

Editores:

Reinaldo Amién Gutiérrez  
Kinndle Blanco Peña  
Carlos Morera Beita

# FELINOS DE COSTA RICA:

COMPENDIO DE  
INVESTIGACIONES  
REALIZADAS EN LA UNA



# FELINOS DE COSTA RICA: COMPENDIO DE INVESTIGACIONES REALIZADAS EN LA UNA

Editores:

Reinaldo Amián Gutiérrez

Kinndle Blanco Peña

Carlos Morera Beita

Vicerrectoría de Investigación.  
Universidad Nacional, Campus Omar Dengo, Heredia, Costa Rica.  
Teléfono: (506) 2277-3418.  
Fax: (506) 2237-6465.  
Apartado postal: 86-3000 Heredia.

© Felinos de Costa Rica : compendio de investigaciones realizadas en la UNA

De conformidad con la Ley N° 6683 de Derechos de Autor y Derechos Conexos es prohibida la reproducción de esta publicación en cualquier forma o medio, electrónico o mecánico, incluyendo el FOTOCOPIADO, grabadoras sonoras y otros.

Primera edición: Junio, 2015.

Las interpretaciones expresadas en esta obra colectiva son de exclusiva responsabilidad de los (as) autores(as).

Hecho en Costa Rica.

Diseño y diagramación: Editorial Jade / Jade Diseños & Soluciones, 2229-2610 / www.jadecr.com

## CONTENIDO

Índice de Cuadros.....	6
Índice de Figuras.....	7
Índice de Imágenes.....	8
<b>PRÓLOGO.....</b>	<b>9</b>
<b>I PARTE: SITUACIÓN ACTUAL.....</b>	<b>11</b>
Felinos amenazados.....	13
La grave situación de la población de jaguares <i>Panthera onca</i> en el Parque Nacional Corcovado, Costa Rica.....	17
Monitoreo de poblaciones de mamíferos en áreas protegidas costarricenses con diferentes restricciones para la caza.....	29
<b>II PARTE: REPRODUCCIÓN.....</b>	<b>51</b>
Intervalo entre nacimientos de un jaguar en vida libre.....	53
<b>III PARTE: ESPECIES ASOCIADAS.....</b>	<b>57</b>
Chancho de monte en Península de Osa, su ecología y su importancia.....	59
Dieta estacional del <i>Tayassu pecari</i> (Artiodactyla: Tayassuidae) en el Parque Nacional Corcovado, Costa Rica.....	71
Proporción de sexos y reproducción de los chanchos de monte <i>Tayassu pecari</i> (Artiodactyla: Tayassuidae) en un bosque lluvioso costarricense.....	85
Supervivencia de los chanchos de monte en Costa Rica.....	95
Presupuesto de tiempo del chancho cariblanco ( <i>Tayassu pecari</i> ) en un bosque húmedo de Costa Rica.....	103

# ÍNDICE DE CUADROS

## La grave situación de la población de jaguares *Panthera onca* en el Parque Nacional Corcovado, Costa Rica

- Cuadro 1.** Distancia máxima recorrida (MDM) por 10 jaguares en el Parque Nacional Corcovado.....20
- Cuadro 2.** Historial de imágenes de jaguares obtenidas de la cámara trampa en el Parque Nacional Corcovado, 2002–2003.....22

## Monitoreo de poblaciones de mamíferos en áreas protegidas costarricenses con diferentes restricciones para la caza

- Cuadro 1.** Especies de mamíferos registradas en la Península de Osa, Costa Rica, durante el muestreo realizado en 1990, 1992 y 1994.....35

## Intervalo entre nacimientos de un jaguar en vida libre

- Cuadro 1.** Observaciones sobre la reproducción de una hembra de jaguar en el Parque Nacional Corcovado, Costa Rica.....54

## Dieta estacional del *Tayassu pecari* (Artiodactyla: Tayassuide) en el Parque Nacional Corcovado, Costa Rica

Apéndice 1.....83

## Proporción de sexos y reproducción de los chanchos de monte *Tayassu pecari* (Artiodactyla: Tayassuidae) en un bosque lluvioso costarricense

- Cuadro 1.** Proporción de sexos en chanchos de monte adultos viviendo en manadas en libertad con sesgo hacia las hembras.....89

## Supervivencia de los chanchos de monte en Costa Rica

- Cuadro 1.** Índices de supervivencia (Heisey y Fuller 1985) de los chanchos de monte adultos con radiocollar (25 hembras y 11 machos) monitoreados en el Parque Nacional Corcovado, en la parte sur de Costa Rica, durante febrero 1995 – febrero 2001.....98
- Cuadro 2.** Índices anuales por sexo y mortalidad por causa específica (Heisey y Fuller 1985) de los chanchos de monte adultos con radiocollar (25 hembras y 11 machos) monitoreados en el Parque Nacional Corcovado, en la parte sur de Costa Rica, durante febrero 1995 – febrero 2001.....98

## Presupuesto de tiempo del chanco cariblanco (*Tayassu pecari*) en un bosque húmedo de Costa Rica

- Cuadro 1.** Tamaños de las manadas de chanchos cariblanco observadas en el Parque Nacional Corcovado, número de encuentros, horas de observación de cada una y porcentaje de observaciones en cada tipo de hábitat y en cada época.....106

# ÍNDICE DE FIGURAS

## La grave situación de la población de jaguares *Panthera onca* en el Parque Nacional Corcovado, Costa Rica

- Figura 1.** Áreas protegidas de la península de Osa, Costa Rica, con áreas perimetrales y de amortiguamiento (ver texto para más detalles) y localización de las estaciones con cámara trampa (numeradas).....18

## Monitoreo de poblaciones de mamíferos en áreas protegidas costarricenses con diferentes restricciones para la caza

- Figura 1.** Ubicación de las áreas de estudio, Parque Nacional Corcovado (PNC) y Reserva Forestal Golfo Dulce (RFGD).....32
- Figura 2.** Índice de abundancia de mamíferos promedio para 1990 en el Parque Nacional Corcovado (PNC) y en la Reserva Forestal Golfo Dulce (RFGD).....36
- Figura 3.** Abundancia de los mamíferos en 1990 en la Reserva Forestal Golfo Dulce (RFGD), en relación con la abundancia en el Parque Nacional Corcovado (PNC).....38
- Figura 4.** Índice promedio de abundancia de mamíferos en el Parque Nacional Corcovado para 1990, 1992 y 1994.....39
- Figura 5.** Tendencias poblacionales (1990–1994) de mamíferos en el Parque Nacional Corcovado.....41
- Figura 6.** Esfuerzo mínimo requerido para obtener 20 eventos de detección en el muestreo de transectos lineales para 43 géneros de mamíferos neotropicales de mediano y gran tamaño.....43

## Dieta estacional del *Tayassu pecari* (Artiodactyla: Tayassuidae) en el Parque Nacional Corcovado, Costa Rica

- Figura 1.** Porcentaje promedio ( $\pm 1ES$ ) de tiempo dedicado por *Tayassu pecari* al consumo de frutos, plantas y bajo tierra, en hábitats primario y secundario. Julio 1996-abril 1997.....75
- Figura 2.** Porcentajes promedios mensuales de tiempo dedicado por *Tayassu pecari* al consumo de frutos, plantas y bajo tierra en A) hábitat costero, B) hábitat secundario y C) hábitat primario y secundario. Julio 1996-abril 1997.....76
- Figura 3.** Porcentaje promedio mensual de la proporción de ítemes (frutos, partes, vegetativas y materia animal) en las heces de *Tayassu pecari*. Julio 1996-abril 1997.....76

## Proporción de sexos y reproducción de los chanchos de monte *Tayassu pecari* (Artiodactyla: Tayassuidae) en un bosque lluvioso costarricense

- Figura 1.** Frecuencia de cópulas de los chanchos de monte en intervalos de 15 días entre julio de 1996 y abril de 1997, en el Parque Nacional Corcovado, Costa Rica.....88
- Figura 2.** Frecuencia de amamantamiento y disponibilidad de frutas para los chanchos de monte en intervalos de 15 días entre julio de 1996 y abril de 1997, en el Parque Nacional Corcovado, Costa Rica.....88

# ÍNDICE DE IMÁGENES

Foto 1.	Jaguar.....	11
Foto 2.	Puma.....	14
Foto 3.	León Breñero.....	14
Foto 4.	Tigrillo.....	15
Foto 5.	Manigordo.....	15
Foto 6.	Caucel.....	15
Foto 7.	Jaguar.....	16
Foto 8.	Jaguar.....	28
Foto 9.	Puma.....	34
Foto 10.	Jaguar y cría.....	51
Foto 11.	Chanchos de monte.....	57
Foto 12.	Chanchos de monte.....	66
Foto 13.	Jaguar con presa.....	71
Foto 14.	Chancho de monte.....	78
Foto 15.	Chanchos de monte.....	96
Foto 16.	Chancho de monte.....	103
Foto 17.	Chancho de monte.....	110

# PRÓLOGO

En el mundo existen 36 especies de felinos silvestres, de las cuales seis habitan distintos tipos de bosques de Costa Rica: jaguar (*Panthera onca*), puma (*Puma concolor*), león breñero (*Puma yagouaroundi*), manigordo (*Leopardus pardalis*), caucel (*Leopardus wiedii*) y tigrillo (*Leopardus tigrinus*). Lamentablemente, todos ellos se encuentran en peligro de extinción por distintas causas, tales como la pérdida de hábitat y la disminución de sus presas, debido a la acción de los seres humanos. Estos factores son ampliamente explicados en el presente texto, titulado: “Felinos de Costa Rica: compendio de investigaciones realizadas en la UNA”.

Este libro contribuye para que el lector tenga un mayor acercamiento a los diferentes hábitats de los felinos, a través del abordaje de aspectos clave acerca de su situación actual, su reproducción y dieta. Asimismo, se presta especial atención al chancho de monte (*Tayassu pecari*), debido a que su conservación está estrechamente vinculada con el estado de las poblaciones de sus presas. Además, se explicará algunas de las metodologías más usadas para realizar un monitoreo eficiente de las poblaciones de mamíferos en las áreas protegidas del país.

Costa Rica, en principio, se precia de ser un “país verde”, lo que implicaría proteger su biodiversidad. Sin embargo, esta condición lejos de ser una realidad, es una responsabilidad que contempla la gestión de acciones precisas para la prevención del riesgo de extinción de las especies. Los felinos son un parámetro contundente que refleja la salud de nuestros ecosistemas naturales, de modo que las acciones promovidas a favor de la conservación de estos y sus presas, podrían darnos un panorama del nivel de compromiso que posee nuestro país, en relación con sus recursos naturales.

La gestión integral para la conservación de felinos no es una tarea fácil, debido a que confronta las necesidades de subsistencia de las poblaciones humanas cercanas a sus hábitats. Por lo tanto, es necesario elaborar un plan efectivo de educación ambiental, sin embargo en el caso que nos compete lo más importante es que se conciben los mecanismos necesarios para que estas comunidades logren estructurar dinámicas de desarrollo sustentable, generando recursos económicos sin afectar negativamente la biodiversidad.

Un felino se convierte en un elemento conflictivo cuando se altera su hábitat y, por consiguiente, se ve obligado a irrumpir en los espacios ocupados por el ser humano, quien a su vez, se ha visto forzado a extraer recursos de las áreas protegidas y de las zonas de amortiguamiento, debido a su precaria condición socioeconómica. Este círculo vicioso evidencia que el problema debe afrontarse de manera integral, involucrando a varios sectores con estrategias interdisciplinarias, y no desplegando esfuerzos unilaterales con un impacto limitado.

Cabe resaltar que lo fundamental en el proceso de conservación de la biodiversidad es comprender nuestro territorio como un *socio-ecosistema*, en el cual las distintas especies se relacionan para el intercambio de beneficios ecosistémicos. Pues existe, una relación delicada entre los sistemas sociales y ecológicos, sus necesidades espaciales y su supervivencia.

La Universidad Nacional, como institución comprometida se ha convertido en un pilar importante en los procesos de conservación, y en el caso particular de los felinos, ha destinado una gran cantidad de recursos para el desarrollo de investigaciones. A fin de apoyar y reforzar la

construcción de conocimientos fundamentales «acerca de un grupo de especies», para la definición de estrategias integrales de conservación en diferentes contextos.

Este documento es una recopilación basada en las principales investigaciones que ha efectuado la Universidad Nacional, en relación con la especie de los felinos. Dicho estudio brinda detalles importantes acerca de estas especies, su biología, así como los retos y amenazas para su conservación. Además, contiene información valiosa acerca de la presencia y distribución de las seis especies que habitan en Costa Rica. También, se hallan aportes en relación con su tipo de presas, así como de sus principales características, a fin de establecer un reconocimiento individual, y una eventual valoración de la especie.

El jaguar, el puma, el manigordo, el tigrillo, el león breñero y el caucel llegaron a Costa Rica hace miles de años, antes de que el ser humano habitara la región. De modo que esto exige una reflexión que nos obliga a respetar, y a compartir con estas y otras especies, los pocos reductos de áreas silvestres, a favor de la conservación de ellos y de nosotros mismos.

En pro del bienestar común, se espera que este documento y sus extraordinarios aportes en el campo de la investigación, promuevan el aprecio hacia estos sorprendentes animales, con el afán de comprender que para la sobrevivencia de estas especies, así como de muchas otras, es fundamental mantener los bosques sanos, además de encontrar mecanismos que permitan el verdadero manejo sustentable en el país.

**Dr. Carlos Morera Beita**  
Vicerrector de Investigación  
Universidad Nacional



Foto 1 de: Programa Jaguar

## I PARTE

# SITUACIÓN ACTUAL

## Felinos amenazados

Eduardo Carrillo y Joel Sáenz<sup>1</sup>

Los felinos o gatos silvestres pertenecen al orden de los carnívoros (al que también pertenecen los cánidos, los prociónidos, los mustélidos, entre otros). En comparación con otros mamíferos, los carnívoros tienen el intestino corto y una dentadura adaptada para cazar presas y triturarlas. En relación con los gatos silvestres, ellos pertenecen a la familia Felidae, y en Costa Rica se han descrito seis especies de felinos pertenecientes a cuatro géneros diferentes: el jaguar (*Panthera onca*), el manigordo (*Leopardus pardalis*), el caucel (*L. wiedii*), el tigrillo (*L. tigrinus*), el puma (*Puma concolor*) y el león breñero (*Puma yagouaroundi*).

Respecto a las primeras cuatro especies son animales que se caracterizan por poseer manchas en el cuerpo, contrario a las últimas dos especies, las cuales se caracterizan por ser de un solo color, es decir no tienen manchas. Todas las especies de felinos en Costa Rica están consideradas en peligro de extinción, principalmente por la destrucción de sus hábitats, así como la cacería de la que son objeto, por ser consideradas en algunos de los casos especies plaga<sup>2</sup>. A continuación damos una descripción de cada especie y de su estado de conservación.

<sup>1</sup> Publicado en: Ambientico 2002, número 107.

<sup>2</sup> Siguiendo el criterio de Víctor Montalvo, la "especie plaga" corresponde a un término antropocéntrico que le atañe a toda especie que cause algún daño o afectación negativa al ser humano. (En: Víctor Montalvo, comunicación personal).



Foto 2 de: Programa Jaguar

## EL PUMA

El puma o león de montaña es un felino que puede llegar a pesar 65 kilos en Costa Rica, y se encuentra distribuido desde Canadá hasta el sur de Argentina y Chile. En Costa Rica, su presencia es común en casi todas las áreas protegidas con más de 10 000 ha de extensión (Guanacaste, Tortuguero, La Amistad, Tapantí, Corcovado). Es considerado como un animal de hábitos terrestres y suele ser solitario. Se alimenta de gran variedad de animales entre los que destacan el venado cola blanca (*Odocoileus virginianus*) y el cabro de monte (*Mazama americana*). En ocasiones se le califica como una especie plaga, debido al daño que causa en fincas aledañas a áreas protegidas, al ganado vacuno y porcino. En Estados Unidos se han reportado ataques a seres humanos en áreas silvestres; y en el Parque Nacional Corcovado hace algunos años, un puma atacó a un estudiante durante la noche mientras recogía datos de radiotelemetría a dantas, afortunadamente el ataque no le causó al joven heridas de consideración.



Foto de 3: Programa Jaguar

## EL LEON BREÑERO

Es un felino de tamaño mediano que se encuentra distribuido desde el sur de Estados Unidos hasta el norte de Argentina. Su coloración puede tener tres tonalidades: negro, café rojizo o gris. Esta especie de felinos son los que más se adaptan a los hábitats alterados en el Neotrópico. Se caracterizan por ser principalmente diurnos y solitarios, y se alimentan de pequeños mamíferos y aves. Las personas a veces los confunde con el toluco (*Eira barbara*) que también es de color negro. Erróneamente, algunas personas le llaman pantera debido al color negro de algunos de sus individuos, y en reiteradas ocasiones se convierte en un animal plaga, pues ataca gallineros en busca de alimento.



Foto 4 de: Centro Profelis

## EL TIGRILLO

El tigrillo, es un gato manchado de tamaño pequeño y se puede hallar desde Costa Rica hasta el norte de Argentina. En realidad, su biología es poco conocida, aunque se sabe que se alimenta de ratones de campo y algunas especies de aves. Es una especie que se podría tipificar como “poco común” y esta condición la hace vulnerable ante un inminente peligro de extinción. Además, no se conoce el estado de sus poblaciones silvestres.



Foto 5 de: Programa Jaguar

## EL MANIGORDO

El manigordo es un gato manchado de tamaño mediano (un poco más grande que un gato casero), se encuentra distribuido desde el sur de Estados Unidos hasta el norte de Argentina. Tiene la peculiaridad de tener manos gruesas, por lo que marca una huella grande a su paso (de ahí el nombre vernáculo de manigordo). Se caracterizan por ser animales solitarios y se alimentan de mamíferos pequeños y medianos. Algunas veces son considerados animales plaga porque matan gallinas en zonas cercanas a las áreas protegidas.



Foto 6 de: Programa Jaguar

## EL CAUCEL

Este es un felino manchado de tamaño mediano que puede llegar a pesar 5 kilos. Se encuentra desde el norte de México hasta el norte de Argentina. Se les considera animales solitarios, nocturnos y muy arborícolas, suelen alimentarse de mamíferos pequeños y aves. Son difíciles de observar y están considerados en peligro de extinción. También atacan gallineros de vez en cuando y son confundidos con el tigrillo por su tamaño y coloración.



Foto 7 de: Programa Jaguar

## EL JAGUAR

El jaguar o tigre es el depredador más grande de la región Neotropical (que se extiende desde el sur de México hasta Argentina). Es un animal de tamaño grande, poderoso y en Costa Rica puede pesar entre 70 y 100 kilos, y dependiendo del tipo de individuo se caracterizarán por tener una gama de colores que va desde el color amarillo dorado hasta café arenoso, con rosetas o machas circulares de color negro. Su vientre es de color blanco con manchas negras. Originalmente, el jaguar se encontraba desde el sur de Estados Unidos hasta el norte de Argentina. Sin embargo, debido a la desaparición de los bosques y a los efectos de la cacería, ha desaparecido en lugares tales como El Salvador y el sur de Estados Unidos.

En la actualidad, el jaguar es considerado un animal que se encuentra en peligro de extinción y con poblaciones reducidas, se caracteriza por ser un animal solitario y activo tanto de noche como de día, dependiendo de la actividad que muestran sus presas. Se mueve principalmente en el suelo, aunque sube bien a los árboles, además de ser un buen nadador este animal acostumbra a transitar por caminos y senderos hechos por el hombre.

A pesar de su escasa población, todavía se encuentran en algunas subpoblaciones en los parques nacionales de Tortuguero, La Amistad, Braulio Carrillo, Guanacaste y Corcovado. A través de algunos estudios realizados por investigadores

del Programa Regional en Manejo de Vida Silvestre de la Universidad Nacional, se ha logrado determinar que en Costa Rica los jaguares se alimentan principalmente de chanchos de monte y tortugas marinas, aunque pueden consumir cualquier animal que encuentren en su camino.

En Costa Rica los jaguares son cazados debido a que en algunas ocasiones matan perros, ganado vacuno y porcino, ante la necesidad de alimentarse. Pues, uno de los mayores problemas que existen en éste momento es la cacería ilegal de especies tales como: el saíno, el tepezcuintle y el chanco de monte, las cuales son base importante para la dieta de los jaguares. De modo que ante la carencia de suficiente alimento en las áreas boscosas y las áreas protegidas donde viven, esta especie se ve obligada a salir en busca de comida.

En muchos casos la cacería ilegal se está practicando en los bordes y dentro de las áreas protegidas, por lo tanto una vez que el jaguar encuentra una vaca o un chanco doméstico lo mata, pues aprende que se trata de presas fáciles y es allí donde inicia el problema para los finqueros, que generalmente terminan matándolo. En este sentido, la organización Wildlife Conservation Society desde 1999 tiene un programa de conservación de jaguares en cuatro áreas estratégicas: a-) realizando estudios ecológicos de la especie para permitir su posterior manejo; b-) impulsando estudios genéticos; c-) trabajando con el conflicto jaguar-ganado a través de talleres con expertos en jaguares y ganaderos; y d-) desarrollando un currículo de educación ambiental en la región para la conservación del jaguar y sus presas.

A partir de los diferentes estudios se puede concluir, que es urgente y necesario comenzar a trabajar para evitar que las poblaciones de jaguares y otros felinos silvestres desaparezcan de los bosques de nuestro país. Esto puede lograrse a través de programas de educación, a fin de que las personas comprendan las implicaciones que tiene la cacería ilegal de *animales presas* en las áreas protegidas, y con ello disminuir el impacto de esta práctica.

# La grave situación de la población de jaguares *Panthera onca* en el Parque Nacional Corcovado, Costa Rica

Roberto Salom-Pérez, Eduardo Carrillo, Joel C. Sáenz y José M. Mora<sup>1</sup>

## INTRODUCCIÓN

El jaguar, *Panthera onca*, que se ubica en la categoría “Casi amenazada” de la Lista Roja de Especies Amenazadas de la IUCN (IUCN, 2006), se encuentra a lo largo de las Américas, desde el norte de México hasta el sur de Argentina (Seymour, 1989; Sanderson et al., 2002b).

En relación con esta especie, se puede aseverar que ha habido una disminución en el número de sus animales de presa y ha aumentado la fragmentación de su hábitat natural. Además, son llamados “jaguares problema”, razón por la cual han sido sacrificados, ya que se les ha culpado por atacar el ganado (Swank & Teer, 1989; Emmons, 1990; Sáenz & Carrillo, 2002; Sanderson et al., 2002b).

En la actualidad, solo un 4% de las áreas más importantes para el jaguar están siendo protegidas efectivamente (Sanderson et al., 2002b), y Costa Rica es uno de los países en donde el jaguar es una de las especies más amenazadas debido a la pérdida de su hábitat y a la caza (Swank & Teer, 1989; Sanderson et al., 2002a). A pesar de los esfuerzos en pro de áreas de conservación, quizá ya no existan en Centroamérica áreas boscosas lo suficientemente extensas como para 500 jaguares o más (Emmons, 1990; Ceballos et al., 2002; Maffei et al., 2004), no obstante, las conexiones entre poblaciones que viven en

diferentes áreas podrían ayudar a asegurar la supervivencia de la especie a largo plazo (Shaffer, 1989; Swank & Teer, 1991).

Respecto a las cámaras trampa, estas han sido utilizadas para estimar las poblaciones del tigre *Panthera tigris* en la India (Karanth & Nichols, 2000; Carbone et al., 2001) y ahora también se están usando con el jaguar y otros félidos en el Neotrópico (Trölle & Kéry, 2003; Sarmiento, 2004; Silver et al., 2004). Cabe resaltar que el presente estudio es una de las primeras investigaciones en Centroamérica que utiliza esta metodología con el jaguar. Además, el objetivo del presente estudio fue por un lado estimar el tamaño de la población y por otro, examinar el estado de conservación del jaguar en el Parque Nacional Corcovado.

## EL SITIO DEL ESTUDIO

El Parque Nacional Corcovado posee una extensión de 425 km<sup>2</sup>, y se encuentra ubicado en la península de Osa, en la costa Pacífica de Costa Rica, este parque limita con la Reserva Indígena Guaimí y con la Reserva Forestal Golfo Dulce, el cual a su vez posee un corredor biológico que se conecta con el Parque Nacional Corcovado; con el Parque Nacional Piedras Blancas; y con el Refugio Nacional de Vida Silvestre Golfito (Fig. 1).

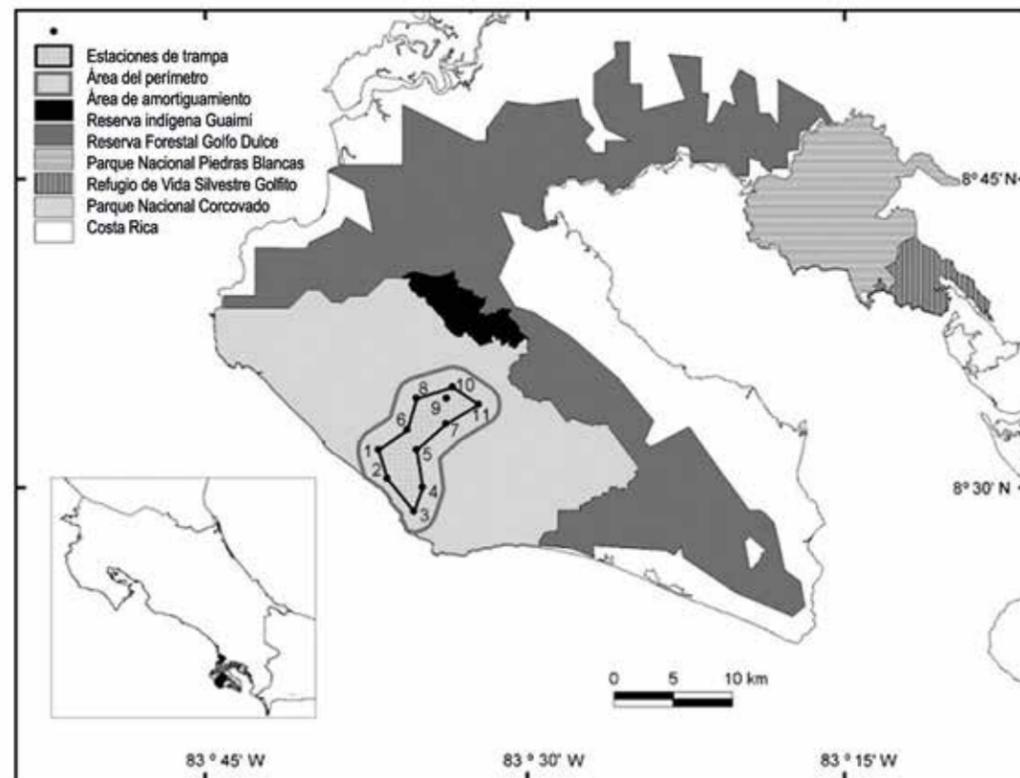
<sup>1</sup> Publicado en: *Oryx*. 41(1), 51-56

La altitud del Parque es de 0–745 m, las temperaturas máxima y mínima anuales son 31.7 y 22.1 °C, respectivamente, según la estación meteorológica más cercana, y la precipitación promedio es de  $4,656.5 \pm SD 43.8$  mm, uno de los niveles más altos en Costa Rica.

El Parque posee riqueza y diversidad de flora y fauna, así como un número relativamente grande de especies endémicas (Hartshorn, 1983; Soto, 1994; Naranjo, 1995). Este y otros bosques de la península de Osa son los últimos bosques tropicales lluviosos en el Pacífico de Centroamérica (Hartshorn, 1983).

Figura 1.

Áreas protegidas de la península de Osa, Costa Rica, con áreas perimetrales y de amortiguamiento (ver texto para más detalles) y localización de las estaciones con cámara trampa (numeradas) utilizadas para estimar la población de jaguares dentro del Parque Nacional Corcovado (en gris claro). El recuadro muestra la ubicación de la península de Osa en Costa Rica.



## MÉTODOS

La metodología elaborada se desarrolló a partir de un proyecto piloto en el Parque Nacional Corcovado, durante un periodo que iba de agosto de 2002 a enero de 2003. El plan consistió en colocar cinco estaciones con cámara trampa, y a su vez cada una de ellas con dos cámaras sensibles al calor y al movimiento (CamTrakker, Watkinsville, Estados Unidos). No obstante, los datos de este proyecto no se utilizaron para determinar el tamaño de la población de jaguares, sino para otros cálculos, tal como se explicará más adelante. Finalmente, para el estudio completo, se puso a funcionar 12 estaciones de trampa, cada una con dos cámaras, durante un periodo que iba del 19 de enero al 18 de abril de 2003.

Ahora bien, por causas de robo y falla en las cámaras sólo se pudo usar la información de 11 estaciones, las cuales fueron divididas estratégicamente en dos bloques, para poder emplear la información sólo de aquellos días en los que todas las estaciones de trampa estaban activas continuamente en cada bloque. El bloque 1 incluye las trampas 1–6 (datos colectados entre el 21 de enero y el 22 de febrero); y el bloque 2, las trampas 7–11 (datos colectados entre el 23 de febrero y el 27 de marzo).

Así las cosas, y basados en un estudio con telemetría realizado anteriormente, se determinó que el rango mínimo hogareño de una hembra de jaguar en el Parque es de 12 km<sup>2</sup> (Carrillo, 2000); por lo tanto, se colocó al menos una estación de trampa cada 12 km<sup>2</sup> de área circular para asegurarse que todos los individuos tuvieran una probabilidad >0.0 de ser fotografiados. De manera que las dos cámaras de cada trampa se enfocaron en el mismo punto, pero no entre sí, para evitarla interferencia del *flash*, y se colocaron a 0.5 m del suelo y a 2–4 m del centro del sendero. Las cámaras estuvieron activas durante 24 horas al día y el intervalo mínimo entre eventos de toma de fotografías se estableció en 25 minutos.

Cabe aclarar, que las estaciones de trampa se colocaron en áreas donde se habían observado indicios de félidos o actividad de otros mamíferos (con base en fotos del proyecto piloto, excremento y huellas). Además, las cámaras se revisaban cada 15 días para cambiar la película y asegurarse de que funcionaban correctamente.

Cada fotografía de jaguar obtenida en una ocasión de muestreo es equivalente a una captura. Las fotos de un mismo individuo en ocasiones de muestreo sucesivas se consideraron como recapturas. Los individuos fueron identificados por su patrón de pelaje, que es único en cada jaguar (Silver et al., 2004).

El área que abarcó el estudio se calculó dibujando un polígono, al que nos referimos como área perimetral, cuyos vértices estaban formados por las estaciones de trampa más alejadas. Un área de amortiguamiento se agregó al polígono en forma de banda para determinar el área total que abarcaba el estudio (Fig. 1). Así, el ancho de esta banda correspondía a la mitad de la distancia máxima promedio recorrida (MMDM, por sus siglas en inglés) por los individuos fotografiados en múltiples ocasiones, durante un periodo de estudio de tres meses (Wilson & Anderson, 1985; Karanth & Nichols, 1998).

Para calcular mejor la MMDM, también se utilizó como punto de referencia la distancia máxima recorrida por seis jaguares, monitoreados en el parque por telemetría, durante un periodo que iba de enero a marzo de 1996-98 (E. Carrillo, datos sin publicar; Cuadro 1).

Para estimar la población de jaguares y probabilidad promedio de una captura por actividad de muestreo (P) se utilizó el *software* CAPTURE (Otis et al., 1978; Rexstad & Burnham, 1991; Karanth & Nichols, 1998). Ya que uno de los supuestos de CAPTURE es que la población del estudio se encuentre cerca, es decir que los individuos no entran o salen del

área. Por lo tanto, se consideró pertinente realizar el periodo del estudio de tres meses, lo suficientemente corto como para asegurar que se mantendría ese supuesto.

Sin embargo, CAPTURE también hace pruebas de cercanía, de modo que cada ocasión de muestreo se estableció en tres días, debido a las diferencias

en la movilidad entre machos y hembras, así como entre jaguares jóvenes y adultos, pues no se puede asumir que no hay variación en la probabilidad de captura de individuos. Por esta razón, en CAPTURE se utiliza el estimador de heterogeneidad. Además, se utilizó el estimado de la población y el tamaño del área del estudio para calcular la densidad del jaguar.

**Cuadro 1.**

**Distancia máxima recorrida (MDM) por 10 jaguares en el Parque Nacional Corcovado. Estas distancias se utilizaron para calcular el área total cubierta por el estudio (para más detalles en el texto).**

Jaguar	MDM (km)	Sexo	Fuente
jm1	3.17	Macho	Este estudio
jm2	5.21	Macho	Este estudio
jm3	3.81	Macho	Este estudio
jh1	0	Hembra	Este estudio
rjm1	3.1	Macho	Telemetría (E. Carrillo, datos no publicados)
rjm2	5.2	Macho	Telemetría (E. Carrillo, datos no publicados)
rjh1	2.8	Hembra	Telemetría (E. Carrillo, datos no publicados)
rjh2	3.7	Hembra	Telemetría (E. Carrillo, datos no publicados)
rjh3	3.3	Hembra	Telemetría (E. Carrillo, datos no publicados)
rjh4	4.5	Hembra	Telemetría (E. Carrillo, datos no publicados)

Para determinar la proporción del sexo, los patrones de actividad y el rango mínimo hogareño del jaguar se emplearon los datos de este estudio de tres meses; el proyecto piloto; y un estudio paralelo acerca de la depredación de la tortuga marina por jaguares, también realizado dentro de los límites del área en cuestión (setiembre 2002–junio 2003; Salom-Pérez, 2005). Los rangos mínimos hogareños se estimaron como polígono convexo mínimo, y para calcular las áreas perimetrales y de amortiguamiento se usó el sistema de información geográfica ArcView v. 3.2 (ESRI, Redlands, California). Respecto a las distancias entre las estaciones de trampa, éstas se obtuvieron utilizando el sistema de posicionamiento global.

## RESULTADOS

A partir de los datos obtenidos a través de la investigación, se puede deducir que la distancia promedio entre estaciones de trampa consecutivas fue de  $2.75 \pm SD 0.67$  km (entre 1.10 – 3.64 km), es decir, no hubo área  $> 10.41$  km<sup>2</sup> sin cámara (promedio: una cámara por 7.82 km<sup>2</sup>; Fig. 1). Por lo tanto, en un total de 363 noches con trampa, se fotografiaron cuatro jaguares individuales (Cuadro 2).

Así mismo, el número total de capturas (incluyendo las recapturas) que se utilizó en el estimado de la población fue de siete y  $\hat{N}$  fue 0.11. La prueba de población cerrada de CAPTURE indicó que la población era cerrada ( $z = 2.13$ ,  $P = 0.98$ ) y el estimado de población fue de

$6.0 \pm SE 1.96$  individuos (95% intervalo de confianza con intervalo 5–14). Los cuatro jaguares fotografiados fueron recapturados durante el periodo de estudio de tres meses (Cuadro 2). La MMDM utilizada para calcular el área de amortiguamiento fue de  $3.48 \pm SD 0.47$  km. El área total (área perimetral de 29.46 km<sup>2</sup> + área de amortiguamiento de 56.55 km<sup>2</sup>) estudiada fue de  $86.02 \pm SD 7.75$  km<sup>2</sup> (Fig. 1), obteniendo una densidad en los jaguares de  $6.98 \pm SD 2.36$  individuos por 100 km<sup>2</sup>.

En el proyecto piloto y el estudio paralelo de depredación de las tortugas por jaguares, se fotografiaron dos hembras más (jh2 y jh3) y un macho joven (jm4) (Cuadro 2). Por lo tanto, un total de siete jaguares dió como resultado una proporción de sexos de 1.33 machos/hembras. En relación con, las 17 fotografías en las que podía determinarse claramente la hora, el 11 (64.7%) de ellas fueron tomadas durante la noche (18.00–6.00) y las otras (35.3%), durante el día (6.00–18.00; Cuadro 2). El rango promedio de hogar solo podría determinarse para los dos jaguares, machos en ambos casos (jm1 y jm2), que fueron fotografiados en  $>$  dos estaciones de trampa: 25.64 km<sup>2</sup> (jm1, 6 capturas) y 6.57 km<sup>2</sup> (jm2, 6 capturas).

## DISCUSIÓN

Aunque sólo se fotografiaron cuatro jaguares durante los tres meses del estudio, se sabe que hubo al menos tres jaguares más presentes (Cuadro 2). Estudios similares en Bolivia realizados por Wallace et al. (2003) y Maffei et al. (2004) demuestran que también capturaron diferentes individuos mientras realizaban estudios consecutivos en la misma área en  $< 1$  año.

Es posible que muchos jaguares compartieran un área, pero en momentos diferentes, debido a que probablemente detectan otros individuos por la presencia de excremento u otros signos y se desplazan a otras partes fuera de sus rangos de hogar (Rabinowitz & Nottingham, 1986). La presencia de un recurso localizado relativamente fácil de depredar (tortugas marinas) podría explicar esta convergencia de rangos de hogar, al menos para los jaguares capturados cerca de la playa.

Cuadro 2.

### Historial de imágenes de jaguares obtenidas de la cámara trampa en el Parque Nacional Corcovado, 2002–2003.

Jaguar <sup>1</sup>	Fecha	Hora	Estación de trampa <sup>2</sup>
Jm1	8/9/2002	0.35	Estudio piloto 5
Jm1	3/10/2002	23.38	Estudio piloto 4
<i>Jm1</i>	23/2/2003	7.49	10
<i>Jm1</i>	25/3/2003	4.20	10
Jm1	6/4/2003	17.42	8
Jm2	13/9/2002	22.38	Estudio piloto 1
<i>Jm2</i>	26/1/2003	8.14	4
<i>Jm2</i>	4/2/2003	2.52	1
<i>Jm2</i>	14/2/2003	23.42	1
Jm2	18/4/2003	4.24	4
Jm2	18/4/2003	5.31	3
<i>Jm3</i>	14/3/2003	1.57	7
Jm3	9/4/2003	15.07	10
Jm4	22/8/2002	19.55	Estudio piloto 3
<i>Jh1</i>	8/3/2003	10.58	8
Jh1	18/4/2003	9.19	8
Jh2	14–16/10/2002		Estudio de tortugas 3
Jh2	10/11/2002	21.44	Estudio de tortugas 5
Jh3	2/9/2002		Estudio de tortugas 2

1 Para el estimado de población solo los registros en cursiva fueron utilizados (ver más detalles en el texto).

2 En este estudio (ver áreas enumeradas en la Fig. 1), en un estudio piloto anterior y en un estudio sobre depredación de tortugas por jaguares (ver más detalles en el texto).

La densidad del jaguar calculada en este estudio ( $6.98 \pm SD 2.36$  por  $100 \text{ km}^2$ ) es mayor que la reportada en varios lugares de Suramérica y México ( $0.45\text{--}5.23$  por  $100 \text{ km}^2$ ; Schaller & Crawshaw, 1980; Quigley & Schaller, 1988; Aranda, 1991; Núñez et al., 2002; Wallace et al., 2003; Maffei et al., 2004; Silver et al., 2004), pero similar a la determinada en un estudio telemétrico en jaguares realizado durante un periodo de tres años en Calakmul, México (Ceballos et al., 2002), y similar o menor a la establecida mediante estudios de cámara trampa (Silver et al., 2004) en Cerro Cortado, Bolivia ( $5.11 \pm 2.10$  per  $100 \text{ km}^2$ ) y en dos sitios de Belice ( $8.80 \pm 2.25$  por  $100 \text{ km}^2$  y  $7.48 \pm 2.74$  por  $100 \text{ km}^2$ ). Sin embargo, la densidad del jaguar en el Parque Nacional Corcovado fue menor a la esperada. Antes del estudio se pensaba que debido

a la abundancia de animales de presa, y la alta calidad del hábitat, el Parque tenía la mayor densidad de jaguares de Costa Rica y que esta era mayor que la observada en Belice. (E. Carrillo, observación personal).

No obstante, el presente estudio sólo abarcaba un 20% del parque, por lo tanto es posible que hayamos subestimado la densidad. Sin embargo, la similitud de la distancia máxima recorrida por los jaguares monitoreados por telemetría (E. Carrillo, datos sin publicar), así como la observada en este estudio de cámara trampa, sugiere que los datos acerca de los patrones de recorrido aquí reportados y, por lo tanto la densidad que estimamos, son relativamente precisos.

Debido a que el rango de un jaguar individual generalmente no es exclusivo (por ejemplo, el macho de jaguar jm1 compartió su rango de hogar con el macho jm3 y la hembra jh4) es posible que el Parque Nacional Corcovado pudiera alojar una densidad mayor a la estimada (Schaller & Crawshaw, 1980; Quigley & Schaller, 1988; Núñez et al., 2002; Maffei et al., 2004). Y, en este sentido como el espacio no pareciera ser un factor limitante, es posible que sea el abastecimiento de alimento lo que limita la densidad del jaguar en el Parque.

Lo anterior se apoya en el hecho de que en los últimos años la caza ha causado una disminución considerable en el número de chanchos de monte *Tayassu pecari*, la presa favorita del jaguar dentro del Parque (E. Carrillo, datos sin publicar; Chinchilla, 1994; Carrillo, 2000). La actividad del jaguar depende fundamentalmente de la presa que caza (Carrillo, 2000) y como el 65% de las fotografías de jaguares se tomaron durante la noche, esto sugiere que probablemente estaban buscando una presa nocturna alternativa como las tortugas marinas.

Las limitaciones de nuestros datos, no nos permiten extrapolar confiadamente nuestro estimado de densidad a todo el Parque Nacional Corcovado. Sin embargo, si hay una densidad de jaguares similar en todo el parque, de modo que el total de la población sería de 30 individuos, y aunque el parque pudiera sostener la densidad máxima reportada para la especie en Centroamérica ( $8.80 \pm 2.25$  por  $100 \text{ km}^2$ ; Silver et al., 2004) no tendría más de 50 jaguares.

Si esta población se encuentra aislada desde el punto de vista reproductivo, su supervivencia se ve amenazada porque probablemente no cuenta con individuos suficientes para una población mínima viable (Eizirik et al., 2002). Sin embargo, los jaguares muertos en los alrededores del parque, y los individuos fotografiados en el corredor que los conecta junto con el Parque Nacional Piedras Blancas, y el Refugio Nacional de Vida Silvestre Golfito (E. Carrillo, datos sin

publicar) son la evidencia de que probablemente hay un desplazamiento de jaguares entre este y otras áreas protegidas.

Las observaciones anteriores, permiten comprender la importancia de mejorar el nivel de manejo de la Reserva Forestal Golfo Dulce, o al menos una parte de ella, porque de acuerdo con los estudios elaboradosningún parque nacional en Costa Rica, ofrece mejor protección a los mamíferos de tamaño mediano y grande que la brindada en esta reserva. (Carrillo et al., 2000).

Al igual que en otros estudios de cámara trampa, se logró capturar un número mayor de machos de jaguar que de hembras (Wallace et al., 2003; Silver et al., 2004). No obstante, el número de hembraspodría haberse subestimado, pues ellas ocupan territorios más pequeños y hacen recorridos más cortos, en relación con los machos, y por lo tanto, disminuyendo las oportunidades de captura. Además, se sabe que las hembras son más tímidas que los machos y hay más probabilidades de que eviten caminar en senderos hechos por el hombre, y en este sentido vale aclarar que seis de las 12 estaciones de trampa se encontraban en senderos hechos por el ser humano.

Durante el estudio, dos hembras fueron fotografiadas en la playa depredando tortugas (jh2 y jh3, en dos ocasiones y una vez, respectivamente) y, una hembra fue captada en un sendero de caza (jh1, en dos ocasiones), pero ninguno de estos individuos fue fotografiado en senderos hechos por el hombre. El uso de las cámaras trampa permite calcular la población estimada de félidos y otros animales con mayor exactitud, respecto a lo que podría hacerse con otros métodos utilizados anteriormente basados en signos indirectos (Mondolfi & Hoogesteijn, 1991; Smallwood & Fitzhugh, 1993; Cutler & Swann, 1999; Grigione et al., 1999; Silveira et al., 2003; Trólle & Kéry, 2003).

También, se ha utilizado telemetría para obtener datos sobre las densidades y el tamaño del rango de hogar pero, además de ser muy

costoso, presenta problemas relacionados con la topografía, la cubierta forestal, la colección de datos y la salud animal (debido a la captura y sedación; Rabinowitz & Nottingham, 1986; Mondolfi & Hoogesteijn, 1991; Carrillo et al., 2000).

Aunado a esto, se sabe que el uso de equipo fotográfico aumenta los costos (USD 90–400 por cámara, más el precio de la película y del revelado) además, deben revisarse con frecuencia, están expuestas a robos y pueden averiarse, especialmente en condiciones extremadamente húmedas (R. Salom-Pérez, observación personal; Maffei et al., 2004; Silver et al., 2004).

A pesar de las vicisitudes, los resultados que se han revelado a través de la investigación permiten enfatizar en la necesidad de proteger los corredores que conectan las áreas protegidas en Costa Rica. Dicha protección podría contemplar la posibilidad de modificar las categorías de gestión de tales áreas prioritarias. Además, se requiere un control más riguroso de la caza y mejorar la educación ambiental en las comunidades vecinas de las áreas protegidas.

Actualmente, Roberto Salom-Pérez, Eduardo Carrillo, así como otros investigadores de varias universidades públicas y del Instituto Nacional de Biodiversidad están realizando investigaciones que permitan delinear el corredor entre los parques nacionales Corcovado y Piedras Blancas. Así mismo, otras organizaciones gubernamentales y no gubernamentales están trabajando en la solución de asuntos relacionados con la tenencia de tierras, ofreciendo educación ambiental y apoyando programas de desarrollo sostenible en el área.

## AGRADECIMIENTOS

Agradecemos a Scott Silver por su guía y sus valiosos comentarios. Asimismo, agradecemos a Daniela Araya, Juan de Dios Valdéz, Alexander Gómez, Alfonso Chamorro, Carolina Orta, Nereyda Estrada, Marcela Fernández, Rebeca Chaverri, Martin Zeilbauer, Coral Pacheco, Eduardo Toral, Franklin Castañeda, Charles Foerester, Rausel Sarmiento y a la decimocuarta promoción del PRMVS-UNA por su invaluable ayuda y acompañamiento en el campo.

También, reconocemos el aporte del personal del Parque Nacional Corcovado por su apoyo y por compartir sus instalaciones, a José Pablo Carvajal por su colaboración con los mapas, y a MegHarper por traducir este documento. Agradecemos a la Sociedad para la Conservación de la Vida Silvestre, al Parque Nacional Corcovado, a la Universidad de Costa Rica y a la Universidad Nacional por su apoyo, y a Gerardo Umaña, Marcella Kelly y un revisor anónimo por sus comentarios.

## BIBLIOGRAFÍA

- Aranda, J.M. (1991). El jaguar (*Panthera onca*) en la Reserva Calakmul, México: morfología, hábitos alimentarios y densidad de población. En R. Clemente: *Felinos de Venezuela: Biología, Ecología y Conservación* (pp. 235–274). Caracas, Venezuela: Fudeci.
- Carbone, C., Christie, S., Conforti, K., Coulson, T., Franklin, N., Ginsberg, J.R., Griffiths, M., Holden, J., Kawanishi, K., Kinnaird, M., Laidlaw, R., Lynam, A., Macdonald, D.W., Martyr, D., McDougal, C., Nath, L., O'Brien, T., Seidensticker, J., Smith, D.J.L., Sunquist, M., Tilson, R. & Wan Shahrudin, W.N. (2001). The use of photographic rates to estimate densities of tigers and other cryptic mammals. *Animal Conservation* 4: 75–79.
- Carrillo, E. (2000). *Ecology and conservation of white-lipped peccaries and jaguars in Corcovado National Park, Costa Rica*. Tesis doctoral. Massachusetts, Estados Unidos: Universidad de Massachusetts.
- Carrillo, E., Wong, G. & Cuarón, A.D. (2000). Monitoring mammal populations in Costa Rican protected areas under different hunting restrictions. *Conservation Biology* 14, 1580–1591.
- Ceballos, G., Chávez, C., Rivera, A., Manterota, C. & Wall, B. (2002). Tamaño poblacional y conservación del jaguar en la reserva de la biosfera Calakmul, Campeche, México. En R.A. Medellín, C. Equihua, C.L.B. Chetkiewicz, P.G. Crawshaw, A. Rabinowitz, K.H. Redford, J.G. Robinson, E.W. Sander-son & A.B. Taber: *El jaguar en el nuevo milenio* (pp. 403–418). México D.F., México: Universidad Nacional Autónoma de México & Wildlife Conservation Society.
- Chinchilla, F. (1994). *La dieta del jaguar (Panthera onca), el puma (Felis concolor) y el manigordo (Felis pardalis) (Carnivora: Felidae) y dos métodos de evaluación de su abundancia relativa en el Parque Nacional Corcovado, Costa Rica*. Tesis de maestría. Heredia, Costa Rica, Universidad Nacional.
- Cutler, T.L. & Swann, D.E. (1999). Using remote photography in wild life ecology: a review. *Wildlife Society Bulletin* 27: 571–581.
- Eizirik, E., Indrusiak, C.L. & Johnson, W.E. (2002). Análisis de la viabilidad de las poblaciones de jaguar: evaluación de parámetros y estudios de caso en tres poblaciones remanentes del sur de Sudamérica. En R.A. Medellín, C. Equihua, C.L.B. Chetkiewicz, P.G. Crawshaw, A. Rabinowitz, K.H. Redford, J.G. Robinson, E.W. Sanderson & A.B. Taber: *El jaguar en el nuevo milenio* (pp. 501–518). México D.F., México: Universidad Nacional Autónoma de México & Wildlife Conservation Society.
- Emmons, L.H. (1990). *Neotropical Rainforest Mammals: A Field Guide*. Chicago, Estados Unidos: Universidad de Chicago.
- Grigione, M.M., Burman, P., Bleich, V.C. & Pierce, B.M. (1999). Identifying individual mountain lions *Felis concolor* by their tracks: refinement of an innovative technique. *Biological Conservation* 88: 25–32.

- Hartshorn, G. (1983). Plants. En *D.H. Janzen: Costa Rican Natural History* (pp. 118–157). Chicago, Estados Unidos: Universidad de Chicago.
- IUCN. (2006). *IUCN Red List of Threatened Species*. Gland, Suiza: IUCN. Recuperado de: [http://www.iucnredlist.org/documents/reg\\_guidelines\\_sp.pdf](http://www.iucnredlist.org/documents/reg_guidelines_sp.pdf)
- Karanth, K.U. & Nichols, J.D. (1998). Estimation of tiger densities in India using photographic captures and recaptures. *Ecology* 79: 2852–2862.
- Karanth, K.U. & Nichols, J.D. (2000). *Ecological Status and Conservation of Tigers in India*. Informe técnico final. Informe no publicado. Bangalore, India: Centre for Wildlife Studies.
- Maffei, L., Cuéllar, E. & Noss, A. (2004). One-thousand jaguars (*Panthera onca*) in Bolivia's Chaco? Camera trapping in the Kaa-Iya National Park. *The Zoological Society of London* 262: 295–304.
- Mondolfi, E. & Hoogesteijn, R. (1991). Investigaciones para el manejo de poblaciones de jaguar. En R. Clemente: *Felinos de Venezuela: Biología, Ecología y Conservación* (pp. 75–82). Caracas, Venezuela: Fudeci.
- Naranjo, E.J. (1995). Abundancia y uso de hábitat del tapir (*Tapirus bairdii*) en un Bosque Tropical Húmedo de Costa Rica. *Vida Silvestre Neotropical* 4: 20–31.
- Núñez, R., Miller, B. & Lindzey, F. (2002). Ecología del jaguar en la reserva de la biosfera Chamela-Cuixmala, Jalisco, México. En *R.A. Medellín, C. Equihua, C.L.B. Chetkiewicz, P.G. Crawshaw, A. Rabinowitz, K.H. Redford, J.G. Robinson, E.W. Sanderson & A.B. Taber: El jaguar en el nuevo milenio* (pp. 107–126). México D.F., México: Universidad Nacional Autónoma de México & Wildlife Conservation Society.
- Otis, D.L., Burnham, K.P., White, G.C. & Anderson, D.R. (1978). Statistical inference from capture data on closed animal populations. *Wildlife Monographs* 62: 1–135.
- Quigley, H.B. & Schaller, G.B. (1988). *Ecology and Conservation of the Jaguar in the Pantanal Region of Brazil*. Washington, DC, Estados Unidos: National Geographic Society.
- Rabinowitz, A.R. & Nottingham, B.G. (1986). Ecology and behaviour of the jaguar (*Panthera onca*) in Belize, Central America. *Journal of Zoology* 210: 149–159.
- Rexstad, E. & Burnham, K.P. (1991). User's Guide for Interactive Program Capture. Abundance Estimation of Closed Populations. Recuperado en: <http://www.mbr-pwrc.usgs.gov/software>.
- Sáenz, J.C. & Carrillo, E. (2002). Jaguares depredadores de ganado en Costa Rica: ¿un problema sin solución? En *R.A. Medellín, C. Equihua, C.L.B. Chetkiewicz, P.G. Crawshaw, A. Rabinowitz, K.H. Redford, J.G. Robinson, E.W. Sanderson & A.B. Taber: El jaguar en el nuevo milenio* (pp. 127–138). México D.F., México: Universidad Nacional Autónoma de México & Wildlife Conservation Society.
- Salom-Pérez, R. (2005). *Ecología del jaguar (Panthera onca) y del manigordo (Leopardus pardalis) (Carnivora: Felidae) en el Parque Nacional Corcovado, Costa Rica*. Tesis de maestría. San José, Costa Rica: Universidad de Costa Rica.
- Sanderson, E.W., Chetkiewicz, C.L.B., Medellín, R.A., Rabinowitz, A., Redford, K.H., Robinson, J.G. & Taber, A.B. (2002a). Prioridades geográficas para la conservación del jaguar. En *R.A. Medellín, C. Equihua, C.L.B. Chetkiewicz, P.G. Crawshaw, A. Rabinowitz, K.H. Redford, J.G. Robinson, E.W. Sanderson & A.B. Taber: El jaguar en el nuevo milenio* (pp. 601–627). México D.F., México: Universidad Nacional Autónoma de México & Wildlife Conservation Society.
- Sanderson, E.W., Chetkiewicz, C.L.B., Medellín, R.A., Rabinowitz, A., Redford, K.H., Robinson, J.G. & Taber, A.B. (2002b). Un análisis geográfico del estado de conservación y distribución de los jaguares a través de su área de distribución. En *R.A. Medellín, C. Equihua, C.L.B. Chetkiewicz, P.G. Crawshaw, A. Rabinowitz, K.H. Redford, J.G. Robinson, E.W. Sanderson & A.B. Taber: El jaguar en el nuevo milenio* (pp. 551–600). México D.F., México: Universidad Nacional Autónoma de México & Wildlife Conservation Society.
- Sarmiento, R. (2004). *Métodos de estimación poblacional del jaguar (Panthera onca), Parque Nacional Corcovado, Costa Rica*. Tesis de maestría. Heredia, Costa Rica: Universidad Nacional.
- Schaller, G.B. & Crawshaw, P.G. (1980). *Movement patterns of jaguar*. *Biotrópica* 12: 161–166.
- Seymour, K.L. (1989). *Panthera onca*. *Mammalian Species* 340: 1–9.
- Shaffer, M. (1989). Minimum viable populations: coping with uncertainty. En *M.E. Soulé: Viable Populations for Conservation* (pp. 69–86). Cambridge, UK: Cambridge University Press.
- Silveira, L., Jácomo, A.T.A. & Diniz-Filho, J.A.F. (2003). *Camera trap, line transect census and track surveys: a comparative evaluation*. *Biological Conservation* 114: 351–355.
- Silver, S.C., Ostro, L.E., Marsh, L.K., Maffei, L., Noss, A.J., Kelly, M.J., Wallace, R.B., Gómez, H. & Ayala, G. (2004). The use of camera traps for estimating jaguar *Panthera onca* abundance and density using capture/recapture analysis. *Oryx* 38: 1–7.
- Smallwood, K.S. & Fitzhugh, E.L. (1993). *A rigorous technique for identifying individual mountain lions Felis concolor by their tracks*. *Biological Conservation* 65: 51–59.
- Soto, R. (1994). *Informe de humedales de la Península de Osa, Costa Rica*. San José, Costa Rica: Fundación Neotrópica.
- Swank, W.G. & Teer, J.G. (1989). Status of the jaguar. *Oryx* 23: 14–21.
- Swank, W.G. & Teer, J.G. (1991). A proposed program for sustained jaguar populations. En *R. Clemente: Felinos de Venezuela: biología, ecología y conservación* (pp. 95–106). Caracas, Venezuela: Fudeci.



Foto 8 de: Programa Jaguar

# Monitoreo de poblaciones de mamíferos en áreas protegidas costarricenses con diferentes restricciones para la caza

Eduardo Carrillo, Grace Wong, y Alfredo D. Cuarón<sup>1</sup>

## INTRODUCCIÓN

Los bosques tropicales han sido tradicionalmente una fuente de alimento y de otros recursos para los habitantes locales (Robinson & Redford 1991; Hladik et al. 1993). Cuando en los bosques habitan sólo pueblos indígenas, la vida silvestre puede volverse parte importante de su dieta y aspecto fundamental de su indumentaria, sus creencias y sus leyendas.

Actualmente, como prácticas de supervivencia todavía se hallan grupos indígenas que intercambian entre ellos especies silvestres, y se ha determinado que es una situación frecuente en algunas áreas tropicales (por ejemplo, Vickers 1991), las cuales durante los últimos siglos, se han poblado por el ser humano, de modo que la vida silvestre se ha vuelto un recurso muy importante para los colonizadores también (por ejemplo, Ayres et al. 1991). Los pueblos indígenas y los colonizadores que viven en las áreas tropicales, siguen usando las especies silvestres para su subsistencia y para el comercio (por ejemplo, Cuarón 1997; Escamilla et al. 2000 [esta publicación]; Fa et al. 2000 [esta publicación]).

El aumento en la cantidad de personas que usan este recurso, los cambios en la forma en que los pueblos indígenas y los colonizadores lo obtienen, y los hábitos cada vez más sedentarios en el ser humano han reducido las poblaciones de

vida silvestre en muchas áreas (Bodmer et al. 1988; Ayres et al. 1991; Mittermeier 1991; Vickers 1991).

En este sentido, gracias a los estudios acerca de las actividades de caza en el Neotrópico, se ha podido documentar que la abundancia de especies varía entre los lugares donde se practica la caza y aquellos, en donde no se practica del todo, o bien se realiza en menor medida (Peres 1990; Fragoso 1991; Glanz 1991; Redford 1993; Bodmer et al. 1994; Lopes & Ferrari 2000 [esta publicación]). Estas investigaciones han mostrado una disminución en la abundancia de muchas especies en las áreas en donde se practica la caza.

A fin de evitar los efectos negativos de las actividades que realizan los seres humanos, tales como: la explotación indiscriminada de los recursos (incluyendo la caza) y los cambios en la cobertura del suelo, se han establecido áreas protegidas en todo el mundo, con el afán de conservar las características naturales y culturales de la tierra. Pues, estas áreas cumplen una función muy importante para el mantenimiento de las poblaciones de vida silvestre, sirviendo en muchos casos, como recurso para obtener especies para el consumo de las comunidades humanas que viven en las áreas protegidas o en sus alrededores.

Trólle, M. & Kéry, M. (2003). Estimation of ocelot density in the Pantanal using capture-recapture analysis of camera-trapping data. *Journal of Mammalogy* 84: 607–614.

Wallace, R.B., Gómez, H., Ayala, G. & Espinoza, F. (2003). Camera trapping for jaguar (*Panthera onca*) in the Tuichi Valley, Bolivia. *Mastozoología Neotropical* 10: 133–139.

Wilson, K.R. & Anderson, D.R. (1985). Evaluation of two density estimators of small mammal population size. *Journal of Mammalogy* 66: 13–21.

<sup>1</sup> Publicado en: *Conservation Biology*, 14(6), 1580-1591

Por consiguiente, es necesario evaluar si el manejo de las áreas protegidas está logrando los objetivos para los que fueron establecidos. En particular, se debe documentar los cambios y las tendencias en las poblaciones de vida silvestre, ya que los estudios que exploran la condición de las poblaciones de mamíferos del bosque tropical lluvioso por lo general son costosos, y requieren grandes esfuerzos.

Sin embargo, no existen métodos estandarizados para documentar los cambios en las poblaciones de mamíferos tropicales, o no han sido ampliamente divulgados (Wilson et al. 1996). En relación con, el muestreo de transectos lineales (Buckland et al. 1993), basado en la observación directa de los individuos o grupos, se usa a menudo para obtener información acerca de la abundancia de los mamíferos, dado que este método requiere una muestra suficientemente amplia (Buckland et al. 1993).

Ahora bien, a pesar de la intensidad de los muestreos masivos con este método, en los trópicos muchas veces no se registra la mayoría de las especies de mamíferos, y el número de avistamientos a menudo está por debajo del mínimo requerido para un cálculo confiable de las densidades (por ejemplo, Chiarello 2000 [esta publicación]; Lopes & Ferrari 2000 [esta publicación]). Por lo tanto, es necesario desarrollar métodos simples, económicos y confiables para monitorear, de manera oportuna, las poblaciones de especies clave en los bosques tropicales. Por esto, el uso de los índices de abundancia es una alternativa útil para el muestreo de transectos lineales, además se puede recurrir a ellos para detectar cambios en las poblaciones a través del tiempo, o en diferentes lugares (Conroy 1996).

En este particular se comparó la abundancia de los mamíferos en dos áreas protegidas de Costa Rica, el Parque Nacional Corcovado (PNC) y la Reserva Forestal Golfo Dulce (RFGD), que tienen características ambientales similares, pero diferentes niveles de protección y restricciones

para la caza. También, se monitoreó la abundancia de mamíferos en el PNC durante un periodo de más de 4 años.

A partir de este estudio se establecieron dos hipótesis; la primera consistió en que la abundancia de los mamíferos en la RFGD sería menor que en el PNC, donde la caza está prohibida y donde hay mejor protección de los recursos naturales a través de la aplicación de la ley. Y, la segunda, se centró en que si la aplicación de la ley es efectiva, la abundancia de los mamíferos en el PNC sería similar con el tiempo.

Aunado a esto, se puso en práctica un método basado en el uso de un registro de huellas de mamíferos y de avistamientos de mamíferos arborícolas, que requiere poco esfuerzo y que puede usarse para monitorear las tendencias poblacionales en determinada área, así como comparar las poblaciones en lugares con diferentes niveles de explotación, u otros tipos de alteración del hábitat.

Por lo tanto, basados en las propuestas anteriores, la presente información ofrece datos sobre la efectividad de las áreas protegidas en Costa Rica, país que cuenta con un sistema muy bien desarrollado, en relación con las áreas de protección.

## ÁREA DE ESTUDIO

El Parque Nacional Corcovado (418 km<sup>2</sup>) y la Reserva Forestal Golfo Dulce (627 km<sup>2</sup>) están ubicados en la península de Osa (aproximadamente 1750 km<sup>2</sup>) en la parte suroeste de Costa Rica (lat. 8°25' – 8°50'N, long. 83°35' – 83°45'O; Fig. 1). Históricamente, los bosques de la península de Osa han sido protegidos de forma natural por su difícil acceso. Esta condición ha ayudado a mantener una gran diversidad biológica, incluyendo algunas especies y subespecies endémicas.

En esta península, se pueden encontrar la mayoría de los mamíferos de Costa Rica que habitan los bosques muy húmedos. Cerca del 75%

de la península de Osa y de las áreas adyacentes permanece con cobertura arbórea, y ha sido salvaguardada bajo diferentes categorías de áreas protegidas: dos parques nacionales (Parque Nacional Corcovado y Parque Nacional Piedras Blancas); un refugio de vida silvestre (Refugio Nacional de Vida Silvestre Golfito); una reserva indígena (Reserva Indígena Guaymí) y una reserva forestal (Reserva Forestal Golfo Dulce) (Fig. 1). Estas áreas protegidas abarcan aproximadamente 1250 km<sup>2</sup>. Por consiguiente, esta región contiene uno de los parches más extensos de bosque tropical lluvioso en la costa Pacífica Centroamericana.

El clima de la península de Osa es cálido y húmedo, con una temperatura anual promedio de 25°C (Instituto Meteorológico Nacional 1993) y una precipitación anual promedio de 6000 mm, con mayor precipitación pluvial de agosto a diciembre. Hay un periodo de cuatro meses de menor precipitación que va de enero a abril, siendo enero y marzo los meses más secos. De acuerdo con el sistema Holdridge, la península de Osa tiene tres zonas de vida: bosque tropical húmedo, bosque tropical muy húmedo y bosque pluvial premontano (Watson & Divney, informe no publicado). Aproximadamente el 70% de los bosques de la península de Osa eran primarios en 1990.

La población estimada en la Península de Osa es de 12000 personas (una densidad de 7 personas/km<sup>2</sup>), ubicadas en unos cuantos poblados dispersos (Fig. 1). Las actividades económicas más importantes desarrolladas por sus colonizadores son: la agricultura (arroz, frijoles y maíz), la ganadería, la minería de oro, la explotación forestal y, desde hace poco, el turismo de naturaleza (García 1994).

Los colonizadores que se dedican a la minería y a la extracción de madera viven en pequeños caseríos en la península, y comparten su tiempo con diferentes actividades agrícolas. Estas personas también cazan especies silvestres, algunos para el consumo, y otros para aumentar

sus ingresos vendiendo a los animales como mascotas, comerciando con la carne y las pieles, y otros cazan para proteger sus animales domésticos (García 1994). Los mineros representan uno de los problemas más serios en la conservación de la península, particularmente en el Parque Nacional Corcovado, debido a que cazan, alteran y destruyen el bosque (Janzen et al. 1985).

El PNC y el RFGD, comparten las mismas características generales de la península, sin embargo, ambas áreas difieren en cuanto a los objetivos de manejo. El Parque Nacional Corcovado fue establecido para proteger y conservar sistemas de valor natural, proteger los recursos genéticos, ofrecer oportunidades para la investigación, así como desarrollar la educación ambiental y oportunidades de recreación pública (Thelen & Dalfelt 1979). La Reserva Forestal Golfo Dulce fue creada para la producción de agua, madera, vida silvestre, para forraje y recreación, con un mínimo efecto negativo en los recursos (Thelen & Dalfelt 1979). La vegetación y otras características ambientales son similares en estas áreas; sin embargo, en el PNC está prohibida toda extracción de recursos y en el RFGD se permiten más actividades económicas.

Respecto a la agricultura y a la extracción maderera, ambas actividades económicas son permitidas en el RFGD, siempre y cuando se cuente con un plan de manejo aprobado. Las áreas también difieren en lo relacionado con la protección legal ofrecidas a las poblaciones de especies silvestres. Por ejemplo, la caza está prohibida en el PNC, mientras que en el RFGD se permite, aunque bajo ciertas restricciones (se han establecido temporadas y cuotas de cacería, y los cazadores tienen que obtener un permiso).

En lo referente, al cumplimiento de las políticas de conservación en Costa Rica es más estricto en los parques nacionales que en las reservas forestales. Cabe aclarar que no se asignaron guardaparques a la RFGD durante el periodo de estudio (por lo general, no hay oficiales en las

reservas forestales de Costa Rica). Sin embargo, hubo un guardaparques por cada 750 ha durante 1992, y uno por cada 500 ha durante 1994. Ciertamente, la protección efectiva de los recursos en el PNC fue menor en 1994, porque la mayor parte del tiempo del personal fue asignado en primera instancia para solucionar el problema con los mineros de oro en el parque y, en segunda, al cuidado de los turistas. Por lo tanto, se desatendió el monitoreo de las actividades de caza (S. Arguedas, comunicación personal).

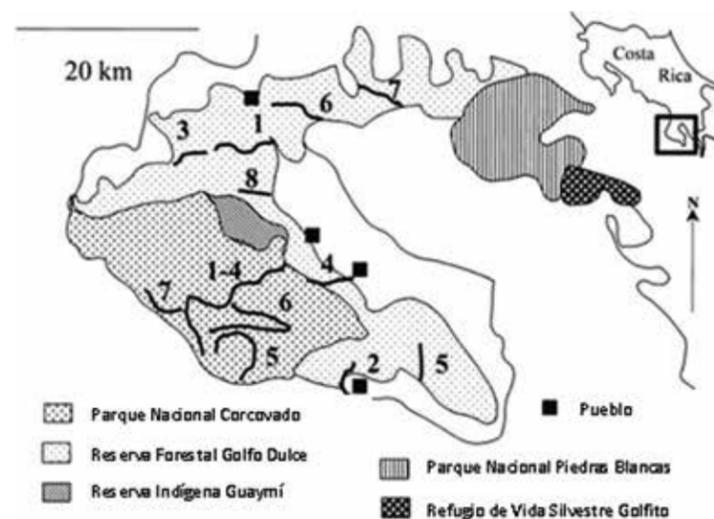
La RFGD limita, en mayor parte, con áreas no protegidas, excepto en el sector en donde colinda con el PNC, la Reserva Indígena Guaymí (RIG) y el Parque Nacional Piedras Blancas (Fig. 1). El perímetro expuesto a áreas no protegidas es de aproximadamente 200 km de largo. El perímetro del PNC está delimitado por la RFGD y

la RIG, que funcionan como zonas de amortiguamiento, y por el océano Pacífico, debido a que sus aguas agitadas restringen el libre acceso.

Ninguna parte del perímetro terrestre del PNC está expuesta a áreas no protegidas. La forma poligonal de la RFGD es alargada y con muchas curvas, con una relación perímetro: área (borde:interior) alta, mientras que la forma del PNC es más compacta y sin tantas curvas (Fig. 1). En la península de Osa (en o colindantes con el RFGD, no así en el caso del PNC), se pueden hallar únicamente tres caminos, de los cuales sólo uno está pavimentado y los otros dos no tienen pavimento. El resto de la red de comunicación terrestre está compuesta por pequeños senderos de aproximadamente 1 m de ancho. En resumen, la accesibilidad a la RFGD es mayor, está más expuesta y es más vulnerable a la influencia externa, en relación con el PNC.

Figura 1.

**Ubicación de las áreas de estudio, Parque Nacional Corcovado (PNC) y Reserva Forestal Golfo Dulce (RFGD), en la Península de Osa, Costa Rica. Los números se refieren a los senderos de la muestra (la longitud del sendero aparece entre paréntesis), según se indica a continuación: En el PNC: 1, sendero Los Patos–Sirena, primer sector (5 km); 2, sendero Los Patos–Sirena, segundo sector (5 km); 3, sendero Los Patos–Sirena, tercer sector (5 km); 4, sendero Los Patos–Sirena, cuarto sector (5 km); 5, sendero Río Claro (3 km); 6, sendero Los Esparveles (4 km); 7, sendero Sirena (2 km). En RFGD: 1, antiguo sendero desde Quevedo hasta Drake (4 km); 2, sector Carate (2 km); 3, sendero desde Rancho Quemado hasta estero Guerra (5 km); 4, sendero Dos Brazos del Tigre–Rincón (5 km); 5, río Piro (5 km); 6, área Mogos (4 km); 7, sendero Chiqueros (6 km); 8, sector Agua Buena (5 km).**



## MÉTODOS

En el presente estudio la metodología consistió en registrar la información acerca de la abundancia de especies de tamaño mediano y grande (500 g) en el PNC, y la RFGD durante setiembre y diciembre de 1990, además se realizaron visitas en el PNC de setiembre a octubre de 1992, y de julio a agosto de 1994, con el propósito de obtener información sobre las tendencias poblacionales de los mamíferos.

Se realizaron caminatas lentas (aproximadamente a 2 km/hora) a lo largo de senderos preestablecidos (Fig. 1) buscando huellas de mamíferos. De modo que cada vez que se hallaba una pisada de mamífero se registraba la especie, la fecha y el lugar en que se encontró la huella, este procedimiento se llevó a cabo, con el fin de establecer un registro para referencias futuras, también se confeccionaron moldes de yeso, a partir de las huellas localizadas.

Las huellas fueron identificadas de acuerdo con Aranda (1981), pues se contaron las huellas de un animal cruzando el sendero como un avistamiento. De igual manera, cuando las pisadas de los animales seguían el sendero, se consideraron como una observación. En relación con las especies gregarias, como los pecaríes y los pizotes, se contó un grupo de huellas como un avistamiento, y en el caso de los primates, se localizaron tropas de monos a lo largo del sendero y cerca del mismo, también se contó el grupo como un avistamiento.

En total, se ha logrado examinar 65 km de senderos, 36 km en la RFGD y 29 km cada año en el PNC, para un esfuerzo de muestreo total de 123 km. Este muestreo cubrió las áreas representativas del PNC y la RFGD, excluyendo sólo las áreas más inaccesibles del PNC. Los senderos tenían alrededor de 1 m de ancho y durante la época lluviosa, apenas 50 cm estaban despejados. Las características del suelo arcilloso resultaron similares en todos los senderos, por lo tanto, se presumió que en todos, había la misma

probabilidad de existencia y permanencia de huellas, y que su presencia variaba solamente por la abundancia de mamíferos. Las características de las huellas tendían a estar claramente definidas en los suelos arcillosos, particularmente cuando estaban húmedos. Como el muestreo se hizo durante la época lluviosa, las huellas debieron ser recientes, porque estas tienden a desaparecer con las precipitaciones (Aranda 1981; A.D.C., información no publicada). Durante la época lluviosa, cuando prácticamente no había turistas en la región, sí se determinó la presencia de algunas personas caminando a lo largo de los senderos (aproximadamente dos personas por día).

Durante el estudio se estimó un índice de abundancia por cada especie, dividiendo el número de avistamientos (huellas o grupos de primates) entre la distancia de un determinado sendero, además se usaron los senderos caminados (Fig. 1) como unidad de réplica para el análisis. Con el índice se logró comparar la abundancia de mamíferos para 1990 en el PNC y la RFGD. Respecto a la evaluación de las tendencias poblacionales en el PNC, se comparó la abundancia de mamíferos durante los años de 1990, 1992 y 1994.

Estas comparaciones se efectuaron sólo dentro de las especies porque la defectibilidad de las huellas de las diferentes especies puede variar. Esto puede ocurrir, por ejemplo, por las diferencias en la notoriedad de las huellas, cuya relación se vincula con el tamaño de los animales, o bien por los hábitos de una especie, y particularmente por el grado de uso del sustrato terrestre por parte de esta, así como su tendencia a caminar en los senderos o cerca de ellos.

Para evaluar si la presión ejercida por las especies usadas como alimento por los humanos era más intensa, se incluyó la información de estas especies y se comparó su abundancia con la del resto de las especies juntas. Asimismo, para evaluar aún más la efectividad de las áreas protegidas en la península de Osa, se agruparon los datos acerca de la abundancia de las especies que

se consideran amenazadas en Costa Rica (Rodríguez & Hernández 1998) y, se compararon con los datos acerca de la abundancia del resto de especies juntas. También, se contrastó el total de la abundancia de las especies amenazadas en general (Baillie & Groombridge 1996) con el de las especies no amenazadas. En este sentido, el cuadro 1 ofrece detalles acerca del estado de la conservación de las especies y su uso como alimento por parte de los humanos, además se incluye los nombres científicos de las especies.

Para cotejar la abundancia de cada tipo de especie (por ejemplo, especies utilizadas como alimento frente a especies no utilizadas como alimento; especies amenazadas frente a especies no amenazadas) en 1990 en la RFGD y en el

PNC, se expresó la abundancia de cada especie como la relación (porcentaje) entre su abundancia en la RFGD y su abundancia en el PNC (de modo que, si una especie era abundante en la RFGD y en el PNC, el resultado sería 100%).

Los datos anteriores, se utilizaron para calcular la abundancia promedio de cada grupo de especies. Y, de forma similar, para comparar la abundancia de cada grupo de especies en el PNC durante 1990, 1992 y 1994. Se usó como base el año 1990, y se expresó la abundancia de las especies en los demás años, como el porcentaje de abundancia en 1990. A partir de esta información, se calculó la abundancia promedio de cada grupo de especies para cada año.



Foto 9 de: Programa Jaguar

Cuadro 1.

Especies de mamíferos registradas en la Península de Osa, Costa Rica, durante el muestreo realizado en 1990, 1992 y 1994.

Nombre común	Nombre científico <sup>a</sup>	Uso como alimento <sup>b</sup>	Estado de conservación	
			Costa Rica <sup>c</sup>	Unión Internacional para la Conservación de la Naturaleza <sup>d</sup>
Zorro pelón	<i>Didelphis marsupialis</i>	Ocasionalmente		
Armadillo, cusuco	<i>Dasybus novemcinctus</i>			
Oso hormiguero	<i>Tamandua mexicana</i>			
Mono congo, mono aullador	<i>Alouatta palliata</i>		Especie en peligro de extinción	
Mono colorado, mono araña	<i>Ateles geoffroyi</i>	Ocasionalmente	Especie en peligro de extinción	
Mono carablanca	<i>Cebus capucinus</i>		Especie con poblaciones reducidas	
Mono ardilla de Centroamérica	<i>Saimiri oerstedii</i>		Especie en peligro de extinción	Especie en peligro de extinción
Pizote	<i>Nasua narica</i>			
Mapache, mapachín.	<i>Procyon spp.<sup>e</sup></i>			
Nutria, perro de agua	<i>Lontra longicaudis</i>		Especie con poblaciones reducidas	
Manigordo, ocelote	<i>Leopardus pardalis</i>		Especie en peligro de extinción	
Caucel	<i>Leopardus wiedii</i>		Especie en peligro de extinción	
Jaguar	<i>Panthera onca</i>		Especie en peligro de extinción	Casi amenazada
Puma	<i>Puma concolor</i>		Especie en peligro de extinción	
Chanco de monte	<i>Tayassu pecari</i>	Frecuentemente	Especie en peligro de extinción	
Saíno	<i>Pecari tajacu</i>	Frecuentemente		
Cabro de monte	<i>Mazama americana</i>	Frecuentemente		
Danta	<i>Tapirus bairdii</i>	Ocasionalmente	Especie en peligro de extinción	Vulnerable
Tepezcuintle	<i>Cuniculus paca</i>	Frecuentemente		
Guatuza	<i>Dasyprocta punctata</i>	Ocasionalmente		

<sup>a</sup> Nombres científicos y distribución taxonómica de acuerdo con Wilson y Reeder(1993); especies en orden taxonómico.

<sup>b</sup> Frecuencia relativa de uso como alimento en la región.

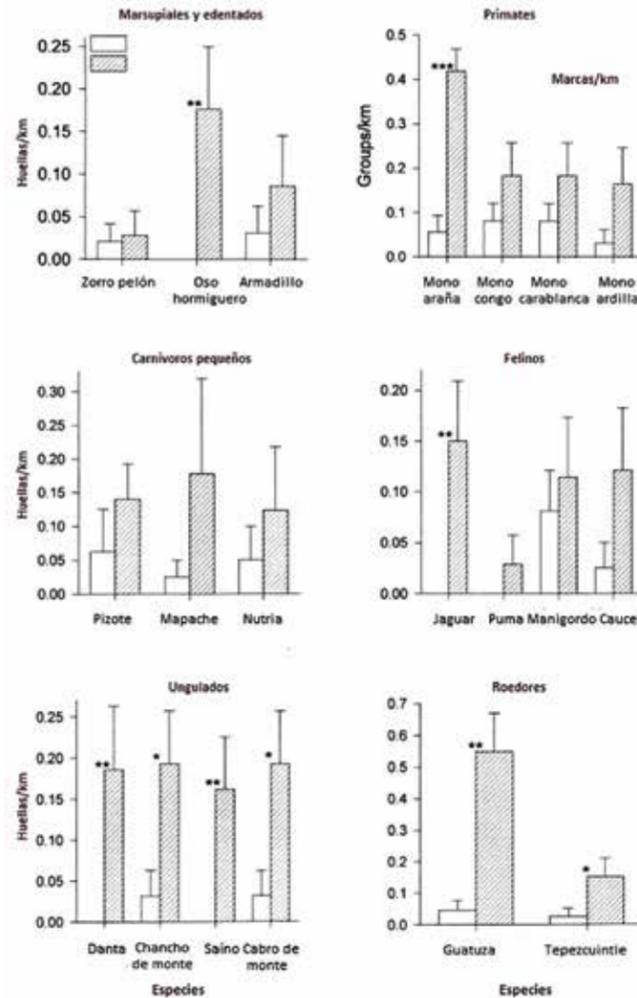
<sup>c</sup> Estado de conservación en Costa Rica (Rodríguez & Hernández 1998): "especie en peligro de extinción", "especie con poblaciones reducidas".

<sup>e</sup> Estado de conservación mundial de acuerdo con la Unión Internacional para la Conservación de la Naturaleza (Baillie & Groombridge 1996)

<sup>d</sup> *Procyon cancrivorus* y *P. lotor*

Figura 2.

Índice de abundancia de mamíferos promedio para 1990 en el Parque Nacional Corcovado (PNC) y en la Reserva Forestal Golfo Dulce (RFGD). Las líneas verticales representan un error estándar. Los asteriscos indican diferencias significativas en la abundancia de las especies entre las dos áreas de acuerdo con la prueba Mann-Whitney corregida para empates (probabilidades de una cola: \* p 0.05; \*\* p 0.01; \*\*\* p 0.001). Los datos no son directamente comparables entre especies.



## RESULTADOS

El estudio en cuestión permitió que se registraran las huellas de 16 especies de mamíferos y la presencia de cuatro especies de primates durante los sondeos transversales en la Península de Osa (Cuadro 1). En el PNC, se registraron las 20 especies y en la RFGD, 15 (Fig. 2).

La tasa total de avistamiento de huellas de mamíferos o grupos de primates en el PNC fue de 3.5 (0.5 SE) avistamientos/km; y, en la RFGD fue de sólo 0.7 (0.3 SE) avistamientos/km (19% de la abundancia de mamíferos en el PNC). Esta diferencia fue muy significativa (prueba Mann-Whitney corregida para empates,  $z = -3.075$ ,  $p$  de una cola = 0.001). El oso hormiguero o tamandúa, el jaguar, el puma, la danta y el saíno se registraron solo en el PNC. El resto de las especies fueron consistentemente más abundantes en el PNC que en la RFGD. Las diferencias en abundancia entre las dos áreas fueron estadísticamente significativas para 9 de las 20 especies (Fig. 2).

Además, las diferencias en la abundancia de otras tres especies —pizotes, ocelotes y monos ardilla— fueron casi insignificantes ( $p < 0.08$  en cada caso). Con excepción del oso hormiguero o tamandúa y el jaguar, todas las especies que fueron significativamente menos abundantes en la RFGD se encuentran entre las especies preferidas para la alimentación en la región. Si se toman en cuenta las otras tres especies también, solo el oso hormiguero no es una especie de caza mayor (es decir, una especie utilizada como mascota o para obtener carne o piel).

Cuando se agruparon las especies tomando en cuenta si se utilizaban como alimento o no, o bien si eran especies amenazadas o no a nivel local o en general, hubo diferencias muy significativas en la abundancia de los mamíferos entre la RFGD y el PNC en todos los casos (pruebas Mann-Whitney). La abundancia de todos estos grupos de especies en la RFGD durante 1990 fue 6-28% de la abundancia en el PNC (Fig. 3). Las especies utilizadas como alimento fueron menos abundantes que aquellas que no lo son, pero la diferencia no fue estadísticamente significativa

( $p = 0.24$ ), ya que la abundancia de las especies amenazadas a nivel local fue similar a la de aquellas no amenazadas. Comparativamente, las especies amenazadas en general fueron menos abundantes que aquellas no amenazadas, no obstante la diferencia no fue significativa ( $p = 0.15$ ).

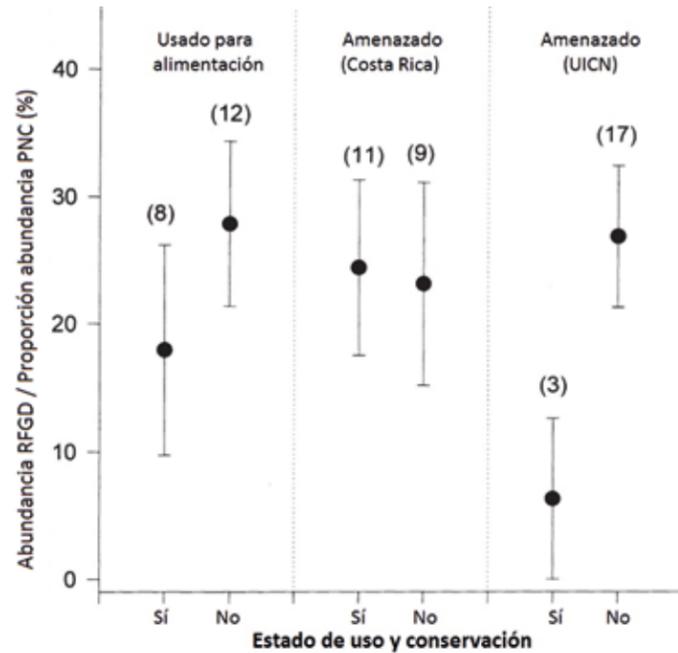
El porcentaje total de huellas de mamíferos o avistamientos de grupos de primates en el PNC se mantuvo relativamente estable durante los periodos de 1990, 1992 y 1994. No hubo diferencias significativas entre los años, en relación con la abundancia de cualquiera de las especies (pruebas Kruskal-Wallis; Fig. 4), aunque algunas tendencias fueron evidentes. Por ejemplo, la abundancia de jaguares, chanchos de monte, saínos y, en menor grado, tepezcuintes, disminuyó entre los tres periodos de estudio. En comparación, las poblaciones de especies como los pizotes y las guatusas se mantuvieron estables, y la abundancia de monos araña, pumas y ocelotes aumentaron durante este periodo. Otras especies mostraron una abundancia variable con menos tendencias definidas.

Al agrupar juntas, las abundancias de las especies usadas como alimento, estas disminuyeron en el PNC entre 1990 y 1994 (Fig. 5). En relación con, las especies consideradas amenazadas en Costa Rica, estas aumentaron de 1990 a 1992 y, aunque se redujeron posteriormente, sus cantidades se mantuvieron en un nivel más alto que al principio del estudio.

En este sentido, hubo un patrón similar, pero con escaso incremento (1990-1992) y una disminución sostenida posterior, que fue observada en las especies amenazadas en general. En el año 1994, la abundancia de este grupo de especies en el PNC fue de un 20% menor, respecto a la de 1990. Por lo tanto, la abundancia de todos los grupos de especies en el parque se mantuvo dentro del  $\pm 25\%$  de los niveles de abundancia de 1990 (Fig. 5) y, la abundancia de todos los grupos de especies disminuyó de 1992 a 1994.

Figura 3.

Abundancia de los mamíferos en 1990 en la Reserva Forestal Golfo Dulce (RFGD), en relación con la abundancia en el Parque Nacional Corcovado (PNC), considerando su uso como alimento en la Península de Osa y su grado de conservación local y global. Las cifras entre paréntesis indican el número de especies en cada grupo. Las líneas verticales representan un error estándar.



## DISCUSIÓN

### Uso de los índices de abundancia de huellas de mamíferos

Las huellas de mamíferos han sido utilizadas para construir índices de abundancia en regiones templadas (por ejemplo, Tyson 1959; McCaffery 1976; Smallwood & Fitzhugh 1995), no obstante, su uso en los bosques tropicales lluviosos ha sido limitado (ver, sin embargo, Koster & Hart 1988; Aranda 1990; Wilkie & Finn 1990; Dirzo & Miranda 1991; Escamilla et al. 2000 [esta publicación]). Por esta razón, el uso de las huellas en lugar de la observación directa de los mamíferos tropicales tiene algunas ventajas. Debido a que la mayoría de las especies de mamíferos son nocturnas y pasan inadvertidas (o

poco comunes, a veces) en el denso bosque tropical. También, pueden usarse para documentar la presencia y abundancia de muchas especies, incluso aquellas que tienden a huir o a esconderse cuando perciben la presencia humana.

Además, las observaciones pueden hacerse independientemente del periodo principal de actividad de una especie, porque las huellas permanecen a la vista por periodos más extensos que los animales, y es menos probable que pasen desapercibidas. Otros investigadores en los trópicos (Koster & Hart 1988; Wilkie & Finn 1990; Dirzo & Miranda 1991) han utilizado “estaciones de huellas”, que son áreas donde el sustrato ha sido preparado para retenerlas. Estas estaciones son útiles para efectuar estudios en un área restringida de unos cientos de hectáreas aproximadamente, sin embargo no son prácticos

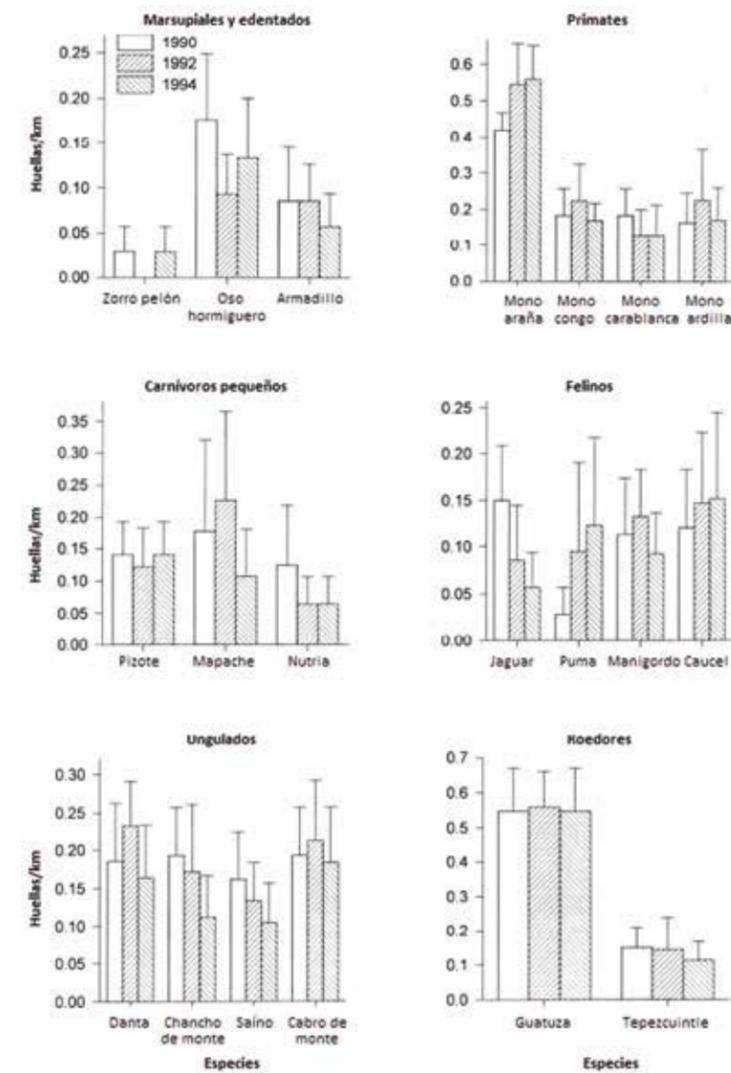
para evaluar las poblaciones de mamíferos en una superficie tan extensa como la Península de Osa, debido a factores tales como tiempo y esfuerzo de muestreo, invertidos en dichas investigaciones.

Ahora bien, una de las ventajas que ofrece el presente enfoque es el bajo costo y la rapidez con que se obtienen los datos, ya que el promedio

de gastos aproximado de un estudio de 10 días fue de US\$750/persona, incluyendo transporte, alimentación, hospedaje, estipendio y entrada al parque. De modo que, basados en trabajos de campo anteriores se puede manifestar que este monto es razonable para muchos investigadores y administradores en los trópicos.

Figura 4.

Índice promedio de abundancia de mamíferos en el Parque Nacional Corcovado para 1990, 1992 y 1994. Las líneas verticales representan un error estándar. Los datos no son directamente comparables entre especies.



En relación con el enfoque a través del avistamiento por medio de huellas, por supuesto habrá algunas especies que pocas veces, por no decir que nunca, se podrán registrar por medio de sus huellas —las especies arborícolas y las muy pequeñas son los casos más evidentes—. Sin embargo, inevitablemente como sucede con los estudios de transectos lineales, siempre existe la posibilidad de que se pierdan algunas especies durante el muestreo. Mediante el trabajo de campo continuo, con un aproximado de 300 personas/día/año (1991–1998) en la Península de Osa, se logró observar directamente a todas las especies de las que se registraron huellas, no obstante la mayoría de estas se vieron muy pocas veces, y casi sólo en el PNC (los avistamientos de mamíferos fuera del PNC son poco comunes).

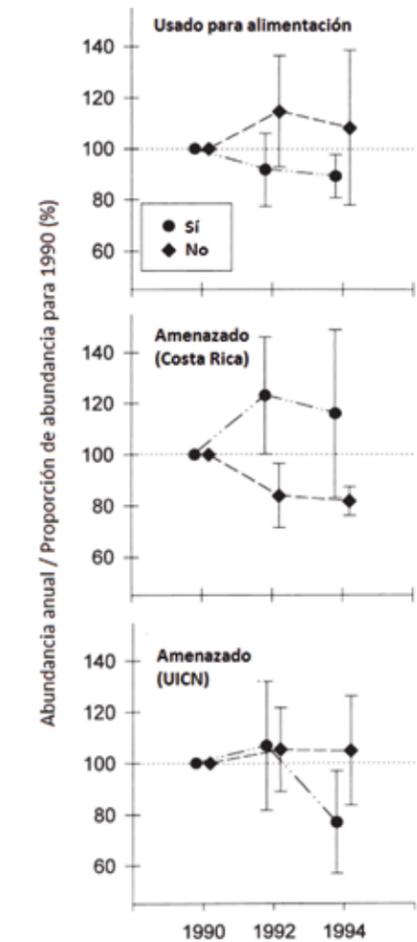
También, se efectuaron observaciones directas de 15 especies (*Chironectes minimus*, *Marmosa mexicana*, *M. robinsoni*, *Metachirus nudicaudatus*,

*Philander oposum*, *Cyclopes didactylus*, *Bradypus variegatus*, *Choloepus hoffmani*, *Gallictis vittata*, *Eira barbara*, *Mustela frenata*, *Conepatus semistriatus*, *Potos flavus*, *Herpialurus yaguarondi* y *Proechimys semispinosus*), de las cuales no se registraron huellas. Sin embargo, siete de las que pertenecen a este grupo son predominantemente arborícolas, y una es acuática.

Además, se logró registrar huellas del oso hormiguero gigante (*Myrmecophaga tridactyla*) solo una vez, y nunca se pudo observar esta especie directamente. Algunas especies que se sabe que existen en el área, como el zorro gris (*Urocyon cinereoargenteus*) no se registraron, ni por observación directa, ni por sus huellas.

Figura 5.

Tendencias poblacionales (1990–1994) de mamíferos en el Parque Nacional Corcovado, considerando su uso como alimento en la Península de Osa y su grado de conservación en el país y a nivel mundial. Las líneas verticales representan un error estándar.



Los índices utilizados en este estudio suelen ser relativos en el sentido de que reflejan cambios en la abundancia, pero no transmiten información acerca del tamaño real de las poblaciones de especies silvestres (Crawford 1991). De este modo, el siguiente paso es obtener los datos relacionados con la abundancia real por otros medios, como las estimaciones de densidad a través del muestreo de transectos lineales u otros métodos, y compararlos con los índices de abundancia. Pues, conocer esta relación ayudaría a optimizar el trabajo de campo y a extender la utilidad de la información del

estudio de mamíferos. Aunque los índices de abundancia son útiles en la evaluación de las prácticas de manejo, no deberían utilizarse (o deberían utilizarse con mucho cuidado) para fijar las cuotas de cacería o para establecer otras prácticas de manejo invasivas que puedan incidir, de forma negativa, en las poblaciones de mamíferos.

Los métodos de muestreo de distancia bidimensional, como los transectos lineales (por ejemplo, Buckland et al. 1993), son más informativos que los estimados de abundancia lineal que se

emplearon. Se pueden obtener datos sobre las densidades poblacionales que no son sólo comparativos entre sitios, sino también entre especies. Sin embargo, la mayor limitación del muestreo de transectos lineales es que se requieren muestras suficientemente amplias. Buckland et al. (1993) recomiendan un mínimo de 40 a 80 eventos de detección.

De modo que si la distribución de las distancias de detección es objetiva, tan solo unos veinte avistamientos serán necesarios para obtener estimados de densidad contundentes, y se pueden reforzar los tamaños de la muestra uniendo o estratificando los datos (Peres 1999). Sin embargo, para obtener 20 eventos de detección de una especie de mamífero en los bosques tropicales lluviosos, generalmente es necesario recorrer distancias considerables de transectos (Fig. 6), las cuales pueden ser de cientos y hasta varios miles de kilómetros de transectos. En circunstancias menos favorables, solo 4 de 43 géneros de mamíferos neotropicales de mediano y gran tamaño seleccionados podrían requerir esfuerzos de muestreo en 250 km o menos, mientras que el resto requerirá esfuerzos superiores (Fig. 6).

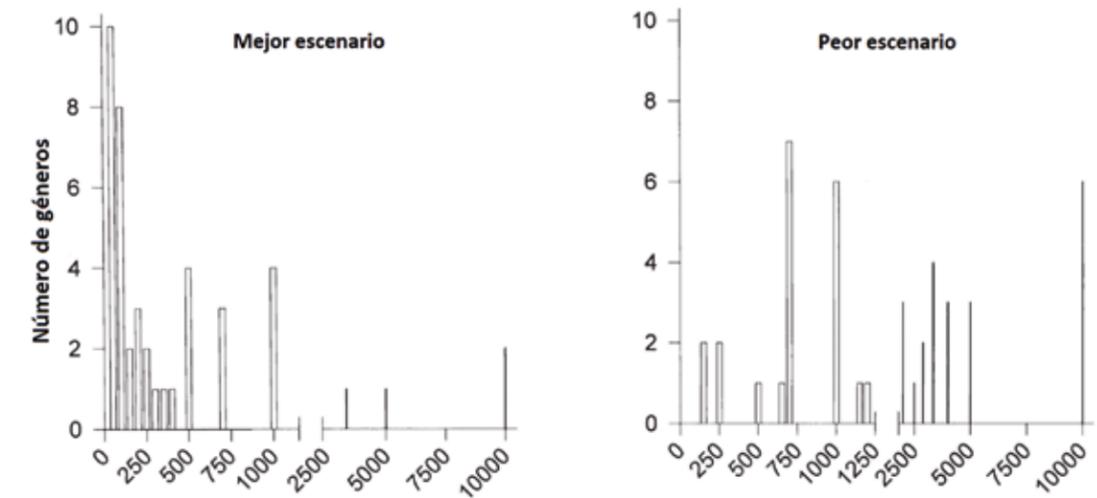
En cambio, con nuestro índice de avistamiento de huellas tan solo se necesitaron 30 km para documentar las diferencias poblacionales entre

sitios o las tendencias entre diferentes periodos de muestreo. Esto representa un ahorro importante de esfuerzo, tiempo y dinero en el monitoreo de las poblaciones de mamíferos y las áreas de manejo. Por lo tanto, un enfoque razonable sería usar los propios índices de abundancia de grupos de mamíferos arborícolas y de huellas, para evaluar la abundancia de una parte importante de la fauna de mamíferos de mediano y gran tamaño, y también utilizar el muestreo de transectos lineales (según Buckland et al. 1993) para las especies más comunes.

Ahora bien, existen formas en las que podría mejorarse nuestro índice de abundancia de huellas. Ciertamente, se requiere evidencia acerca de cómo se ven afectadas la implantación y la persistencia de las huellas por factores como el tamaño y la forma de las huellas, así como por la naturaleza y la condición del sustrato (por ejemplo, la estructura del tamaño de las partículas, el contenido de humedad), a fin de calibrar el índice y extraer más información de los datos obtenidos a partir de las huellas. Asimismo, la identificación de animales individuales por medio de sus huellas (por ejemplo, Smallwood & Fitzhugh 1993; Das & Sanyal 1995) podría ser informativa, tal vez hasta aportaría densidades poblacionales sobre ciertas especies.

Figura 6.

**Esfuerzo mínimo requerido para obtener 20 eventos de detección en el muestreo de transectos lineales para 43 géneros de mamíferos neotropicales de mediano y gran tamaño (aproximadamente >250 g). Los datos se obtienen de los índices de avistamientos (individuos/km o individuos/10 km; n=254 estimados) reportados para 11 sitios de bosques tropicales lluviosos (Emmons 1984; Glanz 1990; Janson & Emmons 1990; Malcolm 1990; Wright et al. 1994; Chiarello 1999). Se indica los estimados de menor rango (en el mejor escenario) y mayor rango (en el peor escenario).**



### Repercusiones de la caza para los mamíferos de Costa Rica y para las áreas protegidas

Los resultados demuestran que, a pesar de la cubierta vegetal similar en el PNC y en la RFGD, las especies que usualmente han preferido los cazadores en la región fueron significativamente menos abundantes fuera del parque. Tal es el caso de especies como la danta, el chanco de monte, el saíno, el cabro de monte, el tepezcuintle y la guatuza —algunas de las especies preferidas de los cazadores en todo el Neotrópico (Redford & Robinson 1987; Robinson & Redford 1991).

La única especie restante utilizada en la región para la alimentación, cuya abundancia no difiere significativamente entre ambas áreas protegidas, es el zorro pelón, una especie adaptable con altas tasas reproductivas. El jaguar también

fue significativamente menos abundante fuera del parque, pero muchas veces es cazado porque se considera una amenaza para el ganado, no obstante también se le busca para comerciar con su piel. En relación con, la ausencia aparente del oso hormiguero o tamandúa en la RFGD probablemente no se encuentra relacionada con la explotación, ya que por lo general la especie no se emplea como alimentación y su piel se utiliza con poca frecuencia.

Las poblaciones de especies en el PNC que a nivel local se consideraban amenazadas fueron comparables con las de aquellas especies que no se suponían amenazadas. Por un lado, esto podría obedecer, debido al exitoso trabajo de los administradores del parque en relación con la protección de tales especies. Por otro lado, es posible que las poblaciones de algunas de estas especies no estén en realidad tan amenazadas como lo asume la legislación costarricense y que

su condición se deba reevaluar. En cambio, la protección de las especies amenazadas a nivel mundial es menos efectiva en el parque, en este sentido para la conservación de estas especies, se necesitan estrategias regionales que incluyan las áreas protegidas y las no protegidas (Matola et al. 1997).

En otras partes se ha podido documentar la reducida abundancia de mamíferos e incluso hasta la extinción de especies en las zonas de caza (Glanz 1990, 1991; Peres 1990; Bodmer et al. 1994). Glanz (1991), por ejemplo, reportó índices de avistamiento de mamíferos en áreas de caza panameñas de 7–64% de la abundancia en los bosques de la isla Barro Colorado, en donde no se practicaba la caza. Asimismo, indicó que las altas variaciones pueden ocultar diferencias reales de abundancia, una situación que también puede estar ocurriendo con algunas de las especies de nuestros datos.

En el caso que nos compete, no se encontraron diferencias significativas en la abundancia de las especies, en el PNC, entre 1990 y 1994, pero hubo una variabilidad importante. Pues, la abundancia de los mamíferos del Neotrópico ha presentado una variación considerable de un año a otro (Glanz 1982, 1990), y nuestros datos muestran un patrón similar. De nuevo, las especies utilizadas como alimento presentaron una tendencia decreciente. Además, de 1992 a 1994 hubo una disminución en la abundancia de todos los grupos de especies (Fig. 5). Esta tendencia coincide con una reducción en el monitoreo de las actividades de caza en el PNC desde 1992 (S. Arguedas, comunicación personal).

Se ha podido documentar un caso, en el que la categoría de área protegida claramente ha influido en las poblaciones de algunas especies de mamíferos. El tipo de actividades permitidas en las áreas protegidas y el grado de cumplimiento de la ley repercuten directamente en la abundancia de los mamíferos. Aunque hubo efectos en todas las especies, las más afectadas fueron aquellas que se prefieren como alimento y que

cabe suponer que son seleccionadas para la caza. La evidencia sugiere que el principal factor que diferencia la abundancia de mamíferos en las dos áreas protegidas consideradas y en el PNC, durante el periodo del estudio, es el nivel de caza. La Reserva Forestal Golfo Dulce parece estar cumpliendo parcialmente con la protección de las especies silvestres, mientras que el Parque Nacional Corcovado podría ser mucho más efectivo, aunque no totalmente exitoso. Se debe poner énfasis en que la RFGD funciona como zona de amortiguamiento entre el PNC y las áreas habitadas de la península de Osa (Fig. 1).

El estudio llevado a cabo, se realizó en una de las regiones mejor protegidas de Costa Rica, en muchos sentidos. Por lo tanto, lo que se ha documentado se acerca al mejor escenario, al menos para Mesoamérica como región, pues en la mayoría de sus áreas, la vida silvestre tiende a ser menos abundante o evidente que en Costa Rica (reflexión personal). Además, las áreas protegidas han tenido sólo un logro parcial; en la restricción de los cambios antropogénicos en la cobertura del suelo y de los cambios en la disponibilidad del hábitat de las especies silvestres (por ejemplo, Cuarón 1997, 2000 [esta publicación]).

Es evidente que no basta con tener bosques aparentemente bien protegidos, donde parece haber buenas condiciones para mantener a las poblaciones de mamíferos, ya que la existencia de un bosque exuberante, no garantiza la presencia de fauna residente (Redford 1992). Muchas veces, hay árboles que permanecen en los bosques donde han desaparecido incontables animales de gran tamaño, debido a la actividad humana. Esta situación tiene implicaciones de conservación muy importantes, porque la ausencia de mamíferos presenta profundas repercusiones en el bosque, afectando, entre otras cosas, su composición, estructura y potencial de regeneración (Terborgh 1988; Dirzo & Miranda 1990, 1991; Redford 1992).

Cabe mencionar, que las poblaciones de mamíferos pueden servir como una fuente importante de proteínas y contribuir con los ingresos de las comunidades locales (por ejemplo, Redford 1992; FitzGibbon et al. 1995; Cuarón 1997, información no publicada). Por esta razón, el cumplimiento de las restricciones de caza en la península de Osa es difícil, quizá hasta poco realista, y tal vez hasta indeseado desde el punto de vista social, mientras persistan las condiciones socioeconómicas actuales. No obstante, debe evitarse la sobreexplotación para no llegar a la extinción ecológica (o económica) de muchos de los animales de gran tamaño en la región, pues la caza debe ser sostenible.

Sin embargo, esta meta solo puede lograrse si tenemos información básica acerca de las poblaciones de vida silvestre en el área, de tal manera que puedan evaluarse los cambios en su abundancia y los efectos de la alteración y del manejo. Los métodos de estandarización para abordar estas evaluaciones en los bosques tropicales es de primordial importancia. También es necesario trabajar con las comunidades que viven en las áreas protegidas y en sus alrededores, ya que si mejoran sus estándares de vida, se minimizará la presión en las poblaciones de especies silvestres.

## AGRADECIMIENTOS

Se agradece profundamente a R. Soto por invitar a E. C. y G. W. a participar en el equipo que trabajó en el proyecto de Sondeo Ecológico Rápido de la Península de Osa, de donde se originaron los datos de 1990 presentados en este artículo. También a J. M. Rodríguez, del Sistema Nacional de Áreas Protegidas (SINAC), quien gentilmente aportó información acerca de la situación legal de la conservación de la vida silvestre en Costa Rica. Así mismo, a L. Barquero, del Área de Conservación de Osa, y S. Arguedas, director del Parque Nacional Corcovado, que aportaron información valiosa en relación con las áreas protegidas en la península de Osa.

También se reconoce la invaluable la ayuda, del personal del Parque Nacional Corcovado y el apoyo logístico del Programa Regional en Manejo de Vida Silvestre, de la Universidad Nacional, y de Costa Rica. Se agradece a M. Martínez-Ramos por sus útiles comentarios y a T. K. Fuller por su motivación. A. D. C. contó con el apoyo del Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (I27225N) y de la Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad (R062). Finalmente, se dedica este artículo a nuestro amigo y colega M. Aranda, pionero en el estudio de las huellas de mamíferos en el Neotrópico.

## BIBLIOGRAFÍA

- Aranda, M. (1981). *Rastros de los mamíferos silvestres de México*. Manual de campo. Xalapa, México: Instituto Nacional de Investigaciones sobre Recursos Bióticos.
- Aranda, M. (1990). *El jaguar (Panthera onca) en la Reserva Calakmul, México: morfometría, hábitos alimentarios y densidad de población*. Tesis de maestría. Heredia, Costa Rica: Universidad Nacional.
- Ayres, J.M., De Magalhães Lima, D., De Souza Martins, E. & Barreiros, J.L.K. (1991). On the track of the road: changes in subsistence hunting in a Brazilian Amazonian village. En *J.G. Robinson & K.H. Redford: Neotropical wildlife use and conservation* (pp. 82–92). Chicago: University of Chicago Press.
- Baillie, J. & Groombridge, B. (1996). *Lista Roja de Especies Amenazadas de la IUCN de 1996*. Gland, Suiza: World Conservation Union.
- Bodmer, R.E., Fang, T.G. & Moya, L. (1988). Ungulate management and conservation in the Peruvian Amazon. *Biological Conservation* 45: 303–310.
- Bodmer, R.E., Fang, L. Moya & Gill, R. (1994). Managing wildlife to conserve Amazonian rainforest: population biology and economic considerations of game hunting. *Biological Conservation* 67: 1–7.
- Buckland, S.T., Anderson, D.R., Burnham, K.P. & Laake, J.L. (1993). *Distance sampling: estimating abundance of biological populations*. London: Chapman & Hall.
- Chiarello, A.G. (1999). Effects of fragmentation of the Atlantic forest on mammal communities in south-eastern Brazil. *Biological Conservation* 89: 71–82.
- Chiarello, A.G. (2000). Density and population size of mammals in remnants of Brazilian Atlantic Forest. *Conservation Biology* 14: 1649–1657.
- Conroy, M.J. (1996). Índices de abundancia. En *D.E. Wilson, F.R. Cole, J.D. Nichols, R. Rudran y M.S. Foster: Measuring and monitoring biological diversity: standard methods for mammals* (pp. 179–192). Washington, D.C.: Smithsonian Institution Press.
- Crawford, T.C. (1991). The calculation of index numbers from wildlife monitoring data. En *F.B. Goldsmith: Monitoring for conservation and ecology* (pp. 225–248). London: Chapman & Hall.
- Cuarón, A.D. (1997). *Land-cover changes and mammal conservation in Mesoamerica*. Disertación de doctorado. Cambridge, Reino Unido: University of Cambridge.
- Cuarón, A.D. (2000). Effects of land-cover changes on mammals in a Neotropical region: a modeling approach. *Conservation Biology* 14: 1676–1692.
- Das, P.K. & Sanyal, P. (1995). Assessment of stable pug measurement parameters for identification of tigers. *Tiger Paper* 22: 20–26.
- Dirzo, R. & Miranda, A. (1990). Contemporary Neotropical defaunation and forest structure, function, and diversity: a sequel to John Terborgh. *Conservation Biology* 4: 444–447.
- Dirzo, R. & Miranda, A. (1991). Altered patterns of herbivory and diversity in the forest understory: a case study of the possible consequences of contemporary defaunation. En *P.P. Prince, T.M. Lewinshon, G.W. Fernandes y W.W. Benson: Plant-animal interactions: evolutionary ecology in tropical and temperate regions* (pp. 273–287). New York: Wiley.
- Emmons, L.H. (1984). Geographic variation in densities and diversities of non-flying mammals in Amazonia. *Biotropica* 16: 210–222.
- Escamilla, A., Sanvicente, M., Sosa, M., & Galindo-Leal, C. (2000). Habitat mosaic, wildlife availability, and hunting in the tropical forest of Calakmul, Mexico. *Conservation Biology* 14: 1592–1601.
- Fa, J.E., García Yuste, J.E & Castelo, R. (2000). Bushmeat markets on Bioko Island as a measure of hunting pressure. *Conservation Biology* 14: 1602–1613.
- Fitz Gibbon, C.D., Mogaka, C.H. & J.H. Fanshawe, J.H. (1995). Subsistence hunting in Arabuk-Sokoke Forest, Kenya, and its effects on mammal populations. *Conservation Biology* 9: 1116–1126.
- Fragoso, J. (1991). The effect of hunting on tapirs in Belize. En *J. G. Robinson y Redford, K.H.: Neotropical wildlife use and conservation* (pp. 154–162). Chicago: Chicago University Press.
- García, R. (1994). *Programa de investigación del Área de Conservación y Desarrollo Sostenible Osa*. Heredia, Costa Rica: Instituto Nacional de Biodiversidad.
- Glanz, W.E. (1982). The terrestrial mammal fauna of Barro Colorado Island: censuses and long-term changes. En *G. Leigh Jr., A.S. Rand y D.M. Windsor: The ecology of a tropical forest: seasonal rhythms and long-term changes* (pp. 455–468). Washington, D.C.: Smithsonian Institution Press.
- Glanz, W.E. (1990). Neotropical mammal densities: how unusual is the community on Barro Colorado Island, Panama? En *A. H. Gentry: Four Neotropical forests* (pp. 287–311). New Haven, Connecticut: Yale University Press.
- Glanz, W.E. (1991). Mammalian densities at protected versus hunted sites in Central Panama. En *J. G. Robinson y K. H. Redford: Neotropical wildlife use and conservation* (pp. 163–173). Chicago: The Chicago University Press.
- Hladik, C.M., Hladik, A., Linares, O.F., Pagezy, H., Semple, A., & Hadley, M. (1993). *Tropical forests, people and food: biocultural interactions and applications to development*. Man & biosphere series. Vol 13. Cranforth, United Kingdom: United Nations Educational, Scientific, and Cultural Organization, Paris, and The Parthenon Publishing Group.
- Instituto Meteorológico Nacional. 1993. *Datos de precipitación y temperatura para la estación Sirena, Parque Nacional Corcovado*. Heredia, Costa Rica: Instituto Meteorológico Nacional.

- Janson, C.H. & Emmons, L.H. (1990). Ecological structure of the nonflying mammal community at Cocha Cashu Biological Station, Manu National Park, Peru. En *A.H. Gentry: Four Neotropical forests* (pp.314–338). New Haven, Connecticut: Yale University Press.
- Janzen, D., Dirzo, Green, R.G., Romero, J., Stiles, F., Vega, G. & Wilson, D. (1985). *Corcovado National Park: a perturbed rainforest ecosystem*. Informe. Washington, D.C.: World Wildlife Fund.
- Koster, S.H. & Hart, J.A. (1988). Methods of estimating ungulate populations in tropical forests. *African Journal of Ecology* 26: 117–126.
- Lopes, M.A. & Ferrari, S.F. (2000). Effects of human colonization on the abundance and diversity of mammals in eastern Brazilian Amazonia. *Conservation Biology* 14: 1658–1665.
- Malcolm, J. (1990). Estimation of mammalian densities in continuous forest north of Manaus. En *A.H. Gentry: Four Neotropical forests* (pp.339–357). New Haven, Connecticut: Yale University Press.
- Matola, S., Cuarón, A.D. & Rubio-Torgler, H. (1997). Conservation status and action plan for Baird's tapir (*Tapirus bairdii*). En *D.M. Brooks, R.E. Bodmer y S. Matola: Tapirs: status survey and conservation action plan* (pp.29–45). Gland, Suiza: World Conservation Union.
- McCaffery, K.R. (1976). Los senderos de cabros de monte contaron como índice de población y uso del hábitat. *Journal of Wildlife Management* 40: 308–316.
- Mittermeier, R. (1991). Hunting and its effect on wild primate populations in Suriname. En *J. G. Robinson y K. H. Redford: Neotropical wildlife use and conservation* (pp.93–107). Chicago: Chicago University Press.
- Peres, C. (1990). Effects on hunting on western Amazonian primate communities. *Biological Conservation* 54: 47–59.
- Peres, C. (1999). *General guidelines for standardizing line-transect surveys of tropical forest primates*. *Neotropical Primates* 7: 11–16.
- Redford, K.H. (1992). The empty forest. *BioScience* 42: 412–422.
- Redford, K.H. (1993). Hunting in Neotropical forests: a subsidy from nature. En *C.M. Hladik, A. Hladik, O. F. Linares, H. Pagezy, A. Semple y M. Hadley: Tropical forests, people and food: biocultural interactions and applications to development*. *Man & biosphere series* (pp. 227–246). Vol.13. Cranforth, Reino Unido: United Nations Educational, Scientific, and Cultural Organization, París, y The Parthenon Publishing Group.
- Redford, K.H. & Robinson, J.G. (1987). The game of choice: patterns of Indian and colonist hunting in the Neotropics. *American Anthropology* 89: 650–667.
- Robinson, J.G. & Redford, K.H. (1991). *Neotropical wildlife use and conservation*. Chicago: Chicago University Press.
- Rodríguez, J. & Hernández, J. (1998). *Lista oficial de las especies de flora y fauna silvestre con poblaciones reducidas y en peligro de extinción en Costa Rica*. San José, Costa Rica: Ministerio de Ambiente y Energía.
- Smallwood, K.S. & Fitzhugh, E.L. (1993). *A rigorous technique for identifying individual mountain lions Felis concolor by their tracks*. *Biological Conservation* 65: 51–59.
- Smallwood, K.S. & Fitzhugh, E.L. (1995). A track count for estimating mountain lion *Felis concolor californica* population trend. *Biological Conservation* 71: 251–259.
- Soto, R. (1992). *Evaluación ecológica rápida de la península de Osa, Costa Rica*. Informe. San José, Costa Rica: Fundación Neotrópica.
- Terborgh, J. (1988). The big things that run the world: a sequel to E. O. Wilson. *Conservation Biology* 2: 402–403.
- Thelen, K.D., Dalfelt, A. (1979). *Políticas para el manejo de las áreas silvestres*. San José, Costa Rica: Editorial Universidad Estatal a Distancia.
- Tyson, E.L. (1959). A deer drive vs. track census. *Transactions of the North American Wildlife Conference* 24:457–464.
- Vickers, W. (1991). Hunting yields and game composition over ten years in an Amazon Indian Territory. En *J.G. Robinson y K.H. Redford: Neotropical wildlife use and conservation* (pp. 53-81). Chicago: Chicago University Press.
- Wilkie, D.S. & Finn, J.T. (1990). Slash-burn cultivation and mammal abundance in the Ituri Forest, Zaire. *Biotropica* 22: 90–99.
- Wilson, D.E. & Reeder, D.M. (1993). *Mammal species of the world: a taxonomic and geographical reference*. Segunda edición. Washington, D.C.: Smithsonian Institution Press.
- Wilson, D.E., Russell, F., Nichols, J.D., Rudran, R. & Foster, M. (1996). *Measuring and monitoring biological diversity: standard methods for mammals*. Washington, D.C.: Smithsonian Institution Press.
- Wright, J.S., Gommper, M.E. & De Leon, B. (1994). Are large predators keystone species in Neotropical forests? The evidence from Barra Colorado Island. *Oikos* 71: 279–294.



Foto 10 : Eduardo Carrillo

## II PARTE

## REPRODUCCIÓN

# Intervalo entre nacimientos de un jaguar en vida libre

Eduardo Carrillo, Joel Sáenz, Todd Fuller<sup>1</sup>

## INTRODUCCIÓN

Los parámetros reproductivos como tamaño de la camada, supervivencia de los cachorros e intervalo entre nacimientos son fundamentales para estimar la posible tasa de crecimiento de los jaguares (c.f., Eizirik et al. 2002), *Panthera onca* (Linnaeus, 1758) y, por lo tanto, son de gran interés para la conservación. Sin embargo, la mayor parte de la información acerca de la reproducción de los jaguares se basa en observaciones llevadas a cabo en zoológicos (Seymour 1989), y aún estas observaciones no son siempre congruentes con las de la vida libre (Hayssen et al. 1993). Además, algunos datos importantes, como el intervalo entre nacimientos de jaguares, ya sea en cautiverio (Hayssen et al. 1993) o en vida libre (Guggisberg 1975; Quigley 1987), aparentemente han sido poco documentados (Sunquist y Sunquist 2002).

En virtud de lo anterior, se presenta este informe acerca de la reproducción, con base en observaciones de una hembra de jaguar adulta, previamente capturada, con radiocollar y frecuentemente monitoreada en el Parque Nacional Corcovado (PNC), durante el periodo 1996–1999. Este parque posee una extensión de 500 km<sup>2</sup>, y se encuentra ubicado en la mitad occidental de la península de Osa, en el Pacífico sur de Costa Rica (8°29'N, 83°30'O).

La hembra, con la cual se trabajó para este estudio fue monitoreada en una parte del PNC adyacente a la playa, rodeada por áreas que eran fincas cuando se estableció el parque en 1975,

pero que ahora son un mosaico de hábitats secundarios (Boinski 1987). Muchos ríos pequeños recorren el área, desde el bosque pluvial montano bajo a mayor altitud (50–700 m sobre el nivel del mar; Tosi 1969) hasta el bosque tropical muy húmedo a baja altura. Durante el periodo de estudio, la estación lluviosa duró, como es habitual, de mayo a noviembre (Carrillo 2000).

La hembra de jaguar adulta de 60 kg fue capturada por primera vez el 25 de febrero de 1996 en una trampa de caja, usando como cebo carne de tiburón, y fue inmovilizada con 10 mg/kg de ketamina (100 mg/ml, Laboratorios Bristol, Syracuse, Nueva York 13201, Estados Unidos) combinada con 5 mg/kg de Rompún (100 mg/ml, Corporación Mobay, División de Salud Animal, Kansas 66201, Estados Unidos). Fue pesada y se le colocó un radiocollar de 500 g (Telonics Inc. Mesa, AZ 85204, Estados Unidos), se dejó en la trampa para que se recuperara y después se puso en libertad.

Así las cosas, la hembra fue monitoreada durante los siguientes tres años y medio, ubicándola generalmente por triangulación una o dos veces por semana, pero también rastreándola (por ejemplo, siguiendo conjuntos de huellas para identificar a los individuos) en un área de 100 m. No obstante, fue capturada una vez más, pero fue liberada inmediatamente.

<sup>1</sup> Publicado en: *Mammalian Biology*. 2009. doi: 10.1016/j.mambio.2009.02.005

La hembra radiomonitorada fue preñada por un macho adulto en marzo de 1996 y probablemente parió a finales de mayo o a principios de junio (Cuadro 1). Posteriormente, en julio se le observó en compañía de un cachorro, el cual la acompañó de 19 a 20 meses, pero en febrero de 1998, ella fue observada nuevamente y parecía

preñada. Esta hembra concentró sus movimientos en la misma área donde probablemente había parido unos 22 meses antes, y es posible que el parto haya ocurrido a finales de marzo, o a principios de abril de 1998 (Cuadro 1). Y, para junio de 1999, sólo un cachorro la acompañaba regularmente.

**Cuadro 1.**

**Observaciones sobre la reproducción de una hembra de jaguar en el Parque Nacional Corcovado, Costa Rica.**

Año	Fecha	Observación
1996	25 de febrero	Se capturó una hembra y se le colocó un radiocollar; no estaba amamantando.
	1–17 de marzo	La hembra fue observada en dos ocasiones acompañada por un macho; sus huellas se observaron 9 veces, siempre junto a huellas más grandes (huellas de un macho).
	26 de abril	La hembra fue capturada nuevamente, pesó 2 kg más que en la captura previa; tenía el abdomen más grande, lo que sugería que estaba preñada.
	mayo	La hembra se localizó en varias ocasiones en un área pequeña y de difícil acceso con una pendiente considerable en montañas escabrosas (es decir, en una cueva probablemente).
	13 de julio	Las huellas de la hembra aparecieron acompañadas por las huellas de un cachorro.
1997	enero-diciembre	Había un cachorro con la hembra en cada observación, como indicaron las huellas.
	julio	Las huellas del cachorro eran casi del mismo tamaño que las de la hembra.
1998	enero	Las huellas del cachorro aparecieron con las huellas de la hembra solo en 2 de 7 ocasiones.
	4 de febrero	La hembra fue observada y parecía preñada (abdomen más abultado).
	marzo	Se volvió a localizar varias veces en el área de la cueva anterior.
	2 de julio	Las huellas de la hembra aparecieron acompañadas por las huellas de un cachorro.
	22 de agosto	La hembra se observó en la playa; sus mamas se habían extendido y parecían llenas de leche.
1999	22 de junio	El cachorro todavía estaba con su madre pero sus huellas eran casi del mismo tamaño.

El intervalo entre nacimientos de 22 a 24 meses que se documentaron es similar al sugerido por Mondolfi y Hoogesteijn (1986), calculado a partir de las observaciones de Quigley (1987) y de Quigley y Crawshaw (2002). Un valor similar se puede calcular también a partir del intervalo de gestación (observamos 2.5 a 3 meses, similar a los 3.0 a 3.5 meses [91–111 días] reportados en animales en cautiverio [Hemmer 1979]), y la edad a la que los jaguares subadultos se dispersan (18–24 meses en Brasil; Crawshaw 1995; Quigley y Crawshaw 2002).

**AGRADECIMIENTOS**

Se extiende un agradecimiento a La National Geographic Society, a la Sociedad para la Conservación de la Vida Silvestre e Idea Wild, quienes aportaron los fondos para la realización del trabajo de campo. Así mismo, damos las gracias a todos nuestros colaboradores en el campo, y a S. DeStefano por sus valiosos comentarios con el afán de mejorar el manuscrito.

**BIBLIOGRAFÍA**

Boinski, S. (1987). *Habitat use by squirrel monkeys (Saimiri oerstedii) in Costa Rica*. *Folia Primatol.* 49: pp. 151–167.

Carrillo, E. (2000). *Ecology and conservation of white-lipped peccaries and jaguars in Corcovado National Park, Costa Rica*. Tesis doctoral. Amherst, Massachusetts: Universidad de Massachusetts.

Crawshaw, P.G.Jr. (1995). *Comparative ecology of ocelot (Feli spardalis) and jaguar (Panthera onca) in a protected subtropical forest in Brazil and Argentina*. Gainesville, Florida: Universidad de Florida.

Eizirik, E., Indrusiak, C.B., Johnson, W.E. (2002). Análisis de la viabilidad de las poblaciones de jaguar: evaluación de parámetros y estudios de caso en tres poblaciones remanentes del Sur de Sudamérica. En *Medellín, R.A., Equihua, C., Chetkiewicz, C.L.B., Crawshaw, P.G., Jr., Rabinowitz, A., Redford, K.H., Robinson, J.G., Sanderson, E.W., Taber, E.W.: El jaguar en el nuevo milenio* (pp. 501–518). México: Fondo de Cultura Económica y la Universidad Nacional Autónoma de México y Wildlife Conservation Society.

Guggisberg, C.A.W. (1975). *Wild Cats of the World*. Nueva York: Taplinger Publishing Co., Inc.

Hayssen, V. & Van Tienhoven, A. (1993). *Asdell's Patterns of Mammalian Reproduction: a Compendium of Species-specific Data*. Ithaca: Cornell University Press.

Hemmer, H. (1979). *Gestation period and post-natal development in felids*. *Carnivore* 2: 90–100.

Mondolfi, E. & Hoogesteijn, R. (1986). Notes on the biology and status of the jaguar in Venezuela. En *Miller, S.D., Everett, D.D.: Cats of the World: Biology, Conservation and Management* (pp. 85–123). Washington, DC.: National Wildlife Federation.

Quigley, H.B. (1987). *Ecology and conservation of the jaguar in the Pantanal Region, Mato Grosso do Sul, Brasil*. Tesis doctoral. Moscow, Idaho: Universidad de Idaho.

Quigley, H.B. & Crawshaw, P.G.Jr. (2002). Reproducción, crecimiento y dispersión del jaguar en la región del Pantanal de Brasil. En *Medellín, R.A., Equihua, C., Chetkiewicz, C.L.B., Crawshaw, P.G., Jr., Rabinowitz, A., Redford, K.H., Robinson, J.G., Sanderson, E.W., Taber, E.W.: El jaguar en el nuevo milenio* (pp. 289–302). México: Fondo de Cultura Económica y la Universidad Nacional Autónoma de México y Wildlife Conservation Society.

Seymour, K.L. (1989). *Panthera onca*. *Mammalian Species* 340: 1–9.

Sunquist, M. & Sunquist, F. (2002). *Wild Cats of the World*. Chicago: University of Chicago Press.

Tosi, J. (1969). *Mapa ecológico de Costa Rica*. San José, Costa Rica: Centro Científico Tropical.



Foto 11 de: Programa Jaguar

## III PARTE

## ESPECIES ASOCIADAS

# Chancho de monte en Península de Osa, su ecología y su importancia

Joel Sáenz y Eduardo Carrillo<sup>1</sup>

## INTRODUCCIÓN

El chancho de monte (*Tayassu pecari*) es una especie cada vez más rara y uno de los mamíferos grandes más amenazados de extinción en todo el Neotrópico. (Carrillo et al. 2002a, March 1995). No obstante, hay dos factores principales a los que se les atribuyera la extinción de muchas poblaciones de ese animal en algunas regiones de su amplio ámbito de distribución, y de que sus poblaciones remanentes se encuentren en una situación crítica actualmente.

Uno de esos factores corresponde, en primer lugar, a la continua y progresiva deforestación de su hábitat, y en segundo lugar la cacería intensiva e ilegal a la que está sujeta esta especie en Costa Rica y el resto del Neotrópico (Bodmer 1994, Carrillo et al. 2000a, Peres 1996, Altrichter y Almeida 2002). De seguir estas tendencias, tanto en México como en Centroamérica, las poblaciones locales de chanchos de monte posiblemente queden aisladas en pequeñas islas de bosque rodeadas de áreas totalmente transformadas por el hombre.

Esta situación a mediano y largo plazo podría tener serias implicaciones, como un detrimento demográfico y genético de las poblaciones aisladas, conduciendo a una inevitable extinción local de esta especie. Actualmente, en El Salvador es una especie extinta, y en la mayoría de los países centroamericanos las poblaciones son reducidas. En Costa Rica, las mayores poblaciones se encuentran en Península de Osa (Parque Nacional Corcovado –PNC–), llanuras de Tortuguero, Parque Internacional La Amistad, Área de

Conservación Guanacaste, especialmente en las zonas montañosas del volcán Orosí, Cacao y Rincón de la Vieja y en la Zona Norte (Sáenz 1996).

Según las investigaciones, la distribución actual del chancho de monte en el continente americano es discontinua y fragmentada en la mayor parte de su ámbito de distribución, el cual se extiende desde el sur de México hasta el norte de Argentina, ocupando áreas de bosques tropicales húmedos y secos (Mayer y Wetzel 1987, Sowsls 1997). Esta es una de las especies más importantes para la cacería comercial y de subsistencia en todo el Neotrópico, ya que se convirtió en una fuente de alimento para las poblaciones rurales e indígenas de Centro y Suramérica (Bodmer 1995, Robinson y Redford 1991).

Sin embargo, su sobreexplotación está produciendo un descenso de las poblaciones naturales (Carrillo et al. 2000a, Cullen 2000). La función e importancia ecológica del chancho de monte en los ecosistemas de los bosques tropicales donde habita, ha sido descrita como muy valiosa, debido a su notable papel como dispersor de algunas semillas de especies de árboles y arbustos de los cuales se alimenta (Bodmer 1991, Altrichter et al. 1999).

Del mismo modo, es responsable junto a otros ungulados, tales como saínos (*Pecari tajacu*), dantas (*Tapirus bairdii*) y cabros de monte (*Mazama americana*), del mantenimiento de la diversidad de plantas de los bosques donde habita, por lo que cualquier cambio en sus poblaciones tendrá

<sup>1</sup> Publicado en Revista Semestral de la Escuela de Ciencias Ambientales, Universidad Nacional, Costa Rica. N°42 (2002).

repercusiones significativas en los ecosistemas neotropicales, y es una presa importante para el jaguar (*Panthera onca*), predador importante ubicado en la cúspide de la cadena trófica de los bosques tropicales americanos (Carrillo 2000b, Chichilla 1997).

El chanco de monte es una especie gregaria, forma grandes manadas compuestas por individuos de todas las clases de edad y de sexo, y su organización social es algo compleja. El tamaño de estas manadas varía desde 16 hasta 200 individuos, pero el tamaño promedio es 40, incluyendo machos y hembras adultas (con predominio numérico de estas últimas); machos y hembras juveniles en proporciones semejantes y crías de ambos sexos (Carrillo et al. 1997, Sáenz 1996, Villalobos 2001). Sin embargo, en ocasiones se han observado individuos solitarios, los cuales pueden estar en proceso de migración de un grupo a otro, o individuos muy viejos o enfermos. También, se observan pequeños grupos en algún momento del año, los cuales para algunos autores, son satélites de grupos grandes (Terborgh y Kiltie 1976) o pueden ser parte de manadas recién divididas.

Al igual que muchos mamíferos tropicales, los chancos de monte se reproducen principalmente durante la época de mayor abundancia de recursos, que en Costa Rica es la lluviosa. Contrario a lo ocurrido en la Amazonía, pues allí se reproducen a través de todo el año (Gottdenker y Bodmer 1998). En el caso del PNC-Costa Rica, la reproducción de esta especie es estacional, con un pico en julio-agosto (Altrichter 2001 et al.). Además, se desconoce el patrón reproductivo en otras áreas de Centroamérica y Suramérica, ya que generalmente tienen una camada de 2-4 crías, pero los que acompañan a la madre son dos, que nacen durante la época lluviosa.

En virtud de lo anterior, el presente artículo tiene como objeto mostrar de manera general, los principales resultados de una investigación en

curso “Ecología del chanco del monte y su relación con el jaguar en el Parque Nacional Corcovado”, cuyos resultados son fruto de cinco años de investigación: 1995-2000.

## ÁREA DE ESTUDIO

El área de estudio de la presente investigación se centra en El PNC que se localiza al suroeste de la Península de Osa, Puntarenas (8° 26' - 8° 25' N y 83° 25' - 83° 44' 0) (Fig. 1). Y, su extensión es de 47.774 ha y la mayor parte se encuentra dentro la zona de vida bosque muy húmedo tropical -de acuerdo con la clasificación de Zonas de Vida de Holdridge (1967). En relación con el clima, este se clasifica como caliente y húmedo, con una época seca que va de diciembre a abril, y una húmeda que se extiende de mayo a diciembre. Los meses de máxima precipitación son octubre y noviembre (> 500 mm/mes) y los más secos febrero y marzo (< 100 mm/mes).

Este parque se caracteriza por tener una temperatura media anual de 26°C, y la precipitación varía entre 3.800 mm anuales en la bajura, hasta 6.500 mm en las partes altas (Hartshorn 1983). La topografía del PNC presenta una llanura que se inunda parcialmente durante la época lluviosa, y una zona montañosa de hasta 745 msnm. A gran escala, en el paisaje del PNC se puede diferenciar bosques primarios y secundarios pre-montanos, bosque de bajura, asociación de vegetación costera, bosque de yolillo (*Raphia taedigera*) y pantano herbáceo (Naranjo 1995). (Para mayor detalle sobre la vegetación del PNC, ver Vaughan [1981] y Phillips [1993].)

## METODOLOGÍA

Para realizar los diversos estudios se capturaron animales utilizando tranquilizantes químicos (drogas), y luego se marcaron con radiocollares para poder seguirlos, individualmente o en manada, durante 36 meses (tiempo útil del radiocollar), y de esta manera coleccionar los datos sin tener la necesidad de entrar en contacto con el animal.

En total, se capturó y marcó cuatro manadas ubicadas casi en la parte central oeste del PNC, es decir alrededor del área en donde se localiza la estación biológica Sirena. En cada manada se marcó entre 4 y 8 individuos, tanto machos como hembras, y no se marcó juveniles ni crías.

Todos los individuos fueron monitoreados usando la técnica de radiotelemetría, y adicionalmente, se hizo observaciones en tres manadas sin marcar. También, se realizó observaciones en relación con el tamaño y composición del tamaño de las manadas del chanco de monte, registrando el número de individuos que componían cada uno de los grupos de estudio por sexo y edad. Además, se revisaron los movimientos (áreas de acción, distancias recorridas) y los patrones de actividad, dieta y comportamiento de forrajeo. Así como, la variación y la estructura genética de las manadas. Finalmente, se estudió la relación que tienen estas manadas con el jaguar, que es su principal depredador. (Para detalles de cada una de las metodologías empleadas en cada estudio particular véase: Altrichter et al. [2000, 2001a,b, 2002], Carrillo [2000], Campero [1999], Sáenz [1996], Villalobos [2001].)

## RESULTADOS

### Tamaño y composición de manadas

De acuerdo con los resultados de la investigación, se puede concluir que el tamaño de las manadas varió a través de los años, y durante las épocas seca y lluviosa, además que el tamaño mínimo registrado para una manada fue de 16 individuos ( $\pm 2,2$ ), y un tamaño máximo de 105 individuos ( $\pm 11,3$ ).

También, se observó que durante la estación seca las manadas contaban con un mayor número de individuos, debido a que en esta época suelen formarse las supermanadas, que es la unión de varias manadas «usualmente de dos a cuatro relacionadas entre sí» por un periodo de pocos días. Respecto a las dos supermanadas

observadas, estas alcanzaron un tamaño de entre 104 y 109 individuos. Cabe aclarar, que durante todo el periodo de estudio se presentó el fenómeno de El Niño (1998) de una forma muy severa, que influyó notablemente en el tamaño de los grupos, y por lo tanto el año siguiente de haber ocurrido el evento el tamaño de las manadas fue mucho menor.

Las manadas de chancos de monte presentaron una composición promedio durante la época lluviosa de 34%: machos adultos, 36%: hembras, 16%: juveniles y 14%: crías. Durante la época seca esta composición fue de 46%: adultos machos, 38%: hembras adultas, 13%: juveniles y 3%: crías. Ahora bien, de manera global a lo largo del estudio se presentó la siguiente composición: 34%: machos adultos, 36%: hembras adultas, 18%: juveniles y 12%: crías. En relación con la proporción de sexos, esta varió dependiendo de la época del año, siendo mayor durante la época seca (1,22 de machos por hembra), y menor en la época lluviosa (0,97 machos por hembra).

### Movimientos y actividad

El tamaño de las áreas de acción de las manadas varió de 25,2 a 32,5 km<sup>2</sup> en la época lluviosa, y de 30,2 a 34,7 km<sup>2</sup> en la época seca; y el tamaño de esta área anual fue de 32 a 36,2 km<sup>2</sup>, presentando pocas variaciones a lo largo de los años, además existió un alto grado de traslape (70-92%) entre las áreas de acción de las cuatro manadas marcadas. Y, tomando en cuenta todas las áreas juntas de estas manadas, el área total de ocupación fue de 48 km<sup>2</sup>.

En relación con las máximas distancias recorridas en línea recta por las manadas a lo largo del año, estas oscilaron entre 7,5 y 15,3 km. No obstante, algunas de estas manadas abandonan el área de estudio y es probable que abandonen el parque por algunas semanas durante los dos últimos meses de la época lluviosa. También existen manadas (no marcadas) que tienen sus centros de actividad cerca de los límites del parque, por lo que sus áreas de acción incluyen zonas fuera

del PNC, de modo que los hábitats contenidos dentro de estas áreas de acción también variaron de acuerdo con la estación.

Durante la época seca las manadas seleccionaron más el bosque primario (84% de las observaciones) que el secundario, así como la vegetación de costa y el yolillal. En la época húmeda seleccionaron el bosque secundario y la vegetación costera (51% y 20%). Los chanchos de monte son individuos de hábitos diurnos, principalmente, iniciando su actividad al amanecer hasta alcanzar el máximo de su actividad entre 6 y 9 de la mañana (80% del tiempo total), con periodos de descanso entre 11 am y 2 pm. Y, un segundo pico de actividad se presenta entre 3 pm y 6 pm (75%). La menor actividad se registró entre 9 pm y 12 pm (10%).

### La Dieta

Los chanchos de monte, cuya actividad durante el día es abundante, gastan la mayor parte del tiempo en la alimentación: 34%, otro 33% en desplazamiento, un 28% lo dedican al descanso, un 3% a interacciones sociales y un 2% a otras actividades. Son principalmente frugívoros, y consumen alrededor de 57 especies vegetales (cuadro 1), y 37 de ellas son frutos o semillas. Tales especies pertenecen a 24 familias, de las cuales Moraceae es la más común para los frutos, y Araceae para las partes vegetativas.

Sin embargo, de estas 57 especies, se consideraron como importantes 10 ( $\geq 20\%$  del consumo), como *Heliconia* spp. (platanilla), *Spondias* spp. (jobo), *Licania operculipetala* (camarón), *Ficus* spp., *Brosimum* spp. (ojoche), *Inga* spp. (guaba), *Anacardium excelsum* (espavel), *Astrocaryum* spp. (coquito) y Araceae. Además de frutos y partes vegetativas, el chanco de monte consume materia animal en menos del 2%.

En relación con el consumo de frutos y partes vegetativas, que representan, respectivamente, el 62% y 38% de la dieta de este animal, los resultados obtenidos mediante las muestras de heces

y los obtenidos a través de las observaciones directas fueron similares. Tales porcentajes variaron entre una estación y otra, en la húmeda fue mayor el consumo de partes vegetativas, y en la seca de frutos. Además, se encontró una relación directa entre el consumo de frutos y su disponibilidad, de modo que esta varía según el hábitat y las estaciones climáticas, por lo tanto hay mayor disponibilidad de frutos en el bosque primario, y durante la época húmeda.

Respecto a la materia fecal, en el 100% de las heces se hallaron restos de semillas de algunas especies en particular, especialmente *Quararibea asterolepis*, *Brosimum* spp. y *Virola* spp. *Otoba* spp.; de otras sólo consumieron el pericarpio y escupieron las semillas (*Spondias mombin*, *S. purpurea* y *S. radodlkoferi*). Además, en ninguna de las heces se encontraron semillas intactas mayores a 0,3 mm., y sólo las semillas de higuera (*Ficus* spp.) y guayaba (*Psidium guajaba*) pasaron intactas a través del tracto digestivo. Por lo tanto, se determinó un 65,6% de germinación de semillas de guayaba en las heces, y un rango de germinación de semillas de higuera encontradas en heces de 0-100%.

### Variación y estructura genética de manadas

Utilizando electroforesis y marcadores de microsatélites dinucleóticos se logró determinar que la variación genética (polimorfismo, heterocigosis, riqueza alélica) dentro de los grupos es mayor que entre los distintos grupos; también que sólo el 6,7% (electroforesis) y el 5,8% (con microsatélites) de la variación total está explicada por las diferencias entre grupos, y que la variación restante se detecta dentro de los grupos.

Se determinó que en las manadas hay un exceso de heterocigotos al nivel de grupos y una baja diferenciación entre grupos, además las distancias genéticas encontradas entre los grupos fueron bajas, con una tasa de migración entre grupos de 3,91-3,93 migrantes por generación, mostrando un agrupamiento de grupos formados por dos

manadas distintas. Cada uno de los grupos formados, a su vez forma parte de dos supermanadas estudiadas. Esta estructura genética plantea una tasa de migración ligada a un sexo (machos) y un comportamiento filopátrico de las hembras.

### Jaguar y chanco de monte

Al analizar 18 muestras de materia fecal de jaguar se encontró que los chanchos de monte representan el 88% de la dieta del jaguar en el PNC, y las tortugas constituyeron el 11% restante. En todos los casos, las áreas de acción de cada jaguar (11-25 km<sup>2</sup>) estuvieron contenidas en las áreas de acción (25-36 km<sup>2</sup>) de las manadas estudiadas. Los jaguares fueron más nocturnos durante el cuarto menguante y la luna llena (las tortugas sólo desovan en la noche), pero más diurnos en las otras fases lunares (los chanchos son principalmente diurnos).

De igual manera, los datos obtenidos por radiotelemetría de los jaguares marcados con radiocollar, y de las manadas de chanchos de monte, muestran que los movimientos de las manadas de éstos influyen notablemente en los movimientos de los jaguares, ya que estos predadores se mueven junto a las manadas de chanchos, y esta práctica se acentúa cuando disminuye la disponibilidad de tortugas en la playa, mostrando un típico escenario ecológico-evolutivo de predador-presa. El fenómeno climático de El Niño ocurrido durante este estudio influyó en la poca abundancia de tortugas anidando en la playa en todas las fases de la luna, e incrementó la actividad de los jaguares en el bosque.

## DISCUSIÓN

El tamaño de las manadas de chanchos del PNC muestra cierta similitud con lo reportado para otros lugares del trópico. En Venezuela, por ejemplo, los tamaños varían entre 14 y 61 individuos (Hernández et al. 1995), y en la cuenca del Amazonas se observaron manadas de 90 a

200 animales y algunos grupos pequeños menores a 30 individuos (Kiltie y Terborgh 1983, Sowls 1997).

Sin embargo, las manadas grandes en estos lugares probablemente no son manadas propiamente dichas, sino supermanadas como las que observamos en el PNC, y posiblemente tengan la misma estructura y composición, lo que quiere decir que se trata de la unión de dos o más manadas. El número de individuos de cada manada disminuye cada año por la alta presión de la cacería que sufren dentro y fuera del PNC, y Carrillo et al. (2000a) encontró una tendencia similar a través de un estudio comparativo de la abundancia dentro y fuera del PNC.

La estacionalidad climática de Corcovado también juega un rol importante en el tamaño de las manadas, ya que época húmeda el tamaño de éstas fue menor que en la seca, e igual resultado se obtuvo en el Amazonas (Fragoso 1998). Esta variación a lo largo del año puede explicarse por la distribución y disponibilidad de recursos, la fenología de frutos y los eventos reproductivos, los cuales tienen lugar durante la época seca, cuando suelen formarse las supermanadas, debido al contacto entre grupos afines. Precisamente, esta investigación sugiere que en general existe cierta estabilidad en el tamaño de cada manada a lo largo del año, pero hay inestabilidad en cuanto a los miembros que componen la manada (Carrillo et al. 1997).

Además, no se encontró evidencia que indique que las manadas de chanchos de monte estudiadas, “migren” afuera del PNC, pero sí se observaron manadas moviéndose fuera del PNC, lo cual sugiere que existen manadas compartiendo sus áreas de acción entre el PNC y los bosques aledaños. En la Amazonía peruana las manadas pueden caminar 10 km por día (Kiltie y Terborgh 1983), mientras que en el PNC tal distancia la recorren en un año (línea recta). Fragoso (1998) encontró que dos manadas marcadas con radiocollares no migraron de su

área de estudio y tampoco tuvieron movimientos nómadas, contrario a lo mencionado por Kiltie y Terborgh (1983), Bodmer (1990) y Solws (1997).

El tamaño de las áreas de acción de una manada de 130 individuos fue de 100 km<sup>2</sup>, y de 22 km<sup>2</sup> para una manada de 53 individuos (Fragoso 1998). Sin embargo, la manada pequeña incrementó al doble su tamaño en la época lluviosa, aunque esto no significó un cambio en el uso de los hábitats. Igual patrón se observó en el PNC (Carrillo et al. 2002b), pero el tamaño de las áreas de acción en la época lluviosa fue menor a lo señalado por Fragoso (1998).

No obstante, existe poca información acerca de los patrones de actividad de los chanchos de monte, los cuales en el PNC resultaron principalmente diurnos, con dos picos de actividad, uno alrededor de las 9 am y el otro cerca de las 5 pm, con un período de descanso de 11 am a 3 pm. Esto coincide con los patrones observados en saínos en los bosques tropicales (McCoy et al. 1990, Idiaquez 1978), aunque en zonas desérticas son más crepusculares (Ilse y Hellgren 1995).

El presupuesto de tiempo de los chanchos de monte en PNC es afectado por la estacionalidad, la distribución y la disponibilidad de frutos, y por factores concernientes a la especie (edad, sexo, estado reproductivo, hábitat, depredación, etcétera). Y, a pesar de que la disponibilidad de frutos en PNC es suficiente para los requerimientos del chanco de monte durante todo el año, existe una merma considerable al final de la época húmeda, afectando el comportamiento de las manadas.

Sin embargo, el consumo de platanillas, ficus y especies de la familia Araceae se da durante todo el año, debido a su disponibilidad permanente; pero con excepción de los ficus, esas especies tienen poco contenido nutritivo (López. 1999). Mientras en la Amazonía las especies más consumidas son los frutos de palmas (Arecaceae), Sapotaceae y Menispermaceae (Bodmer et

al. 1997), en el PNC lo son las Moraceae. Esto ilustra la amplitud de la dieta de este mamífero, respondiendo a la diferente composición florística, o a la abundancia de frutos, en los distintos bosques tropicales.

Según el análisis de heces, el 62% del consumo de frutos y el 38% de partes vegetativas, coincide con lo reportado por Kiltie (1981) y Bodmer et al. (1997) a partir del análisis de estómagos. Mientras, la proporción de materia animal (principalmente lombrices) en las heces analizadas en el PNC fue mucho menor a la encontrada por esos autores. En relación con las estaciones, Bodmer (1990) no encontró variación en la dieta del chanco de monte; pero en el PNC sí se encontró, lo cual podría estar relacionado con fluctuaciones en la disponibilidad de frutos, que es variable a través del año en los bosques tropicales (Janzen 1983, Terborgh 1992, Altrichter et al. 2001b). La variación espacial de la dieta durante la época húmeda en el hábitat costero se debió principalmente al consumo del camarón, especie que sólo crece en este tipo de ambiente (Quesada et al. 1997). En cambio, durante la misma época, el consumo de ficus, garrochos (*Quararibea asterolepis*) y jobo fue mayor en hábitat localizados en el interior de bosque.

En relación con, los resultados genéticos (valores) estos señalan que existen condiciones que crean un exceso de heterocigosis a nivel de las manadas de chanchos de monte en el PNC, y estos valores son superiores a los de otros ungulados estudiados (v.g., venados), lo cual indica una alta variación genética. Sin embargo, a nivel de toda la población del PNC existe una tendencia a la endogamia; generándose un efecto Wahlund (tendencia a mostrar deficiencia de heterocigotos). Al mismo tiempo, los valores positivos próximos a 0 nos indican que la filopatría de las hembras podría ser parte de la estructura genética de los chanchos de monte a nivel de un grupo social (Mathews y Porter 1993), mostrando que existe migración entre grupos, principalmente de los machos, y un sistema de grupo basado en las hembras (filopatría). Esta estrategia reproductiva podría

estar relacionada con un sistemático rechazo a los apareamientos consanguíneos al interior de las manadas (Greenwood 1980).

El flujo genético entre chanchos de monte del PNC fue mayor al reportado por Pierce (1993), respecto a los saínos que suelen ser territorialistas, además de formar grupos altamente cohesivos que crean barreras sociales al flujo genético. Por lo tanto, la agresión exclusiva de los miembros de la manada se refleja sobre individuos que no pertenecen al grupo, lo que limita el acceso de nuevos miembros a éste. Mientras, entre los chanchos de monte hay un rechazo al apareamiento endogámico, lo que está relacionado con los patrones de dispersión de los machos y que tiene como resultado el flujo genético entre grupos (Billinger et al. 1993). Lo anterior significa que el flujo genético está siendo favorecido por la migración de machos entre manadas, la cual es beneficiada por el alto solapamiento de las áreas de acción de las manadas (Sáenz 1996, Sáenz et al. 1998). Las distancias genéticas permitieron formar dos grupos, uno muy sólido y el otro algo inestable; pero como entre ellos las diferencias son mínimas hay una baja variación entre grupos.

La persistencia en el tiempo de una población de un depredador depende de la calidad y cantidad de su dieta (Sunquist y Sunquist 1989). En el PNC, la presa principal del jaguar —el chanco de monte— es abundante. Sin embargo, la cantidad de energía disponible en una área está determinada no sólo por la densidad de presas, sino también por cómo están distribuidas geográfica y temporalmente. El estudio en cuestión sugiere que los jaguares saben cuándo y dónde hubo presas disponibles, y dependiendo de esto cambiaron de chanchos de monte a tortugas para luego regresar a preda chanchos de monte (Carrillo 2000). Cuando el fenómeno El Niño apareció, el patrón de actividad normal de jaguares y de desove de las tortugas cambió concomitantemente. Por lo tanto, al comparar los movimientos y actividades de chanchos y jaguares se concluye que ambos se mueven y tienen actividades correlacionadas.

## Implicaciones para la conservación

Este estudio demostró que las manadas de chanchos de monte requieren grandes áreas para cumplir con sus funciones vitales, de modo que cualquier perturbación del bosque dentro y en los bordes del PNC, como la cacería, la deforestación y la minería, tendrán efectos negativos sobre la población de esta especie en vías de extinción. Al producirse la deforestación de los bosques aledaños al PNC se reducirá el espacio y los recursos alimentarios de las manadas de chanchos, especialmente las que tienen áreas de acción entre el PNC y los bosques aledaños, causando una disminución en el número de individuos que componen cada manada.

En virtud de lo anterior, el hecho de no controlar la deforestación podría conducir a una situación que tendría serios efectos sobre toda la metapoblación de la Península de Osa, debido a la dinámica y comportamiento social de las manadas. Además, los principales frutos de su dieta son especies típicas del bosque primario, como —entre otros— el espavel, el camarón, el ojoche y el garrocho, por lo que una eventual desaparición de estas especie fuera de los límites del PNC, producto de la tala del bosque, dejaría sin alimento a las manadas de chanchos que salen del PNC. Sin embargo, la mayor amenaza a la población de chanchos de monte en la Península de Osa es la cacería ilegal que se practica dentro y fuera del PNC, la cual está reduciendo significativamente el tamaño de las manadas.

De modo que la remoción de las poblaciones de chanchos de monte y otros ungulados de los ecosistemas tropicales poco alterados podría tener implicaciones ecológicas. Pues, uno de los responsables de mantener la diversidad biológica dentro de estos ecosistemas son los chanchos de monte, debido a su función depredadora de especies vegetales, actuando como una especie “controladora” del establecimiento de ciertas especies de plantas y, con ello manteniendo la diversidad. En este sentido, la ausencia de esa especie tendría como resultado la homogenización de la vegetación, disminuyendo



Foto 12 de: Programa Jaguar

la diversidad del bosque, con efectos colaterales como la reducción de la diversidad de otras especies de fauna vertebrada e invertebrada. Así mismo, la ausencia del chanco de monte en los ecosistemas de la Península de Osa también afectaría en forma significativa el tamaño de la población de jaguares, debido a la estrecha relación depredador-presa.

Es lamentable que varios grupos de chanchos de monte del PNC, que tienen parte, o la mayor parte, de sus áreas de movimiento fuera del parque, están siendo cazados ilegalmente por los pobladores que viven en los bordes del PNC. En consecuencia, durante los últimos años se ha notado una disminución del número de individuos de cada manada. Si se tienen en cuenta que el sistema reproductivo de esta especie requiere del flujo continuo de machos entre los grupos, por lo tanto una reducción del número de aquéllos provocaría una disminución delapareamiento en las diversas manadas.

Esta situación a mediano o largo plazo, puede tener efectos negativos importantes para la población de chanchos de Corcovado y del resto de la Península de Osa, porque se estaría cortando o disminuyendo el intercambio y flujo genético

entre los grupos, provocando una depresión por endogamia y llevando a la especie a un vórtice de extinción local. En este sentido, para minimizar el riesgo se recomienda un estricto control de la cacería, o ampliar los límites del parque, o bien cambiar el estatus de la Reserva Forestal Golfito a parque nacional.

## AGRADECIMIENTOS

Se extiende un agradecimiento a Mariana Altrichter, Henry Campero, Marco Tulio López y Jorge Villalobos, que realizaron sus tesis de maestría y licenciatura (JV) en el marco de nuestro proyecto de investigación, por todo el apoyo brindado. A los asistentes de campo Arkel Díaz, Jill Meyer, Frank, Omar Laquis, Stephanie Durno y Ronald Arias. Así como, a National Geographic Society, Wildlife Conservation Society, Ammonite Ltd., Word Wildlife Fund, Idea Wild y el Programa de Manejo de Vida Silvestre de la Universidad Nacional, que financiaron el estudio.

## BIBLIOGRAFÍA

- Altrichter, M., Sáenz, J. & Carrillo, E. (1991). *Chanchos Cariblanco (Tayassu pecari) como depredadores y dispersores de semillas en el Parque Nacional Corcovado, Costa Rica. Brenesia* 52: 53-59.
- Altrichter, M., Sáenz, J.C., Carrillo, E. & Fuller, T.K. (2000). Dieta estacional del chanco de monte *Tayassu pecari* (Artiodactyla: Tayassuidae) en el Parque Nacional Corcovado. *Revista de Biología Tropical* 48: 689-702.
- Altrichter, M., Drews, C., Carrillo, E. & Sáenz, J. (2001). Sex ratio and breeding of the White-lipped peccary *Tayassu pecari* (Artiodactyla, Tayassuidae) in a Costa Rican rain forest. *Revista de Biología Tropical* 49: 383-9.
- Altrichter, M., Carrillo, E., Sáenz, J.C., & Fuller, T.K. (2001). White-lipped peccary (*Tayassu pecari*, Artiodactyla: Tayassuidae) diet and fruit availability in a Costa Rican rain forest. *Revista de Biología Tropical* 49: 1183-92.
- Altrichter, M., Drews, C., Sáenz, J. & Carrillo, E. (2002). Presupuesto de tiempo del chanco cariblanco *Tayassu pecari* en un bosque húmedo de Costa Rica. *Biotropica* 34: 136-143.
- Altrichter, M. & Almeida, R. (2002). Exploitation of white-lipped peccaries *Tayassu pecari* (Artiodactyla: Tayassuidae) on the Osa Península, Costa Rica. *Oryx* 36: 126-132.
- Billinger, E.K., Harper, S. & Barrett, G. (1993). Inbreeding avoidance increases dispersal movements of the meadow vole. *Ecology* 74:1153-1156.
- Bodmer, R. E. (1990). Responses of ungulates to seasonal inundations in the Amazon floodplain. *Journal Tropical Ecology* 6: 191-201.
- Bodmer, R.E. (1991). Strategies of seed dispersal and seed predation in Amazon ungulates. *Biotropica* 23: 255-261.
- Bodmer, R.E. (1994). Managing wildlife with local communities in the Peruvian Amazon: the case of the Reserva Comunal Tamshiyacu-Tahuanyo. (pp.113-34) En D. Western, R.M Wright y S.Strum, eds. *Natural Connections*, Washington, DC: Island Press.
- Bodmer, R.E. (1995). Managing Amazonian wildlife: biological correlates of game choice by detribalized hunters. *Ecological Applications* 5: 872-7.
- Bodmer, R.E., Aquino, R., Puertas, P., Reyes, C., Fang, T. & Gottdenker, N. (1997). Manejo y uso de pecaríes en la Amazonía Peruana. *Occasional Paper of the UICN Species Survival Commission* No. 18. Secretaria de CITES-Ecuador. Ginebra.
- Campero, H. (1999). *Variación y estructura genética dentro y entre grupos de chanchos de monte (Tayassu pecari) en el Parque Nacional Corcovado, Costa Rica*. Tesis de M.Sc. Universidad Nacional. Costa Rica.

- Carrillo-Jiménez, E., Sáenz-Méndez, J.C., Fuller, T.K. & Altrichter-Cateula, M. (June, 1997). *Size and stability of white-lipped peccary (Tayassu pecari) herds in Corcovado National Park, Costa Rica. Tropical Diversity Origins, Maintenance, and Conservation*. ATB & OTS Symposium and Annual Meeting Abstracts San José CR. (p. 45): Organization for Tropical Studies CR. San José.
- Carrillo, E., Wong, G. & Cuarón, A. (2000a). *Monitoring mammal populations in Costa Rican protected areas under different hunting restrictions. Conservation Biology* 14: 1580–1591.
- Carrillo, E. (2000b). *Ecology and conservation of white-lipped peccaries and jaguars in Corcovado National Park*. Ph.D thesis, Massachusetts: University of Massachusetts.
- Carrillo, E., Wong, G. & Sáenz, J. (2002a). *Mammals of Costa Rica*. Costa Rica: Editorial Instituto de Biodiversidad (INBio).
- Carrillo, E., Sáenz, J. & Fuller, T.K. (2002b). *Movements and activities of white-lipped peccaries in Corcovado National Park, Costa Rica. Biological Conservation* 108: 317-324.
- Chinchilla, F. (1997). Dieta de *Panthera onca*, *Felis concolor* y *Felis pardalis* (Carnivora: Felidae) en el Parque Nacional Corcovado, Costa Rica. *Revista Biología Tropical* 45: 1223-1229.
- Cullen, L.J., Bodmer, R.E. & Padua, C.V. (2000). Effects of hunting in habitat fragments of the Atlantic forest, Brasil. *Biological Conservation* 95: 49-56.
- Fragoso, J.M. (1998). Home range and movement patterns of white-lipped peccary (*Tayassu pecari*) herds in the Northern Brazilian Amazon. *Biotropica* 30: 458-469.
- Greenwood, F.J. (1980). Mating systems, philopatry and dispersal in birds and mammals. *Animal Behavior* 28: 1140–1162.
- Gottdenker, G. & Bodmer, R.E. (1998). Reproduction and productivity of the white-lipped and collared peccaries in the Peruvian Amazon. *Journal of Zoology* 245: 423-430.
- Hernandez, O.E., Barreto, G.R. & Ojasti, J. (1995). Observations of behavioural patterns of white-lipped peccaries in the wild. *Mammalia*. 59: 146-148.
- Hartshorn, G. S. (1983). Plants. En: Janzen, D.H., *Costa Rican Natural History*. Chicago: University of Chicago Press.
- Holdridge, L. (1967). *Life Zone Ecology*. San José: Tropical Science Center.
- Idiaquéz, I.G. (1978). *Mamíferos de mi tierra*. Tegucigalpa: López y Compañía.
- Ilse, L.M. & Hellgren, E.C. (1995). Resource partitioning in sympatric populations of collared peccaries and feral hogs in southern Texas. *Journal of Mammalogy* 76:784-799.
- Janzen, D. H. (1983). *Costa Rican Natural History*. Chicago: The University of Chicago Press.
- Kiltie, R. A. (1981). Stomach contents of rain forest peccaries (*Tayassu pecari*). *Biotropica* 13: 234-236.
- Kiltie, R.A & Terborgh, J. (1983). Observations on the behavior of rain forest peccaries in Perú: why do white-lipped peccaries form herds? *Zeitschrift fuer Tierpsychologie* 62: 241-255.
- Lopez, M.T. (1999). *Aspectos nutricionales de la dieta del chanco de monte (Tayassu pecari) en el Parque Nacional Corcovado, Costa Rica*. Tesis de Maestría, Universidad Nacional. Costa Rica.
- McCoy-Colton, M.B, Vaughan-Dickhaut, C., Rodríguez-Sáenz, M.A. & Kitchen, D. (1990). Seasonal movement, home range, activity and diet of collared peccaries (*Tayassu tajacu*) in Costa Rican dry forest. *Vida Silvestre Neotropical* 2: 6-20.
- March, I.J. (1995). The White-lipped Peccary (*Tayassu pecari*). En Oliver, W.L. *Pigs, Peccaries and Hippos: Status Survey and Conservation Action Plan*. IUCN/SSC. Pigs and Peccaries Specialist Group and the IUCN/SSC Hippo Specialist Group. Gland.
- Mathews, N.E. & Porter, W.F. (1993). Effect of social structure on genetic structure of free-ranging white-tailed deer in the Adirondack Mountains. *Journal of Mammalogy* 74: 33-43.
- Meyer, J.J. & Wetzel, R.M. (1987). *Tayassu pecari*. *Mammalian Species* 293: 1-7.
- Naranjo-Piñera, E.J. (1995). Hábitos de alimentación del tapir (*Tapirus bairdii*) en un bosque tropical húmedo de Costa Rica. *Vida Silvestre Neotropical* 4: 32-37.
- Peres, C. A. (1996). Population status of white-lipped *Tayassu pecari* and collared peccaries *T. tajacu* in hunted and unhunted Amazonian forest. *Biological Conservation* 77: 115–123.
- Pierce, P.M. (1990). *A microgeographic analysis of genetic variation in the collared peccary*. M.Sc.Thesis. Texas: Texas A&M University.
- Phillips, P.R. (1993). *Key to vegetation types for the Osa Peninsula, Costa Rica*. Center for Space Research. Texas: University of Texas.
- Quesada, F.J., Jiménez, Q., Zamora, N., Aguilar, R. & González, J. (1997). *Arboles de la Península de Osa*. Instituto Nacional de Biodiversidad, Heredia, Costa Rica.
- Robinson, K.H & Robinson, J.G. (1991). *Neotropical wildlife use and conservation*. Chicago: The University of Chicago Press.
- Sáenz, J. (1996). *Informe del Proyecto: Relaciones Inter-específicas entre Chanchos de Monte y jaguares*. BIODOC Programa Regional en Manejo de Vida Silvestre. Costa Rica: Universidad Nacional.
- Sáenz, J. & Carrillo, E. (1998). Uso del espacio de seis manadas de chanchos de monte (*Tayassu pecari*) en Corcovado, Costa Rica: Implicaciones para su Conservación. *IV Congreso Latinoamericano de Ecología*. Instituto de Ciencias Ambientales de la Universidad San Agustín de Arequipa. Arequipa, Perú.
- Sanquist, M. (1989). Ecological constraints on predation by felids. En Glitman, J. *Carnivore, ecology, and evolution*. New York: Cornell University Press.
- Sowls, L.K. (1997). *Javelinas and other Peccaries, their Biology Management and Use*. Arizona: The University of Arizona Press.

Terborgh, J. & Kiltie, R.A. (1976). *Ecology and behavior of rain forest peccaries in southern Perú*. National Geographic Research Report.

Terborgh, J. (1992). *Diversity and the tropical rain forest*. Scientific American Library.

Vaughan, C. (1981). *Parque Nacional Corcovado, Plan de Manejo y desarrollo*. Heredia: Universidad Nacional.

Villalobos, J. (2001). *Dinámica del tamaño y composición de las manadas de chancho de monte (Tayassu pecari) en el Parque Nacional Corcovado, Costa Rica*. Costa Rica: Tesis de Licenciatura, Universidad Nacional.



Foto 13 de: Programa Jaguar

## Dieta estacional del *Tayassu pecari* (Artiodactyla: Tayassuidae) en el Parque Nacional Corcovado, Costa Rica

Mariana Altrichter, Joel C. Sáenz, Eduardo Carrillo y Todd k. Fuller<sup>1</sup>

### INTRODUCCIÓN

El chancho de monte o cariblanco (*Tayassu pecari*) es el mamífero terrestre grande más amenazado de extinción en todo el neotrópico, debido esencialmente a la pérdida de su hábitat natural y la presión de cacería (Emmons 1984, Smythe 1987). La presencia actual del chancho de monte es discontinua y fragmentada en la mayor parte de su rango de distribución, que se extiende desde el sur de México hasta el norte de Argentina (Sowls 1997, March 1990). Esta especie habita bosques tropicales húmedos, pero también está presente en sabanas y en bosques secos (Mayer & Brandt 1982, Sowls 1997).

A pesar de la importancia de su conservación y manejo, hay poca información acerca de su biología y ecología, y la mayoría son reportes descriptivos. Algunos estudios al respecto fueron hechos en Sudamérica (Kiltie 1981a; Terborgh & Kiltie 1984; Bodmer 1989a, 1989b, 1990; Olmos 1993; Hernández et al. 1995; Barreto et al. 1997), mientras que en Centroamérica sólo se conoce la distribución y estado de conservación de algunas poblaciones (Vaughan 1983; March 1990).

Varios estudios han caracterizado al chancho de monte como un omnívoro, incluyendo su dieta basada en: frutos, plantas, lagartijas, anfibios, huevos de aves, tortugas, y carroña (Méndez

<sup>1</sup> Publicado en: Revista de Biología Tropical, 48(2-3), 689-702

1970, Mayer & Wetzel 1987); además, la creencia popular menciona que los chanchos de monte se alimentan, entre otras cosas, de vertebrados pequeños, incluso serpientes venenosas. Bodmer (1989a) sugirió que el chanco de monte en la Amazonía peruana es especialmente frugívoro, siendo los frutos y semillas de palmas (Arecaceae) su principal recurso alimentario. En cambio, en áreas xerófitas de Brasil y Venezuela, la dieta del chanco de monte está constituida principalmente por raíces (Olmos 1993, Barreto et al. 1997).

Según Janzen (1983) y Terborgh (1992), en los bosques húmedos tropicales la producción de frutos en algunas especies varía ampliamente durante el año. Por lo tanto, la dieta de un animal frugívoro como el chanco de monte debería variar también. Sin embargo, Bodmer (1990) no encontró variación en su dieta relacionada a las estaciones en la Amazonía.

La información acerca de la dieta del chanco de monte es importante para el conocimiento de su historia natural y para comprender mejor sus interrelaciones dentro de la comunidad de ungulados. De igual manera, se requiere de esta información como base para futuras investigaciones acerca del papel que esta especie cumple en la distribución, densidad y composición de comunidades de plantas en los bosques tropicales (Janzen 1974, Smythe 1987), y para su manejo y conservación en el país, en especial, como especie amenazada.

En virtud de lo anterior, los objetivos que se plantearon a través de la presente investigación fueron en primer lugar, determinar la composición de la dieta del chanco de monte en el Parque Nacional Corcovado y en segundo lugar, establecer la variación temporal y espacial en su dieta.

## MATERIALES Y MÉTODOS

La investigación se realizó en el Parque Nacional Corcovado (PNC), en la península de Osa, al sur de Costa Rica (8°26'-8°39'N y 83°25'-83°45'O). El sitio de estudio cubrió aproximadamente 3 000 ha. Cabe aclarar que la mayor parte del PNC se encuentra dentro de la zona de vida de "bosque muy húmedo tropical" (Hartshorn 1983). El clima es caliente y muy húmedo, con una época seca de diciembre a abril y una húmeda de mayo a noviembre. Los meses de máxima precipitación son octubre y noviembre (>500 mm/mes) y los más secos, febrero y marzo (<100 mm/mes).

La temperatura media anual es de 26°C y la precipitación varía de 3 800 mm anuales en las bajuras hasta 6 500 mm en las zonas altas (Hartshorn 1983). En relación con la topografía del PNC, esta presenta una llanura y una zona montañosa hasta 745 msnm. A gran escala, se pueden diferenciar: bosques primarios y secundarios premontano y de bajura, asociación costanera, bosque de yolillo (*Raphia taedigera*) y pantano herbáceo (Naranjo 1995). Para mayor detalle sobre la vegetación ver Vaughan (1981) y Phillips (1993).

Los datos fueron recolectados de julio de 1996 a abril de 1997, no obstante en diciembre no se pudo observar los chanchos de monte porque abandonaron momentáneamente el área de estudio. La investigación se estableció a partir de Ocho individuos (seis hembras y dos machos), pertenecientes a cuatro manadas diferentes (dos individuos por manada), los cuales fueron capturados y marcados con radiocollares (Carrillo et al. 1997). Utilizando la técnica de radiotelemetría, los chanchos de monte fueron ubicados en las manadas y posteriormente se siguieron entre las 7:00 h y las 17:00 h. Y, para estimar la dieta se usaron dos métodos: el primero, la observación directa y el segundo, el análisis de heces. Además, los datos siempre fueron recolectados sólo por dos personas, con la intención de no causar ningún tipo de perturbación al comportamiento natural de los animales.

### Estimación de dieta por observación directa

Se realizaron observaciones de los animales utilizando la técnica de barrido (scan sample) con registros instantáneos cada 5 min, siempre con cuatro o más animales a la vista. Los datos fueron recolectados a partir de los tiempos dedicados a cada actividad de alimentación, según Martin y Bateson (1986), y se clasificaron en cuatro categorías:

1. Consumo de frutos: búsqueda de frutos con el hocico sobre el suelo caminando entre un fruto y otro, y como se llevó a cabo el procesamiento del fruto en la boca.
2. Consumo de plantas: considerado desde que muerde una parte vegetativa de la planta hasta que la procesa en la boca; cada vez que se observó a un chanco de monte alimentándose de plantas se registró la especie y la parte consumida.
3. Consumo bajo tierra: actividad desarrollada por el chanco de monte cuando escarbaba en la tierra con las patas y el hocico.
4. Consumo de materia animal: persecución y masticación de animales sobre el suelo.

Para conocer de qué se alimentaron los animales al escarbar en la tierra, se tomó tres muestras de 500 gr de tierra, cada una en los sitios recientemente escarbados. Una muestra se obtuvo del centro del escarbadero, otra inmediatamente al lado, y otra alejada unos 10 m en donde no estuviera escarbado, pero por donde los animales habían pasado. Posteriormente, se separó, se lavó y se pesó la materia animal encontrada en las muestras y, cuando fue posible, se identificó hasta nivel de especie.

### Estimación de dieta por análisis de heces

Durante el estudio, se recolectó por día un máximo de cinco heces por manada, posteriormente las muestras fecales se lavaron con agua y jabón para quitar la grasa y suciedad adherida, pasándolas por un colador de 1 mm y secadas al sol,

y para ello se utilizó la técnica de diez puntos (Korschgen 1987, McCoy et al. 1990), a fin de obtener muestras al azar de cada excremento. Mediante una curva con los promedios (de una muestra de heces) acumulados de los componentes más comunes (fibra y fruto), se determinó un número de 50 muestras puntuales como óptimo para tener representada la variación de los componentes en cada excremento, y con ayuda de un estereoscopio se identificó cuatro categorías:

1. Fruto: semillas, restos de testas (cáscaras), de exocarpo y de endocarpo.
2. Parte vegetativa: material fibroso y restos de hojas.
3. Materia animal: los restos de exoesqueletos, mudas de larvas o pedazos de cuerpos de invertebrados y pequeños vertebrados.
4. Desconocido: el material que no se pudo clasificar como ninguna de las categorías anteriores.

### Clasificación de hábitats

Para determinar los tipos de hábitats donde los animales se alimentaban, se establecieron 37 transectos de 60 m x 10 m, ubicados de forma sistemática cada 100 m y dispuestos de manera alternada en senderos establecidos del PNC, donde se midieron tres variables: altura estimada del dosel, diámetro a la altura de pecho (DAP) y composición del sotobosque. A partir de estas variables, se definieron tres tipos de hábitats:

- a. Bosque primario, con una altura del dosel de 20 a 40 m y árboles de diámetros mayores a 120 cm y sotobosque compuesto por palmas enanas;
- b. Bosque secundario, con un dosel de 15 a 30 m de altura, DAPs no mayores a 65 cm, sotobosque con áreas cubiertas de platanillos (*Heliconia* spp.);
- c. Bosque costero, de similar altura y DAPs que el bosque primario, pero con sotobosque abierto. La presencia de *Geonoma* spp. y platanillos son indicativos de bosque primario y secundario respectivamente (Janzen 1983).

## Análisis de datos

Para cuantificar los elementos encontrados en las heces se utilizó la siguiente fórmula:  $P_i = (T/S) * 100$  (Romero y Mandujano 1995).

Donde  $P_i$  es el porcentaje del componente  $i$ ,  $T$  es el número de puntos del componente  $i$  tocados por las agujas y  $S$  es el número total de puntos (50).

Se distinguieron las heces del hábitat costero porque, durante la recolecta de datos, los chanchos de monte permanecieron todo el día en dicho hábitat. Por eso se supuso que estas heces representan lo consumido en este hábitat; además, la presencia en estas heces de restos de semillas de especies que sólo crecen en el bosque costero confirmó esta suposición. En cambio, no se pudo distinguir las heces encontradas en hábitats primario y secundario, debido al frecuente movimiento de los chanchos de monte entre ambos hábitats en el transcurso de un mismo día. Por esta razón, se agrupó como heces de hábitat que se localizan en el interior.

Se hicieron comparaciones entre hábitats, entre meses y entre estaciones para determinar la variación temporal y espacial en la dieta de los chanchos de monte del PNC. Así mismo, se usaron pruebas estadísticas no paramétricas como Análisis de Varianza de una vía (Kruskal-Wallis) y pruebas para dos muestras (Mann-Whitney), en la mayoría de las comparaciones. Y, para detectar diferencias en la biomasa de la materia animal (lombrices) encontrada en los puntos de muestreo de los escarbaderos, se utilizó un Análisis de Varianza paramétrico de una vía (ANOVA).

## RESULTADOS

A partir de la presente investigación, se puede concluir que los chanchos de monte consumieron frutos estacionalmente, mientras que las partes vegetativas de platanillos y las de la familia Araceae fueron utilizadas durante

todo el período en que se efectuó el estudio. De acuerdo con lo anterior, el Cuadro 1 resume las especies consumidas con mayor frecuencia durante cada mes (20% de las observaciones diarias de cada mes). Además, se logró identificar 57 especies vegetales consumidas por el chanco de monte, de las cuales 37 son frutos y semillas (Apéndice 1).

En relación con las especies, cabe aclarar, que éstas pertenecen a 24 familias, de las cuales Moraceae es la más común para los frutos y Araceae para las partes vegetativas, cuyas partes a su vez pertenecían principalmente a hojas y tallos nuevos, y con menor frecuencia a flores y plántulas (Cuadro 2, Apéndice 1). Además, se obtuvo resultados similares entre las observaciones directas y los análisis de heces de acuerdo con el porcentaje de consumo de frutos, los cuales constituyeron un 62% de la dieta (Cuadro 3).

De modo que los frutos y partes vegetativas estuvieron presentes en más del 90% de las muestras, representando éstos alrededor del 99% de los componentes en las heces. Así mismo, restos de invertebrados y de materia no identificada estuvieron presentes en las heces en un 0.4 y 0.5% respectivamente.

En las muestras de tierra tomadas de los escarbaderos se encontraron larvas de insectos, isópodos y lombrices. La cantidad de larvas e isópodos fue muy baja, menor a 0.1 g/kg de tierra, por lo tanto no se consideraron para los análisis. La especie de lombriz más abundante fue *Pontoscolex corethurus* (Glossoscolecidae). El peso promedio de las lombrices difirió significativamente entre los tres sitios de toma de muestras, siendo mayor adyacente al escarbadero ( $x=2.10$  g/kg) que en el centro del escarbadero ( $x=1.16$  g/kg) y en el sitio no escarbado ( $x=0.56$  g/kg) (ANOVA  $p < .001$ ). Ni por observación directa ni en las heces se encontró evidencia de consumo de vertebrados.

## Dieta entre hábitats

En referencia a la dieta, se logró encontrar diferencias significativas entre el tiempo dedicado al consumo de frutos, siendo mayor en el hábitat costero que en los otros. Y, en relación con el tiempo dedicado al consumo de plantas éste fue mayor en el hábitat secundario. El tiempo de consumo bajo tierra no difirió significativamente entre los hábitats (Cuadro 3). Ahora bien, considerando todo el período de estudio, hubo diferencias significativas entre los hábitats primario y secundario en el tiempo dedicado a las tres actividades de alimentación, siendo alto el consumo de frutos en el hábitat primario (Mann-Whitney  $p < .001$ ), mientras que el consumo de plantas y bajo tierra fue mayor en el hábitat secundario que en el primario respectivamente (Mann-Whitney  $p < .001$  y  $p < .001$  respectivamente) (Fig. 1).

El porcentaje de frutos encontrados en las heces durante el período en que usaron los tres hábitats, presentó diferencias entre los hábitats costero e interior, siendo mayor en el costero (Mann-Whitney  $p < .01$ ), no obstante, el porcentaje de materia vegetal fue mayor en el hábitat interior (Mann-Whitney  $p < .001$ ), y no hubo diferencias significativas entre los hábitats en el porcentaje de restos de materia animal.

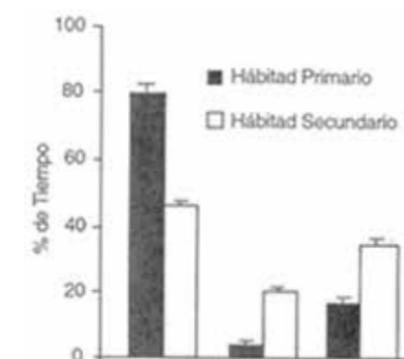
## Dieta Estacional

En los hábitats primarios y secundarios hubo diferencias significativas entre los meses y durante el tiempo dedicado a las tres actividades de alimentación, mientras que en el hábitat costero la variación fue significativa solamente en el tiempo dedicado al consumo de plantas (Fig. 2A), ya que aumentó en octubre (Kruskal-Wallis  $p < .05$ ), por su parte, el consumo de frutos y bajo tierra entre los meses no presentó ninguna diferencia (Fig. 2 A). En relación con el tiempo dedicado al consumo bajo tierra en el bosque secundario, éste disminuyó a través del tiempo, mientras que los frutos fueron más consumidos en febrero y abril, pero eso disminuyó en julio

y enero (Kruskal-Wallis  $p < .001$ ), y las plantas constituyeron la mayor proporción con respecto a los otros ítems en el mes de enero (Kruskal-Wallis  $p < .001$ ) (Fig. 2 B).

Figura 1.

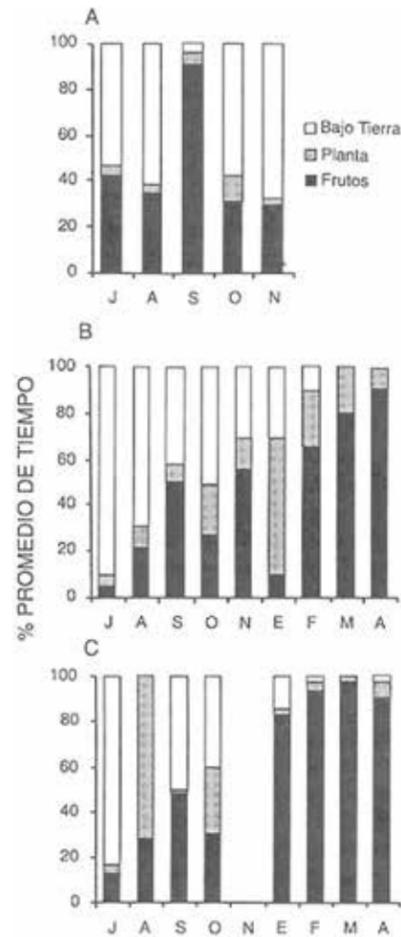
Porcentaje promedio ( $\pm 1$ ES) de tiempo dedicado por *Tayassu pecari* al consumo de frutos, plantas y bajo tierra, en hábitats primario y secundario. Julio 1996-abril 1997.



El tiempo dedicado a consumir frutos en el bosque primario aumentó con el tiempo, alcanzando más del 80% de enero a abril (Kruskal-Wallis  $p < .001$ ), mientras que el consumo bajo tierra disminuyó inversamente (Kruskal-Wallis  $p < .001$ ). La ingestión de plantas fue baja durante los meses del estudio, con excepción de octubre donde el consumo de frutos y de plantas fueron semejantes (30%) (Fig. 2 C). En un mismo hábitat hubo diferencias en el consumo de frutos entre la época húmeda y la seca (Mann-Whitney  $p < .001$ ), pero mayor en la época seca que en la húmeda. El tiempo dedicado a la alimentación con partes vegetativas y bajo tierra fue mayor en proporción en la época húmeda que en la seca (Mann-Whitney  $p < .001$ ) (Fig. 2 C). En el hábitat secundario hubo diferencias en el tiempo dedicado al consumo de frutos durante la época seca y la húmeda (Mann-Whitney  $p < .001$ ).

Figura 2.

Porcentajes promedios mensuales de tiempo dedicado por *Tayassu pecari* al consumo de frutos, plantas y bajo tierra en A) hábitat costero, B) hábitat secundario y C) hábitat primario y secundario. Julio 1996-abril 1997.



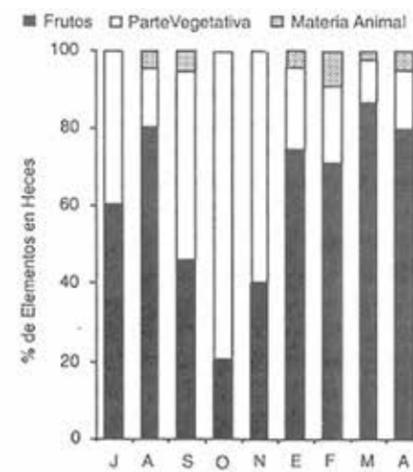
El consumo de plantas fue mayor en la época seca que en la húmeda (Mann-Whitney  $p < .05$ ), y el consumo bajo tierra fue más alto en la época húmeda que en la seca (Mann-Whitney  $p < .001$ ).

De modo que los porcentajes de frutos, partes vegetativas y materia animal en las heces variaron a lo largo del período de estudio (Fig. 3). Y, el porcentaje de frutos consumidos fue mayor en

el mes de agosto y de enero a abril (Kruskal-Wallis  $p < .001$ ) en relación con los otros meses. Así mismo, el consumo de las partes vegetativas fue mayor en octubre y noviembre, excediendo a los frutos (Kruskal-Wallis  $p < .001$ ). Ahora bien, un alto consumo de materia animal ocurrió en septiembre, febrero y abril (Kruskal-Wallis  $p < .01$ ) (Fig. 3), sin embargo, no se incluyen datos del hábitat costero, porque el tamaño de muestras fue pequeño (10 heces).

Figura 3.

Porcentaje promedio mensual de la proporción de ítems (frutos, partes, vegetativas y materia animal) en las heces de *Tayassu pecari*. Julio 1996-abril 1997.



## DISCUSIÓN

### Métodos usados

Los porcentajes de frutos encontrados en las heces y el tiempo dedicado por los chanchos al consumo de frutos fueron similares. Ya que los valores coinciden con lo reportado para análisis estomacales (Kiltie 1981a, Bodmer et al. 1997). Según Johnson y Wofford (1983), el uso de las heces es un método confiable para estimar dieta de herbívoros. Sin embargo, el consumo de lombrices no se vio reflejado en las heces encontradas en el PNC, posiblemente por la ausencia

de quitina en las lombrices, mientras que sí se reveló por medio de la observación directa. La técnica de barrido subestima las actividades menos conspicuas (Martin y Bateson 1986), lo cual sucedió con el tiempo dedicado a la alimentación de plantas, que es una actividad que no realiza todo el grupo en conjunto, sino sólo algunos individuos, no así, la actividad de alimentación bajo tierra que puede estar sobrestimada por las observaciones. En cambio la cantidad de fibra es sobre estimada en el análisis de las heces (DiMare 1994). El análisis de heces fue más sensible a los cambios en la dieta que la observación directa, mostrando mayor variación, pero las tendencias fueron las mismas, mostrando una buena complementariedad entre las dos técnicas.

### Dieta

Las hojas y/o tallos, de platanillos y especies de la familia Araceae fueron consumidas durante todo el período de estudio. Las demás especies fueron consumidas en períodos cortos, con excepción de los *Ficus* spp., que parecen no tener un período restringido de fructificación (Quesada et al. 1997). Llama la atención que dentro de la familia Araceae se encuentran plantas muy tóxicas (Escobar 1972), algunas de las cuales, como *Dieffenbachia* spp. y *Philodendron* spp., son consumidas por los chanchos. Cae mencionar que las hojas y tallos tiene altas cantidades de compuestos estructurales que los vertebrados no pueden digerir si no es por medio de fermentación bacteriana (Owen 1980), lo cual es una adaptación evolutiva del género *Tayassu* (Sowls 1997).

En los bosques húmedos de la Amazonía peruana, además de las palmas (Arecaceae), las especies más consumidas fueron de las familias Sapotaceae y Menispermaceae (Bodmer et al. 1997), mientras que en zonas de bosques secos las especies más importantes fueron guácimo (*Guazuma ulmifolia*), jobo (*Spondias mombin*), laurel (*Cordia* spp.) y *Prosopis* spp (Hernández et al 1995, Sowls 1997). Distinto a lo ocurrido en el PNC, en donde las especies más consumidas

fueron las de la Moraceae. Esto ilustra la amplitud de la dieta de esta especie, respondiendo a la diferente composición florística o abundancia de ciertos frutos de los diversos bosques tropicales. Tal como ocurre con las palmas que constituyen el principal recurso alimentario para el chanco en la Amazonía (Kiltie y Terborgh 1983, Terborgh 1986, 1992, Bodmer 1989a, 1989b).

En este estudio, a diferencia de los anteriores las palmas no parecen ser un recurso importante para los chanchos de monte, a pesar de ser plantas abundantes en el PNC (Sáenz y Carrillo, en pre.). Sólo en marzo y abril se observó a los animales alimentarse de palmas principalmente de semillas de coquito (*Astrocaryum* spp.). Sin embargo, para 1998 la manadas de chanchos forrajearon intensamente semillas de coquito y viscoyol (*Bactris* spp.) durante la época seca (J. Sáenz com. pers.). Las semillas de las palmas contienen entre 50% y 65 % de grasas, pero tienen poca proteína (Owen 1980), por lo tanto, es probable que los chanchos de monte obtienen el suplemento necesario de grasas de otras especies, que no requieran tanto esfuerzo de procesamiento como las semillas duras de palmas (Kiltie 1981b, 1982), como por ejemplo *Carapa guianensis* que contiene 60.5% de grasa (López 1999).

La alimentación de semillas duras de palmas es un recurso adaptativo del chanco de monte para evitar la competencia con otros ungulados frugívoros (Kiltie 1982, Bodmer 1989a, 1989b, Terborgh 1992). Sin embargo, en el PNC las dantas (*Tapirus bairdii*) comen muy pocos frutos de palmas (Naranjo 1995) y el otro competidor potencial es el saíno (*Tayassu tajacu*), pero su densidad poblacional en el PNC es baja comparada con los chanchos de monte (J. Sáenz com. pers.). Esto indicaría que el chanco de monte no tiene una fuerte competencia inter-específica con otros ungulados de similar dieta y roedores que remueven y depredan las semillas de estas palmas. Por estas razones, las interrelaciones en la comunidad de ungulados en el PNC podrían tener características muy particulares.



Foto 14 de: Programa Jaguar

El 62% de consumo de frutos y el 38% de partes vegetativas encontrado en las heces coincide con lo reportado por Kiltie (1981a) y Bodmer et al. (1997) mediante análisis de contenidos estomacales, mientras que la proporción y el porcentaje de ocurrencia de materia animal en las heces fue mucho menor a lo que encontraron Kiltie (1981a) y Bodmer et al. (1997). Estos mismos autores a igual que otros (Méndez 1970, Sowls 1997) mencionan a los vertebrados como parte de la dieta de los chanchos de monte, sin embargo en este estudio no hubo indicios de que se hayan consumido.

El alto porcentaje de tiempo dedicado a la búsqueda bajo tierra sugiere que allí encuentran un recurso importante, de modo que se descarta la posibilidad que estén comiendo sólo raíces, porque no se encontraron restos en las heces, aunque los tallos y las raíces son muy importantes para los chanchos de monte en Brasil y Venezuela (Olmos 1993, Barreto et al. 1997). Las raíces tienen un porcentaje de digestibilidad menor que las hojas, tallos y frutos (Bodmer et al. 1997), por lo tanto, la probabilidad de detectar restos en las heces es alta. También, se sabe que los chanchos escarban en busca de semillas

(Kiltie 1981c), pero en el PNC no se encontraron semillas en las muestras de tierra de los escarbaderos sino lombrices.

El consumo de lombrices podría ser una estrategia de los chanchos en el PNC para compensar la limitación de alimentos ricos en proteínas. Skinner et al. (1976) tomaron muestras de tierra de escarbaderos de cerdos salvajes (*Potamochoerus porcus*) y encontraron mayor proporción de lombrices que de otros posibles alimentos (larvas o raíces). Así mismo, Diong (1982) encontró lombrices en el 90% de los estómagos de *Sus scrofa* en un bosque húmedo tropical de Hawaii, y casualmente la especie de lombriz de Hawaii es la misma que hay en el PNC, la cual es la más abundante y común (P. Lapied, com. pers.). En este sentido, Scott y Pelton (1975), sugieren que la importancia de las lombrices como alimento se subestima porque la masticación y digestión es muy rápida, y es difícil detectarlas aún en análisis de estómagos frescos. Por este motivo posiblemente, no se ha reportado que el consumo de lombrices sea tan importante para los chanchos como parece sugerir este estudio.

De acuerdo con Bodmer (1990) él no encontró variación en la dieta del chanchito de monte relacionada a las estaciones, no obstante en este estudio se encontró grandes variaciones dietarias en el consumo de frutos y partes vegetativas, tanto entre los meses como entre las estaciones húmeda y seca. En cambio la materia animal encontrada en las heces, no mostró una tendencia estacional evidente. Estos cambios en la dieta podrían estar relacionados con fluctuaciones de la disponibilidad de frutos, la cual varía mucho a través del año en los bosques tropicales (Janzen 1983, Terborgh 1992, Altrichter et al. en pre.).

La variación espacial de la dieta durante la época húmeda en el hábitat costero se debió principalmente al consumo de semillas de camarón (*Licania operculipetala*), especie que se desarrolla sólo en este tipo de ambiente (Quesada et al. 1997). En cambio durante el mismo período en el bosque interior se alimentaron mayormente de higos (*Ficus* spp.), garrochos (*Quararibea asterolepis*) y jobos. En ese mismo bosque fue muy alto el consumo de partes vegetativas, principalmente de tallos nuevos de platanillos, los cuales crecen en claros o en bosques secundarios.

En un parque nacional como Corcovado se espera que en un futuro el bosque se regenere completamente, lo que implicaría una disminución de platanillos. Ahora sabemos que esta planta ocupa un lugar importante en la dieta del chanchito de monte. Los análisis nutricionales de esta planta han señalado que tiene bajo contenido de grasa (1.98%), pero mayor cantidad de proteína cruda (8.4%) que otras especies que poseen un alto contenido de grasa y energía bruta como el coquito y el vicoyol (López 1999). Sin embargo, habría que estudiar cuáles son los requerimientos alimenticios de esta especie, para estimar el posible efecto que causaría sobre los chanchos una disminución en su disponibilidad de heliconias en el PNC.

## AGRADECIMIENTOS

Agradecemos al Programa Regional en Manejo de Vida Silvestre de la Universidad Nacional, Universidad de Costa Rica, Parque Nacional Corcovado, Wildlife Conservation Society, Fondo Mundial para la Naturaleza (WWF), y National Geographic Society y Ammonite Ltd., por financiar esta investigación. A Carlos Drews y María T. Fernández por los comentarios y la revisión de este manuscrito. A Omar Laquis por su ayuda en el trabajo de campo. Así como a José González, Reinaldo Aguilar y Mike Grayum de INBio quienes identificaron los frutos y plantas consumidos por los chanchos de monte.

## BIBLIOGRAFÍA

- Barreto G.R., O.E. Hernández & Ojasti, J. (1997). Diet of peccaries (*Tayassu tajacu* and *T. pecari*) in dry forest of Venezuela. *J. Zool. Lond.* 241: 279-284.
- Bodmer, R.E. (1989a). *Frugivory in Amazon ungulates*. Ph.D. Thesis. University of Cambridge. Cambridge, UK.
- Bodmer, R.E. (1989b). Frugivory in Amazonian Artiodactyla: evidence for the evolution of the ruminant stomach. *J. Zool. Lond.* 219: 457-467.
- Bodmer, R.E. (1990). Responses of ungulates to seasonal inundations in the Amazon floodplain. *J. Trop. Ecol.* 6: 191-201.
- Bodmer, R.E., Aquino, R., Puertas, P.E., Reyes, C.J., Fang, T.G. & Gottdenker, N.L. (1997). *Manejo y uso sustentable de pecaríes en la Amazonía Peruana*. Occasional paper of the IUCN Species Survival Commission No. 18. Ecuador y Secretaría CITES, Ginebra, Suiza.
- Carrillo, E., Saenz, J.C., Fuller, T.K. & Altrichter, M. (1997). Home range and activity patterns of white-lipped peccaries (*Tayassu pecari*) in Corcovado National Park. *Symposium and Annual Meeting, Tropical diversity origins, maintenance, and Conservation*. Organization for Tropical Studies, San José, Costa Rica.
- DiMare, M.I. (1994). Hábitos alimentarios del venado cola blanca en la Isla San Lucas, Puntarenas, Costa Rica. En C. Vaughan and Rodríguez, M.: *Ecología y manejo del venado cola blanca en México y Costa Rica* (pp. 73-90). Heredia, Costa Rica: EUNA.
- Diong, Ch.H. (1982). *Population biology and management of the feral pig Sus scrofa in Oipahulu Valley, Maui Hawaii*. Ph.D. Thesis. Hawaii: University of Hawaii,
- Emmons, L.H. (1984). Geographic variation in densities and diversities on non-flying mammals in Amazonia. *Biotropica* 16: 210-222.
- Escobar, N., A. (1972). *Flora tóxica de Panamá*. Panamá: EUPAN.
- Hartshorn, G.S. (1983). Plants. En Janzen D.H.: *Costa Rican Natural History* (pp. 118-157). EEUU: University of Chicago.
- Hernández, O.E., Barreto, G.R. & Ojasti, J. (1995). Observations of behavioural patterns of White-lipped peccaries in the wild. *Mammalia* 59: 146-148.
- Janzen, D.H. (1974). Tropical blackwater rivers, animals and mast fruiting by the Dipterocarpaceae. *Biotropica* 6: 69-103.
- Janzen, D.H. (1983). *Costa Rican Natural History*. EEUU: The University of Chicago.
- Johnson, M.Q. & Wofford, H. (1983). Digestion and fragmentation: influence on herbivore diet analysis. *J. Wildl. Manage* 47: 877-879.
- Kiltie, R.A. (1981a). Stomach contents of rain forest peccaries (*Tayassu tajacu* and *T. pecari*). *Biotropica* 13: 234-235.
- Kiltie, R.A. (1981b). The function of interlocking canines in rain forest peccaries (Tayassuidae). *J. Mammalia* 62: 459-469.
- Kiltie, R.A. (1981c). Distribution of palm fruits on a rain forest floor: why white-lipped peccaries forage near objects? *Biotropica* 13: 141-145.
- Kiltie, R.A. (1982). Bite force as basis for niche differentiation between rain forest peccaries (*Tayassu tajacu* and *T. pecari*). *Biotropica* 14: 188-195.
- Kiltie, R.A. & Terborgh, J. (1983). Observations on the behavior of rain forest peccaries (*Tayassu pecari*) in Perú: Why do White-lipped peccaries form herds? *Z. Tierpsychol* 62:214-217.
- Korschgen, L.J. (1987). Procedimientos para el análisis de los hábitos alimentarios. En R.R. Tarrés: *Manual de técnicas de gestión de vida silvestre* (pp. 119-133). Maryland, USA: The Wildlife Society.
- López, M.T. (1999). *Aspectos nutricionales de la dieta del chancho de monte (Tayassu pecari) en Parque Nacional Corcovado, Costa Rica*. Tesis M.Sc. Universidad Nacional, Heredia, Costa Rica.
- March, I.J. (1990). *Evaluación de hábitat y situación actual del pecarí de labios blancos (Tayassu pecari) en México*. Tesis M.Sc. Universidad Nacional, Heredia, Costa Rica.
- Martin, P. & Bateson, P. (1986). *Measuring behaviour, an introductory guide*. Cambridge: Cambridge University Press.
- Mayer, J.J. & Brandt, P.N. (1982). Identity, distribution and natural history of the peccaries, Tayassuidae. En Mares, M. A., and H. H. Genoways: *Mammalian biology in South America* (pp. 433-455). Special Publication Series Pymatuning Laboratory of Ecology. Pennsylvania: Univ. of Pittsburgh.
- Mayer, J.J. & Wetzel, R.M. (1987). *Tayassu pecari*. *Mammalian Species* 293: 1-7.
- McCoy, M.B., Vaughan, C., Rodríguez, M.A. & Kitchen, D. (1990). Seasonal movement, home range, activity and diet of collared peccaries (*Tayassu tajacu*) in Costa Rican dry forest. *Vida Silvestre Neotropical* 2: 6-20.
- Méndez, E. (1970). *Los principales mamíferos silvestres de Panamá*. Zool. Lab. Conmemorativo Gorgas. Panamá.
- Naranjo, E.P. (1995). Hábitos de alimentación del tapir (*Tapirus bairdii*) en un bosque tropical húmedo de Costa Rica. *Vida Silvestre Neotropical* 4(1): 32-37.
- Olmos, F. (1993). Diet of sympatric Brazilian caatinga peccaries (*Tayassu tajacu* and *T. pecari*). *J. Trop. Ecol.* 9: 255-258.
- Owen, J. (1980). *Feeding Strategy*. Chicago: The University of Chicago Press.
- Phillips, P.R. (1993). *Key to vegetation types for the Osa Península, Costa Rica*. Austin, Texas, EEUU: Center for Space Research University of Texas.
- Quesada, F. J., Jiménez, Q., Zamora, N., Aguilar, R. & González, J. (1997). Árboles de la Península de Osa. Heredia, Costa Rica: Instituto Nacional de Biodiversidad.
- Romero, L.E. & Mandujano, S. (1995). Hábitos alimentarios del pecarí de collar (*Pecari tajacu*) en un bosque tropical caducifolio de Jalisco, México. *Acta Zool. Mex.* 64: 1-20.

- Scott, D.Ch. & Pelton, M.R. (1975). Seasonal food habits of the european wild hog in the Great Smoky Mountains National Park. Annu. Conf. Southeast. Assoc. Game and Fish Comm. 29: 585-593.
- Skinner, J.D., Breytenbach, G.J. & Maberly, the Late C.T.A. (1976). Observations on the ecology and biology of the bushpig (*Potamochoerus porcus* Linn.) in the Northern Transvaal. S. Afr. J. Wildl. Res. 6: 123-128.
- Smythe, N. (1987). The importance of mammals in neotropical forest management. En *J.C.F. Colon: Management of the forests of tropical America: prospects and technologies* (pp. 135-152). Río Piedras, Puerto Rico: U.S.D.A. Forest Service.
- Sowls, L.K. (1997). *Javelinas and other Peccaries: Their, Biology, Management, and Use*. EEUU: The Texas A&M University Press. College Station.
- Terborgh, J. (1992). *Diversity and the tropical rain forest*. Nueva York: Scientific American library.
- Terborgh, J. & Kiltie, R. A. (1984). Ecology and behaviour of rainforest peccaries in Southern Peru. *National Geographic Society, Research Reports* 17: 873-882.
- Terborgh, J. (1986). Community aspects of frugivory in tropical forests. En Estrada, A. y T. H. Fleming: *Frugivores and seed dispersal* (pp. 1371-1384). Netherlands: Dr. W. Junk Publishers T:VS 15.
- Vaughan, C. (1981). Parque Nacional Corcovado. Plan de manejo y desarrollo. EUNA. Heredia, Costa Rica.
- Vaughan, C. 1983. *A report on dense forest habitat for endangered wildlife species in Costa Rica*. Heredia, Costa Rica: Environmental Sciences School, National University.

## APENDICE 1

Lista de plantas en la dieta del chanco de monte (*Tayassu pecari*) en el Parque Nacional Corcovado, Julio 1996-abril 1997. Partes comidas de cada planta: F: fruto, H: hoja, T: tallo, FL: flor, S: semilla, PL: plántula.

Especie	Familia	Parte
<i>Anacardium excelsum</i>	Anacardiaceae	F
<i>Anthurium</i> spp.		Arecaceae H,T,FL
<i>Astrocaryum</i> spp.	Arecaceae	S
<i>Bactris</i> spp.	Arecaceae	S
<i>Brosimum alicastrum</i>	Moraceae	F
<i>Brosimum costaricarum</i>	Moraceae	S,PL
<i>Brosimum utile</i>	Moraceae	S,PL
<i>Carlodovia drudei</i>	Cyclanthaceae	T
<i>Cyclanthus</i> spp.	Cyclanthaceae	T
<i>Cissus</i> spp.	Vitaceae	F
<i>Clarisia biflora</i>	Moraceae	F
<i>Compsoeura sprucei</i>	Myristicaceae	S
<i>Costus</i> spp.	Costaceae	H
<i>Cryosophila guagara</i>	Arecaceae	S
<i>Denpropanax</i> spp.	Araliaceae	F
<i>Dieffenbachia concinna</i>	Araceae	H,T
<i>Dieffenbachia oerstedii</i>	Araceae	H,T
<i>Dieffenbachia</i> spp.	Araceae	H,T
<i>Dieffenbachia pluricostratum</i>	Araceae	H,T
<i>Ficus zarzalensis</i>	Moraceae	F
<i>Ficus maxima</i>	Moraceae	F
<i>Ficus</i> spp.	Moraceae	F
<i>Garcinia</i> spp.	Clusiaceae	FL
<i>Geonoma</i> spp.	Arecaceae	FL
<i>Geonoma cuneata</i>	Arecaceae	FL
<i>Guarea</i> spp.	Meliaceae	T
<i>Heliconia</i> spp.	Heliconiaceae	T
<i>Homalomena wedlandi</i>	Arecaceae	H,T
<i>Inga</i> spp.	Fabaceae	S
<i>Iriartea deltoidea</i>	Arecaceae	S,F
<i>Licania operculipetala</i>	Chrysobalanaceae	S,F
<i>Licania platypus</i>	Chrysobalanaceae	S,F
<i>Mansoa</i> spp.	Bignoniaceae	H
<i>Marantes panamensis*</i>	Chrysobalanaceae	F
<i>Maripa nicaraguensis*</i>	Convolvulaceae	F
<i>Monstera membranacea</i>	Araceae	H,T
<i>Monstera</i> spp.	Araceae	H,T
<i>Moutabea longifolia</i>	Polygalaceae	H

Especie	Familia	Parte
<i>Mussa acuminata</i>	Musaceae	F,T
<i>Otoba novagranatensis</i>	Myristicaceae	F,S
<i>Parinari parvifolia</i>	Chrysobalanaceae	F
<i>Paullinia</i> spp.	Sapindaceae	F
<i>Philodendron auriculatum</i>	Araceae	H,T
<i>Philodendron inaequilaterum</i>	Araceae	H,T
<i>Philodendron platypetiolatum</i>	Araceae	H,T
<i>Pouteria</i> spp.	Sapotaceae	S
<i>Psidium guajaba</i>	Myrtaceae	F
<i>Quararibea asterolopis</i>	Bombacaceae	F,S
<i>Scheelea rostrata</i>	Arecaceae	F,S
<i>Serjania</i> spp.	Sapindaceae	F
<i>Spathiphyllum</i> spp.	Araceae	H,T
<i>Spondias mombin</i>	Anacardiaceae	F
<i>Spondias radlkoferi</i>	Anacardiaceae	F
<i>Syngonium macrophyllum</i>	Araceae	H,T
<i>Syngonium hastiferum</i>	Araceae	H,T
<i>Urera</i> spp.	Urticaceae	H,T
<i>Virola</i> spp.	Myristicaceae	F

\* No existe seguridad

1 Programa Regional en Manejo de Vida Silvestre para Mesoamérica y el Caribe, Universidad Nacional. Apartado 1350-3000 Heredia, Costa Rica. Fax: 2377036, e-mail: jsaenz@una.cr

2 University of Massachusetts, Department of Forestry and Wildlife Management. Amherst, MA 01003, EEUU.

# Proporción de sexos y reproducción de los chanchos de monte *Tayassu pecari* (Artiodactyla: Tayassuidae) en un bosque lluvioso costarricense

Mariana Altrichter, Carlos Drews, Eduardo Carrillo y Joel Sáenz<sup>1</sup>

## INTRODUCCIÓN

El chanco de monte *Tayassu pecari*<sup>(2)</sup>L. (1795) es una de las especies de mamíferos más amenazadas en el Neotrópico y su condición empeora debido a la pérdida de su hábitat y a la caza (Emmons 1984, Oliver 1990). Se conoce poco acerca de la dinámica de su población y su comportamiento. Los chanchos de monte se encuentran desde el sur de México hasta el norte de Argentina, y prefieren los bosques húmedos semicaducifolios no alterados (Sowls 1997). Son animales sociales, que viven en manadas de entre quince y hasta varios cientos de individuos (Sowls 1997). Esta especie ha sido caracterizada principalmente como frugívora en la Amazonía Peruana (Kiltie 1981, Bodmer 1989) y en el bosque lluvioso de Costa Rica (Altrichter *et al.* 2000).

En relación con la reproducción del chanco de monte se ha publicado realmente poco, algunas observaciones anecdóticas (Miller 1930, Leopold 1959, Sowls 1984) e investigaciones en la Amazonía Peruana (Gottdenker and Bodmer 1998) indican que los chanchos de monte se reproducen durante todo el año. De acuerdo con las sugerencias de Gottdenker y Bodmer (1998), este patrón de reproducción puede ser el resultado de las constantes precipitaciones, así como la disponibilidad de alimento durante el año. Sin embargo, en muchos bosques lluviosos

de Centroamérica, una marcada estacionalidad, delimitada por las precipitaciones, puede causar una producción de frutas variable durante el año, con periodos de escasez de alimento (Janzen 1983, Boinski 1986, Altrichter 1997). Por lo tanto, se podría intuir que los pecaríes que habitan en los bosques lluviosos de Centroamérica se reproducen de tal manera que tienen a sus crías durante los periodos de gran abundancia de alimento.

Los estudios acerca del saíno (*Tayassu tajacu*, L. 1758) de Arizona y el taguá (*Catagonus wagneri*, R. 1930) de Paraguay, sugieren que la proporción de sexos en adultos es casi equitativa en estas especies (análisis en Mayer y Brandt 1982, Sowls 1984, 1997). De modo que una proporción de sexos 1:1 en fetos de chanchos de monte en la Amazonía Peruana (Gottdenker y Bodmer 1998), y una proporción de sexos en adultos de 1.8 hembras por macho en una manada en la Amazonía Brasileña (Fragoso 1994) es la única información disponible en relación con esta especie. En este artículo se aborda la proporción de sexos en machos y hembras adultos, y la estacionalidad de reproducción de los chanchos de monte del bosque lluvioso de Costa Rica. Por lo tanto, la información brindada a través de la presente investigación es relevante para el diseño de estrategias de gestión, así como para la conservación de esta especie.

1 Publicado en: Revista de Biología Tropical, 49(1): 383-389, 2001

2 Para generalidades acerca de la historia natural de los pecaríes ver Mayer y Brandt (1982) y Sowls (1997).

## MATERIALES Y MÉTODOS

### Área de estudio

El estudio en cuestión se llevó a cabo en el Parque Nacional Corcovado (península de Osa), ubicado al sur de Costa Rica (8°26' a 8°39' N y 83°25' a 83°45' O). La extensión del parque es de cerca de 46 774 ha (García 1997), siendo la mayor parte “bosque muy húmedo tropical” de acuerdo con la clasificación de zonas de vida de Holdridge (1967). La estación seca va de diciembre a abril y la estación lluviosa, de mayo a noviembre. Octubre y noviembre son los meses de mayor precipitación (>500 mm/mes), mientras que febrero y marzo son los meses más secos (<100 mm/mes) (Vaughan 1981). La temperatura promedio anual es de 26°C y las precipitaciones van desde los 3800 mm en las llanuras hasta los 6500 mm en las montañas (Harthorn 1983), y la mayor parte del parque se encuentra en una llanura cubierta principalmente por bosque primario (Naranjo 1994).

### Observaciones

En primera instancia se obtuvo datos de nueve manadas de pecaríes, de las cuales se marcaron siete pecaríes correspondientes a cuatro manadas diferentes, colocándoles radiocollares. Además, se observaron dos manadas adicionales sin radiotransmisores de julio de 1996 a abril de 1997. Posteriormente, en el año de 1998, se marcaron tres manadas más con radiocollares y se registró la proporción de sexos entre ellas. La investigadora Mariana Altrichter y un asistente realizaron las observaciones, las cuales se efectuaron a una distancia de (5-15 m) durante la mayor parte de tiempo diurno posible, con el afán de aprovechar al máximo la luz del día.

Los pecaríes parecían acostumbrados a la presencia de los investigadores, de tal manera que les permitieron moverse en las cercanías y dentro de la manada sin huir. En este sentido, la observación de los animales no varió notablemente entre las estaciones porque el bosque es

perenne y porque la cohesión de la manada se mantiene casi constante durante el año (Campero 1999, Fragoso 1998). Además, se registró el número de cópulas, la actividad de amamantamiento, el porcentaje de recién nacidos y la composición de las manadas en número de machos y hembras.<sup>(1)</sup>

### Disponibilidad de frutas

Simultáneamente, se estimó la disponibilidad de componentes frutales en la dieta de los chanchos de monte en el Parque Nacional Corcovado (Altrichter 1997). Además, se utilizó un índice que incluía el número de árboles frutales y las cantidades de frutas en el suelo localizadas debajo de los árboles. En este sentido, la función del índice consiste en expresar un promedio mensual de disponibilidad de frutas.

### Apareamiento y amamantamiento

En lo relativo al apareamiento y amamantamiento, se registró la interactividad de apareamiento *ad libitum*, cuando se observaron interacciones entre los pecaríes, y se realizaron conteos concomitantes de todos los individuos visibles. También, se registraron actividades de amamantamiento durante las muestras de exploración en intervalos de 10 min., luego se registró el número de cópulas, así como la actividades de amamantamiento observadas todos los días y se calculó una tasa promedio por hora cada dos semanas y mensualmente. Estas tasas por hora permiten hacer comparaciones directas entre días y otros periodos de tiempo, ya que el periodo de observación difiere entre unidades.

Sin embargo, tales datos no proporcionan valores absolutos sobre las frecuencias totales de interacción en la manada, porque en determinados momentos sólo una parte de la manada era visible. De modo que los errores por omisiones en el conteo de cópulas que puedan existir en

<sup>1</sup> En el texto se ofrecen los valores promedio con su correspondiente desviación estándar.

nuestros registros *ad libitum* son posiblemente sistemáticos, y es poco probable que alteren los patrones descritos, debido a que ambos observadores y las condiciones de observación fueron constantes durante todo el estudio. Como el tiempo de observación difiere entre los días, se indicó la frecuencia de interacciones por hora de observación, a fin de facilitar la comparación.

### Proporción de sexos

Respecto a la proporción de sexos se utilizó el tamaño del cuerpo para asignar individuos a la clase adulta. De manera que la determinación del sexo fue posible porque el escroto de los machos adultos es claramente visible a corta distancia. Dado que durante 1996 y 1997 se determinó el sexo de cada individuo adulto en una única manada, se estimó la composición de las otras cinco manadas en número de machos y hembras a través de la utilización de dos sistemas indirectos.

En primer lugar, los sexos se registraron por grupos de al menos cinco animales adultos, y se asumió que la composición basada en número de machos y hembras de los grupos visibles a lo largo de muchas observaciones, sería una muestra aleatoria de la composición de la manada. Estos grupos no estaban aparte de la manada, pero correspondían a aquellos individuos directamente visibles para nosotros. En segundo lugar, se determinó diariamente la proporción de sexos de adultos seleccionados sistemáticamente por medio de muestras focales de comportamiento en días con cuatro o más animales focales (Altrichter 1997). Así las cosas, en el año 1998, todos los adultos de tres manadas fueron separados por sexo en repetidas ocasiones y, como las manadas se separaron y se agruparon en nuevas combinaciones durante el mismo año (1998), las proporciones de sexos reportadas aquí para estas tres manadas se consideran estadísticamente independientes respecto a los datos de 1996 y 1997.

## RESULTADOS

A través de los 10 meses de estudio, se observaron las manadas y se registró su comportamiento durante 71 días. El número de individuos en la manada variaba entre 21 y 70. El número de animales contabilizados durante las interacciones fue variable (entre 3-21), pero no se encontraron patrones o diferencias notorias en esta variación entre un mes y otro (Kruskal-Wallis ANOVA,  $p = 0.11$ ). No obstante, durante diciembre no se pudo hallar manadas de pecaríes.

### Frecuencia de cópulas y actividades de amamantamiento

La presente investigación permitió observar 33 cópulas, determinando que la frecuencia de cópulas por hora de observación varió significativamente entre periodos de 15 días durante el estudio (Fig. 1, Kruskal-Wallis ANOVA,  $p < 0.05$ ). Así mismo, hubo una mayor frecuencia durante los primeros 15 días de febrero, con un promedio de  $0.72 \pm 0.17$  cópulas por hora. Tampoco, se observaron cópulas durante setiembre, octubre, noviembre y abril. Además, la frecuencia de estas fue significativamente más alta en la estación seca ( $0.45/h \pm 0.16$ ) que en la estación lluviosa ( $0.16/h \pm 0.09$ ) (Mann-Whitney U-test,  $p < 0.05$ ).

Las camadas concebidas en febrero, que es el periodo de mayor actividad de apareamiento (Fig. 1), nacieron durante los meses de máxima disponibilidad de frutas, según se vió reflejado en los periodos de mayor actividad de amamantamiento en agosto (Fig. 2). Además, se logró observar 46 actividades de amamantamiento, en este sentido, la frecuencia de estas actividades fue mayor en los últimos 15 días de agosto ( $2.22$  actividades/h), y no se observó amamantamiento de enero a abril (Fig. 2, Kruskal-Wallis ANOVA,  $p < 0.001$ ). También se observó que algunas crías lactantes medían tres cuartas partes del tamaño de la madre.

Figura 1.

Frecuencia de cópulas de los chanchos de monte en intervalos de 15 días entre julio de 1996 y abril de 1997, en el Parque Nacional Corcovado, Costa Rica (para los métodos, véase el texto). En algunos meses hubo un solo intervalo de 15 días de observaciones. No se observaron pecaríes en diciembre.

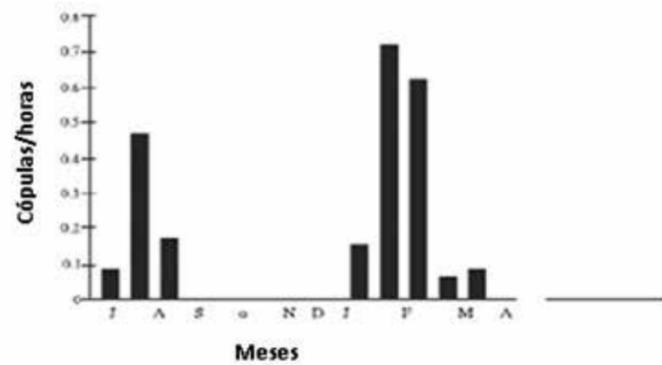
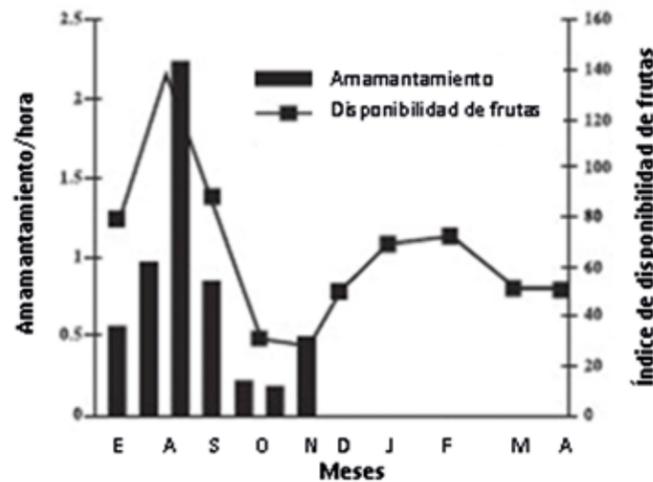


Figura 2.

Frecuencia de amamantamiento y disponibilidad de frutas para los chanchos de monte en intervalos de 15 días entre julio de 1996 y abril de 1997, en el Parque Nacional Corcovado, Costa Rica. En algunos meses hubo solo 15 días de intervalo de observaciones. No se observaron pecaríes en diciembre.



Cuadro 1.

Proporción de sexos en chanchos de monte adultos viviendo en manadas en libertad con sesgo hacia las hembras.

Manada	Método 1	Método 2	Método 3
1	1.8 (3)	2.3 (5)	2 (21)
2	1.5 (9)	2.0 (3)	
3	1.6 (9)	1.6 (9)	
4	1.4 (6)	1.6 (13)	
5	0.8 (2)	1.2 (1)	
6	1.2 (8)		
7			1.4 (44)
8			2.0 (42)
9			1.7 (35)
10			1.8 (25)

Los números indican la proporción de hembras en relación con los machos. Método 1= Proporción de sexos promedio en observaciones de n grupos en la manada. Método 2= Proporción de sexos promedio diaria en individuos elegidos aleatoriamente para muestras focales de comportamiento en n días. Método 3= Todos los n adultos de la manada fueron separados por sexo por medio de observación directa. El número de individuos observados n se muestra entre paréntesis. Manada 10: Fragoso (1994), otros: este estudio.

### Proporción de sexos

Respecto a la proporción de sexos, se rechaza la hipótesis nula de que en las manadas de chanchos de monte hay igual probabilidad de observar una proporción de sexos sesgada hacia los machos o hacia las hembras en los adultos. Debido a que en ocho de nueve manadas observadas en este estudio, la proporción de sexos en adultos fue casi invariablemente sesgada hacia las hembras (prueba binomial,  $n = 9$  manadas,  $p < 0.05$ , Cuadro 1). La proporción de sexos promedio en adultos de cuatro manadas donde todos los adultos fueron separados por sexo por medio de observación directa fue de 1.8:1. La proporción de sexos promedio en adultos obtenida de observaciones conjuntas de grupos de pecaríes pertenecientes a seis manadas fue de 1.7:1, lo que corresponde a un  $63\% \pm 2.4$  hembras ( $n = 31$  observaciones de grupo). La proporción de sexos promedio diaria en adultos de individuos seleccionados aleatoriamente de entre seis manadas fue de 1.4:1, lo que corresponde a un  $59\% \pm 3.7$  hembras ( $n = 34$  días con cuatro o más animales focales). Las unidades que contribuyen a los promedios de los dos últimos métodos indirectos no son estadísticamente independientes porque las mismas manadas y, a veces probablemente los mismos individuos, fueron muestreados en repetidas ocasiones para la obtención de datos sobre proporción de sexos.

### Presencia de recién nacidos

Los números más altos en cuanto a recién nacidos (un mes de edad o menos) se registraron entre julio y agosto (entre 15.2% - 31.6% de la manada) y los más bajos en febrero, mes en el que casualmente, se logró ver un solo recién nacido entre todas las manadas bajo observación, sin embargo este recién nacido desapareció a las tres semanas de nacimiento. De hecho, los números más bajos de recién nacidos se registraron en enero, marzo y abril, con cero observaciones de recién nacidos.

## DISCUSIÓN

### Estacionalidad de apareamiento

A diferencia de los patrones no estacionales de reproducción observados en los chanchos de monte y en los saínos en la Amazonía Peruana (Gottdenker y Bodmer 1998), el *T. pecari* del Parque Nacional Corcovado es un reproductor estacional con dos periodos máximos de actividad de apareamiento, ya que las interacciones de apareamiento ocurrieron principalmente en febrero y en marzo, y en menor grado en julio y agosto. Efectivamente, la mayor abundancia de recién nacidos observada entre junio y agosto es producto de las actividades de apareamiento entre febrero y marzo, tomando como base una gestación de alrededor de cinco meses (Roots 1966, Sowls 1997).

Este patrón también se confirmó por medio de la actividad de amamantamiento que alcanzó su periodo máximo a finales de agosto. Además, durante el año previo a este estudio (de abril de 1995 a marzo de 1996) se observó en una manada algunos recién nacidos cada mes, con periodos altos durante los meses antes mencionados (datos no publicados). Lo anterior indica que las actividades de apareamiento fértil pueden darse durante todo el año, no obstante, no son muchos los casos en que la preñez es resultado de las actividades de apareamiento de julio y agosto en el bosque lluvioso de las llanuras del sur de Costa Rica.

En otras latitudes, donde hay diferencias en la disponibilidad de recursos entre la estación seca y la estación lluviosa (Texas: Bissonette 1982, Arizona: Day 1985, Guayana Francesa: Henry 1994), los partos de los saínos ocurren durante la estación lluviosa, periodo de mayor disponibilidad de fruta. El mismo patrón se ha observado en los taguás en la región del Chaco (Sowls 1997). Sin embargo, en el Parque Nacional Corcovado no es sencillo establecer una relación entre la disponibilidad de las frutas que consumen los pecaríes y los patrones de precipitación, ya

que las temporadas de mayor disponibilidad de frutas para los pecaríes van de julio a setiembre, y de enero a marzo (Altrichter 1997).

Por lo tanto, las camadas concebidas en el periodo de mayor actividad de apareamiento (febrero) nacen durante los meses de mayor disponibilidad de frutas, pues el momento de mayor actividad de amamantamiento es de gran demanda de nutrientes. De modo que si las hembras quedaran preñadas durante las actividades de apareamiento que se dan entre julio y agosto, las camadas nacerían durante los meses de menor disponibilidad (noviembre y diciembre). En este sentido, como no se pudo encontrar ninguna manada en diciembre, no se sabe si hubo nacimientos durante ese mes. Sin embargo, no se observaron crías jóvenes en enero. La ausencia de crías jóvenes en enero también podría ser por la alta tasa de mortalidad en juveniles debido a la escasez de alimento al final del año (Altrichter 1997), o por muertes a finales de noviembre y diciembre cuando los pecaríes se desplazan fuera de los límites del Parque Nacional Corcovado y están más expuestos a la caza (Altrichter 2000).

### Proporción de sexos

Los datos publicados hasta ahora sugieren que la proporción de sexos al momento del nacimiento y durante la edad adulta en pecaríes es de casi 1:1 (análisis en Sowls 1997). En los taguás, la proporción de sexos en adultos de los especímenes colectados y de 12 adultos pertenecientes a cinco manadas fue básicamente 1:1 (Mayer y Brandt 1982). Los datos agrupados de cinco manadas de saínos en Arizona reportaron una proporción de sexos de 1.0 hembras a 0.65 machos para todas las clases de edad combinadas (Mayer y Brandt 1982, calculados a partir de los datos en Neal 1959 y Schweinsburg 1971). Las proporciones de sexos son casi de 1:1 entre los cohortes de mayor edad (Sowls 1974). En la población de saínos en Arizona, la proporción de sexos en muestras numerosas de especímenes colectados fue de casi 1:1 (Knipe 1957, Sowls

1966, Mayer y Brandt 1982). Y, en otro estudio, la proporción de sexos promedio de 11 manadas de saínos se mantuvo 1:1 (Bissonette 1982). Una de las manadas de siete saínos de la cuenca del Amazonas estaba compuesta por cuatro hembras adultas y tres machos adultos (Fragoso 1994).

No obstante, los reportes de fetos y recién nacidos de saínos sugieren una proporción de sexos algo sesgada hacia las hembras durante el desarrollo temprano, aunque los datos en cada estudio no variaron significativamente de la proporción 1:1 (Sowls 1966, 1984, Low 1970, Hellgren *et al.* 1995, Gottdenker y Bodmer 1998). En ocho muestras separadas procedentes de Arizona y Texas (Sowls 1966, 1984, Low 1970) las hembras representaron entre el 53% y el 66% de los animales y sólo dos estudios reportaron 47% y 42.1% de hembras entre los fetos (Hellgren *et al.* 1995, Gottdenker y Bodmer 1998, respectivamente)

De acuerdo con lo anterior, Sowls (1984, p. 82) sugiere que la proporción de sexos es sesgada hacia las hembras en el momento del parto y varía gradualmente hacia los machos en los cohortes de mayor edad en los animales cazados. En nuestro estudio, la proporción de sexos en chanchos de monte adultos estuvo sesgada significativamente hacia las hembras; con una variación de entre 1.4:1 y 1.8:1, dependiendo de la metodología utilizada. La proporción de sexos promedio de cuatro manadas en las que todos los adultos fueron separados por sexo a través de la observación directa fue de 1.8:1, igual a la proporción de sexos de 25 adultos de una manada de chanchos de monte en la cuenca del Amazonas reportada por Fragoso (1994). La composición por sexos y edad en manadas de saínos individuales refleja la demografía poblacional como un todo y no como resultado de las subdivisiones conductistas como sucede en las manadas de machos jóvenes o los harenes en otros ungulados (Sowls 1984).

Por lo tanto, se asume que esta conclusión aplica a los chanchos de monte también, porque no ha sido común observar machos sin pareja, manadas de machos jóvenes o aparentes harenes en la población de nuestro estudio, además se desconoce el factor que determina el sesgo hacia las hembras. La exposición diferencial a la caza podría contar al menos parcialmente para la alta mortalidad de los machos *T. pecari*. En relación con la caza de chanchos de monte, ésta continúa en la periferia y dentro de los límites del parque nacional (Altrichter 2000), en este particular se observó que los machos adultos tienden a quedarse detrás de la manada, haciendo frente a las situaciones amenazantes, mientras que las hembras y los jóvenes huyen.

Sin embargo, la mortalidad diferencial en los machos, parece común en los mamíferos, incluso en los humanos (análisis en Trivers 1985, p.301-314), una tendencia que da como resultado proporciones de sexos en adultos sesgadas hacia las hembras. También, se presume una marcada mortalidad diferencial de los machos en especies que presentan una amplia variación en el éxito reproductivo de los machos (por ejemplo, Trivers 1985). Por lo tanto, se intuye que, en los chanchos de monte, hay una fuerte competencia entre machos por las hembras y que prevalece el sistema de apareamiento poliginico.

En conclusión, los estudios comparativos de la socioecología de los pecaríes son necesarios para entender las diferencias en este grupo de ungulados neotrópicos. Ya que, se descubrió que la estacionalidad reproductiva de los chanchos de monte en el bosque lluvioso de las llanuras de Centroamérica está asociada a los cambios en la disponibilidad de frutas. De modo que la relación entre una gran disponibilidad de alimento y las temporadas con mayor número de nacimientos es común en varias poblaciones de pecaríes en los entornos estacionales. Sin embargo, los pecaríes de la Amazonía Peruana no son reproductores estacionales. Del mismo modo, la proporción de sexos sesgada hacia las hembras en

chanchos de monte adultos en el bosque lluvioso de Costa Rica contrasta con las proporciones de sexos equitativas reportadas en saínos y taguás. Finalmente, al entender las diferencias de hábitat dentro del rango de distribución de los pecaríes es posible aclarar las diferencias en sus patrones reproductivos.

## AGRADECIMIENTOS

Se extiende un agradecimiento a Omar Laquis por su valiosa ayuda en el campo. A Ricardo Ferrari y a dos evaluadores anónimos quienes revisaron y mejoraron considerablemente las versiones previas de este manuscrito. Además, la presente investigación contó con el apoyo de la Sociedad para la Conservación de la Vida Silvestre, el Fondo Mundial para la Naturaleza (WWF, por sus siglas en inglés) y el Programa Regional en Manejo de Vida Silvestre de la Universidad Nacional de Costa Rica. También, agradecemos al Ministerio de Ambiente y Energía de Costa Rica, que autorizó nuestra investigación en el Parque Nacional Corcovado.

## BIBLIOGRAFÍA

Altrichter, M. (1997). *Estrategia de alimentación y comportamiento del chanco cariblanco *Tayassu pecari* en un bosque húmedo tropical de Costa Rica*. Tesis de maestría. Heredia, Costa Rica: Universidad Nacional.

Altricher, M. (2000). Importancia de los mamíferos silvestres en la dieta de pobladores de la península de Osa, Costa Rica. *Revista Mexicana de Mastozoología* 4: 99-107.

Altricher, M., Sáenz, J., Carrillo, E. & Fuller, T. (2000). Dieta estacional del *Tayassu pecari* (Artiodactyla: Tatassuidae) en el Parque Nacional Corcovado, Costa Rica. *Rev. Biol. Trop.* 48: 689-702.

Bissonette, J.A. (1982). *Ecology and social behavior of the collared peccary in Big Bend National Park, Texas*. Washington: U.S. Dept. of the Interior, National Park Service. National Park Service scientific monograph series 16.

Bodmer, R.E. (1989). *Frugivory in amazon ungulates*. Tesis doctoral. Michigan: Universidad de Michigan.

Boinski, S.H. (1986). *The ecology of squirrel monkeys in Costa Rica*. Tesis doctoral. Austin, Texas: Universidad de Texas.

Campero, H. (1999). Variación y estructura genética dentro y entre grupos de chanchos de monte *Tayassu pecari* en el Parque Nacional Corcovado, Costa Rica. Tesis de maestría. Heredia, Costa Rica: Universidad Nacional.

Day, G.I. (1985). *Javelina, research and management in Arizona*. Phoenix, Arizona: Arizona Game and Fish Department.

Emmons, L.H. (1984). Geographic variation in densities and diversities of non-flying mammals in Amazonia. *Biotropica* 16: 210-222.

Fragoso, J.M. (1994). *Large mammals and the community of an Amazonian rain forest*. Tesis doctoral. Florida: Universidad de Florida.

Fragoso, J.M. (1998). Home range and movement patterns of white-lipped peccary (*Tayassu pecari*) herds in the Northern Brazilian Amazon. *Biotropica* 30: 458-469.

García, R.V. (1997). *Biología de la conservación y áreas silvestres protegidas: situación actual y perspectivas en Costa Rica*. Heredia, Costa Rica: Instituto Nacional de Biodiversidad.

Gottdenker, N. & Bodmer, R.E. (1998). Reproduction and productivity of white-lipped and collared peccaries in the Peruvian Amazon. *J. Zool. Lond.* 245: 423-430.

Hartshorn, G.S. (1983). Plants. En *D. H. Janzen: Costa Rican natural history* (pp. 118-157). Chicago, Illinois: Universidad de Chicago.

Hellgren, E.C., Synatzke, D.R., Oldenberg, P.W. & Guthery, F.S. (1995). Demography of a collared peccary population in South Texas. *J. Wildl. Mgmt.* 59: 153-163.

Henry, O. (1994). Saisons de reproduction chez trois Rongeurs et un Artiodactyle en Guyane Française, en fonction des facteurs du milieu et de l'alimentation. *Mammalia* 58: 183-200.

Holdridge, L. (1967). *Life Zone Ecology*. San José, Costa Rica: Tropical Science Center.

Janzen, D.H. (1983). *Costa Rican natural history*. Chicago, Illinois: Universidad de Chicago.

Kiltie, R.A. (1981). Stomach contents of rain forest peccaries (*Tayassu tajacu* and *T. pecari*). *Biotropica* 13: 235-236.

Knipe, T. (1957). *The javelina in Arizona*. Wildl. Bull. No 2. Ariz: Game and Fish Department.

Leopold, A.S. (1959). *Wildlife of Mexico: the game birds and mammals*. Los Ángeles, California: University of California Press.

Low, W.A. (1970). *The influence of aridity on reproduction in the collared peccary *Dicotyles tajacu* (Linn.) in Texas*. Tesis doctoral. Vancouver: Universidad de British Columbia.

Mayer, J.J. & Brandt, P.N. (1982). Identity, distribution and natural history of the peccaries, Tayassuidae. En *Mares, M. A. & H. H. Genoways: Mammalian biology in South America* (pp. 433-455). Universidad de Pittsburgh, Pensilvania: Publication Series Py-matuning Laboratory of Ecology.

Miller, F.N. (1930). Notes on some mammals of southern Matto Grosso, Brazil. *J. Mamm.* 11:18.

Naranjo, E.P. (1994). *Abundancia, uso de hábitat y hábitos de alimentación del tapit *Tapirus bairdii* en un bosque tropical húmedo en Costa Rica*. Tesis de maestría. Heredia, Costa Rica: Universidad Nacional.

- Neal, B.J. (1959). A contribution on the life history of the collared peccary in Arizona. *Am. Midl. Nat.* 61: 177-190.
- Oliver, W.L.R. (1990). Pigs and peccaries group report. *Boletín Species de la IUCN/SSC* 13-14: 80-82.
- Roots, C.G. (1966). Notes on the breeding of the white-lipped peccaries at Dudley Zoo. *Int. Zoo Ybk.* 6: 198-625.
- Schweinsburg, R.E. (1971). The home range, movement and herd integrity of the collared peccary in Southern Arizona. *J. Wildl. Mgmt.* 35: 433-460.
- Sowls, L.K. (1966). Reproduction in the collared peccary (*Tayassu tajacu*). En *I. W. Rowlands: Comparative biology of reproduction in mammals* (pp. 155-172). Londres: Zool. Soc.
- Sowls, L.K. (1974). Social behavior of the collared peccary, *Dicotyles tajacu* L. En *V. Geist & F. Walther: The behaviour of ungulates and its relation to management* (pp. 144-165). Morges, Suiza: IUCN.
- Sowls, L.K. (1984). *The Peccaries*. Tucson, Arizona: Universidad de Arizona.
- Sowls, L.K. (1997). *Javelinas and other peccaries: their biology, management and use*. Texas: Texas A&M University, College Station.
- Trivers, R. (1985). *Social Evolution*. California: Benjamin Cummings, Menlo Park.
- Vaughan, C. (1981). *Parque Nacional Corcovado. Plan de manejo y desarrollo*. Heredia, Costa Rica: Universidad Nacional.

## Supervivencia de los chanchos de monte en Costa Rica

Todd K. Fuller, Eduardo Carrillo y Joel C. Saenz<sup>2</sup>

efectuó el estudio inicial, posiblemente por la caza furtiva (Carrillo et al. 2000). Por lo tanto, la protección dentro de una de las áreas protegidas de mayor importancia en el país podría no ser suficiente para asegurar la persistencia de la población de pecaríes.

La conservación de una especie poco común pero de importancia ecológica y cultural como el chanco de monte (Kiltie 1980; Roldan y Simonetti 2001) requiere decisiones de gestión basadas en investigaciones sólidas. Sin embargo, hacen falta datos demográficos cuantitativos adecuados acerca de los chanchos de monte (Mayer y Wetzel 1987). Esto es importante porque las especies de mamíferos de cuerpo grande como los pecaríes son más vulnerables a la extinción que las de cuerpo pequeño (Bodmer et al. 1997). En referencia a esto Gottdenker y Bodmer (1998) reportaron que los chanchos de monte tienen menos productividad reproductiva que los simpátricos saínos (*Tayassu tajacu*) y, por lo tanto, sugieren que serían más susceptibles a los efectos de la caza.

Desde el punto de vista demográfico, los chanchos de monte deberían, por tanto, tener mayores índices de supervivencia que los saínos, y los efectos adicionales de la caza furtiva en áreas protegidas podrían resultar fácilmente en una disminución de la población. Tomando en cuenta los resultados antes citados acerca de la abundancia de pecaríes dentro o cerca del PNC, se estableció un estimado de supervivencia estacional, así como de los índices de mortalidad por causa específica de los chanchos de monte adultos. De modo que la presente investigación

### INTRODUCCIÓN

Los chanchos de monte, *Tayassu pecari*, son una especie de ungulados cada vez menos común (marzo 1995) y una de las principales presas de los jaguares (*Panthera onca*) que se encuentran en peligro de extinción (Chinchilla 1997), ya que puede ser una especie cinagética más importantes para los cazadores del Neotrópico (Donkin 1985; Redford y Robinson 1987; Bodmer et al. 1994). Sin embargo, la caza excesiva es probablemente la principal causa de su desaparición en los últimos tiempos (Peres 1996), y este cambio biótico también puede tener repercusiones importantes en los ecosistemas del Neotrópico (Roldan y Simonetti 2001).

Durante las últimas décadas, Costa Rica ha sido uno de los países más reconocidos por tener una gran extensión de áreas protegidas dentro sus fronteras, y precisamente los 418 km<sup>2</sup> del Parque Nacional Corcovado (PNC) constituyen probablemente el área con la mayor población de chanchos de monte. En 1990 se realizaron estudios acerca de los mamíferos dentro del PNC e inmediatamente fuera de él, en las reservas forestales donde eran legales algunas actividades de caza restringida (Carrillo et al. 2000). Sin embargo, la abundancia de los chanchos de monte fue mayor dentro del PNC, probablemente porque ahí existe protección legal.

En virtud de lo anterior, resulta preocupante que los estudios de seguimiento realizados dentro de los límites del PNC en 1992 y 1994 sugieran que la abundancia de pecaríes podría estar disminuyendo incluso ahí desde que se

<sup>2</sup> Publicado en: *Canadian Journal of Zoology*. 80: 586-589 (2002)



Foto 15 de: Programa Jaguar

tiene como objeto de estudio ofrecer una evaluación inicial de la influencia de la caza furtiva en la supervivencia de los chanchos de monte en el área.

## Área de estudio

El PNC está ubicado en la mitad occidental de la Península de Osa en la costa del Pacífico Sur de Costa Rica. El estudio se concentró cerca de la estación de guardaparques Sirena, en la costa, (8°30' N, 48°30' O), en un área rodeada de bosques secundarios que había estado constituida por fincas cuando se estableció el PNC en 1975 (Boinski 1987). El acceso a Sirena es limitado, sin embargo hay una pista de aterrizaje, además existen accesos alternativos, ya sea por medio de una embarcación pequeña oceánica (no hay muelle), un sendero de 22 km entre montañas, o bien una caminata de 20 km a lo largo de la playa en marea baja. Sirena está a 14 km del límite más cercano del parque donde Carrillo et al. (2000) realizó su estudio de pecaríes durante 1990–1994.

El clima es cálido y húmedo, con una temperatura anual promedio de 25°C. La precipitación anual promedio es de 4000 mm, con mayor precipitación pluvial de junio a setiembre (~600 mm/mes), un poco menos de precipitaciones de octubre a enero (~530 mm/mes) y menor precipitación de febrero a mayo (~200 mm/mes). En el PNC, se presentan dos zonas de vida, por un lado el bosque muy húmedo tropical a baja altura (45% del parque ≤50 m sobre el nivel del mar (msnm)), y por otro lado, el bosque pluvial premontano a mayor altura (50–745 msnm; Tosi 1969).

Como resultado del relativo aislamiento del área, la vida silvestre es abundante y diversa. En el PNC existe la mayoría de los mamíferos de Costa Rica que viven en los bosques húmedos (Vaughan 1981). Entre los depredadores conocidos de los pecaríes (incluyendo los simpátricos pero menos numerosos saínos) se encuentran los jaguares y los pumas (*Puma concolor*) (Chinchilla 1997; Carrillo 2000).

## MÉTODOS

El método empleado para efectuar el estudio consistió en capturar los pecaríes entre febrero de 1995 y enero de 1998 utilizando trampas de caja de 100 × 100 × 150 cm, y lanzándoles dardos a los animales en vida libre con el sistema de dardos Telinject (Fragoso 1994). Las trampas de caja fueron colocadas en áreas que se sabía que eran frecuentadas por los pecaríes y se utilizaron bananos o frutas de la palma de aceite como cebo. Para lanzar los dardos, los investigadores se escondieron cerca de los senderos más utilizados por los pecaríes y (después de marcar al primero de los pecaríes) cerca de los animales radiomarcados previamente (ver más adelante), posteriormente, esperamos hasta que los animales que eran nuestro objetivo estuvieran a unos 15 m.

En el momento en que los pecaríes estaban en la mira, fueron inmovilizados con 15 mg de ketamina/kg (100 mg/mL; Laboratorios Bristol, Sircusa, Nueva York 13201, Estados Unidos) mezclados con 5 mg de Rompún (xilacina)/kg (100 mg/mL; Mobay Corporation, División de Salud Animal, Kansas 66201, Estados Unidos) aplicados con una pistola de dardos. Los animales en trampas fueron inyectados con una jeringa bastón de 1.5 m., y los pecaríes que no estaban totalmente sedados con el primer dardo recibieron medias dosis adicionales según fuera necesario. Cada animal capturado fue pesado, medido, examinado para determinar sexo y edad, y marcado con un radiocollar con “sensor de mortalidad” (MD 400D, Telonics, Mesa, Arizona 85204, Estados Unidos) y una etiqueta plástica de color de 2.5 cm de diámetro (Rototags, Dalton House, Newtown Road, Henley-on-Thames, Oxon, RG9 1HG, Reino Unido) en cada oreja.

Cabe aclarar que todos los pecaríes marcados con radiocollar eran miembros de una manada muy numerosa de aproximadamente 200 animales, que se mueven cada año en un área de alrededor de 35 km<sup>2</sup> cerca de Sirena (Carrillo 2000). Las radioseñales de los pecaríes fueron

monitoreadas al menos cada semana desde 1995 hasta 1998, y cada mes desde 1999 hasta 2001. Cuando los collares no se movían durante un intervalo de 12 horas, la frecuencia del pulso se duplicaba; esto indicaba que un animal marcado había muerto o su collar se había desprendido. Los radiotransmisores tenían suficiente potencia para durar 3 años, aunque se tenía conocimiento (con base en observaciones directas) de algunos que duraban periodos mayores (hasta 40 meses) o menores (tan solo 20 meses).

En vista de esto, se localizaron los collares en modo de mortalidad y se examinó el sitio y/o el cuerpo del animal muerto. Las causas de muerte fueron categorizadas como caza furtiva cuando se encontraron collares cortados o enterrados o cuando se halló los cuerpos de los animales desollados o vestigios de muerte indiscriminada; depredación, si había huellas o marcas de dientes del depredador y/o eran evidentes otras heridas en el cuerpo del animal (los pumas también enterraban los cuerpos debajo de las hojas de los árboles y otros materiales); accidentes, cuando esto se podía deducir de las circunstancias; y desconocido (pero no por caza furtiva), cuando la causa no era identificable (generalmente porque la muerte había ocurrido en un lapso de dos semanas antes de encontrar el cuerpo del animal y cuando no había indicación de que los humanos hubieran dado muerte o desollado el animal).

Además, se utilizó el programa informático MICROMORT (Heisey y Fuller 1985; que ofrece T.K.F.) para calcular los índices de supervivencia anual y estacional, así como los índices de mortalidad por causa específica de los pecaríes con radiocollar por sexo y edad. Para este estudio, el año se dividió en tres intervalos, de modo que estos intervalos se basaron en la frecuencia de nacimientos (junio-setiembre), cuando la población de pecaríes está en su más alto nivel, y las estaciones en las que la producción frutal de los árboles y los niveles de las precipitaciones

eran similares (octubre-enero y febrero-mayo; Carrillo 2000). En los cálculos se asumió que los índices de supervivencia diarios eran similares dentro de los intervalos, ya que nada en los datos que se habían adquirido sugería lo contrario. También, se asumió que las muertes ocurrieron en algún punto entre la última ubicación del animal, cuando se sabía que estaba vivo, y la fecha en que se hubiera escuchado un primer signo de mortalidad.

Respecto a la ubicación de los animales, se supo acerca del destino de todoexcepto de tres (dos hembras y un macho), de los cuales no se sabe

con certeza si murieron, o el collar dejó de funcionar, o bien si estaban vivos al final del estudio. En el caso de los tres animales cuyo destino fue desconocido, se calculó los índices de supervivencia primero asumiendo que sus collares habían dejado de funcionar o que se habían salido del área de estudio (es decir, que estaban vivos el último día de contacto) y, después, que habían muerto y que la causa de su muerte produjo la pérdida de la señal de radio. Para la comparación de todos los índices, se valoraron las diferencias utilizando estadísticas z (Heisey y Fuller 1985), y  $\alpha$  se estableció en  $P < 0.05$ .

**Cuadro 1.**

**Índices de supervivencia (Heisey y Fuller 1985) de los chanchos de monte adultos con radiocollar (25 hembras y 11 machos) monitoreados en el Parque Nacional Corcovado, en la parte sur de Costa Rica, durante febrero 1995 – febrero 2001.**

Intervalo	Número de días/intervalo	Hembras			Machos		
		Número de días de seguimiento por radiocollar	Índice	5% CI	Número de días de seguimiento por radiocollar	Índice	5% CI
Junio-setiembre	122	7380	.97	.92-1.00	3895	.00	—
Octubre-enero	123	7302	.87	.80-0.96	4266	.97	.92-1.00
Febrero-mayo	120	6917	.92	.85-0.99	3533	.97	.90-1.00
Anual		21699	.78	.68-0.88	11694	.94	.86-1.00

**Cuadro 2.**

**Índices anuales por sexo y mortalidad por causa específica (Heisey y Fuller 1985) de los chanchos de monte adultos con radiocollar (25 hembras y 11 machos) monitoreados en el Parque Nacional Corcovado, en la parte sur de Costa Rica, durante febrero 1995 – febrero 2001.**

Causa	Hembras		Machos	
	Índice	95%CI	Índice	95%CI
Caza furtiva	0.04	0.00-0.09	0.03	0.00-0.10
Depredación				
Jaguar	0.03	0.00-0.07	0.00	-----
Puma	0.01	0.00-0.04	0.00	-----
Accidente	0.02	0.00-0.05	0.03	0.00-0.08
Desconocido (pero no por caza furtiva)	0.12	0.04-0.20	0.00	-----

## RESULTADOS

Luego de que se capturaron y se colocaron radiocollares en 25 hembras y 11 machos pecaríes adultos, no se detectó diferencias de supervivencia entre sexos, de un año a otro, de modo que los datos fueron agrupados; tampoco se identificaron diferencias estacionales ( $P > 0.11$ ; Cuadro 1). Respecto a la supervivencia anual en los pecaríes hembra, ésta fue menor (0.78) que en los pecaríes macho (0.94) ( $z = 2.426$ ,  $P = 0.042$ ). Y, en el caso de los tres animales cuyo destino no se pudo determinar, los índices de supervivencia anual, si hubieran muerto (hembras = 0.75; machos = 0.91), no fueron diferentes de los índices de supervivencia anual si todos se mantuvieran vivos, sin embargo los mismos fueron indicadores de una diferencia entre sexos.

Los índices de muerte por caza furtiva (tasa anual = 0.03–0.04) y por accidentes (0.02–0.03) fueron similares para las hembras y para los machos (Cuadro 2). Sin embargo, solo las hembras murieron por depredación (tanto por jaguares como por pumas; total 0.04) y la causa de la mayoría de las muertes en el caso de las hembras (0.12; Cuadro 2) fue desconocido (pero no fue por caza furtiva).

## DISCUSIÓN

Estudios recientes han indicado que cuando no hay hábitats extensos (es decir, que van de entre 5 a 10 veces el tamaño de los de saínos), no fragmentados y diversos disponibles, los chanchos de monte son más susceptibles a la extinción local por caza furtiva o legal (Peres 1996; Frago 1999; Cullen et al. 2000). Además, como el potencial reproductivo de los chanchos de monte es de casi un 34% menos que el de los saínos (Gottdenker y Bodmer 1998), sus índices de supervivencia real deben estar más o menos por encima de los índices de supervivencia de los saínos en circunstancias similares.

Como podría suponerse, la supervivencia de los saínos varía de acuerdo con la tasa de cosecha. En Texas, las tasas de poblaciones de mayor cosecha se encontraban entre 0.65–0.73 (Hellgren et al. 1995), 0.85 en el caso de las poblaciones de cosecha moderada (Gabor y Hellgren 2000), y 0.87–0.90 en poblaciones sin cosecha (Hellgren et al. 1995). En comparación, el índice de supervivencia que calculamos para las hembras adultas (0.78) en poblaciones que se suponen sin cosecha parece bajo, incluso con un índice de caza furtiva de 0.03. Se reconoce que el intervalo de confianza (CI) es amplio y que el límite superior (0.88) es igual al de los pecaríes sin cosecha. Además, la supervivencia de los saínos simpátricos en el PNC puede ser menor que en Texas, pero no se contó con datos pertinentes. No obstante, se registró la caza furtiva en chanchos de monte machos y hembras, y la supervivencia de las hembras no fue notablemente mayor que la de los saínos en otras partes. Por lo tanto, no vemos razón para ser demasiado optimistas en relación con el futuro de los chanchos de monte en el PNC.

No obstante, se pueden aumentar los esfuerzos en contra de la caza furtiva o se pueden identificar áreas más extensas de protección total, para asegurar de una mejor manera que los pecaríes del PNC no correrán con la misma suerte de aquellos en la mayor parte del resto de América Central; sin embargo, los datos obtenidos sugieren que estas acciones garantizarían viabilidad poblacional. Ya que muchos de los casos de muerte por causas desconocidas, en las hembras con radiocollar de nuestro estudio, se deben a depredación, pero el manejo de depredadores en el parque nacional no es una opción realista para aumentar la supervivencia de los pecaríes.

No obstante, los esfuerzos por disminuir la caza furtiva y aumentar el tamaño del área protegida pueden ser prudentes todavía, si se debe encontrar un equilibrio entre protección adecuada

y uso razonable; de lo contrario, no se podrán satisfacer ni las necesidades de los pecaríes ni las de los humanos. Este estudio sugiere que las áreas protegidas de un tamaño relativamente extenso son fundamentales para mantener las poblaciones de chanchos de monte en todo su rango, especialmente considerando los procesos estocásticos de la población y el permanente aumento de la población humana.

## AGRADECIMIENTOS

La National Geographic Society, la Sociedad para la Conservación de la Vida Silvestre (oficina en Centroamérica), el Servicio de Pesca y Fauna Silvestre de los Estados Unidos, la Universidad Nacional de Costa Rica, Ammonite Company e Idea Wild aportaron los fondos que permitieron el trabajo de campo. Agradecemos la colaboración en el campo de A. Díaz, J. Meyer, F. Wolf, S. Durno, E. McCain, R. Perez, R. Arias y J. Villalobos, y especialmente de M. Altrichter y H. Campero. Asimismo, agradecemos la ayuda de L. Leon y los guardaparques del Parque Nacional Corcovado E. Hellgren, L. Salas, P. Zahler, K.E. Kunkel, y un revisor anónimo que gentilmente leyó el manuscrito y aportó valiosos comentarios.

## BIBLIOGRAFÍA

- Bodmer, R.E., Fang, T.G., Moya, I.L. & Gill, R. (1994). Managing wildlife to conserve Amazonian forests: population biology and economic considerations of game hunting. *Biol. Conserv.* 67: 29–35.
- Bodmer, R.E., Eisenberg, J.F. & Redford, K.H. (1997). Hunting and the likelihood of extinction of Amazonian mammals. *Conserv. Biol.* 11: 460–466.
- Boinski, S. (1987). Habitat use by squirrel monkeys (*Saimiri oerstedii*) in Costa Rica. *Folia Primatol.* 49: 151–167.
- Carrillo, E. (2000). *Ecology and conservation of white-lipped peccaries and jaguars in Corcovado National Park, Costa Rica*. Tesis de doctorado. Amherst: Universidad de Massachusetts.
- Carrillo, E., Wong, G. & Cuarón, A.D. (2000). Monitoring mammal populations in Costa Rican protected areas under different hunting restrictions. *Conserv. Biol.* 14: 1580–1591.
- Chinchilla, F. (1997). Diets of *Panthera onca*, *Felis concolor* and *Felis pardalis* (Carnivora: Felidae) in Parque Nacional Corcovado, Costa Rica. *Rev. Biol. Trop.* 45: 1223–1229.
- Cullen, L., Bodmer, R.E. & Padua, C.V. (2000). Effects of hunting in habitat fragments of the Atlantic forests, Brazil. *Biol. Conserv.* 95: 49–56.
- Donkin, R.A. (1985). *The peccary—with observations on the introduction of pigs to the New World*. Philadelphia, Pa.: American Philosophical Society.
- Fragoso, J.M.V. (1994). *Large mammals and the community dynamics of an Amazonian rain forest*. Tesis de doctorado. Gainesville: Universidad de Florida.
- Fragoso, J.M.V. (1999). Perception of scale and resource partitioning by peccaries: behavioral causes and ecological implications. *J. Mammal.* 80: 993–1003.
- Gabor, T.M. & Hellgren, E.C. (2000). Variation in peccary population: landscape composition or competition by an invader? *Ecology* 81: 2509–2524.
- Gottdenker, N. & Bodmer, R.E. (1998). Reproduction and productivity of white-lipped and collared peccaries in the Peruvian Amazon. *J. Zool. (Lond.)* 245: 423–430.
- Heisey, D.M. & Fuller, T.K. (1985). Evaluation of survival and cause-specific mortality rates using telemetry data. *J. Wildl. Manag.* 49: 668–674.
- Hellgren, E.C., Synatsszke, D.R., Oldenburg, P.W. & Guthery, F.S. (1995). Demography of a collared peccary population in south Texas. *J. Wildl. Manag.* 59: 153–163.
- Kiltie, R.A. (1980). More on Amazon cultural ecology. *Curr. Anthropol.* 21: 541–546.
- March, I.J. (1995). The white-lipped peccary (*Tayassu pecari*). En *W.L.R. Oliver: Status survey and conservation action plan: pigs, peccaries, and hippos* (pp. 7–13). Gland, Suiza: International Union for Conservation of Nature and Natural Resources Species Survival Commission (IUCN/SSC) Pigs and Peccaries Specialist Groupy IUCN/SSC Hippo Specialist Group.
- Mayer, J.J. & Wetzel, R.M. (1987). *Tayassu pecari*. *Mamm. Species* 293: 1–7.
- Peres, C.A. (1996). Population status of white-lipped *Tayassu pecari* and collared peccaries *T. tajacu* in hunted and unhunted Amazonian forests. *Biol. Conserv.* 77: 115–123.
- Redford, K.H. & Robinson, J.R. (1987). The game of choice: patterns of Indian and colonist hunting in the neotropics. *Am. Anthropol.* 89: 650–667.
- Roldan, A.I. & Simonetti, J.A. (2001). Plant-mammal interactions in tropical Bolivian forests with different hunting pressures. *Conserv. Biol.* 15: 617–623.
- Tosi, J. (1969). *Mapa ecológico de Costa Rica*. San José, Costa Rica: Centro Científico Tropical.
- Vaughan, C. (1981). *Parque Nacional Corcovado: plan de manejo y desarrollo*. Heredia, Costa Rica: Editorial Universidad Nacional.



## Presupuesto de tiempo del chanchito cariblanco (*Tayassu pecari*) en un bosque húmedo de Costa Rica

Mariana Altrichter, Carlos Drews, Joel C. Sáenz, y Eduardo Carrillo<sup>2</sup>

### INTRODUCCIÓN

Para entender los aspectos funcionales del comportamiento de una especie, se debe relacionar el comportamiento con las condiciones sociales y ecológicas en las que la especie vive. La alimentación es una de las actividades en las que los animales silvestres invierten más tiempo (Dasmann 1981). Sin embargo, el tiempo invertido en actividades diversas varía de acuerdo con factores externos como la disponibilidad y la dispersión del alimento (Leuthold 1977, Dunbar 1988). Los animales sufren estrés en los momentos de escasez de alimento que origina, entre otros síntomas, un cambio en el presupuesto

de tiempo, por eso los animales sociales dedican tiempo a las actividades sociales aun cuando existen demandas adicionales generadas por condiciones ambientales (Dunbar 1988).

Debido a que bajo presiones ambientales, el descanso actúa como la reserva de tiempo que puede dedicarse a otras actividades (Dunbar 1988). De este modo, el presupuesto de tiempo puede ser usado como diagnóstico de la abundancia y calidad de recursos. En los bosques tropicales la disponibilidad de frutos varía durante el año (Boinski 1986; Terborgh 1986, 1992). Si los periodos de escasez de

<sup>2</sup> Publicado en: BIOTROPICA 34(1): 136-143 2002.

frutos afectan a los animales frugívoros sociales, esto originará un cambio en el presupuesto de tiempo, con una menor proporción de tiempo dedicado al descanso y mayor al desplazamiento, mientras que el tiempo dedicado a la alimentación no cambiaría. Pero, si la escasez de frutos es severa, ocasionaría una disminución del tiempo invertido en actividades sociales (Dunbar 1988). Esto fue lo que esperamos que ocurriría con los chanchos cariblanco *Tayassu pecari* en el Parque Nacional Corcovado, bosque húmedo tropical de Costa Rica, ya que en este ambiente los frutos constituyen el 60 por ciento de su dieta (Altrichter et al. 2000) y la disponibilidad de frutos disminuye al final de la época húmeda (octubre a diciembre; Altrichter 1997).

Además de una variación temporal en el comportamiento de los chanchos, se esperaba que exista una variación en el uso del espacio en función del tipo de hábitat, ya que la oferta de alimento varía entre los hábitats (Altrichter 1997). El chanco cariblanco es un ungulado neotropical cuya distribución se extiende desde el sur de México hasta el norte de Argentina (Sowls 1997), lamentablemente, muchas poblaciones de chanchos cariblanco han desaparecido debido a la acelerada destrucción de sus hábitats y a la presión cinegética (March 1995, Sowls 1997). Estos individuos, forman manadas grandes y viajan largas distancias, por eso se les considera animales migratorios (Kiltie & Terborgh 1983, Bodmer 1990, Sowls 1997), también se cree que estos desplazamientos están relacionados con los patrones de distribución de frutos (Kiltie & Terborgh 1983; Bodmer 1989, 1990).

Precisamente, los estudios de la ecología y comportamiento del chanco cariblanco son imprescindibles, ya que contribuyen a delinear estrategias de conservación (March 1995). En ese sentido, el objetivo de este estudio fue determinar si existe variación en la inversión del tiempo en las actividades relacionadas con la disponibilidad temporal de frutos. También, se consideró la posibilidad de una variación relacionada con otros factores como tipos de hábitat, tamaño de

manadas y estacionalidad. Además, se estimaron varios parámetros como distancias recorridas y frecuencia de interacciones agonísticas para determinar la influencia de la disponibilidad de frutos en el comportamiento.

## MATERIALES Y METODOS

### Área de estudio

El estudio se llevó a cabo en el Parque Nacional Corcovado (88269–88399°N, 838259–838459 O), en el suroeste de la península de Osa, Costa Rica. El área total del parque es 46,774 ha (García 1997), y el área de estudio cubrió 3000 ha. La mayor parte del parque se encuentra dentro de un bosque muy húmedo tropical (Holdridge 1967). El clima es caliente, lluvioso y muy húmedo, con una época seca de diciembre a abril y una húmeda de mayo a noviembre (Vaughan 1981). La precipitación máxima ocurre en octubre y noviembre (>500 mm/mes) y la mínima, en febrero y marzo (<100 mm/mes). La temperatura media anual es de 26.8°C y la precipitación varía desde 3800 mm anuales en las zonas bajas hasta 6500 mm en las zonas altas (Hartshorn 1983). El parque tiene una topografía de llanura y una zona montañosa de hasta 745 msnm.

### Estimación de comportamiento por observación directa

Para estimar el comportamiento a través de la observación directa, la investigación se realizó desde julio de 1996 hasta abril de 1997, cabe aclarar que en diciembre las manadas se alejaron del área de estudio y no pudieron ser localizadas, de modo que sólo se recolectaron datos acerca de la disponibilidad de frutos. El procedimiento radicó en capturar siete chanchos pertenecientes a cuatro manadas distintas y posteriormente se les colocó radio collares, para lo cual se utilizó dos métodos de captura, el primero consistió en colocar ocho trampas de cajón de 100 x 100 x 150 cm de malla y metal (tipo Clover modificado) en sitios utilizados por los animales, y

como señuelo se usó bananos o frutos de palma africana para cebar las cajas. Y, el segundo fue seguir las manadas, o esperarlas en bañaderos de barro para disparar dardos a los animales con una pistola de aire comprimido (Teleinject Inc., Sagus, California), en cuyo caso los animales fueron inmovilizados utilizando 15 mg/kg de Ketamine (100 mg/ml; Bristol Laboratories, Syracuse, New York) y 5 mg/kg de Rompun (100 mg/ml; Mobay Corporation, Animal Health Division, City, Kansas).

Además, los investigadores usaron un equipo de radio telemetría que incluyó antenas manuales tipo "H" RAK-2 de dos elementos, receptores TR-4 (150 MHz) y radio collares MD-400 (Telonics Inc., Mesa, Arizona), con el afán de localizar y seguir a las manadas desde las 0700 h a las 1700 h. De esta manera, se identificó a las manadas por el/los animal/es con radio collar, y otros animales a partir de marcas naturales y por el tamaño de la manada que se mantuvo más o menos constante durante el estudio. Cuando las manadas se separaron en subgrupos se siguió al grupo en donde estaba el animal con collar.

Los investigadores practicaron la técnica de observación y recolección de datos de comportamiento durante un mes previo al estudio, de modo que los chanchos se habituaron rápidamente a la presencia cercana de personas, quienes tuvieron la oportunidad de observarlos a corta distancia (distancia máxima de observación ca 30 m). Sin embargo, no se tomaron datos cuando los animales mostraron señales de alarma o tuvieron un cambio de comportamiento evidente debido a la presencia de los observadores. Cuando la distancia de observación sobrepasó los 10 m, se utilizaron binoculares.

Se realizaron observaciones directas utilizando la técnica de barrido y registros ad libitum (Altmann 1974, Martin & Bateson 1986). Los barridos se realizaron cada 5 min, con un promedio de cuatro animales a la vista. Durante los barridos se observaron comportamientos individuales, sociales y de alimentación. De manera que se

determinaron 30 comportamientos que fueron agrupados en cinco actividades mutuamente excluyentes: (1) *Alimentación*: el individuo procura alimento (esta actividad toma precedencia sobre desplazamiento si el animal olfatea o forrajea al avanzar lentamente); (2) *Descanso*: el individuo está acostado en el suelo; (3) *Desplazamiento*: el individuo avanza en una dirección definida (generalmente esta actividad la realiza la manada); (4) *Interacciones sociales*: acá el individuo interactúa con otros incluyendo comportamientos agonísticos (e.g., peleas y suplantaciones) y no agonísticos (e.g., frotaciones); y (5) *Otros*: agrupa al resto de actividades que realiza un individuo (e.g., rascarse). Además, se registraron ad libitum las interacciones agonísticas de los animales en el campo visual y para estimar las distancias diarias recorridas se siguió a las manadas mientras se desplazaban marcando cada paso de los observadores con un contador manual. El número de pasos fue transformado a metros.

### Clasificación de hábitats

Se consideraron tres tipos de hábitat: (a) bosque primario, con un dosel entre 20 y 40 m y sotobosque compuesto principalmente por palmeras enanas de *Geonoma*; (b) bosque secundario, con un dosel entre 15 y 30 m, sotobosque cerrado y grandes áreas cubiertas por *Heliconia* spp.; y (c) bosque costero, con altura del dosel similar al primario y sotobosque muy abierto (Altrichter 1997).

### Disponibilidad de frutos

En relación con la disponibilidad de frutos, se estimó los diferentes componentes de la dieta del chanco cariblanco usando un índice que incorporó el número de árboles fructificando, y una categorización de la cantidad de frutos en el suelo. Así las cosas, los datos fueron recolectados dos o tres veces por mes en 18 km de transectos ubicados en los distintos hábitats (Altrichter 1997). Además, el estudio en cuestión consideró el índice promedio mensual para los tres tipos de hábitat juntos.

## Análisis de los datos

En un estudio anterior se hicieron análisis similares a los realizados en este artículo, pero usando cada barrido como unidad de muestra (Altrichter 1997, Altrichter et al. 2000). De modo que por razones de independencia de datos, este artículo utilizó cada día de observación como la unidad de muestra, en este sentido, la suma de las frecuencias relativas de cada comportamiento obtenidas en las muestras de barrido en un día, se expresó a través de los análisis como porcentaje de tiempo dedicado a cada categoría (Altmann 1974). La unidad de análisis fue el porcentaje de tiempo dedicado a cada categoría por la manada en un día, por lo tanto, N se refiere al número de días de observación, a menos que se indique algo diferente. Y, únicamente para describir el presupuesto de tiempo general de los chanchos, se calculó porcentaje de tiempo invertido en cada actividad basado en el total de los barridos, agrupando los datos de todas las manadas (N = 1715 barridos).

En relación con los análisis sólo se utilizó las cuatro categorías principales de comportamiento (alimentación, descanso, desplazamiento e interacciones sociales; Dunbar 1988) y sólo los días donde se tuvo por lo menos dos horas de observación, debido a que un tiempo menor de observación no aportaría información representativa del día. Respecto a la variación de frecuencia de interacciones agonísticas, éstas se analizaron utilizando exclusivamente los registros *ad libitum*, ya que el tamaño de muestra al utilizar este método fue mayor en relación con el uso de los barridos.

La frecuencia de interacciones agonísticas se dividió por el número de horas de observación de cada mes, de modo que fuera comparable entre meses. Estas tasas mensuales de interacciones agonísticas no representan la frecuencia total de interacciones de la manada, pues no siempre se observó a la manada completa. Con el fin de homogenizar la información de las distancias diarias recorridas por las manadas, y dado que el tiempo de observación fue variable entre días, se presentan los datos de distancias recorridas en función del tiempo de observación, lo que se expresa como tasa de desplazamiento (m/min.)

### Cuadro 1.

**Tamaños de las manadas de chanchos cariblanco observadas en el Parque Nacional Corcovado, número de encuentros, horas de observación de cada una y porcentaje de observaciones en cada tipo de hábitat y en cada época.**

	Manada			
	A	B	C	D
Tamaño (mín-máx)	40-70	34-50	17-38	16-23
Número de encuentros	17	10	22	33
Horas de observación	40	20	42	98
Porcentaje de observación bosque costero	11	50	12	3
Porcentaje de observación bosque primario	42	20	42	68
Porcentaje de observación bosque secundario	47	30	46	29
Porcentaje de observación época húmeda	53	100	50	6
Porcentaje de observación época seca	47	0	50	94

## RESULTADOS

Se realizaron 82 encuentros con manadas de chanchos cariblanco en diferentes días (cuadro 1), de los cuales en 79 encuentros se tuvo por lo menos dos horas de observación y se realizaron 1715 barridos. El tiempo total de búsqueda de las manadas más el de observación, así como el seguimiento sólo en contacto auditivo fue de 750 horas.

### Comparación del presupuesto de tiempo entre manadas

No se pudo comparar el comportamiento entre todas las manadas, ya que no todas se observaron durante periodos comparables. Sólo se obtuvo observaciones correspondientes a periodos similares para las manadas A y C durante todo el estudio y para las manadas A y B desde julio a noviembre. No hubo diferencias significativas entre las manadas A y C en el porcentaje de tiempo dedicado a las actividades (Mann-Whitney, alimentación: NA = 15, Nc = 18, z = -0.48, P = 0.63; desplazamiento: z = -0.23, P = 0.81; descanso: z = -0.94, P = 0.34; interacciones sociales: z = -0.50, P = 0.12). Tampoco hubo diferencias significativas entre las manadas A y B (Mann-Whitney, alimentación: NA = 7, NB = 8, z = -0.79, P = 0.42; descanso: z = -0.89, P = 0.36; desplazamiento: z = -1.21, P = 0.22; interacciones sociales: z = -1.65, P = 0.09). Dado que el comportamiento fue similar entre las manadas, se agrupó los datos de estas manadas con el afán de realizar el resto de análisis.

### Presupuesto de tiempo general

Considerando la totalidad del periodo de estudio, los chanchos ocuparon proporciones similares de tiempo diurno en las actividades de alimentación, desplazamiento y descanso, entre 34 % y 28 % (Cuadro 2). Las demás actividades ocuparon un 5.4 %. Y, si se calcula el tiempo invertido en la alimentación solamente sobre la base del tiempo activo (sin considerar el tiempo de descanso), éste alcanza un 47 por ciento.

Correlaciones entre las categorías de comportamiento y entre estas, y la disponibilidad de frutos.

El porcentaje de tiempo invertido en el descanso se correlacionó negativamente con el tiempo invertido en la alimentación y en el desplazamiento (Spearman's r = -0.62, N = 79, P < 0.001; r = -0.65, N = 74, P < 0.001, respectivamente). Ya que el tiempo invertido en la alimentación y el invertido en el desplazamiento no se correlacionaron significativamente (r = -0.03, N = 74, P = 0.74). Hubo una tendencia a una asociación inversa entre el tiempo invertido en el desplazamiento y la disponibilidad de frutos (I = -0.61, N = 9 meses, P = 0.07). El tiempo invertido en las otras actividades de comportamiento tuvo una asociación positiva, pero no significativa con la disponibilidad de frutos (alimentación: r = 0.10, N = 9, P = 0.81, descanso: r = 0.32, N = 9, P = 0.41; interacciones sociales: Y = 0.5, N = 9, P = 0.17).

### Variación del presupuesto de tiempo entre hábitats

Los chanchos utilizaron los tres tipos de hábitats desde julio hasta noviembre de 1996 (estación húmeda). Durante este periodo, el presupuesto de tiempo no fue significativamente diferente entre los hábitats (Kruskal-Wallis, alimentación: N = 30, H = 4.37, P = 0.11; desplazamiento: H = 1.76, P = 0.41; descanso: H = 0.28, P = 0.86; interacciones sociales: H = 1.85, P = 0.39). Desde enero hasta abril de 1997 no se encontró manadas usando el bosque costero durante periodos prolongados. Al considerar la totalidad del periodo de estudio, el presupuesto de tiempo no fue significativamente diferente entre los bosques primario y secundario (Mann-Whitney, alimentación: Np = 45, Ns = 24, z = -0.27, P = 0.71; desplazamiento: z = -0.76, P = 0.44; descanso: z = -0.18, P = 0.85; interacciones sociales: z = -1.81, P = 0.09).

### Variación del presupuesto de tiempo entre meses y disponibilidad de frutos

El porcentaje de tiempo dedicado a las interacciones sociales difirió significativamente entre meses (Kruskal-Wallis,  $N = 79$ ,  $H = 27.40$ ,  $P < 0.05$ ), con valores máximos en julio-agosto y en enero-febrero, y mínimos en septiembre y abril (Fig. 1a). El tiempo invertido en la alimentación tuvo el valor máximo en agosto y el mínimo en febrero (Kruskal-Wallis, alimentación:  $N = 79$ ,  $H = 13.46$ ,  $P = 0.09$ ). El porcentaje de tiempo invertido en las otras actividades no difirió significativamente entre los meses (Kruskal-Wallis, desplazamiento:  $H = 4.87$ ,  $P = 0.77$ ; descanso:  $H = 5.64$ ,  $P = 0.68$ ). En septiembre, octubre, noviembre y marzo los chanchos invirtieron más tiempo en el desplazamiento que en las otras actividades; y, en julio, agosto y abril invirtieron más tiempo en la alimentación, mientras que en enero y febrero invirtieron más tiempo en el descanso (Fig. 1a). La menor disponibilidad de frutos fue en octubre y la máxima en agosto (Fig. 1b). De modo que considerando la disponibilidad de frutos en general, sin discriminar por hábitat, se distinguió una época de alta disponibilidad de frutos entre julio y septiembre y una de baja disponibilidad entre octubre y diciembre.

### Variación del presupuesto de tiempo entre las épocas húmeda y seca

El porcentaje de tiempo invertido en la alimentación difirió significativamente entre épocas, siendo mayor en la época húmeda ( $36.7\% \pm 2.5$ ) que en la seca ( $26.5\% \pm 2.2$ ; Mann-Whitney,  $N_H = 45$ ,  $N_s = 32$ ,  $z = -2.81$ ,  $P < 0.05$ ). Y, el porcentaje de tiempo invertido en el descanso fue ligeramente mayor en la época seca ( $33.8\% \pm 2.49$ ) que en la húmeda ( $23.8\% \pm 4.1$ ; Mann-Whitney,  $z = -1.70$ ,  $P = 0.08$ ). Mientras que el porcentaje de tiempo invertido en las demás actividades no difirió significativamente entre las épocas (Mann-Whitney, desplazamiento:  $z = -0.15$ ,  $P = 0.87$ ; interacciones sociales:  $z = -0.24$ ,  $P = 0.80$ ; Fig. 2).

### Distancias diarias recorridas

Las distancias recorridas diariamente por los chanchos cariblancos fueron muy variables; algunos días se desplazaron alrededor de 5 km y otros días permanecieron en el mismo sitio durante todo el día. Sin embargo, las diferencias entre 10s meses no fueron significativas (Kruskal-Wallis,  $N = 44$ ,  $H = 4.69$ ,  $P = 0.70$ ). Excepto en octubre, las distancias que recorrieron los chanchos variaron entre un promedio de  $6.4$  m/min ( $\pm 1.2$ ) en julio y  $9.1$  m/min ( $\pm 1.8$ ) en febrero. En octubre los chanchos recorrieron las distancias más largas, con un promedio de  $11.5$  m/min ( $\pm 2.2$ ). Desde mediados de noviembre hasta principios de enero, los grupos se desplazaron tanto que no fue posible encontrarlos, aunque en la búsqueda se limitó a sobrevolar aproximadamente un 75% del parque dos veces, y a recorrer el área caminando en busca de rastros, pensando en que eventualmente el equipo de telemetría estuviera fallando.

### Interacciones agonísticas

Las secuencias máximas de interacciones agonísticas basadas en registros *ad libitum* fueron en agosto, enero, febrero y marzo, y las mínimas en abril, julio y octubre (Kruskal-Wallis,  $N = 58$ ,  $H = 13.7$ ,  $P = 0.08$ ).

## DISCUSION

El cambio en la disponibilidad de frutos en Corcovado parece ser típico para este ambiente, ya que se encontraron resultados similares en un estudio realizado 10 años antes (Boinski 1986). En relación con las condiciones climáticas durante el periodo de estudio, éstas fueron normales para Corcovado (Vaughan 1981); por lo tanto, aunque el periodo de estudio se redujo a diez meses, los resultados podrían considerarse representativos del comportamiento normal de los chanchos cariblancos en esta área.

Existe un efecto de la disponibilidad de frutos sobre el comportamiento. La disponibilidad de frutos en Corcovado es suficiente para los requerimientos de los chanchos durante todo el año, excepto el final de la época húmeda cuando se observaron mayores cambios en el comportamiento, conforme se había predicho. En los meses de baja disponibilidad de frutos (octubre-noviembre) el tiempo dedicado al descanso disminuyó ligeramente, mientras aumenta el tiempo dedicado al desplazamiento, a la vez que los animales recorrieron las mayores distancias, inclusive desapareciendo del área de estudio durante 45 días.

Lo anterior indica que cuando la disponibilidad de frutos disminuye los chanchos necesitan más tiempo y mayor área para encontrar el alimento. Estos desplazamientos grandes son normales en la región; de modo que la gente local observa chanchos cariblancos fuera del parque casi todos los años (Altrichter en prensa), precisamente en esta época de baja disponibilidad de frutos en el parque (Altrichter 1997). El tiempo adicional que los chanchos requieren para la búsqueda de alimento estomado del descanso, ya que el porcentaje de tiempo dedicado a éste disminuyó cuando aumentaron los porcentajes de tiempo dedicados a la alimentación y al desplazamiento. Los primates siguen este mismo patrón en el balance de las proporciones de tiempo invertidas en las actividades de comportamiento (Fa 1986, Dunbar 1988).

El efecto de la disminución de la disponibilidad de frutos sobre el comportamiento puede haber sido subestimado por el hecho de que los animales no fueron observados durante un mes y medio (al final de la época húmeda) cuando la disponibilidad de frutos fue baja. Además, es posible que haya sido difícil detectar los efectos de la disponibilidad de frutos por la gran variación natural del comportamiento y el tamaño de muestra. De todos modos, si se considera sólo el tiempo en que los chanchos estuvieron bajo observación, el efecto de la disponibilidad de

frutos no parece ser tan grave como para producir estrés nutritivo, ya que no hubo cambios drásticos de comportamiento aun en el mes de mayor escasez de frutos (octubre).

De modo que se esperaría que al disminuir la cantidad de frutos aumente la competencia intraespecífica y las interacciones agonísticas (Altmann 1974). Sin embargo, en muy pocas oportunidades se observa competencia agresiva entre los individuos de una misma manada que haya resultado en acceso diferencial al alimento, y la frecuencia de interacciones agonísticas no aumenta en los meses de mayor escasez de frutos. Por el contrario, en los meses en que la frecuencia de interacciones agonísticas fue mayor, la disponibilidad de frutos en Corcovado fue alta. En este sentido, la frecuencia de interacciones agonísticas, al igual que la proporción de tiempo invertido en interacciones sociales, parecen estar relacionadas al periodo reproductivo, ya que fueron mayores en los meses de apareamiento (julio, agosto, enero y febrero; Altrichter et al. 2001).

El presupuesto de tiempo de los chanchos en Corcovado es afectado también por otros factores concernientes a la especie (e.g., termorregulación), o al individuo (e.g., edad, estado reproductivo), el ambiente social (e.g., tamaño de manadas), disturbios externos (e.g., depredación, cacería), tipo de hábitat, y calidad nutritiva del alimento. En ambientes desérticos, la temperatura parece ser el factor más importante en la determinación del patrón de actividad de los pecaríes de collar *Tayassu tajacu* (Fradrich 1974, Bissonette 1982, Day 1985).

A pesar de que en ambientes tropicales no hay cambios drásticos de temperatura, en Corcovado observamos que durante los meses más secos (enero, febrero, y marzo) la temperatura fue más alta que durante el resto del año y hubo un cambio en el comportamiento de los chanchos. En estos meses los chanchos dedicaron mayor proporción de tiempo a descansar que a otras actividades y los desplazamientos diarios fueron en



Foto 17 de: Programa Jaguar

busca de agua y sitios de barro. Otros factores como tamaño de las manadas y tipos de hábitat parecen tener un efecto menor que el de la disponibilidad de frutos en el comportamiento de los chanchos. La similitud entre las manadas en el porcentaje de tiempo invertido en las distintas actividades parece inusual, ya que el tamaño de las manadas estudiadas fue diferente.

En relación con el tamaño de las manadas, éste es uno de los factores extrínsecos que más influyen en el presupuesto de tiempo, especialmente en el tiempo invertido en el desplazamiento, ya que los grupos más grandes necesitan generalmente desplazarse más para procurar el alimento (Dunbar 1988). Probablemente, para una especie que forma grupos de más de 100 individuos (Sowls 1997), las diferencias de tamaño de las manadas en Corcovado no son suficientemente grandes como para marcar diferencias en el presupuesto de tiempo.

El valor nutritivo del alimento es otro factor que puede influir en el comportamiento. Al final de la época húmeda no sólo la disponibilidad de frutos disminuye, sino también la calidad nutritiva del alimento (López 1999). Durante octubre y noviembre los chanchos se alimentan

principalmente de hojas y tallos de *Heliconia* spp. (Altrichter et al. 2000), que es un alimento con bajo contenido de grasa comparado con los frutos con los que se alimentan el resto de año (Mpa 1999). Esto podría inducir a los chanchos a recorrer mayores distancias para encontrar alimentos de mejor calidad nutritiva.

Según Dasmann (1981), la alimentación es la actividad que ocupa más tiempo en la vida de los animales silvestres. Bissonette (1982) encontró que 10s pecaríes de collar ocuparon entre 78% y 87% del tiempo activo en la alimentación en un ambiente desértico. En Corcovado, durante el tiempo en que los chanchos estuvieron bajo observación, éstos no dedicaron más que un 50% del tiempo activo diurno a la alimentación. En promedio, los chanchos en Corcovado dedican más tiempo a descansar que a otras actividades, ya que tienen actividad reducida durante la noche (Carrillo 2000). Este comportamiento difiere de aquel de los demás ungulados no rumiantes que son activos día y noche, con periodos de descanso (Leuthold 1977).

Si en el presupuesto de tiempo de los chanchos se consideraran las ocho horas aproximadas de descanso durante la noche, el reposo sería la

actividad a la cual dedican mayor proporción de tiempo. Se puede interpretar que el tiempo requerido por los chanchos en Corcovado para satisfacer sus requerimientos de alimentación es menor que en otros ambientes, lo que puede ser indicio de abundancia de alimento. Con al menos 2140 especies de plantas pertenecientes a 185 familias (Quesada et al. 1997), es muy probable que los chanchos encuentren suficiente alimento al menos durante la mayor parte del año.

Los resultados del presente estudio sugieren que existe un efecto de la disponibilidad de frutos sobre el comportamiento de los chanchos hacia el final de la época húmeda, cuando hubo tendencias de cambios en las proporciones en que invirtieron el tiempo y las manadas viajaron distancias tan largas que no pudieron ser localizadas. Si hubiera sido posible seguir observándolos durante este periodo, probablemente las tendencias observadas se marcarían más, con una mayor proporción de tiempo dedicado a la alimentación y al desplazamiento y menor al descanso.

El uso del presupuesto de tiempo como diagnóstico de bienestar, en relación con la abundancia de alimento no es lógicamente conveniente para una especie que se desplaza largas distancias. Para una especie que aparentemente responde a la disminución de alimento con grandes desplazamientos, el seguimiento con telemetría aérea y radiocollares sensibles a la actividad sería lo más apropiado para estudiar la respuesta a cambios en la disponibilidad de alimento. Conviene entonces, complementar tales observaciones con un estudio de la disponibilidad y calidad nutritiva del alimento en los sitios hacia donde los animales se desplazan.

## AGRADECIMIENTOS

Agradecemos al Programa Regional en Manejo de Vida Silvestre de la Universidad Nacional de Costa Rica y al personal del Parque Nacional Corcovado por apoyar esta investigación; a Omar Laquis por su asistencia en todo el trabajo de campo; a Wildlife Conservation Society, el Fondo Mundial para la Naturaleza (WWF), y la Agencia Española de Cooperación Internacional por financiar el proyecto; a José Fedriani, Ricardo Ferrari, y los revisores anónimos por sus valiosos comentarios que contribuyeron a mejorar el manuscrito.

## BIBLIOGRAFÍA

- Altman, J. (1974). Observational study of behaviour: Sampling methods. *Behaviour* 49: 227-267.
- Altrichter, M. (1997). *Estrategia de alimentación y comportamiento del chanco cariblanco Tayassu pecari en un bosque húmedo tropical de Costa Rica*. Tesis de maestría. Heredia, Costa Rica: Programa Regional en Manejo de Vida Silvestre, Universidad Nacional.
- Altricher, M. (2000). Importancia de los mamíferos silvestres en la dieta de pobladores de la península de Osa, Costa Rica. *Revista Mexicana de Mastozoología* 4: 99-107.
- Altricher, M., Drews, C., Sáenz, J. & Carrillo, E. (2001). Sex ratio and breeding of white-lipped peccaries *Tayassu pecari* (Artiodactyla: Tayassuidae) in a Costa Rican rain forest. *Rev. Biol. Trop.* 49: 381-387.
- Altricher, M., Sáenz, J.C., Carrillo, E. & Fuller, T.K. (2000). Dieta estacional del *Tayassu pecari* (Artiodactyla: Tayassuidae) en el Parque Nacional Corcovado, Costa Rica. *Rev. Biol. Trop.* 48: 689-702.
- Bissonette, J.A. (1982). *Ecology and social behavior of the collared peccary in Big Bend National Park, Texas*. Washington: U.S. Dept. of the Interior, National Park Service. National Park Service scientific monograph series 16.
- Bodmer, R.E. (1989). *Frugivory in Amazon ungulates*. Ph.D. dissertation. Cambridge, England: University of Cambridge.
- Bodmer, R.E. (1990). Responses of ungulates to seasonal inundations in the Amazon floodplain. *J. Trop. Ecol.* 6: 191-201.
- Boinski, S.H. (1986). *The ecology of squirrel monkeys in Costa Rica*. Ph.D. dissertation. Austin, Texas: University of Texas.
- Carrillo, E. (2000). *Ecology and conservation of white-lipped peccaries and jaguars in Corcovado National Park*. Ph.D. dissertation. Amherst, Massachusetts: University of Massachusetts.
- Dasmann, R.F. (1981). *Wildlife biology*. 2nd edition. New York: John Wiley and Sons.
- Day, G.I. (1985). *Javelina, research and management in Arizona*. Phoenix, Arizona: Arizona Game and Fish Department.
- Dunbar, I. (1988). *Primate social systems*. London, England: Croom Helm.
- FA, J.E. (1986). Use of time and resources by provisioned troops of monkeys. Basel, Switzerland: Karger.
- Fradrich, H. (1974). A comparison of behaviour in the Suidae. En V. Geist y F. Walther: *The behaviour of ungulates and its relation to management* (pp. 133-165). Gland, Switzerland: International Union for Conservation of Nature.
- García, R.V. (1997). *Biología de la conservación y áreas silvestres protegidas: situación actual y perspectivas en Costa Rica*. Heredia, Costa Rica: Instituto Nacional de Biodiversidad.
- Hartshorn, G.S. (1983). Plants. En D.H. Janzen: *Costa Rican natural history* (pp. 118-157). Chicago, Illinois: University of Chicago Press.
- Holdridge, L.R. (1967). *Life zone ecology*. San José, Costa Rica: Tropical Science Center.
- Kiltie, R.A. & Terborgh, J. (1983). Observations on the behavior of rain forest peccaries in Perú: Why do white-lipped peccaries form herds? *Z. Tierpsychol.* 62: 214-217.
- Leuthold, W. (1977). *African ungulates*. Berlin, Germany: Springer-Verlag.
- López, M.T. (1999). *Aspectos nutricionales de la dieta del chanco de monte (Tayassu pecari) en el Parque Nacional Corcovado, Costa Rica*. Tesis de maestría. Heredia, Costa Rica: Programa Regional en Manejo de Vida Silvestre, Universidad Nacional.
- March, I.J. (1995). The white-lipped peccary (*Tayassu pecari*). En W.L.R. Oliver: *Pigs, peccaries and hippos: Status survey and conservation action plan*. Gland, Switzerland: IUCN.
- Martin, P. & Bateson, P. (1986). *Measuring behaviour, an introductory guide*. Cambridge, England: Cambridge University Press.
- Quesada, F.J., Jiménez, O., Zamora, N., Aguilar, R. & González, J. (1997). *Árboles de la Península de Osa*. Heredia, Costa Rica: Instituto Nacional de Biodiversidad.
- Sowls, L.K. (1997). *Javelinas and other peccaries, their biology, management and use*. 2nd edition. Tucson, Arizona: University of Arizona Press.
- Terborgh, J. (1986). Community aspects of frugivory in tropical forests. En A. Estrada y T. H. Fleming: *Frugivores and seed dispersal* (pp. 371-384). Boston, Massachusetts: Dr W. Junk Publishers.
- Terborgh, J. (1992). *Diversity and the tropical rain forest*. New York, New York: Scientific American Library.
- Vaughan, C. (1981). *Parque Nacional Corcovado. Plan de manejo y desarrollo*. Heredia, Costa Rica: EUNA.





UNA  
UNIVERSIDAD  
NACIONAL  
COSTA RICA

