

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

**USO DE ESPACIO, SELECCIÓN Y USO DE HÁBITAT, ACTIVIDAD DIARIA Y
DIETA DEL COYOTE (*Canis latrans*) EN EL ÁREA DE CONSERVACIÓN
GUANACASTE**

Por
KEVIN JONATHAN LLOYD ALCOCK

Heredia, octubre de 2020

Tesis sometida a consideración del Tribunal Examinador de Postgrado de
la Universidad Nacional para optar al título de Magister Scientiae en
Conservación y Manejo de Vida Silvestre

MIEMBROS DEL TRIBUNAL EXAMINADOR

Dr. Francisco San Lee Campos
Representante del Consejo Central de Posgrado

Dr. Luis Diego Alfaro Alvarado
Coordinador del posgrado

PhD. Eduardo Carrillo Jiménez
Tutor de tesis

PhD. R. Manuel Spínola Parallada
Miembro del Comité Asesor

MSc. Víctor Montalvo Guadamuz
Miembro del Comité Asesor

Kevin Jonathan Lloyd Alcock
Sustentante

AGRADECIMIENTOS

Deseo agradecer especialmente a mis padres, Liliana y David, por su apoyo y confianza, y por ser una gran inspiración en mi vida, ya que sin su amor y paciencia esta tesis no hubiera sido posible. A María Fernanda, por su amor, paciencia y cariño a través de todos estos años y por enseñarme a ser una mejor persona cada día. También a mi familia: Melody, Matthew, Guy, Ann, Kyle, Francesca, Paul, Carmen, Daniel y Eli por todo su cariño, y porque siempre han estado ahí para apoyarme. Además, a mi familia postiza: Pilar, Fran, Carolina y Gerardo por su amor, cariño y por alegrar mi vida.

También extiendo mi agradecimiento a mi tutor Eduardo Carrillo por su cariño, confianza, ayuda y por ser una figura tan importante en este proceso. A Víctor Montalvo por el apoyo académico para mi crecimiento profesional y por siempre estar atento a ayudarme. Agradezco además a mi asesor Manuel Spínola por su aporte académico en esta tesis. Al equipo del Programa Jaguar: Carolina, Juan Carlos y Julio por su apoyo y las memorias compartidas en Santa Rosa. A Isabel Hagnauer por dedicar su tiempo para colaborar con la parte veterinaria en el campo. A Miguel Chopin por su colaboración durante el trabajo de campo y por darme un poco de sanidad mental.

Deseo además externar mi reconocimiento a Telenax y Alex Campos por su ayuda con los collares y a Robin Poches por su asesoría y atención con todo el proceso de campo. Al UICN por ser una parte trascendental de mi formación profesional, en especial a Grethel Aguilar, María Pía Hernández, Milena Berrocal y Alberto Salas. A mi profesora de UBC Trudy Kavanagh. También deseo agradecer a todos mis profesores del ICOMVIS: Grace, Mónica, Laura, Carlos, Luis Diego, Joel y José Manuel por compartir sus experiencias y conocimientos. A la Administración del ICOMVIS por todo lo que han hecho para facilitar este proceso, así como los favores y el cariño que me han demostrado. A mis compañeros de la promoción XXVIII, Miguel y Sara Salomé, por todas las memorias juntos, su ayuda académica y hacer este proceso de la vida tan agradable. Por último, agradezco al ACG y a Don Roger por permitir y facilitar el proceso de mi investigación, y a los funcionarios y guardaparques del ACG, Orlando, Gustavo y Brayan por su ayuda en el campo.

DEDICATORIA

Dedico este trabajo a mi padre y madre, David y Liliana Lloyd, por sus sacrificios para sacarme adelante en la vida

Science works on the frontier between knowledge and ignorance, not afraid to admit what we don't know. There's no shame in that. The only shame is to pretend that we have all the answers.

- Neil deGrasse Tyson

CONTENIDO

AGRADECIMIENTOS.....	i
DEDICATORIA.....	ii
INTRODUCCIÓN GENERAL.....	1
OBJETIVOS.....	6
LITERATURA CITADA.....	7
CAPÍTULO I: DISTRIBUCIÓN, SELECCIÓN DE HÁBITAT Y ACTIVIDAD DEL COYOTES (<i>Canis latrans</i>) EN ÁREAS NATURALES Y ALTERADAS EN EL ÁREA DE CONSERVACIÓN GUANACASTE.....	13
RESUMEN.....	14
ABSTRACT.....	15
INTRODUCCIÓN.....	16
ÁREA DE ESTUDIO.....	19
MÉTODOS.....	21
RESULTADOS.....	24
DISCUSIÓN.....	32
CONCLUSIONES.....	38
LITERATURA CITADA.....	39
CAPÍTULO II: DIETA ESTACIONAL DEL COYOTE (<i>Canis latrans</i>) EN EL ÁREA DE CONSERVACIÓN GUANACASTE.....	44
RESUMEN.....	45
ABSTRACT.....	46
INTRODUCCIÓN.....	47
ÁREA DE ESTUDIO.....	51
MÉTODOS.....	53
RESULTADOS.....	54
DISCUSIÓN.....	57
CONCLUSIONES.....	65
LITERATURA CITADA.....	66
CAPITULO III: USO DE HÁBITAT DEL COYOTE (<i>Canis latrans</i>) EN RELACIÓN CON SUS DEPREDADORES Y PRESAS EN EL ÁREA DE CONSERVACIÓN GUANACASTE.....	71
RESUMEN.....	72
ABSTRACT.....	73
INTRODUCCIÓN.....	74
ÁREA DE ESTUDIO.....	79
MÉTODOS.....	81
RESULTADOS.....	83
DISCUSIÓN.....	91
CONCLUSIONES.....	98
LITERATURA CITADA.....	99
CONCLUSIONES.....	106
RECOMENDACIONES.....	107

INTRODUCCIÓN GENERAL

Según Leopold *et al.* (1947), los depredadores clave son indispensables en la estructura del ecosistema, debido a su efecto en la dinámica trófica. Este tipo de depredadores mantiene la composición y estructura en el ecosistema, equilibrando los niveles tróficos inferiores de población de presas que a largo plazo pueden alterar la dinámica entre herbívoros y comunidades vegetales, determinando así los patrones espaciales y temporales de estos organismos (Boertje *et al.* 1996, Boyce 2018, Eberhardt 1997, Fortin *et al.* 2005, Gasaway *et al.* 1983, Pimm 1980). Las interacciones depredador-presa y su relación con comunidades vegetales tienen un efecto cascada de arriba hacia abajo, en donde el depredador es un organismo clave que altera y controla la estructura de las comunidades vegetales en la cadena trófica (Beschta *et al.* 2018, Boyce 2018, Estes *et al.* 2011, Mills *et al.* 1993, Pace *et al.* 1999, Paine 1980, Terborgh & Estes 2013).

Como resultado de años de adaptación evolutiva, los depredadores han desarrollado mecanismos que permiten equilibrar los ciclos poblacionales entre ambas especies, por lo que el paisaje también es un factor que determina la distribución espacio/temporal de las presas (Arias-Del Razo *et al.* 2011, Fortin *et al.* 2005, Huffaker 1958, McLellan & McLellan 2015, Merrill & Mech 2003, Poessel *et al.* 2016, Vaughan & Rodríguez 1986). El mecanismo que maneja estos ciclos poblacionales está vinculado a los ciclos ecológicos de sucesión en el paisaje, lo cual es un proceso del cambio temporal en la estructura de especies en una comunidad ecológica (Clements 1916, Cowles 1899, Pielou 1966, Shugart 1984). Asimismo, la composición de presas-depredadores en los ciclos ecológicos depende de la etapa de sucesión ecológica en que se encuentra. Por ejemplo, en un ecosistema saludable se encuentran depredadores como el lobo gris (*Canis lupus*), el jaguar (*Panthera onca*) o algún depredador clave; mientras que en ecosistemas perturbados o en regeneración es común observar depredadores como el zorro rojo (*Vulpes vulpes*) o el coyote (*Canis latrans*) (Arthur *et al.* 2012, Crooks & Soulé 1999, Newsome *et al.* 2017, Sutherland & Dickman 1999, Payne *et al.* 2014).

Los estudios sobre la dinámica entre los ciclos poblacionales en sucesión en ecosistemas tropicales, son escasos, sin embargo, existe evidencia que sugiere que un cambio de cobertura del suelo implica una alteración de la comunidad de especies a nivel local, sin embargo, después de un periodo de tiempo las redes tróficas vuelven a un estado de equilibrio (Bussenschutt &

Pahl-Wostl 1999). Este equilibrio mantiene la estructura trófica balanceada debido a la presencia de depredadores, por lo tanto, estos constituyen parte fundamental en la salud de la comunidad ecológica (Estes *et al.* 2011, Henke & Bryant 1999). A pesar de la importancia de los depredadores clave en los ecosistemas tropicales, es poco lo que se conoce sobre sus interacciones ecológicas y su distribución (Chinchilla 1994, Janzen 1983, Ramírez 2003, Rodríguez 2001).

Por esta razón, una de las técnicas más importantes para determinar patrones ecológicos depredador-presa es el estudio de su dieta y dinámica espacial/temporal (Arias-Del Razo *et al.* 2011, Poessel *et al.* 2016). Así, es de gran importancia el entendimiento del uso del hábitat y los factores ambientales del paisaje que determinan la distribución de los organismos de presas y depredadores (Berger & Gese 2007, Boyce 2018, McLellan & McLellan 2015, Merrill & Mech 2003). En vista de esto, el presente estudio pretende analizar la distribución espacio/temporal y dieta del coyote en áreas silvestres protegidas y áreas alteradas dentro del agropaisaje del Área de Conservación Guanacaste (ACG).

El coyote es un depredador menor en la cadena trófica, que caza especies pequeñas, de tal forma está categorizado como un mesopredador (Groom *et al.* 2005, Miller *et al.* 2012, Newsome *et al.* 2017, Prugh *et al.* 2009, Ripple *et al.* 2013). El rol ecológico del coyote como mesopredador en la red trófica es clave y se debe a su efecto controlando poblaciones de mamíferos y de aves en niveles tróficos inferiores (Crooks & Soulé 1999, Estes *et al.* 2011, Gompper 2002, Henke & Bryant 1999, Prugh *et al.* 2009). En contraste, también es importante tener en cuenta el efecto que los niveles tróficos inferiores pueden tener en la dinámica trófica del coyote, debido a la respuesta del ecosistema, a las perturbaciones naturales o antropogénicas (Estes *et al.* 2011).

De tal forma que, estos dos efectos en la estructura trófica del paisaje, se encuentran en un ciclo de control estrechamente relacionado, debido a los cambios en la distribución espacio/temporal entre los depredadores y vegetación, quienes controlan la estructura trófica. Por ejemplo, Miller *et al.* (2012) observaron un efecto de niveles tróficos superiores hacia abajo en la cascada trófica del lobo gris en el Parque Nacional Yellowstone, alterando la estructura del ecosistema y reduciendo la población del coyote, y como consecuencia un aumento en las poblaciones de roedores. Por otra parte, Ripple *et al.* (2013) observaron lo opuesto: un efecto

donde los niveles tróficos inferiores influenciaron a las poblaciones de coyotes, debido a la disponibilidad de recursos y la estructura del hábitat. De tal forma que, la diversidad de poblaciones de presa también es determinada por la distribución espacio/temporal del depredador, por lo que existen diversas estrategias de forrajeo de acuerdo al hábitat, ciclo circadiano, y estación climática (McLellan & McLellan 2015). Por lo tanto, perturbaciones (sean naturales o antropogénicas) en la composición de los ecosistemas modifican las dinámicas en la estructura trófica, como resultado, cambian las dinámicas de las poblaciones entre los depredadores claves y mesopredadores. En consecuencia, estos ciclos poblacionales entre los depredadores clave y mesopredadores se conocen como liberación de mesopredadores (Ripple *et al.* 2013).

De acuerdo con la investigación de Ripple *et al.* (2013), la hipótesis de liberación de mesopredadores es consistente con la extinción de algunas poblaciones locales del lobo gris, lo cual introdujo de nuevo al coyote y generó una transformación en la función y estructura de la cadena trófica a través de la modificación de las poblaciones de la vegetación y en las presas (Crooks & Soulé 1999, Estes *et al.* 2011, Krofel *et al.* 2017, Newsome *et al.* 2017). En contraste, la desaparición del lobo gris indica que existe una exclusión de mesopredador donde el lobo gris está retomando los territorios donde estuvo presente el coyote, provocando su exclusión (Newsome *et al.* 2017). El rol del coyote en la cadena trófica como un mesopredador es consistente con la hipótesis de convivencia como mediador de depredadores, que sugiere al coyote como una especie intermediaria e influyente en la cascada trófica (Henke & Bryant 1999, Prugh *et al.* 2009). Este hecho amplió el rol de los mesopredadores, dado que modificaron la estructura del ecosistema natural y alterado, ya que mantienen el balance en la cadena trófica del efecto arriba abajo o de abajo arriba entre los depredadores, la presa y la flora (Estes *et al.* 2011, Henke & Bryant 1999). Incluso, varios estudios en Norteamérica consideran al coyote como un mesopredador ya que controla la fauna menor, sin embargo, en Costa Rica el concepto de mesopredador para el coyote no está definido.

En particular, los mesopredadores como el coyote, han demostrado que son especies oportunistas y tienen una amplia variación en su alimentación, que comprende mamíferos pequeños, reptiles, pájaros, animales de ganadería juveniles y en algunas ocasiones frutas (Henke & Bryant 1999, Janzen 1983, Prugh *et al.* 2009, Vaughan & Rodríguez 1986). Como

consecuencia, esta variedad en la red trófica puede alterar sus estrategias en el uso del espacio entre hábitats, tiempo de día, altura y región (Cassaigne *et al.* 2016, Chinchilla 1994, Poessel *et al.* 2016, Salom-Pérez *et al.* 2007, Weckel *et al.* 2006). Además, los coyotes son indicadores de perturbación y son dañinos para especies menores y aves, por lo que los procesos ecológicos no son los mismo en los trópicos que en ambientes templados (Crooks & Soulé 1999, Henke & Bryant 1999).

No obstante, los patrones en el uso del espacio cambian entre áreas naturales y alteradas, lo cual ocurre en áreas silvestres protegidas y zonas de amortiguamiento (Poessel *et al.* 2016). Por lo tanto, dado el hecho que los ciclos poblacionales entre la presa y depredadores son heterogéneos, los ciclos poblacionales se modifican tanto temporal como espacialmente debido a la habilidad en la dispersión, la disponibilidad de recursos y la migración entre hábitats de la presa por sobrevivir del depredador. Esta relación es conocida como el efecto Huffaker (Boyce 2018, Fortin *et al.* 2005, Huffaker 1958). Estos cambios en los ciclos poblacionales se ven reflejados en los procesos ecológicos espacio/temporales, donde los disturbios que ocurren en un ecosistema natural modifican la cascada trófica y por ende los depredadores oportunistas, tales como los coyotes, toman el rol del depredador clave en un ecosistema en regeneración (Boisjoly *et al.* 2010). Además, estos cambios espacio/temporales donde los depredadores medianos aprovechan áreas en regeneración está amarrado con la hipótesis de liberación del mesopredador (Krofel *et al.* 2017, Ripple *et al.* 2013).

El aprovechamiento de los ecosistemas en regeneración es una característica adaptativa del coyote que explica su distribución y expansión acelerada en Centroamérica. Este último hecho se hace evidente en la distribución histórica del coyote, la cual comprende desde el oeste de Alaska hasta el noroeste de Costa Rica. Sin embargo, durante las últimas décadas el coyote ha expandido su distribución hacia el este de Estados Unidos, norte de Canadá, al sureste de Costa Rica y se ha confirmado su más reciente aparición en la región del Darién en el oriente de Panamá (Cove *et al.* 2012, Hody *et al.* 2019, Méndez-Carvajal & Moreno 2014, Monge-Nájera & Morera-Brenes 1986, Wainwright 2007, Vaughan 1983). Inclusive se predice que su expansión va a continuar hacia Suramérica en una década (Hody *et al.* 2019). Adicionalmente, según Hody y Keys (2018) la distribución histórica se dio al inicio del siglo XX, lo cual es erróneo, pues en evidencia se sugiere que el coyote en la región Centroamericana estuvo presente

antes de la colonización de los españoles en el siglo XVI (Monge-Nájera & Morera-Brenes 1986). Por ejemplo, en Costa Rica se reportaron avistamientos de coyote en el siglo XX en Guanacaste, pero en Nicaragua hay reportes documentados desde 1514 (Monge-Nájera & Morera-Brenes 1986, Vaughan 1983). Igualmente, hay evidencia fósil en Centroamérica desde antes de 1900, *i.e.*, existe un fósil de coyote del periodo del Pleistoceno colectado en Barra Honda, Costa Rica (Hidalgo-Mihart *et al.* 2004, Lucas *et al.* 1997). Asimismo, han ubicado varios fósiles de coyote en la región de Centroamérica desde el siglo XVI en Guatemala, El Salvador, Nicaragua del siglo XVII, Honduras, y del Siglo XVIII en Costa Rica (Hidalgo-Mihart *et al.* 2004).

Por estos últimos hechos, es más que evidente que los coyotes son una especie oportunista que se adaptan con facilidad a una variedad de hábitats, incluyendo áreas naturales, zonas agrícolas y urbanas (Ward *et al.* 2018), lo cual da explicación a la expansión de su distribución en Norteamérica durante el siglo pasado (Hody & Kays 2018, Vaughan 1983). Esta tendencia a la expansión está evidenciada en la pérdida de los bosques primarios y en la declinación de las poblaciones de los depredadores clave, como el lobo o el jaguar que incita el aumento en las poblaciones de mesopredadores, lo cual ha provocado la expansión acelerada del coyote en Centroamérica debido al efecto de liberación de mesopredadores (Estes *et al.* 2011, Henke & Bryant 1999, Hody & Kays 2018, Olsoy *et al.* 2016, Prugh *et al.* 1999, Soulé *et al.* 1988, Vaughan 1983). Ya que en el caso de los mesopredadores, como el coyote, se ha demostrado que su plasticidad en la adaptación a diferentes hábitats y dietas amplifica su adaptabilidad a través de hábitats perturbados y en regeneración (Prugh *et al.* 2009).

Por lo tanto, a la luz de estos eventos históricos es importante contar con información clave para tomar decisiones de conservación dentro y fuera de las áreas silvestres protegidas. De manera que datos como el uso y selección de hábitat, movimientos, y las interacciones antropogénicas son una necesidad para la implementar planes de manejo y conservación (Cruz 2012). Este estudio pretende generar conocimiento sobre las interacciones entre depredador-presa, y su hábitat mediante el uso de telemetría satelital, cámaras trampa y la identificación de sus hábitos alimentarios. Con la información recolectada se espera definir estrategias de conservación para asegurar la salud del ecosistema dentro del Área de Conservación Guanacaste, a partir de los objetivos que se presentarán a continuación.

OBJETIVOS

Objetivo general

Analizar los patrones de distribución espacio/temporal y dieta del coyote (*Canis latrans*) en el Área de Conservación Guanacaste.

Objetivos específicos

1. Establecer la relación espacio/temporal en el uso de espacio, la selección y uso de hábitat, así como la actividad diaria del coyote (*Canis latrans*) en el Área de Conservación Guanacaste.
2. Describir patrones de dieta estacional del coyote (*Canis latrans*) en el Área de Conservación Guanacaste.
3. Identificar la estructura social del coyote (*Canis latrans*) en el Área de Conservación Guanacaste.

LITERATURA CITADA

- Arthur, A. D., P. C. Catling, & A. Reid. 2012. Relative influence of habitat structure species interactions and rainfall on the post-fire population dynamics of ground-dwelling vertebrates. *Austral Ecology* 37: 958-970.
- Arias-Del Razo, I., L. Hernández, J. W. Laundré, & O. Myers. 2011. Do predator and prey foraging activity patterns match? A study of coyotes (*Canis latrans*), and lagomorphs (*Lepus californicus* and *Sylvilagus audobonii*). *Journal of Arid Environments* 75: 112-118.
- Berger, K. M., & E. M. Gese. 2007. Does interference competition with wolves limit the distribution and abundance of coyotes? *Journal of Animal Ecology* 76: 1075–1085.
- Beschta, R. L., L. E. Painter, & W. J. Ripple. 2018. Trophic cascades at multiple spatial scales shape recovery of young aspen in Yellowstone. *Forest Ecology and Management* 413: 62-69.
- Boertje, R. D., P. Valkenburg, & M. E. McNay. 1996. Increases in moose, caribou, and wolves following wolf control in Alaska. *Journal of Wildlife Management* 60: 474- 489.
- Boisjoly, D., J. Ouellet, & R. Courtois. 2010. Coyote habitat selection and management implications for the Gaspésie caribou. *The Journal of Wildlife Management* 74: 3-11.
- Boyce. M. S. 2018. Wolves for Yellowstone: dynamics in time and space. *Journal of Mammalogy* 99(5): 1021-1031.
- Bussenschutt, M., & C. Pahl-Wostl. 1999. Diversity patterns in climax communities. *Oikos* 87: 531-540.
- Cassaigne, I., R. A. Medellín, R. W. Thompson, M. Culver, A. Ochoa, K. Vargas, J. L. Childs, J. Sanderson, R. List, & A. Torres-Gómez. 2016. Diet of pumas (*Puma concolor*) in Sonora, Mexico, as determined by GPS kill sites and molecular identified scat, with comments on jaguar (*Panthera onca*) diet. *The Southwestern Naturalist* 61(2): 125-132.
- Chinchilla, F. 1994. La dieta del jaguar (*Panthera onca*) el puma (*Felis concolor*) y el manigordo (*F. pardalis*) (Carnivora, *Felidae*) y dos métodos de evaluación de su

- abundancia relativa en el Parque Nacional Corcovado. Tesis para optar el grado de Maestría de Manejo de Vida Silvestre, Heredia, Costa Rica.
- Clements, F. E. 1916. Plant succession. Publication 242, Carnegie Institute of Washington, Washington, Distrito de Columbia, Estados Unidos.
- Cove, M. V., L. E. Pardo, R. M. Spínola, V. L. Jackson, & J. C. Sáenz. 2012. Coyote *Canis latrans* (Carnivora: *Canidae*) range extension in northeastern Costa Rica: possible explanations and consequences. *Revista Latinoamericana de Conservación* 3: 82-86.
- Cowles, H. C. 1899. The ecological relations of the vegetation on the sand dunes of Lake Michigan. *Botanical Gazette* 27: 97-117, 167-202, 281-308, 361-391.
- Crooks, K. R., & M. E. Soulé. 1999. Mesopredator release and avifaunal extinctions in a fragmented system. *Nature* 400: 563-566.
- Cruz, J. C. 2012. Ecología y cambios en la abundancia de jaguar (*Panthera onca*), puma (*Puma concolor*), ocelote (*Leopardus pardalis*) y sus presas potenciales en el Parque Nacional Corcovado, Costa Rica. Tesis de postgrado, Universidad Nacional de Costa Rica, Heredia, Costa Rica.
- Eberhardt, L. L. 1997. Is wolf predation ratio-dependent? *Canadian Journal of Zoology* 75: 1940-1944.
- Estes, J. A., J. Terborgh, J. S. Brashares, M. E. Power, J. Berger, W. J. Bond, S. R. Carpenter, T. E. Essington, R. D. Holt, J. B. C. Jackson, R. J. Marquis, L. Oksanen, T. Oksanen, R. T. Paine, E. K. Pikitch, W. J. Ripple, S. A. Sandin, M. Scheffer, T. W. Schoener, J. B. Shurin, A. R. E. Sinclair, M. E. Soulé, R. Virtanen, & D. A. Wardle. 2011. Trophic downgrading of planet Earth. *Science* 333: 301-306.
- Fortin, D., H. L. Beyer, M. S. Boyce, D. W. Smith, T. Duchesne, & J. S. Mao. 2005. Wolves influence elk movements: behavior shapes a trophic cascade in Yellowstone National Park. *Ecological Society of America* 86(5): 1320-1330.
- Gasaway, W. C., R. O. Stephenson, J. L. Davis, P. E. K. Shepherd, & O. E. Burris. 1983. Interrelationships of wolves, prey, and man in interior Alaska. *Wildlife Monographs* 84: 1-50.

- Gompper, M. E. 2002. Top carnivores in the suburbs? Ecological and conservation issues raised by colonization of north-eastern North America by coyotes: the expansion of the coyote's geographical range may broadly influence community structure, and rising coyote densities in the suburbs may alter how the general public views wildlife. *AIBS Bulletin* 52(2): 185-190.
- Groom, M. J., G. K. Meffe, & R. Carrol. 2005. *Principles of conservation biology*. Sinauer Associates, Sunderland, Massachusetts, Estados Unidos.
- Henke, S. E., & F. C. Bryant. 1999. Effects of coyote removal on the faunal community in western Texas. *The Journal of Wildlife Management* 63(4): 1066-1081.
- Hidalgo-Mihart, M. G., L. Cantú-Salazar, A. González-Romero, & C. A. López-González. 2004. Historical and present distribution of coyote (*Canis latrans*) in Mexico and Central America. *Journal of Biogeography* 31: 2025-2038.
- Hody, J. W., & R. Kays. 2018. Mapping the expansion of coyotes (*Canis latrans*) across North and Central America. *ZooKeys* 759: 81.
- Hody, A. W., R. Moreno, N. F. Meyer, K. Pacifici, & R. Kays. 2019. *Canis* collision-expanding populations of coyotes (*Canis latrans*) and crab-eating foxes (*Cerdocyon thous*) meet up in Panama. *Journal of Mammalogy* 20(10): 1-12.
- Huffaker, C. B. 1958. Experimental studies on predation: dispersion factors and predator-prey oscillations. *Hilgardia: A Journal of Agriculture Science* 27: 343-384.
- Janzen, D. H. 1983. *Costa Rican natural history*. University of Chicago Press, Chicago, Estados Unidos.
- Krofel, M., G. Giannatos, D. Cirovic, S. Stoyanov, & T. M. Newsome. 2017. Golden jackal expansion in Europe: a case of mesopredator release triggered by continent-wide wolf persecution? *Hystrix: Italian Journal of Mammalogy* 28: 9-15.
- Leopold, A., L. K. Sows, & D. L. Spencer. 1947. A survey of overpopulated deer ranges in the United States. *Journal of Wildlife Management* 11: 162–183.

- Lucas, S. G., G. E. Alvarado, & E. Vega. 1997. The Pleistocene mammals of Costa Rica. *Journal of Vertebrate Paleontology* 17: 413-427.
- McLellan, M. L., & B. N. McLellan. 2015. Temperature on activity levels and patterns of grizzly bears (*Ursus arctos*). *PloSone* 10(2): e0117734.
- Méndez-Carvajal, P., & R. Moreno. 2014. Mammalia, Carnivora, Canidae, *Canis latrans* (Say, 1823): Actual distribution in Panama. *Check List* 10: 376–379.
- Merrill, S. B. & L. D. Mech. 2003. The usefulness of GPS telemetry to study wolf circadian and social activity. *Wildlife Society Bulletin* 31(4): 947-960.
- Miller, B. J., H. J. Harlow, T. S. Harlow, D. Biggins, & W. J. Ripple. 2012. Trophic cascades linking wolves (*Canis lupus*), coyotes (*Canis latrans*), and small mammals. *Canadian Journal of Zoology* 90: 70-78.
- Mills, L. S., M. E. Soulé, & D. F. Doak. 1993. The keystone-species concept in ecology and conservation. *BioScience* 43(4): 219-224.
- Monge-Néjara, J., & B. Morera-Brenes. 1986. La dispersión del coyote (*Canis latrans*) y la evidencia de los antiguos cronistas. *Brenesia* 25/26: 251-260.
- Newsome, T. M., A. C. Greenville, D. Ćirović, C. R. Dickman, C. N. Johnson, M. Krofel, M. Letnic, W. J. Ripple, E. G. Ritchie, S. Stoyanov, & A. J. Wirsing. 2017. Top predators constrain mesopredator distributions. *Nature communications* 8: 15469.
- Olsoy, P. J., K. A. Zellar, J. A. Hicke, H. B. Quigley, A. R. Rabinowitz, & D. H. Thornton. 2016. Quantifying the effects of deforestation and fragmentation on a range-wide conservation plan for jaguars. *Biological Conservation* 203: 8-16.
- Pace, M. L., J. J. Cole, S. R. Carpenter, & J. F. Kitchell. 1999. Trophic cascades revealed in diverse ecosystems. *Trends in Ecology and Evolution* 14(12): 483-488.
- Paine, R. T. 1980. Food webs: linkage, interaction strength and community infrastructure. *Journal of animal ecology* 49(3): 667-658.
- Payne, C. J., E. G. Ritchie, L. T. Kelly, & D. G. Nimmo. 2014. Does fire influence the landscape-scale distribution of an invasive mesopredator? *PloS One* 9(10): e107862.

- Pielou, E. C. 1966. Species-diversity and pattern-diversity in the study of ecological succession. *Journal of theoretical biology* 10(2): 370-383.
- Pimm, S. L. 1980. Food web design and the effect of species deletion. *Oikos* 35: 139-149.
- Poessel, S. A., S. W. Breck, & E. M. Gese. 2016. Spatial ecology of coyotes in the Denver metropolitan area: influence of the urban matrix. *Journal of Mammalogy* 97(5): 1414-1427.
- Prugh, L. R., C. J. Stoner, C. W. Epps, W. T. Bean, W. J. Ripple, A. S. Laliberte, & S. Brashares. 2009. The rise of the mesopredator. *BioScience* 59(9): 779-791.
- Ramírez, S. 2003. Abundancia relativa y tipos de hábitat preferidos por el jaguar (*Panthera onca*) y el puma (*Puma concolor*) en el Parque Nacional Santa Rosa, Guanacaste, Costa Rica. Tesis de postgrado, Universidad Nacional de Costa Rica, Heredia, Costa Rica.
- Ripple, W. J., A. J. Wirsing, C. C. Wilmers, & M. Letnic. 2013. Widespread mesopredator effects after wolf extirpation. *Biological Conservation* 160: 70-79.
- Rodríguez, M. 2001. Propuesta de financiamiento para JCP Small Grants Program: abundancia, distribución y hábitos alimentarios del jaguar (*Panthera onca*) en el bosque seco tropical del Área de Conservación Guanacaste, Costa Rica.
- Salom-Pérez, R., E. Carrillo, J. C. Sáenz, & J. M. Mora. 2007. Critical condition of the jaguar *Panthera onca* population in Corcovado National Park, Costa Rica. *Oryx* 41(1): 51-56.
- Soulé, M. E., D. T. Bolger, A. C. Alberts, J. Wright, M. Sorice, & S. Hill. 1988. Reconstructed dynamics of rapid extinctions of chaparral-requiring birds in urban habitat islands. *Conservation Biology* 2: 75-91.
- Shugart, H. H. 1984. A theory of forest dynamics: the ecological implications of forest succession models. Vol. 278. Springer-Verlag, New York, Estados Unidos
- Sutherland, E. F., & C. R. Dickman. 1999. Mechanism of recovery after fire by rodents in the Australian environment: a review. *Wildlife Research* 26: 405-419.
- Terbough, J., & J. A. Estes. 2013. Trophic cascades: predators, prey, and the changing dynamics of nature. Island Press. Washington, Distrito de Columbia, Estados Unidos.

- Vaughan, C. 1983. Coyote range expansion in Costa Rica and Panama. *Brenesia* 21: 27-32.
- Vaughan, C., & M. A. Rodríguez. 1986. Comparación de los hábitos alimentarios del coyote (*Canis latrans*) en dos localidades en Costa Rica. *Vida Silvestre Neotrópico* 1: 6-11.
- Wainwright, M. 2007. *The mammals of Costa Rica: a natural history and field guide*. Cornell University Press, China.
- Ward, J. N., J. W. Hinton K. L. Johannsen, M. L. Karlin, K. V. Miller, & M. J. Chamberlain. 2018. Home range size, vegetation density and season influences prey use by coyotes (*Canis latrans*). *PloSone* 13(10): e0203703.
- Weckel, M., W. Giuliano, & S. Silver. 2006. Cockscomb revisited: jaguar diet in the Cockscomb Basin Wildlife Sanctuary, Belize. *Biotropica* 38(5): 667-690.

CAPÍTULO I

DISTRIBUCIÓN, SELECCIÓN DE HÁBITAT Y ACTIVIDAD DEL COYOTES (*Canis latrans*) EN ÁREAS NATURALES Y ALTERADAS EN EL ÁREA DE CONSERVACIÓN GUANACASTE

RESUMEN

El coyote (*Canis latrans*) en la región centroamericana es considerado una especie oportunista que se ha especializado en colonizar hábitats alterados, sin embargo, su conocimiento en Centroamérica es escaso debido a la falta de investigación sobre comportamiento espacio/temporal. Por lo tanto, el objetivo de este capítulo fue establecer la relación entre el uso de espacio, selección y uso del hábitat, así como la actividad diaria del coyote en hábitats alteradas y naturales, mediante el uso de telemetría satelital en el Área de Conservación Guanacaste. Durante los ocho meses de trabajo de campo, se capturó un individuo macho de coyote en agosto 2019, al que se le colocó un collar de GPS configurado previamente para registrar actividad y localizaciones geográficas. Se analizó el traslape de los puntos georreferenciados del coyote con la disponibilidad hábitat con un mapa de uso de suelo para determinar la selección de hábitat. Además, se analizó el nivel de actividad diaria para identificar si hubo un cambio de actividad temporal y espacial. Durante los sesenta y dos días que funcionó el collar al coyote macho, de acuerdo a la estimación de densidad de kernel abarcó un área de uso de sus 95% de sus localizaciones fue de 844.7 km² y de los 50% era 76.3 km². De acuerdo a la selección de hábitat se determinó que el coyote seleccionó áreas alteradas ($P < 0.001$) por encima de áreas naturales. El índice de selectividad de Manly-Chesson determinó que el hábitat con el mayor índice de selectividad del coyote era áreas de pastizal sin ningún fin específico y pastizal de ganadería, aunque, las localizaciones de mayor uso del coyote era el bosque seco. La actividad diaria de este individuo fue más activa durante la noche, sin embargo, hubo diferencias en los niveles de actividad por el tipo de hábitat ($P < 0.001$), lo cual está reflejado en el modelo lineal con mayor soporte empírico donde el uso del hábitat varía de acuerdo al periodo del día. Mientras tanto, hubo una selección temporal y espacial en la actividad, donde el coyote tuvo una preferencia durante las noches en áreas alteradas para maximizar el forrajeo de sus presas y para evitar la presencia humana en áreas antropogenizadas. Por otro lado, durante el día tuvo una preferencia por áreas naturales para así evitar el calor del día y depredadores claves como el jaguar (*Panthera onca*).

Palabras clave: Área de Conservación Guanacaste, *Canis latrans*, coyote, bosque tropical seco, patrones de actividad, selección de hábitat, telemetría de GPS.

ABSTRACT

The coyote (*Canis latrans*) is considered throughout the Central America region as an opportunistic species that specializes in colonizing disturbed habitats; however, its scientific knowledge throughout Central America is scarce due to the lack of research on its spatial/temporal behaviour. Therefore, the objective of this chapter was to establish the relationship between the use of space, activity patterns, habitat selection and use of the coyote in altered and natural habitats utilizing satellite telemetry in the Guanacaste Conservation Area. During the eight months of fieldwork, an individual male coyote was captured in August 2019, and fitted with a GPS collar previously configured to record activity and geographic locations. We analyzed the overlap of the coyote's georeferenced points and the habitat availability with a land use map to determine habitat selection. In addition, the daily activity level was analyzed to identify if there was a change in temporal and spatial activity. During the 62 days that the GPS collar functioned on the male coyote the kernel density estimate of its area land use of 95% of its locations was 844.7 km² and 76.3 km² of 50% of the locations. According to the habitat selection, it was determined that the coyote selected altered areas ($P < 0.001$) above natural areas. The Manly-Chesson selectivity index determined that the habitat with the highest selectivity index for the coyote was pasture areas without any specific use and cattle pasture, even though most locations of the habitat use of the coyote was the dry forest. The daily activity of the male coyote was more active at night, however, there were differences in the levels of activity by habitat type ($P < 0.001$), which is reflected through the linear model with the greatest empirical support included the type habitat use varies according to the period of the day. Meanwhile, there was a temporal and spatial selection in the activity, of which the coyote had a preference during the nights in altered areas to maximize the foraging of its prey and to avoid human presence in anthropogenized areas. On the other hand, during the day it preferred natural areas in order to avoid the heat of the day and avoid top predators such as the jaguar (*Panthera onca*).

Keywords: Activity patterns, *Canis latrans*, coyote, dry tropical forest, Guanacaste Conservation Area, habitat selection, GPS telemetry.

INTRODUCCIÓN

La antropogenización de los paisajes durante el último siglo ha creado un cambio de uso del suelo de bosques primarios a pastizales y agricultura en muchas zonas rurales en Centroamérica, lo cual ha reducido el hábitat de varias especies, pero al mismo tiempo ha creado un hábitat idóneo para especies adaptadas a áreas alteradas (Janzen 1983, McKinney 2002). El coyote (*Canis latrans*) en la región de Centroamérica, es una especie oportunista, que se ha especializado en colonizar áreas agropecuarias alteradas (Gehrt *et al.* 2009, Janzen 1983, Poessel *et al.* 2016, Ripple *et al.* 2013). Los coyotes son considerados como mesopredadores, por consiguiente, son un importante depredador durante la ausencia del depredador clave, situación que tiene un impacto negativo controlando el ecosistema de restauración través de la cadena trófica, desde arriba hasta abajo (Henke & Bryant 1999, Newsome *et al.* 2017, Prugh *et al.* 2009, Ripple *et al.* 2013). Como resultado, su expansión aumenta su población, lo que a su vez amplía el potencial de generar conflicto en zonas agropecuarias, debido a su interacción negativa con gallinas, agricultura y ganado (Vaughan & Rodríguez 1986). Incluso, ya existen reportes de cacería de coyotes como represalia por parte de algunos finqueros en zonas agropecuarias de Cartago, debido a las pérdidas ocasionadas en sus fincas (com. pers. J. Arguedas). Adicionalmente, existe el peligro de enfermedades, como transmisiones zoonóticas de parásitos entre los coyotes y los perros domésticos (*Canis lupus familiaris*) que pueden ocurrir en zonas antropogenizadas (Niehaus *et al.* 2012).

Sin embargo, su conocimiento en Centroamérica es escaso debido a la falta de investigación sobre su ecología y comportamiento espacio/temporal. Estudios de la distribución espacio/temporal del coyote en Centroamérica solo se han realizado en Panamá (Ortega *et al.* 2018). En el estudio de Ortega *et al.* (2018) se estimó que el ámbito de hogar del coyote puede oscilar entre 80 Km² y 1,000 Km², dependiendo de cada individuo. En los Estados Unidos un estudio por Ward *et al.* (2018) entre los estados de Alabama, Georgia y Carolina del Sur, identificó que el promedio de ámbito de hogar del coyote es de 13.5 km² y varía entre 5.4 km² y 39.2 km², mientras su ámbito núcleo varía entre 1.0 km² y 6.1 km². Incluso, el estudio concluyó que el tamaño del ámbito de hogar depende de la ubicación y tipo de presa. Además, el uso del espacio para determinar este aspecto, ha sido vital para la toma de decisiones, debido a sus interacciones e influencia en áreas alteradas con presencia humana y áreas naturales (Poessel *et*

al. 2016). En otro estudio, Gehrt *et al.* (2009) concluyeron que no hubo diferencia en el tamaño del ámbito de hogar entre sexo, edad y estación.

Existen varios estudios sobre la selección de hábitat del coyote, *i.e.*, Poessel *et al.* (2016) concluyeron que hubo una selección mayor por áreas naturales que por áreas alteradas, además, hubo cambios debido a la estacionalidad climática, estatus migratorio, sexo y tiempo del día. En otro estudio, demostraron que la preferencia del hábitat del coyote es por áreas naturales, aunque, tuvo una presencia menor en áreas agrícolas y zonas urbanas (Gehrt *et al.* 2009). Al contrario, la selección para áreas alteradas está relacionada a la disponibilidad de alimentos, ya que existe más abundancia en áreas agropecuarias, así lo demostró un estudio por Hinton *et al.* (2015) donde coyotes residentes y en transición tuvieron una mayor preferencia por áreas agropecuarias. Basado en la literatura, no hay una concordancia en la preferencia de hábitat del coyote, incluso, en algunos estudios hay selección en áreas alteradas (Boisjoly *et al.* 2010, Hinton *et al.* 2015). Sin embargo, lo que se puede evidenciar es que la preferencia varía entre cada individuo y ecosistema, además, existe un vínculo entre la selección de los hábitats naturales y alterados (Hinton *et al.* 2015). De tal forma, el vínculo a seleccionar áreas alteradas se debe a que el coyote puede desplazarse a áreas alteradas nuevas con facilidad para establecerse, así como el nuevo depredador clave (Boisjoly *et al.* 2010). Adicionalmente, la selección de hábitat entre áreas naturales y alteradas, se da por la variación espacial de la dieta ocasionada por las fluctuaciones temporales de las presas y vegetación entre hábitats (Arias-Del Razo *et al.* 2011, Boyce 2018, Poessel *et al.* 2016, Vaughan & Rodríguez 1986). A pesar de todo, la selección de hábitat del coyote en ecosistemas tropicales de Centroamérica no es comparable con los de Estados Unidos o México, debido a que existe una gran variación en las presas, vegetación, composición del paisaje, el tipo de cobertura y la estacionalidad climática, por lo tanto, puede haber variaciones en los reportes para la selección de hábitats.

Con respecto a los patrones de actividad del coyote, indican que es una especie con actividad crepuscular y nocturna, con periodos de actividad diurna baja (Gese *et al.* 2012, Grinder & Krausman 2001, McClennen *et al.* 2001, Quinn 1997, Shargo 1988), tal como lo explica Kitchen *et al.* (2000), quienes encontraron un aumento en la actividad diurna comparando datos de una década. Patrón similar a lo encontrado por Gese *et al.* (2012) donde establecieron que la preferencia en la actividad diaria de los coyotes es nocturna, adicionalmente,

aumentaron su actividad nocturna en zonas desarrolladas para evitar la presencia humana y que las actividades diarias están sobreponiéndose para maximizar su alimentación (Gese *et al.* 2012, Poessel *et al.* 2016). En la mayoría de los estudios se indica que la actividad del coyote tiene una tendencia a ser nocturna, con algunas excepciones. En consecuencia, el coyote puede modificar su actividad espacial, debido a que tienden a ser más nocturnos en zonas urbanas, y diurnos en zonas rurales (Jantz 2011). Además, en el estudio de Jantz (2011) se encontró que hubo similitud entre temporadas y en su uso de espacio entre áreas rurales y urbanas. Lo que indica que efectivamente los coyotes son nocturnos, pero con una cierta plasticidad que altera su actividad diaria.

Sobre la actividad en Costa Rica se ha documentado que son nocturnos y crepusculares (Wainwright 2007), sin embargo, no existe ningún estudio que establezca la actividad espacial o temporal del coyote en las zonas tropicales. Por lo tanto, el objetivo de este estudio fue establecer la relación entre el uso de hábitat y actividad diaria del coyote (*Canis latrans*) en hábitats perturbados y naturales en el Área de Conservación Guanacaste.

ÁREA DE ESTUDIO

El Área de Conservación Guanacaste (ACG) (10°50' N y 85°30' W) se ubica al noroeste de Costa Rica en la provincia de Guanacaste entre el mar Pacífico y la Cordillera de Guanacaste (figura 1). El ACG comprende un solo bloque biogeográfico de varias áreas silvestres protegidas con una extensión de 163,000 ha., las cuales incluyen el Parque Nacional Santa Rosa, Parque Nacional Guanacaste, Parque Nacional Rincón de la Vieja, Refugio Nacional de Vida Silvestre Junquillal y la Estación Experimental Forestal Horizontes (ACG 2020). Asimismo, la elevación del ACG va desde el nivel del mar hasta 1.916 msnm en el Volcán Santa María que está ubicado en la cordillera de Guanacaste.

El ACG inició en 1989 como una entidad semi-descentralizada, parte de un ejercicio a nivel de paisaje ecosistémico de restauración desde las tierras bajas de bosque seco hasta la cordillera volcánica de Guanacaste de bosque húmedo (Janzen & Hallwachs 2019). El ACG contiene cuatro de los cinco ecosistemas principales del trópico: marino/costero que incluye arrecifes de coral, bosque seco, bosque tropical, bosque nuboso y bosque lluvioso (SINAC 2016). Adicionalmente, en esta área se ubican los bosques secos mejor conservados de Centro América (Janzen 1988).

Esta área mantiene una gran riqueza en cuanto a su biodiversidad de al menos 650,000 especies multicelulares, con 7,000 especies de flora, 900 especies de fauna, incluyendo 500 especies de aves, 40 especies de murciélago y cuatro de las seis especies de felinos que se encuentran en Costa Rica. Adicionalmente, abarca una biodiversidad extraordinaria de invertebrados, con 20 000 especies de escarabajos, 13 000 especies de hormigas, abejas y avispas y 8000 especies de mariposas (Janzen & Hallwachs 2019, UNESCO 2020). El clima es cálido con dos estaciones, un periodo seco que va de diciembre a abril y un periodo lluvioso ubicado entre mayo a noviembre. La temperatura media anual es de 28°C y oscila entre los 22 y 33°C, con una precipitación media anual de 1.696 mm según la Estación Automática de Santa Rosa.

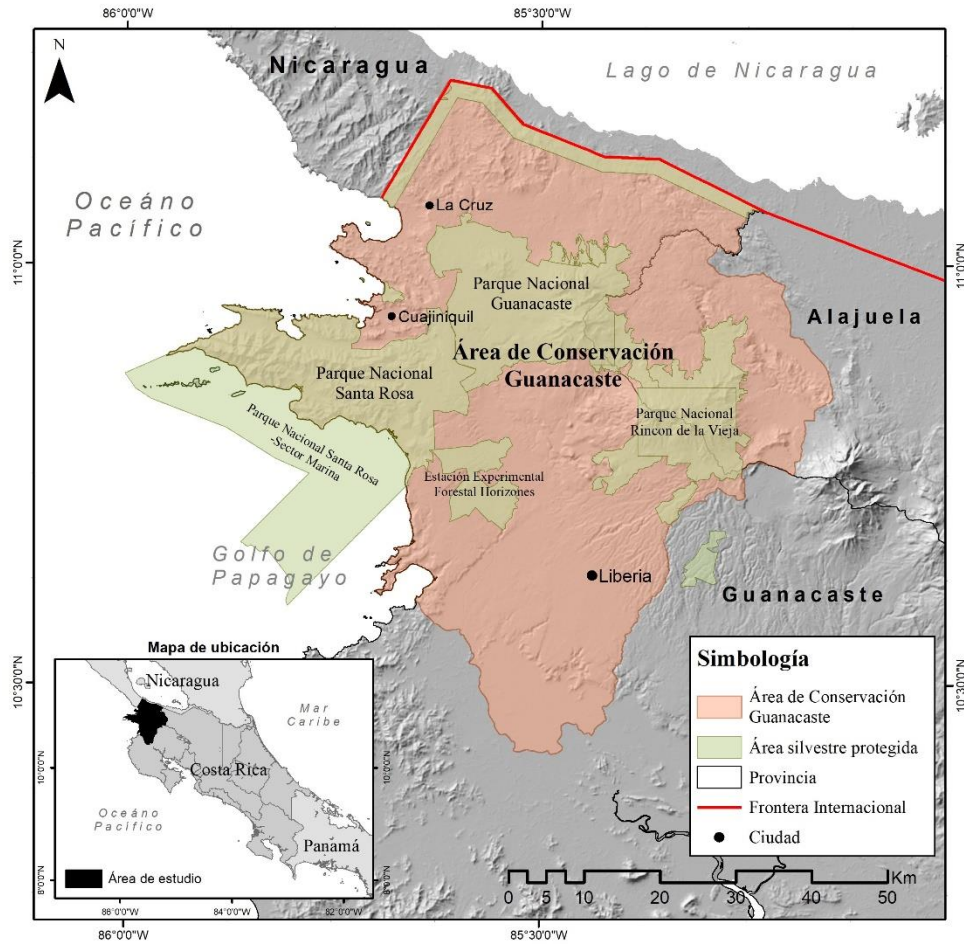


Figura 1. Localización de las áreas silvestres protegidas que se encuentran en el Área de Conservación Guanacaste, Costa Rica, 2019.

MÉTODOS

Capturas y marcaje

Se capturó un individuo macho de coyote mediante trampas de lazo de cuello (Collarum® Live Capture canine device, Coyote Model), las cuales se colocaron en sitios que estaban predeterminados por la presencia de los coyotes. Se empleó un esfuerzo de captura de nueve noches por trampa y se colocó un cebo de pollo con un cebo comercializado (Collarum Canine Bait) especialmente para atraer a los cánidos. Las trampas fueron activadas desde las 1800 h y hasta las 0600 h, además se colocó una alarma VHF en la trampa con el objetivo de poder revisar cada media hora en un radio de 2 km.

El coyote se inmovilizó químicamente mediante un dardo tranquilizante con una mezcla de ketamina (10 mg/kg) y xylazina (1 mg/kg), posteriormente se retiró al individuo de la trampa y se le tomaron medidas biométricas (el sexo, el peso, la morfología y la aproximación de edad de acuerdo al estado dental) (Gier 1968, Poessel *et al.* 2016), procediendo a colocar un collar de GPS TGSat-337/325CB (Telenax, Playa del Carmen, México). Una vez realizado el procedimiento se revirtió el efecto del anestésico empleando una dosis de yohimbina (0.1 mg/kg) 40 minutos después de ser aplicada la primera dosis anestésica. Una vez que se corroboró la recuperación del coyote se regresó a su hábitat.

El collar de GPS fue configurado para recolectar datos cada quince puntos georreferenciados al día, de acuerdo con la distribución de actividad, con doce puntos de GPS durante las horas nocturnas entre las 1800 h – 0500 h y tres puntos de GPS durante el día a las 0900 h, 1200 h y 1500 h. El sensor de actividad trabaja con un sensor de acelerómetro triaxial que mide el número de cambios en los movimientos del animal durante los últimos cinco minutos de cada hora. De esta manera determina un dato final en el nivel de actividad que está programado por los proveedores del collar que estandariza la actividad entre 1 (sin movimiento) y 100 (constante movimiento).

Análisis de datos

El análisis de selección de hábitat se realizó utilizando los datos de las localizaciones contrapuesto con un mapa de uso de suelo actualizado. El tipo de uso de suelo se tuvo que definir de acuerdo al hábitat más adecuado para el coyote, por lo que se agruparon diez categorías de

tipos de cobertura diferentes: bosque seco, bosque seco abierto, pastizal, pastizal de ganadería, zona urbana, caña, arroz, agricultura, humedal, cuerpo de agua y bosque de manglar. Para crear un mapa de uso de suelo, se utilizaron imágenes satelitales recientes, de entre marzo y abril de 2019, del Sentinel-2B del Programa Copernicus de la Unión Europea, con resolución de diez metros realizando una clasificación no supervisada con el programa Erdas 2014 (ERDAS 2014). Para medir la disponibilidad de hábitat del coyote, se utilizó la estimación de densidad de kernel (EDK) del individuo, con un radio de 2 km para no sobreestimar el área disponible, luego se calculó el área de cada hábitat total dentro del EDK. La selección de un radio de 2 km se debe a que se duplicó el radio mínimo que el coyote potencialmente seleccionó en un día, además representa el 5% del cuartil de los datos de distancia diaria. Se determinó visualmente el hábitat de cada punto de GPS al extraer el tipo de cobertura correspondiente. Para probar si hubo diferencia entre la selección de hábitat del coyote se hizo una prueba de Pearson de chi-cuadrado utilizando el índice de selectividad de Manly-Chesson para comparar la relación entre el hábitat utilizado y disponible. Además, para determinar el uso temporal de día o noche de la selección de hábitat entre áreas naturales y alteradas se utilizó también una prueba de Pearson de chi-cuadrado.

Para determinar cuáles variables del hábitat alterado tiene mayor peso se creó un modelo lineal generalizado (GLM) para identificar los efectos de las variables exploratorias de los hábitats alterados. Las variables explicativas que se utilizaron fueron la distancia a calles principales, la distancia a pueblos, la distancia a la orilla del bosque y el tipo de hábitat. El modelo se creó con el mismo set de datos de los puntos de GPS del coyote y con datos aleatorios en el área calculada del EDK de un radio de 2 km utilizando un modelo binomial logit con el paquete bbmle en el software R (Bolker & Giné-Vazquez 2020, R Core team 2020). Utilizando los criterios de información de Akaike (AICc), se puede determinar cuál variable del hábitat alterada tiene el mayor peso explicativo.

Para determinar la actividad diaria se utilizó el nivel de actividad de cada hora del collar del coyote, por lo que se midió el movimiento promedio del nivel de actividad del acelerómetro triaxial para verificar la actividad diaria. Además, con los datos del nivel de actividad de cada hora y los puntos georreferenciados se pudo identificar si hubo una diferencia estadística en los picos de actividad entre la noche y el día, y entre el hábitat natural y alterado utilizando una

prueba de Levene para determinar la homogeneidad de la variancia y luego una prueba de Welch´s para determinar si hubo diferencia con el software R (R Core team 2020).

Adicionalmente, se creó un modelo lineal (LM) con los datos de actividad para determinar cuál variable explicativa tiene mayor peso con el paquete bbmle en el software R (Bolker & Giné-Vazquez 2020, R Core team 2020). De tal forma, se usaron las variables explicativas de tipo de hábitat, el tiempo de día y la temperatura ambiental, con los criterios de información de Akaike (AICc) se puede determinar cuál variable tiene mayor peso explicativo. Por último, para establecer el uso de área se utilizó el software ArcGIS 10.8 (ESRI 2020), utilizando la herramienta espacial de EDK, la cual estima el área espacial de probabilidad más densa donde se ubicó el coyote. La EDK se midió de dos formas, el 50% de los datos de localización del GPS y el 95% para determinar el área total de datos y el área con más uso del individuo macho de coyote.

RESULTADOS

Uso de espacio

Se capturó un individuo macho de coyote cerca de la orilla de la carretera principal, en el Sector Pocosal (código de identificación J430), de aproximadamente 2 a 4 años y 19.3 Kg de peso. Este individuo fue equipado con un collar de GPS que operó un total de 62 días registrando un total de 1010 localizaciones de GPS. El individuo reportó un desplazamiento promedio 11.34 km (95% IC; 9.35 – 13.34) por día, con una distancia máxima en un día de 35.34 km y el mínimo de 0.96 Km. El área de actividad fue de 844.7 km² (95% de las localizaciones) y 76.3 km² (50% de las localizaciones). La mayoría de sus localizaciones se concentraron en las cercanías del pueblo de Quebrada Grande, Guanacaste, sin embargo, en dos ocasiones se movilizó de Quebrada Grande y se dirigió hacia Punta de Nacascolo en Sardinal, sur de Liberia culminando este desplazamiento cerca del Parque Nacional Palo Verde, retornando posteriormente a Quebrada Grande luego de más de dos semanas de emprender esta incursión (figura 2). Adicionalmente, en otra ocasión, este individuo se desplazó desde Quebrada Grande hacia el norte del Parque Nacional Guanacaste hasta llegar a El Suido de Nicaragua retornando de nuevo a Quebrada Grande.

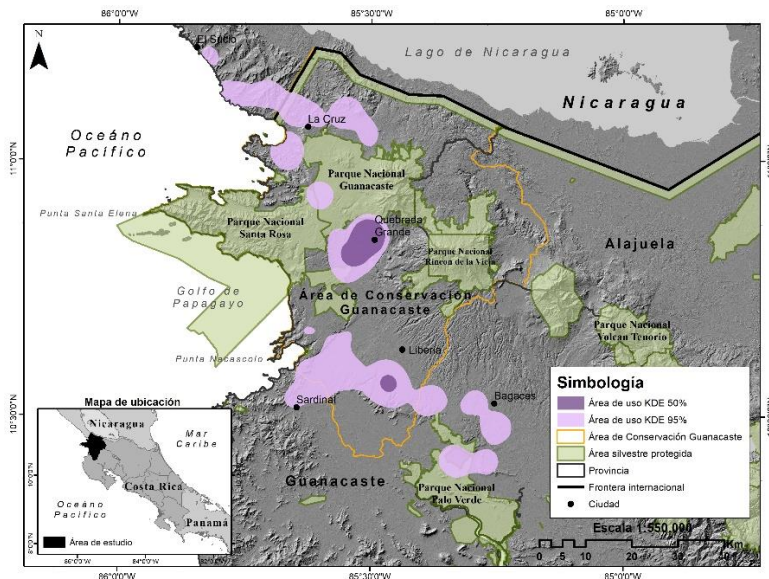


Figura 2. Polígonos concéntricos de la estimación de distancia kernel de 50% y 95% de las localizaciones de GPS obtenidas de un individuo macho de coyote entre agosto y octubre 2019 en el Área de Conservación Guanacaste, Costa Rica, 2019.

Selección espacial de hábitat

A partir de las 1010 localizaciones de GPS previamente registradas para este individuo macho de coyote, se lograron identificar 11 distintos tipos de cobertura. De acuerdo con el índice de selectividad de Manly-Chesson, el mayor porcentaje de coberturas seleccionadas correspondió a zonas con alto grado de alteración, concentradas principalmente en pastizales (18.85%) y pastizales de ganadería (14.34%, cuadro 1). Además, hubo una selectividad alta en bosques secos abiertos (12.85%) y luego en zonas de producción de caña (11.19%). Al contrario, zonas cubiertas de bosque seco, cultivos agrícolas y uso urbano reportaron una baja selección o rechazo por parte de este individuo de coyote (cuadro 1). En el caso particular del humedal este mostró un índice de selectividad positivo, no obstante se registró una única localización en este tipo de cobertura con una baja disponibilidad. Asimismo, de acuerdo con el índice de selectividad de Manly-Chesson en el tipo de cobertura, las áreas alteradas obtuvieron 65.48% de la selectividad, mientras las áreas naturales un 34.52%. Los cambios entre el hábitat disponible y el uso de hábitat del coyote hacen notar una disminución en la selectividad de un 9.9% para el bosque seco y un aumento de 5.8% en pastizales de ganadería y 6% en pastizales (figura 3). En cambio, en los demás hábitats se mostró una diferencia mínima de sólo un ~2% o nula.

Cuadro 1. Índice de selectividad de Manly-Chesson para 11 tipos de cobertura disponibles dentro de un conjunto de polígonos concéntricos de Kernel al 95%, obtenidos de un individuo macho de coyote en el Área de Conservación Guanacaste, Costa Rica, 2019.

Tipo de cobertura	Área de hábitat (Ha)	Puntos de GPS del coyote (n =)	Hábitat disponible (%)	Uso de hábitat del coyote (%)	Índice de Selectividad de Manly-Chesson	Índice estandarizado (%)
Bosque seco	18185.18	364	45.88	36.04	0.79	9.32
Bosque seco abierto	2065.39	57	5.21	5.64	1.08	12.85
Pastizal de ganadería	10935.91	337	27.59	33.37	1.21	14.34
Pastizal	4049.41	164	10.22	16.24	1.59	18.85
Caña	2371.64	57	5.98	5.64	0.94	11.19
Arroz	505.26	4	1.27	0.4	0.31	3.69
Agricultura	962.5	18	2.43	1.78	0.73	8.7
Humedal	37.67	1	0.1	0.1	1.04	12.36
Zona urbana	427.58	8	1.08	0.79	0.73	8.71
Espejo de agua	66.73	0	0.17	0	0	0
Bosque de manglar	32.5	0	0.08	0	0	0
Total	39639.77	1010	100	100	8.43	100
Tipo de hábitat						
Hábitat natural	20320.74	422	51.26	41.78	2.91	34.52
Hábitat alterado	19319.03	588	48.74	58.22	5.52	65.48

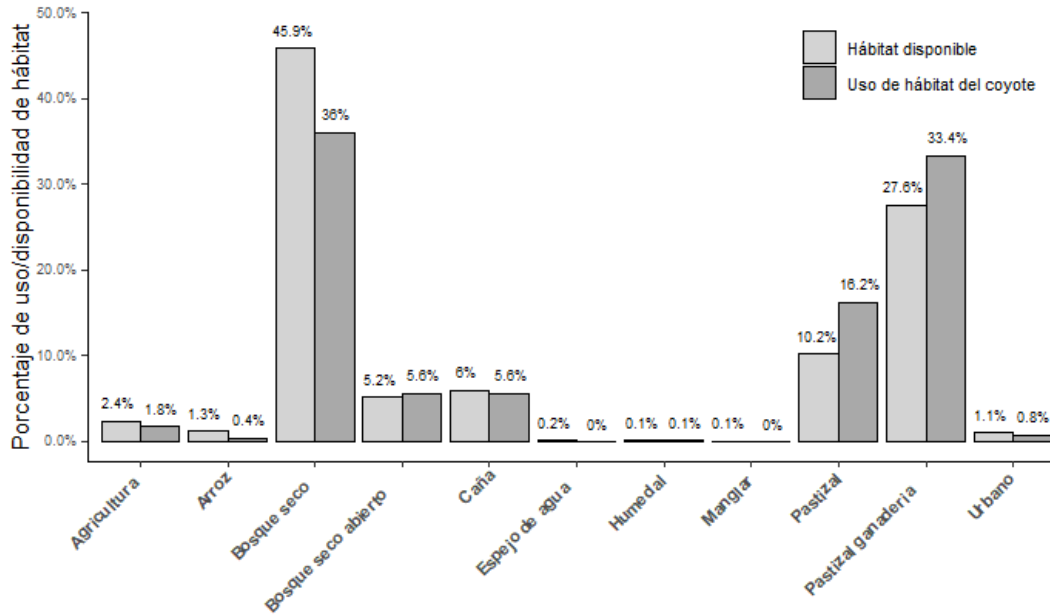


Figura 3. El porcentaje entre el uso de hábitat del coyote J430 y la disponibilidad de hábitat que se encontró entre los diferentes tipos de cobertura para determinar la selección de hábitat dentro del Área de Conservación Guanacaste, Costa Rica, 2019.

Los hábitats que se utilizaron se agruparon de acuerdo a su estado de alteración, entre áreas naturales como el bosque seco, bosque seco abierto, humedales, espejo de agua y bosque de manglar, mientras se agruparon las áreas alteradas como la agricultura, arroz, caña, pastizal, pastizal de ganadería y zona urbana. Por lo tanto, se pudo establecer que en el estado de hábitat hubo una diferencia significativa en la selección del coyote, esto de acuerdo a la prueba de Pearson ($\chi^2 = 36.341$, $df = 1$, $P < 0.001$, figura 4).

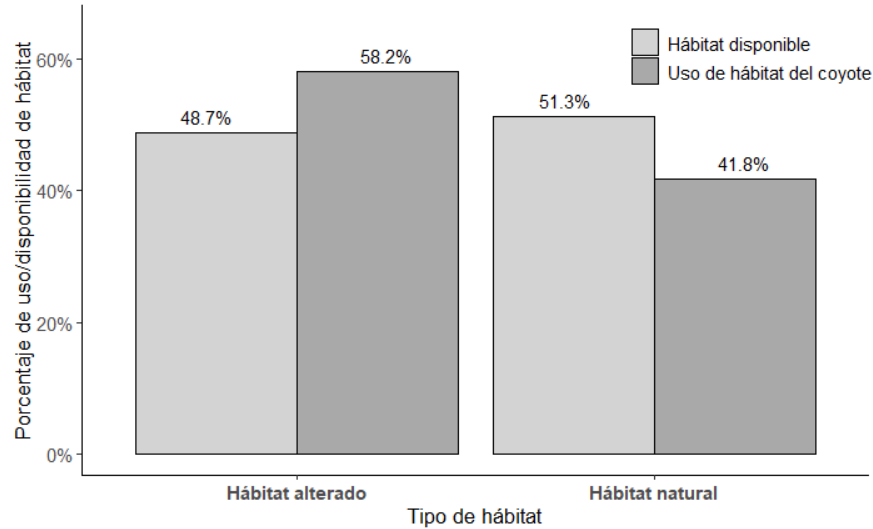


Figura 4. El porcentaje entre el uso de hábitats obtenidos de un individuo macho de coyote y la disponibilidad de hábitat que se encontró entre el tipo de hábitat dentro del Área de Conservación Guanacaste para determinar la selección de hábitat, Costa Rica, 2019.

En los modelos lineales generalizados para identificar las variables que influyen en la selección de hábitat del coyote, se demostró que la variable explicativa del tipo de alteración en el hábitat es el modelo completo con un peso de 93.5% en la variación, de acuerdo a los criterios de información de Akaike (AICc) (cuadro 2). De tal forma, entre todas las variables explicativas se pudo establecer que el tipo de hábitat es la variable de mayor peso, seguido por la distancia a la carretera, posteriormente la distancia del pueblo y por último la distancia al bosque.

Cuadro 2. Los modelos lineales generalizados para identificar las variables con el mejor ajuste de la selección de hábitat obtenidos de un individuo macho de coyote de acuerdo a los criterios de información Akaike (AICc) en el Área de Conservación Guanacaste, Costa Rica, 2019.

Modelo	AICc	ΔAICc	df	Peso
Hábitat + dist. carretera + dist. pueblo + dist. bosque	2736.6	0.0	13	0.935
Hábitat + dist. carretera + dist. pueblo	2743.1	6.5	12	0.037
Hábitat + dist. carretera + dist. bosque	2743.7	7.1	12	0.027
Hábitat + dist. carretera	2750.5	13.9	11	<0.001
Intercepta	2802.3	65.9	1	<0.001

Selección temporal de hábitat

Se pudo determinar que hubo una selección temporal entre los hábitats naturales y alterados (Pearson, $\chi^2 = 16.58$, $df = 8$, $P = 0.035$), mientras el hábitat con la mayor diferencia de la selección temporal fue el bosque seco y luego la zona de ganadería y pastizal (figura 5). La variación temporal entre la selección en los demás hábitats era menor debido a su baja ocurrencia, tal como el cañal, el bosque seco abierto y la agricultura.

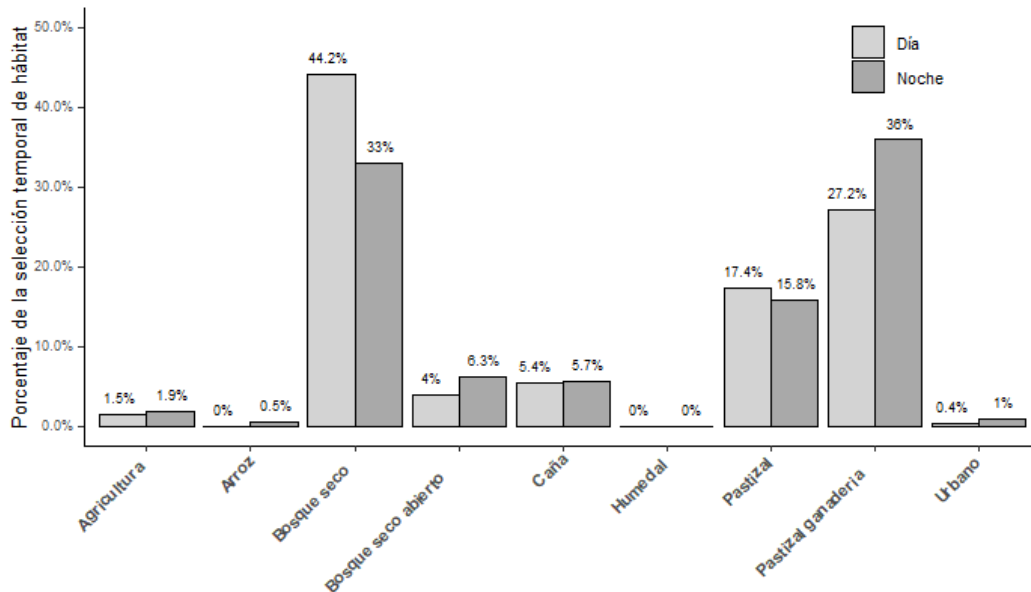


Figura 5. Porcentaje de la selección temporal de los diferentes hábitats entre día y obtenidos de un individuo macho de coyote dentro del Área de Conservación Guanacaste, Costa Rica, 2019, y se tomó la suma total de cada tiempo del día.

De acuerdo con los resultados de la selección temporal del coyote entre día y noche y el tipo de hábitat entre los hábitats naturales y alterados hubo una diferencia estadística de acuerdo a la prueba de Pearson ($\chi^2 = 6.408$, $df = 1$, $P = 0.011$, figura 6). Se encontró una selección temporal durante la noche en los hábitats alterados de 60.6%, mientras la selección temporal durante el día en hábitats naturales tuvo una selección temporal de 48.2%. Además, durante el día en hábitats alterados hubo una selección temporal de 51.8%, mientras en hábitats naturales durante el día se encontró una selección temporal de 48.2%.

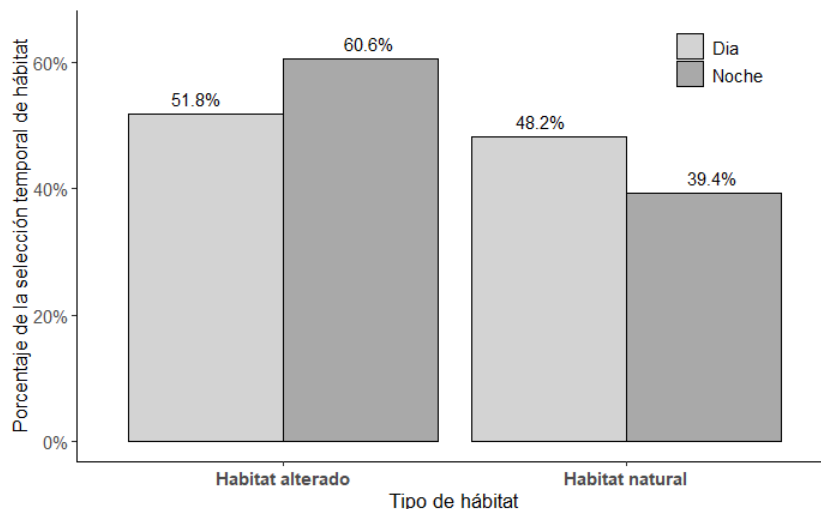


Figura 6. El porcentaje de la selección temporal del tipo de hábitat entre día y noche obtenidos de un individuo macho de coyote dentro del Área de Conservación Guanacaste, Costa Rica, 2019.

Actividad diaria temporal y espacial

En cuanto a la actividad diaria, se pudo determinar que el coyote estuvo más activo durante la noche con una actividad baja durante el día. El promedio nivel de actividad fue de 12.27 (95%IC, 7.91 - 16.64), con la hora más activa a las 0000 h con un promedio de 19.69 (95%IC, 14.13 – 25.24) y menos activa a las 1500 h con 6.15 (95%IC, 3.7 – 8.59, figura 7). Las horas picos de actividad fueron entre las 1700 h – 0600 h, sin embargo, hubo una caída inusual de actividad a las 2000 h. Por el contrario, las horas de menor actividad fueron entre las 0700 h – 1600 h.

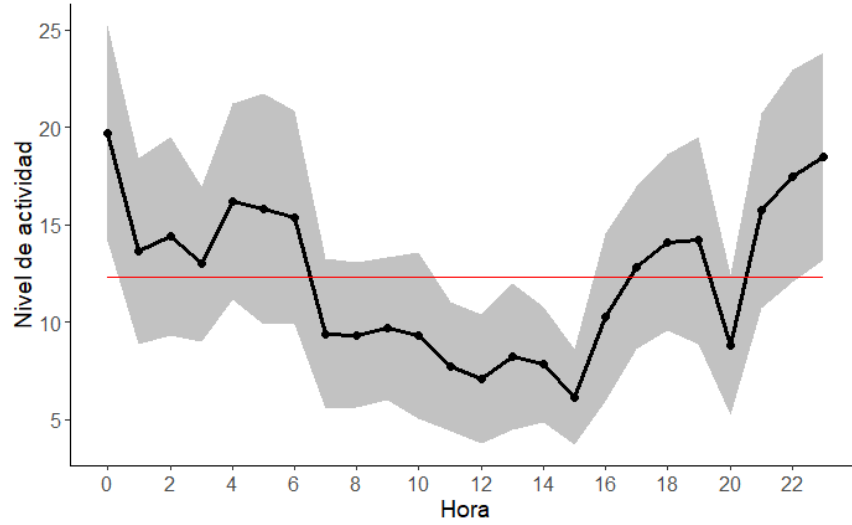


Figura 7. El promedio de cada hora del nivel de actividad diaria obtenidos de un individuo macho de coyote ($n = 1486$) en el Área de Conservación Guanacaste, Costa Rica, 2019, además, con los intervalos de confianza de 95% y el promedio total de la actividad en rojo.

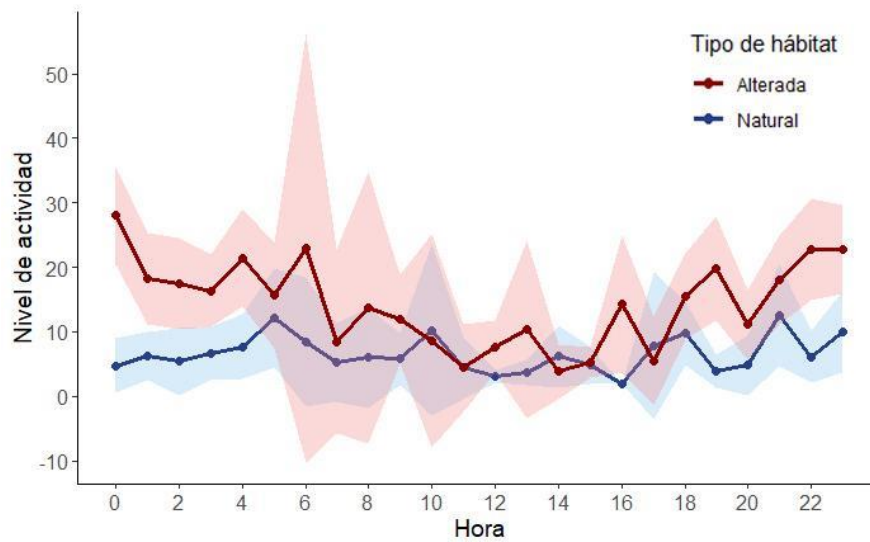


Figura 8. El promedio de cada hora del nivel de actividad diaria en áreas naturales y alteradas de un individuo macho de coyote ($n = 1010$) en el Área de Conservación Guanacaste, Costa Rica, 2019, además, con los intervalos de confianza de 95%.

Los niveles de actividad entre el día y la noche, y el tipo de hábitat, mostraron una variación temporal por tipo de hábitat (figura 8). De acuerdo con la prueba de Levene se

comprobó la homogeneidad de varianza en los niveles de actividad entre el día y la noche ($P < 0.001$) y entre las áreas de hábitats naturales y alteradas ($P < 0.001$). Por lo tanto, las dos pruebas caen por debajo del nivel de significancia convencional de $\alpha = 0.05$, por lo cual fue necesario hacer una prueba de Welch's. Se encontraron diferencias significativas en los niveles de actividad entre el día y la noche (Welch's, $F = 46.23$, $df = 1$, $P < 0.001$), con la actividad más alta durante la noche y la más baja durante el día. Para las áreas de hábitats naturales y alteradas se encontraron diferencias significativas en los niveles de actividad (Welch's, $F = 91.62$, $df = 1$, $P < 0.001$), mostrando mayor actividad en áreas alteradas.

Cuadro 3. Los modelos lineales para identificar las variables con el mejor ajuste para la actividad de un individuo macho de coyote de acuerdo a los criterios de información Akaike (AICc) en el Área de Conservación Guanacaste, Costa Rica, 2019.

Modelo	AICc	Δ AICc	df	Peso
Tipo de hábitat * día o noche	8564.2	0.0	5	0.8915
Tipo de hábitat + día o noche * temperatura del ambiente	8568.5	4.3	6	0.1027
Tipo de hábitat + día o noche	8574.2	10.1	4	0.058
Tipo de hábitat	8606.8	42.7	3	<0.001
Día o noche * temperatura del ambiente	8626.2	62.0	5	<0.001
Día o noche	8641.2	77.0	3	<0.001
Temperatura del ambiente	8643.5	79.3	3	<0.001
Intercepta	8679.4	115.2	2	<0.001

El modelo de selección para identificar las variables más influyentes para el coyote demostró que el tipo de uso de hábitat varía de acuerdo al periodo del día con un peso de 89.15% en la variación, de acuerdo a los criterios de información de Akaike (AICc) (cuadro 3). De tal forma, la variable explicativa de la actividad del coyote con mayor peso es el tipo de hábitat y luego la variable temporal de día o noche, y por último la temperatura del ambiente.

DISCUSIÓN

El individuo macho de coyote que se capturó se desplazó una larga distancia y en un área de uso bastante amplio, ya que se desplazó durante 62 días con una distancia aproximada de 704 km, y un promedio de 11.34 km por día. Sin embargo, hay que detallar que las distancias son aproximaciones y una subestimación, dado que sólo toma en cuenta la distancia de cada hora, por lo cual pudo desplazarse más de lo estimado. Los estudios sobre la distancia promedio del coyote son escasos, sin embargo, un estudio en el estado de Washington, Estados Unidos indica que el promedio de la distancia diaria es de 3.4 km con una variación entre 0.5 – 13.6 km de los individuos marcados (Springer 1982). Por lo tanto, la distancia promedio del coyote en el ACG indica que se encuentra con un alto rango de desplazamiento, de acuerdo con lo reportado en otros estudios. Además, el coyote tuvo dos desplazamientos de larga distancia fuera de su área de uso primario, lo cual provocó un recorrido de hasta 35.34 km en sólo un día. Estos desplazamientos de larga distancia fueron desde Quebrada Grande (su área de mayor frecuencia) hasta el Parque Nacional Palo Verde y El Sucio de Nicaragua, demostrando que tiene el potencial de desplazarse y aumentar su distribución rápidamente. Por este motivo, el alto desplazamiento del coyote respalda la evidencia sobre la expansión acelerada del coyote de Costa Rica hasta Panamá y en el este de Estados Unidos (Cove *et al.* 2012, Hody & Kays 2018, Vaughan 1983).

Adicionalmente, demuestra que el coyote tiene dos tipos de estrategias en la historia de la evolución, quedarse de residente en un sólo sitio o bien en estado transitorio (Hinton *et al.* 2015, Sasmal *et al.* 2019). Un coyote en estado transitorio está caracterizado por no mantenerse en territorios fijos y exhibir movimientos nómadas sin fidelidad a ningún área de uso de gran extensión; por el otro lado, un residente permanece en un territorio definido de un área de uso más pequeña (Hinton *et al.* 2015). Incluso, coyotes en estado transitorio tienen la capacidad de desplazarse largas distancias, *i.e* un estudio hecho por Hinton *et al.* (2012) en el oeste de Carolina del Norte determinó que coyotes en estado transitorio se desplazan entre 0.1 – 21 km, mientras coyotes residentes 0.1 – 12.4 km. Además, Hinton y Chamberlain (2012) detallaron que uno de los coyotes capturados se desplazó 393 km del sitio de la captura, lo que da evidencia de la capacidad del coyote en desplazarse rápidamente largas distancias. Asimismo, Kamler *et al.* (2005) determinaron que existe una diferencia bastante amplia en el área del ámbito de hogar

entre residentes y transitorios. En Quebec, Canadá, encontraron que los ámbitos de hogar varían de acuerdo con el comportamiento entre residente o transitorio, de tal forma que coyotes residentes tuvieron un ámbito de hogar de $121 \pm 7 \text{ km}^2$ y coyotes transitorios de $2,689 \pm 252 \text{ km}^2$ (Boisjoly *et al.* 2010). Esto puede dar explicación a la variación entre su promedio de distancia en desplazamiento y el ámbito de hogar, dado a que cada individuo de coyote puede adaptarse a diferentes estrategias de vida (Gehrt *et al.* 2009, Poessel *et al.* 2016, Springer 1982, Ward *et al.* 2018). En particular, un estudio realizado en Panamá, encontró los ámbitos de hogar con una variación de 80 – 1000 km^2 entre los coyotes marcados (Ortega *et al.* 2018), lo cual refleja una alta variedad en sus áreas de uso.

En el caso del coyote, no se pudo determinar su ámbito de hogar debido al corto periodo de registro de localizaciones, sin embargo, nuestras estimaciones reflejan un área de uso bastante amplia en comparación con estudios previos. Sin embargo, son de índole especulativa las razones exactas en el desplazamiento de este individuo. Aunque puede haber varias explicaciones, como que este individuo salió de su área de uso principal para la búsqueda de una hembra o ubicar un nuevo sitio para forrajear. Incluso, puede haber otra explicación alternativa como un cambio en la dominancia de su estructura social. En consecuencia, los resultados de este estudio sobre el amplio desplazamiento del coyote indican un patrón que concuerda con la expansión de su distribución y su plasticidad o facilidad para adaptarse a nuevos sitios para forrajear, por lo tanto, su desplazamiento da explicación sobre su adaptabilidad entre áreas naturales, lo que constituye una característica importante de su historia natural.

Con respecto a la selección de hábitat, el coyote demostró una preferencia por las áreas alteradas, específicamente pastizales de ganadería y pastizales sin uso específico, resultando un contraste con lo que se ha observado en otros estudios anteriores (Gehrt *et al.* 2009, Poessel *et al.* 2016). Al contrario, hay estudios en que han encontrado una selección en áreas alteradas (Boisjoly *et al.* 2010, Hinton *et al.* 2015). Hay que tomar en cuenta que los procesos ecológicos en los trópicos son distintos a los de zonas templadas en Norteamérica, por lo que el comportamiento en el uso de hábitat del coyote en Centroamérica es distinto a raíz de que existen diferencias en los tipos de disturbios y en las cadenas tróficas. De tal forma, se puede deducir que la selección de áreas alteradas del coyote en este estudio se basa en los cambios tróficos luego de un disturbio (sea natural o antropogénico) donde la pérdida de depredadores

claves y los cambios en las cadenas tróficas provoca un hábitat ideal para establecer un depredador oportunista tal como el coyote (Boisjoly *et al.* 2010). La afinidad del coyote en áreas alteradas está caracterizada por la evolución de su supervivencia como una especie oportunista que busca ser el depredador clave en hábitats que se encuentran en un estado de restauración o alterado.

En este estudio la selección de hábitat se basa en el índice de selectividad de Manly-Chesson, que mide la relación entre el hábitat disponible y el uso de hábitat del coyote. De tal forma, aunque el hábitat con más disponibilidad fue el bosque seco tuvo una selectividad para áreas de pastizales sin ningún uso. Asimismo, el hábitat con mayor presencia fue el bosque seco, lo cual refleja que áreas naturales tienen un factor de importancia en la supervivencia del coyote, aunque tuvo un bajo índice de selectividad. Incluso, conforme al índice de selectividad, la preferencia entre los hábitats naturales fue por el bosque seco abierto, caracterizado como un hábitat natural en recuperación (Janzen 1986), lo que sugiere que el coyote tiene una inclinación específica para hábitats perturbados abiertos, sean naturales o alterados. De acuerdo al modelo explicativo de las variables de alteración, el cual indica que el coyote está inclinando a seleccionar áreas alteradas probablemente porque están asociadas a hábitats perturbadas. El coyote mostró una mayor presencia en cercanía a carreteras principales y pueblos dado a que hay menor distancia que en los datos aleatorios. Al contrario, la variable con menor peso fue la distancia del bosque, lo que indica que el coyote está seleccionando sitios lejos de los bosques. Esta asociación puede ser relacionada al acercamiento de áreas antropogenizadas donde utiliza áreas alteradas para buscar comida. Por lo tanto, el modelo explicativo respalda el comportamiento adaptativo del coyote en la selección de hábitats en áreas perturbadas. Esto se debe a que la mayoría de los pueblos humanos y carreteras hay perturbaciones, lo que refleja el daño que puede existir en los cambios en los procesos ecológicos través de la antropogenización del paisaje. De tal manera, este estudio indica que el uso de hábitat del coyote en el ACG es en su mayoría en áreas alteradas, sin embargo, la adaptabilidad del coyote busca convivir entre los dos tipos de hábitats, naturales y alterados.

Aunque no existe una similitud entre los estudios de selección de hábitat del coyote es posible que la selección dependa de varios factores que no se han contemplado. Por ejemplo, la posibilidad que no exista una preferencia, sino que el vínculo entre las áreas naturales y alteradas

sea la característica principal para la adaptación del coyote. De tal forma, las áreas alteradas son la variable explicativa de la sobrevivencia del coyote, ya que su presencia es esencial para la adaptación y supervivencia (Boisjoly *et al.* 2010, Hinton *et al.* 2015). Esta relación con áreas alteradas se refleja en los modelos de este estudio, donde se demuestra una preferencia entre carreteras y hábitats alterados. La relación con hábitats perturbados se debe a que el coyote es un mesopredador que está vinculado a hábitats de restauración donde aprovecha la desaparición del jaguar y aprovecha especies menores, lo que a su vez es parte clave en la cascada de la red trófica (Crooks & Soulé 1999, Groom *et al.* 2005, Miller *et al.* 2012, Prugh *et al.* 2009, Ripple *et al.* 2013). Es evidente, a través de este estudio, que la adaptabilidad del coyote para convivir en áreas alteradas se debe a que su supervivencia depende de los disturbios en los ecosistemas que provocan la pérdida de depredadores claves como el jaguar, así como los cambios en la disponibilidad de alimentos luego de una sucesión ecológica, lo que crea el hábitat idóneo para el coyote.

Asimismo, la selección de hábitats alterados podría explicar la expansión del coyote en Centroamérica, que está directamente relacionada con la pérdida de los bosques primarios en Costa Rica (Monge-Néjara & Morera-Brenes 1986, Vaughan 1983). De acuerdo con la ubicación de sus fósiles después del año 1500, su distribución histórica era el corredor seco de Centroamérica (Hidalgo-Mihart *et al.* 2004, Monge-Néjara & Morera-Brenes 1986), de tal forma que antes de la introducción de cualquier alteración antropogénica, probablemente el coyote utilizaba una combinación de áreas abiertas y áreas alteradas naturales que fueron provocadas por incendios forestales o erupciones volcánicas, siendo estas alteraciones naturales (Payne *et al.* 2014). Además, existe la posibilidad que hubiera áreas abiertas naturales creadas por la megafauna que existió hasta al final del Pleistoceno en Centroamérica que pudo modificar la estructura del ecosistema con la creación de áreas abiertas tales como las sabanas-matorral xerófilo creadas por la megafauna que se encuentra actualmente en África (Lucas *et al.* 1997, Malhi *et al.* 2016). Por lo tanto, entre los incendios forestales, erupciones volcánicas y la megafauna se crearon las condiciones idóneas de las perturbaciones naturales para la llegada del coyote durante el Pleistoceno a la región de Centroamérica. De tal modo, se respalda la evidencia de que la adaptabilidad del coyote a través de su historia natural depende de hábitats perturbados, y esto se debe a que su supervivencia depende de ser una especie oportunista que aprovecha el ser el depredador clave en áreas de regeneración.

De acuerdo con los patrones de actividad diaria y la selección temporal del coyote en el ACG, se pudo establecer que tuvo una preferencia nocturna con periodos de baja actividad diurna en áreas alteradas, que en comparación con otros estudios es un patrón similar (Gese *et al.* 2012, Grinder & Krausman 2001, Jantz 2011, Kitchen *et al.* 2000, McClennen *et al.* 2001, Poessel *et al.* 2016, Quinn 1997, Shargo 1988). Adicionalmente, en este estudio encontramos que su actividad diaria tiene una plasticidad donde puede estar activo durante cualquier hora del día, debido a que su actividad varía entre el tipo de hábitat y el periodo del día. Este último hecho está reflejado en el resultado del modelo lineal, donde el modelo explicativo con mayor peso es que el tipo de uso de hábitat varía de acuerdo al periodo del día, de tal forma, que el coyote está seleccionando su actividad de acuerdo al espacio/tiempo. Por lo que el coyote tiene un aumento de actividad en las áreas alteradas durante las noches y una disminución de actividad durante el día. Además, la selección temporal indica que están seleccionando el bosque seco durante el día y pastizal de ganadería en la noche. Lo que sugiere que este comportamiento puede estar asociado a la disponibilidad de alimentos y el riesgo que involucra la actividad de forrajeo.

Por lo tanto, los coyotes forrajean durante las noches en áreas alteradas dado que mucho de los patrones de actividad y la selección de hábitat de sus presas se sobreponen, como el conejo (*Sylvilagus floridanus*), venados cola-blanca (*Odocoileus virginianus*) y roedores (Arias-Del Razo *et al.* 2011, Hernández-Saintmartín *et al.* 2013, Roll *et al.* 2006). Mientras, la preferencia para seleccionar áreas naturales durante el día, está relacionada con evitar el calor del día, ya que algunas veces se pueden alcanzar temperaturas superiores a los 37 °C. Este último hecho está respaldado en los datos de las localizaciones donde utilizaron el bosque seco durante el día y áreas alteradas durante la noche. Otro factor que podría estar relacionado a la actividad del coyote es el aumento en la actividad del jaguar (*Panthera onca*) en las áreas naturales durante el día, siendo este un depredador clave en el ACG (Hernández-Saintmartín *et al.* 2013, Herrera *et al.* 2016, Montalvo 2012). Asimismo, lo que se ha observado en otros estudios es la preferencia por área alteradas, categorizada como una estrategia para evitar la presencia humana en áreas antropogenizados como fincas o áreas abiertas con presencia humana (Gese *et al.* 2012, Jantz 2011, Poessel *et al.* 2016). Además, hay que tomar en cuenta que el nivel de actividad puede tener un sesgo, gracias a la disponibilidad de espacio en cada tipo de hábitat, por ejemplo, las áreas naturales son más cerradas y restringen el movimiento, mientras en las áreas alterados

hay mayor espacio para desplazarse ampliamente. En consecuencia, la relación de los patrones de actividad del coyote en el ACG es nocturna, específicamente, depende de su ubicación en el tipo de hábitat y la variación del tiempo de día, es decir, que la actividad alta está correlacionada con áreas alteradas durante la noche, mientras la actividad baja con áreas naturales durante el día.

CONCLUSIONES

Aunque el tiempo de funcionamiento del collar del coyote fue corto, se pudieron alcanzar varios objetivos de este estudio. Nuestros datos mostraron una selección de hábitats alterados, en particular, pastizales de ganadería y pastizales sin uso específico. Además, entre las áreas naturales el hábitat con el índice de selectividad más alto fue el bosque seco abierto. Por lo tanto, este estudio indica que la adaptabilidad evolutiva del coyote en selección de áreas alteradas y abiertas se basa en los cambios tróficos luego de un disturbio (sea natural o antropogénico) donde la pérdida de depredadores claves y los cambios en las cadenas tróficas provoca un hábitat ideal para establecerse como el depredador clave oportunista. En consecuencia, de acuerdo con los resultados de este estudio en el ACG, es evidente que los coyotes tienen la habilidad de desplazarse largas distancias en un tiempo corto. Además, su desplazamiento se facilita debido a su adaptabilidad entre áreas naturales y alteradas. Este individuo realizó largas incursiones con un área de uso amplio y con un promedio de distancia por día alto, en comparación de los resultados de otros estudios. Por estas razones, el amplio desplazamiento y el uso de hábitats alterados de este individuo da explicación sobre su facilidad de expansión en Norte y Centroamérica.

De acuerdo con los patrones de actividad temporal y la selección temporal, existe un pico de actividad nocturna con periodos de actividad diurna baja, lo que es similar a lo previamente reportado. Por lo tanto, el coyote forrajeó durante el periodo nocturno en áreas alteradas dado que la mayoría de los patrones de actividad y el uso de hábitat de sus presas se traslapa. Asimismo, en cuanto a la actividad espacio/temporal se ha observado que tiene una preferencia nocturna en áreas alteradas, vista como una estrategia para forrajear sus presas y vegetación para evitar la presencia humana de las áreas antropogenizadas como fincas o áreas abiertas con presencia humana. Por otro lado, la preferencia para seleccionar áreas naturales durante el día está relacionada con evitar el calor que puede alcanzar hasta 37 °C o evitar depredadores dentro un área natural, como el jaguar o el puma.

LITERATURA CITADA

- Área de Conservación Guanacaste (ACG). 2020. ¿Qué es el Área de Conservación Guanacaste? <<https://www.acguanacaste.ac.cr/acg/que-es-el-acg>>. Accedido: 4 de abril 2020.
- Arias-Del Razo, I., L. Hernández, J. W. Laundré, & O. Myers. 2011. Do predator and prey foraging activity patterns match? A study of coyotes (*Canis latrans*), and lagomorphs (*Lepus californicus* and *Sylvilagus audobonii*). *Journal of Arid Environments* 75: 112-118.
- Boisjoly, D., J. Ouellet, & R. Courtois. 2010. Coyote habitat selection and management implications for the Gaspésie caribou. *The Journal of Wildlife Management* 74: 3-11.
- Bolker, B., & I. Giné-Vázquez. 2020. Tools for General Maximum Likelihood Estimation. R package version 1.0.23.1. <<https://cran.r-project.org/web/packages/bbmle/index.html>>. Accedido: 5 de abril 2020.
- Boyce, M. S. 2018. Wolves for Yellowstone: dynamics in time and space. *Journal of Mammalogy* 99(5): 1021-1031.
- Cove, M. V., L. E. Pardo, R. M. Spínola, V. L. Jackson, & J. C. Sáenz. 2012. Coyote *Canis latrans* (Carnivora: *Canidae*) range extension in northeastern Costa Rica: possible explanations and consequences. *Revista Latinoamericana de Conservación* 3: 82-86.
- ERDAS. 2014. ERDAS IMAGINE 2014. Leica Geosystems Geospatial Imaging, LLC. Norcross, Georgia, Estados Unidos.
- ESRI. 2020. ArcGIS Desktop: Release 10.8. Environmental Systems Research Institute. Redlands, California, Estados Unidos.
- Gehrt, S. D., C. Anchor, & L. A. White. 2009. Home range and landscape use of coyotes in a metropolitan landscape: conflict or coexistence? *Journal of Mammalogy* 90: 1045-1057.
- Gese, E. M., P. S. Morey, & S. D. Gehrt. 2012. Influence of the urban matrix on space use of coyotes in the Chicago metropolitan area. *Journal of Ethology* 30: 413-425.
- Gier, H. T. 1968. Coyotes in Kansas. *Agricultural Experiment Station Bulletin* 393. Kansas State University, Manhattan, Estados Unidos.

- Grinder, M., & P. R. Krausman, 2001. Morbidity-mortality factors and survival of an urban coyote population in Arizona. *Journal of Wildlife Diseases* 37: 312-317.
- Groom, M. J., G. K. Meffe, & R. Carrol. 2005. *Principles of conservation biology*. Sinauer Associates, Sunderland, Massachusetts, Estados Unidos.
- Henke, S. E., & F. C. Bryant. 1999. Effects of coyote removal on the faunal community in western Texas. *The Journal of Wildlife Management* 63(4): 1066-1081.
- Hernández-Saintmartín, A., O. C. Rosas-Rosas, J. Palacio-Núñez. L. A. Tarango-Arámbula, F. Clemente-Sánchez, & A. L. Hoodesteijn. 2013. Activity patterns of jaguar, puma and their potential prey in San Luis Potosi, Mexico. *Acta Zoológica Mexicana* 29(3): 520-533.
- Herrera, H. A. 2016. Actividad diaria y depredación de tortugas marinas por el jaguar (*Panthera onca*) en el Parque Nacional Santa Rosa, Costa Rica. Tesis de postgrado, Universidad Nacional de Costa Rica, Heredia, Costa Rica.
- Hidalgo-Mihart, M. G., L. Cantú-Salazar, A. González-Romero, & C. A. López-González. 2004. Historical and present distribution of coyote (*Canis latrans*) in Mexico and Central America. *Journal of Biogeography* 31: 2025-2038.
- Hinton, J. W., F. T. van Manen, & M. J. Chamberlain. 2015. Space use and habitat selection by resident and transient coyotes (*Canis latrans*). *PLoS One* 10(7): e0123303.
- Hinton, J. W., M. J. Chamberlain, & F. T. Van Manen. 2012. Long-distance movements of transient coyotes in eastern North Carolina. *The American Midland Naturalist* 168(2): 281-288.
- Hody, J. W., & R. Kays. 2018. Mapping the expansion of coyotes (*Canis latrans*) across North and Central America. *ZooKeys* 759: 81.
- Jantz, H. 2011. Home range, activity patterns, and habitat selection of the coyote (*Canis latrans*) along an urban-rural gradient. Tesis de postgrado, Universidad de Auburn, Alabama, Estados Unidos.
- Janzen, D. H. 1983. *Costa Rican natural history*. University of Chicago Press, Chicago, Estados Unidos.

- Janzen, D. H. 1986. Guanacaste National Park: tropical ecological and cultural restoration. Universidad Estatal de Distancia, San José, Costa Rica.
- Janzen, D. H. 1988. Guanacaste National Park: Tropical ecological and Biocultural restoration. In *Rehabilitating damaged ecosystems*, Vol. II, J. J. Cairns, ed., CRC Press, Boca Raton, Florida, Estados Unidos.
- Janzen, D. H., & W. Hallwachs. 2019. Área de Conservación Guanacaste, northwestern Costa Rica: Converting a tropical national park to conservation via biodevelopment. *Biotropical*: 1-13.
- Kamler, J. F., W. B. Ballard, P. R. Lemons, R. L. Gilliland, & K. Mote. 2005. Home range and habitat use of coyotes in an area of native prairie, farmland and CRP fields. *American Midland Naturalist* 153(2): 396-404.
- Kitchen, A. M., E. M. Gese, & E. R. Schauster. 2000. Changes in coyote activity patterns due to reduced exposure to human persecution. *Canadian Journal of Zoology* 78(5): 853-857.
- Lucas, S. G., G. E. Alvarado, & E. Vega. 1997. The Pleistocene mammals of Costa Rica. *Journal of Vertebrate Paleontology* 17: 413-427.
- Malhi, Y., C. E. Doughty, M. Galetti, F. A. Smith, J. C. Svenning, & J. W. Terborgh. 2016. Megafauna and ecosystem function from the Pleistocene to the Anthropocene. *PNAS* 113(4): 838-846.
- McClennen, N., R. R. Wigglesworth, & S. H. Anderson. 2001. The effect of suburban and agricultural development on the activity patterns of coyotes (*Canis latrans*). *American Midland Naturalist* 146: 27-36.
- McKinney, M. L. 2002. Urbanization, biodiversity, and conservation. *BioScience* 52: 883-890.
- Miller, B. J., H. J. Harlow, T. S. Harlow, D. Biggins, & W. J. Ripple. 2012. Trophic cascades linking wolves (*Canis lupus*), coyotes (*Canis latrans*), and small mammals. *Canadian Journal of Zoology* 90: 70-78.
- Monge-Néjara, J., & B. Morera-Brenes. 1986. La dispersión del coyote (*Canis latrans*) y la evidencia de los antiguos cronistas. *Brenesia* 25/26: 251-260.

- Montalvo, V. H. 2012. Cambios en la abundancia, actividad temporal y dieta del jaguar (*Panthera onca*), otros felinos y sus presas en el Parque Nacional Santa Rosa, Costa Rica. Tesis de postgrado, Universidad Nacional de Costa Rica, Heredia, Costa Rica.
- Newsome, T. M., A. C. Greenville, D. Ćirović, C. R. Dickman, C. N. Johnson, M. Krofel, M. Letnic, W. J. Ripple, E. G. Ritchie, S. Stoyanov, & A. J. Wirsing. 2017. Top predators constrain mesopredator distributions. *Nature communications* 8: 15469.
- Niehaus, C., I. Valerio, K. Blanco, & M. Chinchilla. 2012. Infecciones parasitarias del coyote, *Canis latrans* (Carnivora: Canidae) en un Parque Nacional y una zona agrícola en Costa Rica. *Revista de Biología Tropical* 60(2): 799-808.
- Payne, C. J., E. G. Ritchie, L. T. Kelly, & D. G. Nimmo. 2014. Does fire influence the landscape-scale distribution of an invasive mesopredator? *PloS One* 9(10): e107862.
- Poessel, S. A., S. W. Breck, & E. M. Gese. 2016. Spatial ecology of coyotes in the Denver metropolitan area: influence of the urban matrix. *Journal of Mammalogy* 97(5): 1414-1427.
- Prugh, L. R., C. J. Stoner, C. W. Epps, W. T. Bean, W. J. Ripple, A. S. Laliberte, & S. Brashares. 2009. The rise of the mesopredator. *BioScience* 59(9): 779-791.
- Ortega, J., R. Moreno, R. Kays, S. Bermúdez, & E. Flores. 2018. Ecología y estado actual de los coyotes en el corregimiento de La Colorada, Veraguas, Panamá. Pp. 233, en: XXII Congreso de la Sociedad Mesoamericana para la Biología y la Conservación. 21 al 25 de noviembre de 2018, Panamá, Panamá.
- Quinn, T. 1997. Coyote (*Canis latrans*) habitat selection in urban areas of western Washington. *Northwest Science* 71: 1-5.
- R Core Team. 2019. R: a language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria.
- Ripple, W. J., A. J. Wirsing, C. C. Wilmers, & M. Letnic. 2013. Widespread mesopredator effects after wolf extirpation. *Biological Conservation* 160: 70-79.

- Roll, U., T. Dayan, & N. Krongfeld-schor. 2006. On the role of phylogeny in determining activity patterns of rodents. *Evolutionary Ecology* 20(5): 479-490.
- Sasmal, I., C. E. Moorman, M. B. Swingen, S. Datta, & C. S. DePerno. 2019. Seasonal space use of transient and resident coyotes (*Canis latrans*) in North Carolina, USA. *Canadian Journal of Zoology* 97(4): 326-331.
- Shargo, E. S. 1988. Home range, movements, and activity patterns of coyotes (*Canis latrans*) in Los Angeles suburbs. Tesis de doctorado, Universidad de California, Los Ángeles, Estados Unidos.
- Sistema Nacional de Área de Conservación (SINAC). 2016. Plan de Turismo Sostenible Parque Nacional Santa Rosa. Guanacaste, Costa Rica.
- Springer, J. T. 1982. Movement patterns of coyotes in south central Washington. *The Journal of Wildlife Management* 46: 191-200.
- United Nations Educational, Scientific and Culture Organization (UNESCO). 2020. Área de Conservación Guanacaste. <<https://whc.unesco.org/en/list/928>>. Accedido: 4 de abril 2020.
- Vaughan, C. 1983. Coyote range expansion in Costa Rica and Panama. *Brenesia* 21: 27-32.
- Vaughan, C., & M. A. Rodríguez. 1986. Comparación de los hábitos alimentarios del coyote (*Canis latrans*) en dos localidades en Costa Rica. *Vida Silvestre Neotrópico* 1: 6-11.
- Wainwright, M. 2007. *The mammals of Costa Rica: a natural history and field guide*. Cornell University Press, China.
- Ward, J. N., J. W. Hinton K. L. Johannsen, M. L. Karlin, K. V. Miller, & M. J. Chamberlain. 2018. Home range size, vegetation density and season influences prey use by coyotes (*Canis latrans*). *PloSone* 13(10): e0203703.

Comunicaciones personales

Arguedas, J. Fotógrafo para la Agencia EFE, San José, Costa Rica.

CAPÍTULO II

DIETA ESTACIONAL DEL COYOTE (*Canis latrans*) EN EL ÁREA DE CONSERVACIÓN GUANACASTE

RESUMEN

El coyote (*Canis latrans*) es un depredador oportunista que se caracteriza por ser omnívoro, ya que su alimentación se basa primeramente en mamíferos, insectos y fruta; sin embargo, la dieta en el Área de Conservación Guanacaste (ACG) no está bien establecida. El objetivo de este capítulo es describir patrones de dieta estacional del coyote en el Área de Conservación Guanacaste. Se recolectaron heces de coyote para determinar su dieta durante ocho meses de trabajo de campo entre los meses de junio 2019 y febrero 2020. Se analizaron las heces de coyote de acuerdo con los porcentajes de frecuencia de ocurrencia entre cada una de las heces, así como la frecuencia relativa entre todos los ítems de alimento, además se separaron los muestreos conforme su fecha de recolección entre temporada seca y lluviosa. Se recolectó un total de 84 muestras de heces, donde 73.8% fueron encontradas durante la temporada lluviosa, mientras 26.2% son de la temporada seca. La vegetación apareció como la dieta total más común con un 49.59% y con menos cantidad fueron los mamíferos (24.59%), artrópodos (9.43%), aves (8.2%) y reptiles (4.1%). El ítem y especie vegetal más común fue el nance (*Brysonima crassifolia*) con una frecuencia relativa de 21.59%, lo cual representa un componente clave en la dieta del coyote. Las especies más comunes de los mamíferos fueron los roedores (7.38%), el conejo (*Sylvilagus floridanus*) (4.51%), la guatusa (*Dasyprocta punctata*) (2.87%) y el venado cola-blanca (*Odocoileus virginianus*) (2.05%). También, en las heces de coyote se pudo identificar el consumo de plástico (2.87%) en la dieta. Se observó que hay una diferencia significativa en los hábitos alimenticios ($P = 0.027$) entre la estación lluviosa y seca. El consumo de mamíferos aumentó en un 14.52% en la estación seca, mientras, hubo una caída del 15,63% en el consumo de vegetación durante la estación seca. La diferencia entre los hábitos alimenticios se debe a que durante la estación seca hubo una reducción en la abundancia y densidad de vegetación y artrópodos producto de la ausencia de agua. Por lo tanto, en este capítulo se puede identificar que los coyotes son un importante dispersador de semillas dentro el ACG, asimismo, que el coyote es una especie clave como depredador mediano que tiene una amplia variación en su dieta y es una especie clave para los ecosistemas en proceso de restauración en la región.

Palabras clave: Área de Conservación Guanacaste, bosque tropical seco, *Canis latrans*, coyote, dieta hábitos alimenticios.

ABSTRACT

The coyote (*Canis latrans*) is an opportunistic predator that is characterized as omnivorous, since its diet is primarily based on mammals, bird, reptiles, insects and fruit; however, the diet in the Guanacaste Conservation Area (GCA) is not well established. The objective of this chapter is to describe seasonal diet patterns of the coyote in the Guanacaste Conservation Area. During the eight months of fieldwork we collected coyote feces to determine their diet between the months of June 2019 and February 2020. The coyote feces were analyzed according to the percentages of frequency of occurrence between each feces, as well as the relative frequency between all the food items. In addition, samplings were separated according to their collection date between the dry and rainy season. In total 84 samples were collected, where 73.8% were found during the rainy season, while 26.2% during the dry season. Vegetation appeared as the most common grouped food item with 49.59% of the of the total diet; meanwhile, less common groups of the total diet were mammals (24.59%), arthropods (9.43%), birds (8.2%) and reptiles (4.1%). The most common food item and plant species was the nance (*Brysonima crassifolia*) with a relative frequency of 21.59%, which represents a key component in the coyote's diet. The most common mammal species were rodents (7.38%), eastern cottontail (*Sylvilagus floridanus*) (4.51%), agouti (*Dasyprocta punctata*) (2.87%) and white-tailed deer (*Odocoileus virginianus*) (2.05%). Furthermore, in the coyote's feces it was possible to identify the consumption of plastic (2.87%) in the diet. Additionally, there was a temporal difference in the eating habits ($P = 0.027$). The consumption of mammals increased by 14.52% during the dry season, meanwhile there was a drop of 15.63% in the consumption in vegetation during the dry season. The difference between the eating habits is a result of a reduction of water during the dry season as it directly affects the species abundance; in addition to the loss of vegetation and arthropods density. Therefore, the results of this chapter determined that coyotes are an important seed disperser within the GCA. Furthermore, the coyote is a key species as a medium predator that has a wide variation in its diet and is a key species in ecosystems undergoing restoration in the region.

Keywords: *Canis latrans*, coyote diet, dry tropical forest, eating habits, Guanacaste Conservation Area.

INTRODUCCIÓN

El coyote (*Canis latrans*) es un depredador omnívoro oportunista, ya que su alimentación se basa primeramente en mamíferos, aves, reptiles, insectos y fruta; sin embargo, la variación depende de la región, ecosistema, disponibilidad de presas y temporada en que se encuentre el coyote (Swingen *et al.* 2015). La mayoría de los estudios sugieren una preferencia de presas como conejos (*Sylvilagus spp.*) y en otros lugares como Virginia del Oeste, Estados Unidos los venados cola-blanca (*Odocoileus virginianus*) (Arias-Del Razo *et al.* 2011, Swingen *et al.* 2015, Vaughan & Rodríguez 1986). Por lo tanto, su preferencia de dieta puede variar dependiendo de la disponibilidad y composición de la red trófica en la que vive (Fedriani *et al.* 2001). Los cambios en los hábitos alimentarios del coyote pueden tener un efecto espacial y temporal, que según la temporada pueden variar (Schrecengost *et al.* 2008, Swingen *et al.* 2015, Vaughan & Rodríguez 1986).

Precisamente, la fluctuación temporal en la fructificación de diferentes frutas provocó una variación en el consumo en la dieta del coyote en Carolina del Norte, Estados Unidos (Swingen *et al.* 2015). Además, que la preferencia por frutos no está clara entre diferentes estudios sobre los hábitos alimenticios, dado que algunos determinan que las frutas y la vegetación son una porción esencial de su dieta, mientras, otros sólo lo mencionan como una pequeña fracción (Albers 2012, Larson *et al.* 2015, Swingen *et al.* 2015, Vaughan & Rodríguez 1986). No obstante, la ocurrencia en el consumo de vegetación es muy común en los coyotes (Morey & Gese 2007, Roehm & Moran 2013). En cuanto al consumo de frutos, muchos científicos no han categorizado al coyote como un dispersor de semillas o determinado el impacto que tiene el coyote en la regeneración de la vegetación (Roehm & Moran 2013, Silverstein 2005).

La temporada climática es un aspecto importante en el consumo de frutas y vegetación, por ejemplo, en el estudio hecho por Ward *et al.* (2018) observaron que el cambio en la selección de dieta va de acuerdo con la diferenciación en la selección de hábitat durante el invierno, *i.e.* cuando hubo consumo de venado cola blanca los ámbitos de hogar fueron reducidos, contrario al conejo que extendió los ámbitos de hogar del coyote. Incluso, el coyote responde a la disminución de su presa principal aumentando la selección de otras presas, por lo cual indica una plasticidad en su dieta de acuerdo a la disponibilidad (Prugh 2005). En consecuencia, la dieta de los depredadores depende de la densidad de la presa y su disponibilidad temporal, por lo que la

identificación y conocimiento sobre sus patrones de distribución y actividad ayudan en los mecanismos de selección de hábitat (Keim *et al.* 2011, Morey & Gese 2007). No obstante, estudios sobre la estructura alimenticia, selección de alimentos y patrones alimenticios temporales de la dieta del coyote en la región de Centroamérica son escasos, con sólo tres estudios documentados, en Costa Rica y Panamá.

Estos estudios de dieta en Costa Rica fueron definidos en sitios puntuales, por ejemplo, un estudio realizado por Vaughan y Rodríguez (1986), quienes compararon los hábitos espaciales de altura y hábitat de su dieta entre el Cerro de la Muerte y el Parque Nacional Palo Verde y temporales entre la temporada seca y lluviosa. Concluyeron que la dieta de preferencia de los coyotes son los mamíferos, seguido por las aves, además, hubo una diferencia en la variedad de especies por estacionalidad y hábitat. En el Parque Nacional Palo Verde, el ecosistema más parecido al Área de Conservación Guanacaste (ACG), determinaron que la preferencia en la dieta del coyote fue el chancho de monte (*Pecari tajacu*), seguido por el *Sigmodon hispidus*, y ganado (*Bos taurus*), sin embargo, hubo una preferencia muy baja por el conejo (*S. floridanus*) (Vaughan & Rodríguez 1986). Además, aparte de mamíferos, hubo una inclinación hacia reptiles, una menor para frutas y por último, aves e insectos.

Mientras en el ACG, Janzen (1983) describió que en las heces de coyote había semillas de *Manilkara zapota*, *Mastichodendron capriri*, *Alibertia edulis* y *Ficus*, y que estas semillas se encontraban durante la temporada seca. Adicionalmente, en el ACG Janzen (1983) encontró una preferencia por conejo, tepezcuintle (*Agouti paca*) y roedores como el *Liomys salvini* y *S. hispidus*. Asimismo, Janzen encontró escamas de reptiles, garrobos (*Ctenosaura similis*), serpientes y búhos, además, determinó cambios en su composición entre temporadas climáticas, por ejemplo, en enero aumenta el consumo de semillas y en marzo un 90% de la dieta se basó en *S. hispidus*.

En cuanto al resto de Centroamérica, solo se conoce parcialmente la dieta de los coyotes en Panamá, donde establecieron que tuvo una preferencia por frutas, pero también depreda animales domésticos principalmente aves de producción y terneros (Ortega *et al.* 2018). Adicionalmente, en el Pacífico de México en el bosque deciduo, determinaron que la preferencia en los hábitos alimentarios del coyote fueron los mamíferos y luego vegetación, reptiles, insectos y aves lo cual sigue la tendencia de los resultados encontrado en Carolina del Norte y en Panamá

sobre la preferencia de la dieta basada en mamíferos y frutas (Hidalgo-Mihart *et al.* 2001, Swingen *et al.* 2015).

El carroñeo en coyotes es común, especialmente en sitios donde los ámbitos hogar del depredador clave y el coyote están superpuestos. Por ejemplo, en Montana, Estados Unidos, el carroñeo de presas grandes aumentó durante el invierno debido a la fluctuación y la disponibilidad de presas consumidas por el lobo (Arjo *et al.* 2002). En algunas áreas los coyotes obtuvieron un alto porcentaje de su dieta a través del carroñeo (Arjo *et al.* 2002, Bekoff & Wells 1980, Gese & Grothe 1995, Paquet 1992), mientras, en el ACG, Janzen (1983) observó carroñeo de conejos y ganado cerca de la orilla de las carreteras por parte del coyote. La cercanía de estas vías de comunicación da la oportunidad de que los coyotes puedan carroñar especies atropelladas (Hill *et al.* 2018). Incluso, en el ACG han reportado carroñeo de caballos (*Equus ferus*) por coyotes en el Sector Santa Elena (com. pers. V. H. Montalvo)

El consumo de desechos humanos también es común en esta especie y ha sido reportado en el ACG y en zonas urbanas, donde hay un incremento en la densidad de coyote y el consumo de desechos humanos (Fedriani *et al.* 2001, Janzen 1983, Morey & Gese 2007). La relación entre el consumo de desechos humanos por parte del coyote se debe al comportamiento oportunista previamente registrado, pero en realidad, la mayoría de los estudios indican que su consumo es una fracción pequeña de su dieta (Gehrt 2007, Gehrt & Riley 2010). Además, el consumo de desechos humanos no es prerequisite para la adaptación del coyote en una zona urbanizada, por lo tanto, no es comida de preferencia para estos animales (Newsome *et al.* 2015).

En tanto, se ha demostrado que la dieta del coyote tiene un efecto en la cascada trófica controlando los pequeños vertebrados, los cuales afectan la diversidad de aves (Crooks & Soulé 1999, Estes *et al.* 2011). En la ausencia del coyote, las poblaciones de vertebrados pequeños aumentan, lo cual provoca una caída en la biodiversidad de aves (Crooks & Soulé 1999). Como consecuencia, estas investigaciones de dieta han demostrado que el coyote es un mesopredador debido al efecto en los niveles tróficos inferiores que controlan la composición de la biodiversidad en las aves y especies menores (Estes *et al.* 2011, Henke & Bryant 1999). Incluso, por ser un omnívoro y sumado a otros estudios que han reportado un alto consumo de frutas, se respalda el hecho de que el coyote tiene el potencial de ser un dispersor de semillas clave (Morey & Gese 2007, Roehm & Moran 2013, Silverstein 2005). Como resultado, la dinámica en la

selección de alimentos del coyote es muy variable, y por esta razón su conocimiento es vital para entender su rol en el ecosistema con el fin de enfocar las decisiones de conservación y manejo para el coyote, y sus presas en el ecosistema. Por lo tanto, este estudio busca determinar los hábitos alimenticios temporales del coyote en el Área de Conservación Guanacaste, Costa Rica.

ÁREA DE ESTUDIO

El Área de Conservación Guanacaste (ACG) (10°50' N y 85°30' W) se ubica al noroeste de Costa Rica en la provincia de Guanacaste entre el mar Pacífico y la Cordillera de Guanacaste (figura 1). Comprende un solo bloque biogeográfico de varias áreas silvestres protegidas con una extensión de 163,000 ha, las cuales incluyen el Parque Nacional Santa Rosa, Parque Nacional Guanacaste, Parque Nacional Rincón de la Vieja, Refugio Nacional de Vida Silvestre Junquillal y la Estación Experimental Forestal Horizontes (ACG 2020). Asimismo, la elevación del ACG va desde el nivel del mar hasta 1.916 msnm en el Volcán Santa María que está ubicado en la cordillera de Guanacaste.

El ACG inició en 1989 como una entidad semi-descentralizada, parte de un ejercicio a nivel de paisaje ecosistémico de restauración desde las tierras bajas de bosque seco hasta la cordillera volcánica de Guanacaste de bosque húmedo (Janzen & Hallwachs 2019). Esta área contiene cuatro de los cinco ecosistemas principales del trópico: marino/costero que incluye arrecifes de coral, bosque seco, bosque tropical, bosque nuboso y bosque lluvioso (SINAC 2016). Adicionalmente, en esta área se ubican los bosques secos mejor conservados de Centro América (Janzen 1988).

El ACG mantiene una gran riqueza de biodiversidad de al menos 650,000 especies multicelulares, con 7,000 especies de flora, 900 especies de fauna, 500 especies de aves, 40 especies de murciélago y cuatro de las seis especies de felinos que se encuentran en Costa Rica. Adicionalmente, el ACG abarca una biodiversidad extraordinaria de invertebrados con 20,000 especies de escarabajos, 13,000 especies de hormigas, abejas y avispa y 8,000 especies de mariposas (Janzen & Hallwachs 2019, UNESCO 2020). El clima es cálido con dos estaciones, un periodo seco comprendido entre diciembre y abril, y un periodo lluvioso que va de mayo a noviembre. La temperatura media anual de 28°C y oscila entre los 22 y 33°C, con una precipitación media anual de 1.696 mm, según la Estación Automática de Santa Rosa.

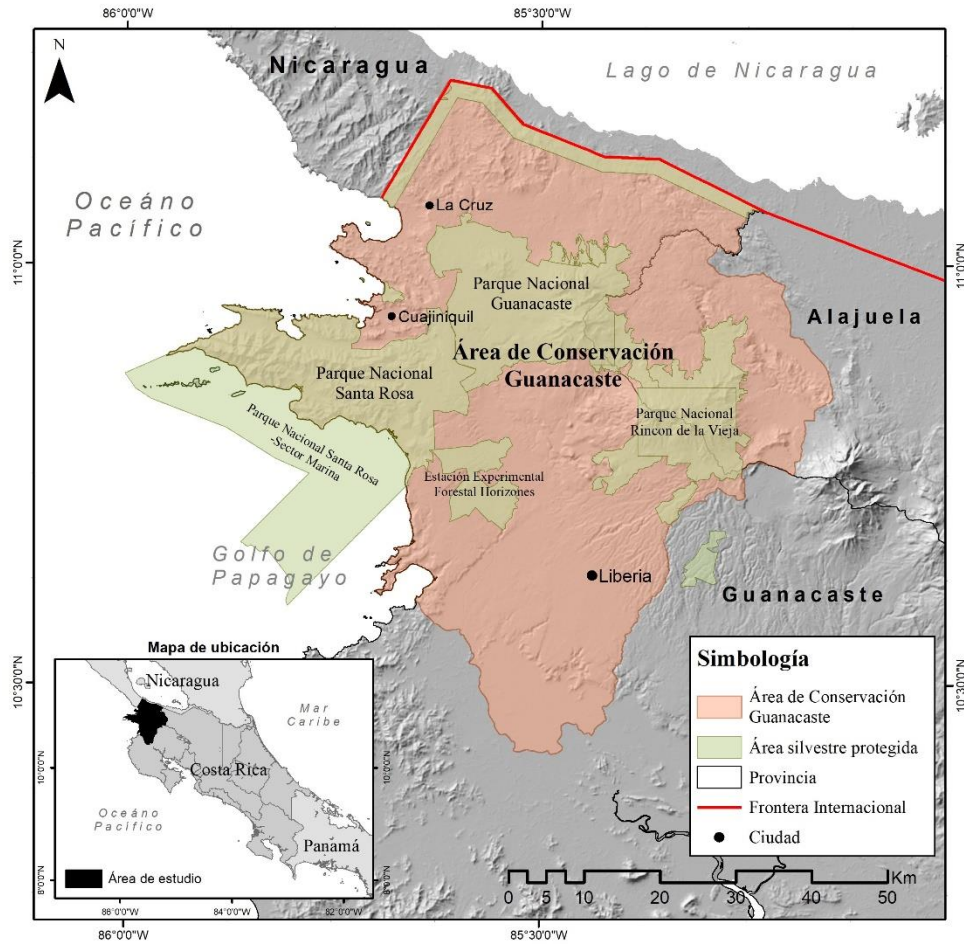


Figura 1. Localización de las áreas silvestres protegidas que se encuentran en el Área de Conservación Guanacaste, Costa Rica, 2019.

MÉTODOS

El trabajo de campo y la recolección de heces de coyote tuvo una duración de ocho meses, entre los meses de junio de 2019 y febrero de 2020. El método de recolección fue mediante caminatas en los senderos identificados con la presencia de coyote. Las mismas se realizaron aproximadamente una vez a la semana en los senderos principales dentro del Parque Nacional Santa Rosa y el Parque Nacional Guanacaste, específicamente en el Sector Santa Elena, el Sector Santa Rosa y el Sector Pocosol. Las muestras se identificaron por un conjunto de características tales como su morfología, si contiene pelos, huellas cercanas y por el uso de cámaras trampa en dichos senderos.

Para identificar las muestras de heces primero se colocaron en un baño de agua con detergente por 48 horas, y luego se colocaron en un colador con una malla fina para separar los componentes microscópicos y macroscópicos. Las muestras lavadas se desecaron en un horno a 90°C por 24 horas. Después de secarlas, se separaron los componentes macro tales como huesos, pelos, pieles, plumas, semillas, artrópodos, cáscaras de huevos, materiales vegetales, plásticos y otros materiales, agrupándolos de acuerdo con su filo y clase para identificar las especies. Se identificaron especies de mamíferos por los patrones cuticulares y medulares de los pelos, tales como color y tamaño, utilizando la guía ilustrada de pelos de Juárez-Sánchez *et al.* (2007), además, se comparó el material de campo con colecciones del laboratorio del ICOMVIS de la Universidad Nacional de Costa Rica. Por lo tanto, las plumas, pieles de reptil, artrópodos y especies no identificadas se agruparon de acuerdo con su clase. Para la identificación de la vegetación se consultó a expertos de la Universidad Nacional de Costa Rica. Por último, se agrupó todo el contenido de desechos humanos.

$$FR \% = \frac{\# \text{ de muestras}}{\# \text{ total de muestras}} \times 100 \quad FO \% = \frac{\# \text{ de muestras}}{\# \text{ total de heces}} \times 100$$

Para calcular el porcentaje de la frecuencia de ocurrencia (FO) de las especies, se tomó la frecuencia del número de muestras de cada especie entre el número de heces total. Para calcular el porcentaje de la frecuencia relativa (FR), se tomó el número de muestras de cada especie entre el número total de muestras. Se separaron las muestras conforme su fecha de recolección, entre temporada seca y lluviosa y se hizo una prueba de Pearson para identificar si hubo una diferencia temporal entre sus hábitos alimentarios por clase de especie.

RESULTADOS

Durante el período del estudio, se recolectó un total de 84 muestras de heces que fueron tomadas en los senderos. De estas muestras, 62 (73.8%) fueron encontradas durante la temporada lluviosa, mientras 22 (26.2%) corresponden a la temporada seca. Se registró un total de 15 especies y 8 grupos de clases que no fue posible identificar (cuadro 1). La vegetación fue uno de los ítems más comunes (49.59%) y con menor cantidad le siguieron los mamíferos (24.59%), artrópodos (9.43%), aves (8.2%) y reptiles (4.1%). La especie vegetal más común fue el nance (*Brysonima crassifolia*) con una frecuencia relativa de 21.72% y la frecuencia de ocurrencia de 63.1%, lo cual representa un componente clave en la dieta del coyote para este estudio. El consumo de zacate (*Poaceae spp.*) representó una porción importante en su dieta con una frecuencia relativa de 11.07%, junto con el guaitil (*Genipa americana*) con un 6.15%, y semillas del níspero (*Manilkara zapota*) que tuvieron una frecuencia relativa de un 4.1% de la dieta total.

Las especies más comunes de mamíferos fueron los roedores (7.38%), el conejo (*S. floridanus*) (4.51%), la guatusa (*Dasyprocta punctata*) (2.87%) y el venado cola-blanca (*O. virginianus*) (2.05%). Se pudo identificar sólo dos especies de aves, el pájaro bobo (*Momotidea spp.*) y una lora (*Psittacide spp.*), para los dos hubo una ocurrencia de 0.43%. Además, se determinó la presencia de otras aves sin identificar (4.51%) y una ocurrencia de 2.87% de cáscaras de huevo. En los artrópodos, solo se pudo identificar dos órdenes: los escarabajos (*Coleoptera spp.*) (3.28%) y los saltamontes (*Orthoptera spp.*) (6.15%), lo cual representa una fuente importante de su dieta. Además, en la clase de los reptilites, la especie más común fue el garrobo (*Ctenosaura similis*) (1.23%), sin embargo, hubo una ocurrencia de 2.05% de escamas de culebra que no se pudo identificar. También, en las heces de coyote se pudo identificar 7 ejemplos de plástico (2.87%), así como comida humana (0.82%): maíz y manzana, lo cual representa un total de 3.69% de la ocurrencia antropogénica de su dieta.

Cuadro 1. Porcentaje de tipos de alimentos identificados en 84 heces de coyote (*Canis latrans*) colectadas en el Parque Nacional Santa Rosa y el Parque Nacional Guanacaste, Costa Rica, con la frecuencia de ocupación (FO) y la frecuencia relativa (FR) entre junio 2019 a febrero 2020, 2019.

	Temporada lluviosa May-Nov			Temporada seca Dec-Abr			Total		
	Número de heces = 62			Número de heces = 22			Número de heces = 84		
	Número	FO %	FR %	Número	FO %	FR %	Número	FO %	FR %
Mamíferos	45	72.58	22.17	15	68.18	36.59	60	71.43	24.59
<i>Dasyprocta punctata</i>	5	8.06	2.46	2	9.09	4.88	7	8.33	2.87
<i>Odocoileus virginianus</i>	2	3.23	0.99	3	13.64	7.32	5	5.95	2.05
<i>Procyon lotor</i>	2	3.23	0.99	0	0	0	2	2.38	0.82
<i>Sciurus variegatoides</i>	1	1.61	0.49	0	0	0	1	1.19	0.41
<i>Spilogale putorius</i>	2	3.23	0.99	0	0	0	2	2.38	0.82
<i>Sylvilagus floridanus</i>	7	11.29	3.45	4	18.18	9.76	11	13.1	4.51
<i>Canis lupus</i>	0	0	0	1	4.55	2.44	1	1.19	0.41
<i>Tamandua mexicana</i>	1	1.61	0.49	0	0	0	1	1.19	0.41
Roedores	18	29.03	8.87	0	0	0	18	21.43	7.38
Otros mamíferos	7	11.29	3.45	5	22.73	12.20	12	14.29	4.92
Aves	18	29.03	8.87	2	9.09	4.88	20	23.81	8.2
<i>Momotidea spp</i>	1	1.61	0.49	0	0	0	1	1.19	0.41
<i>Psittacide spp</i>	1	1.61	0.49	0	0	0	1	1.19	0.41
Otras aves	10	16.13	4.93	1	4.55	2.44	11	13.10	4.51
Huevos	6	9.68	2.96	1	4.55	2.44	7	8.33	2.87
Reptiles	7	11.29	3.45	3	13.64	7.32	10	11.9	4.10
<i>Ctenosaura similis</i>	2	3.23	0.99	1	4.55	2.44	3	3.57	1.23
Culebra	3	4.84	1.48	2	9.09	4.88	5	5.95	2.05
Otros reptiles	2	3.23	0.99	0	0	0	2	2.38	0.82
Artrópoda	21	33.87	10.34	2	9.09	4.88	23	27.38	9.43
<i>Coleoptera spp</i>	8	12.9	3.94	0	0	0	8	9.52	3.28
<i>Orthoptera spp</i>	13	20.97	6.4	2	9.09	4.88	15	17.86	6.15
Vegetación	106	170.97	52.22	15	68.18	36.59	121	144.05	49.59
<i>Brysonima crassifolia</i>	53	85.48	26.11	0	0	0	53	63.1	21.72
<i>Poaceae spp</i>	25	40.32	12.32	2	9.09	4.88	27	32.14	11.07
<i>Genipa americana</i>	15	24.19	7.39	0	0	0	15	17.86	6.15
<i>Guazuma ulmifolia</i>	0	0	0	2	9.09	4.88	2	2.38	0.82
<i>Manilkara zapota</i>	0	0	0	10	45.45	24.39	10	11.9	4.1
Otras semillas	7	11.29	3.45	1	4.55	2.44	8	9.52	3.28
Otras frutas	6	9.68	2.96	0	0	0	6	7.14	2.46
Molusca	0	0	0	1	4.55	2.44	1	1.19	0.41
Otros	6	9.68	2.96	3	13.63	7.32	9	10.71	3.69
Plástico	4	6.45	1.97	3	13.64	7.32	7	8.33	2.87
Comida humana	2	3.23	0.99	0	0	0	2	2.38	0.82
Total	203		100	41		100	244		100

Se observó que hay una diferencia significativa en los hábitos alimenticios (Pearson, $\chi^2 = 14.264$, $df = 6$, $P = 0.027$) entre la temporada lluviosa y seca. La mayoría de las diferencias ocurrieron en el consumo de mamíferos, el cual aumentó en un 14.52% durante la temporada seca; también, se observó un aumento en el consumo de reptiles en un 3.99% durante la temporada seca; por otro lado, el consumo de los demás grupos se redujo. Sin embargo, hubo un cambio leve temporal en la ocurrencia de la dieta en los mamíferos dado que en la estación lluviosa es de 72.58% y en la estación seca es de 68.18%. El consumo de la vegetación, los artrópodos y las aves tuvieron el cambio temporal más notable dado que fueron más consumidos durante la temporada lluviosa. La vegetación tuvo un cambio de 15.63% debido a que varias de las especies solo se consumieron durante una temporada o la otra, mientras, en las aves se observó una reducción de 3.99% y los artrópodos tuvieron un cambio de 5.46%. Durante la estación lluviosa el alimento más importante fue el nance que tuvo 26.11% de la dieta y estuvo presente en el 85% de las heces.

La vegetación tuvo cambios entre las especies entre temporadas, por ejemplo, hubo 7.39% semillas de guaitil (*G. americana*) en la temporada lluviosa, pero durante la temporada seca el alimento de mayor consumo fue el níspero con una ocurrencia de 24.39%. La ocurrencia de la vegetación en las heces tuvo el cambio más grande, de un 107.97% durante la temporada lluviosa a un 68.18% durante la temporada seca, luego hubo una reducción temporal en el consumo de artrópodos con 33.87% durante la temporada lluviosa a 9.09% en la temporada seca. Por otro lado, no hubo cambio en la ocurrencia en la dieta en cuanto a aves, reptiles, y otros. El alimento más destacado de los mamíferos en la temporada lluviosa fueron los roedores con un 8.87% de la dieta, seguido de otros mamíferos que no fueron posible identificar (12.2%) y conejos (9.74%). En contraste, durante la temporada seca el conejo con un 4.51% fue el alimento más abundante. Además, el número de especies por muestra de heces entre temporada cambió, por lo que en la temporada lluviosa hubo un 3.2 de especies por heces y durante la temporada seca solo 1.83 de especies por heces.

DISCUSIÓN

Los hábitos alimentarios del coyote permiten percibir las características de la historia natural del coyote dentro el ACG. Su distribución actual es bastante amplia, comprende desde Alaska hasta Panamá, por lo tanto, atraviesa varios tipos de ecosistemas, hábitats y estaciones climáticas por lo que le es necesario adaptarse con facilidad a diferentes ambientes ecológicos (Hody & Kays 2018). La adaptación evolutiva del coyote lo define como un mesopredador que tiene un amplio espectro alimenticio, ya que es una especie oportunista (Estes *et al.* 2011, Henke & Bryant 1999). Esta adaptabilidad es una característica vital, por lo que es necesario establecer sus hábitos alimenticios para establecer la manera en que la disponibilidad de presas y la fluctuación de las fructificaciones de los árboles son dos variables que determinan su dieta (Roehm & Moran 2013, Silverstein 2005, Swingen *et al.* 2015, Vaughan & Rodríguez 1986). Como resultado, se pudo concluir en este estudio que la frecuencia relativa en el consumo de frutas se destacó como la fuente más importante de la dieta del coyote en el ACG, representando un 49.59% de la dieta; en particular, con una frecuencia relativa de 26.11% el nance, ubicándose como el alimento más común durante la estación lluviosa. Incluso, el alimento más frecuente durante la estación seca fue el níspero con una frecuencia de 24.39%. De tal forma, podemos concluir que la fruta es la fuente de alimento más importante para el coyote en el ACG en las dos estaciones climáticas.

La frecuencia se calculó de dos formas, la relativa que representa la porción de la dieta entre el total de cada especie/objeto encontrado y la ocurrencia que es la porción de la dieta encontrada entre el número total de heces. En este estudio hubo una diferencia estadística entre la temporada lluviosa y seca del número de ejemplos de cada grupo en el hábitat. Sin embargo, la diferencia temporal climática entre la frecuencia de ocurrencia se mantuvo en mamíferos, aves, reptiles y otros, mientras para la vegetación, los moluscos y los artrópodos presentaron un cambio en la ocurrencia temporal. De tal manera, el cambio en la frecuencia relativa en mamíferos, aves y reptiles entre temporadas climáticas es producto de la reducción en el consumo de vegetación y artrópodos provocado por el cambio a la temporada seca. Por lo tanto, el porcentaje de ocurrencia en el consumo entre cada grupo se mantiene de acuerdo a su preferencia en el tipo de dieta con algunas variaciones entre especies, ya sea mamíferos, reptiles o aves. Esta variación entre especies se debe a los cambios entre los patrones de actividad,

temporales o hasta de densidad; por otro lado, los cambios en la densidad de vegetación y artrópodos es evidentemente provocada por los escasos de agua durante la temporada seca por lo que su consumo fue más bajo, en comparación con los demás grupos.

El carroñeo por parte del coyote en la dieta es difícil de identificar, debido a que no se puede diferenciar qué especie muerta es la consumida. Sin embargo, se conoce que el coyote tiene un comportamiento carroñero dado que se le ha visto comer animales muertos como caballos, vacas, conejos, garrobos, serpientes, búhos y pequeños roedores en el ACG (Janzen 1983). Incluso, se encontró en su comportamiento en Montana, Estados Unidos, que el carroñeo de presas grandes aumentó durante el invierno debido a la fluctuación de la disponibilidad de comida consumida por el lobo (*Canis lupus*) (Arjo *et al.* 2002). En el ACG, en los últimos años se ha reportado el carroñeo de un coyote sobre una tortuga marina que fue depredada por un jaguar en la Playa Nancite (Escobar-Lasso 2017). También existe información sobre el carroñeo por parte del coyote de las presas que el jaguar ha matado en el Sector de Santa Elena, tales como caballos (com. pers. V. H. Montalvo). Por el momento, no se ha descrito la dinámica entre el carroñeo de coyotes y las presas que ha matado el jaguar en el ACG o en la región.

De acuerdo con los estudios sobre la dieta del coyote, existe una variación amplia de hábitos alimenticios, la misma se basa en mamíferos, insectos y fruta, sin embargo, la variación depende en la región, ecosistema, disponibilidad de presas y temporada en que se encuentre el coyote (Hidalgo-Mihart *et al.* 2001, Swingen *et al.* 2015). Adicionalmente, existe una variación entre varias órdenes como vegetación, mamíferos, insectos, reptiles y aves, pero al mismo tiempo otro alimento ha aumentado en los últimos años, lo que ha causado preocupación, y es el grupo de alimentos antropogénicos que va desde plástico hasta alimentos humanos (Fedriani *et al.* 2001, Hidalgo-Mihart *et al.* 2001, Swingen *et al.* 2015). La variación se debe a que en cada región existe una variación de presas y diferentes dinámicas ecológicas que pueden cambiar la disponibilidad, así mismo puede haber diferentes estrategias adaptativas y evolutivas que modifiquen la selección y forrajeo de alimentos. De tal forma, la alta variedad en la dieta del coyote refleja su comportamiento oportunista ya que está basada en su amplio forrajeo de alimentos a disponibilidad.

No obstante, el estudio por Vaughan y Rodríguez (1986) en Palo Verde y Cerro de la Muerte, Costa Rica, indica que la frecuencia relativa de consumo baja en la vegetación,

presentándose entre un 7.6 y un 15.6 % de la dieta, lo cual no concuerda con los resultados de este estudio. Incluso, existe una variación en otros estudios en el porcentaje de frutas y vegetación en la dieta (Albers 2012, Vaughan & Rodríguez 1986). Esto se debe a que la vegetación forma una gran porción de la dieta en un estudio en Carolina del Norte, Estados Unidos, por lo que se cuestionan los métodos de identificación y recolección de heces en el estudio por Vaughan y Rodríguez (Swingen *et al.* 2015). La morfología y características de las heces de coyote no está bien definida, por ejemplo, las heces recolectadas en el ACG entre junio y septiembre eran de nances, pero sus características morfológicas no concordaban con lo descrito. Por lo tanto, existe una posibilidad de que, en muchos estudios, como el de Vaughan y Rodríguez (1986) haya un sesgo en la recolección de muestras y descarten muchas heces que potencialmente son de coyote, por no cumplir con las características y morfologías descritas. Este sesgo de datos en las heces es recurrente, por ejemplo, en un estudio hecho por Monterrosa *et al.* (2012) se describe cómo la identificación errónea entre científicos es común, debido a que la identificación correcta de las heces del zorro rojo (*Vulpes vulpes*) fue solo del 86%, lo que significa que las demás heces contempladas en el estudio fueron de otra especie.

La vegetación, fue de importancia primaria en este estudio, de tal manera, que la preferencia primaria de la dieta del coyote fue el nance, siendo una especie bastante común en el ACG y su consumo está correlacionado directamente con su fructificación entre mayo y agosto. Incluso, la demás vegetación como las semillas de guaitil (*G. americana*) y el níspero tuvieron presencia temporal, mostrando una correlación directa entre el ciclo temporal de la fructificación de las diferentes especies de árboles y el consumo de frutas. El zacate (*Poaceae spp.*) tuvo preferencia primaria en la dieta del coyote, con una frecuencia relativa de 11.07%, pero el cambio temporal debida a la pérdida de vegetación durante la estación seca, mostró una reducción de la frecuencia relativa pasando de un 12.32% durante la temporada lluviosa a un 4.88% en la temporada seca. Adicionalmente, debido a la estación seca, la fructificación de varias especies en el bosque seco disminuye considerablemente, con algunas excepciones, por ejemplo, el guácimo (*Guazuma ulmifolia*), níspero (*Manilkara zapota*), y el roble encino (*Quercus eloides*) (Gargiullo *et al.* 2008). Janzen (1983) anteriormente ha descrito el consumo de níspero en su estudio sobre el coyote en el ACG y en el estudio de Vaughan y Rodríguez (1986) se describió el guácimo, por lo que indica que existe una sobreposición de algunas semillas encontradas anteriormente en este estudio. Lo anterior refleja la importancia del consumo de

vegetación en la dieta del coyote, que concuerda con los resultados obtenidos en este estudio, recalcando la importancia que tiene el coyote en la dispersión de las semillas, característica importante para la recuperación de hábitats en regeneración (Roehm & Moran 2013, Silverstein 2005). Hay que reconocer que la alta frecuencia de las heces con frutas provoca un sesgo en los datos dado que el valor energético de las frutas es bajo, por lo que es necesario un consumo alto para lograr un valor neto energético diario. De igual forma, no hay duda de la relación entre la vegetación y el coyote en el ACG, lo que lo ubica posiblemente como una especie crucial para la recuperación de los bosques. Aunque aún hay que evaluar la efectividad de la germanización de las semillas para establecer la efectividad de las semillas que depositan en el ACG, no cabe duda que el coyote es un dispersador vital tanto en el ACG como en la región (Silverstein 2005). Incluso, el hecho de que el coyote seleccione áreas alteradas y perturbadas indica cómo éste, al ser un dispersador de semillas, puede regenerar bosques en áreas perturbadas (Boisjoly *et al.* 2010).

El segundo alimento más común en la dieta del coyote en el ACG fueron los mamíferos con una frecuencia de 24.59% por lo que son de suma importancia. La frecuencia relativa en el consumo de mamíferos presentó el cambio más amplio, pasando de un 22.17% en la temporada lluviosa a un 36.59% en la seca. En este estudio se pudo establecer que la preferencia de presa entre los mamíferos en el ACG son los roedores y luego el conejo. Por razones fuera del alcance de este estudio, la identificación de roedores no fue posible debido a la falta de material académico al respecto. Sin embargo, se pudo establecer la importancia de los roedores durante la estación lluviosa, siendo una presa preferida, mientras el conejo lo fue durante la estación seca. La preferencia del conejo refleja lo encontrado en otros estudios, estableciendo que son una presa vinculada directamente con el coyote (Arias-Del Razo *et al.* 2011). Sin embargo, la preferencia por los roedores está subestimada, dado que no se pudo identificar una especie particular, no obstante, encontraron en el estudio por Morey & Gese (2007) el mismo resultado donde demostraron que son el componente más importante de su dieta, lo cual no se refleja en otros estudios.

En Costa Rica, Vaughan y Rodríguez (1986) encontraron un patrón similar de los conejos como presas principales, pero sólo en el ecosistema del páramo del Cerro de la Muerte. Sin embargo, solo doce ejemplos de mamíferos no se pudieron identificar de sesenta, por lo que

igual podemos tener una buena idea del consumo de los mamíferos en los hábitos alimenticios de los coyotes. Otras presas importantes son la guatusa (*D. punctata*) y el venado cola-blanca (*O. virginianus*). Estas dos presas son mencionadas en otros estudios recalcando la misma preferencia, incluso, en Costa Rica se ha descrito que el coyote come venados y tepezcuintles (*Agouti paca*) y en Virginia del Oeste, Estados Unidos, se encontró preferencia por los venados (Albers 2012, Swingen *et al.* 2015, Vaughan & Rodríguez 1986). Hay que tomar en cuenta que existe una posibilidad de confundir datos entre la guatusa y el tepezcuintle, ya que la morfología de los pelos es bastante parecida y es posible una identificación errónea en este estudio o en el estudio de Vaughan y Rodríguez (Juárez-Sánchez *et al.* 2007). El consumo de un perro doméstico (*Canis lupus familiaris*) por el coyote es un acontecimiento particular, ya que no es parte usual de la dieta, sin embargo, esto puede haber sido un evento singular donde cazó un perro en un pueblo cercano, o bien se trató de un perro que pudo haber sido atropellado y el coyote aprovechó la oportunidad. La ocurrencia temporal en el consumo de mamíferos en las heces de coyote se mantuvo, por lo que se puede asumir que el porcentaje de consumo de mamíferos se mantiene, sin embargo, la variación entre grupos de especies cambia la frecuencia relativa en la dieta del coyote. Por lo tanto, esta variación entre grupos se refleja en el cambio en el consumo de vegetación y artrópodos en la dieta, por lo podría ser el factor determinante en la variación temporal en los hábitos alimenticios. Como resultado, podemos afirmar que existe una marcada estacionalidad entre la temporada lluviosa y seca entre los mamíferos, esto se debe a que la disponibilidad de frutas baja, lo que se compensa con el forrajeo de presas.

En relación con los reptiles, su consumo es bajo, aunque tuvo un aumento durante la temporada seca y es considerado de importancia secundaria. La especie más común en la dieta del coyote en el ACG fue el garrobo con una frecuencia relativa de 4.1%. La baja en el consumo de reptiles, tales como el garrobo, se debe a la fisiología de muchos de los reptiles que está caracterizada como una ectotermia, de tal forma, su actividad está correlacionado con el tiempo del día y durante las noches se esconden debajo de la tierra (Burger & Gochfeld 1991). La mayor actividad del coyote es nocturna, por lo que sus patrones de actividad no concuerdan; el hecho de que los garrobos se escondan debajo de la tierra provoca que sólo durante el día puedan cazarlos (Gese *et al.* 2012, Kitchen *et al.* 2000, Poessel *et al.* 2016, Quinn 1997). Por añadidura, el aumento del consumo del garrobo durante la temporada seca se debe a que la pérdida de vegetación provoca un aumento en el tiempo de forrajeo para recompensar la pérdida de la

diversidad de alimento. Además, otra explicación es que durante la temporada seca la temperatura aumenta, así como las horas del sol, dando como resultado que también aumenta la actividad los garrobos durante el día y como consecuencia aumenta su probabilidad de ser cazados. Incluso, su frecuencia de ocurrencia se mantuvo, por lo que se puede asumir que su forrajeo y preferencia entre temporadas climáticas se mantiene igual, el cambio es en la frecuencia relativa debido a la disminución en el consumo de vegetación y artrópodos durante la temporada seca. Como resultado, es evidente que los reptiles conforman un alimento importante, aunque por la diferencia entre los patrones de actividad se produce una reducción en la ocurrencia total en la dieta.

Con respecto al consumo de aves, este estudio refleja su importancia secundaria como parte de los hábitos alimentarios del coyote. Esto se debe a que tuvo una frecuencia relativa de 8.2% de la dieta total, donde un 5.33% era de aves y un 2.7% de cáscaras de huevo, con una preferencia durante la temporada lluviosa encima de la seca. El consumo de aves por coyotes es común (Morey & Gese 2007), incluso la introducción de un mesopredador a un nuevo hábitat ha causado extinciones de ciertas especies de aves en áreas alteradas (Crooks & Soulé 1999). Sin embargo, el consumo de aves es bastante variado entre los estudios, esto se debe a una variación de disponibilidad en el ecosistema o incluso un sesgo en la identificación. Por ejemplo, en Costa Rica, Vaughan y Rodríguez (1986) establecieron que la dieta está conformada por un 10% de aves en Palo Verde y un 21.4% en Cerro de la Muerte, lo cual indica una variación en la disponibilidad y ecosistema. En la mayoría de los estudios el consumo de aves es menor que el de mamíferos, y eso se debe a que al poder volar, son más difíciles de cazar. Debido a esta dificultad, el coyote recurre al carroñeo, tal como lo describe Janzen (1983), quien identificó carroñeo de aves como búhos, en la orilla de la calle. La identificación de cáscaras de huevo es una novedad en los estudios de dieta debido a que la mayoría no las toman en cuenta como una fuente de alimento (Schrecengost *et al.* 2008). Sin embargo, en este estudio se pudo establecer que el consumo de huevo tuvo una frecuencia de 2.87% de ocurrencia, volviéndose una fuente considerable en comparación con otros ejemplos en la dieta. La baja frecuencia de huevos en estudios refleja un sesgo en los datos, debido al impacto que tienen este y otros depredadores sobre aves que anidan en el suelo (Crooks & Soulé 1999). La ocurrencia de aves en las heces del coyote se mantuvo, aunque la frecuencia relativa cambio entre temporadas, lo cual indica que su consumo se mantiene, pero el cambio de variación relativa con otras especies se diferencia por la

pérdida de consumo de vegetación y artrópodos durante la temporada seca. Como resultado, el consumo de aves y huevos tiene una preferencia menor en la dieta del coyote en el ACG, esto se debe a dificultades en el forrajeo de aves al ser una presa difícil de cazar, incluso, el consumo puede ocurrir por carroñeo.

Por otro lado, los artrópodos presentan una importancia secundaria en la dieta del coyote para este estudio. El cambio entre temporadas climáticas cambió la frecuencia relativa en su consumo, pasando de un 10.34% durante la temporada lluviosa a un 4.88% en la seca. Sin embargo, la ocurrencia entre temporadas climáticas cambió, esto se debe a que durante la temporada seca la abundancia y densidad de insectos disminuye bastante por la ausencia de agua y vegetación, lo que explica la baja ocurrencia en el consumo (Janzen & Schoener 1967). En este estudio sólo se pudo identificar el consumo de escarabajos (*Coleoptera spp*) y saltamontes (*Orthoptera spp.*), específicamente, hubo una preferencia de saltamontes por encima de los escarabajos. Estudios en Palo Verde indican que hay una similitud entre el porcentaje relativo del consumo de artrópodos con un 9.7% y con una preferencia también por los saltamontes. Se documenta otro estudio con un patrón similar de ~10% en el consumo de artrópodos (Albers 2012, Hidalgo-Mihart *et al.* 2001, Schrecengost *et al.* 2008). Incluso, en el estudio hecho por Hidalgo-Mihart *et al.* (2001) se evidenció que la ocurrencia temporal climática en el consumo de artrópodos en las heces del coyote cambió, tal como ocurrió en este estudio, por lo que se puede determinar que existe una alteración de dieta temporal en respuesta al cambio en la abundancia de artrópodos y vegetación. Como resultado, el consumo de artrópodos presenta una similitud en este y otros estudios.

En relación con el grupo de otros y molusca, es probable que exista una preferencia terciaria por los desechos humanos y otros alimentos no comunes. En este estudio hubo una frecuencia relativa de 3.69% en el consumo de otros, reportando una diferencia en la estación climática con preferencia durante la estación seca. Además, ocurrió un leve aumento en la ocurrencia durante la temporada seca, por lo que se puede asumir un aumento en el consumo en los desechos humanos relacionado con la reducción de vegetación y artrópodos disponibles durante la estación seca. En el caso del molusca solo hubo un fragmento de cáscara dentro de las heces, lo cual pudo haber sido un consumo aleatorio. Con respecto al consumo de desechos humanos solo se ha reportado en el ACG por Janzen (1983) donde describe que consumen carne

comercial, sobras de mesa y frutas domésticas. En este estudio se encontró maíz y manzanas, ambas consideradas frutas domésticas, además, se pudo observar plástico en las heces con una frecuencia relativa de 2.87% y una ocurrencia de 8.33% entre todas las heces en el ACG, reflejando así el abundante consumo de desechos humanos y el peligro que existe con las malas prácticas en los desechos no ordinarios. Se observó como el consumo de estos desechos es común para el coyote, ya que en zonas urbanas generalmente hay altas densidades de coyotes (Fedriani *et al.* 2001). Por ser una especie oportunista, el consumo de desechos humanos se refleja claramente, aunque la mayoría de los estudios indican que el consumo de desechos humanos en la dieta del coyote es una fracción muy pequeña de su dieta (Gehrt 2007, Gehrt & Riley 2010). Además, en este estudio y en otros, se ha encontrado que la selección de desechos humanos no es de preferencia para los coyotes (Newsome *et al.* 2015). Como resultado, su consumo tiene una preferencia menor y de importancia terciaria, sin embargo, podemos determinar y medir con datos el impacto humano en la vida silvestre.

CONCLUSIONES

Como resultado, los hábitos alimentarios del coyote en el Área de Conservación Guanacaste tienen una preferencia primaria por la vegetación y luego por los mamíferos, con una preferencia secundaria de artrópodos, aves y reptiles, y por último, con una preferencia terciaria por desechos humanos y moluscos. El número de especies/objetos entre los grupos de especies reportaron evidencia estadística para las diferencias entre la temporada lluviosa y la seca, lo que redujo el consumo de vegetación debido a la baja disponibilidad durante la temporada seca. Específicamente, existe una preferencia primaria por el nance, zacate, guaitil y luego por roedores durante la temporada lluviosa, mientras durante la temporada seca hubo una preferencia por el níspero y el conejo. La vegetación fue el grupo más frecuente en la dieta del coyote durante las dos estaciones climáticas, y la segunda preferencia más común fueron los mamíferos. En los mamíferos, el grupo de preferencia fueron los roedores, entre las especies de mayor presencia están el conejo, la guatusa y el venado cola-blanca; para los reptiles, fue el garrobo; para los artrópodos, los saltamontes; mientras, en las aves no se pudo determinar alguna especie de preferencia debido a su baja frecuencia. Adicionalmente, el consumo en desechos humanos también estuvo presente, destacó el consumo de plástico, lo que refleja una tendencia al consumo de desechos humanos. La ocurrencia de los mamíferos, aves, reptiles y desechos humanos se mantiene a través de las estaciones climáticas, sin embargo, la diferencia entre la frecuencia y la ocurrencia relativa entre las estaciones climáticas se debe a que durante la temporada seca hubo una caída en la abundancia y densidad de vegetación y artrópodos por la ausencia de agua. Por lo tanto, en este estudio se puede concluir que los coyotes tienen el potencial de ser un importante dispersador de semillas dentro el ACG debido al alto consumo de frutas, de tal forma, es una especie esencial como mesopredador que tiene una amplia variación en su dieta y es una especie clave para los bosques de restauración en la región.

LITERATURA CITADA

- Albers, G. 2012. Coyote diets in West Virginia. Tesis de postgrado, Universidad de Virginia del Oeste, Virginia del Oeste, Estados Unidos.
- Área de Conservación Guanacaste (ACG). 2020. ¿Qué es el Área de Conservación Guanacaste? <<https://www.acguanacaste.ac.cr/acg/que-es-el-acg>>. Accedido: 4 de abril 2020.
- Arias-Del Razo, I., L. Hernández, J. W. Laundré, & O. Myers. 2011. Do predator and prey foraging activity patterns match? A study of coyotes (*Canis latrans*), and lagomorphs (*Lepus californicus* and *Sylvilagus audobonii*). *Journal of Arid Environments* 75: 112-118.
- Arjo, W. M., D. H. Pletscher, & R. R. Ream. 2002. Dietary overlap between wolves and coyotes in northwestern Montana. *Journal of Mammalogy* 83(3): 754-177.
- Bekoff, M., & M. C. Well. 1980. The social ecology of coyotes in northern Minnesota. *Scientific American* 242: 130-148.
- Boisjoly, D., J. Ouellet, & R. Courtois. 2010. Coyote habitat selection and management implications for the Gaspésie caribou. *The Journal of Wildlife Management* 74: 3-11.
- Burger, J., & M. Gochfeld. 1991. Burrow site selection by black iguana (*Ctenosaura similis*) at Palo Verde, Costa Rica. *Journal of Herpetology* 25(4): 430-435.
- Crooks, K. R., & M. E. Soulé. 1999. Mesopredator release and avifaunal extinctions in a fragmented system. *Nature* 400: 563–566.
- Escobar-Lasso, S. 2017. Depredación y carroñeo de tortugas marinas y uso de hábitat del jaguar en el Parque Nacional Santa Rosa, Costa Rica. Tesis de postgrado, Universidad Nacional de Costa Rica, Heredia, Costa Rica.
- Estes, J. A., J. Terborgh, J. S. Brashares, M. E. Power, J. Berger, W. J. Bond, S. R. Carpenter, T. E. Essington, R. D. Holt, J. B. C. Jackson, R. J. Marquis, L. Oksanen, T. Oksanen, R. T. Paine, E. K. Pikitch, W. J. Ripple, S. A. Sandin, M. Scheffer, T. W. Schoener, J. B. Shurin, A. R. E. Sinclair, M. E. Soulé, R. Virtanen, & D. A. Wardle. 2011. Trophic downgrading of planet Earth. *Science* 333: 301-306.

- Fedriani, J. M., T. Fuller, & R. M. Sauvajot. 2001. Does availability of anthropogenic food enhance densities of omnivorous mammals? An example with coyotes in southern California. *Ecography* 24(3): 325-331.
- Gargiullo, M. B., B. Magnuson, & L. Kimball. 2008. *A Field Guide to Plants of Costa Rica*. A Zona Tropical Publication, China.
- Gehrt, S. D. 2007. Ecology of coyotes in urban landscapes. *Wildlife Damage Management Conferences, Proceedings*: paper 63.
- Gehrt, S. D., & S. P. D. Riley. 2010. *Coyotes (Canis latrans)*. Urban carnivores: ecology, conflict, and conservation. The Johns Hopkins University Press, Baltimore, Estados Unidos.
- Gese, E. M., & S. Grothe. 1995. Analysis of coyote predation in deer and elk during winter in Yellowstone National Park, Wyoming. *American Midland Naturalist* 133: 36-43.
- Henke, S. E., & F. C. Bryant. 1999. Effects of coyote removal on the faunal community in western Texas. *The Journal of Wildlife Management* 63(4): 1066-1081.
- Hidalgo-Mihart, G., L. Cantú-Sañazar. C. A. López-González, E. Martínez-Meter, & A. González-Romero. 2001. Coyote (*Canis latrans*) food habits in a tropical deciduous of western Mexico. *The American Midland Naturalist* 146(1): 210-216.
- Hill, J. E., T. L. De Vault, J. C. Beasley, O. E. Rhodes Jr, & J. L. Belant. 2018. Roads do not increase carrion use by a vertebrate scavenging community. *Scientific Reports* 8: 16331.
- Hody, J. W., & R. Kays. 2018. Mapping the expansion of coyotes (*Canis latrans*) across North and Central America. *ZooKeys* 759: 81.
- Janzen, D. H., & T. W. Schoener. 1967. Differences in insect abundance and diversity between wetter and drier sites during a tropical dry season. *Ecology* 49: 96-110.
- Janzen, D. H. 1983. *Costa Rican natural history*. University of Chicago Press, Chicago, Estados Unidos.

- Janzen, D. H. 1988. Guanacaste National Park: Tropical ecological and Biocultural restoration. In *Rehabilitating damaged ecosystems*, Vol. II, J. J. Cairns, ed., CRC Press, Boca Raton, Florida, Estados Unidos.
- Janzen, D. H., & W. Hallwachs. 2019. Área de Conservación Guanacaste, northwestern Costa Rica: Converting a tropical national park to conservation via biodevelopment. *Biotropical*: 1-13.
- Juárez-Sánchez, A. D., C. G. Estrada, M. Bustamante, Y. Quintana, J. Moreira & J. López. 2007. Guía ilustrada de pelo para la identificación de mamíferos medianos y mayores de Guatemala. Dirección General de Investigación, Universidad de San Carlos de Guatemala, 28, 107.
- Keim, J. L., P. DeWitt, & S. R. Lele. 2011. Predators choose prey over habitats: evidence from a lynx-hare system. *Ecological Applications* 21(4): 1011-1016.
- Kitchen, A. M., E. M. Gese, & E. R. Schauster. 2000. Changes in coyote activity patterns due to reduced exposure to human persecution. *Canadian Journal of Zoology* 78(5): 853-857.
- Larson, R. N., D. J. Morin, I. A. Wierzbowska, & K. R. Crooks. 2015. Food habits of coyotes, grey foxes, and bobcats in a coastal southern California urban landscape. *Western North American Naturalist* 75(3): 339-347.
- Monterrosa, P., D. Castro, T. L. Silva, P. Ferreras, R. Godinho, & P. C. Alves. 2013. Factors affecting the (in) accuracy of mammalian nectarivore scat identification in the southwestern Europe. *Journal of Zoology* 289(4): 243-250.
- Morey, P. S., & E. M. Gese. 2007. Spatial and temporal variation in the diet of coyote in the Chicago Metropolitan Area. *The American Midland Naturalist* 158: 147-161.
- Newsome, S. D., H. M. Garbe, E. C. Wilson, & S. D. Gehrt. 2015. Individual variation in Anthropogenic resource use in an urban carnivore. *Oecologia* 178: 115-128.
- Ortega, J., R. Moreno, R. Kays, S. Bermúdez, & E. Flores. 2018. Ecología y estado actual de los coyotes en el corregimiento de La Colorada, Veraguas, Panamá. Pp. 233, en: XXII Congreso de la Sociedad Mesoamericana para la Biología y la Conservación. 21 al 25 de noviembre de 2018, Panamá, Panamá.

- Paquet, P. C. 1992. Prey use strategies of sympatric wolves and coyotes in Riding Mountain National Park, Manitoba. *Journal of Mammalogy* 73: 337–343.
- Poessel, S. A., S. W. Breck, & E. M. Gese. 2016. Spatial ecology of coyotes in the Denver metropolitan area: influence of the urban matrix. *Journal of Mammalogy* 97(5): 1414-1427.
- Prugh, L. R. 2005. Coyote prey selection and community stability during a decline in food supply. *Oikos* 110: 253-264.
- Quinn, T. 1997. Coyote (*Canis latrans*) habitat selection in urban areas of western Washington. *Northwest Science* 71: 1-5.
- Roehm, K., & M. D. Moran. 2013. Is the coyote (*Canis latrans*) a potential seed disperser for the American persimmon (*Diospyros virginiana*)? *The American Midland Naturalist* 169(2): 416-421.
- Schrecengost, J. D., J. C. Kilgo, D. Mallard, S. Ray, & K. V. Miller. 2008. Seasonal food habits of the coyote in the South Carolina coastal plain. *Southeastern Naturalist* 7:135-144.
- Silverstein, R. P. 2005. Germination of native and exotic plant seeds dispersed by coyotes (*Canis latrans*) in southern California. *The Southwestern Naturalist* 50(4): 472-478.
- Sistema Nacional de Área de Conservación (SINAC). 2016. Plan de Turismo Sostenible Parque Nacional Santa Rosa. Guanacaste, Costa Rica.
- Swingen, M. B., C. S. DePerno, & C. E. Moorman. 2015. Season coyote diet composition at a low-productivity site. *Southeastern Naturalist* 14(2): 397-404.
- United Nations Educational, Scientific and Culture Organization (UNESCO). 2020. Área de Conservación Guanacaste. <<https://whc.unesco.org/en/list/928>>. Accedido: 4 de abril 2020.
- Vaughan, C., & M. Rodríguez. 1986. Comparación de los hábitos alimentarios del coyote (*Canis latrans*) en dos localidades en Costa Rica. *Vida Silvestre Neotropical* 1(1): 6-11.

Ward, J. N., J. W. Hinton K. L. Johannsen, M. L. Karlin, K. V. Miller, & M. J. Chamberlain.
2018. Home range size, vegetation density and season influences prey use by coyotes
(*Canis latrans*). PloSone 13(10): e0203703.

Comunicaciones personales

Montalvo, V. H. Instituto Internacional en Conservación y Manejo de Vida Silvestre,
Universidad Nacional, Heredia, Costa Rica, (apartado 1350-3000, e-mail:
vmontalvog@gmail.com).

CAPÍTULO III

USO DE HÁBITAT DEL COYOTE (*Canis latrans*) EN RELACIÓN CON SUS DEPREDADORES Y PRESAS EN EL ÁREA DE CONSERVACIÓN GUANACASTE

RESUMEN

Los paisajes por su naturaleza son heterogéneos, por lo que no proveen la misma cantidad de recursos alimenticios o las mismas características tróficas de manera uniforme, lo que provoca un cambio en los procesos ecológicos entre los depredadores y las presas a través de la comunidad en que conviven. En el caso del coyote (*Canis latrans*) es considerado como un mesopredador cuya importancia ecológica en la cadena trófica como mediador de depredadores es influyente en la cascada trófica. Por lo tanto, el objetivo de este capítulo es identificar la estructura social del coyote, el uso del hábitat a través de senderos o fuera de ellos, así como los patrones temporales y espaciales de actividad diaria entre los coyotes y sus depredadores y presas dentro del Sector Santa Rosa. Se colocaron 58 cámaras trampa en 29 hexágonos efectivos de 3 km para determinar las tasas de captura de foto independientes de cada especie. Se registraron 71.59% individuos solitarios de coyote y 28.41% registros de grupos de individuos, por lo que los coyotes en el Área de Conservación Guanacaste (ACG) están seleccionando una estrategia de forrajeo individualista en vez de grupal. La actividad temporal entre el coyote y sus depredadores y presas determinó diferencias entre el conejo, el garrobo y la guatusa, mientras, hubo similitud entre el venado cola-blanca, el jaguar y el puma. Las tasas de foto captura entre senderos y fuera de senderos mostró una diferencia estadística en coyotes ($P = 0.006$) y el puma ($P = 0.049$). Mientras, la guatusa ($P = 0.031$), el venado cola-blanca ($p = 0.024$) y el puma ($P = 0.022$) mostraron un efecto de la estacionalidad en las tasas de foto captura. Además, existe una correlación entre los patrones de actividad entre los depredadores y sus presas. El uso de senderos indica la posibilidad que los depredadores lo utilizan para facilitar el forrajeo de sus presas, mientras, la posibilidad que las presas tienen un comportamiento de forrajeo aleatorio ya que utilizan tanto el sendero como zonas fuera de él. Además, se detectó un cambio en la abundancia de especies entre temporadas climáticas, excepto por el garrobo. Los cambios en la distribución del coyote alrededor de las playas de Nancite y Naranjo durante la última década indican una transformación en la dinámica ecológica del bosque como resultado del aumento de la abundancia del jaguar, que ha provocado la disminución de la distribución del coyote en el ACG.

Palabras clave: Área de Conservación Guanacaste, bosque tropical seco, *Canis latrans*, coyote, mesopredador, relación depredador-presa, uso de hábitat.

ABSTRACT

Landscapes by nature are heterogenous, thus they do not provide the same amount of food resources or trophic characteristics in a uniform way. As result, ecological processes between predators and prey changes throughout the community in which they coexist. In the case of the coyote (*Canis latrans*), they are an influential species as a mediator predator that plays an important role in the trophic cascade as a mesopredator. Therefore, the objective of this chapter is to identify the social structure of the coyote, the use of the habitat through the use of trails or off the trails and the spatial and temporal patterns of daily activity between the coyotes and their predators and preys within the Santa Rosa Sector. We placed a total of 58 camera traps in 29 hexagons of 3 km to determine the independent photo capture rates for each species. As a result, the social structure of the coyote in the Guanacaste Conservation Area (GCA) are selecting an individualistic foraging strategy instead of groups as we registered a total of 71.59% solitary coyote and 28.41% in groups. The temporal activity between the coyote and its predators and prey determined differences between the eastern cottontail, the black iguana and the agouti; meanwhile, there was similarity between the white-tailed deer, the jaguar and the puma. Photo capture rates between trails and off trails showed a statistical difference in coyotes ($P = 0.006$) and puma ($P = 0.049$). On the other hand, the agouti ($P = 0.031$), white-tailed deer ($p = 0.024$) and puma ($P = 0.022$) showed changes in seasonality in photo capture rates. Furthermore, there is a possible correlation between species abundance between predators and their prey; for example, the use of trails is associated with predators as they use it to facilitate foraging for their prey. Meanwhile, we assume that the prey selects a random foraging behavior as they have a higher abundance in off trail. There was a change in species abundance during the climactic seasons except for the black iguana. Changes in the coyote distribution during the last decade around the beaches of Nancite and Naranjo indicates a transformation in the forests ecological dynamics as a result to the increase in the abundance of the jaguar that has caused the decrease in the distribution of the coyote in the GCA.

Keywords: *Canis latrans*, coyote, dry tropical forest, Guanacaste Conservation Area, habitat use, mesopredator, predator-prey relationship.

INTRODUCCIÓN

El uso del espacio es un elemento esencial entre los depredadores y las presas, de tal manera, que los depredadores buscan maximizar las oportunidades del ingreso de comida; al contrario, las presas buscan áreas de alto rendimiento de comida aptas para protegerse de los depredadores. En realidad, los paisajes por su naturaleza son heterogéneos, por lo que no proveen la misma cantidad de recursos alimenticios o las mismas características tróficas, lo que provoca un cambio en los procesos ecológicos entre los depredadores y presas a través de la comunidad donde conviven (Althoff *et al.* 1997, Arias-Del Razo *et al.* 2011, Boyce 2018, Chamberlain & Leopold 2000, Mao *et al.* 2005, Orians & Wittenberger 1991, Werner *et al.* 1983). Comprender estos patrones espaciales y temporales entre presas y depredadores es clave para mantener la composición y estructura del ecosistema. Al mismo tiempo, se equilibran los niveles tróficos inferiores de poblaciones de presas que, a largo plazo, pueden alterar la composición de las comunidades vegetales (Boertje *et al.* 1996, Boyce 2018, Eberhardt 1997, Fortin *et al.* 2005, Gasaway *et al.* 1983, Pimm 1980).

En virtud de lo anterior, estos patrones espaciales están asociados mediante las estrategias de forrajeo, las cuales forman parte de los comportamientos ecológicos que buscan optimizar el ingreso de energía neta para sobrevivir, donde cada especie de acuerdo a su historia de vida utiliza una variación de diferentes comportamientos para optimizar el forrajeo. La teoría sugerida por MacArthur y Pianka (1966) dice que las especies optimizan su ingreso de acuerdo a los cortos tiempos de manipulación que conducen a estrategias generalistas, por otro lado, largos tiempos de manipulación conducen a la especialización. De tal forma, las estrategias de forrajeo determinan el uso del hábitat por lo que aumenta la probabilidad de interacciones interespecíficas entre depredadores y presas que pueden influir en la estructura y estabilidad de la comunidad (Brown *et al.* 1999). Modelos de forrajeo sensibles al riesgo pueden determinar cómo las presas y depredadores buscan su alimento. De tal manera, el forrajeo estaría estructurado para maximizar los requisitos en el neto de energía, accediendo a los alimentos pero a la vez evitando el riesgo, pero la evidencia indica que es más probable que las especies tomen medidas propensas al riesgo para cumplir con sus requisitos de energía netos (Barnard & Brown 1985, Caraco *et al.* 1980). Así se evidencia en un estudio por Montalvo *et al.* 2018 en el Sector Santa Rosa, Costa Rica, donde la danta (*Tapirus bairdii*), el venado cola-blanca (*Odocoileus*

virginianus) y el mono cariblanco (*Cebus imitator*) en el bosque seco tropical, aumentan el riesgo para cumplir con la energía neta durante la temporada seca, en la búsqueda de ojos de agua. Como resultado, un forrajeador que percibe una reducción en el ingreso de recursos debería preferir alimentos con poca variación, por otro lado, en un ingreso acelerado por el aumento de los recursos debería preferir alimentos con alta varianza.

En el caso del coyote (*Canis latrans*), que es una especie oportunista que busca tiempos de manipulación cortos, dado que es una especie generalista, acelera la recompensa constante por lo que es renuente al riesgo y busca alimentos con alta varianza para reducir el riesgo y a la vez cumplir con la energía neta. Incluso, otra estrategia para optimizar el forrajeo de presas es trabajar en grupos, de tal forma que exista una ventaja sobre trabajar como individuo, pero esto depende de los recursos en el hábitat, reducir la depredación o cazar presas más grandes (Atwood & Gese 2008). La evidencia sugiere que los comportamientos sociales reducen las amenazas tras una mayor vigilancia, reducción en el tiempo de forrajeo y la reducción en la competencia interespecífica de otros depredadores ya sea de forma independiente o interactiva, pueden resultar cruciales en la mediación de interacciones interespecíficas en carnívoros sociales (Atwood & Gese 2008). Por lo tanto, la estructura social es una estrategia importante para forrajear en el uso del hábitat. Asimismo, la estacionalidad climática juega un rol importante en la estrategia de forrajeo de los vertebrados grandes a través del cambio de temporada en un ecosistema semiárido (Montalvo *et al.* 2018). De la misma forma, el uso de senderos por parte de los depredadores como estrategia para buscar presas permite reflejar el comportamiento ecológico entre los depredadores principales y sus presas, para dar una idea de cómo usan el hábitat entre senderos y fuera de ellos.

Muchos de los aspectos del comportamiento del forrajeo de los depredadores están asociados con los patrones de actividad, de tal forma, que el comportamiento del depredador es buscar maximizar el ingreso de energía neto, y minimizar los costos y los riesgos en ser depredados (Alkon & Saltz 1988, Arias-Del Razo *et al.* 2011, Hall & Ross 2007). Los patrones de actividad de las presas de pequeños mamíferos herbívoros típicamente están asociados a las adaptaciones para reducir el riesgo de ser detectados por depredadores, por ejemplo, el comportamiento nocturno y evitar la luz de la luna (Alkon y Saltz 1988, Arias-Del Razo *et al.* 2011, Clarke 1983, Kotler *et al.* 1994, Kramer & Birney 2001). De tal manera, la actividad alta

en las presas está relacionada con un mayor riesgo de depredación, además, de la sobreposición de sus patrones de actividad con los depredadores (Arias-Del Razo *et al.* 2011, Blaustein & Fugle 1981, Fox *et al.* 1992, Kronfeld-Schor & Dayan 2003, Lima 1998, Lima & Dill 1990, Zaret & Suffern 1976). Como consecuencia, las presas evitan sobreponerse con los patrones de actividad de los depredadores, mientras tanto, los depredadores han demostrado la importancia de sobreponerse a la actividad con sus presas para maximizar el éxito de caza (Arias-Del Razo *et al.* 2011). De la misma manera, la transición de esa estacionalidad climática entre estación lluviosa y seca juega un rol en el comportamiento de forrajeo entre depredadores y presas, debido a la pérdida de la vegetación y agua durante la temporada seca (Montalvo *et al.* 2018). Incluso, los patrones de actividad pueden cambiar entre temporadas por lo que la estrategia de los depredadores se adapta al cambio de los patrones para sobreponerse con los de su presa (Foster *et al.* 2013).

En el caso de la actividad del coyote, se indica que típicamente es una especie con actividad crepuscular y nocturna (Kitchen *et al.* 2000). Sin embargo, los cambios de patrones de actividad diaria pueden sugerir que el coyote está relacionado con sus presas, como la investigación de Arias-Del Razo *et al.* (2011), donde se determinó que la actividad diaria del coyote ocurre simultáneamente con los lagomorfos. Observaciones sobre las actividades diarias de especies menores como la guatusa (*Dasyprocta punctata*) y el garrobo (*Ctenosaura similis*) señalan una diferenciación en la actividad del coyote, las cuales son una de sus principales presas en el ACG (Herrera 2016, Janzen 1983). Por otro lado, el coyote no es el depredador principal en el ACG dado que los depredadores clave en el ACG son el jaguar (*Panthera onca*) y el puma (*Puma concolor*), sin embargo, no parece que exista evidencia directa de que el jaguar depreda al coyote (com. pars. E. Carrillo), pero existen casos de depredación del coyote por pumas en México (Hernández-SaintMartín *et al.* 2015, Rosas-Rosas *et al.* 2003). El jaguar en el Parque Nacional Santa Rosa tiene un patrón de actividad nocturna, mientras, el puma tiene un patrón de actividad nocturna intercalada con una actividad diurna parcial en menor parte (Harmsen *et al.* 2011, Herrera 2016, Montalvo 2012). De tal forma, puede existir algún traslape en la actividad dentro del ACG entre las presas principales y los depredadores de acuerdo con lo encontrado en este estudio donde se estableció que el conejo, el garrobo, la guatusa y el venado cola-blanca son las presas principales del coyote, por lo que puede compartir alguna superposición en sus

patrones de actividad. Incluso, puede existir algún traslape o ausencia en la actividad diaria entre depredadores claves y el coyote.

Asimismo, el coyote es considerado como un mesopredador. Su importancia ecológica en la cadena trófica es consistente con la hipótesis de convivencia como mesopredador, categorizado como una especie clave e influyente en la cascada trófica de la fauna (Henke & Bryant 1999, Prugh *et al.* 2009). Lo anterior se debe a que maneja el control arriba abajo en la distribución y abundancia de mamíferos menores y comunidades de aves (Crooks & Soulé 1999, Estes *et al.* 2011, Gompper 2002, Henke & Bryant 1999, Prugh *et al.* 2009). De tal manera, su rol como mediador de depredadores está reflejado en la investigación de Ripple *et al.* (2013), donde expresa su rol a través de la hipótesis de liberación de mesopredadores, que a su vez es consistente con la extinción de algunas poblaciones locales del lobo gris (*Canis lupus*), lo que generó una transformación de reemplazo en la función y estructura de la cadena trófica a través de la modificación de las poblaciones de los depredadores menores. Este hecho amplifica el rol de los mesopredadores como el coyote, que modifica la estructura del ecosistema natural y alterado (Estes *et al.* 2011, Henke & Bryant 1999). Como resultado, el valor ecológico de la liberación de mesopredadores como el coyote, es su aspecto oportunista, el cual se puede adaptar y controlar la cascada trófica en un ecosistema alterado durante la presencia o ausencia de un depredador clave, tal como los lobos o los jaguares (Newsome *et al.* 2017). Varios estudios en Norteamérica consideran al coyote como un mesopredador ya que controla la fauna menor, sin embargo, en Costa Rica el concepto de mesopredador para el coyote no está bien definido, debido a que no hay estudios que demuestran su funcionalidad como un depredador menor en la cascada trófica. Además, los coyotes son indicadores de perturbación y son dañinos para especies menores como aves, por lo que los procesos ecológicos no son los mismos en los trópicos que en ambientes templados (Henke & Bryant 1999). Como resultado, con la pérdida de los bosques secos tropicales en el Sector de Santa Rosa del ACG había manadas de coyotes alrededor de la playa Nancite y Naranjo durante los años 80s y 90s, además, su presencia aumentaba en la playa durante los puntos altos de las arribadas de las tortugas lora (*Lepidochelys olivacea*) entre agosto y diciembre (Drake *et al.* 2003, Eckrich & Owens 1995). Sin embargo, durante los últimos años se ha observado un cambio en la distribución del coyote dentro del ACG donde la presencia del coyote en las Playas Nancite y Naranjo ha desaparecido (com. pars. E. Carrillo).

La estructura social del coyote es variable, dado que en algunos casos se mantiene una jerarquía territorial entre grupos de coyotes como en el Parque Nacional Yellowstone, Estados Unidos; pero, por otro lado, también son solitarios e inclusive pueden ser residentes o transitorios cuando buscan áreas nuevas de forrajeo (Atwood & Gese 2008, Bekoff & Wells 1981, Bekoff & Wells 1986). Adicionalmente, de acuerdo a Janzen (1983), se documentó que hubo diferentes estrategias de forrajeo entre bosque denso dentro el ACG y en áreas alteradas como los pastizales. Montalvo *et al.* (2018) encontraron que hubo cambios en la temporalidad entre el uso de pozos de agua y senderos, lo que sugiere que existen estrategias temporales de forrajeo en el ACG. Sin embargo, se desconocen los patrones en el uso del espacio, sus estrategias de forrajeo, su estructura social y como la adaptación del coyote se alterna entre áreas naturales y alteradas dentro del Parque. De tal forma, comprender el comportamiento ecológico de los patrones de forrajeo entre la actividad diaria y el uso de senderos en el ACG puede reflejar la biología de la especie y dar idea de las interacciones interespecíficas. Por consiguiente, el objetivo de este estudio es identificar la estructura social del coyote y, en consecuencia, identificar el uso del hábitat a través de senderos o fuera de ellos, sus patrones de actividad diaria e identificar si existe alguna temporalidad climática de los coyotes, y entre sus depredadores y presas dentro del Área de Conservación Guanacaste

ÁREA DE ESTUDIO

El Área de Conservación Guanacaste (ACG) (10°50' N y 85°30' W) se ubica al noroeste de Costa Rica en la provincia de Guanacaste entre el mar Pacífico y la Cordillera de Guanacaste (figura 1). Comprende un solo bloque biogeográfico de varias áreas silvestres protegidas con una extensión de 163,000 ha, las cuales incluyen el Parque Nacional Santa Rosa, Parque Nacional Guanacaste, Parque Nacional Rincón de la Vieja, Refugio Nacional de Vida Silvestre Junquillal y la Estación Experimental Forestal Horizontes (ACG 2020). Asimismo, la elevación del ACG va desde el nivel del mar hasta 1.916 msnm en el Volcán Santa María que está ubicado en la cordillera de Guanacaste.

El ACG inició en 1989 como una entidad semi-descentralizada, parte de un ejercicio a nivel de paisaje ecosistémico de restauración desde las tierras bajas de bosque seco hasta la cordillera volcánica de Guanacaste de bosque húmedo (Janzen & Hallwachs 2019). Esta área contiene cuatro de los cinco ecosistemas principales del trópico: marino/costero que incluye arrecifes de coral, bosque seco, bosque tropical, bosque nuboso y bosque lluvioso (SINAC 2016). Adicionalmente, en esta área se ubican los bosques secos mejor conservados de Centro América (Janzen 1988).

El ACG mantiene una gran riqueza de biodiversidad de al menos 650,000 especies multicelulares, con 7,000 especies de flora, 900 especies de fauna, 500 especies de aves, 40 especies de murciélago y cuatro de las seis especies de felinos que se encuentran en Costa Rica. Adicionalmente, el ACG abarca una biodiversidad extraordinaria de invertebrados con 20,000 especies de escarabajos, 13,000 especies de hormigas, abejas y avispa y 8,000 especies de mariposas (Janzen & Hallwachs 2019, UNESCO 2020). El clima es cálido con dos estaciones, un periodo seco comprendido entre diciembre y abril, y un periodo lluvioso que va de mayo a noviembre. La temperatura media anual es de 28°C y oscila entre los 22 y 33°C, con una precipitación media anual de 1.696 mm, según la Estación Automática de Santa Rosa.

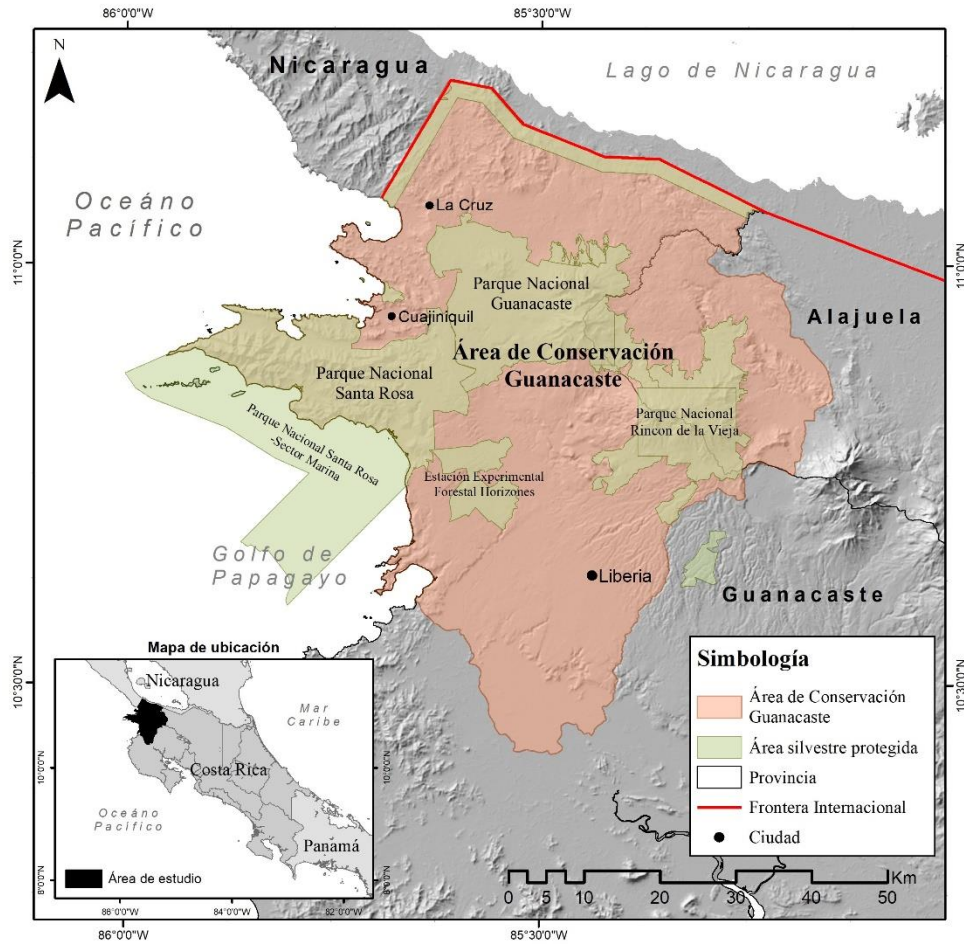


Figura 1. Localización de las áreas silvestres protegidas que se encuentran en el Área de Conservación Guanacaste, Costa Rica, 2019.

MÉTODOS

Recolección de datos

El trabajo de campo se realizó desde junio de 2016 hasta diciembre de 2017 en el Sector Santa Rosa. Consistió en la colocación de 58 cámaras trampa en 29 hexágonos efectivos de 3 km donde en cada hexágono se colocaron dos cámaras, una en un sendero natural y otra en un sitio aleatorio o cercano al centroide del hexágono. Cada cámara trampa fue colocada a una altura de ~40 cm y se configuraron por 24 h en modo de ráfaga de tres fotos con un mínimo tiempo de retraso (1 s) entre ráfagas. Además, en cada cámara colocada, se documentó su tipo de localización (sendero o fuera de sendero), días de operación, estación climática (lluviosa o seca) y el número de eventos de fotografías independientes tomadas de cada especie. Las fotografías o videos fueron considerados como un récord independiente de cada especie cuando fueron tomadas al menos con 30 minutos de distancia entre ellas.

El segundo periodo se ubicó entre junio de 2019 y febrero 2020 con la colocación de 5 cámaras trampa en sitios de presencia de coyote en el Sector Santa Rosa, Sector Santa Elena y el Sector Pocosol. Cada cámara trampa fue colocada a una altura de ~40 cm y estuvo activa por 24 h en modo de video con un mínimo tiempo de retraso (1 s) entre videos. En cada cámara colocada, se documentó la fecha y hora de avistamiento independiente de cada coyote, el sexo y la estructura social. Los videos fueron considerados como un récord independiente de cada coyote cuando fueron tomados al menos con 30 min de distanciamiento o cuando se pudo identificar que fueron diferentes coyotes.

Análisis de datos

Para examinar los datos de actividad diaria del coyote y sus presas y depredadores se utilizó el software R con el paquete *Activity* para determinar los patrones de actividad diaria de cada especie (Rowcliffe 2019, R Core team 2020). Se comparó la actividad del coyote con las presas y depredadores con los datos completos del trabajo de campo y luego se comparó la actividad diaria entre temporadas climáticas. Sin embargo, debido al bajo número de registros de coyote en el primer periodo de cámaras trampa, entre junio 2016 y diciembre 2017, se unieron los datos de los dos periodos de trabajo de actividad del coyote para ajustar el patrón de actividad diaria. Se utilizó la hora y fecha de las fotos de las capturas para determinar el patrón de

actividad de cada especie, luego se procesaron los datos través de un bootstrap y se utilizó la prueba de Wald para identificar la diferencia estadística entre las dos especies y estimar el nivel de actividad entre el coyote, sus presas y depredadores. Para asegurar la independencia de los datos, se excluyeron los registros de la misma especie dentro un lapso menor a 30 minutos en cada cámara trampa.

Con el fin de examinar los datos en el uso de senderos dentro del Sector Santa Rosa, se utilizaron las tasas de foto captura entre las presas y depredadores del coyote entre senderos y fuera de senderos, para lo cual se determinó en cada cámara trampa el número de fotos independientes dividido por el número de noches de operación total por 100 noches. Luego se compararon las tasas de captura de cada especie entre ubicación (sendero o fuera de sendero) y temporada climática (lluviosa o seca). Utilizando el software R, se determinó el valor p para determinar si hubo diferencia estadística entre las localizaciones y la estacionalidad climática de cada especie (R Core Team 2020). Además, se determinó la distribución con las cámaras trampas entre el jaguar y el coyote con las tasas de captura de fotos usando AcrGIS 10.8 con una densidad de estimación de kernel para determinar los puntos calientes y se ajustaron los datos para estandarizar las fotos de capturas entre las dos especies con un logaritmo natural (ESRI 2020).

RESULTADOS

Estructura social

Durante el periodo de campo entre junio de 2019 y febrero de 2020, se registraron 88 videos de coyotes, de los cuales, 35 fueron durante la temporada seca y 53 durante la temporada lluviosa (cuadro 1). De tal forma, se pudo registrar 63 (71.59%) individuos solitarios de coyote de los cuales 31 (49.21%) eran machos y 26 (41.27%) hembras, con sólo 6 (9.52%) individuos que no se pudieron identificar. Además, hubo 25 (28.41%) registros de manadas de coyotes, donde 10 (11.36%) eran pareja de macho y hembra, mientras, la manada más grande era de 6 individuos. La estructura de sexo de los coyotes fue de 82 (66.13%) machos y 42 (33.87%) hembras o una proporción aproximada de 2:1.

Cuadro 1. Porcentaje de la estructura social de los coyotes utilizando los videos que se encuentran en el Área de Conservación Guanacaste, Costa Rica entre junio 2019 a febrero 2020.

	<u>Número</u>	<u>Frecuencia %</u>
Individuos	63	71.59
Machos	31	49.21
Hembras	26	41.27
Grupo	25	28.41
Pareja	10	11.36
Machos	82	66.13
Hembras	42	33.87

Actividad diaria temporal entre los depredadores y presas

Durante el periodo de las cámaras trampas en el Sector Santa Rosa se acumularon 369,000 fotos capturas en un promedio de 367 noches. Obtuvimos un total de 14 fotos capturas independientes de coyote, 183 de puma, 345 de jaguar, 36 de conejo, 761 de garrobo, 1063 de guatusa y 4,790 de venado cola-blanca. Además, para el patrón de actividad del coyote, utilizamos los 88 ejemplos independientes del segundo periodo de trabajo de campo. En comparación con los patrones de actividad entre el coyote y sus presas (cuadro 2), se determinó

que hubo una diferencia estadística entre el conejo ($\Delta_4 = 0.189$), el garrobo ($\Delta_4 = 0.346$) y la guatusa ($\Delta_4 = 0.265$) (figura 2). Mientras, durante la temporada lluviosa hubo una diferencia estadística entre el conejo ($\Delta_4 = 0.334$), el garrobo ($\Delta_4 = 0.376$), la guatusa ($\Delta_4 = 0.319$) y el jaguar ($\Delta_4 = 0.197$) (figura 3), y durante la temporada seca hubo diferencia estadística entre el garrobo ($\Delta_4 = 0.074$) y la guatusa ($\Delta_4 = 0.218$) (figura 4).

Cuadro 2. Resultados de la prueba de Wald para identificar la similitud de los niveles de actividad diaria entre el coyote y sus presas y depredadores con los valores de p sobre rayadas cuales indica una diferencia estadística en el Sector Santa Rosa del Área de Conservación Guanacaste, Costa Rica, 2017.

Especie en comparación	Entre especies			Temporada seca			Temporada lluviosa		
	Diferencia	Error estándar	Valor P	Diferencia	Error estándar	Valor P	Diferencia	Error estándar	Valor P
Conejo	0.189	0.087	0.029	0.334	0.122	0.006	0.074	0.091	0.411
Garrobo	0.346	0.064	<0.001	0.376	0.064	<0.001	0.218	0.065	0.001
Guatusa	0.265	0.066	<0.001	0.319	0.071	<0.001	0.144	0.066	0.029
Venado cola-blanca	0.067	0.066	0.306	0.067	0.071	0.35	-0.033	0.066	0.613
Jaguar	0.125	0.072	0.08	0.197	0.081	0.016	0.005	0.071	0.947
Puma	-0.044	0.085	0.608	-0.011	0.11	0.924	-0.138	0.086	0.106

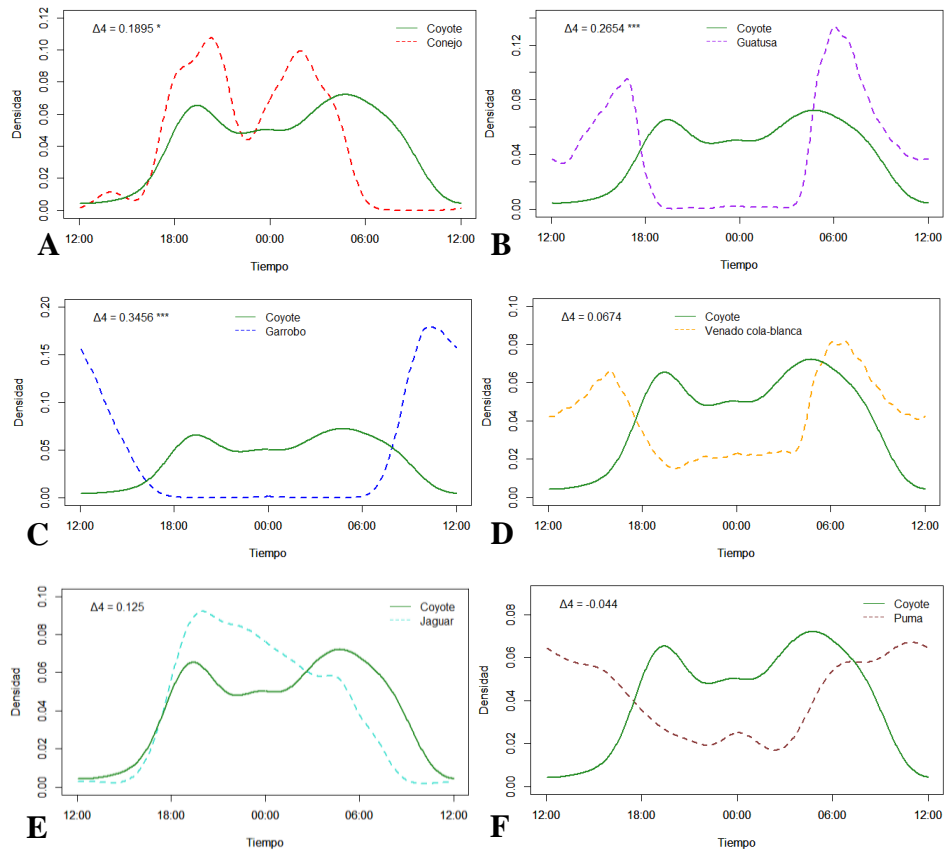


Figura 2. Las diferentes curvas de niveles de actividad diarias entre el coyote y A) el conejo, B) la guatusa, C) el garrobo, D) el venado cola-blanca, E) el jaguar y F) el puma en el Sector Santa Rosa del Área de Conservación Guanacaste, Costa Rica, 2017, además, incluye la diferencia (Δ_4) de una prueba Wald para comparar la diferencia estadística entre dos especies para estimar el nivel de actividad diaria (* $p < 0.05$, ** $p < 0.01$, *** $p < 0.001$).

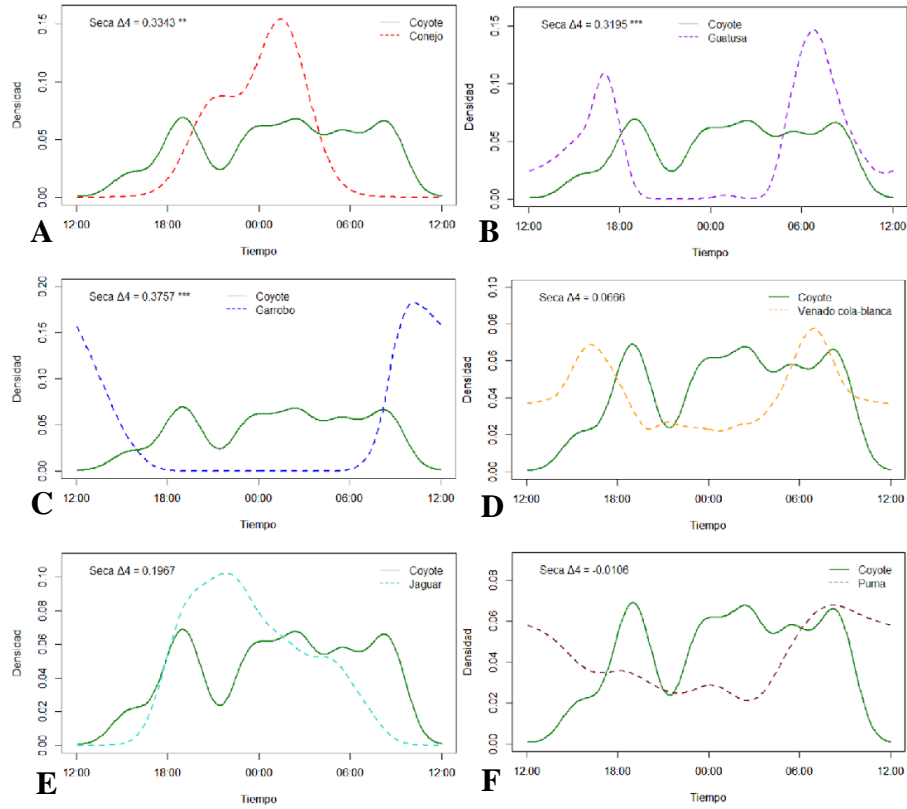


Figura 3. Las diferentes curvas de niveles de actividad diarias durante la temporada seca entre el coyote y A) el conejo, B) la guatusa, C) el garrobo, D) el venado cola-blanca, E) el jaguar y F) el puma en el Sector Santa Rosa del Área de Conservación Guanacaste, 2017, además incluye la diferencia (Δ_4) de una prueba Wald para comparar la diferencia estadística entre dos especies para estimar el nivel de actividad diaria (* $p < 0.05$, ** $p < 0.01$, *** $p < 0.001$).

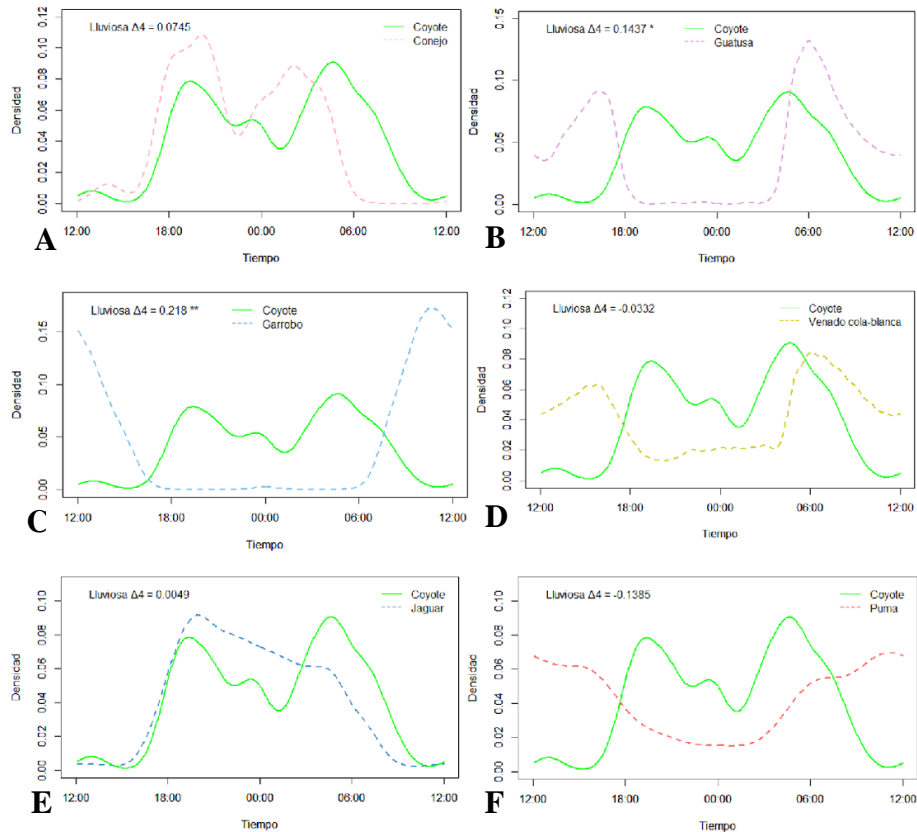


Figura 4. Las diferentes curvas de niveles de actividad diarias durante la temporada lluviosa entre el coyote y A) el conejo, B) la guatusa, C) el garrobo, D) el venado cola-blanca, E) el jaguar y F) el puma en el Sector Santa Rosa del Área de Conservación Guanacaste, Costa Rica, 2017, además incluye la diferencia (Δ_4) de una prueba Wald para comparar la diferencia estadística entre dos especies para estimar el nivel de actividad diaria (* $P < 0.05$, ** $P < 0.01$, *** $P < 0.001$).

El mayor traslape total se da entre el venado cola-blanca ($P = 0.305$), el puma ($P = 0.608$) y el jaguar ($P = 0.08$), mientras durante la temporada lluviosa cambia con solo el venado cola-blanca ($P = 0.35$) y el puma ($P = 0.924$); y durante la temporada seca también cambia e incluye el conejo ($P = 0.411$), el venado cola-blanca ($P = 0.613$), el jaguar ($P = 0.947$) y el puma ($P = 0.106$) (cuadro 2). Únicamente el garrobo y la guatusa no tuvieron ningún traslape estadístico en el patrón de actividad con el coyote, mientras, el venado cola-blanca fue la única presa que tuvo un traslape con el patrón de actividad del coyote y el conejo sólo durante la temporada seca. Los dos depredadores, el jaguar y el puma, tuvieron un traslape en el nivel de actividad con el coyote con la excepción del jaguar durante la temporada lluviosa.

Uso de hábitat

De acuerdo con los resultados de las tasas de captura de fotos se identificó la distribución de abundancia entre el coyote y el jaguar dentro el Parque Nacional Santa Rosa. Podemos identificar visualmente que la concentración de coyotes se ubica en la periferia de la distribución del jaguar (figura 5). Se utilizaron las tasas de capturas de fotos para identificar la densidad de distribución de abundancia entre el coyote y el jaguar, donde se determinó que el coyote no se distribuye en las áreas de alta concentración del jaguar, así como en Playa Naranjo.

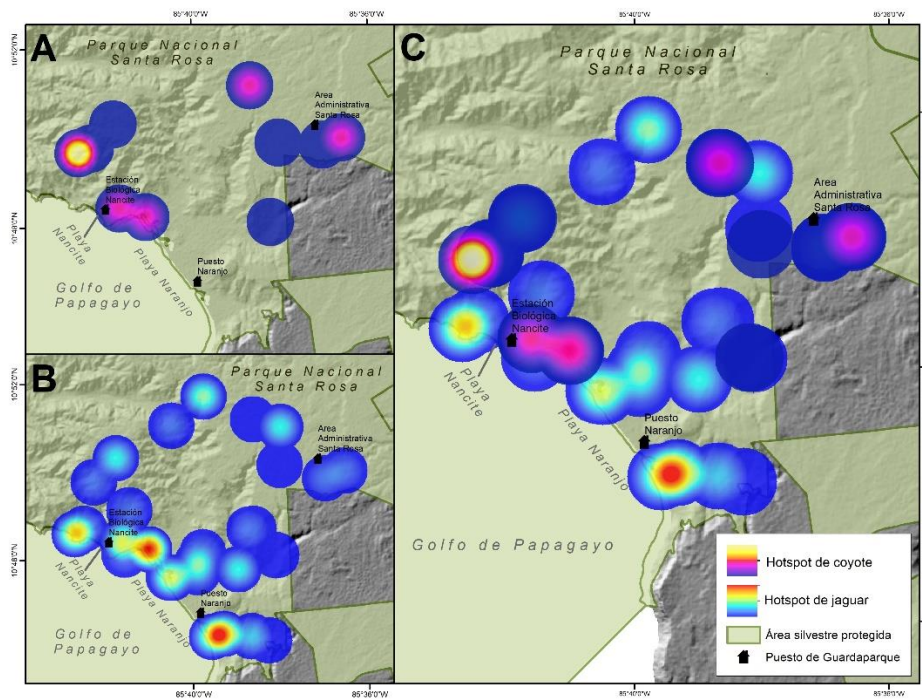


Figura 5. Mapa de los puntos calientes de las cámaras trampa de abundancia entre los coyotes y jaguares donde A) es la distribución de los coyotes, B) la distribución del jaguar y C) es la sobreposición entre la distribución del coyote y el jaguar dentro el Sector Santa Rosa del Área de Conservación Guanacaste, Costa Rica, 2017.

De acuerdo con los resultados del uso de hábitat del coyote con sus presas y depredadores dentro del Parque Nacional Santa Rosa, se identificaron las tasas de captura de fotos entre senderos y fuera de senderos y hubo una diferencia estadística en coyotes ($P = 0.006$) y pumas ($P = 0.049$) (cuadro 3). Mientras, entre la estación lluviosa y seca hubo una diferencia estadística en la abundancia de especies entre la guatusa ($P = 0.031$), el venado cola-blanca ($P = 0.024$) y el

puma ($P = 0.022$). Adicionalmente, en los senderos entre la temporada seca y lluviosa no hubo ninguna diferencia estadística entre las especies; sin embargo, fuera de los senderos entre la temporada seca y lluviosa sí hubo diferencia estadística entre la guatusa ($P = 0.036$) y el puma ($P = 0.002$). Mientras tanto, entre la temporada seca y la ubicación de la cámara trampa sólo entre el coyote ($P = 0.03$) y el puma ($P = 0.037$) hubo una diferencia estadística, y entre la temporada lluviosa y la ubicación del cámara trampa sólo el coyote ($P = 0.036$) tuvo diferenciación.

Cuadro 3. Las tasas de captura de fotos que identifican la abundancia del coyote y sus presas y depredadores entre senderos y fuera de senderos y entre temporada climática con los valores de p sobre rayadas indica una diferencia estadística en el Sector Santa Rosa del Área de Conservación Guanacaste, Costa Rica, 2017.

Especie	Ubicación		Temporada		Sendero		Fuera de sendero	
	Sendero	Fuera de sendero	Seca	Lluviosa	Temporada seca	Temporada lluviosa	Temporada seca	Temporada lluviosa
Coyote	0.13	0.01	0.03	0.04	0.06	0.07	0.00	0.01
Conejo	0.36	0.01	0.02	0.17	0.02	0.34	0.01	0.00
Garrobo	1.74	6.92	3.03	1.25	0.78	0.86	5.27	1.65
Guatusa	4.05	5.53	0.95	3.82	1.13	2.88	0.76	4.77
Venado cola-blanca	24.12	24.05	6.99	16.93	6.86	16.94	7.12	16.92
Jaguar	3.1	0.34	0.36	1.32	0.59	2.44	0.13	0.21
Puma	1.32	0.53	0.27	0.64	0.46	0.82	0.07	0.46

En relación con las tasas de captura de fotos, encontramos que hubo una variación bastante grande entre las especies en el Sector Santa Rosa (figura 6a), por ejemplo, en los senderos el coyote tuvo la tasa más baja con un 0.13 (95% IC, 0.05 – 0.21), y fuera de sendero con un 0.01 (95% IC, -0.01 – 0.04). Por otro lado, la tasa de captura de foto más alta es del venado cola-blanca, con una tasa de 24.12 (95% IC, 11.03 – 37.2) en los senderos y 24.05 (95% IC, 8.85 – 39.25) fuera de los senderos. Se encontró que el efecto de la estacionalidad climática de la especie con la tasa más baja fue también el coyote con una tasa de 0.03 (95% IC, 0 – 0.06) durante la temporada seca y 0.04 (95% IC, 0.01 – 0.07) durante la temporada lluviosa, por otro lado, la especie con la tasa más alta también fue el venado cola-blanca con una tasa de 6.99 (95% IC, 2.98 – 11.01) durante la temporada seca y 16.93 (95% IC, 9.2 – 24.66) durante la temporada lluviosa (figura 6b). Adicionalmente, se encontró que el efecto de la estacionalidad climática en

los senderos de la especie con la tasa más baja, fue el coyote con una tasa de 0.06 (95% IC, 0.02 – 0.13) durante la temporada seca y 0.07 (95% IC, 0.02 – 0.13) en la temporada lluviosa. Mientras, la especie con la tasa de captura de foto más alta de la estacionalidad climática en los senderos fue el venado cola-blanca con una tasa de 16.94 (95% IC, 7.99 – 25.87) durante la temporada lluviosa y 6.86 (95% IC, -2.08 – 15.8) durante la temporada seca (figura 6c). Por último, se encontró que el efecto de la estacionalidad climática fuera de senderos de las especies con la tasa más baja fue el coyote con una tasa de 0 (95% IC, -0.02 – 0.02) durante la temporada seca y 0.01 (95% IC, -0.01 – 0.3) en la temporada lluviosa. Además, el conejo tuvo la tasa más baja de la estacionalidad climática fuera de los senderos con 0 (95% IC, -0.02 – 0.02) durante la temporada lluviosa y 0.01 (95% IC, -0.01 – 0.03) en la temporada seca. La especie con la tasa de captura de foto más alta de la estacionalidad climática fuera de senderos es el venado cola-blanca con una tasa de 16.92 (95% IC, 8.28 – 25.57) durante la temporada lluviosa y 7.12 (95% IC, -1.52 -15.77) en la temporada seca (figura 6d).

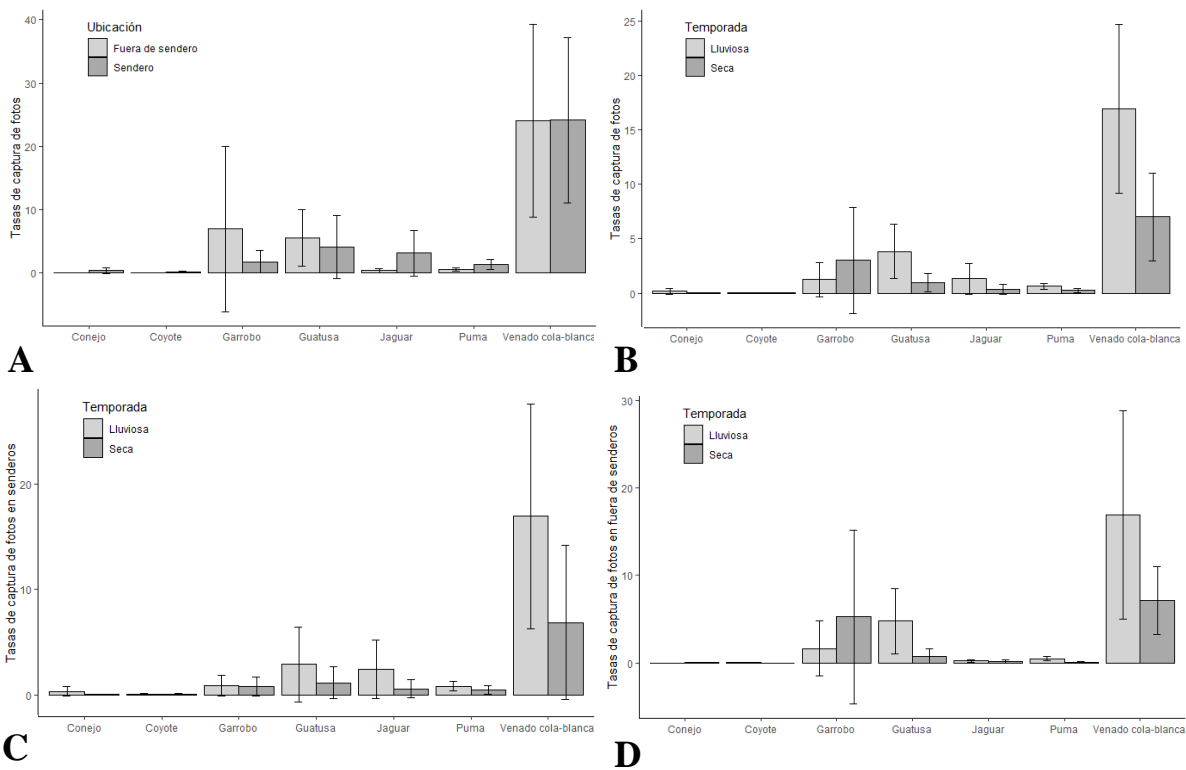


Figura 6. Las tasas de captura de fotos entre las presas y depredadores del coyote entre a) la ubicación, b) temporadas, c) en senderos entre temporadas y d) en fuera de senderos entre temporada en el Sector Santa Rosa del Área de Conservación Guanacaste, Costa Rica, 2017.

DISCUSIÓN

De acuerdo con los resultados de esta investigación, podemos observar que la estructura social del coyote en el Área de Conservación Guanacaste (ACG) está más inclinada a un comportamiento social solitario (71.59%); por otro lado, la estructura de grupos sólo fue de 28.41%, la mayoría eran parejas. Estos datos son un inicio para establecer el comportamiento ecológico social del coyote en el ACG. De tal forma, la literatura indica que el comportamiento del coyote es similar al de los lobos grises de Norteamérica que tienen una jerarquía social de manadas con territorios definidos con algunos individuos solitarios. En el caso de los coyotes en el ACG, existen más individuos solitarios que manadas. Tal como fue mencionado antes, la manada más grande fue de tan sólo seis individuos. Incluso, en algunas ocasiones a través de las cámaras trampa se pudo observar que había hembras solitarias y en otros, como pareja de un macho. En comparación, en el Parque Nacional Yellowstone, Estados Unidos la estructura social de los coyotes es un 88% de manadas y 12% de individuos solitarios, por lo que se observa un amplio contraste (Crabtree & Sheldon 1999). Por lo tanto, existe una discordancia entre lo observado en Norte América y en el ACG. Por este motivo, en el comportamiento de la estructura social en el ACG no parece haber una sectorización territorial de manadas. Incluso, la variable que determina el tamaño de manada parece estar correlacionada con la calidad del hábitat dado que entre más alta la calidad de hábitat más se facilita el forrajeo; por otro lado, una baja calidad de hábitat manifiesta que cada individuo dura más tiempo forrajeando, por lo que no se puede mantener en manada (Atwood 2006). Además, dada la alta sensibilidad de riesgo, están cambiando su comportamiento social grupal a uno individual para reducir el riesgo a la hora de obtener comida (Atwood & Gese 2008). Sumado a esto, la baja calidad del hábitat refleja las necesidades adaptativas para el coyote. No se afirma que el ACG sea de baja calidad, sino que la calidad actual no es la adecuada para la adaptación a la sobrevivencia específicamente para el coyote. De esta forma, la baja cantidad de manadas refleja un cambio en la calidad de hábitat en el ACG para el coyote.

Con respecto a la estructura en la proporción de sexo de los coyotes en el ACG es una proporción de 2:1 de machos a hembras. Los resultados del sexo indican un contraste con otros estudios, por ejemplo, en Yellowstone la proporción en las camadas fueron un 54% de machos y 46% de hembras (Crabtree & Sheldon 1999), asimismo, en otro estudio tuvieron una proporción

parecida en las camadas con 58% de machos y 42% de hembras (Gese *et al.* 1989). Sin embargo, es importante mencionar que en este estudio no se utilizó la proporción de sexo en las camadas, lo que puede generar un sesgo en la identificación del sexo en los videos. Aunque la literatura muestra una inclinación hacia más machos que hembras, los resultados de este estudio revelan que existe un sesgo en el número de machos. Sin embargo, es importante notar que la proporción de machos (49.21%) a hembras (41.27%) en los individuos estuvo más cerca de la proporción de 1:1, por lo tanto, puede haber un sesgo en el número de machos en grupos. De tal forma, esta desproporción entre machos y hembras puede ser consecuencia de un incremento de machos en la zona donde hay varios machos transitorios o nómadas, que consisten en coyotes jóvenes con baja fidelidad en el sitio y abarcan grandes áreas de 50 a 300 km², además, puede ser por un aumento de ex alfa machos buscando sitios nuevos (Crabtree & Sheldon 1999). Como resultado, la evidencia en este estudio indica que existe un comportamiento y estructura social particular en la región que difiere con lo observado en Norteamérica. Por lo tanto, el número de individuos solitarios indica que los coyotes en el ACG tienen un comportamiento particular, que indica a su vez que están seleccionando una estrategia de forrajeo individualista sobre la de grupos, provocado una baja en la calidad de hábitat inducido por una baja fidelidad en el ACG.

Con respecto a los patrones de actividad entre el coyote y sus depredadores y presas, se encuentra que existe una sobreposición entre los dos depredadores, el jaguar y el puma, asimismo, entre las presas hubo un traslape entre el venado cola-blanca y un traslape parcial entre el conejo. En el caso de los depredadores, el jaguar tiene el mismo patrón de actividad que el coyote con una actividad alta durante las horas nocturnas, no obstante, el puma tuvo un mayor traslape estadístico con el coyote, pero con una actividad diurna alta y una actividad nocturna baja. De acuerdo con la literatura, en el ACG, el jaguar tiene un patrón de actividad nocturno, mientras, el puma aunque comparte un patrón de actividad nocturno, tiene un incremento diurno (Harmsen *et al.* 2011, Herrera 2016, Montalvo 2012). Según los resultados de la actividad del puma en este estudio, se sugiere que existe una discordancia con la literatura, mientras, en los resultados de la actividad del jaguar hay concordancia. El cambio en el comportamiento del patrón de actividad del puma entre 2011 y 2017 indica que hay un cambio en la dinámica del bosque y el estado de restauración dentro del ACG (Harmsen *et al.* 2011). Adicionalmente, la alteración en el patrón de actividad de nocturno a diurno se debe a que el puma busca traslaparse con sus presas: el venado cola-blanca y el garrobo (Montalvo 2012). En el caso del jaguar, el

patrón de actividad se ha mantenido igual de 2011 a 2017 y esto es debido a que sus presas son principalmente tortugas marinas, saínos y venados cola-blanca, los cuales forman parte de su dieta principal (Carrillo *et al.* 2009, Montalvo 2012).

Por lo tanto, la estacionalidad climática de los patrones de actividad entre el puma y el coyote se mantuvieron, mientras que en los patrones de actividad entre el jaguar y coyote existe alteración, pues durante la temporada seca hubo una diferencia estadística baja, pero durante la temporada lluviosa hubo un traslape alto que está relacionado con la variación en la temporalidad de los hábitos alimentarios del coyote. Específicamente, de acuerdo con este estudio, el coyote es un generalista y un omnívoro que incluye mayormente vegetación en su dieta durante la temporada lluviosa, mientras cambia su dieta durante la temporada seca a mamíferos y garrobos, lo que explica un cambio en su patrón de actividad entre temporadas. Los cambios de actividad temporales se deben a que existe un cambio en la vegetación durante la temporada seca debido a la falta de agua (Montalvo *et al.* 2018). Los cambios de la actividad están relacionados a cambios en el comportamiento de forrajeo en los herbívoros y en conjunto se altera la estrategia de los depredadores. Por lo tanto, los resultados de este estudio indican que existe una correlación entre los patrones de actividad de los depredadores, sin embargo, el venado cola blanca fue la única presa que superpuso su actividad con su principal depredador: el puma.

En el caso de las presas del coyote, los resultados de la dieta en este estudio indican que la presa principal del coyote son los roedores y el conejo, aunque el venado cola-blanca, el cual tuvo actividad diurna y una leve actividad nocturna, fue la presa con una similitud estadística en el patrón de actividad del coyote. Aunque la similitud estadística entre el conejo y el coyote es menos favorable, los dos patrones de actividad son nocturnos y existe un mayor traslape durante la temporada de lluvia que durante la temporada seca. No obstante, debemos mencionar que sólo hubo 36 registros independientes de foto captura del conejo por lo que baja la confianza de los resultados. Incluso, los resultados reflejan lo que está documentado: que en el norte de México la actividad del coyote está relacionada con la actividad del conejo (Arias-Del Razo *et al.* 2011). Por otro lado, en este estudio se documentó que el venado cola-blanca forma parte de la dieta del coyote y en un estudio en Carolina del Norte es la dieta principal del coyote (Swingen *et al.* 2015). Una razón alternativa para la actividad nocturna del coyote es la presencia de roedores,

los cuales son otra presa principal y son nocturnos, aunque no es posible determinar su patrón de actividad con cámaras trampa por su tamaño y estrategias de esconderse (Morey & Gese 2007, Roll *et al.* 2006). Mientras, en el caso del garrobo y la guatusa, sus patrones de actividad no coinciden con los del coyote, por otro lado, los resultados de la dieta en este estudio reflejan que son sólo un componente de la dieta, pero no son esenciales. Adicionalmente, el patrón de actividad diurna de la guatusa es una estrategia para evitar los depredadores grandes en el Sector Santa Rosa. Por otro lado, la actividad diurna del garrobo está relacionada por su fisiología que está caracterizada como una ectotermia donde su actividad está correlacionada con el tiempo del día y durante las noches se esconden debajo de la tierra (Burger & Gochfeld 1991). Sin embargo, el garrobo, la guatusa y el venado cola-blanca no forman parte de la dieta principal dado que no manifiestan un traslape en los patrones de actividad del coyote (Kitchen *et al.* 2000, Poessel *et al.* 2016). En cuanto a la temporalidad entre las presas del coyote, sólo hubo una diferencia en el traslape en los patrones de actividad con el conejo durante la temporada lluviosa. En consecuencia, aunque existe mayor traslape estadísticamente entre el venado cola-blanca y el coyote, el patrón de actividad reflejado en los resultados de este estudio, coincide con el conejo puesto que las dos especies son nocturnas y el conejo concuerda con la presa de preferencia en los hábitos alimenticios.

Los resultados en cuanto a la abundancia en el uso de senderos y estacionalidad climática, indica que en el uso de caminos existe una diferencia estadística entre el coyote y el puma, mientras, entre la temporada climática sólo hubo diferencia entre la guatusa, el venado cola-blanca y el puma. En particular, la diferencia en el uso de sendero y el movimiento fuera de sendero, puede indicar que los movimientos no son aleatorios y tienen patrones de forrajeo determinados. Específicamente, el uso de los senderos naturales indica que la especie tiene movimientos determinados en que tiene conocimiento sobre el uso de los espacios, mientras, si hubo una abundancia equivalente entre senderos y fuera de senderos indica que el comportamiento del forrajeo no está determinado, por lo que su patrón de movimiento es aleatorio en su búsqueda de alimento. De tal forma, en este estudio las especies que utilizaron con mayor abundancia los senderos fueron el coyote, el conejo, el venado cola-blanca, el jaguar y el puma; por otro lado, las especies que tuvieron una mayor abundancia fuera de los senderos fueron la guatusa y el garrobo. Sin embargo, estadísticamente, sólo entre el coyote y el puma hubo una diferencia significativa. De tal forma, el único depredador que no tuvo una diferencia

significativa fue el jaguar, pero se debe tomar en cuenta que la diferencia en abundancia en las fotos capturas en senderos es de 3.1, mientras, fuera de senderos es de 0.34. En el caso del venado cola-blanca, aunque la abundancia en senderos fue mayor, la diferencia de abundancia entre senderos y fuera de senderos solo fue de 0.07.

En el caso del conejo, tiene la particularidad de que utiliza los senderos más que los espacios fuera de ellos. Esto debido a que solo tuvo un registro fuera de sendero, mientras tuvo 35 en un sendero, por lo que son pocos datos para hacer una determinación acertada. Además, los conejos son más frecuentes en áreas alteradas que en áreas de bosque cerrado, por lo que puede haber un sesgo en los senderos debido a que son áreas alteradas (Swihart & Yahner 1982). En consecuencia, podemos suponer, de acuerdo a estos resultados, que el uso de senderos en el Sector Santa Rosa está determinado porque los depredadores utilizan los senderos para facilitar su forrajeo de presas, mientras, las presas tienen un comportamiento de forrajeo aleatorio tal como el venado cola-blanca o de forma evasiva, para evitar los depredadores, como el garrobo y la guatusa. Mientras, los conejos son más afines a áreas alteradas por lo que su presencia en senderos es más frecuente que en bosque cerrado, por lo tanto, su preferencia por los senderos coincide con el patrón de forrajeo del coyote dando evidencia a su selección como su presa de preferencia.

La abundancia entre la temporalidad climática de acuerdo con los resultados, indica que hay un aumento mayor durante la temporada lluviosa que durante la temporada seca. La única especie que aumentó la abundancia durante la temporada seca fue el garrobo, y esto se debe a su fisiología que está caracterizada como una ectotermia donde su actividad está correlacionada con el calor (Burger & Gochfeld 1991). El cambio en la abundancia entre la temporada lluviosa y seca se debe a la falta de agua, ya que el ACG, específicamente en el Sector Santa Rosa, es un sitio bioclimático semiárido y hay un cambio en la vegetación entre temporadas, lo que altera la disponibilidad de agua. Este cambio en la vegetación provoca una disminución en los alimentos para los herbívoros y conjuntamente las estrategias de forrajeo entre los depredadores y presas. La abundancia entre la temporalidad climática del coyote es equivalente, pero sólo hubo 14 foto capturas independientes del coyote en este estudio, por lo que reduce la confiabilidad de si existe una alteración de la abundancia entre temporadas. Por lo tanto, el conejo, el garrobo, la guatusa, el venado cola-blanca, el jaguar y el puma tuvieron una variación notable entre la temporada

lluviosa y seca. En cambio, el garrobo por su fisiología tiene un aumento de la abundancia durante la temporada seca. Por otro lado, sólo el puma, el venado cola-blanca y la guatusa tuvieron una diferencia estadística entre las dos temporadas. Como resultado, la variación climática entre la temporada lluviosa y la seca altera la abundancia de las presas por la falta de agua, dado que modifica la disponibilidad de comida y en conjunto altera la abundancia de los depredadores por la reducción en la abundancia de presas. En el caso del coyote, no podemos concluir con suficiente confianza que existe algún cambio en la abundancia temporal por el bajo número de registro.

En los últimos años, la presencia del coyote en las playas de Nancite y Naranjo ha disminuido en comparación con los años 80s y 90s, donde era común ver manadas grandes de coyotes comiendo huevos de tortuga y tortugas recién nacidas (Drake *et al.* 2003). Incluso, hay evidencia de que coyotes depredaban tortugas marinas en Playa Naranjo para finales de los 90s (Drake *et al.* 2001). Hoy en día, la disminución del coyote en las playas de Nancite y Naranjo es notable y está relacionada con el aumento de la presencia del jaguar (Escobar-Lasso 2017, Montalvo *et al.* 2015). La presencia del jaguar tiene un rol importante en la distribución del coyote, dado que el jaguar es un depredador clave, mientras el coyote es un mesopredador. Esta distribución entre el jaguar y el coyote es resultado de la hipótesis del efecto de liberación del mesopredador, de tal forma, refleja lo que está ocurriendo en el Sector Santa Rosa en donde el aumento de las poblaciones de jaguar provoca la exclusión de las poblaciones del coyote, quienes típicamente prevalecen en la ausencia del depredador clave (Estes *et al.* 2011, Henke & Bryant 1999, Newsome *et al.* 2017, Prugh *et al.* 2009, Soulé *et al.* 1988). Este cambio, en la distribución concuerda con el aumento de la abundancia del jaguar entre el 2005 y el 2011 y con los resultados de este estudio en el Sector Santa Rosa (Montalvo 2012). De tal forma, la desaparición del coyote en áreas de alta densidad de jaguar indica que existe una exclusión del mesopredador donde el jaguar está retomando de nuevo los territorios donde estuvo presente el coyote (Newsome *et al.* 2017). En este estudio, no podemos encontrar evidencia empírica para demostrar el cambio entre el aumento y la disminución en la abundancia del jaguar y el coyote, sin embargo, podemos visualizarlo de forma que en las zonas de alta densidad de jaguar hay una disminución de la presencia del coyote.

Una observación importante en las zonas donde pusimos las cámaras trampa para observar los coyotes entre junio 2019 hasta febrero 2020 alrededor de los puestos de Pocosol, Santa Elena y los cortafuegos, fue que hay 88 videos independientes de coyote y sólo un registro del jaguar. Incluso, la teoría de la liberación del mesopredador está correlacionada con la sensibilidad al riesgo de forrajeo debido a que el aumento de la presencia del jaguar provoca la exclusión del coyote de las playas de Nancite y Naranjo por el miedo a ser depredado, dado que las medidas propensas al riesgo de forrajeo sobrepasan sus requisitos de energía neta (Barnard & Brown 1985, Caraco *et al.* 1980, Newsome *et al.* 2017). Adicionalmente, el cambio de la abundancia del coyote por el jaguar en las playas de Nancite y Naranjo contribuye a la recuperación de las poblaciones de las tortugas marinas. Esto se debe a que el depredador principal de las tortugas marinas es el jaguar, y aunque este mata algunas tortugas al mes, su presencia cambia la dinámica ecológica en el hábitat, pues espanta a los coyotes y otros depredadores menores como los pizotes y mapaches que también comen huevos de tortuga (Drake *et al.* 2003). Al mismo tiempo, la depredación de tortugas por el jaguar provoca una alteración en los hábitos alimenticios de los zopilotes, ya que estos optan por comerse las carcasas de tortuga en vez de los huevos (Escobar-Lasso 2017). Por lo tanto, la reducción en el consumo de los huevos de tortugas aumenta la tasa de nacimientos a cambio de la muerte de algunos ejemplares. Esto da evidencia de que el ACG está volviendo a su estado natural luego de ser anteriormente antropogenizada y, en consecuencia, es evidente que los cambios en la distribución entre el coyote y el jaguar alrededor de las playas de Nancite y Naranjo implican el cambio de la dinámica ecológica del bosque, así como el estado de restauración en el Sector Santa Rosa durante la última década, en que el aumento de la abundancia del jaguar ha provocado la disminución de la distribución del coyote en el Sector Santa Rosa.

CONCLUSIONES

Los resultados del estudio indican que, en cuanto al comportamiento y estructura social del coyote en el ACG, estos están seleccionando una estrategia de forrajeo individualista por encima del grupo, provocada por una baja calidad de hábitat inducido por una baja fidelidad en el ACG. De acuerdo con los patrones de actividad, se estableció que el coyote es un generalista y un omnívoro que incluye vegetación en la mayoría de su dieta durante la temporada lluviosa y cambia su dieta durante la temporada seca a mamíferos y garrobos, lo que explica el cambio de su patrón de actividad entre temporadas de acuerdo a sus presas. Adicionalmente, existe una correlación entre los patrones de actividad entre los depredadores y sus presas. Sin embargo, aunque existe mayor traslape estadísticamente entre el venado cola-blanca y el coyote, la presa que más concuerda con el patrón de actividad del coyote es el conejo, dado que las dos especies son nocturnas y el conejo es la presa de preferencia en los hábitos alimentarios del coyote.

Con respecto al uso de senderos en el Sector Santa Rosa, podemos suponer que está relacionado con los depredadores, quienes los utilizan para facilitar el forrajeo de sus presas; mientras, las presas tienen un comportamiento de forrajeo aleatorio tal como es el comportamiento del venado cola-blanca y es además una estrategia evasiva contra los depredadores, lo mismo sucede en el caso del garrobo y la guatusa. Mientras, los conejos son más afines al uso del sendero debido a su preferencia por áreas alteradas. Por lo tanto, su preferencia por los senderos coincide con el patrón de forrajeo del coyote, lo que da evidencia de la selección como presa de preferencia en su dieta. Además, la variación climática entre la temporada lluviosa y la seca altera la abundancia de las presas por la falta de agua, lo que altera a su vez la disponibilidad de comida para las presas y en conjunto cambia la abundancia de los depredadores por la reducción en la abundancia de presas. Finalmente, los cambios en la distribución entre el coyote y el jaguar alrededor de las playas de Nancite y Naranjo son verídicos, lo que indica que hay una exclusión del mesopredador, dado el cambio de la dinámica ecológica del bosque y la recuperación de los bosques a un estado más natural en el ACG durante la última década. Esto incide en el aumento de la abundancia del jaguar que ha provocado la disminución de la distribución del coyote en el ACG. Como resultado, es evidente que los cambios en los procesos ecológicos dentro del ACG han pasado de un hábitat en restauración a uno en un estado natural.

LITERATURA CITADA

- Alkon, P. U., & D. Saltz. 1988. Influence of season and moonlight on temporal-activity patterns of Indian crested porcupines (*Hystrix indica*). *Journal of mammalogy* 69(1): 71-80.
- Althoff, D. P., G. L. Storm, & D. R. Dewalle. 1997. Daytime habitat selection by cottontails in central Pennsylvania. *Journal of Wildlife Management* 61(2): 450–459.
- Área de Conservación Guanacaste (ACG). 2020. ¿Qué es el Área de Conservación Guanacaste? <<https://www.acguanacaste.ac.cr/acg/que-es-el-acg>>. Accedido: 4 de abril 2020.
- Arias-Del Razo, I., L. Hernández, J. W. Laundré, & O. Myers. 2011. Do predator and prey foraging activity patterns match? A study of coyotes (*Canis latrans*), and lagomorphs (*Lepus californicus* and *Sylvilagus audobonii*). *Journal of Arid Environments* 75: 112-118.
- Atwood, T. C. 2006. The influence of habitat patch attributes on coyote group size and interaction in a fragmented landscape. *Canadian Journal of Zoology* 84(1): 80-87.
- Atwood, T. C., & E. M. Gese. 2008. Coyotes and recolonizing wolves: social rank mediates risk-conditional behaviour at ungulate carcasses. *Animal Behaviour* 75(3): 753-762.
- Barnard, C. J., & C. A. J. Brown. 1985. An empirical demonstration of risk-sensitive foraging preferences. *Animal Behaviour* 28(3): 820-830.
- Bekoff, M., & M. C. Wells. 1981. Behavioural budgeting by wild coyotes: the influence of food resources and social organization. *Animal Behaviour* 29(3): 794-801.
- Bekoff, M., & M. C. Wells. 1986. Social ecology and behavior of coyotes. *Advances in the Study of Behavior* 16: 251-338.
- Blaustein, A. R., & G. N. Fugle. 1981. Activity patterns of *Reithrodontomys megalotis* in Santa Barbara, California. *Journal of Mammalogy* 62(1): 195-199.
- Boertje, R. D., P. Valkenburg, & M. E. McNay. 1996. Increases in moose, caribou, and wolves following wolf control in Alaska. *Journal of Wildlife Management* 60: 474- 489.
- Boyce, M. S. 2018. Wolves for Yellowstone: dynamics in time and space. *Journal of Mammalogy* 99(5): 1021-1031.

- Brown, J. S., J. W. Laundré, & M. Gurung. 1999. The ecology of fear: optimal foraging game theory and trophic interactions. *Journal of Mammalogy* 80: 385-399.
- Burger, J., & M. Gochfeld. 1991. Burrow site selection by black iguana (*Ctenosaura similis*) at Palo Verde, Costa Rica. *Journal of Herpetology* 25(4): 430-435.
- Caraco, T., S. Martindale, & T. S. Whittam. 1980. Risk-sensitive foraging in common shrews (*Sorex araneus L.*). *Behavioral Ecology and Sociobiology* 16(2): 161-164.
- Carrillo, E. Fuller T & J. Sáenz. 2009. Jaguar (*Panthera onca*) hunting activity: effects of prey distribution and availability. *Journal of Tropical Ecology* 25: 563-567.
- Chamberlain, M. J., & B. D. Leopold. 2000. Spatial use patterns, seasonal habitat selection, and interactions among adult gray foxes in Mississippi. *Journal of Wildlife Management* 64(3): 742-751.
- Clarke, J. A. 1983. Moonlight's influence on predator/prey interactions between short-eared owls (*Asio flammeus*) and deer mice (*Peromyscus maniculatus*). *Behavioral Ecology and Sociobiology*: 205-209.
- Crabtree, R. L., & J. W. Sheldon. 1999. The ecological role of coyotes on Yellowstone's northern range. *Yellowstone Science* 7(2): 15-23.
- Crooks, K. R., & M. E. Soulé. 1999. Mesopredator release and avifaunal extinctions in a fragmented system. *Nature* 400: 563-566.
- Drake, D. L., M. A. Hagerty, J. E. Behm, & S. J. Goldenberg. 2001. *Lepidochelys olivacea* (olive ridley sea turtle). Predation. *Herpetological Review* 32(2): 104.
- Drake, D. L., J. E. Behm, M. A. Hagerty, P. A. Mayor, S. J. Goldenberg, & J. R. Spotila. 2003. Marine turtle nesting activity at Playa Naranjo, Santa Rosa National Park, Costa Rica, for the 1998-1999 season. *Chelonian Conservation and Biology* 4(3): 675-678.
- Eberhardt, L. L. 1997. Is wolf predation ratio-dependent? *Canadian Journal of Zoology* 75: 1940-1944.

- Eckrich, C. E., & D. W. Owens. 1995. Solitary versus arribada nesting in the olive ridley sea turtles (*Lepidochelys olivacea*): a test of the predator-satiation hypothesis. *Herpetologica* 51(3): 349-354.
- Escobar-Lasso, S. 2017. Depredación y carroñeo de tortugas marinas y uso de hábitat del jaguar en el Parque Nacional Santa Rosa, Costa Rica. Tesis de postgrado, Universidad Nacional de Costa Rica, Heredia, Costa Rica.
- ESRI. 2020. ArcGIS Desktop: Release 10.8. Environmental Systems Research Institute. Redlands, California, Estados Unidos.
- Estes, J. A., J. Terborgh, J. S. Brashares, M. E. Power, J. Berger, W. J. Bond, S. R. Carpenter, T. E. Essington, R. D. Holt, J. B. C. Jackson, R. J. Marquis, L. Oksanen, T. Oksanen, R. T. Paine, E. K. Pikitch, W. J. Ripple, S. A. Sandin, M. Scheffer, T. W. Schoener, J. B. Shurin, A. R. E. Sinclair, M. E. Soulé, R. Virtanen, & D. A. Wardle. 2011. Trophic downgrading of planet Earth. *Science* 333: 301-306.
- Fortin, D., H. L. Beyer, M. S. Boyce, D. W. Smith, T. Duchesne, & J. S. Mao. 2005. Wolves influence elk movements: behavior shapes a trophic cascade in Yellowstone National Park. *Ecological Society of America* 86(5): 1320-1330.
- Foster, V. C., P. Sarmiento, R. Sollmann, N. Tôrres, A. A. T. Jácomo, N. Negrões, C. Fonseca, & L. Silveira. 2013. Jaguar and puma activity patterns and predator-prey interactions in four Brazilian biomes. *Biotropica* 45(3): 373-379.
- Fox, J. L., S. P. Sinha, & R. S. Chundawat. 1992. Activity patterns and habitat use of ibex in the Himalaya Mountains of India. *Journal of Mammalogy* 73(3): 527-534.
- Gasaway, W. C., R. O. Stephenson, J. L. Davis, P. E. K. Shepherd, & O. E. Burris. 1983. Interrelationships of wolves, prey, and man in interior Alaska. *Wildlife Monographs* 84: 1-50.
- Gese, E. M., O. J. Rongstad, & W. R. Mytton. 1989. Population dynamics of coyotes in southeastern Colorado. *The Journal of Wildlife Management* 53: 174-181.
- Gompper, M. E. 2002. Top carnivores in the suburbs? Ecological and conservation issues raised by colonization of north-eastern North America by coyotes: the expansion of the coyote's

geographical range may broadly influence community structure, and rising coyote densities in the suburbs may alter how the general public views wildlife. *AIBS Bulletin* 52(2): 185-190.

Hall, M. I., & C. F. Ross. 2007. Eye shape and activity pattern in birds. *Journal of Zoology* 271(4): 437-444.

Harmsen, B. J., R. J. Foster, S. C. Silver, L. E. Ostro, & C. P. Doncaster. 2011. Jaguar and puma activity patterns in relation to their main prey. *Mammalian Biology* 76(3): 320-324.

Henke, S. E., & F. C. Bryant. 1999. Effects of coyote removal on the faunal community in western Texas. *The Journal of Wildlife Management* 63(4): 1066-1081.

Hernández-SaintMartín, A. D., O. C. Rosas-Rosas, J. Palacio-Núñez, L. A. Tarango-Arambula, F. Clemente-Sánchez, & A. L. Hoogesteijn. 2015. Food habits of jaguar and puma in a protected area and adjacent fragmented landscape of Northeastern Mexico. *Natural Areas Journal* 35(2): 308-317.

Herrera, H. 2016. Actividad diaria y depredación de tortugas marinas por el jaguar (*Panthera onca*) en el Parque Nacional Santa Rosa, Costa Rica. Tesis de postgrado, Universidad Nacional de Costa Rica, Heredia, Costa Rica.

Janzen, D. H. 1983. *Costa Rican natural history*. University of Chicago Press, Chicago, Estados Unidos.

Janzen, D. H. 1988. Guanacaste National Park: Tropical Ecological and Biocultural Restoration. in *Rehabilitating Damaged Ecosystems*, Vol. II, J. J. Cairns, ed., CRC Press, Boca Raton, Florida, Estados Unidos.

Janzen, D. H., & W. Hallwachs. 2019. Área de Conservación Guanacaste, northwestern Costa Rica: Converting a tropical national park to conservation via biodevelopment. *Biotropical*: 1-13.

Kitchen, A. M., E. M. Gese, & E. R. Schauster. 2000. Changes in coyote activity patterns due to reduced exposure to human persecution. *Canadian Journal of Zoology* 78(5): 853-857.

- Kotler, B. P., Y. Ayal, & A. Subach. 1994. Effects of predatory risk and resource renewal on the timing of foraging activity in a gerbil community. *Oecologia* 100(4): 391-396.
- Kramer, K. M., & E. C. Birney. 2001. Effect of light intensity on activity patterns of Patagonian leaf-eared mice, *Phyllotis xanthopygus*. *Journal of Mammalogy* 82(2): 535-544.
- Kronfeld-Schor, N., & T. Dayan. 2003. Partitioning of time as an ecological resource. *Annual review of ecology, evolution, and systematics* 34(1): 153-181.
- Lima, S. L. 1998. Stress and decision-making under the risk of predation: recent developments from behavioral, reproductive, and ecological perspectives. *Advances in the Study of Behaviour* 27(8): 215-290.
- Lima, S. L., & L. M. Dill. 1990. Behavioral decisions made under the risk of predation: a review and prospectus. *Canadian Journal of Zoology* 68(4): 619-640.
- Mao, J. S., M. S. Boyce, D. W. Smith, F. J. Singer, D. J. Vales, J. M. Vore, & E. H. Merrill. 2005. Habitat selection by elk before and after wolf reintroduction in Yellowstone national park. *Journal of Wildlife Management* 69(4): 1691–1707.
- MacArthur, R. H., & E. R. Pianka. 1966. On optimal use of a patchy environment. *The American Naturalist* 100(916): 603-609.
- Montalvo, V. H. 2012. Cambios en la abundancia, actividad temporal y dieta del jaguar (*Panthera onca*), otros felinos y sus presas en el Parque Nacional Santa Rosa, Costa Rica. Tesis de postgrado, Universidad Nacional, Heredia, Costa Rica.
- Montalvo, V. H., C. Sáenz, S. Ramírez, & E. Carrillo. 2015. Abundancia del jaguar (*Panthera onca*), otros felinos y sus presas potenciales en el Parque Nacional Santa Rosa, Costa Rica. *Cuadernos de Investigación UNED* 7(2): 305-311.
- Montalvo, V. H., C. Sáenz-Bolaños, L. D. Alfaro, J. C. Cruz, F. H. Guimarães-Rodrigues, E. Carrillo, C. Sutherland, & T. K. Fuller. 2018. Seasonal use of waterholes and pathways by macrofauna in the dry forest of Costa Rica. *Journal of Tropical Ecology* 35(2): 68-73.
- Morey, P. S., & E. M. Gese. 2007. Spatial and temporal variation in the diet of coyote in the Chicago Metropolitan Area. *The American Midland Naturalist* 158: 147-161.

- Newsome, T. M., A. C. Greenville, D. Ćirović, C. R. Dickman, C. N. Johnson, M. Krofel, M. Letnic, W. J. Ripple, E. G. Ritchie, S. Stoyanov, & A. J. Wirsing. 2017. Top predators constrain mesopredator distributions. *Nature communications* 8: 15469.
- Orians, G. H., & J. M. Wittenberger. 1991. Spatial and temporal scales in habitat selection. *American Naturalist* 137(1): 29–49.
- Pimm, S. L. 1980. Food web design and the effect of species deletion. *Oikos* 35: 139-149.
- Poessel, S. A., S. W. Breck, & E. M. Gese. 2016. Spatial ecology of coyotes in the Denver metropolitan area: influence of the urban matrix. *Journal of Mammalogy* 97(5): 1414-1427.
- Prugh, L. R., C. J. Stoner, C. W. Epps, W. T. Bean, W. J. Ripple, A. S. Laliberte, & S. Brashares. 2009. The rise of the mesopredator. *BioScience* 59(9): 779-791.
- R Core Team. 2020. R: a language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria.
- Ripple, W. J., A. J. Wirsing, C. C. Wilmers, & M. Letnic. 2013. Widespread mesopredator effects after wolf extirpation. *Biological Conservation* 160: 70-79.
- Roll, U., T. Dayan, & N. Krongfeld-schor. 2006. On the role of phylogeny in determining activity patterns of rodents. *Evolutionary Ecology* 20(5): 479-490.
- Rosas-Rosas, O. C., R. Valdez, L. C. Bender, & D. Daniel. 2003. Food habits of pumas in northwestern Sonora, Mexico. *Wildlife Society Bulletin*: 528-535.
- Rowcliffe, M. 2019. Activity: Animal Activity Statistics. R package version 1.3. <[http://https://cran.r-project.org/web/packages/activity/index.html](https://cran.r-project.org/web/packages/activity/index.html)>. Accedido: 5 de abril 2020.
- Sistema Nacional de Área de Conservación (SINAC). 2016. Plan de Turismo Sostenible Parque Nacional Santa Rosa. Guanacaste, Costa Rica.
- Soulé, M. E., D. T. Bolger, A. C. Alberts, J. Wright, M. Sorice, & S. Hill. 1988. Reconstructed dynamics of rapid extinctions of chaparral-requiring birds in urban habitat islands. *Conservation Biology* 2: 75–91.

- Swihart, R. K., & R. H. Yahner. 1982. Eastern cottontail use of fragmented farmland habitat. *Acta Theriologica*, 27(13): 257-273.
- Swingen, M. B., C. S. DePerno, & C. E. Moorman. 2015. Season coyote diet composition at a low-productivity site. *Southeastern Naturalist* 14(2): 397-404.
- United Nations Educational, Scientific and Culture Organization (UNESCO). 2020. Área de Conservación Guanacaste. <<https://whc.unesco.org/en/list/928>>. Accedido: 4 de abril 2020.
- Werner, E. E., G. G. Mittelbach, D. J. Hall, & J. F. Guliam. 1983. Experimental tests of optimal habitat use in fish: the role of relative habitat profitability. *Ecology* 64(6): 1525–1539.
- Zaret, T. M., & J. S. Suffern. 1976. Vertical migration in zooplankton as a predator avoidance mechanism 1. *Limnology and oceanography* 21(6): 804-813.

Comunicaciones personales

- Carrillo, E. Instituto Internacional en Conservación y Manejo de Vida Silvestre, Universidad Nacional, Heredia, Costa Rica, (apartado 1350-3000, e-mail: eduardo.carrillo.jimenez@una.cr)

CONCLUSIONES

Mediante los resultados de este estudio, hemos demostrado que el coyote es una especie clave en las redes tróficas especialmente en hábitats en regeneración, dadas las características de sus hábitos alimenticios, sus patrones espacio/temporales y la selección entre hábitats naturales y alterados. Se logró analizar los patrones de distribución espacio/temporal y dieta del coyote en el Área de Conservación Guanacaste (ACG) donde se pudo establecer varios de los objetivos de este estudio. Por ejemplo, se demostró la importancia y plasticidad ecológica del coyote dado a su actividad diaria, la selección y uso de hábitat en áreas alteradas, y sus amplios hábitos alimenticios desde la importancia en las frutas y mamíferos, y otros alimentos como insectos, aves, reptiles y desechos humanos. Incluso, su comportamiento social puede variar de acuerdo a la calidad del hábitat. Por lo tanto, se pudo aclarar mejor el aspecto de la adaptabilidad evolutiva del coyote en la zona tropical en donde su selección de áreas alteradas y abiertas se basa en los cambios tróficos luego de un disturbio, donde la pérdida de depredadores claves y los cambios en las cadenas tróficas provocan un hábitat ideal para establecerse como el depredador clave oportunista. Asimismo, se pudieron establecer otras características importantes sobre su adaptabilidad, tales como su amplio uso de espacio y su alta capacidad de desplazamiento, lo que refuerza la capacidad de ser una especie ideal en hábitats en regeneración.

De tal forma, se pudieron identificar varias características trascendentales que refuerzan su rol en los procesos ecológicos en ser un mediador en la etapa de regeneración en la sucesión ecológica al ser un depredador oportunista. Por consiguiente, se pudo aclarar el impacto del coyote en Costa Rica como una especie indicadora de un hábitat degradada, pero también, tiene el potencial de ser un importante dispersador de semillas en zonas de regeneración. Como resultado, este estudio ha logrado rellenar vacíos de información sobre el coyote en Costa Rica, por lo cual es esencial para que los actores principales en la conservación tomar en cuenta el rol que tiene el coyote en los procesos ecológicos. Tal como he mencionado anteriormente, es indiscutible a través de este estudio el impacto del coyote en el ACG. Por lo cual, es fundamental que se tomen en consideración los resultados de este estudio para establecer las herramientas necesarias en la toma de decisiones para el manejo de vida silvestre y conservación para identificar los indicadores sobre la salud del ecosistema en la restauración de los bosques tropicales.

RECOMENDACIONES

Los resultados de este estudio demuestran la importancia de enfocar investigaciones en los mamíferos medianos y mesopredadores para identificar las redes de interacciones que ocurren dentro de un bosque de regeneración, tal como ha ocurrido durante los últimos 40 años en el Área de Conservación Guanacaste (ACG). En relación con esto, durante la última década las dinámicas ecológicas de los bosques en el ACG se han manifestado a través de los cambios en los comportamientos ecológicos, los patrones de actividad y la distribución de las especies entre las presas y los depredadores. La mayoría de las investigaciones sobre depredadores incluyen especies grandes, tales como el jaguar y el puma o especies más carismáticas como las tortugas marinas y los monos, sin embargo, este estudio demuestra el impacto y significancia que tiene una especie como el coyote como un dispersor de semillas y como un mesopredador en una zona de regeneración. En consecuencia, las estrategias de conservación siempre buscan mantener la biodiversidad, a pesar de que las estrategias tienen que adaptarse a los cambios de sucesión de los procesos ecológicos entre la vegetación, presas y depredadores. Por estas razones, es crucial que las autoridades recalculen estrategias e inviertan en investigaciones sobre los procesos ecológicos que se producen ante los cambios en las dinámicas ecológicas en bosques en restauración, por parte de especies menores como el coyote.

Aunado a esto, muchos de los bosques en restauración se ubican cerca de sitios con alguna alteración humana, por ejemplo, fincas de ganaderías, de producción de alimentos, de agricultura o de áreas abiertas de pastizal. El coyote se ha mostrado en este estudio como una especie que vive en conjunto entre áreas naturales y alteradas, de manera que es importante cuidar la fauna dentro de un área silvestre protegida que interactúa en áreas antropogénicas. Por lo tanto, es crucial mantener las estrategias de coexistencia entre humano-fauna tanto para depredadores grandes, como para depredadores medianos como el coyote. Aunque en este estudio no se detectó ningún alimento de producción humana, está documentado el consumo de gallinas, ganado y vegetación en fincas por parte de los coyotes. Sumado a esto, hay evidencia del aumento en la población del coyote, por lo que este crecimiento aumenta el potencial de conflicto. En este momento, la etapa de conflicto se encuentra en un momento prematuro debido a que la mayoría de la población aún considera al coyote como una especie carismática en vez de una plaga, no obstante, ya existen reportes de caza de coyotes en fincas de Costa Rica,

provocados por infligir daños en las mismas. Además, existe la necesidad de identificar interacciones zoonóticas potenciales provocadas por el acercamiento de los animales silvestres en zonas agrícolas. De tal manera, los coyotes pueden transmitir a los perros domésticos parásitos zoonóticos y pueden funcionar como reservorios o diseminadores de enfermedades infecciosas, por lo que el coyote puede también servir como indicador de la salud ecológica.

Por las razones mencionados anteriormente, y dado que el ACG tiene dentro de sus objetivos el vínculo entre la biodiversidad y las comunidades, se recomienda iniciar programas piloto con los finqueros, con el objetivo de difundir información sobre la mitigación de conflictos con el coyote ante la depredación de gallinas, ganado, perros, y otros animales de granja. Asimismo, iniciar la investigación de contabilizar e identificar el potencial que tienen los coyotes para ayudar a ser reservorios de enfermedades zoonóticas. Además, el ACG debe enfocar las investigaciones en depredadores medianos, ante el evidente cambio de patrones en las cascadas tróficas que están ocurriendo entre los depredadores grandes y medianos, las cuales ocurren especialmente en los bosques de restauración y naturales.