

# Abundancia del jaguar (*Panthera onca*), otros felinos y sus presas potenciales en el Parque Nacional Santa Rosa, Costa Rica

Victor Montalvo Guadamuz<sup>1</sup>, Carolina Sáenz Bolaños<sup>2</sup>, Shirley Ramírez Carvajal<sup>3</sup> & Eduardo Carrillo Jiménez<sup>4</sup>

Instituto Internacional en Manejo y Conservación de Vida Silvestre, Universidad Nacional, Apdo. 1350-3000, Heredia, Costa Rica

1. victor.montalvo.guadamuz@una.cr; vmontalvog@gmail.com
2. carolina.saenz.bolanos@una.cr
3. shirley.ramirezcg@gmail.com
4. eduardo.carrillo.jimenez@una.cr

Recibido 13-II-2015 • Corregido 19-V-2015 • Aceptado 16-VI-2015

**ABSTRACT:** Abundance of jaguars (*Panthera onca*), other felids and their potential prey in Santa Rosa National Park, Costa Rica. Santa Rosa National Park, Guanacaste Province, protects one of the largest remnants of dry forest in Mesoamerica. It is considered an example of how to regenerate forest in an area that for many years was used for cattle. A proper management requires knowledge of trends in mammal populations. We chose species that demand high ecologic integrity, the jaguar (*Panthera onca*) and other felines, and their potential prey. Using trace count we assessed abundance on seven trails systematically sampled in 2001 and later in 2011. In 2011 we found more traces of jaguars, less of cougars and the same number for ocelots. In the second sampling we found less herbivores and frugivores, and more omnivores. We believe that the trace method is reliable, rapid and cheap.

**Key words:** Abundance, index, jaguar, ocelot, *Panthera onca*, Santa Rosa National Park, track, survey, puma.

**RESUMEN:** El Parque Nacional Santa Rosa, ubicado en la provincia de Guanacaste, protege uno de los mayores remanentes de bosque seco en Mesoamérica. Es considerado un ejemplo en restauración ecológica porque logra regenerar bosque en un área de pastizales que durante muchos años se utilizaron para el ganado. Una gestión adecuada requiere el conocimiento de las tendencias de las poblaciones de mamíferos. Elegimos las especies que demandan una alta integridad ecológica. El jaguar (*Panthera onca*) otros felinos, y sus posibles presas. Usando el conteo sistemático de rastros se evaluó la abundancia de siete senderos en 2001 y más tarde en el 2011. En 2011 encontramos más restos de jaguares, menos de pumas y la misma cantidad de ocelotes, en cuanto a las presas potenciales encontramos menos herbívoros y frugívoros y más omnívoros. Creemos que el método de rastreo es fiable, rápido y barato.

**Palabras clave:** Abundancia, índice de huellas, jaguar, ocelote, *Panthera onca*, Parque Nacional Santa Rosa, puma.

El jaguar (*Panthera onca*) es el felino neo tropical de mayor tamaño y el mayor depredador que habita en el neo trópico (Seymour, 1989; Sanderson et al., 2002). Pertenece al grupo de los pantheridos, que está compuesto por los cuatro felinos más grandes del mundo; el tigre (*Panthera tigris*), el león (*Panthera leo*), el leopardo (*Panthera pardus*) y el jaguar en América (*Panthera onca*) (Seymour, 1989; Garla, 2001). Su ámbito de distribución se extiende desde el norte de México hasta el sureste de Argentina (Carrillo et al., 2000a; Aranda, 2000). Cumple un importante papel ecológico en los ecosistemas, por su posición en la cúspide de la cadena trófica que convierte esta especie en un elemento esencial para mantener el equilibrio y la diversidad de los ecosistemas (Aranda, 1994; Sunquist & Sunquist, 2002). Pese al alto valor de esta especie, al igual que la mayoría de carnívoros de

gran tamaño en el mundo, se encuentra amenazada o en peligro de extinción a causa de presiones antropogénicas (Ceballos et al., 2005). Por lo que el descenso en el número de presas silvestres disponibles, así como la fragmentación de hábitats y la eliminación de jaguares depredadores de animales domésticos, han mermado sus poblaciones (Sáenz & Carrillo, 2002; Sanderson et al., 2002; Hoogsteijn & Hoogsteijn, 2005; Amit et al., 2010). En lo que respecta al jaguar y otros felinos en el neo trópico su grado de amenaza es evidente (Carrillo et al., 2000b; Ceballos et al., 2005), además que sus hábitos conductuales han dificultado su estudio a lo largo de su área de distribución, conociendo muy poco de sus poblaciones (densidad, abundancia relativa, interacciones inter específicas, áreas de actividad, así como requerimientos de hábitat) (Rabinowitz & Nottigham, 1986; Rabinowitz

& Zeller, 2010). Sin embargo, pese a estas dificultades se han desarrollado esfuerzos por determinar tamaños poblacionales y aspectos ecológicos con la finalidad de implementar medidas de manejo con información generada dentro y fuera de áreas protegidas (Carrillo et al., 2000b; Silver et al., 2004, Novack et al., 2005, Weckel et al., 2006; Soisalo & Cavalcanti, 2006; Salom et al., 2007). Los métodos comúnmente usados en el neo trópico para el estudio de poblaciones silvestres han sido: la telemetría para estudios de comportamiento (Schaller, 1980; Rabinowitz & Nottigham, 1986; Carrillo, 2000b); el foto trapeo para determinar abundancia absoluta y relativa (Karranth, 1995; Silver et al., 2004; Carazo, 2009) y el uso de conteo de rastros para la estimación de índices de abundancia poblacional (Chinchilla, 1997; Aranda, 2000; Carrillo et al., 2000a; Ramírez 2003). La principal limitante para el desarrollo de estas investigaciones en áreas protegidas, son los elevados costos que incurre la implementación de la telemetría y el foto trapeo (Balme et al., 2009). Por tanto es necesario implementar métodos de bajo costo y fiables para evaluar el estado de las poblaciones dentro de las área protegidas y así verificar el nivel de cumplimiento de sus objetivos de conservación. En este estudio se utilizaron índices de abundancia obtenidos a través del conteo sistemático de rastros para determinar cambios en las abundancias de felinos y sus presas en el período del 2001-2011, en una red de siete senderos dentro del Parque Nacional Santa Rosa (PNSR). Nuestra hipótesis fueron: en estadios sucesión más avanzados las poblaciones de grandes felinos van a tender a un repunte, y ese aumento va a regular la abundancia de los distintos gremios de presas potenciales en el tiempo.

**Área de estudio:** El Parque Nacional Santa Rosa (PNSR) (10°53'1"N, 85°46'30"O) se ubica 35 kilómetros al norte de Liberia en la provincia de Guanacaste (Boza, 1992). Tiene una superficie de 38 628 ha, compuesto por un mosaico de bosque geográficamente continuo de 163000 hectáreas. Dentro de estos bloques de vegetación algunos estuvieron dedicados a la ganadería y agricultura en el pasado (Jansen, 1988). No obstante ahora son tierras en proceso de regeneración ecológica precedidas por manejo de hábitat desde mediados de los ochentas (Jansen, 1986). El PNSR protege uno de los últimos parches de bosque seco mejor conservado en Mesoamérica, caracterizado por una estacionalidad bien marcada, donde el periodo seco se extiende de Diciembre a Abril. La media anual de temperatura oscila entre los 22 y 33 C° con una baja humedad relativa. En cuanto a la estación lluviosa se extiende de mayo a noviembre con una media anual de precipitación de 1 696 mm que va de los 900 mm a los 2 000 mm, según la Estación Automática de Santa Rosa.

## MÉTODOS

Se realizaron dos muestreos de Mayo a Septiembre en el 2001 y en el 2011, empleando el método de conteo de rastros en siete senderos dentro del PNSR para la construcción de índices de abundancia de grandes felinos y sus presas potenciales.

**Registro de rastros de jaguar, otros felinos y sus presas potenciales.** Para determinar los índices de abundancia relativa se realizaron 2 recorridos por mes sobre cada sendero. Recorriendo a paso lento (1 km/h) en busca de signos de presencia animal como huellas, excretas y observaciones directas (Aranda, 2000), registrando como un rastro animal cualquier signo (huella, excretas y marcas) o conjunto continuo de pistas sobre el camino.

**Cálculo de abundancia relativa de jaguar, otros felinos y presas potenciales mediante conteo de rastros.** Para estimar la abundancia relativa de jaguar y sus presas potenciales. Se consideraron como presas potenciales especies que han sido reportadas dentro de la dieta del jaguar en la bibliografía (Sunquist & Sunquist, 2002).

Posteriormente para el cálculo del índice de abundancia (Ec. 1), se dividió el número total de pistas registradas ( $f_s$ ) entre los kilómetros recorridos durante el muestreo ( $n$ ), expresando los resultados como número de pistas por kilómetro (IAR).

$$\sum f_s / n = IAR$$

En el análisis de datos se agruparon los IAR de las especies registradas en el 2001 y el 2011 en gremios aliménticos (Cuadro 1). Para comparar los cambios en los índices de abundancia del año 2001 y el 2011, se aplicó un análisis de varianza (ANDEVA) por gremio y por año, evaluando previamente el supuesto de homogeneidad de varianza mediante una prueba de Bartlett, y la normalidad mediante una prueba de Shapiro-Wilk, ejecutando todas las pruebas estadísticas mediante el software estadístico R 2.6.12 (R Development CoreTeam, 2011).

## RESULTADOS

Se recorrieron un total de 142,32 km en el año 2011 y 172,32 Km en el año 2001, detectando un total de 17 especies de mamíferos en ambos puntos de muestreo (Cuadro 2), observando que únicamente la zorra gris

CUADRO 1  
Resultado ANDEVA para el IAR (rastros/km) por gremio alimenticio y por periodos.  
Parque Nacional Santa Rosa, Guanacaste, Costa Rica, 2001 y 2011

Modelo	CIAC	GI	ΔCIAC	Peso	Valor de P
mod1 (IAR~gremio* año)	1620,5	9	76,3	0,823	0.0492
mod2 (IAR~gremio)	1623,6	5	3,1	0,177	2.2 <sup>e-16</sup>
Modnull (IAR~ 1)	1696,8	2	0	<0,001	

CUADRO 2  
Registro de especies detectadas mediante conteo de rastros sobre principales senderos dentro  
del Parque Nacional Santa Rosa, Guanacaste, Costa Rica, 2001 y 2011

Especie	Nombre común	Orden	Familia	Gremio
<i>Pecari tajacu</i>	Saíno	Artiodactyla	Tayassuidae	Herbívoro
<i>Odocoileus virginianus</i>	Venado	Artiodactyla	Cervidae	Herbívoro
<i>Tapirus bairdii</i>	Danta	Perissodactyla	Tapiroidea	Herbívoro
<i>Panthera onca</i>	Jaguar	Carnívora	Felidae	Carnívoro
<i>Puma concolor</i>	Puma	Carnívora	Felidae	Carnívoro
<i>Leopardus pardalis</i>	Ocelote	Carnívora	Felidae	Carnívoro
<i>Leopardus wiedii</i>	Causel	Carnívora	Felidae	Carnívoro
<i>Nasua narica</i>	Pizote	Carnívora	Procyonidae	Omnívoro
<i>Canis latrans</i>	Coyote	Carnívora	Canidae	Omnívoro
<i>Didelphis marsupialis</i>	Zorro pelón	Didelphimorphia	Didelphidae	Omnívoro
<i>Sylvilagus floridanus</i>	Conejo	Lagomorpha	Leporidae	Herbívoro
<i>Procyon lotor</i>	Mapachín	Carnívora	Procyonidae	Omnívoro
<i>Cuniculus paca</i>	Tepezcuintle	Roentia	Agoutidae	Frugívoro
<i>Dasyprocta punctata</i>	Guatusa	Roentia	Agoutidae	Frugívoro
<i>Crax rubra</i>	Pavón	Galliformes	Cracidae	Frugívoro
<i>Conepatus semistriatus</i>	Zorrillo	Carnívora	Mustelidae	Omnívoro
<i>Cebus capuchinus</i>	Mono cara blanca	Primates	Cebidae	Omnívoro
<i>Urocyon cinereoargenteus*</i>	Zorra gris	Carnívora	Canidae	Omnívoro

\*Detectado únicamente en el 2001.

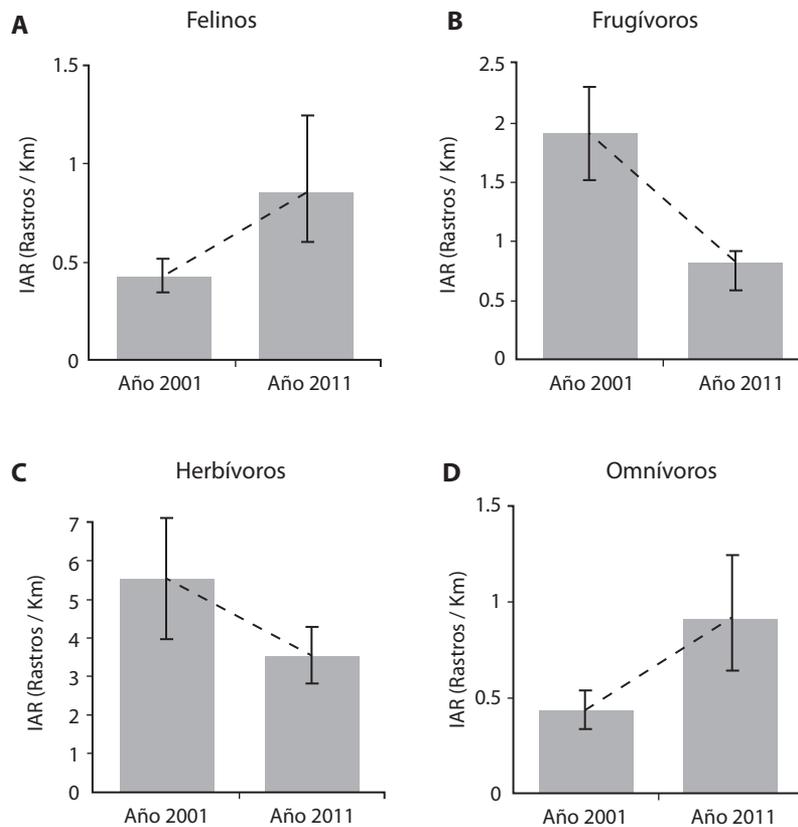
(*Urocyon cinereoargenteus*) no fue detectada en el muestreo del 2011.

Registrando una tasa de avistamiento para rastros en el 2001 de 9,005 registros/Km y 6,644 registros/Km para el 2011. En cuanto a los índices de abundancia relativa (IAR) por gremio para carnívoros y sus presas, cumplieron los supuestos de homogeneidad de varianza (GI=3; P= 2,2 e-16) y normalidad (P= 2,2 e-16). En lo que respecta a los resultados del ANDEVA de acuerdo al criterio de información de Akaike el modelo que mostró mayor evidencia estadística fue el mod1 (CIAC 1620.5), que incluyó la interacción de los gremios por año (Cuadro 2), distando del modelo nulo (modnull) en una magnitud de ΔCIAC 76,2. Demostrando mayor evidencia estadística para afirmar diferencias evidentes entre ambos modelos (Anderson, 2002).

El promedio de IAR de 2001 a 2011 para los felinos (Fig. 1) mostró un incremento 0,425 IAR (IC: 0,348 - 0.513),

0.851 IAR (CI: 0,600 – 1,351), misma tendencia que mostró el gremio omnívoro (Fig.2) para el periodo del 2001 al 2011 donde los promedios de los IAR aumentaron 0,434 IAR (IC: 0,335-0,526), 0,912 IAR (CI: 0,642 – 1.244). El IAR del gremio frugívoro en el periodo del 2001 al 2011 indica un descenso 1.191 IAR (IC: 0,945-1,516); 0,822 IAR (CI: 0,592 – 0,908), patrón similar al que muestra el gremio herbívoro donde las medias del IAR del 2001 al 2011, tendieron a disminuir 5,456 IAR (IC: 3,966 -7.313); 3,530 IAR (CI: 2,794 – 4,320).

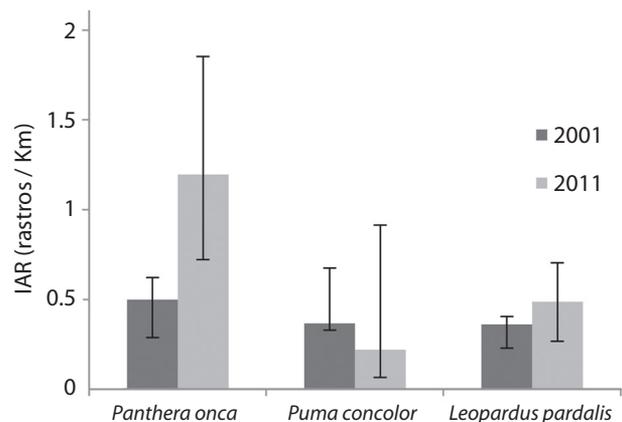
En cuanto al grupo felinos (Fig. 2), el jaguar registró un incremento en el IAR promedio de 0,497 rastros/km (IC: 0,286 – 0,622) a 1,196 rastros/km (IC: 0,721 -1,853), con el puma el IAR disminuyó de 0,366 rastros/km (IC: 0,182 – 0,527) a 0,22 rastros/km (IC: 0,156 – 0,693), finalmente el IAR para ocelote aumentó de 0,359 rastros/km (IC: 0,227– 0,402) a 0,485 rastros/km (IC: 0,266 – 0,705).



**Fig. 1.** Gráfico interacción IAR (rastros/km) por año de acuerdo al gremio alimenticio, promedio e intervalo de confianza al 95%. Parque Nacional Santa Rosa Guanacaste, Costa Rica, 2001 y 2011.

## DISCUSIÓN

El grupo felinos (jaguar, puma y ocelote), mostró un aumento significativo en su IAR del 2001 al 2011 según datos colectados mediante conteo de rastros. Esta tendencia a principios del 2001 indica como la abundante disponibilidad de presas ha ido favorecido las condiciones necesarias para que estos carnívoros puedan costear la demanda energética que incurre la reproducción (Sandell, 1989; Karrant *et al.*, 2004). De manera que esta estrecha relación combinada con las condiciones ecológicas existentes en el PNSR han beneficiado las poblaciones de grandes felinos. La abundancia del jaguar indica un incremento en esta especie, misma tendencia observada mediante cámaras trampa, en dos muestreos puntuales con 5 años de diferencia donde se reportó una mayor proporción en el número de individuos juveniles (Montalvo, 2012). Las abundancias de pumas y jaguares en el 2001 fueron similares, no obstante diez años después cuando la abundancia de jaguares muestra un repunte, se observa como el número de registros de puma en senderos decreció. Lo que probablemente pueda deberse a la existencia de un patrón entre estas dos especies



**Fig. 2.** Gráfico de IAR(rastros/km) promedio e intervalo de confianza al 95% por año para felinos. Parque Nacional Santa Rosa Guanacaste, Costa Rica, 2001 y 2011.

a evadir co-específicos (Harmsen *et al.*, 2009), ya que en sitios donde conviven ambas especies se ha demostrado que pueden permanecer evitándose mutuamente de manera temporal y espacial para impedir encuentros (Scognamiglio *et al.*, 2003). Otra posible explicación a este

repunte podría ser la presencia de sitios de anidamiento de tortuga lora (*Lepidochelys olivacea*) y negra (*Chelonia mydas*), dentro del PNSR (Carrillo *et al.*, 2009, Fonseca *et al.*, 2009), lo que asegura una potencial presa para el jaguar inaccesible para puma. Debido a que a que el jaguar es capaz de explotar un umbral de presas mayor que el puma (Seymour, 1989; Moral-Sachetti *et al.*, 2011), muy probablemente el aumento en la población de jaguares este limitando aún más la disponibilidad del recurso alimenticio para el puma, de manera que estén siendo marginados (Dayan & Simberloff, 1996). En cuanto a los ocelotes sus tendencias permanecieron constantes sin reportar ningún cambio estadísticamente evidente. Según Oliveira *et al.*, (2010) esta tendencia puede ser explicada por la presencia de carnívoros mayores como el jaguar y el puma, que mantienen marginadas las poblaciones de felinos de menor tamaño. Sin embargo dentro del PNSR es muy probable que ante la ausencia de presas como el chanco de monte, felinos como el jaguar tiendan a traslapar mayormente su dieta con los pumas, lo que podría estar reduciendo su disponibilidad, desplazando la dieta de los pumas a otras presas de menor tamaño también consumidas por ocelotes. Los IAR generales para los grupos de presas potenciales no mostraron cambios estadísticamente significativos con ambos métodos. Sin embargo al agruparlos por gremios alimenticios se observó como en 2011, con respecto al 2001, los grandes felinos aumentaron, los herbívoros tendieron a disminuir y el gremio compuesto por los omnívoros reportó un incremento en sus abundancias. Siendo muy probable que el manejo de hábitat que se ha dado dentro del PNSR (Jansen, 1988) haya limitado la dominancia de especies arbóreas dispersadas por viento, lo que ha favorecido la recolonización de otras especies de árboles que ofrecen una gama de frutos y semillas carnosos (Jansen, 1983), destacando por ser más atractivos para frugívoros y herbívoros que al mismo tiempo actúan como dispersores, acelerando los procesos de regeneración y aumentando la disponibilidad de alimento para estos gremios (Ribeiro *et al.*, 2012). Aumentando así la abundancia de herbívoros y frugívoros, por lo que en estadios más avanzados las poblaciones de carnívoros van a disponer de una mayor cantidad de presas, promoviendo condiciones idóneas para la reproducción, aumentando así la abundancia de este gremio que va a tender a regular poblaciones de herbívoros y frugívoros disminuyendo la presión sobre los organismos vegetales y liberando de esta forma espacios para organismos pertenecientes al gremio omnívoro, que es más generalista (Román, 2000; Ripple *et al.*, 2007). Finalmente concluyendo que el método de conteo sistemático de rastros permitió darle seguimiento al dinamismo de las poblaciones

en proceso de recuperación dentro del PNSR. Donde estos procesos de restauración están abriendo nuevos espacios con condiciones idóneas de alimentación y refugio para albergar nuevos depredadores clave como el jaguar. Experimentando una dinámica en donde interacciones y procesos biológicos interrumpidos por actividades antrópicas previas estén tendiendo a estados estables donde se demuestra la influencia positiva de un depredador clave como el jaguar a lo largo de la estructura de ese ecosistema (Estes *et al.*, 2011).

## AGRADECIMIENTOS

El especial agradecimiento a todo el personal de guarda parques del ACG, a Roger Blanco y María Marta Chavarría del Programa de Investigación y a Luis Diego Alfaro. A la Fundación Rufford Small Grants y la Universidad Nacional de Costa Rica por el financiamiento de este estudio.

## REFERENCIAS

- Amit, R., Alfaro, L., & Carrillo, E. (2010). Estimación de poblaciones de jaguar (*Panthera onca*) en el Área de Conservación Guanacaste, Costa Rica. *Ambientales* 38:3-5.
- Anderson, D. (2002). *Model Based Inference in the life sciences a primer evidence*. Springer, USA.
- Aranda, M. (1994). Importancia de los Pecaries (*Tayassu spp*) en la alimentación del jaguar (*Panthera onca*). *Acta de Zoología Mexicana* 62:11-22.
- Aranda, M. (2000). *Huellas y rastros de los mamíferos grandes y medianos de México*, Instituto de Ecología, A.C., Xalapa, México.
- Balme, G., Hunter, L & Soto, R. (2009). Evaluating Methods for counting cryptic carnivores. *Journal of wildlife management* 73(3):433-441.
- Boza, M. (1992). *Parques Nacionales de Costa Rica*, Incafo, Heredia, Costa Rica. 91 pp.
- Carazo, J. (2009). *Cambios en las poblaciones de jaguares (Panthera onca), sus presas potenciales y ocelotes (Leopardus pardalis), en dos períodos de tiempo sujetos a diferentes esfuerzos de control de cacería en el Parque Nacional Corcovado, Costa Rica*. Tesis de maestría, Universidad Nacional, Heredia, Costa Rica.
- Carrillo, E. Wong, G. & Cuarón, A.D. (2000b). Monitoring mammal populations in Costa Rica protected areas under different hunting restrictions. *Conservation Biology* 14(6):1580-1591.
- Carrillo, E., Fuller T., & J. Sáenz. (2009). Jaguar (*Panthera onca*) hunting activity: effects of prey distribution and availability. *Journal of Tropical Ecology* 25:563-567.

- Carrillo, E., Wong G. & Sáenz, J. (2000<sup>a</sup>). *Mamíferos de Costa Rica*. Instituto Nacional de Biodiversidad, Heredia, Costa Rica. 249 pp.
- Ceballos, G., Ehrlich, P., Soberón, J., Salazar, I. & Fay, J. (2005). Global mammal conservation: What must we manage? *Science*. 309:603-607.
- Chinchilla, F. (1997). Dieta del jaguar (*Panthera onca*), el puma (*Felis concolor*) y el ocelote (*Felis pardalis*) Carnivora: Felidae el Parque Nacional Corcovado, Costa Rica. *Revista de Biología Tropical* 45(3):1223-1229.
- Dayan & D. Simberloff . (1996). *Patterns of size separation in carnivore communities*. Pp. 243-266 in Gittleman, J.1989. Carnivore behavior, ecology and evolution. Vol 2, Cornell University, USA.
- Estes, J., Terborgh, J., Brashares, M., Power-Berger J., Bond, W., Carpenter, S., Essington, T., Holt, D., Jackson, J., Marquis, R., Oksanen, L., Oksanen, T., Praine, R., Pickett, E., Ripple, W., Sandin, S., Scheffer, M., Schoener, T., Shurin, J., Sinclair, A., Soulé, M., Virtanen, R. & D. Wardle. (2011). Trophic Downgrading of Planet Earth. *Science* 333: 301-306.
- Fonseca, L., Murillo, G., Guadamuz, L., Spinola, R. & Valverde, R. (2009). Downward but stable trend the abundance of arribada olive ridley sea turtles (*Lepidohelys olivacea*) at Nancite beach, Costa Rica (1971-2007). *Chelonian Conservation and Biology* 8(1):19-27.
- Garla, R. (2001). Jaguar (*Panthera onca*) food habits in Atlantic rain forest of Southeastern Brazil. *Revista Biología Tropical* 33(4): 691-696.
- Harmsen, B., Foster, R., Silver, S., Ostro, L., & P. Doncaster. (2010). Differential use of trails by forest mammals and the implication for camera-trap studies: A case study from Belize. *Biotropica* 42:126-133.
- Hoogestein, R & Hoogestein, A. (2005). *Manual sobre problemas de depredación causados por jaguares y pumas en hatos ganaderos*. Wildlife Conservation Society. Washington, US.
- Janzen, D.(1986). Management of habitat fragments in the tropical dry forest growth. *Ann. Missouri Botanical Garden* 75: 105-116.
- Janzen. D. (1988). *Tropical dry forest the most endangered mayor tropical ecosystem*. In:Wilson, E. & P. Frances. Biodiversity, National Academy Press, Washington, D.C.
- Karanth, U., Nichols, J., Samba-Kumar, N., William, A., & J.E. Hines. (2004). Tigers and their prey: Predicting carnivore densities from prey abundance. *PNAS* 110(14):4854-4858.
- Montalvo, V. (2012). *Cambios en la abundancia, actividad temporal y dieta de jaguar (Panthera onca), otros felinos y sus presas en el Parque Nacional Santa Rosa, Costa Rica*. Tesis de maestría, Universidad Nacional, Heredia, Costa Rica. 59 pp.
- Moral-Sachetti, F. J., Lameda-Camacaro, F., Vásquez, J. S. & R. Zenteno-Cádenas. (2011). Fuerza de mordedura y estrés mandibular en el jaguar (*Panthera onca*) durante la depredación de pecaríes (Artiodactyla: Tayassuidae) mediante la fractura de sus cráneos. *Acta Zoológica Mexicana*. 27(3): 757-776.
- Novack, A., Sunquist, M. & R. Labisky. (2005). Foraging ecology of jaguar (*Panthera onca*) and (*Puma concolor*) in hunted and non-hunted sites within the Maya Biosphere Reserve, Guatemala. *Journal of the Zoological Society of London* 267: 167-178.
- R Development Core Team. (2011). R statistical software [http://r-development-core-team.software.informer.com, accesado 6 junio 2012].
- Rabinowitz, A. & Zeller, K. (2010). A range-wide model of landscape connectivity and conservation for the jaguar, *Panthera onca*. *Biological Conservation* 143:939-945.
- Rabinowitz, A & Nottigham, B. (1986). Ecology and behavior of the Jaguar (*Panthera onca*) in Belize, Central America. *The Zoological Society of London* 210:149-159.
- Ramírez, S. (2003). *Abundancia relativa y tipos de hábitat preferidos por el jaguar (Panthera onca) y el puma (Puma concolor) en el Parque Nacional Santa Rosa, Guanacaste, Costa Rica*, Tesis de maestría, Universidad Nacional, Heredia, Costa Rica. 77 pp.
- Ribeiro P., Michalski, F. & J. Metzger. (2012). How deforestation pattern in the Amazon influences vertebrate richness and community composition. *Landscape Ecology* 02:11-13.
- Ripple, W. & R. Beschta. (2007). Restoring yellowstone's aspen with wolves. *Biological Conservation* 38: 514-519.
- Román, G. (2007). Regeneración temprana de *Dipterix panamensis* y *Carapa guianensis* en bosques fragmentados de la Zona Norte de Costa Rica. *Revista Forestal Centroamericana*.1: 80- 83.
- Sáenz, J. & Carrillo, E. (2002). *Jaguares depredadores de ganado en Costa Rica: ¿un problema sin solución?*, Pages 127-138 in: Medellín, R., Equihua, C., Chetkiewicz, C., Crawshaw, P., Rabinowitz, A., Redford, K., Robinson, J., Sanderson, E., Taber, A. (eds.). El jaguar en el nuevo milenio. Universidad Nacional Autónoma, Wildlife Conservation Society. Mexico.
- Salom, R., Carrillo, E., Sáenz, J. & J. Mora. (2007). Critical condition of the jaguar (*Panthera onca*) population in Corcovado National Park, Costa Rica. *Oryx* 41(1):51-56.
- Sandell, M. (1989). *The mating tactics and spacing patterns of solitary carnivores*. Pp. 164 -182 in Gittleman, J.(eds). Carnivore behavior, ecology and evolution. (Vol 1), Cornell University, USA.
- Sanderson, E.W., Redford, K. H., Vedder, A., Coppolillo, P. & S. Ward. (2002). A conceptual model for conservation planning based on landscape species requirements. *Landscape and Urban Planning* 58: 41-56.
- Schaller, G. (1980). Movement patterns of jaguar. *Biotropica* 12(3):163-168.

- Scognamilo, D.G., Maxit, I., Sunquist, M. & J. Polisar. (2003). Coexistence of jaguar (*Panthera onca*) and puma (*Puma concolor*) in a mosaic landscape in the Venezuela llanos. *Journal of the Zoological Society of London* 259: 269-279.
- Seymour, L. 1989. *Panthera onca*. Mammalian species 340:1-9.
- Silver, S., Ostro, L., Marsh, L., Maffei, L., Noss, A., Kelly, M., Wallace, R., Gomez, H. & G. Ayala. (2004). The use of camera traps for estimating jaguar (*Panthera onca*) abundance and density using capture/recapture analysis. *Oryx* 38(2):1-7.
- Soisalo, M. & S. Cavalcanti. (2006). Estimating the density of a jaguar population in the Brazilian Pantanal using camera-traps and capture–recapture sampling in combination with GPS radiotelemetry. *Biological Conservation* 129: 487–496.
- Sunquist, M. & Sunquist, F. (2002). *Wild cats of the world*, Chicago Press, USA.
- Weckel, M., Giuliano, W. & Silver, S. (2006). Cockscomb Revisited: Jaguar diet in the Cockscomb Basin Wildlife Sanctuary, Belize. *Biotropica* 38(5):667-690.

