

COASTAL JAGUAR CONSERVATION

Título de la Investigación:

Depredación de jaguar *Panthera onca* sobre tortugas marinas en el Parque Nacional Tortuguero, Costa Rica

Ubicación:

Parque Nacional Tortuguero
Área de Conservación Tortuguero (ACTo-SINAC)

Informe Final:

Periodo 2016



Investigadores Principales:

Stephanny Arroyo-Arce, MSc

Ian Thomson, BSc

Heredia, Costa Rica

Acerca de este informe

La presente investigación opera bajo el permiso de investigación *Resolución SINAC-ACTO-D-RES-022-2016*, expediente *ACTO-PIN-002-2016*.

Los datos presentados corresponden al periodo 2016 (01 enero - 31 diciembre).

Financiamiento

La presente investigación fue realizada gracias al apoyo financiero de The Rufford Small Grants Foundation, Global Vision International, Panthera-Costa Rica e Idea Wild.



Agradecimiento

Agradecemos al personal y los voluntarios de Global Vision International por su arduo trabajo durante la colecta de los datos, y la ejecución del proyecto en el Parque Nacional Tortuguero. Nuestro más sincero agradecimiento al Área de Conservación Tortuguero por todo el apoyo brindado durante la ejecución de la presente investigación.

Citar como:

Arroyo-Arce, S. e I. Thomson. 2016. Informe Final: depredación de jaguar (*Panthera onca*) sobre tortugas marinas en el Parque Nacional Tortuguero, Costa Rica. Coastal Jaguar Conservation. Heredia, Costa Rica.

CONTENIDO

TABLA DE FIGURAS	IV
1. INTRODUCCIÓN	5
2. OBJETIVOS	7
3. DURACIÓN DEL PROYECTO DE INVESTIGACIÓN	8
4. ÁREA DE ESTUDIO	8
5. METODOLOGÍA	10
6. ANÁLISIS DE DATOS	13
7. RESULTADOS	15
8. DISCUSIÓN	21
9. CONCLUSIÓN	24
10. RECOMENDACIONES	25
11. ESTRATEGIA DE COMUNICACIÓN Y SEGUIMIENTO DE RESULTADOS	29
12. BIBLIOGRAFÍA	34

TABLA DE FIGURAS

Figura 1. Ubicación de la Playa Tortuguero, Parque Nacional Tortuguero, Área de Conservación Tortuguero, Costa Rica	9
Figura 2. Depredación de jaguar (<i>Panthera onca</i>) sobre cuatro especies de tortugas marinas en el Parque Nacional Tortuguero, Costa Rica. Periodo: 2005-2016.....	15
Figura 3. Eventos de depredación de jaguar (<i>Panthera onca</i>) sobre la tortuga verde (<i>Chelonia mydas</i>) en el Parque Nacional Tortuguero, Costa Rica. Periodo: 2016	16
Figura 4. Eventos de depredación de jaguar (<i>Panthera onca</i>) sobre la tortuga baula (<i>Dermochelys coriacea</i>) y la tortuga carey (<i>Eretmochelys coriacea</i>) en el Parque Nacional Tortuguero, Costa Rica. Periodo: 2016	16
Figura 5. Impacto de la depredación de jaguar (<i>Panthera onca</i>) sobre la población de tortugas verdes (<i>Chelonia mydas</i> ; arriba) y la baula (<i>Dermochelys coriacea</i> ; abajo) en el Parque Nacional Tortuguero, Costa Rica. Periodo: 2005-2015. Línea sólida: estimados poblacionales; línea de puntos: número total de eventos de depredación; sombra gris: estimado poblacional mínimo y máximo; en paréntesis: porcentaje de los estimados de depredación anual	18
Figura 6. Distribución espacial de los eventos de depredación de jaguar (<i>Panthera onca</i>) sobre cuatro especies de tortugas marinas, Parque Nacional Tortuguero, Costa Rica. Periodo: 2005, 2014-2016.	19

1. INTRODUCCIÓN

Las relaciones depredador-presa juegan un papel crítico en la dinámica de los ecosistemas (Heithaus et al. 2008). Se conoce que los depredadores tienen un efecto directo sobre la población de las especies presa, producto del consumo directo de los individuos (Nelson et al. 2004, Heithaus et al. 2008). Sin embargo, los depredadores también pueden inducir cambios en el comportamiento de las presas, lo cual puede ocasionar cambios en los patrones de actividad, reducción en el tiempo de forrajeo, redistribución espacial y temporal, entre otros (Nelson et al. 2004, Heithaus et al. 2008, Valeix et al. 2009, Fitzpatrick et al. 2012). Sin embargo, el efecto de los depredadores sobre las tortugas marinas ha sido pasado por alto, debido a que este tipo de interacción puede ser difícil de observar y cuantificar (Heithaus et al. 2007, Hays 2008, Fitzpatrick et al. 2012, Bornatowski et al. 2012).

Heithaus et al. (2008) sugieren que los depredadores de las tortugas marinas adultas pueden influir en sus tamaños poblacionales, a pesar de que la tasa de depredación sea baja. Pitman y Dutton (2004) también señalan que incluso los eventos de depredación de la orca (*Orcinus orca*) deberían ser considerados como un factor importante que podría afectar los esfuerzos de recuperación de la población de la tortuga baula (*Dermochelys coriacea*) en el Noreste Pacífico. Por otra parte, Fergusson et al. (2000) mencionan que el impacto del tiburón blanco (*Carcharodon carcharias*) sobre la población de tortugas marinas en el Mediterráneo es desconocido, pero probablemente demasiado pequeño comparado con otras fuentes de mortalidad (e.g. causas antropogénicas). Ortiz et al. (1997) indican que la depredación del cocodrilo americano (*Crocodylus acutus*) sobre la tortuga lora (*Lepidochelys olivacea*) tiene poco o ningún efecto sobre la población anidadora en Playa Nancite, Costa Rica. También indican que esta interacción incluso puede aumentar la supervivencia de la población local de cocodrilos. Heithaus et al. (2007) también enfatizan que la pérdida de los depredadores de tortugas marinas podría resultar en un impacto negativo sobre la dinámica de los ecosistemas.

A pesar que la depredación de jaguar (*Panthera onca*) sobre las tortugas marinas ha sido documentada a lo largo de América (Suriname: Autar 1994; Guyanas: Keeran 2013; Guyanas Francesas: Fretey 1977, Fretey 1982, Turtle Expert Working Group 2007; México: Cuevas et al. 2014; Costa Rica/Corcovado: Carrillo et al. 1994, Chinchilla 1997, Salom 2005, Carrillo et al. 2009; Costa Rica/Santa Rosa: Fonseca 2012, Fonseca 2013; Costa Rica/Parque Nacional Tortuguero: Carrillo et al. 1994, Troëng 2000, Veríssimo et al. 2012, Sea Turtle Conservancy 2014, Arroyo-Arce et al. 2014, Arroyo-Arce y Salom-Pérez 2015, Guilder et al. 2015) parece que la tasa de depredación es insignificante para influir a las poblaciones de tortugas marinas. Sin embargo, en años recientes esta interacción ha llamado la atención en el Parque Nacional Tortuguero, Costa Rica (Veríssimo et al. 2012, Arroyo-Arce et al. 2014, Arroyo-Arce y Salom-

Pérez 2015, Guilder et al. 2015). Troëng (2000) menciona que la población de la tortuga verde (*Chelonia mydas*) que anida en Tortuguero no se encuentra amenazada por la depredación del jaguar. Al contrario, Veríssimo et al. (2012) indican que el jaguar debería ser considerado como una amenaza importante. Por lo cual, en el presente estudio evaluamos el impacto que tiene el jaguar sobre las cuatro especies de tortugas marinas que anidan en Tortuguero (*C. mydas*, *D. coriacea*, *Eretmochelys imbricata*, *Caretta caretta*). También discutimos cómo la alta disponibilidad de las tortugas marinas puede estar afectando la población local de jaguares.



2. OBJETIVOS

2.1. Objetivo General

Evaluar la relación depredador-presa entre el jaguar y las tortugas marinas que anidan en el hábitat costero del Parque Nacional Tortuguero, Costa Rica.

2.2. Objetivos Específicos

1. Identificar las especies de tortugas marinas depredadas por el jaguar en el hábitat costero del Parque Nacional Tortuguero, Costa Rica (*largo plazo*).
2. Estimar la cantidad de tortugas marinas depredadas por el jaguar en el hábitat costero del Parque Nacional Tortuguero, Costa Rica (*largo plazo*).
3. Determinar los patrones espaciales y temporales relacionados a la actividad del jaguar en el hábitat costero del Parque Nacional Tortuguero, Costa Rica (*largo plazo*).
4. Determinar los patrones espaciales y temporales relacionados a la depredación de tortugas marinas en el hábitat costero del Parque Nacional Tortuguero, Costa Rica (*largo plazo*).

3. DURACIÓN DEL PROYECTO DE INVESTIGACIÓN

La presente investigación se plantea como un estudio a largo plazo, la cual inició en el 2005 y se espera continúe a lo largo de los años. Por lo cual, es importante indicar que el presente informe corresponde al periodo 2016 (01 enero - 31 diciembre).

4. ÁREA DE ESTUDIO

El presente estudio se desarrolló a lo largo del hábitat costero del Parque Nacional Tortuguero (10°32'28" Norte - 83°30'08" Oeste). Dicho Parque fue creado el 24 de setiembre de 1970, mediante el Decreto Ejecutivo N°1235-A. Se localiza dentro del Área de Conservación Tortuguero (ACTo), el cual se encuentra bajo la administración del Ministerio de Ambiente y Energía (MINAE; Bermúdez y Hernández 2004). Según la Unión Internacional para la Conservación de la Naturaleza (IUCN - por sus siglas en inglés) el Parque se encuentra bajo la categoría II de manejo (IUCN 2013).

La playa de Tortuguero se extiende por 29km, aproximadamente, desde la bocana del río Tortuguero en el Norte, hasta la bocana del río Jalova en el Sur (Figura 1). Asimismo, se encuentra bordeada por un parche de Bosque Tropical Muy Húmedo (Holdridge 1969). La temperatura promedio varía entre los 25°C y los 30°C. La precipitación promedio es de 6.000mm anuales donde los meses de mayor precipitación corresponden a julio y diciembre, mientras que los meses más secos son abril, marzo y octubre (Bermúdez y Hernández 2004).

Es importante resaltar que la playa de Tortuguero alberga la mayor población remanente de tortugas verdes (*C. mydas*) en el Atlántico, la cual se estima entre 17.402 a 37.290 hembras anidadoras por año (Troëng y Rankin 2005). Asimismo, la tortuga baula (*D. coriacea*), carey (*E. imbricata*) y cabezona (*C. caretta*) también anidan en dicha playa (Arroyo-Arce y Salom-Pérez 2015).

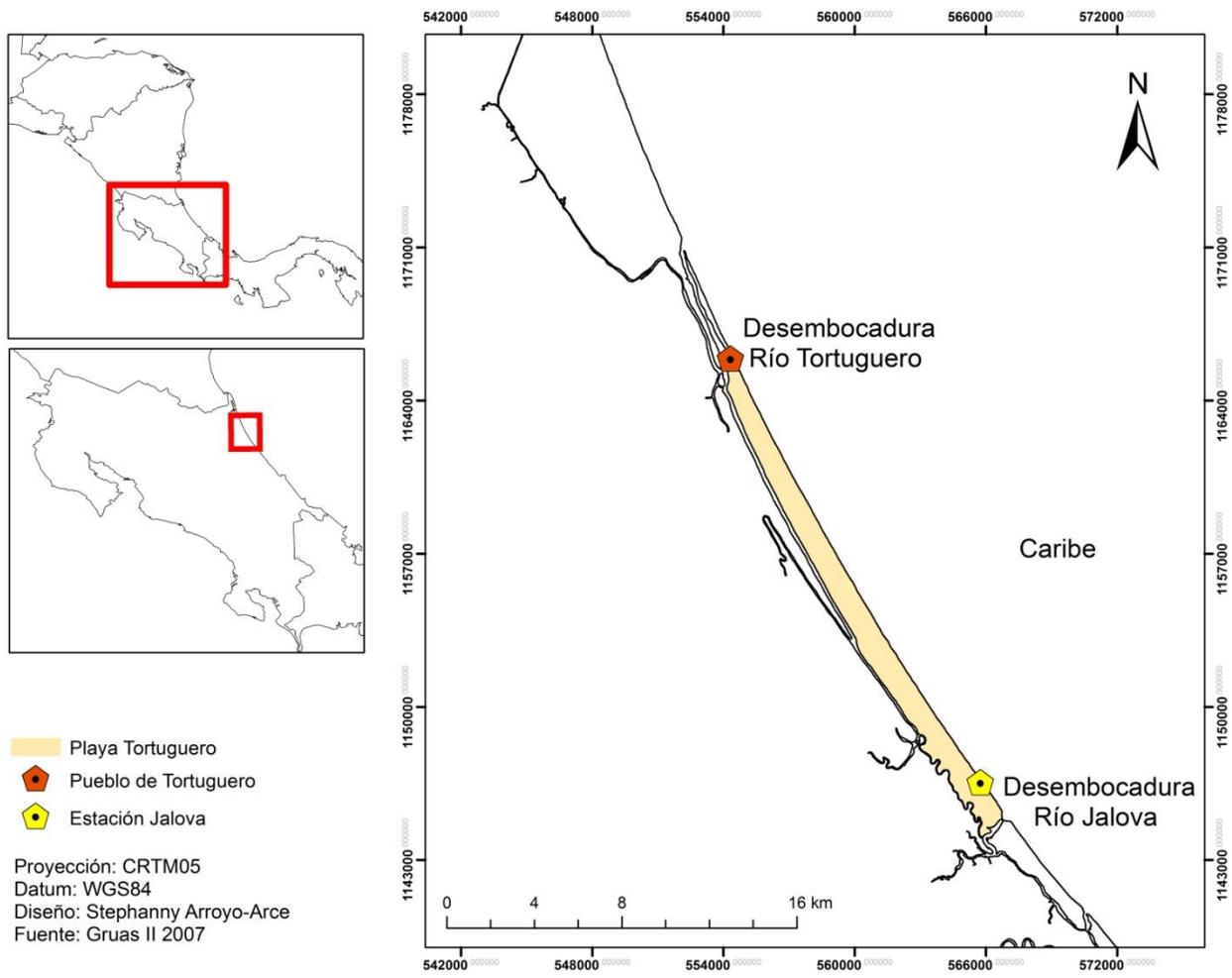


Figura 1. Ubicación de la Playa Tortuguero, Parque Nacional Tortuguero, Área de Conservación Tortuguero, Costa Rica

5. METODOLOGÍA

5.1. Esfuerzo de muestreo

La playa se recorrió una vez a la semana, iniciando en la milla 18 (desembocadura del río Jalova) y finalizando en la milla 3^{4/8} (pueblo de Tortuguero, Figura 1). El equipo de trabajo estuvo constituido por 3-6 personas, el cual inició el muestreo al amanecer (4:45-5:30am, aproximadamente). Durante el recorrido, se trató de abarcar todo el ancho de la playa, desde la línea de vegetación hasta la línea de marea, lo cual facilitó la toma de datos.

5.2. Datos colectados

Datos generales

Al inicio del recorrido se colectó la siguiente información:

1. Fecha (día/mes/año)
2. Nombre de los integrantes del equipo
3. Hora de inicio (se toma en milla 18)
4. Hora final (se toma en milla 3^{4/8})

Datos sobre el clima y las condiciones de la arena

En las millas 16, 12, 8 y 4 se colectó la siguiente información:

1. Hora (00:00-23:59)
2. Porcentaje de nubosidad (0%-100%, con incrementos de 25%)
3. Precipitación (ninguna, poca, media o alta)
4. Condiciones de la arena (seca, húmeda, mojada)
5. Comentarios relevantes

Tortugas marinas depredadas por jaguar

Cada vez que se encontraba una tortuga marina depredada por jaguar se colectó la siguiente información:

1. Hora
2. Especie
3. Coordenadas geográficas

4. Número de identificación: se registró para cada tortuga marina depredada (e.g. Cm001)
 - a. El caparazón de la tortuga fue marcado, empleando un cuchillo, con el número de identificación con el fin de no contarla en muestreos sucesivos
5. Milla más cercana (siendo la más cercana la que se encuentra al Norte)
6. Huellas de jaguar alrededor de la tortuga depredada (presente/ausente)
7. Posición vertical: se refiere a la ubicación de la tortuga con respecto al ancho de la playa
 - a. Área abierta: área de la playa que no recibe sombra y carece de vegetación
 - b. Borde: área de la playa que recibe sombra en algún momento del día
 - c. Vegetación: área de la playa que se encuentra cubierta de vegetación y recibe sombra la mayor parte del día
8. Posición de la tortuga (plastrón/caparazón)
9. Olor a descomposición (presente/ausente)
10. Color de la piel (rosado/gris)
11. Sangre (presente/ausente)
12. Punto de ataque (e.g. cuello, aleta izquierda)
13. Porcentaje remanente de tejidos y órganos
 - a. 75-100%: algunos órganos fueron consumidos pero las aletas y la cabeza todavía están completas.
 - b. 50-75%: remoción parcial de órganos y tejidos
 - c. 25-50%: remoción de la mayoría de órganos y tejidos
 - d. 25-0%: los restos principales son huesos y caparazón
14. Ojos (presente/ausente)
15. Estado del caparazón (descamación parcial o completa)
16. Moscas (presente/ausente)
17. Larvas u otros insectos (presente/ausente)
18. Estado de la piel (húmeda, seca, descamada)
19. Color del hueso (amarillo, blanco)
20. Zopilotes (presente/ausente)
21. Defunción: estimado del número de días desde que la tortuga fue depredada:
 - a. ≤ 24 h. Características: tejidos rojizos, caparazón intacto, sin olor de putrefacción, ojos posiblemente intactos, presencia de sangre, piel húmeda, etc
 - b. 1-2 días. Características: sequedad en piel, hinchazón y descoloración de las extremidades, presencia de moscas y zopilotes, etc
 - c. 3-7 días. Características: ausencia de sangre, tejidos con coloración verde oscuro, pérdida de escamas en la piel, presencia de moscas y larvas, fuerte olor a putrefacción, posible pérdida de escamas en el caparazón, etc
 - d. ≥ 7 días. Características: presencia de huesos blanquecinos, posible carencia de tejidos, escamas faltantes en el caparazón, etc

22. Registrar si la tortuga anido antes de ser depredada
23. Registrar si la tortuga fue o no arrastrada por el jaguar después de haber sido depredada
24. Comentarios importantes (e.g. número de placas)

Rastro de tortugas marinas

Durante el recorrido se procedió a contar los rastros frescos (≤ 24 h) de tortugas marinas (por especie), incluyendo:

1. Rastros completos (con evidencia de nido); se contó con un contador (María)
2. Salidas falsas (sin evidencia de nidos); se contó mentalmente

En cada media milla se reportó el número total de rastros, lo cual facilitó el conteo.

Huellas de jaguar

Se reportó la detección o no detección de huellas frescas (≤ 24 h) de individuos de jaguar; dicha información fue colectada cada media milla. Asimismo, se registró la posición geográfica de los sitios donde existía evidencia que el jaguar salió de la playa (hacia la vegetación) o entró a la playa.

6. ANÁLISIS DE DATOS

6.1. Impacto del jaguar sobre la población de tortugas marinas

Para las tortugas verdes, el estimado poblacional anual se calculó en base a la metodología de Troëng y Rankin (2005); los estimados de depredación se calcularon usando la *Ecuación A*. En el caso de la tortuga baula, el estimado poblacional anual se calculó en base a lo propuesto por Spotila et al. (1996); los estimados de depredación se calcularon usando la *Ecuación B*. El impacto del jaguar sobre la población de tortuga Carey y cabezona no fueron estimados, ya que se desconoce la frecuencia de anidación ('clutch frequency') de dichas especies en Playa Tortuguero.

Ecuación A:

$$P_{\min} = \text{Nidos}_{\text{Cm.temperada}} / 6$$

$$P_{\max} = \text{Nido}_{\text{Cm.temperada}} / 2.8$$

$$\text{Pre}_{\min} = \text{Depredación}_{\text{Cm}} * 100 / P_{\max}$$

$$\text{Pre}_{\max} = \text{Depredación}_{\text{Cm}} * 100 / P_{\min}$$

Ecuación B:

$$P_{\text{est}} = \text{Nidos}_{\text{Dc.temperada}} / 5$$

$$\text{Pre}_{\text{est}} = \text{Depredación}_{\text{Dc}} * 100 / P_{\text{est}}$$

Donde:

P_{\min} = estimado anual poblacional mínimo de la tortuga verde

$\text{Nidos}_{\text{Cm.temperada}}$ = estimado anual de nidos de la tortuga verde según los reportes de la Sea Turtle Conservancy

6 = estimado anual máximo de la frecuencia de anidación de la tortuga verde (Troëng y Rankin 2005)

P_{\max} = estimado anual poblacional máximo de la tortuga verde

2.8 = estimado anual mínimo de la frecuencia de anidación de la tortuga verde (Troëng y Rankin 2005)

Pre_{\min} = porcentaje estimado anual mínimo de la depredación de tortugas verdes

$\text{Depredación}_{\text{Cm}}$ = total anual de tortugas verdes depredadas

Pre_{\max} = porcentaje estimado anual máximo de la depredación de tortugas verdes

P_{est} = estimado anual de la población de tortuga baula

$\text{Nidos}_{\text{Dc.temperada}}$ = estimado anual de nidos de la tortuga baula según los reportes de la Sea Turtle Conservancy

5 = estimado anual mínimo de la frecuencia de anidación de la tortuga baula (Spotila et al. 1996)

Pre_{est} = porcentaje estimado anual máximo de la depredación de tortuga baula

Depredación_{Dc} = total anual de tortugas baula depredadas

6.2. Distribución espacial de los eventos de depredación y la presencia del jaguar

El estimado 'Kernel Density' (Worton 1989) fue empleado para mapear la distribución espacial de los eventos de depredación, así como la presencia del jaguar a lo largo del hábitat costero. Dicho análisis fue realizado empelando el programa ArcMap (v10; Environmental Systems Research Institute, Redlands, CA, USA).



7. RESULTADOS

7.1. Esfuerzo de muestreo

Durante el periodo 2016 se realizaron 27 muestreos (media±DS=2±1 muestreos al mes) a lo largo de la playa.

7.2. Depredación de tortugas marinas

Durante el periodo 2016 el jaguar depredó un total de 406 tortugas marinas (Figura 2). De estas, 400 fueron tortugas verdes (*C. mydas*), 4 baulas (*D. coriácea*) y 2 carey (*E. imbricata*). Asimismo, no se reportó ninguna tortuga cabezona depredada por jaguar (*C. caretta*).

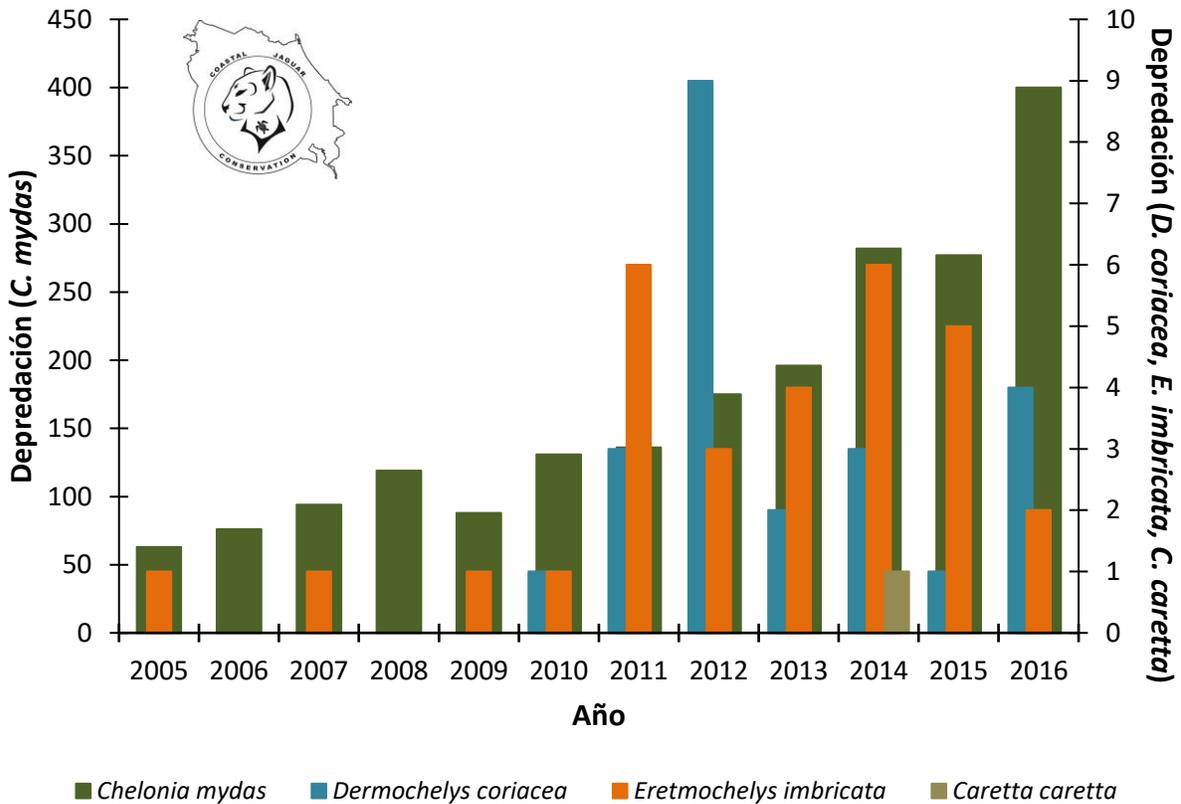


Figura 2. Depredación de jaguar (*Panthera onca*) sobre cuatro especies de tortugas marinas en el Parque Nacional Tortuguero, Costa Rica. Periodo: 2005-2016

Al igual que en años anteriores, la depredación de la tortuga verde se concentró durante la temporada de anidación de dicha especie (Julio - Noviembre), siendo setiembre el mes con un mayor número de eventos registrados (Figura 3). Por su parte, la depredación de la tortuga baula ocurrió entre abril y julio; mientras que en junio y setiembre se reportó la depredación de la tortuga carey (Figura 4).

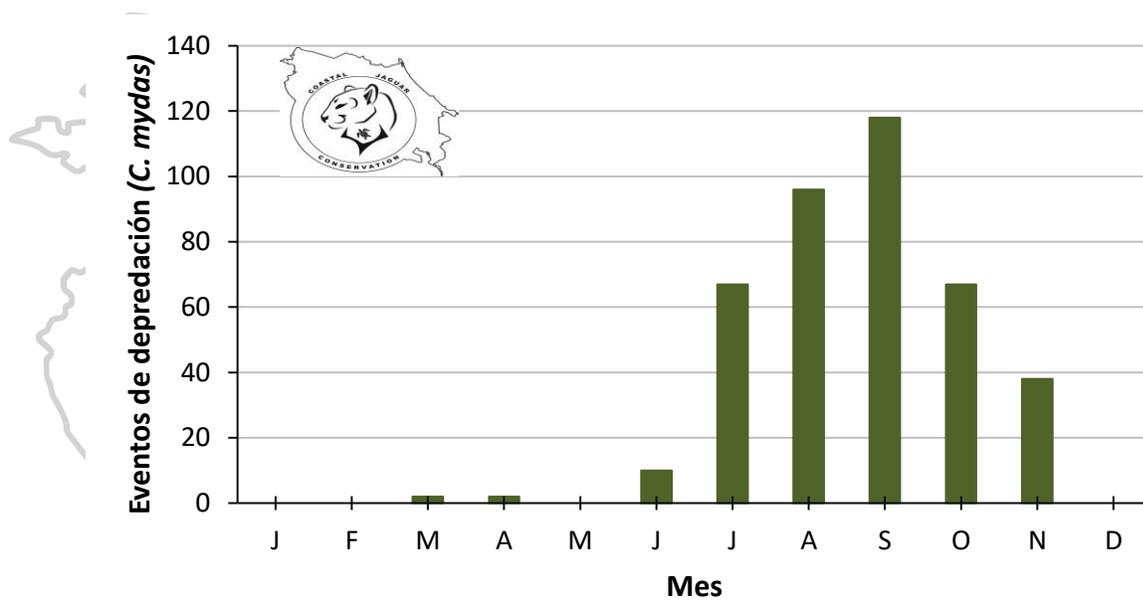


Figura 3. Eventos de depredación de jaguar (*Panthera onca*) sobre la tortuga verde (*Chelonia mydas*) en el Parque Nacional Tortuguero, Costa Rica. Periodo: 2016

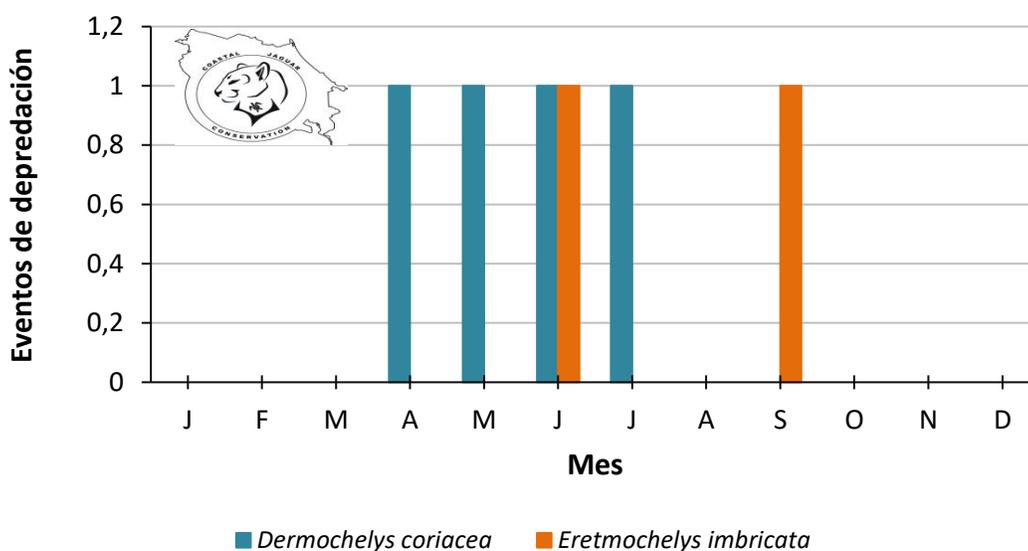


Figura 4. Eventos de depredación de jaguar (*Panthera onca*) sobre la tortuga baula (*Dermochelys coriacea*) y la tortuga carey (*Eretmochelys coriacea*) en el Parque

7.3. Impacto del jaguar sobre la población de tortugas marinas

Durante el periodo 2015, el jaguar depredó aproximadamente entre el 1.5-3.3% y el 3% de la población total de tortugas verdes (Figura 5) y baula (Figura 6), respectivamente, que anidó en Tortuguero.

Los estimados para el periodo 2016 se realizarán una vez se tenga acceso al reporte de la Sea Turtle Conservancy para la temporada de anidación 2016.

7.4. Distribución de los eventos de depredación y la presencia del jaguar

La distribución espacial de los eventos de depredación, y por ende la presencia del jaguar, ha cambiado a lo largo de los años. En el 2005, los puntos calientes de depredación estaban distribuidos a lo largo de todo el hábitat costero, tanto en el sector Norte como Sur de la playa. En la actualidad, los eventos se concentran en el sector medio y Sur de la playa (Figura 6).

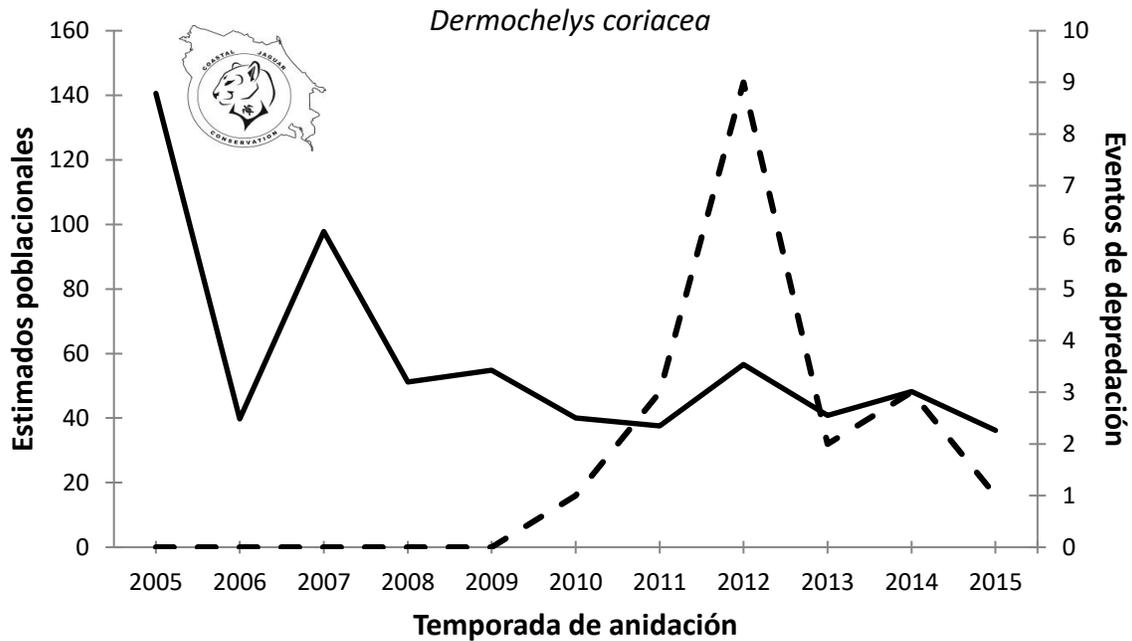
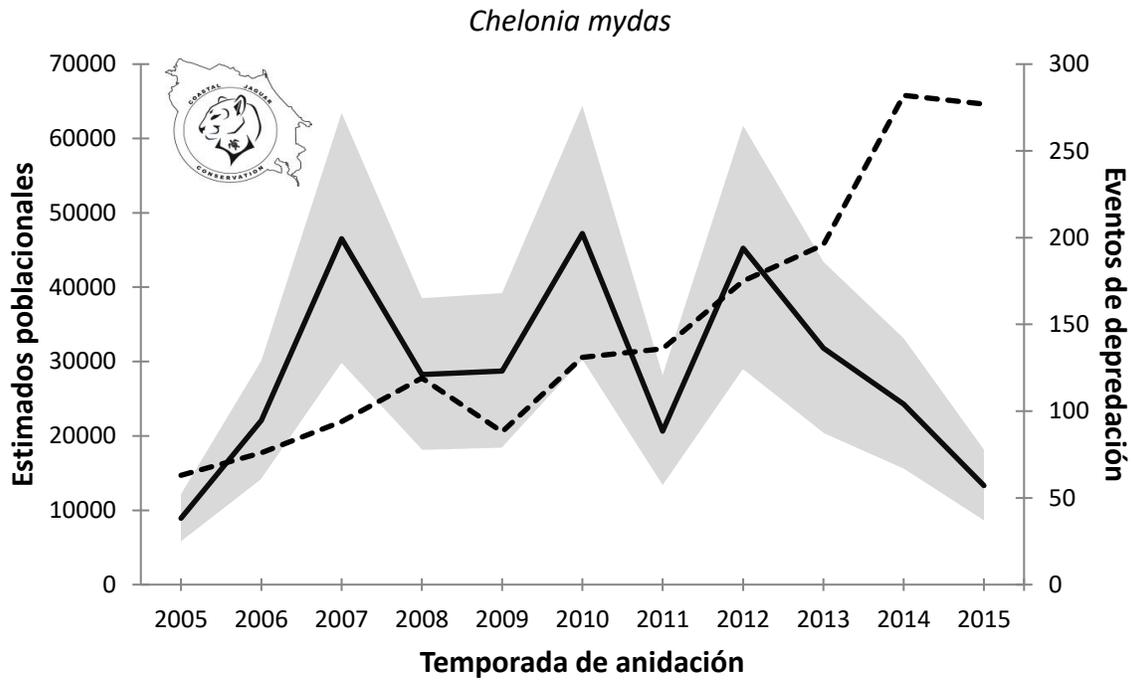
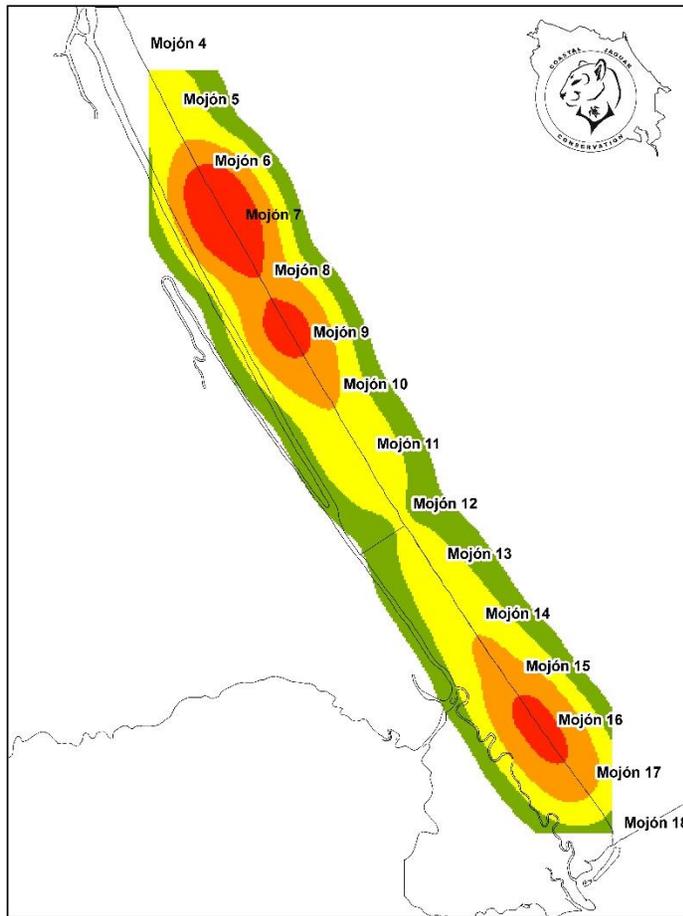


Figura 5. Impacto de la depredación de jaguar (*Panthera onca*) sobre la población de tortugas verdes (*Chelonia mydas*; arriba) y la baula (*Dermochelys coriacea*; abajo) en el Parque Nacional Tortuguero, Costa Rica. Periodo: 2005-2015. Línea sólida: estimados poblacionales; línea de puntos: número total de eventos de depredación; sombra gris: estimado poblacional mínimo y máximo; en paréntesis: porcentaje de los estimados de depredación anual

Periodo 2005



Periodo 2014

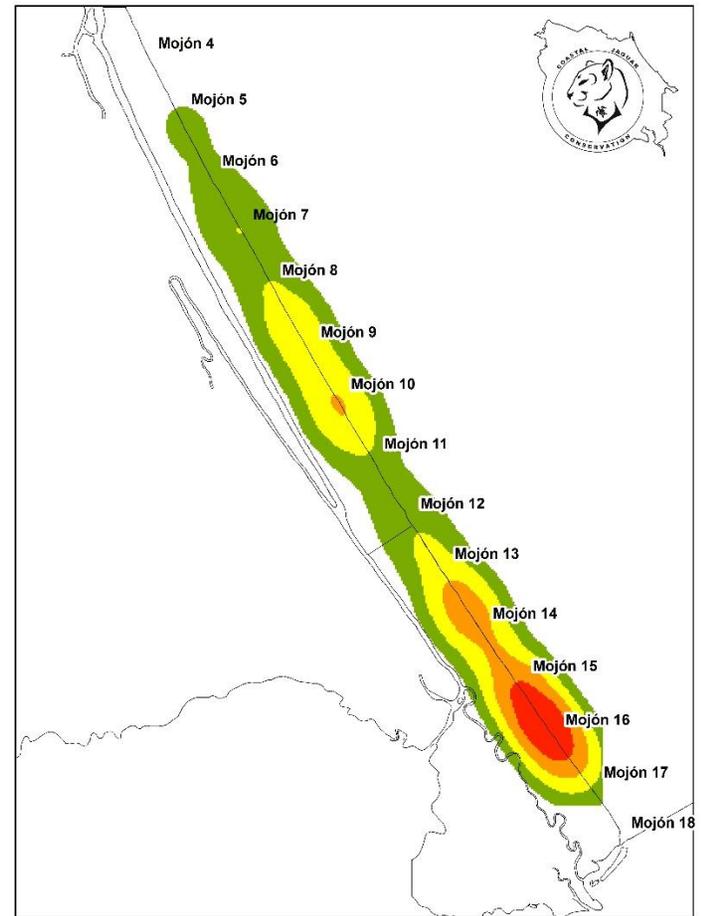
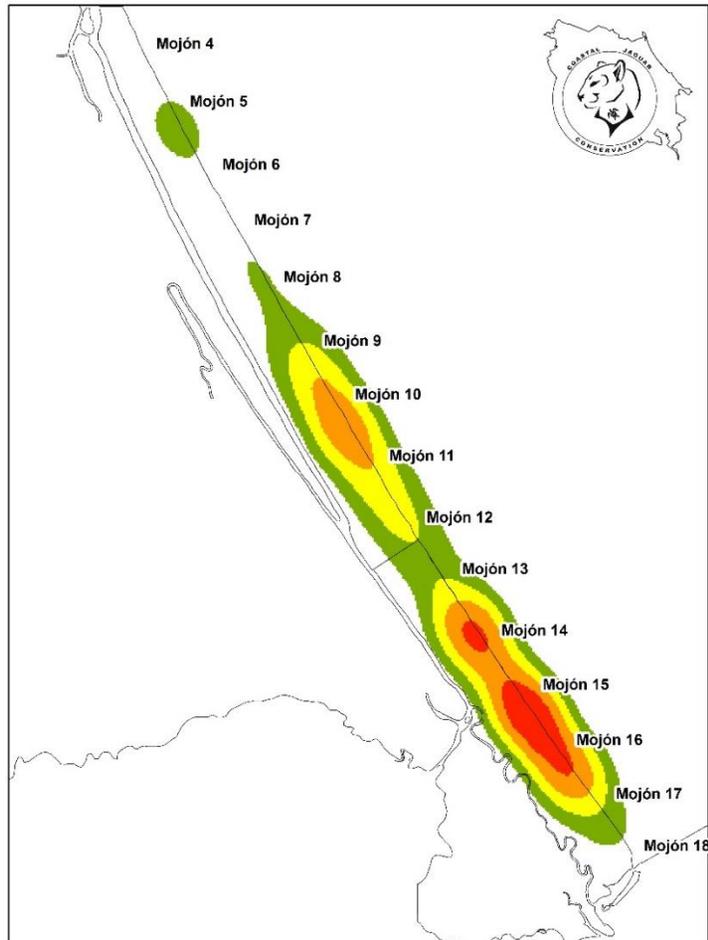


Figura 6. Distribución espacial de los eventos de depredación de jaguar (*Panthera onca*) sobre cuatro especies de tortugas marinas, Parque Nacional Tortuguero, Costa Rica. Periodo: 2005, 2014-2016.

Periodo 2015



Periodo 2016

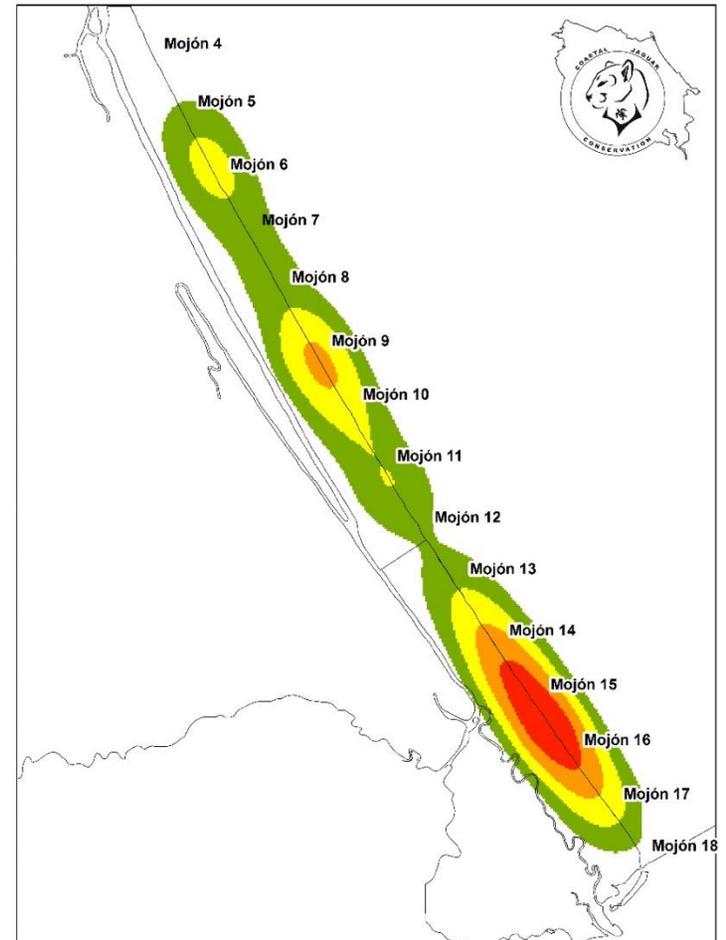


Figura 6. Distribución espacial de los eventos de depredación de jaguar (*Panthera onca*) sobre cuatro especies de tortugas marinas, Parque Nacional Tortuguero, Costa Rica. Periodo: 2005, 2014-2016.

8. DISCUSIÓN

A lo largo de los años, la depredación de tortugas verdes ha sido significativamente mayor que la depredación de tortuga baula, carey o cabezona. Esto podría deberse a que la población de tortugas verdes es significativamente mayor en comparación a las otras especies de tortugas marinas (Troëng y Rankin 2005, Troëng et al. 2007, Galeán y Harrison 2012). Asimismo, la temporada de anidación de la tortuga verde es más larga (Febrero-Noviembre) en comparación a la tortuga baula (Febrero-Mayo), la carey o la cabezona, cuya anidación para estas dos últimas ocurre esporádicamente a lo largo del año. Asimismo, algunos autores (Karanth y Sunquist 1995, Gonzalez y Miller 2002, Polisar et al. 2003, Azevedo y Murray 2007) sugieren que la abundancia y disponibilidad de presas constituyen uno de los factores ecológicos más importantes que explican la selección de presas por grandes felinos.

La mayor tasa de depredación sobre la tortuga verde también podría deberse a cambios en la presencia del jaguar a lo largo de los años. En Tortuguero, la presencia del jaguar tiende a ser menor durante la temporada de anidación de la tortuga baula, y aumenta conforme la temporada de la tortuga verde se aproxima (Arroyo-Arce y Salom-Pérez 2015). Este patrón podría deberse a que los jaguares restringen su patrón de movimiento al hábitat costero en los meses donde hay una mayor disponibilidad de presas (temporada de tortuga verde, Arroyo-Arce et al. 2014). Otros estudios también indican como el movimiento y patrón de actividad del jaguar depende del de su principal presa (Rabinowitz y Nottingham 1986, Carrillo et al. 2009, Harmsen et al. 2011).

El aumento en la depredación de tortugas marinas, reportada desde 1981, podría estar asociado a la degradación del hábitat (producto de la expansión de la frontera agrícola) que tomó lugar a inicios de la década de 1990 en el área de amortiguamiento del Parque (Troëng 2000, Arroyo-Arce et al. 2014). Otro factor que potencialmente pudo influir es el aparente declíne en las especies presa (e.g. *Tayassu pecari*, *Mazama americana*, *Cuniculus paca* y *Dasyprocta punctata*) producto de la cacería dentro del Parque (Troëng 2000, Arroyo-Arce et al. 2014). Dichas presiones antropogénicas podrían estar influyendo la selección que hace el jaguar sobre el hábitat costero, y su preferencia por las tortugas marinas (Troëng 2000, Veríssimo et al. 2012, Arroyo-Arce et al. 2014). Un aumento en la población local de jaguares también podría explicar el incremento en la depredación de tortugas marinas (Arroyo-Arce y Thomson, datos sin publicar). A pesar que los jaguares han sido observados en Tortuguero desde la década de 1950 (Harrison et al. 2005), no existían estimados poblacionales hasta el 2010, cuando el proyecto empezó a utilizar cámaras trampa; desde entonces el número de jaguares utilizando el hábitat costero se ha incrementado (Arroyo-Arce y Thomson, datos sin publicar).

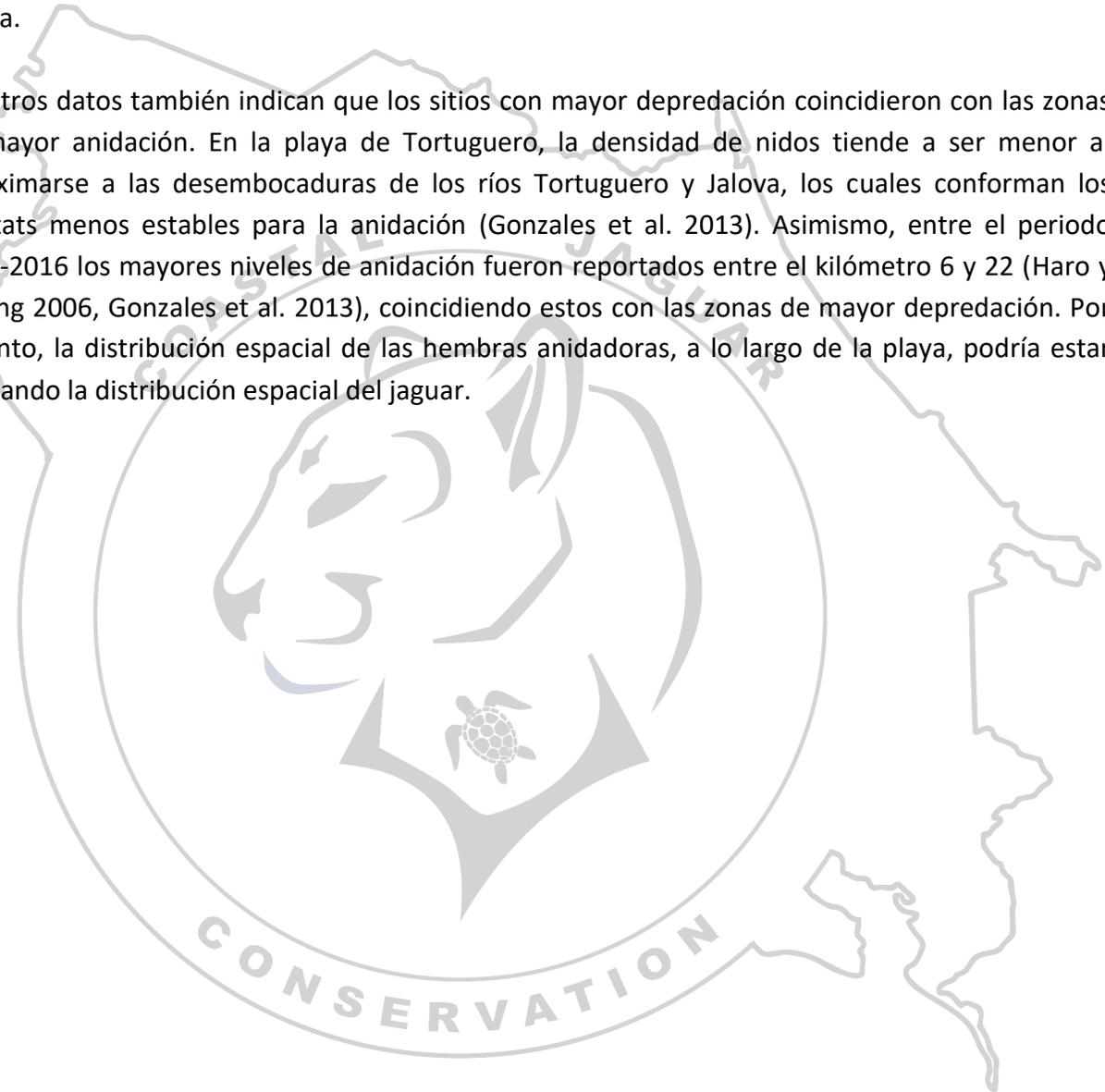
A pesar que durante el periodo 2016, en comparación a años anteriores, se registró un aumento en el número de tortugas verdes depredadas por jaguar (Periodo 2014: 282, Periodo 2015: 277, Periodo 2016: 400; Figura 2), nuestros resultados siguen sugiriendo que la tasa de depredación actual no representa una amenaza significativa para la población de tortugas verdes que anidan en Tortuguero (Troëng 2000). Algunos autores (Troëng 2000, Campbell y Lagueux 2005) incluso mencionan que las actividades humanas (e.g. saqueo de huevos y tortugas, pesca comercial) tienen un mayor impacto en comparación al jaguar. A su vez, las tortugas marinas también deben enfrentarse a otros depredadores naturales, tales como los perros domésticos (*Canis familiaris*), los pizotes (*Nasua narica*), los zopilotes (*Coragyps atratus*, *Cathartes aura*) y los cangrejos (*Ocyrode quadrata*), los cuales se alimentan de los huevos o los neonatos (Veríssimo et al. 2012, Sea Turtle Conservancy 2014). Es importante indicar que a pesar de estas amenazas, la población de tortugas verdes en Tortuguero se ha incrementado en un 61% desde 1986 (Troëng y Rankin 2005).

La población de tortugas baula en Tortuguero ha disminuido un 67% entre el periodo 1995-2006 (Troëng et al. 2007), un patrón similar ha sido reportado en otras playas de la zona (Troëng et al. 2004). Algunos factores que podrían estar contribuyendo con este decline es la pesca 'by catch' de adultos y juveniles en sitios de alimentación, así como saqueo de hembras y nidos en las playas de anidación (Troëng et al. 2004, Troëng et al. 2007, Sea Turtle Conservancy 2014). El primer reporte de depredación de jaguar sobre la baula fue reportado en 1999 (Troëng 2000), y desde entonces, la tasa de depredación anual ha variado significativamente a lo largo de las temporadas. Es importante resaltar que durante el periodo 1997-2006 únicamente se reportaron 3 eventos de depredación, por lo cual, se estima que el jaguar no contribuyó significativamente al decline poblacional reportado en dicho periodo. Asimismo, tampoco se considera que el felino represente una amenaza significativa sobre la población local.

En Tortuguero, durante el periodo 1956-2003, también se reportó un decline significativo en la población de tortugas carey (Bjorndal et al. 1993, Meylan y Donnelly 1993, Troëng et al. 2005). Esta especie enfrenta amenazas similares a las otras especies de tortugas marinas, incluyendo la exploración comercial (e.g. huevos, carne y caparazón) y pesca incidental (Meylan y Donnelly 1993, Troëng et al. 2005). Al igual que la baula, la depredación de jaguar ha sido documentada esporádicamente en Tortuguero, lo cual concuerda con la anidación esporádica de dicha especie. Por lo tanto, consideramos que la tasa de depredación actual no representa una amenaza significativa sobre la población local. No obstante, Troëng et al. (2005) indican que la depredación de jaguar podría ser un factor a considerar en la recuperación de la especie en Tortuguero; el mismo caso podría aplicar para la tortuga baula.

Los jaguares tienden a evitar las áreas dominadas por los humanos (Cullen et al. 2013). Por lo cual, es de esperar que los puntos calientes de actividad del jaguar, y de depredación, se encuentren alejados del pueblo de Tortuguero (extremo Norte de la playa). El sector de Jalova (extremo Sur de la playa) también reportó bajos números de depredación y actividad, lo cual podría deberse a la presencia de un pequeño rancho, una plantación de coco y una estación biológica, así como la presencia del pueblo de Parismina al otro lado de la desembocadura del río Jalova.

Nuestros datos también indican que los sitios con mayor depredación coincidieron con las zonas de mayor anidación. En la playa de Tortuguero, la densidad de nidos tiende a ser menor al aproximarse a las desembocaduras de los ríos Tortuguero y Jalova, los cuales conforman los hábitats menos estables para la anidación (Gonzales et al. 2013). Asimismo, entre el periodo 2005-2016 los mayores niveles de anidación fueron reportados entre el kilómetro 6 y 22 (Haro y Troëng 2006, Gonzales et al. 2013), coincidiendo estos con las zonas de mayor depredación. Por lo tanto, la distribución espacial de las hembras anidadoras, a lo largo de la playa, podría estar afectando la distribución espacial del jaguar.



9. CONCLUSIÓN

Este estudio sugiere que la depredación de jaguar no representa una amenaza para la población de tortugas verdes que anidan en el Parque Nacional Tortuguero, y no constituye la razón principal del declive población de la tortuga baula o carey. Sin embargo, todavía existen importantes vacíos de información en cuanto al entendimiento de la interacción entre los jaguares y las tortugas marinas (por ejemplo: ¿están los jaguares influyendo en el comportamiento de anidación de las tortugas?). Por lo cual, es importante continuar con el monitoreo y evaluar dicha interacción depredador-presa, con el fin de entender cómo evolucionará en un futuro. Dicha información es necesaria para realizar un manejo efectivo no solo de la población local de jaguares, sino también de las tortugas marinas que anidan en Tortuguero.

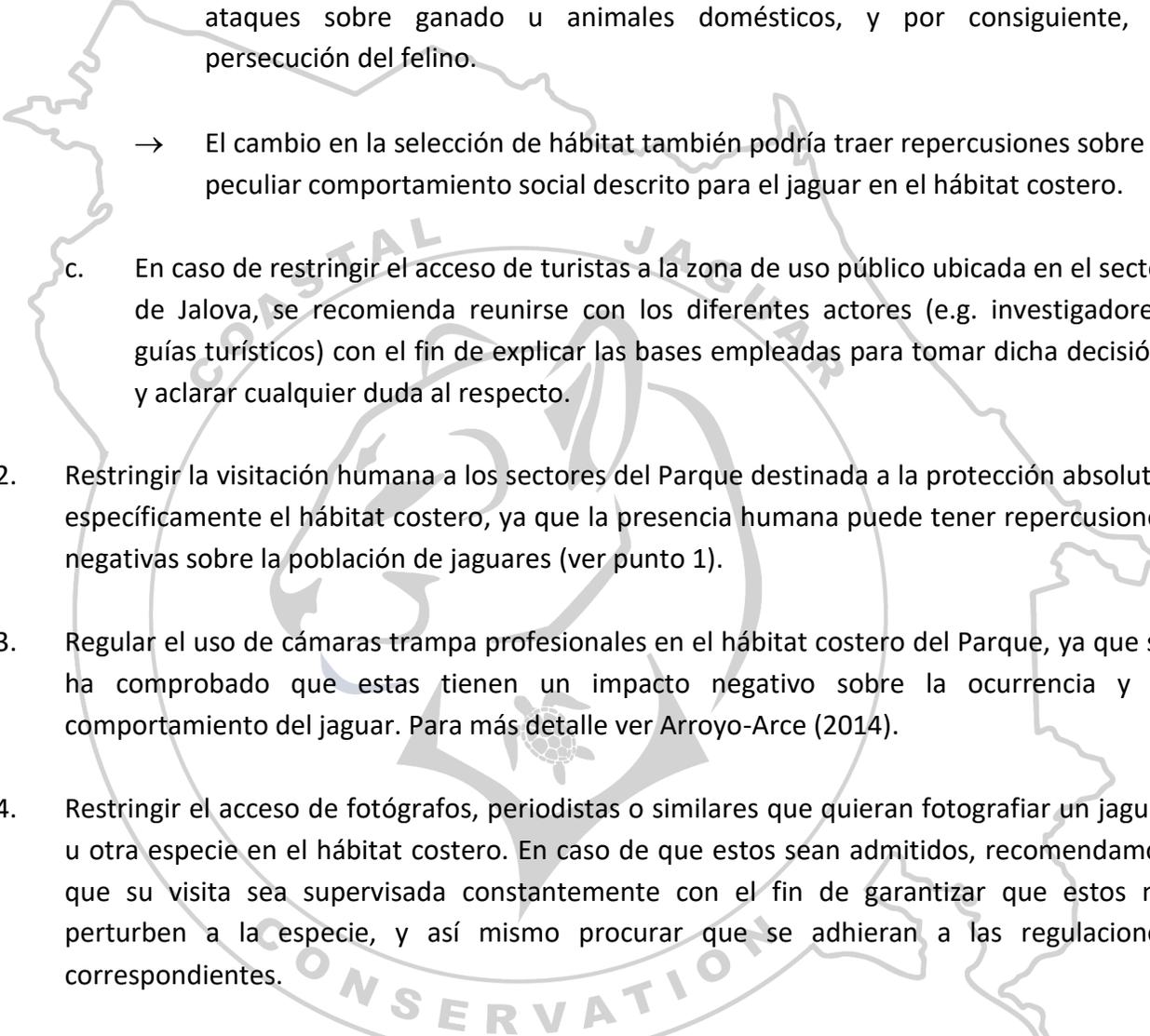
Nuestro estudio también resalta la importancia de la playa de Tortuguero para la conservación de la población local de jaguares. La playa no solo alberga una fuente de alimento constante (tortugas marinas) sino que también contiene una población residente y migratoria de jaguares, los cuales pueden facilitar el flujo genético y la conectividad entre las poblaciones (e.g. zonas aledañas al Parque e incluso con Nicaragua). A su vez, la playa constituye una zona de reproducción y cuidado parental para el felino (I. Thomson, comunicación personal, Octubre 01, 2014). Por lo tanto, la conservación de dicha área es fundamental en la conservación a largo plazo del felino, tanto en el país como en la región.

10. RECOMENDACIONES

1. Recomendamos que la zona de uso público ubicada en el extremo sur de la playa de Tortuguero (sector de Jalova) cambie de categoría de manejo, con el fin de restringir (e incluso prohibir) el acceso de turistas a dicha área. Dicha restricción debería aplicar para los grupos de turistas que ingresan tanto de día como de noche, empleando ya sea los senderos o la playa.

Nuestra recomendación se basa en lo siguiente:

- a. El dicho sector se han reportado avistamientos de jaguares durante los patrullajes para monitorear la anidación de las tortugas marinas. Dichos avistamientos han ocurrido de noche, mientras el jaguar se estaba alimentando de las tortugas marinas, o cuando el jaguar se encontraba recorriendo la playa en busca de alimento (e.g. tortugas marinas). Asimismo, se reportaron avistamientos dentro de los senderos cercanos a la playa.
- c. Aumentar el riesgo de ataques de jaguares sobre humanos. A pesar que los ataques de jaguares sobre humanos son poco frecuentes, estos podrían llegar a atacar por diferentes razones, incluyendo:
 - Defender a sus crías.
 - Defender a la presa de la cual se están alimentando (e.g. tortugas marinas).
 - Pérdida del miedo hacia la gente, ya que estos se pueden acostumbrar a la presencia humana.
 - Una conducta inadecuada de las personas durante los avistamientos (e.g. acoso y persecución del felino con el fin de fotografiarlo).
- b. La presencia humana en dicho sector también puede afectar la disponibilidad, comportamiento y distribución de las especies presa (mamíferos medianos y pequeños, tortugas marinas) del jaguar, así como cambiar la selección de hábitat que realiza el jaguar sobre el hábitat costero, específicamente provocar:

- 
- El desplazamiento del felino hacia otros sectores del Parque, u otras áreas protegidas aledañas, resultado en la pérdida de la población residente y migratoria del Parque.
 - El desplazamiento del felino hacia las comunidades que se encuentran en el área de amortiguamiento del Parque, lo cual podría aumentar la posibilidad de ataques sobre ganado u animales domésticos, y por consiguiente, la persecución del felino.
 - El cambio en la selección de hábitat también podría traer repercusiones sobre el peculiar comportamiento social descrito para el jaguar en el hábitat costero.
- c. En caso de restringir el acceso de turistas a la zona de uso público ubicada en el sector de Jalova, se recomienda reunirse con los diferentes actores (e.g. investigadores, guías turísticos) con el fin de explicar las bases empleadas para tomar dicha decisión, y aclarar cualquier duda al respecto.
2. Restringir la visitación humana a los sectores del Parque destinada a la protección absoluta, específicamente el hábitat costero, ya que la presencia humana puede tener repercusiones negativas sobre la población de jaguares (ver punto 1).
 3. Regular el uso de cámaras trampa profesionales en el hábitat costero del Parque, ya que se ha comprobado que estas tienen un impacto negativo sobre la ocurrencia y el comportamiento del jaguar. Para más detalle ver Arroyo-Arce (2014).
 4. Restringir el acceso de fotógrafos, periodistas o similares que quieran fotografiar un jaguar u otra especie en el hábitat costero. En caso de que estos sean admitidos, recomendamos que su visita sea supervisada constantemente con el fin de garantizar que estos no perturben a la especie, y así mismo procurar que se adhieran a las regulaciones correspondientes.
 5. Recomendamos prohibir el uso de vehículos (e.g. bicicletas, cuadracilos, entre otros) dentro de la zona de protección absoluta (hábitat costero, sendero que conecta Jalova con Tortuguero, senderos secundarios) y la zona de uso público localizada en el sector de Jalova. Dicha restricción debería ser dirigida a los investigadores o cualquier otra persona que labora en el área, pero no así a los funcionarios del ACTo, los cuales emplean vehículos (e.g. cuadracilos) para los patrullajes de protección y monitoreo.

Consideramos que es de gran importancia restringir el uso de vehículos porque:

- a. Puede facilitar, y por consiguiente aumentar el tráfico humano dentro de la zona de protección absoluta o zona de uso público, lo cual puede tener un impacto directo sobre la diversidad del área.
 - b. Puede facilitar, y por consiguiente aumentar los avistamientos de jaguares, lo cual puede facilitar la habituación del jaguar hacia las personas.
 - c. Puede afectar el hábitat de anidación de las tortugas marinas.
 - d. Ver 'punto 1'.
6. Recomendamos regular el esfuerzo de muestreo llevado a cabo por los diferentes investigadores que laboran dentro del Parque Nacional Tortuguero, específicamente dentro de la zona de protección absoluta y uso público. En este sentido, recomendamos regular los sectores que son monitoreados, los tamaños de los grupos, los periodos de muestreo, métodos empleados, entre otros.
- a. Sugerimos no realizar muestreos nocturnos en aquellos senderos donde se ha identificado una actividad constante del jaguar (puntos calientes de actividad), incluyendo el sendero conocido como 'Juana López' (en la entrada del mojón 15), y el sendero principal que se extiende desde Jalova hasta Tortuguero, el cual va paralelo a la playa. Asimismo, en dichos senderos se recomienda regular los muestreos diurnos.
 - b. Cancelar temporalmente (según cada caso) los muestreos en los senderos donde han ocurrido avistamientos de jaguar, especialmente en aquellos casos donde el jaguar ha seguido a las personas.
7. Realizar una reunión anual con los diferentes actores (e.g. investigadores, guías turísticos, funcionarios del ACTo) que laboran dentro del Parque Nacional Tortuguero con el fin de:
- a. Informarles oralmente los detalles de la 'Resolución SINAC-ACTo-D-RES-053-2016' referente a las pautas a seguir mientras una persona se encuentra en el hábitat costero, y los pasos a seguir en caso de avistar a un jaguar.
 - b. Brindarles una capacitación sobre ¿qué hacer en caso de avistar a un jaguar? La finalidad de dicha capacitación sería explicar los protocolos (Arroyo-Arce & Thomson

2015b) creados con el fin de evitar perturbar al jaguar en su hábitat natural, así como evitar una posible habituación del mismo hacia las personas, lo cual podría desencadenar un ataque.

c. Brindarles una presentación sobre el monitoreo de jaguares realizado en la zona, con enfoque en el tema relacionado a la interacción humano-vida silvestre (avistamientos).

8. Continuar recopilando los registros sobre los avistamientos directos de jaguar que se dan dentro del Parque Nacional Tortuguero y áreas aledañas, con el fin de evaluar si estos se están incrementando a lo largo del tiempo, lo cual podría ser una indicación de una posible habituación del jaguar hacia la presencia humana, entre otras cosas.

9. Continuar con el monitoreo realizado hasta el momento, con el fin de adquirir un mayor conocimiento sobre la interacción del jaguar con las tortugas marinas y las otras especies terrestres presentes en el Parque. Asimismo, se recomienda extender el monitoreo hacia otros sectores del Parque con el fin de detectar rutas de desplazamiento y conectividad hacia dentro y fuera del Parque.

11. ESTRATEGIA DE COMUNICACIÓN Y SEGUIMIENTO DE RESULTADOS

A continuación se describen las actividades que se tratarán de desarrollar durante el periodo 2017, y que tienen como objetivo mantener la divulgación de la presente investigación.

Congresos

1. Se participará en el 'XXI Congreso de la Sociedad Mesoamericana para la Biología y la Conservación', el cual se llevará a cabo en noviembre del 2017 en Costa Rica.

Publicaciones

Se trabajará en los siguientes temas:

1. Análisis de la dieta del jaguar en el Parque Nacional Tortuguero.
2. Análisis sobre la acumulación de mercurio en los jaguares del Parque Nacional Tortuguero.
3. Análisis sobre la relación entre las tortugas marinas y la densidad de jaguares en el Parque Nacional Tortuguero, con mención sobre las épocas de reproducción, nacimiento de crías, etc.

Se espera que dichas publicaciones sean publicadas a lo largo del 2017.

Trabajo a nivel local

Se trabajará en los siguientes temas:

1. Divulgación de los resultados obtenidos durante el periodo 2016 (público meta: comunidades locales, funcionarios del ACTo, ONGs que laboran en el área, otros investigadores).
2. Taller sobre la historia de los avistamientos de jaguar en el Parque Nacional Tortuguero y capacitación sobre el protocolo de conducta (público meta: comunidades locales, funcionarios del ACTo, ONGs que laboran en el área, otros investigadores).

A continuación se resumen las principales actividades de diseminación que ha realizado el proyecto desde su inyección:

Publicaciones científicas

- Arroyo-Arce, S., I. Thomson, E. Harrison, G. Baker y S. Wilmott. En Prensa. First record of jaguar (*Panthera onca*) predation on a loggerhead sea turtle (*Caretta caretta*) in Tortuguero National Park, Costa Rica. Herpetology Notes.
- Arroyo-Arce, S., I. Thomson, C. Fernández y R. Salom-Pérez. En Prensa. Relative abundance and activity patterns of terrestrial mammalian species in Pacuare Nature Reserve, Costa Rica. Research Journal of the Costa Rican Distance Education University/Cuadernos de Investigación UNED.
- Arroyo-Arce, S., I. Thomson y R. Salom-Pérez. 2016. Relative abundance and activity patterns of terrestrial mammalian species in Barra del Colorado Wildlife Refuge, Costa Rica. Research Journal of the Costa Rican Distance Education University/Cuadernos de Investigación UNED 8: 131-137.
- Arroyo-Arce, S., I. Thomson, C. Fernández y R. Salom-Pérez. 2016. First record of a marine turtle predated by a jaguar in Pacuare Nature Reserve, Costa Rica. Catnews 64: 6-7.
- Arroyo-Arce, S., I. Thomson y K. Cutler. 2016. King vulture (*Sarcoramphus papa*) scavenging at green turtle (*Chelonia mydas*) carcasses in Tortuguero National Park, Costa Rica. Vulture News 70: 30-36.
- Arroyo-Arce, S. y R. Salom-Pérez. 2015. Impact of jaguar *Panthera onca* (Carnivora: Felidae) predation on marine turtle populations in Tortuguero, Caribbean coast of Costa Rica. Revista de Biología Tropical, 63: 815-825.
- Guilder, J., B. Barca. S. Arroyo-Arce, R. Gramajo y R. Salom-Pérez. 2015. Jaguars (*Panthera onca*) increase kill utilization rates and share prey in response to seasonal fluctuations in nesting green turtle (*Chelonia mydas mydas*) abundance in Tortuguero National Park, Costa Rica. Mammalian Biology 80:65-72.
- Thomson, I., S. Arroyo-Arce y F. Spooner. 2014. Record of two jaguar cubs suckling from their mother in the wild. Catnews 61: 8.
- Arroyo-Arce, S. y R. Salom-Pérez. 2014. First record of *Puma concolor* in Tortuguero National Park, Costa Rica. Brenesia 81-82: 115-118.
- Arroyo-Arce, S., J. Guilder y R. Salom-Pérez. 2014. Habitat features influencing jaguar *Panthera onca* (Carnivora: Felidae) occupancy in Tortuguero National Park, Costa Rica. Revista de Biología Tropical 62: 1449-1458.
- Arroyo-Arce, S. 2013. Reporte de *Agamia agami* (Ciconiiformes: Ardeidae) y *Dendrocygna autumnalis* (Anseriformes: Anatidae) en el Parque Nacional Tortuguero, Costa Rica. Zeledonia 17: 62-64.

Manuales

- Arroyo-Arce, S. & I. Thomson. 2016. Jaguar Project Manual: Tortuguero National Park, Costa Rica. Heredia, Costa Rica.
- Arroyo-Arce S. & I. Thomson. 2016. Protocolo de conducta en caso de un avistamiento de jaguar, Parque Nacional Tortuguero, Costa Rica. Heredia, Costa Rica.
- Arroyo-Arce S. & I. Thomson. 2016. Protocol behavior in case of a jaguar sighting, Tortuguero National Park, Costa Rica. Heredia, Costa Rica.

Artículos en prensa

- Machos de jaguar se toleran y comen de la misma tortuga. 2013. Periódico La Nación (http://www.nacion.com/vivir/ambiente/Machos-jaguar-toleran-misma-tortuga_0_1357664260.html).
- Hambre lleva a jaguares a la playa de Tortuguero. 2014. Periódico La Nación (http://www.nacion.com/vivir/ambiente/Jaguares-prefieren-playa-Tortuguero_0_1460453964.html).
- Roaring to the aid of big cats. 2016. News (*periódico de Escocia*).

Artículos en línea

- Dialogando con Stephanny Arroyo Arce. 2013. Boletín La Voz del Jaguar México (http://issuu.com/jaguarnegro9/docs/bolet_n_octubre_oki_doki/11?e=3051687/5102696).
- Into de Costa Rican wild: jaguars feast on sea turtles. 2013. Global Post (<http://www.globalpost.com/dispatch/news/regions/americas/costa-rica/130401/jaguars-feast-green-sea-turtles-tortuguero-park>).
- Los jaguares del Parque Nacional Tortuguero. 2013. Green Noise (<http://greennoise.cr/es/2013/07/29/jaguars-in-tortuguero-national-park/>).
- Monitoreo de Jaguares. 2014. Reserva Biológica Cerro Coronel (<http://www.cerroc coronel.org/#!jaguar/c2q4>).
- Thanks for 2015. 2016. Sebastian Kennerknecht (<http://www.pumapix.com/thank-you-for-2015/>).
- What to Do If You Meet a Jaguar. 2016. Panthera Blog (<https://www.panthera.org/blog/2016/07/06/what-to-do-if-you-meet-jaguar>).

Artículos en libros

- Mención del proyecto en el libro 'Grandes Espectáculos Naturales' de la editora OJALA (<http://www.ojalacomunicacion.org>).

Producciones televisivas

Mención del proyecto en el programa 'Explore the Unknown Life of Coastal Jaguars in Costa Rica'. Televisión Japonesa (al aire: 16 de abril 2016).

Resoluciones

El proyecto facilitó información al ACTo con el fin de crear la 'Resolución SINAC-ACTo-D-RES-053-2016', la cual mencione pautas sobre el protocolo de conducta en caso de un avistamiento de jaguar en el Parque Nacional Tortuguero.

Charlas y Talleres

Año	Actividad	Público Meta
2016	Charla informativa sobre los principales resultados obtenidos en el RNVS Barra del Colorado	Comité científico ACTo
2016	Charla informativa sobre los avistamientos de jaguar en Tortuguero	Comité científico ACTo
2016	Charla 'Biología del Jaguar'	Guías de Tortuguero
2016	Educación Ambiental	Escuela Caño Zapota, ASOLIVI, Jóvenes Ambientalistas BC, Liceo de Colorado, Liceo La Aldea
2016	Charla informativa sobre los jaguares de Tortuguero	Refrescamiento de guías del Parque Nacional Tortuguero
2016	Educación Ambiental	Escuela Laguna del Tortuguero
2016	Charla informativa sobre los jaguares de Tortuguero	Celebración del 'Día del Felino Silvestre', Universidad de Costa Rica
2016	Educación Ambiental	TortuBogue Festival
2015	Educación Ambiental	Escuela de Batáan, Limón
2015	Taller 'Colecta de Muestras Genéticas de Felinos Silvestres'	Funcionarios del ACTo y Sea Turtle Conservancy
2015	Charla informativa sobre los jaguares de Tortuguero	Refrescamiento de guías del Parque Nacional Tortuguero
2015	Educación Ambiental	Escuela Laguna de Tortuguero
2015	Charla informativa sobre los principales resultados del proyecto	Comité científico ACTo
2015	Charla informativa sobre los principales resultados del proyecto	Ministro del Ambiente, Director del SINAC y Comité científico ACTo
2015	Educación Ambiental	TortuBogue Festival

Año	Actividad	Público Meta
2015	Charla informativa sobre los jaguares de Tortuguero	Guías del Rainforest Adventures
2014	Taller 'Métodos No Invasivos para el Estudio de Jaguares'	Comunidades que participan en el proyecto MAPCOBIO
2014	Congreso 'IV Congreso Mesoamericano de Áreas Protegidas'	Público general e investigadores
2014	Congreso 'Simposio Internacional Conservación de Felinos en América'	Público general e investigadores
2013	Charla informativa sobre los jaguares de Tortuguero	Refrescamiento de guías del Parque Nacional Tortuguero
2013	Charla informativa sobre los principales resultados del proyecto	Comité científico ACTo
2013	Taller 'Métodos No Invasivos para el Estudio de Jaguares'	Guardaparques de ACTo
2013	Charla 'La vida del jaguar en el Caribe del país'	Público general (Museo Banco Central)
2013	Charla informativa sobre los principales resultados del proyecto	Sr. Rafael Gutiérrez (director of SINAC) y Comité científico ACTo
2013	Charla informativa sobre los jaguares de Tortuguero	Festival Cultural y Deportivo de Tortuguero
2013	Charla informativa sobre los jaguares de Tortuguero	Estudiantes de la Facultad de Biología, Universidad de Costa Rica
2012	Charla informativa sobre los jaguares de Tortuguero	Guías del Hotel Tortuga Lodge
2012	Charla informativa sobre los jaguares de Tortuguero	Comunidades de Parismina y Barra de Tortuguero
2012	Taller 'Métodos No Invasivos para el Estudio de Jaguares'	Guardaparques de ACTo
2012	Charla informativa sobre los jaguares de Tortuguero	Festival Cultural y Deportivo de Tortuguero

12. BIBLIOGRAFÍA

- Arroyo-Arce, S. 2014. II Informe Parcial. Anexo Especial. Lecciones Aprendidas sobre el Empleo de Cámaras Trampa Profesionales. Heredia, Costa Rica.
- Arroyo-Arce, S., Guilder, J., y Salom-Pérez, R. 2014. Habitat features influencing jaguar *Panthera onca* (Carnivora: Felidae) occupancy in Tortuguero National Park, Costa Rica. *Revista de Biología Tropical* 62: 1449-1458.
- Arroyo-Arce, S. y R. Salom-Pérez. 2015. Impact of jaguar *Panthera onca* (Carnivora: Felidae) predation on marine turtle populations in Tortuguero, Caribbean coast of Costa Rica. *International Journal of Tropical Biology* 63: 815-825.
- Arroyo-Arce, S., y Thomson, I. 2015. Jaguar Project Manual: Tortuguero National Park, Costa Rica. Heredia, Costa Rica.
- Arroyo-Arce, S. y Thomson, I. 2015b. Protocolo para reducir el posible impacto humano sobre los jaguares, u otros felinos silvestres, en el Parque Nacional Tortuguero, Costa Rica. Coastal Jaguar Conservation. Heredia, Costa Rica.
- Autar, L. 1994. Sea turtles attacked and killed by jaguars in Suriname. *Marine Turtle Newsletter* 67: 11-12.
- Azevedo, F., y Murray, D. L. 2007. Spatial organization and food habits of jaguars (*Panthera onca*) in a floodplain forest. *Biological Conservation* 137: 391-402.
- Bermudez, F. A. y Hernandez, C. 2004. Plan de manejo del Parque Nacional Tortuguero (Informe Técnico). San José, Costa Rica: Ministerio del Ambiente y Energía.
- Bjorndal, K. A., Bolten, A. B., y Lagueux, C. J. 1993. Decline of the nesting population of hawksbill turtles at Tortuguero, Costa Rica. *Conservation Biology*, 7: 925-927.
- Bornatowski, H., Heithaus, M. R., Batista, C. M. P., y Mascarenhas, R. 2012. Shark scavenging and predation on sea turtles in northeastern Brazil. *Amphibia-Reptilia* 33: 495-502.
- Campbell, C. L. y Lagueux, C. J. 2005. Survival probability estimates for large juvenile and adult green turtles (*Chelonia mydas*) exposed to an artisanal marine turtle fishery in the Western Caribbean. *Herpetologica*, 61: 91-103.
- Carrillo, E., Fuller, T. K., y Sáenz, J. C. 2009. Jaguar (*Panthera onca*) hunting activity: effects of prey distribution and availability. *Journal of Tropical Ecology* 25: 563-567.
- Carrillo, E., Morera, R., y Wong, G. 1994. Depredación de tortuga lora (*Lepidochelys olivacea*) y de tortuga verde (*Chelonia mydas*) por el jaguar (*Panthera onca*). *Vida Silvestre Neotropical* 3: 48-49.
- Chinchilla, F. 1997. La dieta del jaguar (*Panthera onca*), el puma (*Felis concolor*) y el manigordo (*Felis pardalis*) (Carnívora: Felidae) y dos métodos de evaluación de su abundancia relativa en el Parque Nacional Corcovado, Costa Rica. Tesis, Universidad Nacional, Heredia, Costa Rica.

- Cuevas, E., Faller-Menéndez, J. C., y Angulo, A. 2014. Marine turtles and jaguars: two mystical species coexisting on the coast of Quintana Roo, México. Tomado de: <http://casablancafishing.com/wp-content/uploads/2013/07/Jaguars-and-Marine-Turtles.pdf>
- Cullen, L., Sana, D. A., Lima, F., Abreu, K. C., y Uezu, A. 2013. Selection of habitat by the jaguar, *Panthera onca* (Carnivora: Felidae), in the upper Paraná River, Brazil. *Zoologia*, 30: 379-387.
- Fergusson, I. K., Compagno, L. J. V., y Marks, M. A. 2000. Predation by white sharks *Carcharodon carcharias* (Chondrichthyes: Lamnidae) upon chelonians, with new records from the Mediterranean Sea and a first record of the ocean sunfish *Mola mola* (Osteichthyes: Molidae) as stomach contents. *Environmental Biology of Fishes* 58: 447-453.
- Fitzpatrick, R., Thums, M., Bell, I., Meekan, M. G., Stevens, J. D., y Barnett, A. 2012. A comparison of the seasonal movements of tiger sharks and green turtles provides insight into their predator-prey relationship. *Plos One* 7: 1-11.
- Fonseca, L. 2012. Ecology of female Eastern Pacific green turtle (*Chelonia mydas agassizzi*) and their nests at Naranjo Beach, Santa Rosa National Park, Costa Rica. The Rufford Small Grants Foundation Final Report. San José, Costa Rica.
- Fonseca, L. 2013. Ecology of female Eastern Pacific green turtle (*Chelonia mydas agassizzi*) and their nests at Naranjo Beach, Santa Rosa National Park, Costa Rica. The Rufford Small Grants Foundation Final Report. San José, Costa Rica.
- Fretey, J. 1977. Cuases de mortalite des tortues luth adults (*Dermochelys coriacea*) sur le littoral guyanais. *Courrier de la Nature* 52: 257-266.
- Fretey, J. 1982. Note sur les traumas observes chez des tortues luths adultes *Dermochelys coriacea* (Vandelli) (Testudines: Dermochelyidae). *Revue Francaise d'Aquariologie* 8: 119-128.
- Galeán, L., y Harrison, E. 2012. Report on the 2011 leatherback turtle program at Tortuguero, Costa Rica. Technical Report, San José, Costa Rica: Caribbean Conservation Corporation.
- García, R., Zamora, G., y Harrison, E. 2015. Reporte final del programa de tortuga verde 2014, en Tortuguero, Costa Rica. Reporte Técnico, San José, Costa Rica: Caribbean Conservation Corporation.
- García, R., y Harrison, E. 2015. Reporte final del programa de tortuga baula 2014, en Tortuguero, Costa Rica. Reporte Técnico, San José, Costa Rica: Caribbean Conservation Corporation.
- Gonzales, C., Guerrero, J. D., y Harrison, E. 2013. Reporte final del programa de tortuga verde 2012 en Tortuguero, Costa Rica (Reporte Técnico). San José, Costa Rica: Caribbean Conservation Corporation.
- Gonzalez, C. A. L., y Miller, B. J. 2002. Do jaguars *Panthera onca* depend on large prey. *Western North American Naturalist* 62: 218-222.

- Guilden, J., Barca, B., Arroyo-Arce, S., Gramajo, R. y Salom-Pérez, R. 2015. Jaguars (*Panthera onca*) increase kill utilization rates and share prey in response to seasonal fluctuations in nesting green turtle (*Chelonia mydas mydas*) abundance in Tortuguero National Park, Costa Rica. *Mammalian Biology* 80: 65-72.
- Haro, A., y Troëng, S. 2006. Report on the 2005 green turtle program at Tortuguero, Costa Rica (Reporte Técnico). San José, Costa Rica: Caribbean Conservation Corporation.
- Harrison, E., Troëng, S., y Fletcher, M. 2005. Jaguar predation of green turtles (*Chelonia mydas*) at Tortuguero, Costa Rica. Tomado de: <http://www.nmfs.noaa.gov/pr/pdfs/species/>
- Harmsen, B. J., Foster, R. J., Silver, S. C., Ostro, L. E. T. y Doncaster, C. P. 2011. Jaguar and puma activity patterns in relation to their main prey. *Mammalian Biology* 76: 320-324.
- Hays, G. C. 2008. Sea turtles: a review of some key recent discoveries and remaining questions. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 356: 1-7.
- Heithaus, M. R., Frid, A., Wirsing, A. J., Dill, L. M., Fourqurean, J. W., Burkholder, D., Thomson, J., y Bejder, L. 2007. State-dependent risk-taking by green sea turtles mediates top-down effects of tiger shark intimidation in a marine ecosystem. *Journal of Animal Ecology* 76: 837-844.
- Heithaus, M. R., Wirsing, A. J., Thomson, J. A., y Burkholder, D. A. 2008. A review of lethal and non-lethal effects of predators on adult marine turtles. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 356: 43-51.
- Holdridge, L. 1969. *Ecología basada en zonas de vida*. San José, Costa Rica: Instituto Interamericano de Ciencias Agrícolas.
- IUCN. 2013. Unión Internacional para la Conservación de la Naturaleza. Tomado de: <http://www.iucn.org/es/>
- Karanth, K. U., y Sunquist, M. E. 1995. Prey selection by tiger, leopard and dhole in tropical forest. *Journal of Animal Ecology* 64: 439-450.
- Keeran, D. 2013. Jaguars killing endangered marine turtles almost for fun – Conservationist. Tomado de: <http://www.kaieteurnewsonline.com/2013/07/14/jaguars-killing-endangered-marine-turtles-almost-for-fun-conservationist/>
- Meylan, A. B., y Donnelly, M. 1993. Status justification for listing the hawksbill (*Eretmochelys imbricata*) as critically endangered on the 1996 IUCN Red List of Threatened Animals. *Chelonian Conservation and Biology*, 3: 200-224.
- Nelson, E. H., Matthews, C. E., y Rosenheim, J. A. 2004. Predators reduce prey population growth by inducing changes in prey behavior. *Ecology* 85: 1853-1858.
- Pitman, R. L., y Dutton, P. H. 2004. Killer whale predation on a Leatherback Turtle in the Northeast Pacific. *Pacific Science* 58: 497-498.
- Polisar, J., Maxit, I., Scognamillo, D., Farrel, L., Sunquist, M. E., y Eisenberg, J. E. 2003. Jaguars, pumas, their prey base, and cattle ranching: ecological interpretations of a management problem. *Biological Conservation* 109: 297-310.

- Ortiz, R. M., Plotkin, P. T., y Owens, P. W. 1997. Predation on olive ridley sea turtles (*Lepidochelys olivacea*) by the American crocodile (*Crocodylus acutus*) at Playa Nancite, Costa Rica. *Chelonian Conservation and Biology* 2: 585-587.
- Rabinowitz, A. R., y Nottigham, B. G. 1986. Ecology and behavior of the jaguar (*Panthera onca*) in Belize, Central America. *Journal of Zoology* 210: 149-159.
- Salom, P. 2005. Ecología del jaguar (*Panthera onca*) y del manigordo (*Leopardus pardalis*) (Carnivora: Felidae) en el Parque Nacional Corcovado, Costa Rica. Tesis, Universidad de Costa Rica, San José, Costa Rica.
- Sea Turtle Conservancy. 2014. STC Programs: Research: Tortuguero Season Reports. Tomado de: <http://www.conserveturtles.org/costarica.php?page=season-reports>
- Spotila, J. R., Dunham, A. E., Leslie, A. J., Steyermark, A. C., Plotkin, P. T., y Paladino, F. V. 1996. Worldwide population decline of *Dermochelys coriacea*: are leatherbacks turtles going extinct? *Chelonian Conservation Biology* 2: 209-222.
- Troëng, S. 2000. Predation of green (*Chelonia mydas*) and leatherback (*Dermochelys coriacea*) turtles by jaguar (*Panthera onca*) at Tortuguero National Park, Costa Rica. *Chelonian Conservation and Biology* 3: 751-753.
- Troëng, S., Chacón, D., y Dick, B. 2004. Possible decline in leatherback turtle *Dermochelys coriacea* nesting along the coast of Caribbean Central America. *Oryx*, 38: 395-403.
- Troëng, S., Dutton, P. H., y Evans, D. 2005. Migration of hawksbill turtles *Eretmochelys imbricata* from Tortuguero, Costa Rica. *Ecography*, 28: 394-402.
- Troëng, S., y Rankin, E. 2005. Long-term conservation efforts contribute to positive green turtle *Chelonia mydas* nesting trend at Tortuguero, Costa Rica. *Biological Conservation*, 121, 111-116.
- Troëng, S., Harrison, E., Evans, D., Haro, A., y Vargas, E. 2007. Leatherback turtle nesting trends and threats at Tortuguero, Costa Rica. *Chelonian Conservation and Biology* 6: 117-122.
- Turtle Expert Working Group. 2007. An Assessment of the Leatherback Turtle Population in the Atlantic Ocean. NOAA Technical Memorandum NMFS-SEFSC-555.
- Valeix, M., Loveridge, A. J., Chamaillé-Jammes, S., Davidson, Z., Murindagomo, F., Fritz, H., y Macdonald, D. W. 2009. Behavioral adjustments of African herbivores to predation risk by lions: spatiotemporal variations influence habitat use. *Ecology* 90: 23-30.
- Veríssimo, D., Jones, D. A., Chaverri, R., y Meyer, S. R. 2012. Jaguar *Panthera onca* predation of marine turtles: conflict between flagship species in Tortuguero, Costa Rica. *Oryx* 46: 340-347.
- Worton, B. J. 1989. Kernel methods for estimating the utilization distribution in home-range studies. *Ecology* 70: 164-168.