sitios de alimentación y utilizar esta información para tomar decisiones de manejo y conservación.

Se debe hacer investigación adicional para establecer si la distribución y tamaño de los sitios de alimentación del jaguar están de igual manera determinados por características del hábitat, y la distribución de la anidación de tortugas marinas, para determinar con mas precisión cuales de estos factores tienen mayor influencia en la determinación de los sitios de alimentación y, tener mejores elementos para realizar acciones de manejo.

LITERATURA CITADA

- Aguirre, A. A., S. C. Gardner, J. C. Marsh, S. G. Delgado, C. J. Limpus, y W. J. Nichols. 2006. Hazards associated with the consumption of sea turtle meat and eggs: A review for health care workers and the general public. *EcoHealth* 3:141-153.
- 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. 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.
- Arroyo-Arce, S. y R. Salom-Pérez. 2015. Impact of Jaguar *Panthera onca* (Carnivora: Felidae) predation on marine turtle populations in Tortuguero, Caribbean coast of Costa Rica. *Biología Tropical* 63:815-825.
- Autar, L. 1994. Sea turtles attacked and killed by jaguars in Suriname. *Marine Turtle Newsletter* 67:11-12.
- Bernardo, J. y P. T. Plotkin. 2007. An evolutionary perspective on the arribada phenomenon and reproductive behavioral polymorphism of olive ridley sea turtles, (*Lepidochelys olivacea*). In: Plotkin, P.T. (ed.). *Biology and Conservation of Ridley sea Turtles*. Johns Hopkins University Press, Baltimore, MD.
- Bjorndal, K. A., J. A. Wetherall, A. B. Bolten, y J. A. Mortimer. 1999. Twenty-six years of green turtle nesting at Tortuguero, Costa Rica: an encouraging trend. *Conservation Biology* 13:126-134.
- Caro, T., J. R. Engilis, E. Fitzherbert, y T. Gardner. 2004. Preliminary assessment of the flagship species concept at a small scale. *Animal Conservation* 7:63-70.
- 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.
- Ceballos, G., C. Chávez, A. Rivera, C. Manterola, y B. Wall. 2002. Tamaño poblacional y conservación del jaguar en la reserva de la biosfera Calakmul, Campeche, México. Fondo de cultura económica, UNAM, Mexico D. F, México.
- Chinchilla, F.A. 1997. La dieta del jaguar (*Panthera onca*), el puma (*Felis concolor*) y el manigordo (*Felis pardalis*) en el Parque Nacional Corcovado, Costa Rica. *Revista de Biología Tropical* 45:1223-1229.

- Cornelius, S. E. 1986. The sea turtles of Santa Rosa National Park. Fundación de Parques Nacionales, Costa Rica. Monograph. San José, 134 pp.
- Cuevas, E., J. C. Fallerm, A. Angulo, M. Andrade, R. A. Puc, y B. I. González. 2014. Marine turtles and jaguars: two mystical species coexisting on the coast of Quintana Roo, México. *Biodiversitas* 114:13-16.
- Cullen, L., D. A. Sana, F. Lima, K. C. Abreu, y A. Uezu. 2013. Selection of habitat by the jaguar, *Panthera onca* (Carnivora: Felidae), in the upper Paraná River, Brazil. *Zoologia* 30:379-387.
- Dijk, P. P., J. B. Iverson, A. G. J. Rhodin, H. B. Shaffer, y R. Bour. 2014. Turtles of the world: Annotated Checklist of Taxonomy, Synonymy, Distribution with Maps, and Conservation Status. *Chelonian Research Monographs* 5:329-479.
- Eckert, K. L. y A. H. Hemphill. 2005. Sea turtles as flagships for protection of the wider Caribbean region. *Maritime Studies* 3:119-143.
- Fonseca, L. G., A. G. Murillo, L. Guadamúz, R. M. Spínola, y R. Valverde. 2009. Downward but stable trend in the abundance of arribada Olive Ridley sea Turtle (*Lepidochelys olivacea*) at Nancite Beach, Costa Rica (1971-2007). *Chelonian Conservation and Biology* 8:19-27.
- Fox, J. 2005. The Rcommander: A Basic Statistics Graphical User Interface to R. *Journal of Statistical Software* 14:1-42.
- Fretey, J. 1977. Cuases de mortalite des tortues luth adults (*Dermochelys coriacea*) sur le littoral guayanaise. *Courrier de la Nature* 52:257-266.
- Guilder, J., B. Barca, S. Arroyo-Arce, R. Gramajo, y R. Salom-Pérez. 2015. Jaguars (*Panthera onca*) increase kill utilization rates and share prey in response to seasonal fluctuations in nesting green turtle (*Chelonia mydas mydas*) abundance in Tortuguero National Park, Costa Rica. *Mammalian Biology* 80:65-72.
- Keeran, D. 2013. Jaguars killing endangered marine turtles almost for fun. <http://www.kaieteurnewsonline.com/2013/07/14/jaguars-killing-endangered-marine-turtles-almost-for-fun-conservationist/>.
- Heithaus, M. R., A. J. Wirsing, J. A. Thomson, y D. A. Burkolder. 2008. A review of lethal and non-lethal effects of predators on adult marine turtles. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 356:43-51.
- Ortiz, R. M., P. T. Plotkin, y D. W. Owens. 1997. Predation on olive ridley sea turtles (*Lepidochelys olivacea*) by the American crocodile (*Crocodylus acutus*) at Playa Nancite, Costa Rica. *Chelonian Conservation Biology* 2:585-587.

- Troëng, S. 2000. Predation of green (*Chelonia mydas*) and leatherback (*Dermochelys coriacea*) turtles by jaguar (*Panthera onca*) at Tortuguero National Park, Costa Rica. *Chelonian Conservation and Biology* 3:751-753.
- Valverde, R. A., S. Wingard, F. Gómez, M. T. Todoir y C. M. Orrego. 2010. Field lethal incubation temperature of olive ridley sea turtle *Lepidochelys olivacea* embryos at a mass nesting rookery. *Endangered Species Research* 12:77-86.
- 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.
- Wickham, H. 2009. *Ggplot2: elegant graphics for data analysis*. New York: Springer.

Anexo A. Registros de caparazón de las tortugas marinas que se encuentran en la vegetación de playa Nancite, Parque Nacional Santa Rosa, Costa Rica, 2015. Cada caparazón corresponde a un evento independiente de depredación por los jaguares.

Número	Especie de tortuga	Largo caparazón	Ancho caparazón	Y	X	Distancia de la playa
1	lora	65,1	68,2	10,80755065	-85,70221723	24
2	verde	65,0	68,0	10,80746176	-85,70212001	20
3	lora	64,4	67,5	10,80762565	-85,70204501	42
4	lora	65,0	68,2	10,80752565	-85,70193389	26
5	lora	65,6	67,5	10,80746453	-85,70186167	37
6	verde	89,0	85,3	10,80768676	-85,70188112	52
7	verde	83,0	78,0	10,80758676	-85,70174501	56
8	lora	63,4	65,6	10,80700065	-85,70160612	30
9	lora	66,5	74,0	10,8074312	-85,70123112	95
10	lora	63,9	70,6	10,80704787	-85,70108945	77
11	lora	71,5	82,2	10,80680342	-85,70112278	56
12	lora	69,4	72,8	10,8074062	-85,70069778	136
13	lora	64,2	71,0	10,80647009	-85,70097278	40
14	lora	62,5	67,3	10,80743676	-85,699845	200
15	lora	66,5	72,3	10,80613676	-85,70063945	38
16	lora	70,8	71,3	10,80586453	-85,70025334	28
17	lora	63,0	73,0	10,80556453	-85,699595	43
18	verde	84,0	79,0	10,80626731	-85,69913667	138
19	lora	65,0	68,1	10,80573953	-85,69852278	117
20	lora	67,0	71,5	10,80523953	-85,69869778	83
21	lora	61,0	65,8	10,80478675	-85,69893945	29
22	lora	68,0	69,5	10,80473398	-85,69861723	52
23	lora	73,5	74,3	10,80401453	-85,69817	41
24	lora	68,0	74,2	10,8036562	-85,69782556	44
25	lora	66,6	71,0	10,80523953	-85,69671722	254
26	verde	83,7	78,9	10,80366731	-85,69678667	128
27	lora	69,5	73,3	10,80295064	-85,69714778	47
28	lora	68,5	75,4	10,80272842	-85,69721445	21
29	lora	71,1	73,2	10,80283953	-85,69702278	46
30	lora	66,2	70,4	10,80267286	-85,69693389	42
31	verde	86,0	81,0	10,80237009	-85,696695	33
32	lora	68,5	75,4	10,8025312	-85,69664222	44
33	lora	65,0	70,0	10,8019812	-85,69641167	25
34	verde	83,7	78,3	10,80257564	-85,69651167	63
35	lora	65,0	68,0	10,80241731	-85,69651167	50
36	verde	86,8	83,0	10,80227842	-85,69637833	47
37	verde	83,7	78,9	10,80237842	-85,69631167	62
38	lora	64,0	70,0	10,80249231	-85,69625611	74
39	lora	66,0	70,0	10,80302286	-85,69591445	142
40	verde	83,0	78,0	10,80235064	-85,69617278	70
41	verde	88,0	86,0	10,80182009	-85,69608945	40
42	lora	71,0	77,0	10,80221175	-85,69542556	128
43	verde	87,4	82,3	10,80098397	-85,695795	30
44	lora	65,0	68,0	10,80237564	-85,69443944	225
45	lora	69,0	74,0	10,80715898	-85,70191167	16
46	lora	66,0	69,0	10,8071062	-85,70180334	28
47	lora	68,4	72,4	10,80701453	-85,70159778	32
48	verde	80,6	77	10,80686453	-85,70154778	27
49	lora	66,0	70,0	10,80734231	-85,70116445	95

Anexo A. “Continuación” Registros de caparazón de las tortugas marinas que se encuentran en la vegetación de playa Nancite, Parque Nacional Santa Rosa, Costa Rica, 2015. Cada caparazón corresponde a un evento independiente de depredación por los jaguares.

Número	Especie de tortuga	Largo caparazón	Ancho caparazón	Y	X	Distancia de la playa
50	lora	63,0	67,0	10,80658953	-85,70145334	18
51	verde	82,2	76,6	10,80635898	-85,70105334	27
52	lora	67,0	73,0	10,80623398	-85,70102834	20
53	verde	80,9	76,1	10,80615342	-85,70087556	25
54	lora	67,0	71,0	10,8072562	-85,70046723	145
55	verde	85,5	78,5	10,80595064	-85,69806723	182
56	lora	72,0	76,0	10,80565342	-85,69854778	108
57	verde	81,6	74,6	10,80462009	-85,698895	15
58	lora	68,0	69,5	10,80412009	-85,69847834	12
59	lora	73,5	74,3	10,80370342	-85,69821445	8
60	verde	87,4	76,9	10,80322564	-85,69781167	3
61	lora	66,6	71,0	10,8027312	-85,69728667	12
62	lora	63,8	64,0	10,80364509	-85,69656167	140
63	lora	69,0	71,0	10,80199231	-85,69648667	16
64	verde	83,4	78,5	10,80224786	-85,69618389	63
65	lora	63,0	73,0	10,80193397	-85,69622	35
66	lora	70,0	73,5	10,80167009	-85,696195	21
67	lora	65,0	68,1	10,80188397	-85,69592556	62
68	verde	82,3	75,4	10,80086453	-85,69588111	22
69	lora	72,0	76,0	10,80760342	-85,69961723	233
70	verde	79,8	73,2	10,80587842	-85,70063945	13
71	lora	70,0	75,0	10,80725898	-85,69815889	283
72	lora	68,5	77,1	10,80713676	-85,69709222	336
73	lora	70,1	73,3	10,80621176	-85,69712	279
74	lora	67,1	74,0	10,80472287	-85,69584778	278
75	verde	88,9	85,9	10,80250064	-85,69452278	220
76	lora	65,0	69,0	10,80172009	-85,69527278	109

CAPÍTULO III.

MOVIMIENTO Y USO DE HÁBITAT DEL JAGUAR DENTRO Y FUERA DEL PARQUE NACIONAL SANTA ROSA, COSTA RICA

RESUMEN

Los objetivos en este capítulo fueron: 1) determinar el ámbito hogareño mínimo del jaguar dentro y en los alrededores del Parque Nacional Santa Rosa, y 2) determinar el uso de hábitat del jaguar dentro y en los alrededores del Parque Nacional Santa Rosa. Se capturaron dos jaguares usando trampas de lazo (leg-hold snares) y a ambos se les equipó con radio collares. Las localizaciones de los dos individuos fueron realizadas entre el 1 de Junio y el 1 diciembre del 2015, utilizando un receptor de señales de vida silvestre TRX 1000S y una antena direccional manual de tres elementos. Las posiciones, coordenadas x,y de los jaguares marcados se determinaron mediante la triangulación de las señales y para determinar el ámbito hogareño mínimo se usó el método del polígono mínimo convexo. Durante el período de estudio se obtuvieron 23 localizaciones de jaguares, 14 de las cuales fueron del jaguar 1 y nueve fueron del jaguar 2 . De las 23 localizaciones, seis estuvieron fuera del Parque Nacional Santa Rosa y 17 estuvieron en el interior del parque. Todas las localizaciones dentro y fuera del parque se concentraron en la parte suroriental del área de estudio. La distancia recorrida por el jaguar 1 fue de 85,953 km y para el jaguar 2 fue de 38,513 km. El ámbito hogareño mínimo para el jaguar 1 fue de 32,173 km² y para el jaguar 2 fue de 17,314 km². El ámbito de hogar mínimo considerando los dos jaguares fue de 44,122 km². La cobertura más utilizada por ambos jaguares tanto en el interior como en el exterior del Parque Nacional Santa Rosa fue el bosque maduro. Los ámbitos hogareños de los jaguares estudiados no se restringieron a los límites del Parque Nacional Santa Rosa, sino que los jaguares salen del parque hacia zonas ganaderas lo que posibilita que los jaguares entren en contacto con humanos y ganado. Las estrategias de conservación y manejo de las poblaciones de jaguar en el área no se deben restringir al parque, sino que deben incluirse las fincas ganaderas de los alrededores de Santa Rosa.

ABSTRACT

The aims in this chapter were: 1) determine the minimum home range of the jaguar inside and around the Santa Rosa National Park, and 2) determine the habitat use of jaguar inside and around the Santa Rosa National Park. The positions, x, y coordinates, of the marked jaguars were determined by triangulating signals and to determine the minimum home range the minimum convex polygon method was used. During the study period 23 locations of jaguars were obtained, 14 of which were of jaguar 1 and nine were of jaguar 2. Of the 23 locations, six were outside the Santa Rosa National Park and 17 were inside the park. All locations inside and outside the park were concentrated in the southeast part of the study area. The distance traveled by the jaguar 1 was 85.953 km and for jaguar 2 was 38.513 km. The minimum home range for jaguar 1 was 32.173 km² and for jaguar 2 was 17,314 km². The minimum home range considering the two jaguars was 44.122 km². The most used coverage type by both jaguars inside and outside the Santa Rosa National Park was the mature forest cover. The home ranges of the jaguars were not restricted to the limits of Santa Rosa National Park, the jaguars can out of the park to livestock areas which enables that the jaguars come into contact with humans and livestock. Conservation and management strategies of jaguar populations in the area should not be restricted inside the park, on the contrary the cattle farms around Santa Rosa should be included.

INTRODUCCIÓN

La alteración de los patrones de movimiento de fauna se ha identificado como uno de los principales efectos negativos de los paisajes fragmentados (Bailey 2007). La mayoría de los mamíferos tienen la necesidad de desplazarse para cumplir con procesos esenciales relacionados con su alimentación, reproducción y búsqueda de refugio (Zeller et al. 2012). Cuando existen subpoblaciones interrelacionadas en su dinámica (e.g. metapoblación), la pérdida y fragmentación del hábitat puede resultar en una incapacidad de recolonizar sitios donde la especie se ha extinguido localmente o donde su abundancia ha disminuido drásticamente (Gotelli 1991, Forman 1995). En especies con baja capacidad de dispersión, el flujo génico entre poblaciones tiende a reducirse con la disminución de la conectividad del hábitat lo que produce diferenciación y pérdida de la variabilidad genética (Broquet et al. 2006). Este fenómeno puede reducir la adecuación de los individuos, así como su capacidad de responder ante cambios ambientales repentinos (Jones et al. 2004).

Entre las especies más vulnerables a la destrucción del hábitat están los depredadores superiores que generalmente se caracterizan por tener una talla corporal grande y requerir grandes extensiones de hábitat para cubrir con sus requerimientos de recursos (Borrvall y Ebenman 2006, Cardillo et al. 2005). El impacto sobre los depredadores superiores es de particular relevancia, ya que su desaparición puede provocar extinciones secundarias (Borrvall y Ebenman 2006). Los depredadores superiores tienen el potencial de controlar la abundancia de las poblaciones de depredadores de mediano tamaño (mesodepredadores). Por lo tanto, en ausencia de depredadores superiores, los carnívoros medianos pueden explotar a una mayor tasa las poblaciones de sus presas. Asimismo, los depredadores superiores controlan las poblaciones de algunos herbívoros generalistas, evitando de esta manera que sus poblaciones crezcan demasiado y sobre-exploten sus recursos del hábitat (Johnson et al. 2007).

Los felinos de gran tamaño se consideran especies clave por la influencia que tienen sobre los procesos y estructura de los ecosistemas que habitan, la cual es mayor a la que se esperaría solamente en función de su abundancia (Davic 2003, Sergio et al. 2008). Además, al depredar especies dominantes, los felinos permiten la persistencia de competidores más frágiles en las comunidades de presas (Miller et al. 2001). Por otra parte, algunos de los felinos como el jaguar se consideran especies sombrilla, ya que al requerir para su subsistencia amplias extensiones de hábitat en buen estado de conservación, su protección beneficia a otras especies que coexisten con el (Andelman y Fagan 2000).

El Jaguar tiene una amplia distribución histórica, encontrándose desde el sur occidente de Estados Unidos hasta Argentina central (Caso et al. 2008); pero desde 1900 se ha perdido aproximadamente el 46% de su hábitat, por lo que se considera extinto en muchos lugares de su distribución original (Sanderson et al. 2002). Actualmente, se distribuye en lugares bien conservados, desde el sur de México hasta el norte de Argentina (Rodríguez-Mahecha et al. 2006). Los jaguares son buenos nadadores por lo que generalmente su presencia se asocia con la existencia de cuerpos de agua permanentes y con áreas de dosel cerrado debajo de los 1200 m.s.n.m. (Grigione et al. 2007). La primera información sobre movimientos y uso de hábitat de jaguares provenía principalmente de las anécdotas de los cazadores de los años 1970 (Guggisberg 1975). Poco después, Schaller y Crawshaw (1980) realizaron en el Pantanal (Brasil) los primeros estudios sobre los patrones de movimiento del jaguar con el uso de radio-telemetría (Anderson y Lindzey 2003, Hemson et al. 2005, McCarthy et al. 2005), que ha demostrado ser una técnica adecuada para realizar estudios del rango y patrones de movimiento, uso del hábitat y otros atributos de la ecología del movimiento del jaguar (Schaller y Crawshaw 1980, Rabinowitz 1986).

La radio telemetría se han empleado con éxito en los estudios de distribución y los movimientos de jaguares en el Bosque Atlántico (Cullen et al. 2005, Cullen 2006), Pantanal (Soisalo y Cavalcanti 2006), el Chaco paraguayo (McBride y McBride 2007) y Costa Rica (Salom-Pérez et al. 2007, Carrillo et al. 2009). En los últimos años se han hecho populares los collares con tecnología GPS (Global Positioning System) para el estudio de los grandes felinos (Anderson y Lindzey 2003, Hemson et al. 2005, McCarthy et al. 2005). Aunque los costos iniciales de los collares GPS son mayores al costo de los collares VHF, la cantidad y la calidad de los datos recogidos es mucho mayor que el costo añadido de compra, ya que los collares GPS son más precisos según la hora del día o de la facilidad de acceso (Furtado et al. 2008). Sin embargo, los collares VHF siguen siendo útiles para algunos estudios en los que se necesitan localizaciones poco frecuentes, como para la vigilancia de individuos de jaguares, problemas por el consumo de ganado o individuos introducidos o translocados.

El bosque seco tropical es uno de los más amenazados de Centro América, hasta la fecha solo el 0.08 % de la cobertura original de bosque seco tropical persiste (Janzen 1988). El Parque Nacional Santa Rosa protege uno de los bosques secos mejor conservados de América Central y es uno de los mejores ejemplos de restauración ecológica del bosque seco tropical. Conocer cómo usan las poblaciones el espacio

(movimientos y hábitat) y como cambian estos a través del tiempo es muy importante para la conservación de las especies silvestres. A medida que la vegetación cambia, las presas de los jaguares también cambian y esto se puede ver reflejado en sus patrones de movimiento y uso de hábitat.

Por lo tanto, los objetivos de este estudio fueron: 1) Determinar el ámbito hogareño (mínimo) y movimientos (distancias recorridas) del jaguar dentro y en los alrededores del Parque Nacional Santa Rosa y 2) determinar el uso de hábitat del jaguar dentro y en los alrededores del Parque Nacional Santa Rosa.

ÁREA DE ESTUDIO

El Parque Nacional Santa Rosa se encuentra en la provincia de Guanacaste, en la costa noroeste del Pacífico de Costa Rica. Tiene una extensión de 38,628 hectáreas y es parte de un bloque biogeográfico continuo de 163,000 hectáreas de tierra protegida dentro del Área de Conservación Guanacaste (Janzen 1988). El Parque Nacional Santa Rosa protege uno de los bosques secos mejor conservados de América Central (Janzen 1988). El Parque Nacional Santa Rosa limita en la región nororiental con el Parque Nacional Guanacaste. En la región noroccidental y suroccidental limita con área marina, y en la región suroriental limita con zonas ganaderas (Figura 1).

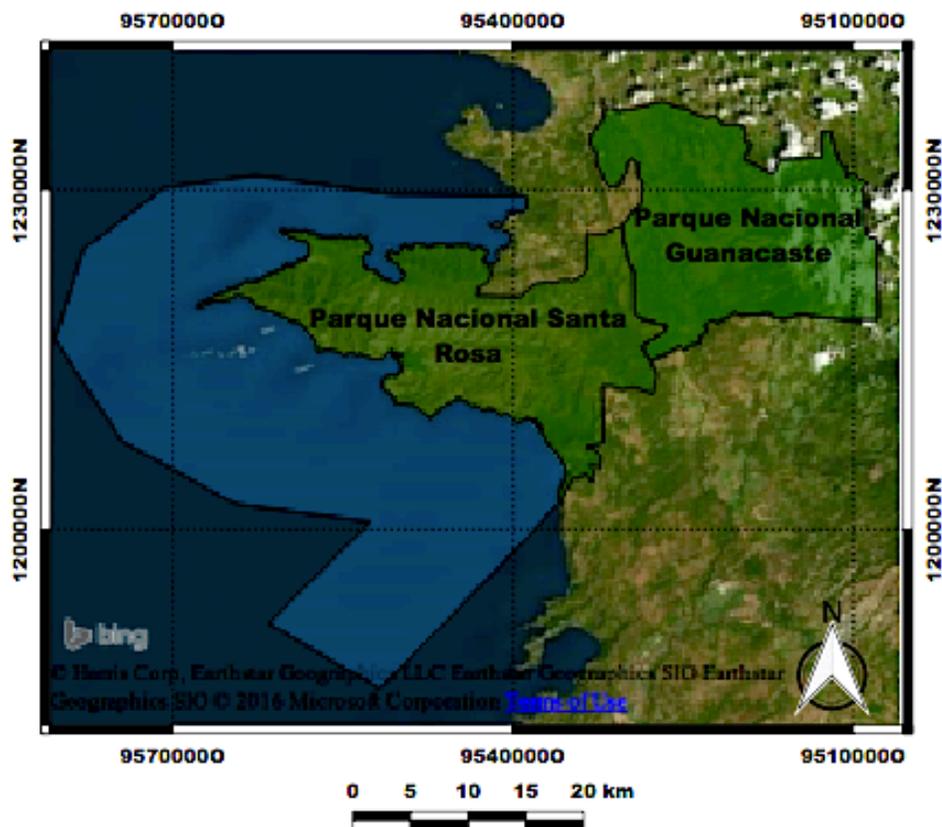


Figura 1. Ubicación geográfica del Parque Nacional Santa Rosa, Guanacaste, Costa Rica, 2015.

METODOS

Captura de jaguares

Se capturaron dos jaguares usando trampas de lazo (leg-hold snares). Las trampas de lazo constaban de un cable de acero inoxidable de un 1/4 pulgada, el cual forma un bucle o anillo que se cierra alrededor de una de las extremidades del animal, cuando se pisa el gatillo. El bucle estaba conectado a un cable de anclaje a través de un eslabón giratorio que permite que el animal capturado gire libremente, lo cual es crítico para evitar lesiones. El bucle tuvo un bloqueo de una vía, que impide que éste se afloje una vez se cierre. Para evitar lesiones, el bucle presentaba un bloqueo en la corredera que evitará que se corte la circulación de la extremidad. La parada del bucle se ajustó con el diámetro de las extremidades del jaguar, permitiendo que especies no objetivo más pequeñas puedan escapar fácilmente. Para una revisión más profunda de los detalles de la técnica utilizada ver Logan et al. (1999), Goodrich et al. (2001), McCarthy et al. (2005) y Furtado et al. (2008).

No se han observado lesiones graves o muertes causadas por las trampas de lazo, sin embargo se han observados hinchazones y cortes menores en las patas (Furtado et al. 2008). Para evitar lesiones en los jaguares capturados se revisaron constantemente las trampas para evitar que un jaguar atrapado pasara mucho tiempo atado con el lazo. Las trampas fueron revisadas cada 30 minutos siguiendo la metodología de Halstead (1995), para lo cual se utilizaron transmisores de radio VHF para determinar si la trampa fue accionada o no. Las trampas fueron ubicadas alrededor de los cadáveres de tortugas marinas depredadas por los jaguares. Cuando se capturo un individuo se siguió la metodología estandarizada por Furtado et al. (2008), para lo cual se utilizó un rifle de dardo corto y largo alcance para inyectar el individuo con ketamina (20 mg / kg) en la región proximal de las extremidades posteriores. Una vez capturado el animal, se le tomaron las medidas corporales y se tomó muestras de sangre y determinó su estado físico.

El primer jaguar capturado fue una hembra juvenil capturada en julio del 2014, la cual fue equipada con un radio collar MOD 500 (Telonics Inc., Mesa, AZ, USA), el peso total de la batería y el collar es de 570 g, de aquí en adelante a este individuo se le llamará "jaguar 1". El segundo individuo capturado fue una hembra adulta capturada en noviembre del

2014, la cual fue equipada con el mismo tipo de radio collar, de aquí en adelante a este individuo se le llamará “jaguar 2”. Luego de colocar el radio collar, el animal fue mantenido por aproximadamente una hora para su recuperación antes de ser liberado.

Área de movimiento y uso de hábitat del jaguar.

Las localizaciones de los dos individuos fueron realizados entre el 1 de Junio y el 1 de diciembre del 2015, utilizando un receptor de señales de vida silvestre TRX 1000S y una antena direccional de mano de tres elementos. Las ubicaciones sobre el terreno de los jaguares marcados se determinaron mediante la triangulación de las señales. Para realizar las triangulaciones se tomaron los siguientes datos: a) puntos geográficos de los receptores (con un GPS), es decir, del lugar donde se recibieron las señales de los radio collares de los jaguares y b) luego se direccionó la antena en la posición donde la señal del radio collar era más fuerte y clara, a continuación se midió el ángulo de esta posición con respecto al norte (grados azimutales). El intervalo de tiempo utilizado para asegurar la independencia entre las localizaciones fue de 120 min (Azevedo y Murray 2007).

Análisis de datos.

Las triangulaciones fueron realizadas ingresando las coordenadas de los sitios donde el investigador registro la señal del radio collar de los jaguares y los ángulos formados por la señal más fuerte y el norte magnético (azimut) en software Qgis versión 2.12 (<http://www.qgis.org/es/site/>). De esta manera el software produjo la ubicación (coordenadas x, y) del jaguar.

Para determinar el ámbito de hogareño mínimo de los jaguares se usó el polígono mínimo convexo usando las ubicaciones extremas (Mohr 1947), utilizando las ubicaciones obtenidas por triangulación (23 localizaciones) y las ubicaciones de las eventos de depredación (76 localizaciones) expuestas en el capítulo anterior. Por lo tanto estimación del ámbito hogareño se realizo con un total de 99 localizaciones Para calcular la distancia recorrida por cada jaguar (distancia acumulada), se graficaron las ubicaciones de los jaguares en un mapa geo-referenciado, luego se midió la distancia en km entre cada una

de las ubicaciones, de acuerdo a las fechas de las localizaciones y luego se realizó una suma total de la distancia recorrida usando el software Qgis versión 2.12.

Para evaluar el uso de hábitat del jaguar se situaron las ubicaciones de los jaguares sobre una capa de cobertura del suelo (tipos de hábitat) del Parque Nacional Santa Rosa, utilizando el software Qgis versión 2.12. Luego se evaluó en qué tipo de coberturas estaban las localizaciones y se comparó el uso de coberturas dentro y fuera del Parque Santa Rosa. La capa de la cobertura del suelo fue la del Atlas de Costa Rica 2014.

RESULTADOS

Ubicaciones del jaguar.

Durante el período de estudio se obtuvieron 23 localizaciones de jaguares, 14 de las cuales fueron del jaguar 1 y nueve fueron del jaguar 2 (Anexo A). De las 23 localizaciones, seis estuvieron fuera del Parque Nacional Santa Rosa y 17 en el interior del parque (Figura 2). El jaguar 1 fue el único que se registró fuera de los límites del Parque Nacional Santa Rosa. Todas las localizaciones dentro y fuera del parque se concentran en la región suroriental (Figura 2).

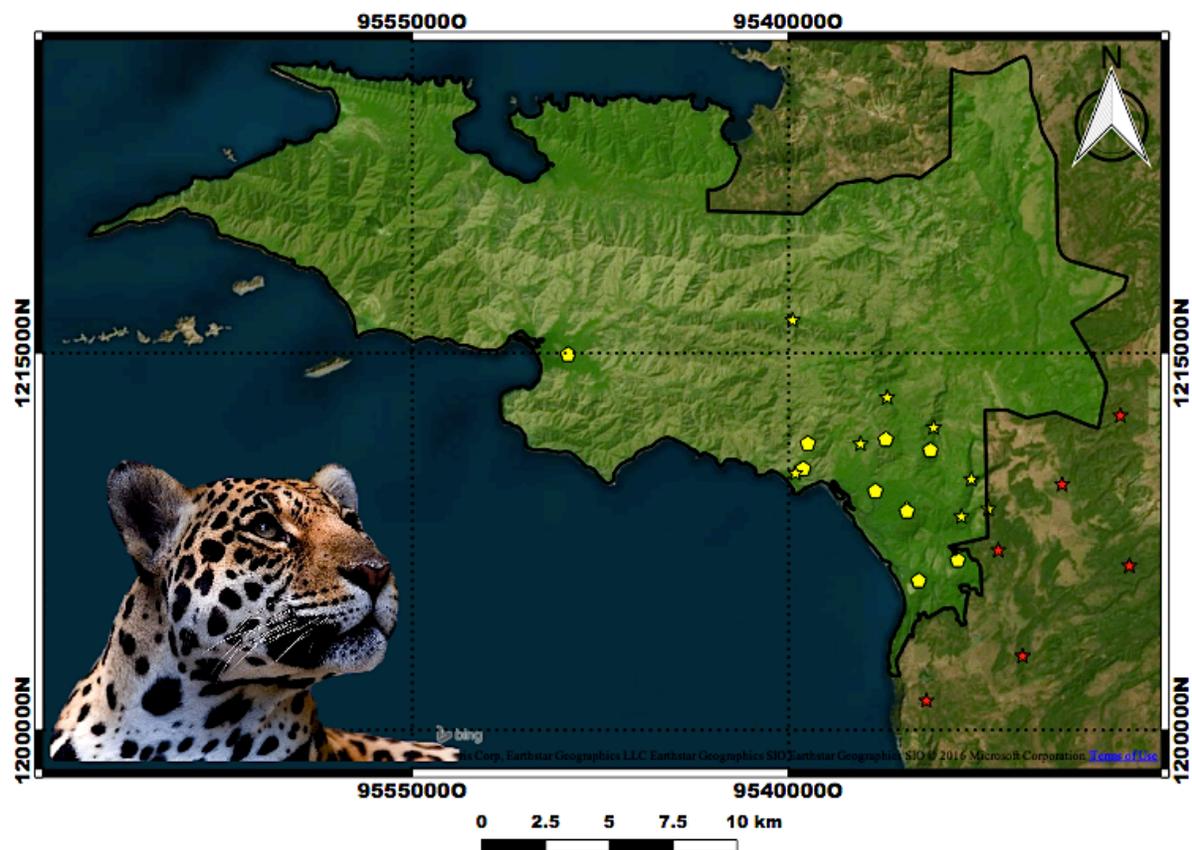


Figura 2. Ubicaciones de jaguares (*Panthera onca*) dentro (amarillo) y fuera (rojo) del Parque Nacional Santa Rosa, Costa Rica, 2015. Las estrellas corresponde al jaguar 1 y el pentágono corresponde al jaguar 2.

La distancia recorrida por el jaguar 1 fue de 86 km y para el jaguar 2 fue de 38 km (Figura 3). El ámbito hogareño mínimo para el jaguar 1 fue de 32,173 km² (Figura 4A) y para el jaguar 2 fue de 17,314 km² (Figura 4B). El ámbito hogareño conjunto de los dos jaguares fue de 61,3 km² (Figura 4C).

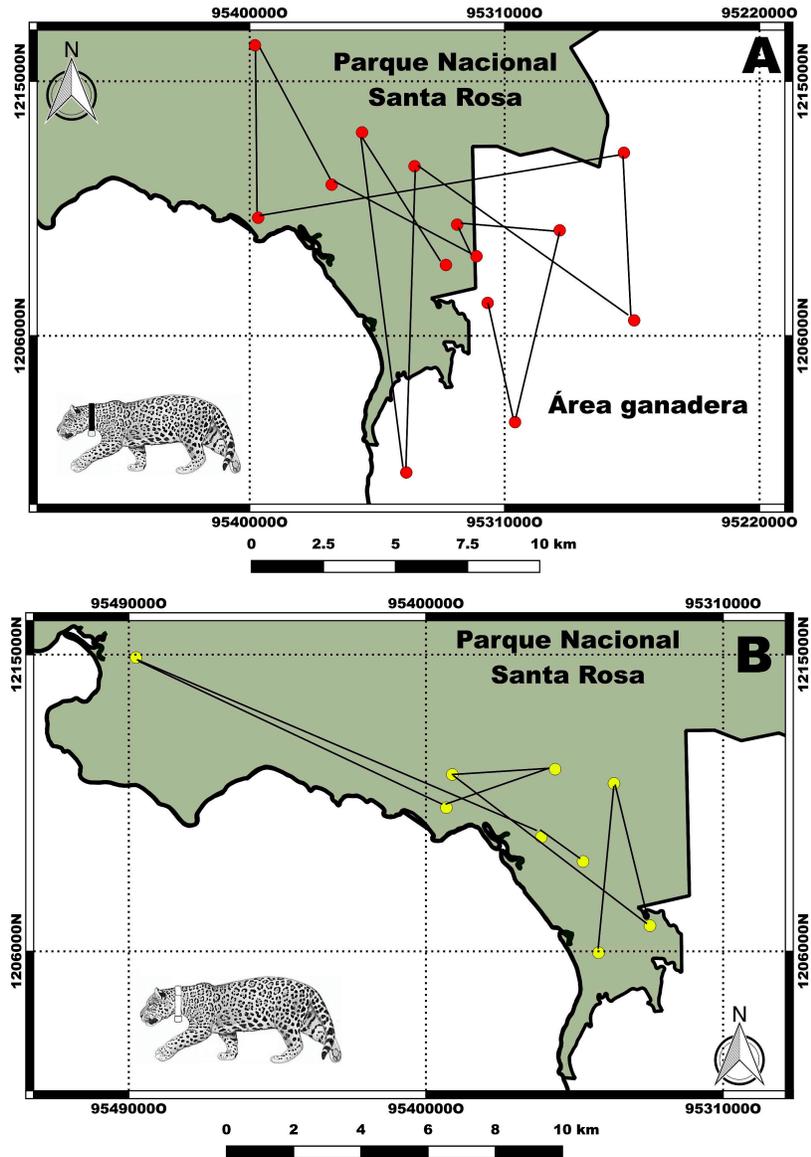


Figura 3. Distancia recorrida acumulada (km) de dos jaguares (*Panthera onca*) determinados por telemetría en el Parque Nacional Santa Rosa, Costa Rica, 2015. (A) jaguar 1 y (B) jaguar 2.

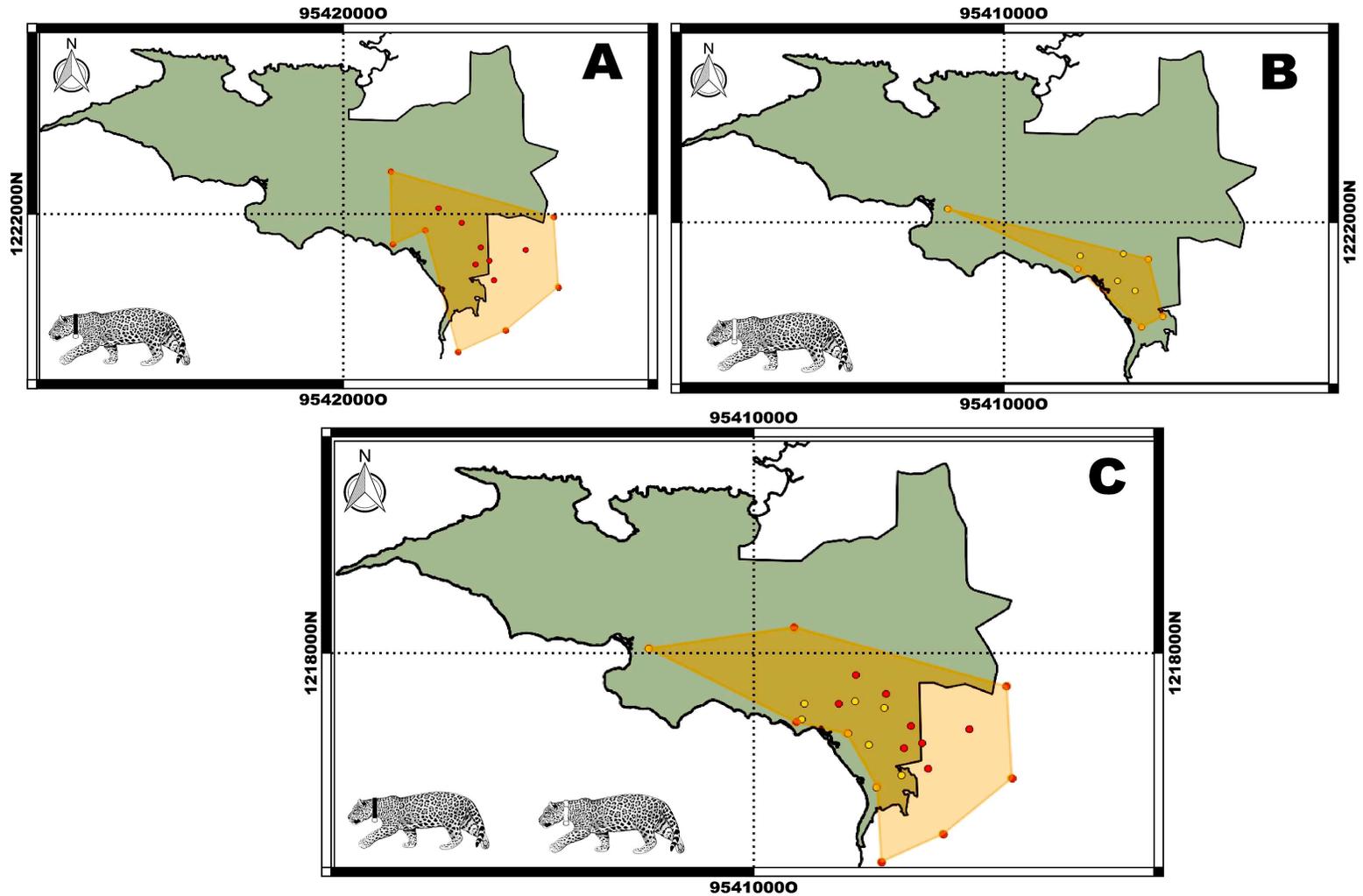


Figura 4. Ámbito de hogar mínimo (Km^2) de jaguares (*Panthera onca*) determinados por telemetría en el Parque Nacional Santa Rosa, Costa Rica, 2015. (A) jaguar 1, (B) jaguar 2 y (C) jaguares juntos; los puntos rojos corresponden al jaguar 1 y los puntos amarillos corresponden al jaguar 2.

Uso de hábitat de los jaguares.

El Parque Nacional Santa Rosa, en su área terrestre, presenta cuatro tipos principales de coberturas (bosque maduro, bosque secundario, manglar, potrero o pastizal). Al ubicar las localizaciones de los jaguares sobre la capa de cobertura del parque (Figura 6), se puede ver que el jaguar 1 usó dos tipos de cobertura principales (bosque secundario y maduro), pero la mayoría de las localizaciones fueron en bosque maduro (Figura 7). El jaguar 2 fue localizado en tres tipos de cobertura (Bosque maduro, pastizal o potrero y manglar), y al igual que el jaguar 1, la mayoría de las localizaciones fueron en bosque maduro (Figura 7).

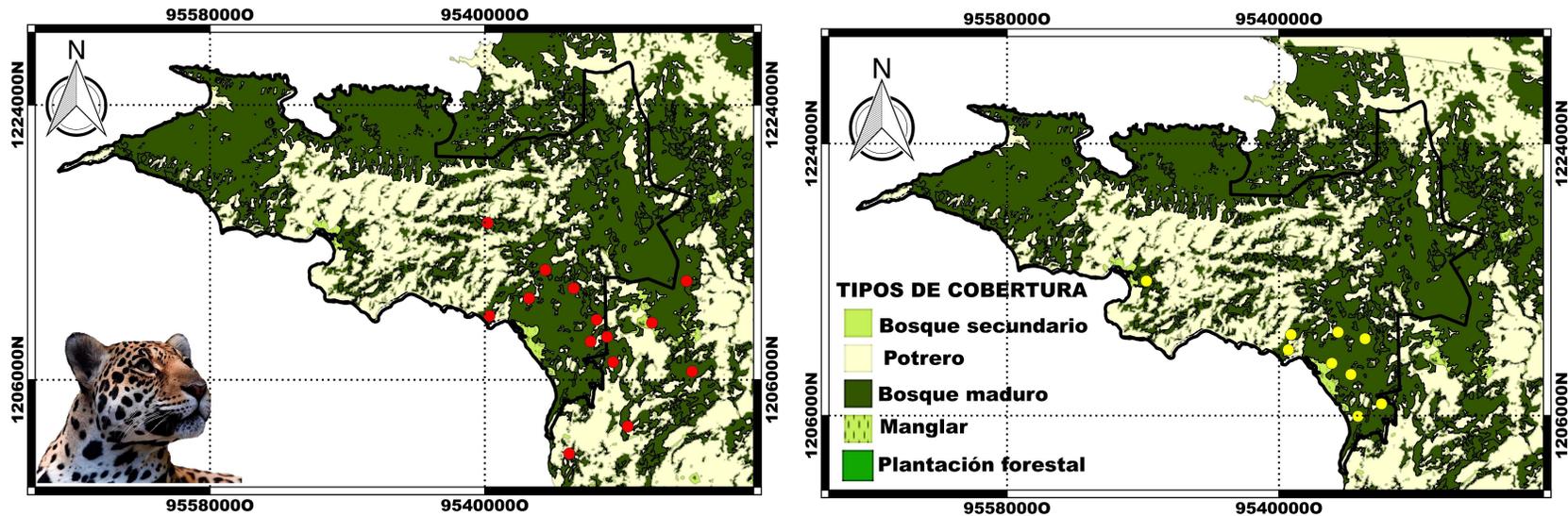


Figura 6. Uso de hábitat (cobertura del suelo) por dos jaguares (*Panthera onca*) en el Parque Nacional Santa Rosa y sus alrededores, Costa Rica, 2015. (arriba) jaguar 1 y (abajo) jaguar.

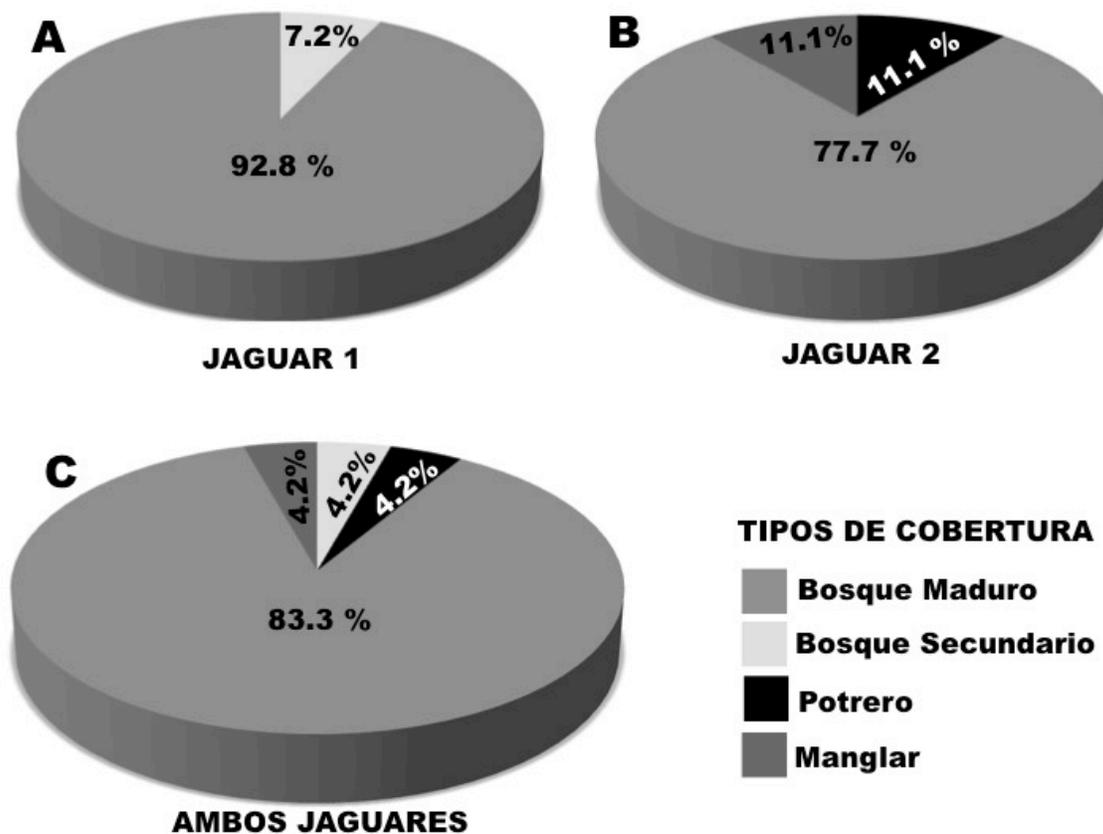


Figura 7. Porcentajes de las localizaciones de los jaguares (*Panthera onca*) con respecto a los tipos de cobertura del Parque Nacional Santa Rosa, Costa Rica, 2015. (A) Jaguar 1, (B) jaguar 2 y (C) jaguares juntos.

Dentro del Parque Santa Rosa los jaguares fueron localizados en tres tipos de cobertura (bosque maduro, manglar y pastizales), siendo el bosque maduro la cobertura con más localizaciones. Fuera del Parque Santa Rosa los jaguares fueron localizados únicamente en dos tipos de cobertura (bosque maduro y bosque secundario), aunque el bosque maduro tiene el mayor número de localizaciones. Fuera del parque, el 87,3% de las localizaciones estuvieron en el bosque maduro y el 16,7 8% en el bosque secundario (Figura 8B). Dentro del parque, el 88,2% de las localizaciones estuvieron en bosque maduro, el 5,8% en manglares y 5,8% en pastizales (potreros).

DISCUSIÓN

Los ámbitos hogareños registrados para las dos hembras en este estudio (32 y 17 km²), a pesar de ser un área mínima, comparamos con los ámbitos hogareños registrados en otros trabajos de jaguares, coinciden con algunos estudios. Por ejemplo, Domínguez (2011) registro un ámbito hogareño de 390 km² en jaguares de la Selva Lacandona en México. Sin embargo, los ámbitos hogareños registrados en este estudio, no son los más pequeños que se han registrado para jaguares, en el Parque Nacional Corcovado, Costa Rica se registro un ámbito hogareño de 6,57 km² el cual es considerado el ámbito hogareño más pequeño registrado en jaguares (Salom-Pérez et al. 2007).

El ámbito hogareño es diferente para machos y para hembras. Por ejemplo, las hembras del jaguar tienen un ámbito hogareño de menor extensión (de 10 km² hasta los 38 km²; Crawshaw y Quingsley 2002, Chávez et al. 2005) que el de los machos (de 6,57 km² hasta los 390 km²; Salom-Pérez et al. 2007, Domínguez 2011). Por lo tanto, el ámbito hogareño registrado para las dos hembras en el presente estudio, puede considerarse dentro los estimados para hembras de jaguar (Crawshaw y Quingsley 2002, Chávez et al. 2005).

La actividad de los jaguares está estrechamente relacionada con la actividad de sus presas (Carrillo et al. 2009). De forma similar, la gran mayoría de los trabajos que han investigado el ámbito hogareño en jaguares, han encontrado que el tamaño de éste depende de la disponibilidad de sus presas, es decir del ámbito hogareño de sus presas (Crawshaw y Quingsley 2002, Chávez et al. 2005, Salom-Pérez et al. 2007, Domínguez 2011). En este sentido, es importante destacar que las localizaciones de los dos jaguares estudiados, se concentraron en la zona suroriental del Parque Nacional Santa Rosa (Figura 2), en dicha zona se encuentran importantes playas de anidación de tortugas marinas como playa Naranjo y playa Nancite (Cornelius 1986, Fonseca et al. 2009) y en dichas playas el jaguar ha sido registrado depredando constantemente tortugas marinas (Carrillo et al. 1994, Alfaro et al. 2016). Además, los jaguares del presente estudio fueron registrados en diferentes ocasiones depredando tortugas marinas en playa Nancite y playa Naranjo. Por lo tanto, lo anterior sugiere que el ámbito hogareño de los jaguares estudiados estuvo restringido a la zona suroriental del parque, debido a la disponibilidad del recurso tortuga de dicha área, que en esta área es una presa importante.

El conflicto humano-felino es uno de los tipos de conflictos entre el humano y la fauna silvestre, que constituye una problemática importante desde el punto de vista socioeconómico y de conservación de la biodiversidad. Inski y Zimmermann (2009) y Zarco-González et al. (2009) reportaron que cerca del 75% del total de especies de felinos ocasionan conflictos y que el 60% de felinos se encuentran en peligro de extinción, debido a que son cazados en respuesta al daño que provocan. Nuestros resultados muestran que el ámbito de hogar de los jaguares va más allá de los límites del Parque Santa Rosa (Figura 2), lo que posibilita que los jaguares entren en contacto con humanos y ganado.

Históricamente, en las fincas ganaderas de los alrededores del Parque Santa Rosa se han reportado ataques esporádicos de jaguares a ganado bovino y equino (comp. pers. Gil-Fernández). Sin embargo, no se cuenta con información sobre la caracterización y seguimiento de los ataques de jaguares en dicha zona. Este trabajo prueba que los jaguares que habitan dentro del Parque Santa Rosa pueden salir esporádicamente del parque hacia zonas ganaderas (Figura 2). Sin embargo, el hecho de que los jaguares salgan del parque, no significa que depreden ganado y causen problemas. Por lo tanto, es de gran importancia que se comience a caracterizar y monitorear los ataques de jaguares sobre ganado en los alrededores de Santa Rosa para planear estrategias de resolución de posibles conflictos de manera adecuada.

El jaguar ha sido registrado utilizando una gran variedad de coberturas, sin embargo, diferentes estudios indican que dicha especie presenta un patrón en el uso de hábitat, que consiste en usar coberturas forestales en lugar de coberturas abiertas como praderas, pastizales o potreros (Rabinowitz y Zeller 2010). El anterior patrón de uso de hábitat fue el registrado en los jaguares bajo estudio, ya que ambos jaguares usaron mayoritariamente la cobertura de bosque maduro. Es importante destacar que el uso de hábitat de los jaguares fuera del Parque Santa Rosa, se restringió al uso de bosque maduro y secundario, a pesar de la gran cantidad de potreros en el área (Figura 6 y 8). Por el contrario, el uso de hábitat de los jaguares dentro del parque no se restringía a coberturas forestales, ya que se registraron localizaciones en pastizales (Figura 8). Lo anterior sugiere que el jaguar registrado fuera de Santa Rosa no usó pastizales o potreros debido a la actividad humana en el área. Sin embargo, lo anterior requiere de investigación adicional para ser probado.

CONCLUSIONES

Los ámbitos hogareños de los jaguares estudiados no se restringen a los límites del Parque Nacional Santa Rosa, sino que los jaguares salen del parque hacia zonas ganaderas, lo que posibilita que los jaguares entren en contacto con humanos y ganado. El hecho de que los jaguares salgan del parque, no significa que depreden ganado y causen problemas, pero potencialmente puede ocurrir.

Los ámbitos hogareños de los jaguares estudiados estuvieron restringidos a la región suroriental del parque, lugar de playas de anidación de tortugas marinas, como playa Naranja y playa Nancite. El ámbito hogareño de los jaguares estudiados estaba restringido a la zona suroriental del parque, debido a la disponibilidad del recurso tortuga de dicha área.

La cobertura más utilizada por ambos jaguares, tanto en el interior como en el exterior del Parque Nacional Santa Rosa, fue el bosque maduro. Por lo tanto, es importante conservar y restaurar la cobertura forestal para facilitar el movimiento de jaguares en el área. El jaguar que salió fuera de Santa Rosa, sólo fue registrado en coberturas forestales (bosque maduro y secundario). Lo que sugiere que en áreas ganaderas el jaguar utiliza los remanentes de bosque para desplazarse y refugiarse.

RECOMENDACIONES

Nuestros resultados muestran que el ámbito de hogar de los jaguares va más allá de los límites del Parque Santa Rosa, lo que posibilita que los jaguares entren en contacto con humanos y ganado. Las estrategias de conservación y manejo de las poblaciones de jaguar en el área, no se deben restringir al parque, sino que deben incluir las fincas ganaderas de los alrededores de Santa Rosa. El Parque Nacional Santa Rosa cuenta con programas y personal para realizar educación ambiental, nuestra recomendación es que se capacite a los ganaderos de los alrededores de Santa Rosa sobre como manejar su ganado para prevenir ataques del jaguar sobre el ganado. También es importante que las autoridades del parque monitoreen la depredación de ganado y asistan a las ganaderos cuando tengan ataques.

Es de gran importancia que se comience a caracterizar y monitorear los ataques de jaguares sobre ganado en los alrededores de Santa Rosa, para planear estrategias de resolución de posibles conflictos de manera adecuada. Para realizar lo anterior, considero que se deben hacer esfuerzos de investigación en los aspectos: 1) presencia de depredadores dentro y en los alrededores de Santa Rosa (carnívoros silvestres y domésticos), 2) hábitos, rastros y características del ataque de felinos sobre ganado, 3) antecedentes de casos de depredación dentro y en los alrededores de Santa Rosa y 4) comportamiento depredatorio del jaguar en el área y patrones de movimiento y actividad de éste. Lamentablemente la gestión del conflicto con los jaguares se realiza en base a las experiencias personales y las opiniones de los expertos en lugar de evaluaciones científicas. Esto podría ser una causa real de preocupación, ya que se ha declarado que no hay soluciones adecuadas en el conflicto todavía. Por otra parte, las medidas para lograr la conservación del jaguar en los alrededores de Santa Rosa y disminuir el conflicto sólo se pueden encontrar a través de la evaluación científica continua de los resultados obtenidos con los programas de gestión del conflicto realizados por el propio parque o por instituciones dedicadas a la conservación del jaguar.

El Área de Conservación Guanacaste (ACG) cuenta con una serie de programas encargados de recaudar fondos económicos para la compra de tierras con el objetivo de anexarlas a las áreas protegidas del ACG y lograr conectividad entre estas. Nuestra recomendación es que la zona suroriental del Parque Nacional Santa Rosa sea tenida en

cuanta como una zona prioritaria para la compra de tierras. Esto debido a que nuestros resultados demuestran que los jaguares están saliendo del parque por ese sector. Si se logra conservar la región suroriental del parque se estaría protegiendo las poblaciones de jaguares.

LITERATURA CITADA

- 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.
- Anderson, C. R. y F. G. Lindzey. 2003. Estimating cougar predation rates from GPS location clusters. *Journal of Wildlife Management* 67:307-316.
- Azevedo, F. C. C. y D. L. Murray. 2007. Spatial organization and food habits of jaguars (*Panthera onca*) in a floodplain forest. *Biological conservation* 137:391-402.
- Bailey, S. 2007. Increasing connectivity in fragmented landscapes: An investigation of evidence for biodiversity gain in woodlands. *Forest ecology and management* 238:7-23.
- Borrvall, C. y B. Ebenman. 2006. Early onset of secondary extinctions in ecological communities following the loss of top predators. *Ecology Letters* 9:435-442.
- Cardillo, M., G. M. Mace, K. E. Jones, J. Bielby, O. R. P. Bininda-Emonds, W. Sechrest, C. D. L. Orme y A. Purvis. 2005. Multiple causes of high extinction risk in large mammal species. *Science* 309:1239-1241.
- 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.
- Chávez, J. C., M. Aranda, y G. Ceballos. 2005. Jaguar (*Panthera onca*). En: Los mamíferos silvestres de México. Ceballos G. & Oliva, G (comps.). Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad. México. 367-370 pp.
- Cornelius, S. E. 1986. The sea turtles of Santa Rosa National Park. Fundación de Parques Nacionales, San José, Costa Rica.
- Cullen, Jr. L. 2006. Jaguar as landscape detectives for the conservation in the Atlantic Forest of Brazil. Ph.D. thesis. University of Kent, UK.
- Cullen, Jr. L., D. Sana, K. C. Abreu. y A. F. D. Nava. 2005. Jaguars as landscape detectives for the upper Paraná river corridor, Brazil. *Natureza e Conservação* 3:124-146.

- Crawshaw, P. G. y Quigley, H. B. 2002. Hábitos alimentarios del jaguar y el puma en el Pantanal, Brasil, con implicaciones para su manejo y conservación. En: Medellín R. A., Equihua, C., Chetkiewics, C., Rabinowitz, A., Crawshaw, P., Rabinowitz, A., Redford, K., Robinson, J. G., Sanderson, E. y Taber, A (eds.). El jaguar en el Nuevo Milenio: Una evaluación de su estado, detección de prioridades y recomendaciones para la conservación de los jaguares en América. Fondo de Cultura Económica, Universidad Nacional Autónoma de México y Wildlife Conservation Society. México D.F. 223-236 pp.
- Domínguez, E. 2011. Disponibilidad y conectividad de hábitat, y viabilidad poblacional para los felinos silvestres de la Selva Lacandona. Tesis de licenciatura. Universidad Nacional Autónoma de México. Facultad de Ciencias. 61 pp.
- Fonseca, L. G., G. A. Murillo, L. Guadamuz, R. M. Spínola, y R. A. Valverde. 2009. Downward but Stable Trend in the Abundance of Arribada Olive Ridley Sea Turtles (*Lepidochelys olivacea*) at Nancite Beach, Costa Rica (1971-2007). *Chelonia Conservation and Biology* 8:19-27.
- Furtado, M. M., S. E. Carrillo-Percegué, A. T. Jácomo, G. Powell, L. Silveira, C. Vynne, y R. Sollmann. 2008. Studying Jaguars in the Wild: Past Experiences and Future Perspectives. *Cats News* 4:41-47.
- Goodrich, J. M., L. L. Kerley, B. O. Schleyer, D. G. Miquelle, K. S. Quigley, Y. N. Smirnov, I. G. Nikolaev, H. B. Quigley, y M. G. Hornocker. 2001. Capture and chemical anesthesia of Amur (Siberian) tigers. *Wildlife Society Bulletin* 29:533-542.
- Guggisberg, C. 1975. *Wild cats of the world*. Taplinger, New York, pp. 328.
- Halstead, T. D., K. S. Gruver, R. L. Phillips, y R. E. Johnson. 1995. Using telemetry equipment for monitoring traps and snares. *In* Masters, E. E. y J. G. Huggins, (Eds) Twelfth Great Plains Wildlife Damage Control Workshop. Proc., Noble Foundation, Ardmore, UK, pp 121-123.
- Hemson, G., P. Johnson, A. South, R. Kenward, R. Ripley. y D. Macdonald. 2005 Are kernels the mustard? Data from global positioning system (GPS) collars suggests problems for kernel home-range analyses with least-squares cross-validation. *Journal of Animal Ecology* 74:455-463.
- Inski, C. y A. Zimmermann. 2009. Human–Felid conflict: a review of patterns and priorities worldwide. *Fauna y Flora Internacional Orix* 43:18-34.

- Janzen, D. H. 1988. Guanacaste National Park: Tropical Ecological and Biocultural Restoration. In; Rehabilitating damaged ecosystems (Cairns, J., ed). CRC Press, Boca Raton, Florida, pp. 143-192.
- Logan, K. A., L. L. Swenor, J. F. Smith. y M. G. Hornocker. 1999. Capturing pumas with foot-hold snares. *Wildlife Society Bulletin* 27:201-208.
- McBride, Jr R. T. y R. T. McBride. 2007. Safe and selective capture technique for jaguars in the Paraguayan Chaco. *The Southwestern Naturalist* 52:570-577.
- McCarthy, T. M., T. K. Fuller. y B. Munkhtsog. 2005. Movements and activities of snow leopards in Southwestern Mongolia. *Biological Conservation* 124:527-537.
- Mohr, C. O. 1947. Table of equivalent populations of North American small mammals. *American Midland Naturalist* 37: 223-249.
- Rabinowitz A. R. 1986. Jaguar predation on domestic livestock in Belize. *Wildlife Society bulletin* 14:170-174.
- Rabinowitz, A., y K. A. Zeller. 2010. A range-wide model of landscape connectivity and conservation for the jaguar, *Panthera onca*. *Biological Conservation* 143:939-945
- Schaller, G. B. y P. G. Crawshaw. 1980. Movement patterns of jaguar. *Biotropica* 12:161-168.
- Salom-Pérez, R., E. Carrillo, J. C. Sáenz, y J. M. Mora. 2007. Critical condition of the jaguar *Panthera onca* population in Corcovado National Park, Costa Rica. *Oryx* 41:51-56.
- Soisalo, M. K. y S. M. C. Cavalcanti. 2006. Estimating the density of a jaguar population in the Brazilian Pantanal using camera-traps and capture-recapture sampling in combination with GPS radio-telemetry. *Biological Conservation* 129:487-496.
- Zarco-González, M., O. Monroy-Vilchis. y V. Urios. 2009. Factores asociados a la depredación de *Puma concolor* sobre el ganado en el Estado de México, México. En: Mesoamericana, conservation challenger in a rapidly shrinking planet-Edición Especial. 13(2) 9.
- Zeller, K. A., K. McGarigal. y A. R. Whiteley. 2012. Estimating landscape resistance to movement: a review. *Landscape Ecology* 27:777-797.

Anexo A. Ubicaciones de Jaguares registradas a partir de jaguares equipados con radio collares en el Parque Nacional Santa Rosa, Costa Rica, 2015.

Localización	Fecha	Individuo	Y	X	Dentro del parque
1	6-sep-15	Jaguar 1	10,84831111	-85,77816111	Si
2	6-sep-15	Jaguar 2	10,86036111	-85,69760278	Si
3	27-ago-15	Jaguar 1	10,80815833	-85,69376667	Si
4	30-jun-15	Jaguar 2	10,72710556	-85,64960278	No
5	22-ago-15	Jaguar 2	10,80656667	-85,69658056	Si
6	3-ago-15	Jaguar 1	10,817025	-85,69213889	Si
7	28-sep-15	Jaguar 2	10,81688333	-85,67326389	Si
8	12-jun-15	Jaguar 1	10,76935	-85,65234722	Si
9	20-nov-15	Jaguar 2	10,74279722	-85,61512222	No
10	28-nov-15	Jaguar 2	10,78000278	-85,62380556	No
11	17-sep-15	Jaguar 1	10,80029444	-85,66791389	Si
12	20-jul-15	Jaguar 2	10,77455278	-85,57735278	No
13	28-sep-15	Jaguar 1	10,79375278	-85,65657222	Si
14	24-jul-15	Jaguar 1	10,776575	-85,63836944	Si
15	4-nov-15	Jaguar 2	10,80263333	-85,60095556	No
16	11-jun-15	Jaguar 2	10,79183611	-85,63703889	Si
17	14-oct-15	Jaguar 2	10,79454722	-85,62734722	Si
18	27-oct-15	Jaguar 2	10,80441667	-85,63347778	Si
19	22-jun-15	Jaguar 1	10,81462778	-85,64815556	Si
20	3-ago-15	Jaguar 2	10,82683611	-85,58060556	No
21	18-ago-15	Jaguar 1	10,81844444	-85,66417222	Si
22	14-jul-15	Jaguar 2	10,82263889	-85,64699722	Si
23	22-jun-15	Jaguar 2	10,83319444	-85,66364167	Si

CONCLUSIONES

Basados en los resultados de la presente investigación se concluye que la mortalidad de tortugas marinas causada por la depredación del jaguar, no está diezmando o afectando negativamente la población de tortugas marinas que anida en playa Nancite.

La relación predatoria entre jaguares y tortugas marinas potencia las interacciones ecológicas en el área marino costera del Parque Nacional Santa Rosa, ya que se generan diversas interacciones tróficas entre el depredador (jaguar), la presa (tortuga marina) y los carroñeros de los cadáveres de tortuga (vertebrados terrestres), que catalizan el intercambio de energía y nutrientes entre un ecosistema marino (a través de los cuerpos de las tortugas marinas) y uno terrestre (por la depredación de la tortuga por parte del jaguar).

El número de eventos de depredación y los sitios de alimentación del jaguar varían con la especie de tortuga marina (lora o verde). La actividad humana, la distribución espacial de la anidación de las tortugas marinas, la abundancia de la especie en la playa, las preferencias dietarias del jaguar y factores propios del hábitat pueden estar determinando, la distribución y tamaño de los sitios de alimentación, y el número de depredaciones por especie de tortuga marina.

En el Parque Nacional Santa Rosa, los jaguares habituados a depredar tortugas marinas se mueven en la mayoría de las ocasiones entre playas de anidación como Potrero Grande, Naranjo y Nancite y eventualmente salen de los límites del parque por el suroriente hacia zonas ganaderas.

RECOMENDACIONES

Se recomienda que las autoridades del Parque Nacional Santa Rosa y las universidades, investigadores, instituciones y/o fundaciones encargadas de la conservación e investigación tanto de los jaguares como de las tortugas marinas, traten de que esta relación trófica transcurra de forma totalmente natural. Debido a que dicha relación potencia las relaciones ecológicas en los ecosistemas marino costeros donde se presenta (por las interacciones tróficas del carroñeo), y no se tiene evidencia de que la actividad predatoria del jaguar esté afectando negativamente las poblaciones naturales de tortugas marinas en el Parque Nacional Santa Rosa, se recomienda que no se realice ningún tipo de intervención humana, ya que hasta el momento no es necesario hacer ningún manejo de la relación trófica.

Las autoridades del PNSR, basadas en la información de la ubicación y tamaño de los sitios de alimentación del jaguar en playa Nancite, deben regular, si es necesario, las actividades de investigación, principalmente en lo relacionado con el monitoreo de tortugas marinas dentro de esas zonas clave, con el objetivo de proteger dicha relación trófica.

Debido a que el ámbito de hogar de los jaguares va más allá de los límites del Parque Santa Rosa, las estrategias de conservación y manejo de las poblaciones de jaguar en el área no se deben restringir al parque, sino que deben incluir las fincas ganaderas de los alrededores de Santa Rosa. El área suroriental del Parque Nacional Santa Rosa debería ser tomada en cuenta como un área prioritaria para la futura compra de tierras por el ACG (Área de Conservación Guanacaste), porque nuestros resultados demuestran que los jaguares habituados al consumo de tortugas marinas están saliendo del parque por ese sector; si se logra conservar la región suroriental se estaría protegiendo las poblaciones de jaguares.