

Universidad de Salamanca

Departamento de Biología Animal, Parasitología,
Ecología, Edafología y Química Agrícola
(Área de Zoología).



Biología y Conservación de la Biodiversidad

“Composición y riqueza de las comunidades de aves,
murciélagos y escarabajos coprófagos asociados a
agro-paisajes y áreas protegidas de un bosque
tropical seco (norte de Costa Rica)”.

José Pablo Carvajal Sánchez

Composición y riqueza de las comunidades de aves, murciélagos y escarabajos coprófagos asociados a agro-paisajes y áreas protegidas de un bosque tropical seco (norte de Costa Rica).

Tesis realizada en el Departamento de Biología Animal, Parasitología, Ecología, Edafología y Química Agrícola (Área de Zoología) de la Facultad de Biología de la Universidad de Salamanca para aspirar al Grado de Doctor Biología y Conservación de la Biodiversidad

Área de interés: Conservación de la biodiversidad

Línea de Investigación: Ecología del paisaje, Fragmentación y
Conservación de la biodiversidad

Director de Tesis: Prof. Dr. Salvador J. Peris.

Universidad de Salamanca

2013

El Dr. D. José Salvador Peris Álvarez, Profesor titular del Departamento de Biología Animal, Parasitología, ecología, Edafología y Química Agrícola de la Universidad de Salamanca, y director de la tesis con título "*Composición y riqueza de las comunidades de aves, murciélagos y escarabajos coprófagos asociados a agro-paisajes y áreas protegidas de un bosque tropical seco (norte de Costa Rica)*", elaborada por José Pablo Carvajal Sánchez en el Área de Zoología de la Universidad de Salamanca para optar al grado de doctor, considera que dicha tesis presenta los requisitos necesarios para ser defendida públicamente, por lo que:

Autoriza su presentación ante el tribunal correspondiente.

En Salamanca a.....de.....del 2013

Fdo.: Dr. José Salvador Peris Álvarez

(El Director)

Tesis presentada por

José Pablo Carvajal Sánchez

Para aspirar al Grado de Doctor por la Universidad de Salamanca.

Fdo.: José Pablo Carvajal Sánchez

(Doctorando)

Agradecimientos

La presente investigación fue posible gracias al apoyo de las siguientes instituciones y personas:

La Agencia Española de Cooperación Internacional para el Desarrollo (AECID), por brindarme la oportunidad de continuar mi formación profesional en la Universidad de Salamanca mediante una beca completa para mis estudios de doctorado.

El Instituto Internacional en Conservación y Manejo de Vida Silvestre –ICOMVIS- y el Laboratorio de Fauna de la Universidad Nacional por apoyo todo logístico y el préstamo de mobiliario/equipo para realizar la presente investigación. En especial a Joel C Sáenz.

Mi tutor y profesor J. Salvador Peris Álvarez por darme la oportunidad, el apoyo y la confianza para realizar la presente investigación, por compartir sus valiosos conocimientos y por todos los consejos y sugerencias brindados durante el estudio.

Fernando Silla Cortez, por su apoyo, amistad y colaboración durante todo el doctorado.

Luis Hernández Tabernero, por su enseñanza en el tema de murciélagos y las salidas de campo

Miguel Lizana, por su apoyo y por el equipo que me presto para las salidas de campo.

A mis amigos Manuel Spínola, Omar Barrantes, Luis Fernando Sandoval, Maikol Castillo, Ivan Sandoval, Juan Villegas, Roy Cruz, Kiki, Pablo Sánchez por otorgarme sus valiosas asesorías, consejos y sugerencias brindados durante el estudio.

A mi familia, Gloriana, Lola y Paco por la paciencia y comprensión durante todo este tiempo.

Dedicatoria

A mamá, Claudia Sánchez Mejías (†)

Si una persona es perseverante, aunque sea dura de entendimiento, se hará inteligente; y aunque sea débil se transformará en fuerte

Leonardo Da Vinci

Índice General

CAPÍTULO I.....	1
INTRODUCCIÓN GENERAL.....	1
Área de Estudio.....	9
Cañas.....	9
Parque Nacional Palo Verde.....	11
CAPÍTULO II.....	15
MÉTODOS GENERALES PARA AVES, MURCIÉLAGOS Y ESCARABAJOS COPRÓFAGOS CAÑAS.....	15
Selección de sitios de muestreo.....	15
Muestreo de vegetación.....	16
MÉTRICAS DEL PAISAJE.....	20
Métricas para evaluar la estructura, composición, y conectividad del paisaje.....	21
Área de bosque secundario (ha).....	21
Área de bosques ribereños (ha).....	21
Área de cercas vivas (ha).....	21
Distancia al bosque secundario vecino más cercano (DBSVMC), distancia al bosque ribereño vecino más cercano (DBRVMC).....	21
MÉTODOS GENERALES PARA AVES, MURCIÉLAGOS Y ESCARABAJOS COPRÓFAGOS PARQUE NACIONAL PALO VERDE.....	22
Análisis de datos.....	23
Composición de la comunidad de aves, murciélagos y escarabajos coprófagos y su relación con variables locales y de paisaje.....	23
Estimación de la riqueza de especies de aves, murciélagos y escarabajos coprófagos en Cañas.....	24
Estimación de índices de abundancia para algunas especies de aves, murciélagos y escarabajos coprófagos en Cañas.....	25
Distribución espacial de la riqueza de aves, murciélagos y escarabajos coprófagos en Cañas.....	26
CAPÍTULO III.....	28
AVES.....	28
Introducción.....	28
Muestreo de aves.....	30
Resultados.....	33
Descripción general.....	33
Riqueza de especies.....	33
Composición de la comunidad de aves de Cañas y Palo Verde.....	36

Composición de la comunidad de aves de Cañas y su relación con variables locales y de paisaje	38
Índices de abundancia.....	40
Probabilidad de detección.....	41
Distribución espacial de la riqueza de aves	43
<i>Discusión</i>	45
Riqueza de especies	45
Composición de la comunidad de aves de Cañas y Palo Verde	47
Composición de la comunidad de aves de Cañas y su relación con variables locales y de paisaje	48
Índices de abundancia.....	49
Probabilidad de detección.....	50
Distribución espacial de la riqueza de aves	50
CAPITULO IV	52
MURCIÉLAGOS	52
<i>Introducción</i>	52
Muestreo de murciélagos.....	54
<i>Resultados</i>	56
Descripción general	56
Riqueza de especies	56
Composición de la comunidad de murciélagos de Cañas y Palo Verde.....	59
Composición de la comunidad de murciélagos de Cañas y su relación con variables locales y de paisaje	61
Índices de abundancia.....	62
Probabilidad de detección.....	64
Distribución espacial de la riqueza de murciélagos	66
<i>Discusión</i>	68
Riqueza de especies	68
Composición de la comunidad de murciélagos de Cañas y Palo Verde.....	69
Composición de la comunidad de murciélagos de Cañas y su relación con variables locales y de paisaje	71
Índices de abundancia.....	72
Probabilidad de detección.....	73
Distribución espacial de la riqueza de murciélagos	73
CAPITULO V	75
ESCARABAJOS COPRÓFAGOS	75
<i>Introducción</i>	75

Muestreo de coleópteros coprófagos.....	77
Resultados.....	79
Descripción general.....	79
Riqueza de especies.....	79
Composición de la comunidad de escarabajos estercoleros de Cañas y Palo Verde.....	81
Composición de la comunidad de escarabajos coprófagos de Cañas y su relación con variables locales y de paisaje.....	83
Índices de abundancia.....	84
Probabilidad de detección.....	86
Distribución espacial de la riqueza de escarabajos coprófagos.....	88
Discusión.....	90
Riqueza de especies.....	90
Composición de la comunidad de escarabajos coprófagos de Cañas y Palo Verde.....	91
Composición de la comunidad de escarabajos de Cañas y su relación con variables locales y de paisaje.....	93
Índices de abundancia.....	94
Probabilidad de detección.....	95
Distribución espacial de la riqueza de escarabajos coprófagos.....	95
CONCLUSIONES Y RECOMENDACIONES.....	97
LITERATURA CITADA.....	99

Lista de Figuras

Figura 1. Usos de la tierra y sitios de muestreo para aves, murciélagos y escarabajos coprófagos, Cañas, Guanacaste, Costa Rica 2003.....	11
Figura 2. Usos de la tierra, presentes en el parque nacional Palo Verde, Bagaces, Guanacaste, Costa Rica 2013.	14
Figura 3. Descripción de la parcela para la toma de datos de vegetación en las coberturas vegetales, bosque secundario, charral/tacotal, y pasturas con cobertura arbórea baja y alta.	¡Error! Marcador no definido.
Figura 4. Descripción de la parcela para la toma de datos de vegetación en bosques rivereños.....	19
Figura 5. Descripción de la parcela para la toma de datos de vegetación en las cercas vivas.	19
Figura 6. Parcela de muestreo de 1 ha (100m x 100m) con la ubicación de trampas, redes, parcelas y puntos de conteo para los hábitat bosque secundario, charral y pasturas.....	31
Figura 7. Sistema de muestreo con la ubicación de trampas, redes, parcelas y puntos de conteo para los hábitats bosque rivereño y cercas vivas.....	32
Figura 8. Riqueza de especies de aves observada y parámetros estimados de acuerdo al procedimiento de estimación de Jackknife del modelo de captura-recaptura Mh, para Cañas – Palo Verde, Guanacaste, 2003.	36
Figura 9. Diagrama del escalonamiento multidimensional no-métrico (estrés=25,75%) que muestra la distribución espacial de la avifauna en Cañas y Palo Verde, Guanacaste. Las elipses representan límites de confianza al 95%.....	37
Figura 10. Diagrama del escalonamiento multidimensional no-métrico, que muestra la distribución espacial de la avifauna (n=108 especies) y su asociación con las variables locales y de paisaje medidas en los sitios de muestreo del agropaisaje de Cañas, Guanacaste, Costa Rica. 2003.	39

Figura 11. Índice de abundancia promedio para 5 especies de aves, presentes en el agropaisaje de Cañas, Guanacaste, Costa Rica. 2003.....	41
Figura 12. Probabilidad de detección para 5 especies de aves, presentes en el agropaisaje de Cañas, Guanacaste, Costa Rica. 2003.....	42
Figura 13. Distribución espacial de la riqueza de aves, modelada con el interpolador Kriging, para 47 sitios muestreados en Cañas, Guanacaste, Costa Rica. 2003.....	44
Figura 14. Riqueza de especies de murciélagos observada y parámetros estimados de acuerdo al procedimiento de estimación de Jackknife del modelo de captura-recaptura Mh, para Cañas – Palo Verde, Guanacaste, 2003.....	59
Figura 15. Diagrama del escalonamiento multidimensional no-métrico (estrés=22,84%) que muestra la distribución espacial de murciélagos en Cañas y Palo Verde, Guanacaste. Las elipses representan límites de confianza al 95%.....	60
Figura 16. Diagrama del escalonamiento multidimensional no-métrico, que muestra la distribución espacial de murciélagos (n=42 especies) y su asociación con las variables locales y de paisaje medidas en los sitios de muestreo del agropaisaje de Cañas, Guanacaste, Costa Rica. 2003.....	62
Figura 17. Índice de abundancia para cinco especies de murciélagos, presentes en el agropaisaje de Cañas, Costa Rica 2003.....	64
Figura 18. Probabilidad de detección para cinco especies de murciélagos, presentes en el agropaisaje de Cañas, Costa Rica 2003.....	65
Figura 19. Distribución espacial de la riqueza de murciélagos, modelada con el interpolador Kriging ordinario.....	67
Figura 20. Trampa de caída para escarabajos coprófagos.....	78
Figura 21. Riqueza de especies de escarabajos coprófagos observada y parámetros estimados de acuerdo al procedimiento de estimación de Jackknife del modelo de captura-recaptura Mh, para Cañas – Palo Verde, Guanacaste, 2003.....	81

Figura 22. Diagrama del escalonamiento multidimensional no-métrico (estrés=21,68%) que muestra la distribución espacial de escarabajos coprófagos en Cañas y Palo Verde, Guanacaste. Las elipses representan límites de confianza al 95%.....	82
Figura 23. Diagrama del escalonamiento multidimensional no-métrico, que muestra la distribución espacial de escarabajos coprófagos (n=28 especies) y su asociación con las variables locales y de paisaje medidas en los sitios de muestreo del agropaisaje de Cañas, Guanacaste, Costa Rica. 2003.....	84
Figura 24. Índice de abundancia para cinco especies de escarabajos coprófagos, presentes en el agropaisaje de Cañas, Costa Rica 2003.....	86
Figura 25. Probabilidad de detección para cinco especies de escarabajos coprófagos, presentes en el agropaisaje de Cañas, Costa Rica 2003.....	87
Figura 26. Distribución espacial de la riqueza de escarabajos coprófagos, modelada con el interpolador Kriging ordinario.....	89

Lista de Cuadros

Cuadro 1. Riqueza de especies de aves observada y parámetros estimados de acuerdo al procedimiento de estimación de Jackknife del modelo de captura-recaptura (Mh), para un paisaje de Cañas, Guanacaste, 2003.....	35
Cuadro 2. Índice de abundancia promedio para 5 especies de aves, presentes en el agropaisaje de Cañas, Guanacaste, Costa Rica. 2003.....	40
Cuadro 3. Probabilidad de detección para 5 especies de aves, presentes en el agropaisaje de Cañas, Guanacaste, Costa Rica. 2003.....	42
Cuadro 4. Riqueza de especies de murciélagos observada y parámetros estimados de acuerdo al procedimiento de estimación de Jackknife del modelo de captura-recaptura (Mh), para un paisaje de Cañas, Guanacaste, 2003.....	58
Cuadro 5. Índice de abundancia promedio para 5 especies de murciélagos, presentes en el agropaisaje de Cañas, Guanacaste, Costa Rica. 2003.....	63
Cuadro 6. Probabilidad de detección para 5 especies de murciélagos, presentes en el agropaisaje de Cañas, Guanacaste, Costa Rica. 2003.....	65
Cuadro 7. Riqueza de especies de escarabajos coprófagos observada y parámetros estimados de acuerdo al procedimiento de estimación de Jackknife del modelo de captura-recaptura (Mh), para un paisaje de Cañas, Guanacaste, 2003.....	80
Cuadro 8. Índice de abundancia promedio para 5 especies de escarabajos coprófagos presentes en el agropaisaje de Cañas, Guanacaste, Costa Rica. 2003.....	85
Cuadro 9. Probabilidad de detección para 5 especies de escarabajos coprófagos, presentes en el agropaisaje de Cañas, Guanacaste, Costa Rica. 2003.....	87

Lista de Anexos

Anexo 1. Clasificación taxonómica de las especies de aves registradas en Cañas y Palo Verde, Guanacaste, Costa Rica 2003.....	128
Anexo 2. Clasificación taxonómica de las especies de murciélagos registrados en Cañas y Palo Verde, Guanacaste, Costa Rica 2003.....	135
Anexo 3. Clasificación taxonómica de las especies de escarabajos coprofagos registrados en Cañas y Palo Verde, Guanacaste, Costa Rica 2003.....	138
Anexo 4. Clasificación taxonómica de las especies de florísticas registradas en Cañas, Guanacaste, Costa Rica 2003.....	140

CAPÍTULO I

Introducción General

Los bosques secos representan el 42% de los bosques tropicales y subtropicales en todo el mundo (Murphy y Lugo 1986). En América Central este tipo de bosque se extiende desde el sur de México hasta el norte de Costa Rica como una franja discontinua a lo largo de las zonas de costeras y pre-montanas del Pacífico (Sabogal y Valerio 1998). Gran parte de la costa del Pacífico de América Central estuvo cubierta de bosque seco tropical, sin embargo, la mayor parte de esta cubierta forestal ya se había convertido en pastos para la ganadería antes de los años 1980 (Flores Rodas 1976; Komar 2002)

Se estima que cuando llegaron los españoles al nuevo mundo había tal vez 550.000 km² de bosque seco en el lado Pacífico de las tierras bajas de Costa Rica, hoy en día menos de 1 a 2% siguen intactos, con 0,01% bajo protección. En Guanacaste la península está cubierta por al menos en un 50% de fragmentos remanentes de bosques deciduos secundarios (Janzen 1988, Olson y Dinerstein 2002, Sanchez – Asofeifa *et al*/2005, Stoner y Timm 2004).

Por otra parte la pérdida de cobertura boscosa tuvo lugar en entre las décadas de 1950 a 1970. Actualmente se han perdido más del 70% de los bosques primarios y la tala continua a una tasa entre 3000 y 45.000 ha por año. (Parsons 1983, Sánchez – Asofeifa *et al*. 2001, EOSL-CCT-FONAFIFO 2002).

Además de la deforestación del bosque denso, muchas de las zonas boscosas que rodean los hábitats ribereños a lo largo de las tierras bajas de Guanacaste se han destruido debido en gran parte al desarrollo de la agricultura y la ganadería. (Jiménez 1995, Stoner y Timm 2004).

Estas actividades en términos generales han generado cambios considerables sobre la biodiversidad local y regional. Por ejemplo, la pérdida de bosques naturales y el aumento del aislamiento entre fragmentos son variables que impactan a muchas especies animales con requerimientos especializados de hábitat y con baja capacidad de dispersión (Turner *et al.* 1989, Murcía 1995, Schelhas 1996, Laurance y Bierregaard 1997, Whitmore 1997, Bélanger y Grenier 2002, Laurance *et al.* 2002).

Los procesos de fragmentación pueden ser tanto de origen antrópico como naturales, la fragmentación de origen antrópico no es un proceso aislado ni aleatorio, sino un proceso determinístico, las áreas impactadas inicialmente son aquellas zonas de fácil acceso debido a su topografía plana y donde los suelos son más productivos tanto para uso agrícola como para extracción forestal. Esta heterogeneidad (oroográfica, edafológica) no permite que las actividades humanas ocurran de manera uniforme en todo el paisaje, lo que da como resultado mosaicos paisajísticos heterogéneos representados por fragmentos discretos de diferentes usos de la tierra (por ejemplo, remanentes de bosque natural, plantaciones forestales, cultivos, tanto anuales como perennes y pasturas (Saunders *et al.* 1991, Crome 1997, Turner *et al.* 2001, Halffter y Arellano 2002, Chazdon 2003).

En los agro-paisajes, los fragmentos de vegetación nativa quedan inmersos en una matriz antropogénica dominante, que en algunos casos resulta hostil para la fauna

que los habita (ECOTONO 1996, Primack 1998, Rau y Gantz 2001, Fahrig 2003, Xue *et al.* 2004, Fahrig *et al.* 2011).

Por lo tanto, el arreglo y la configuración espacial de los elementos del paisaje afectan los parámetros que caracterizan los procesos ecológicos que mantienen las comunidades de fauna nativa que allí habitan, siendo dos parámetros de importancia la riqueza y la composición de especies. (Meffe y Carroll 1997; Laurance y Laurance 1999, Hermes 2008).

Por ello se ha determinado que algunas coberturas vegetales como fragmentos de bosques secundarios, rivereños y cercas vivas son utilizadas como sitios de refugio, alimentación, reproducción y rutas de vuelo para aves, murciélagos, escarabajos coprófagos, mariposas y mamíferos medianos (Estrada *et al.* 1993, Guindon 1996, Sparks *et al.* 1996, Charrier *et al.* 1997, Verboom y Huitema 1997, Fry y Main 1997, Di Giulio *et al.* 2001, Collinge y Palmer 2002, Johnson *et al.* 2004, Parry *et al.* 2007).

La estructura y el arreglo espacial de los agro-paisajes podría afectar diferencialmente a los organismos y esto se vería reflejado en cambios en las comunidades biológicas. Dado que las especies presentan diferentes grados de sensibilidad y respuesta de adaptación a cambios en su ambiente (Dunnig *et al.* 1992, Barrett y Peles, 1999, Moilanen y Nieminen 2002, Cepeda 2003, Alarcón 2005). Por lo tanto, la fragmentación afectará más negativamente a aquellas especies que presenten mayor dificultad para adaptarse o moverse en un hábitat fragmentado inmerso en una matriz hostil. (Bierregaard y Lovejoy 1988, Gustafson y Garner 1996, Bierregaard y Stouffer 1997, Tischendorf y Fahrig 2000, Pe`er *et al.* 2006, Fahrig *et al.* 2011).

Se ha demostrado que el efecto de la fragmentación y reducción de la cobertura boscosa, producto de las actividades antropogénicas, lleva consigo la pérdida de hábitat y un aumento en el efecto de borde, acompañado de una serie de efectos biológicos. Por ejemplo, se ha documentado que en los grandes bosques, la fragmentación conduce a una pérdida de especies, ya que el hábitat no fragmentado alberga más especies que la misma superficie repartida en pequeños fragmentos de bosques (Forman *et al.* 1976, Shumaker 1996, Baudry y Burel 2002, Laurance y Vasconcelos 2004).

Sin embargo la fragmentación, podría favorecer a ciertas especies, que logran adaptarse y beneficiarse al utilizar los nuevos recursos disponibles en los usos de la tierra/coberturas de la tierra vegetales, por ejemplo algunos mamíferos usan tanto los bosque maduros como fragmentos de bosques inmersos en una matriz agrícola, como es el caso del zorro pelón (*Didelphis virginiana*) y el mapache (*Procyon lotor*), y algunas especies de murciélagos de la familia de los filostómidos. Éstas y otras especies se han visto beneficiadas, hasta cierto punto, con el avance de la frontera agrícola, persistiendo entre fragmentos de bosque inmersos en matrices de pastos y/o cultivos (Noss 1991, Soulé 1991, Brosset 1996, Dijak y Thompson 2000, Nupp y Swihart *et al.* 2003, Lindell *et al.* 2004).

Es evidente que las especies generalistas en términos de hábitat y alimentación son capaces de hacer uso de los fragmentos de diferente tipo de cobertura vegetal, como sitios de alimentación, refugio, reproducción, anidación y descanso (Shelhas 1996, Hanski 1998, Moilanen y Hanski 2001). Por el contrario, aquellas especies con

requerimientos especializados de hábitats y alimentación (raramente usan coberturas que no sean bosques maduros), por lo general presentan menores capacidades de adaptación a los cambios de hábitat producidos por la pérdida de hábitat (Schelhas y Greenberg 1996, Hansen y Rotella 2002)

Entre los efectos de la pérdida de hábitat nativo a causas de la fragmentación, cabe mencionar, efectos en el medio ambiente físico, como la incidencia de luz y aumento de temperatura, efectos biológicos a nivel poblacional, tales como cambios en la distribución y abundancia de especies, y efectos biológicos a nivel comunitario, como cambios en las interacciones entre especies (depredación, parasitismo, competencia de especies nativas con especies invasoras (Laurence 1990, Laurence 1994, Murcia 1995, Shelhas 1996, Alarcón 2004, Lindell *et al.* 2004, Hooper 2005). Por lo tanto, en paisajes severamente fragmentados, se ha demostrado que la supervivencia de muchas especies puede depender de la disponibilidad y calidad de cobertura vegetal, de la configuración de la matriz paisajística circundante (heterogeneidad espacial) y de la conectividad presente entre los diferentes fragmentos de uso de la tierra (Taylor *et al.* 1993, Bierregaard y Stouffer 1997, Goodwin 2003, Baudry *et al.* 2003, Bennett 2004, Van Teeffelen *et al.* 2006).

En relación a la conectividad (física), esta es considerada a menudo como una función únicamente de distancia entre dos fragmentos, siendo una característica estructural que puede facilitar o impedir el movimiento de las especies a través de la matriz paisajística (Merriam 1984, Taylor *et al.* 1993, Malanson y Cramer 1999, Ricketts 2001, Verboom *et al.* 2001, Burel y Baudry 2002, Goodwin y Fahrig 2002a, Goodwin y

Fahrig 2002b, Baudry *et al.* 2003, Cerdeira *et al.* 2005). Algunos estudios han demuestran que la conectividad en agro-paisajes heterogéneos podría mantener una composición considerable de diferentes grupos faunísticos, a partir de la disponibilidad de hábitats conectados con fragmentos de bosque remanentes. Lo que ha favorecido a muchas especies principalmente omnívoras generalistas (Rosenzweig *et al.* 1995, Turner y Corlett 1996, Schelhas y Greenberg 1996, Laurance y Bierregaard 1997, Harvey y Haber 1999, Aauri y De Lucio 2001, Ricketts *et al.* 2001, Moilanen y Nieminen 2002, Weillbull *et al.* 2003, Enríquez 2005).

Para algunos grupos faunísticos como los mamíferos arbóreos, terrestres, murciélagos, aves y escarabajos coprófagos, se ha demostrado la importancia de la conectividad entre los diferentes tipos de cobertura vegetal, presentes en agro-paisajes neo tropicales. Por ejemplo, las cercas vivas, remanentes de bosques secundarios, rivereños, café y cacao, pueden contribuir a la conectividad y por lo tanto, minimizar el efecto de la fragmentación, promoviendo así la conservación de la biodiversidad en fuera de las áreas protegidas. (Gallindo – González *et al.* 2000, Cárdenas *et al.* 2003, Díaz 2007, Harvey y González 2007, Medina *et al.* 2007, Vaughan *et al.* 2007, Vílchez *et al.* 2007, Hermes 2008, Rosales 2008).

Igualmente se ha determinado la importancia de diferentes tipos cobertura arbórea en el aumento de la riqueza y abundancia de especies en ambientes originalmente cubiertos por bosques. Por ejemplo, las aves utilizan las cercas vivas como sitios de refugio, alimentación, reproducción y protección frente a depredadores (Forman *et al.* 1976, Kattan y Álvarez – López 1996, Hinsley y Bellamy, 2000, Cárdenas *et al.* 2003, Lang *et al.* 2003, Harvey *et al.* 2003, Sánchez *et al.* 2004, Vílchez *et al.* 2004, Enríquez

2005). Los murciélagos utilizan los bosques rivereños y cercas vivas como sitios de percha, alimentación y rutas de vuelo (Laval y Fitch. 1977, Limpens y Kapteyn 1989, Estrada *et al.* 1993, Guindon 1996, Brosset 1996, Evelyn y Stiles 2003, Medina *et al.* 2004, Lumsden y Bennett, 2005, Montero 2003, Vílchez 2008). Así mismo, los escarabajos coprófagos utilizan los bosques rivereños y cercas vivas para desplazarse a través de las matrices heterogéneas que conforman los agro-paisajes (Findley 1993, Hill 1997, Charrier *et al.* 1997, Hernández *et al.* 2003, Cepeda 2003, Vílchez 2008).

Como se ha descrito anteriormente algunos tipos de cobertura vegetal presentes en los agro-paisajes (cercas vivas, charrales, potreros arbolados, bosques rivereños) han sido ignorados y tomados como pocos importantes en el estudio del efecto de la heterogeneidad espacial, a pesar que se ha demostrado su importancia en el mantenimiento de la biodiversidad en general, por ello merecen ser incluidos dentro de estrategias de conservación y manejo fuera de las áreas protegidas. Diversos estudios han confirmado que los agro-paisajes neo tropicales mantienen un número de especies faunísticas importantes y muchas veces similares a lo registrado en bosques continuos dentro de áreas protegidas (Cárdenas 2003, Lang *et al.* 2003, Daily *et al.* 2003, Montero 2004, Harvey *et al.* 2006, Vandermeer y Pefecto 2006, Navarrete y Halffter 2008b, Vílchez 2008).

La presente investigación tuvo como objetivo general analizar y comparar la composición y riqueza de las comunidades aves, murciélagos y escarabajos coprófagos presentes en seis tipos de cobertura vegetal: bosque ripario, bosque secundario, charral, cercas vivas, pastizales (potreros), con alta y baja cobertura

arbórea. La investigación se realiza en un área protegida del bosque seco tropical “Parque Nacional Palo Verde” y otra de agrocenosis, Cañas (N de Costa Rica).

Como objetivos específicos se plantearon:

1. Describir la riqueza de aves, murciélagos y escarabajos coprófagos presentes en el agropaisaje de Cañas y en el bosque seco tropical.
2. Comparar la composición de las comunidades de aves, murciélagos y escarabajos entre el agropaisaje “Cañas” y el bosque seco tropical “Parque Nacional Palo Verde”.
3. Estimar índices de abundancia para algunas especies de aves, murciélagos y escarabajos coprófagos.
4. Determinar la distribución espacial de la riqueza de aves, murciélagos y escarabajos en el agropaisaje de Cañas.

Área de Estudio

Cañas

El estudio se realizó en la provincia de Guanacaste, Costa Rica, cantón de Bagaces específicamente en el distrito primero de Cañas, entre las coordenadas geográficas extremas 10.38895 N, -85.14258 W, al noreste 10.38895 N, -85. 01719 W, al sureste 10.26449 N, -85.14258 W. El área de estudio cuenta con una extensión de 22.511 ha, comprendidas principalmente en agro-paisajes. Figura (1)

Se caracteriza climáticamente por presentar una precipitación promedio anual de 1500 mm, con un período seco bien marcado entre diciembre y abril con un período lluvioso que va desde comienzos de mayo a fines de noviembre. La temperatura promedio anual oscila entre los 26 °C y 31 °C. (Instituto Meteorológico Nacional 2012).

Las zonas de vida presentes corresponden a bosque húmedo pre-montano transición a basal, bosque húmedo tropical transición a seco tropical y bosque húmedo tropical (Bolaños y Watson 1993).

Específicamente, se han descrito varios tipos de comunidades naturales tales como, bosque anegado, bosque siempre verde, bosque deciduo de bajura, bosque deciduo de cerro calizo, matorral espinoso, charral, potrero y pantano. (Montero 2003, Cepeda 2003).

La topografía del área es relativamente plana con algunas serranías al noroeste de la zona que alcanzan los 585 m.s.n.m en las cercanías del cerro Pelado. Los tipos de suelos presentes son los entisoles, inceptisoles, vertisoles, mollisoles y alfisoles,

estos dos últimos se encuentran en un 95% del área y se caracterizan por ser suelos de relieves planos y ondulados.

En cuanto a la vegetación está dominada por especies pioneras típicas de bosque secundario: *Bombacopsis quinata* (Bombacaceae), *Cordia alliodora*, (Boraginaceae), *Bursera simaruba*, (Buseraceae). En menor abundancia se encuentran especies tales como, *Cedrela odorata*, *Dalbergia retusa*, *Sideroxylon Campiri*, *Swietenia macrophylla*, que se encuentran en peligro de extinción debido la erosión genética, a causa de la deforestación y fragmentación de los bosques (Sánchez, P, comunicación personal, 2012).

En relación a las actividades económicas, la ganadería extensiva y los monocultivos de caña de azúcar son los usos de la tierra que dominan el agropaisaje. Además, se presentan fragmentos remanentes de bosques secundarios y ribereños producto de la deforestación, fragmentación y expansión de la frontera agrícola - ganadera. Lo que ha originado un paisaje antrópico configurado principalmente por una matriz de pasturas (42%), cultivos de caña de azúcar y arroz (31%), fragmentos de bosques (23%) y otros usos de la tierra (4%).

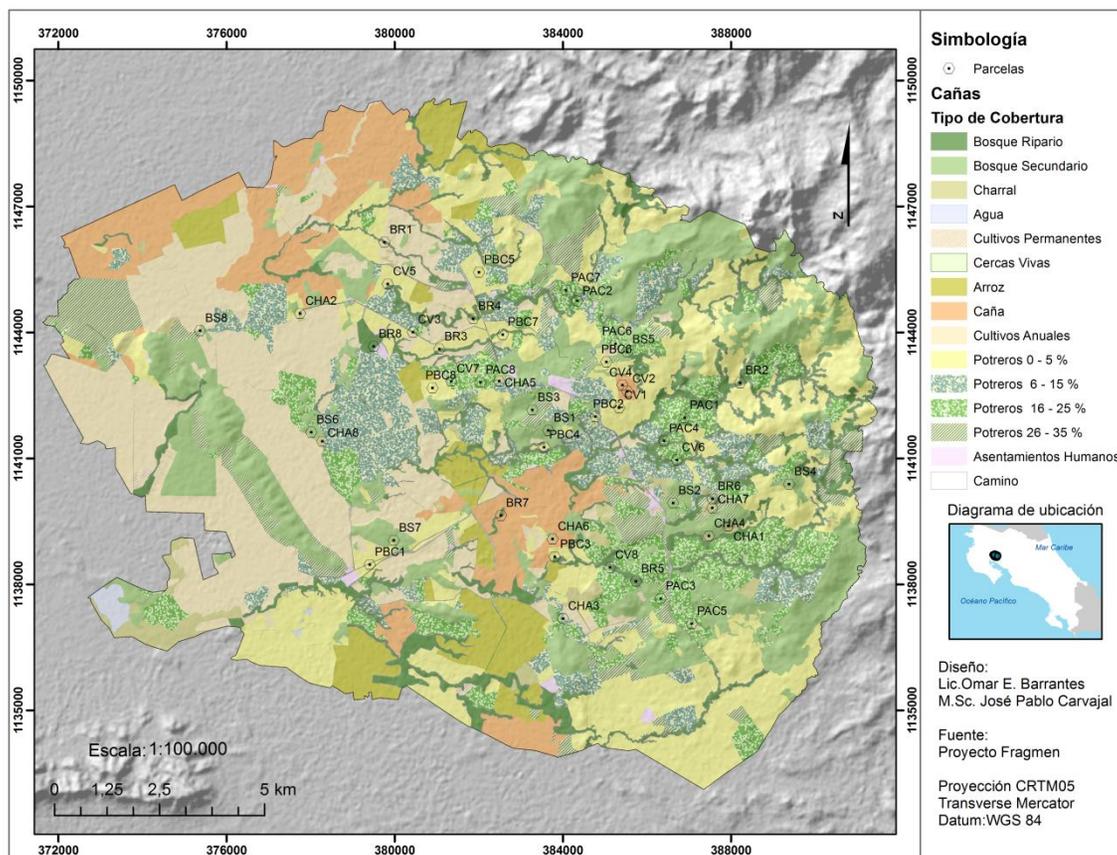


Figura 1. Usos de la tierra y sitios de muestreo para aves, murciélagos y escarabajos coprófagos, Cañas, Guanacaste, Costa Rica 2003.

Parque Nacional Palo Verde

El parque nacional Palo Verde (PNPV) se ubica en la provincia de Guanacaste, cantón de Bagaces al noroeste de Costa Rica, entre las coordenadas geográficas extremas 10.44340° N, -85.34134° W al norte, al sur 10.20231° N, -85.24424° W, al este 10.36315° N, -85.41051° W, al oeste, 10.28395° N, -85.20410° W. Se creó el 10 de diciembre de 1990, según el decreto número 20082-MIRENEM. Cuenta con un área de 19.804 ha, de las cuales 1207 ha, corresponden al humedal de Palo Verde (Castillo y Guzmán 2004). Figura (2)

Climáticamente se caracteriza por una precipitación promedio anual de 1263 mm (OET 2012). Es caliente durante todo el año, la temperatura promedio anual es superior a los 24 °C. Presenta dos periodos bien marcados el seco de diciembre – abril y el lluvioso de mayo – noviembre, (Trama 2005).

Las zonas de vida que comprende son: bosque húmedo tropical transición a basal y bosque húmedo tropical transición a seco, siendo este uno de los últimos remanentes de bosque seco tropical que está protegido en la región centroamericana. (Holdridge 1978, Bolaños y Watson, 1993, Sánchez – Vindas. P. 2013. Com. Pers.).

En cuanto a las comunidades naturales se han descrito nueve, entre los cuales podemos encontrar: bosques anegados, bosques siempre verde, deciduos de bajura y deciduo en cerro calizo, matorral espinoso, pantano, bosques de manglar, charrales y pasturas. Esta diversidad de hábitats es el resultado de las diferentes condiciones climáticas, geológicas, edáficas, topográficas y antropogénicas de la zona.

Por otra parte el PNPV presenta dos unidades geomorfológicas bien definidas: las planicies y las serranías de poca elevación, siendo la mayor el cerro Catalina con 269 m.s.n.m. Las zonas altas están formadas por material calizo-arrecifal o areniscas silíceas, calcáreas y las planas por aluviones cuaternarios, areniscas, lutitas y sedimentos de caliza (Vaughan *et al.* 1982). Los tipos de suelos están representados por cuatro órdenes, los inceptisoles, vertisoles, alfisoles y los entisoles estos últimos se distribuyen en un 75% del área.

Además el parque cuenta con un sistema de lagunas pantanosas de poca profundidad, lo que la convierten en uno de los sitios más importantes para la alimentación, refugio y anidación para aves acuáticas vadeadoras nativas y migrantes, muchas de ellas en peligro de extinción como es el caso del *Jabiru mycteria*, galán sin ventura. Por tanto fue declarado como sitio de interés por convención relativa a los humedales de importancia internacional en el año 1991, Ramsar. (Vaughan *et al*/1982, Hurtado 2003, Trama 2005).

Asimismo asociadas a estos hábitats se han registrado especies de árboles muchas de ellas en peligro de extinción entre los que se pueden mencionar el *Guaiacum sanctum*, guayacán real, *Sideroxylon capiri*, tempisque, *Dalvergia retusa*, cocobolo. En plantas acuáticas, entre las más comunes están la Tifa, *Typha domingensis*, lirio de agua o choreja, *Eichhornia crassipes*. (Hernández 1990, Rizo- Patrón 2003).

Por otra parte en avifauna se puede observar el guacamayo rojo, *Ara macao*, el pavón grande, *Crax rubra*, y en aves acuáticas destacan la garza rosada, *Platalea ajaja*, el *piche*, *Dendrocygna autumnalis*. En cuanto a mamíferos se encuentran algunas especies que son consideradas en peligro de extinción, debido principalmente a la cacería indiscriminada, a la pérdida de su hábitat por deforestación y fragmentación de los bosques secos, entre las que se pueden, mencionar el manigordo, *Leopardus pardalis*, el falso vampiro, *Vampyrum spectrum*, el mono araña, *Ateles geoffroyi*, este último también incluido en el apéndice I del (CITES - Convención sobre el Comercio Internacional de Especies Amenazadas de

Fauna y Flora Silvestres) (Hernández 1993, Organización para Estudios Tropicales 2008).

En cuanto a reptiles es habitual encontrar la serpiente béquer, *Boa constrictor*, la cascabel, *Crotalus durissus*, y en anfibios, los sapos gigantes *Chaunus marinus*, la rana ternero, *Leptodactylus savagei*.

Finalmente el PNPV está rodeado de áreas de charrales, tacotales, pasto para la actividad ganadera, y en su gran mayoría por una matriz de cultivos anuales mecanizados entre los que destaca principalmente los arrozales extensivos, cultivos de sandía y en menor extensión caña de azúcar. (Hurtado 2003, Trama 2005)

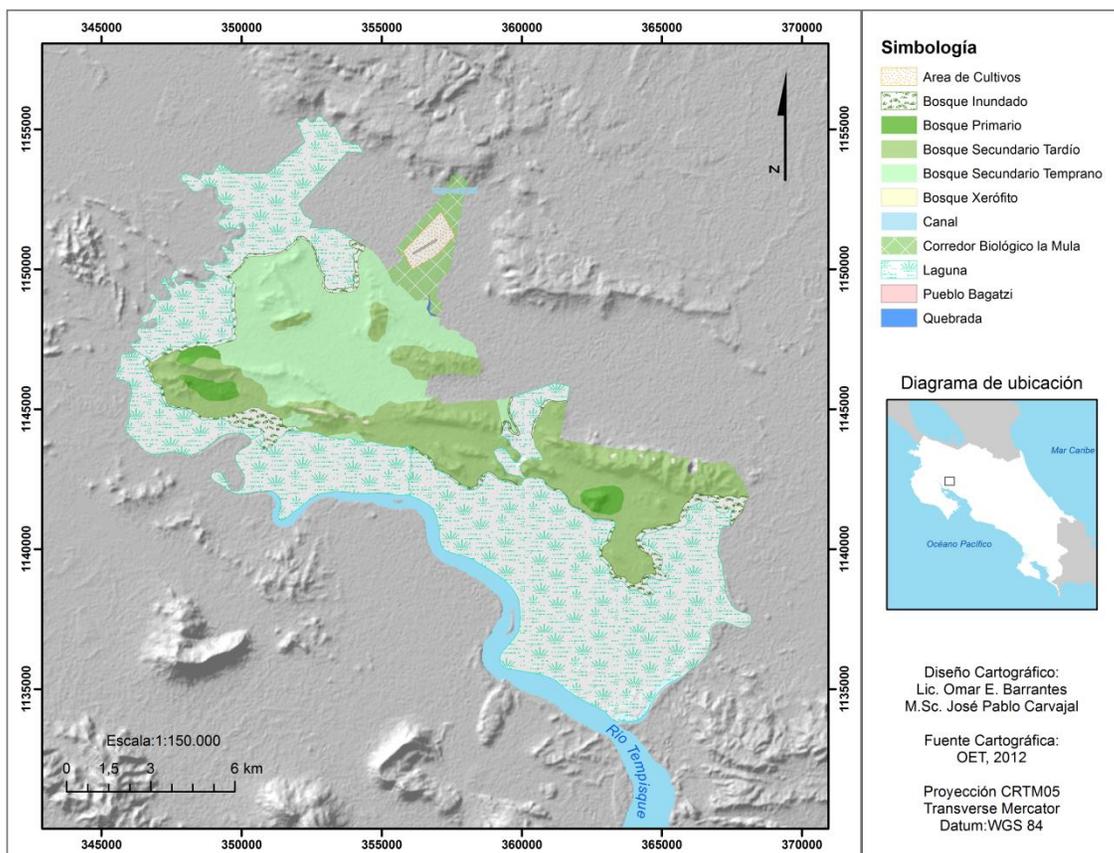


Figura 2. Usos de la tierra, presentes en el parque nacional Palo Verde, Bagaces, Guanacaste, Costa Rica 2013.

CAPÍTULO II

Métodos Generales para Aves, Murciélagos y Escarabajos Coprófagos Cañas

Selección de sitios de muestreo

Se definieron 6 tipos de cobertura vegetal según la clasificación del Centro Agronómico Tropical de Investigación y Educación (CATIE; Proyecto TROF, 2001).

Los tipos de cobertura vegetal se establecieron de acuerdo a los siguientes criterios:

1. Bosque Secundario: Altura promedio del dosel mínima 15 m. Tamaño mínimo de los fragmentos de 100 m X 100 m, con estrato de sotobosque presente.
2. Charral: Altura promedio del dosel entre 3 y 10 m. Tamaño mínimo de los fragmentos de 100 m x 100 m. Como alrededores se permiten todo tipo de cultivo agrícola, como caña, plataneras, arrozales, etc.
3. Bosque Ribereño: 350 m de largo y 10 m de ancho mínimo (10 m de ancho a un lado del cauce o 5 m en ambos lados del cauce). Como alrededores se permiten todo tipo de cultivo agrícola, como caña, plataneras, arrozales, etc.
4. Cerca Viva: 350 m de largo. Como alrededores se permiten todo tipo de cultivo

agrícola, como caña, plataneras, arrozales, etc. No se incluyen cercas vivas cercanas de caminos transitados por vehículos motorizados.

5. Pastura con Alta Cobertura Arbórea (entre 16% - 25% de cobertura arbórea). Como alrededores se permiten todo tipo de cultivos agrícolas, como caña, plataneras, arrozales, así como bosque secundario y charral / tacotal.

6. Pastura con Baja Cobertura Arbórea (entre 1% - 5% de cobertura arbórea). Como alrededores se permiten todo tipo de cultivos agrícolas, como caña, plataneras, arrozales, así como bosque secundario y charral/ tacotal.

Para realizar los muestreos de vegetación y de los grupos taxonómicos animales considerados en este estudio se seleccionaron al azar 8 fragmentos para cada tipo de cobertura vegetal (48 fragmentos en total) y en cada fragmento se ubico una parcela de 100 x 100 m (1 ha) que se utilizo como referencia para realizar los muestreos que se describen a continuación.

Muestreo de vegetación

Se establecieron parcelas rectangulares de tamaño variable según el tipo de cobertura vegetal. En los bosques secundarios, charrales/tacotales, y pastos con alta y baja cobertura arbórea, con una área de 50 x 20 m (0,1 ha). Las parcelas se ubicaron en el centro de la parcela de referencia de 1 ha, y se orientaron con su lado más largo en sentido norte-sur. En caso de presentarse un obstáculo (por ejemplo límites de fincas, formas de los fragmentos, etc.), la orientación se cambió en sentido este-oeste Figura (3). Para el tipo de cobertura vegetal, de bosque riberño se

establecieron parcelas rectangulares de 10 x 100 m en uno de los lados del curso del agua, con el eje mayor paralelo al mismo. En el caso que el ancho del bosque ribereño fuera menor a los 10 m, la parcela fue de 5 x 100 m a cada lado del curso de agua Figura (4). Para el tipo de cobertura vegetal cerca viva se ubicaron parcelas de 200 m de largo y el ancho fue dado por el ancho de la cerca Figura (5).

En cada parcela de vegetación se identificaron hasta el nivel de especies los árboles con un diámetro a la altura del pecho (DAP) > 5 cm. Además, se tomó la densidad promedio de la sombra (porcentaje de cobertura de dosel), con el uso de un densiómetro y la altura total promedio del dosel mediante el uso de un clinómetro. Estas variables se midieron en 5 puntos ubicados dentro de la parcela. El primer punto fue ubicado en el centro de la parcela y los otros 4 puntos se ubicaron a una distancia de 10 m entre sí sobre una línea diagonal que pasaba por el centro de la parcela Figura (5). Con los datos de estos 5 puntos se calculó la densidad de sombra promedio y la altura promedio del dosel. Todas las especies de árboles fueron identificadas con la ayuda de guías dendrológicas y libros de especies arbóreas de Costa Rica (Jiménez 1995, Jiménez y Poveda 1996, Holdridge *et al.* 1997, Fournier y García 1998).

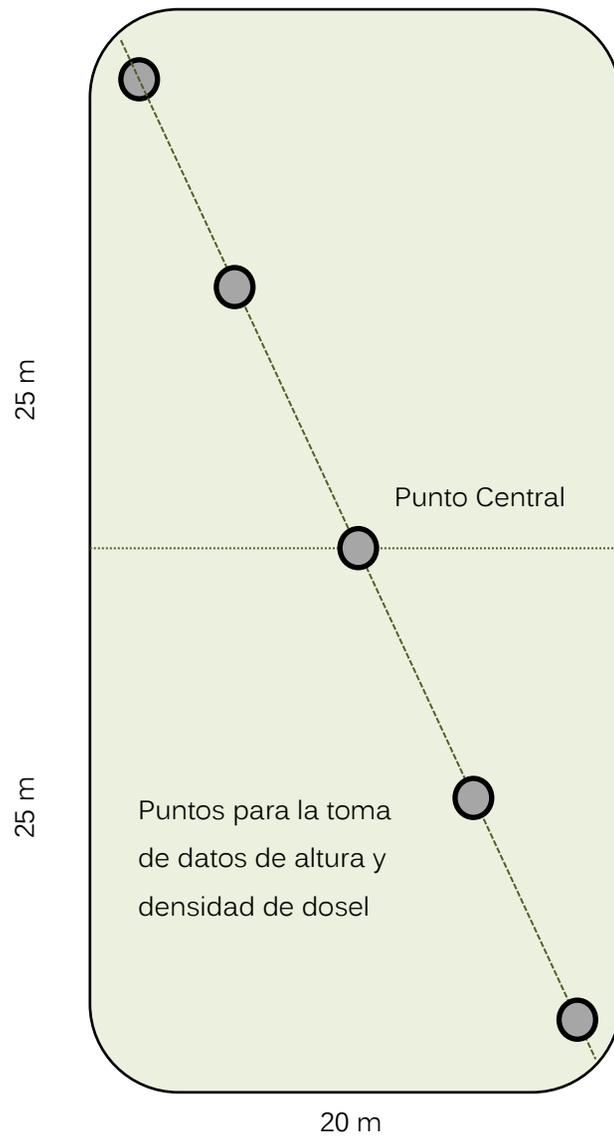


Figura 3. Descripción de la parcela para la toma de datos de vegetación en las coberturas vegetales, bosque secundario, charral/tacotal, y pasturas con cobertura arbórea baja y alta.

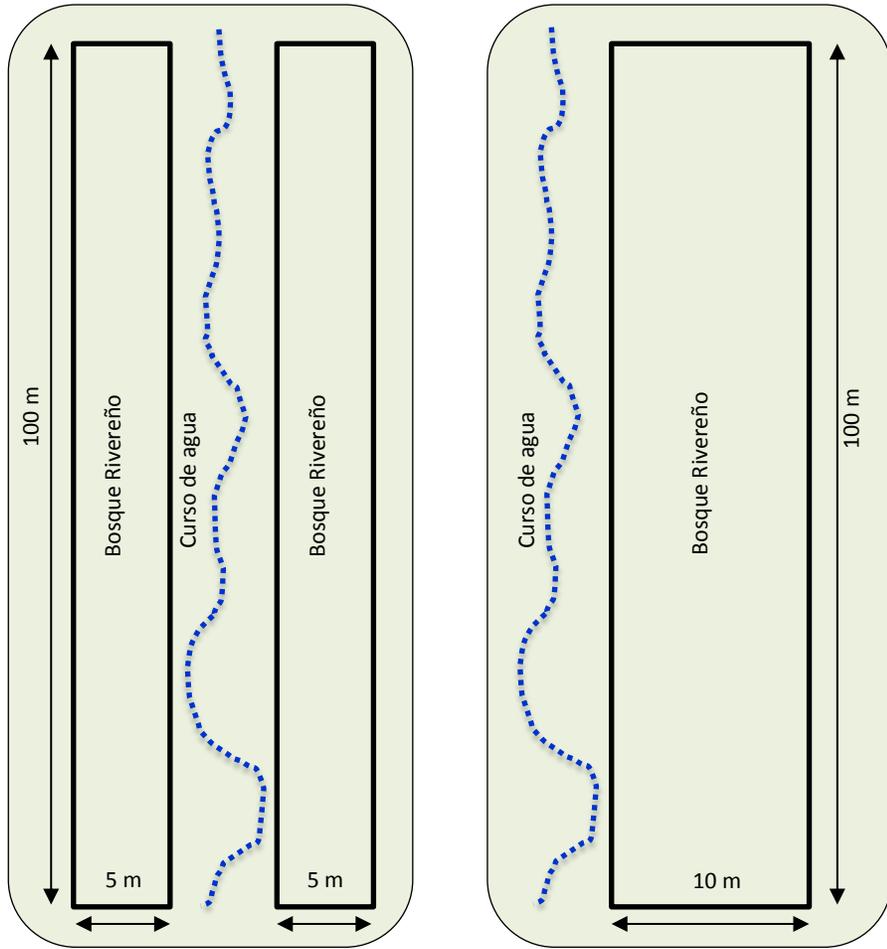


Figura 4. Descripción de la parcela para la toma de datos de vegetación en bosques rivereros.

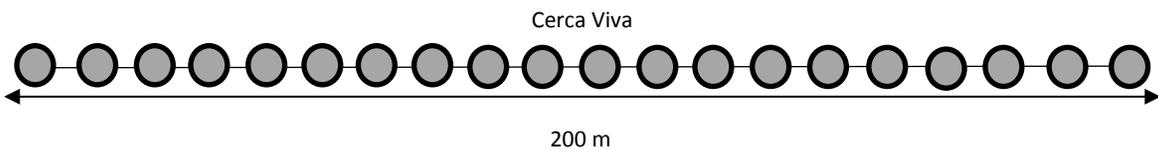


Figura 5. Descripción de la parcela para la toma de datos de vegetación en las cercas vivas.

Métricas del paisaje

Se establecieron zonas de influencia para medir las variables de paisaje alrededor de cada una de las parcelas de referencia de 1ha. El tamaño difirió para cada grupo considerado y se usaron zonas de 1000 m, 2000 m, y 3000 m, para escarabajos coprófagos, aves y murciélagos respectivamente. El tamaño de las zonas se definió a partir de patrones de movimiento registrados en diferentes estudios en agro-paisajes neo tropicales (Fleming *et al.* 1972, Peck y Forsyth 1982, Ramírez–Pullido y Armella 1987, Fleming 1988, Estrada y Coates–Estrada 2001, Bernard y Frenton 2002, Bernard y Fenton 2003, Alarcón 2005, Enríquez 2005, Gorresen *et al.* 2004, Meyer *et al.* 2005, Medina *et al.* 2007, Bernard y Fenton 2007, Reyes *et al.* 2007).

Para medir las variables a nivel de paisaje se empleo la cartografía base del proyecto TROF (2001) y se procedió a crear un mosaico de fotografías aéreas Carta (2005), del Programa Nacional de Investigaciones Aerotransportadas y Sensores Remotos (**PRIAS**) del Centro Nacional de Alta Tecnología, (CeNAT), escala 1:40.000. La información fue procesada mediante el sistema de información geográfica Arc View 3.3 (Environmental Systems Research Institute, Redlands, California, Estados Unidos). La cartografía fue editada utilizando la herramienta MNDR Stream Digitizing v1.06 (Loesch y Pouliot 2000). A demás fue corroborada a través de visitas de campo a cada una de las 48 parcelas.

Métricas para evaluar la estructura, composición, y conectividad del paisaje

Para analizar la conectividad, estructura y composición del paisaje en cada una de parcelas, se calcularon las siguientes métricas:

Área de bosque secundario (ha). Área total de los fragmentos de bosques secundarios, comprendidos en las zonas de influencia para aves, murciélagos y escarabajos coprófagos.

Área de bosques ribereños (ha). Área total de los fragmentos de bosques ribereños, comprendidos en las zonas de influencia para aves, murciélagos y escarabajos coprófagos.

Área de cercas vivas (ha). Área total de cercas vivas, comprendidas en las zonas de influencia para aves, murciélagos y escarabajos coprófagos.

Distancia al bosque secundario vecino más cercano (DBSVMC), distancia al bosque ribereño vecino más cercano (DBRVMC). Este índice determina la distancia euclidiana (m) promedio entre el borde de un fragmento y el fragmento adyacente más cercano del mismo tipo de cobertura vegetal (Ecuación 1). En este caso se consideró la distancia entre todos los fragmentos del mismo tipo de cobertura vegetal dentro de las áreas de influencia. El índice produce valores absolutos y requiere mapas de extensión similar y tamaños conocidos para poder validarlo (Kempel et al. 1999, McGarigal y Marks 1995, McGarigal y Cushman 2002, Romero 2004).

$$MNN = \frac{\sum_{j=1}^n MN_{ij}}{NP_i} \quad \text{Ecuación 1}$$

Donde,

MNN, índice del vecino más cercano

MN_{ij} , distancia euclidiana (m) con el vecino más cercano perteneciente al mismo tipo de cobertura vegetal

NP_i , total de fragmentos de la clase i.

Para calcular las métricas empleamos los módulos o extensiones, X Tools modificada por Mike DeLaune, Departamento de Forestería, Oregon, EE.UU 2003. Herramientas LSIGAE UNA v 2.0 creada por Julio César Moraga Peralta, Departamento de Geografía, Universidad Nacional, Heredia, Costa Rica, Spatial Analyst v 2.0, Patch Analyst creada por Elkie, Rempel y Carr. Ministerio de Recursos Naturales Ciencia y Tecnología de Noroeste. Thunder Bay, Ontario, Canada Notario. Para ArcView 3.3 (Environmental Systems Research Institute, Redlands, California, Estados Unidos).

Métodos Generales para Aves, Murciélagos y Escarabajos Coprófagos Parque Nacional Palo Verde

Para elaborar las listas de especies que se distribuyen en el parque nacional Palo Verde, se analizaron como base los trabajos de aves Vaughan *et al* (1982), Slud (1980), Smithsonian Institution Press, Stiles y Skutch. (1993), Organización de Estudios Tropicales (OET, 2012), de Solís (2000), en escarabajos coprófagos (Instituto Nacional de Biodiversidad 2012), para murciélagos los de Rodríguez y Wilson (1999), Stoner y Timm (2004), Stoner (2005), OET (2012),

Por otra parte es importante mencionar que no se incluyeron las aves acuáticas (48 especies) en la lista de especies y en los análisis, esto debido a que en el agropaisaje de Cañas no se presenta los hábitats o tipos de coberturas donde se distribuyen en Palo Verde.

Análisis de datos

Composición de la comunidad de aves, murciélagos y escarabajos coprófagos y su relación con variables locales y de paisaje.

Para analizar comparativamente las comunidades aves, murciélagos y escarabajos estercoleros en los diferentes tipos de cobertura vegetal se aplicó el análisis de escalamiento multidimensional no métrico "EMDN"; McCune y Grace 2002, Oksanen 2007). Técnica de ordenación que trabaja con medidas (índices) de disimilitud (disimilaridad) o distancia entre comunidades o grupos biológicos. En este caso se usó el índice de Ruzicka (Índice de Jaccard cuantitativo). El análisis que se puede aplicar a respuestas de especies no lineales de cualquier forma ya que usa información en forma de rangos y mapea los rangos no linealmente en el espacio de ordenación de manera robusta y eficiente (Oksanen 2007). Para evaluar el ajuste del EMDN a la distancia se empleó el valor de estrés (Stress) con base en la escala de Kruskal: 2,5 = Excelente, 5 = Bueno, 10 = Justo, 20 = Pobre. (McCune y Grace 2002, Oksanen 2007). Para evaluar la influencia de variables locales y de paisaje sobre la composición de las comunidades de aves, murciélagos y escarabajos coprófagos, se ajustaron las variables locales y de paisaje sobre el diagrama de ordenación resultante del EMDN, esto con el programa R versión 3.0.0 (Masked Marvel

Copyright), específicamente con los paquetes Vegan y Biodiversity R (Oksanen 2007, Oksanen *et al*/2007, Kindt 2008).

Una vez ajustadas, la selección de variables la realizamos mediante el criterio de experto.

Por ejemplo, si más de una variable mostraba un gradiente similar, se eligió sólo una de ellas, aquella que podría ser más factible de utilizar en una estrategia de conservación y manejo, por ende la que tuviera más sentido biológico. Se procuro no utilizar más de cinco variables (Oksanen 2008).

Estimación de la riqueza de especies de aves, murciélagos y escarabajos coprófagos en Cañas.

Se asume que no todas las especies fueron detectadas por el esfuerzo de muestreo, y se estimo la riqueza de especies presente en cada tipo de cobertura vegetal, mediante el estimador de Jackknife para datos de captura-recaptura en poblaciones cerradas (Burnham y Overton 1979, Nichols *et al.* 1998, Williams *et al.* 2002 Burnham y Anderson. 2002). Esta aproximación considera el número de especies como una estadística de conteo y trata de estimar la detectabilidad de tal manera que se pueda usar un estimador canónico para estimar la riqueza (Bolulinier *et al.* 1998, Nichols y Conroy 1996). El estimador de Jackknife considera probabilidades de detección heterogéneas entre las especies, lo cual supone una aproximación más realista, ya que se espera que las especies presenten diferentes probabilidades de detección.

La probabilidad de detección varía con la dificultad de capturar u observar individuos de diferentes especies y con la abundancia de las especies en una área

determinada (Williams *et al.* 2002). Para cada especie se construyó un historial de “captura” que consistió en una serie de 0 y 1 indicando si la especie fue observada (1) o no (0). En este caso, se considero la probabilidad de detección como el producto de 2 componentes: (a) la probabilidad de que al menos un individuo de una especie está presente en al menos uno de los fragmentos de un determinado tipo de cobertura vegetal, y (b) la probabilidad de que al menos un individuo de la especie es detectado, dado que la especie está presente en al menos uno de los fragmentos muestreados (Boulinier *et al.* 1998). Para estimar la probabilidad de detección se empleó la siguiente fórmula $1-(1-p_i)^8$, donde p_i es la probabilidad de detección por ocasión elevada a la 8 que es número de réplicas espaciales (historial de captura para cada especie). Para calcular la riqueza de especies se utilizo el modelo M (h) (Chao *et al.* 1992). Asumiendo que todas las especies de los grupos analizados tienen la misma probabilidad de ser detectadas, para este análisis aplicamos los programas CAPTURE© y MARK 6.1(Otis *et al.* 1978, White *et al.* 1982, White 2013)

Estimación de índices de abundancia promedio y probabilidades de detección para algunas especies de aves, murciélagos y escarabajos coprófagos en Cañas.

Basados en: 1) la presencia de las especies en los diferentes tipos de cobertura, 2) la abundancia de especies, 3) su afinidad. Se definieron cinco especies para cada grupo. Calculando un índice de abundancia a partir del historial de captura, se reportaron los valores lamda (λ), y la probabilidad de detección (p), con sus respectivos intervalos de confianza.

Las *aves* seleccionadas deben estar como mínimo en 5 de los 6 tipos de cobertura vegetal, y en al menos 20 de las 48 parcelas muestreadas, la abundancia entre 84 y 156 individuos, y la afinidad entre 2 y 3 (2 = necesita pequeños fragmentos de bosque, 3 = no necesita el bosque).

Para los *murciélagos* como mínimo estar en los 6 tipos de cobertura vegetal, en al menos 24 de las 47 parcelas muestreadas, los valores de abundancia entre 115 y 1026 individuos, y la afinidad (G) que corresponde a generalista.

Finalmente para los *escarabajos coprófagos* estar presentes en los 6 tipos de cobertura vegetal estar presentes en 25 de las 36 parcelas muestreadas, y la afinidad (G) que corresponde a generalista.

Para este análisis se trabajó con el programa PRECENSE versión 5.8, con la aplicación Repeated Count Data "Royle Biometrics" (Hines 2012).

Distribución espacial de la riqueza de aves, murciélagos y escarabajos coprófagos en Cañas.

La distribución espacial de la riqueza se calculó a partir de la riqueza estimada para cada uno de los grupos analizados, con el programa R versión 3.0.0 y los complementos (maptools, maps, sp, rgdal, raster, dismo, maxlike, ggplot2, rasterVis, adehabitatMA, automap). La riqueza fue modelada con el interpolador Kriging del tipo ordinario, que es un método geo estadístico que permite predecir los valores de la variable de interés (riqueza), en sitios no muestreados, se caracteriza por ser un predictor lineal. Asume que los valores de las medias en los sitios son relativamente

constantes y muy semejantes al valor de la media de poblacional, que es utilizada para cada estimación puntal, en el conjunto con los puntos cercanos. (Isaaks y Srivastava 1989, Goovaerts 1997).

CAPÍTULO III

Aves

Introducción

Las aves es uno de los taxones mejor estudiados de la fauna tropical, y ha sido considerado como un grupo indicador en paisajes fragmentados, ya que son fáciles de monitorear, la mayoría de sus especies son conocidas, expresan diversos comportamientos en respuesta a la modificación de sus hábitats y a sus habilidades para sobrevivir en diferentes tipos de cobertura vegetal (Koskimies 1989, Johns 1996, Lawton *et al.* 1998, Pearman 2002, González *et al.* 2003, Díaz - Fajardo 2007).

A pesar de esto es poco lo que conoce en cuanto a la influencia que tiene la pérdida de hábitat, la fragmentación y la configuración espacial sobre la avifauna presente en agro-paisajes con hábitats remanentes de bosque seco tropical (Ceballos 1995, Wennergren 1995, Corcuera y Butterfield, 1999, Gillespie y Walter. 2001, Vélchez *et al.* 2007).

Algunos estudios han señalado que estos procesos causan efectos biológicos irreversibles cómo: la interrupción de procesos ecológicos, modificación en la composición de especies, aumento en el efecto de borde y en las tasas de extinción y mortalidad. (Wilcox y Muphy 1985, Saunders *et al.* 1991, Meffe y Carroll 1997, Renjifo 2001, Gallindo – González *et al.* 2000, Guariguata y Kattan 2002).

Igualmente originan matrices heterogéneas donde la supervivencia de muchas especies está determinada por la disponibilidad de recursos presentes en diferentes

fragmentos de cobertura vegetal, y en el grado de conectividad que estos brinden para que las especies puedan dispersarse, forrajear, y colonizar los diferentes tipos de hábitats presentes. (Taylor *et al.* 1993, Medellín y Osiris 1999, Burel y Baudry 2001, Enríquez 2005).

Por lo tanto la presencia fragmentos remanentes de bosques (secundarios, rivereños) y cercas vivas son importantes porque minimizan el efecto de la fragmentación al aumentar la conectividad y la cobertura vegetal, lo que puede incrementar la riqueza y diversidad de aves (Harris y Silva – López 1992, Kattan y Álvarez – López 1996, Mönkkönen y Reunanen 1999, Tischendorf y Fahrig 2000, Cornelius *et al.* 2000, Harris y Pimm 2004). Por ejemplo, algunos estudios realizados en Los Tuxtlas, México, sugieren que las cercas vivas presentan gran diversidad y riqueza al ser corredores lineales para las aves (Estrada y Coates – Estrada 2000, Estrada y Coates – Estrada 2005), en la estación biológica Las Cruces, en el sur oeste de Costa Rica, se ha señalado que la protección de remanentes boscosos es clave para la persistencia a largo plazo de la comunidad de aves en este paisaje fragmentado, incluyendo a especies que normalmente se asocian a hábitats abiertos no forestales (Daily *et al.* 2001, Hughes *et al.* 2002, Luck y Daily 2003, Ruiz *et al.* 2010), en Rivas y Matiguás, Nicaragua la riqueza de especies de aves fue mayor en los hábitats de mayor cobertura arbórea (bosques riparios, secundarios), lo que favorece la conectividad entre fragmentos, aumentando el número de especies presentes en el agropaisaje (Vilchez *et al.* 2004, Sánchez *et al.* 2004, Harvey *et al.* 2006).

Aunque los agro-paisajes sean menos diversos que los bosques continuos, pueden retener una porción considerable de la biodiversidad original, especialmente si este

incluye vegetación remanente de bosque (secundario, rivereño), cercas vivas y árboles dispersos en potreros. Estos hábitats contribuyen a la conectividad del paisaje y son claves en esfuerzos de conservación fuera de las áreas protegidas. (Horner –Devine *et al* 2003, Goodwin, 2003, Chácon y Harvey 2006, Mendoza *et al* 2008, Harvey *et al* 2008)

Muestreo de aves

Puntos de Conteo

En el muestreo de aves ubicaron 4 puntos de conteo (índices puntuales de abundancia) en parcelas circulares de 25 m de radio, una en cada esquina de la parcela de 1 ha, Figura (6) (Reynolds *et al* 1980, Ralph *et al* 1996, Golet *et al* 2001). En cada punto se realizaron 2 conteos por cada 2 días consecutivos, entre las 6:30 a.m. y las 7:30 a.m. Se permaneció durante un período de 10 minutos y se registraron todas las especies de aves mediante la técnica de observación y audición (Matlock y Edwards 2006, Etterson *et al* 2009). En el caso de los hábitats lineales, los puntos de conteo fueron ubicados en línea cada 100 m a 30 m de la cerca viva. Figura (7).

Este método empleado permite muestrear todos los sitios con la misma intensidad de muestreo, por lo cual la variación en el número de especies entre los hábitats podría interpretarse como un efecto del muestreo. (Guillespie y Hartmut 2001), debido a que se puede incurrir en dobles conteos.

En cada punto de conteo se registro el número de individuos detectados para cada especie, el sexo de cada individuo (cuando fue posible). Las aves de paso que

volaban sobre los puntos de conteo sin detenerse se anotaron aparte en la hoja de datos, y fueron excluidas de los análisis.

Además, cuando fue posible se anotaron las especies de árboles u otras estructuras donde estaban posando las aves identificadas. Para la identificación de las especies de aves se utilizaron binoculares 10 x 50 y la Guía de Aves de Costa Rica de Stiles (1983), Stiles y Skutch (1993), Ralph *et al.* (1996).

Finalmente es importante mencionar que en condiciones climáticas adversas (lluvias y vientos fuertes) el conteo se suspendió. (Robinson y Robinson 1999, Guillespie y Hartmut 2001).

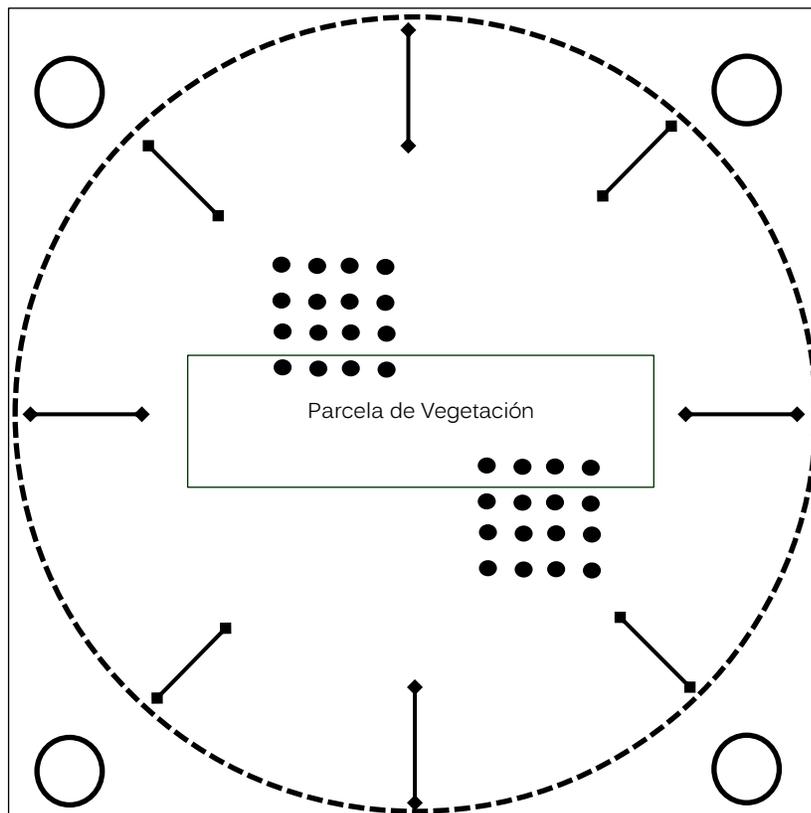


Figura 6. Parcela de muestreo de 1 ha (100m x 100m) con la ubicación de trampas, redes, parcelas y puntos de conteo para los hábitat bosque secundario, charral y pasturas.

•••• Trampas de caída ↑ Redes de niebla ○ Puntos de conteo

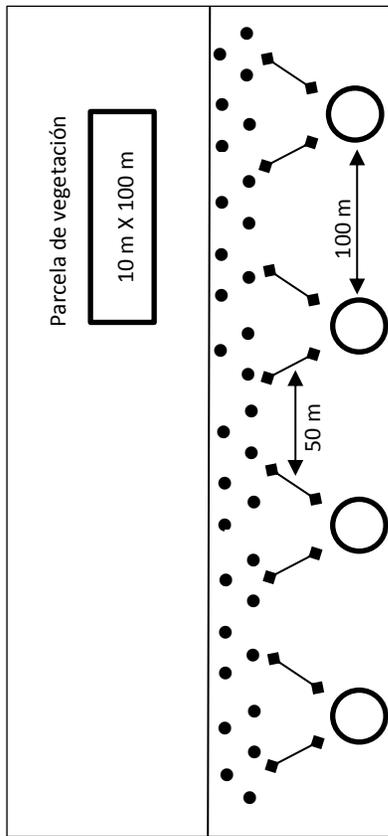
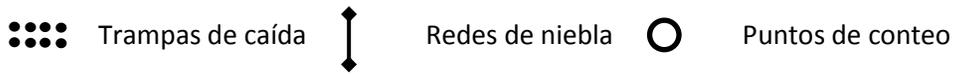


Figura 7. Sistema de muestreo con la ubicación de trampas, redes, parcelas y puntos de conteo para los hábitats bosque riberño y cercas vivas.



Resultados

Descripción general

Se detectaron 108 especies pertenecientes a 34 familias con un total de 2179 individuos, en 47 parcelas muestreadas (Anexo I). La comunidad de aves estuvo dominada por la familia Tyrannidae, con 17 especies, seguida por las familias Trochilidae y Columbidae, con 8 especies cada una. Las cinco especies más comunes o abundantes en el agropaisaje fueron: *Tyrannus melancholicus* (7% del total de capturas), *Crotophaga sulcirostris* (7%), *Calocitta Formosa* (5%), *Setophaga petechia* (5%), y *Campylorhynchus rufinucha* (4%), que en conjunto representaron el 28 % de todos los registros.

Riqueza de especies

Se determinó que la riqueza estimada difirió significativamente en los bosques secundarios y rivereños, que para las cercas vivas y potreros de baja cobertura arbórea. Esta se calculó utilizando las probabilidades de detección dado que podrían ocurrir especies que no fueron observadas ni escuchadas en los puntos de conteo. Cuadro (1).

Igualmente los valores de riqueza estimada se encuentran por debajo de lo reportado para Palo Verde, en este caso las coberturas vegetales de bosques secundarios y rivereños son las que mejor representan la riqueza de aves del conjunto de coberturas analizadas, aun así estos valores fueron menores que lo reportado para el PNPV.

Con respecto al número total de especies detectadas para el agropaisaje de Cañas (108), estas representan un 57.5% de las especies descritas para Palo Verde (188). En este caso no se tomó en consideración las aves acuáticas (43) asociadas a lagunas, manglares, estuarios, usos de la tierra/coberturas de la tierra del suelo ausentes en el área de estudio.

Finalmente, es significativo mencionar que en Cañas se registraron 18 especies de aves que no han sido reportadas para Palo Verde: *Buteo nitidus*, *Chloroceryle amazona*, *Psilorhinus morio*, *Aimophila rufescens*, *Arremonops conirostris*, *Microrhophias quixensis*, *Dysthamnus striaticeps*, *Milvago chimachima*, *Petrochelidon pyrrhonota*, *Psarocolius montezuma*, *Setophaga fusca*, *Ramphastos sulfuratus*, *Mesembrinibis cayennensis*, *Salpinctes obsoletus*, *Trogon rufus*, *Elaenia chiriquensis*, *Empidonax virescens*, *Tityra inquisitor*.

Lo que demuestra la importancia de este tipo de agropaisaje heterogéneo para la avifauna local. Cuadro (1)

Cuadro 1. Riqueza de especies de aves observada y parámetros estimados de acuerdo al procedimiento de estimación de Jackknife del modelo de captura-recaptura (Mh), para un paisaje de Cañas, Guanacaste, 2003.

Tipo de Cobertura ^a	Riqueza		Intervalo de Confianza al 95%		p_i^b	p^c
	Observada	Estimada	Límite inferior	Límite superior		
BR	59	134	102	191	0,12	0,64
BS	57	144	109	204	0,09	0,53
CHA	52	106	81	154	0,13	0,67
CV	47	66	56	91	0,19	0,81
PAC	47	99	75	146	0,11	0,61
PBC	47	69	57	97	0,18	0,80

^a Los parámetros estimados incluyen la riqueza estimada y sus límites de confianza al 95%, la probabilidad por ocasión por réplica espacial (p_i) y la probabilidad de detección para el esfuerzo de muestreo (p).

^b Abreviaciones: BS: Bosque Secundario; BR: Bosque Rivereño; CHA: Charral; CV: Cercas Vivas; PAC: Pasto de Alta Cobertura; PBC: Pasto de Baja Cobertura.

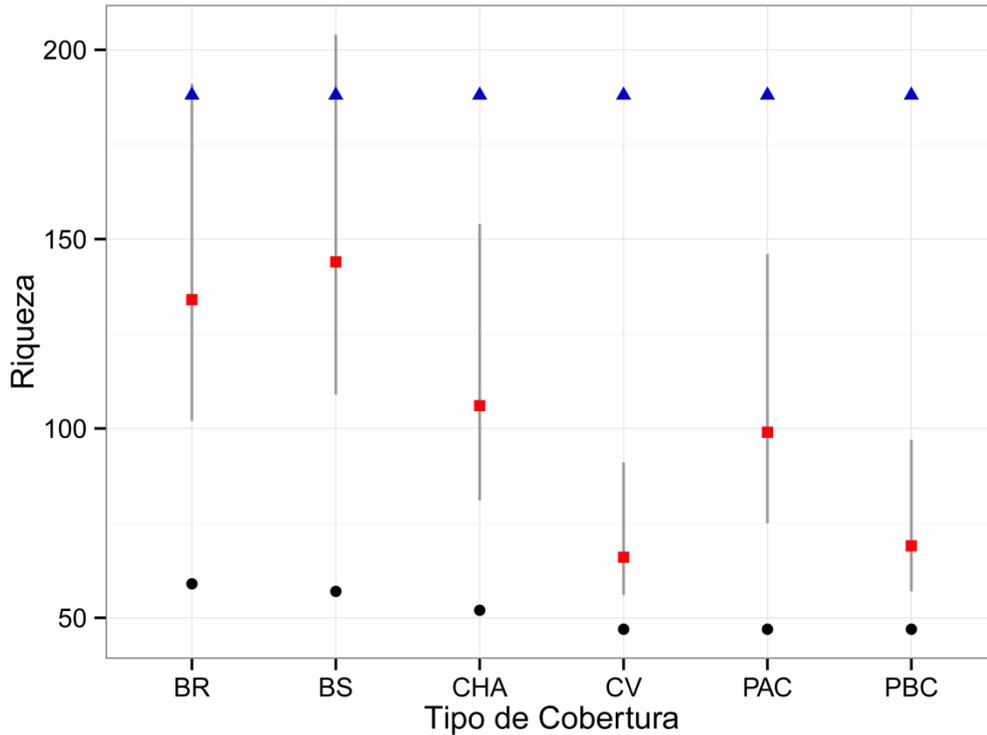


Figura 8. Riqueza de especies de aves observada y parámetros estimados de acuerdo al procedimiento de estimación de Jackknife del modelo de captura-recaptura Mh, para Cañas – Palo Verde, Guanacaste, 2003.

Simbología: Puntos negros, corresponde a la riqueza observada en Cañas, los cuadros rojos, la riqueza estimada con sus respectivos intervalos de confianza al 95% y los triángulos azules corresponden a la número de especies registradas para Palo Verde.

Composición de la comunidad de aves de Cañas y Palo Verde

Se distinguieron dos grupos disímiles para el agropaisaje de Cañas, con el escalamiento multidimensional no métrico el primero estuvo compuesto por los bosques secundarios, rivereños y charrales, y el segundo por los tipos de cobertura vegetal de potreros de alta, baja cobertura arbórea y cercas vivas. Además se considero a Palo Verde como un tercer grupo. Figura (9).

Para este análisis la mejor solución fue dada en dos dimensiones, el valor de stress fue de 25.75 que según la escala de Kruskal's es un valor de estrés *Pobre*, sin embargo es un valor aceptable para datos biológicos (J. Oksanen, Universidad de Oulu, Finlandia, comunicación personal 2008).

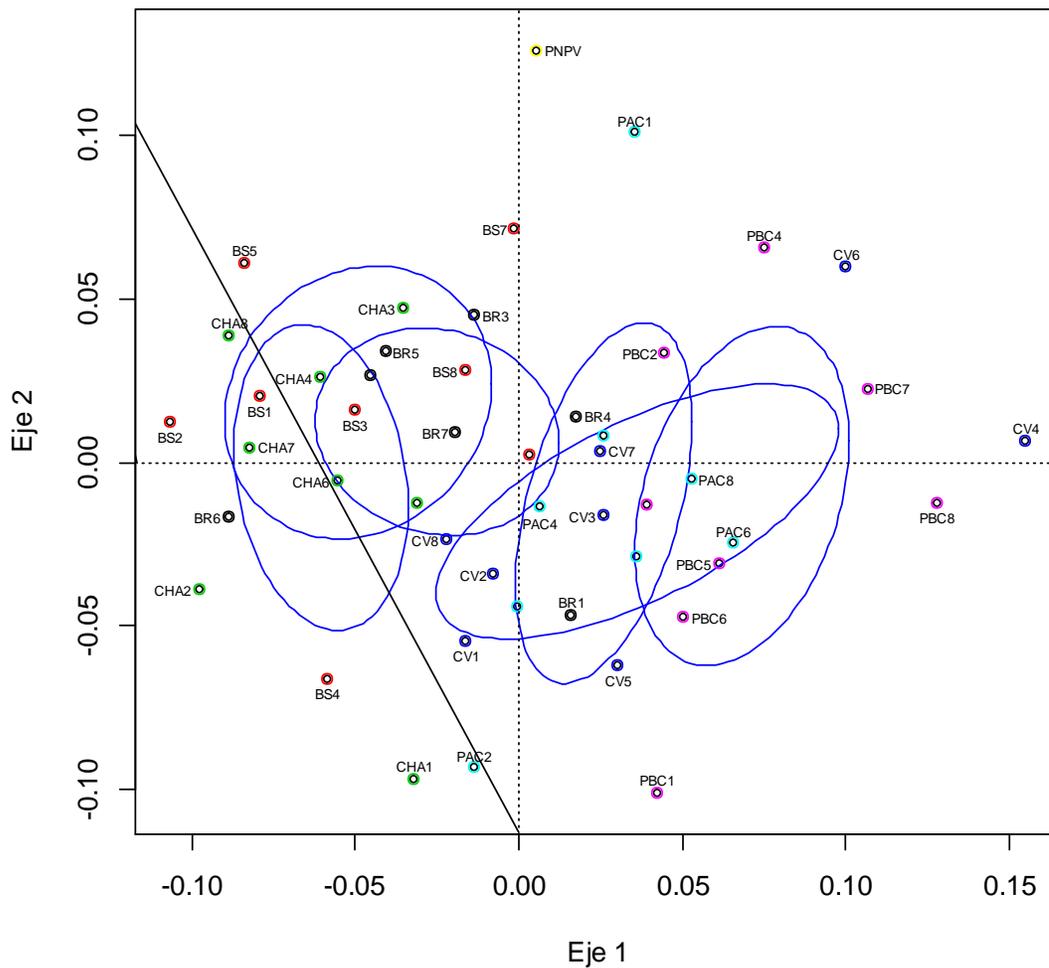


Figura 9. Diagrama del escalonamiento multidimensional no-métrico (estrés=25,75%) que muestra la distribución espacial de la avifauna en Cañas y Palo Verde, Guanacaste. Las elipses representan límites de confianza al 95%.

Composición de la comunidad de aves de Cañas y su relación con variables locales y de paisaje

Para este análisis consideramos únicamente los tipos de cobertura vegetal de Cañas, siendo las variables más importantes para explicar la composición de aves, el porcentaje de cobertura de dosel, la riqueza vegetal a nivel local (parcela) y el número de hectáreas de bosques secundarios en las áreas de influencia (paisaje).

La composición de la avifauna presente en los bosques secundarios, rivereños y charrales mostró en general una asociación positiva con los gradientes de porcentaje de cobertura de dosel, riqueza vegetal y hectáreas de bosques secundarios. Por otra parte la composición de especies en las cercas vivas, potreros de alta y baja cobertura mostraron una asociación con los gradientes del diámetro a la altura de pecho (DAP) y el número de hectáreas de cercas vivas. Figura (10).

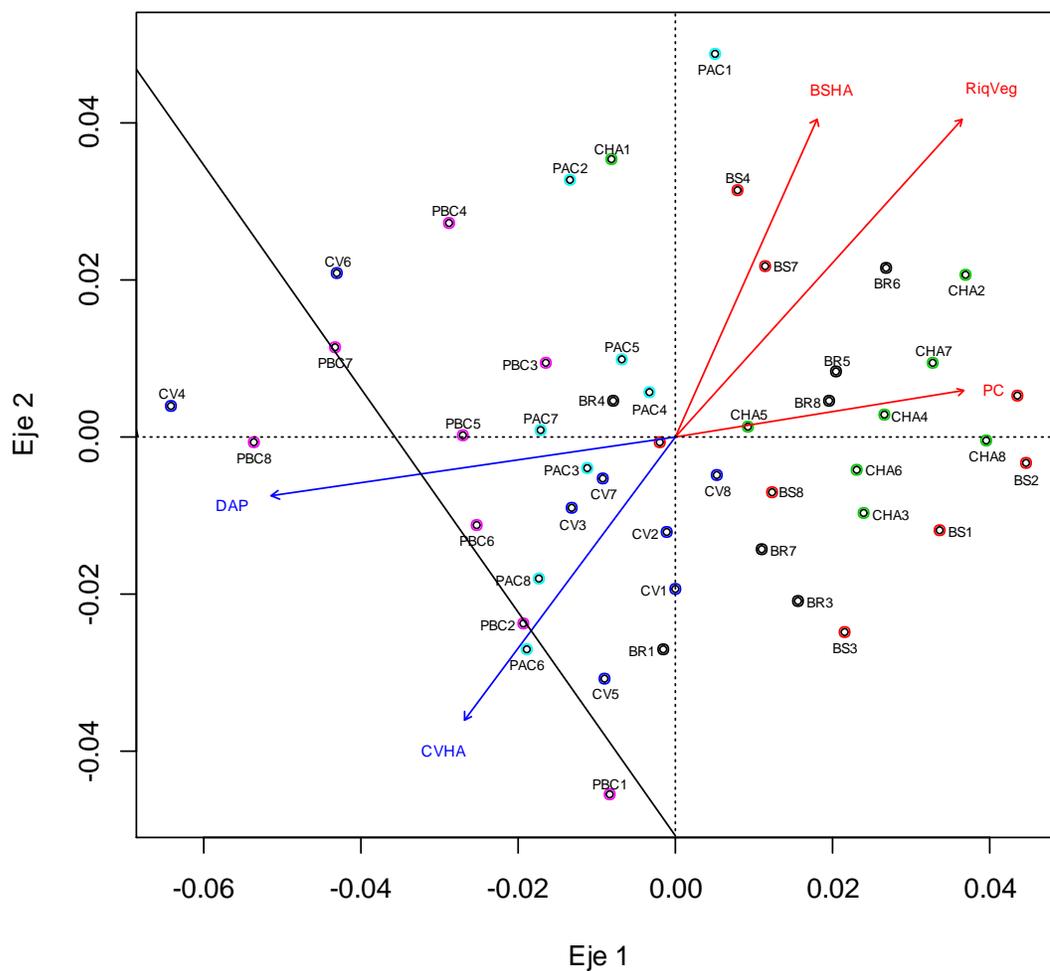


Figura 10. Diagrama del escalonamiento multidimensional no-métrico, que muestra la distribución espacial de la avifauna (n=108 especies) y su asociación con las variables locales y de paisaje medidas en los sitios de muestreo del agropaisaje de Cañas, Guanacaste, Costa Rica. 2003.

Índices de abundancia

Para este análisis se consideraron únicamente cinco especies seleccionadas, siendo las que presentaron el número promedio de individuos observados/oídos en 4 puntos de conteo, mayor: *el Campylorhynchus rufinucha*, *Tyrannus melancholicus*, *Setophaga petechia* *Melanerpes hoffmannii* y *Trogon melanocephalus* Figura (11). Estas especies se caracterizan por ser insectívoras, a excepción de *T. melanocephalus*, y son tolerantes a paisajes fragmentados en este caso la matriz es predominantemente de pastos lo que podría favorecer su persistencia en este agropaisaje. Cuadro (2).

Cuadro 2. Índice de abundancia promedio para 5 especies de aves, presentes en el agropaisaje de Cañas, Guanacaste, Costa Rica. 2003.

Especies	Índice de Abundancia	Intervalo de Confianza al 95%	
	λ	Límite Inferior	Límite Superior
<i>Campylorhynchus rufinucha</i>	4.70	2.69	8.19
<i>Tyrannus melancholicus</i>	3.00	2.45	3.69
<i>Setophaga petechia</i>	2.59	1.98	3.39
<i>Melanerpes hoffmannii</i>	2.51	1.50	4.20
<i>Trogon melanocephalus</i>	2.22	1.26	3.91

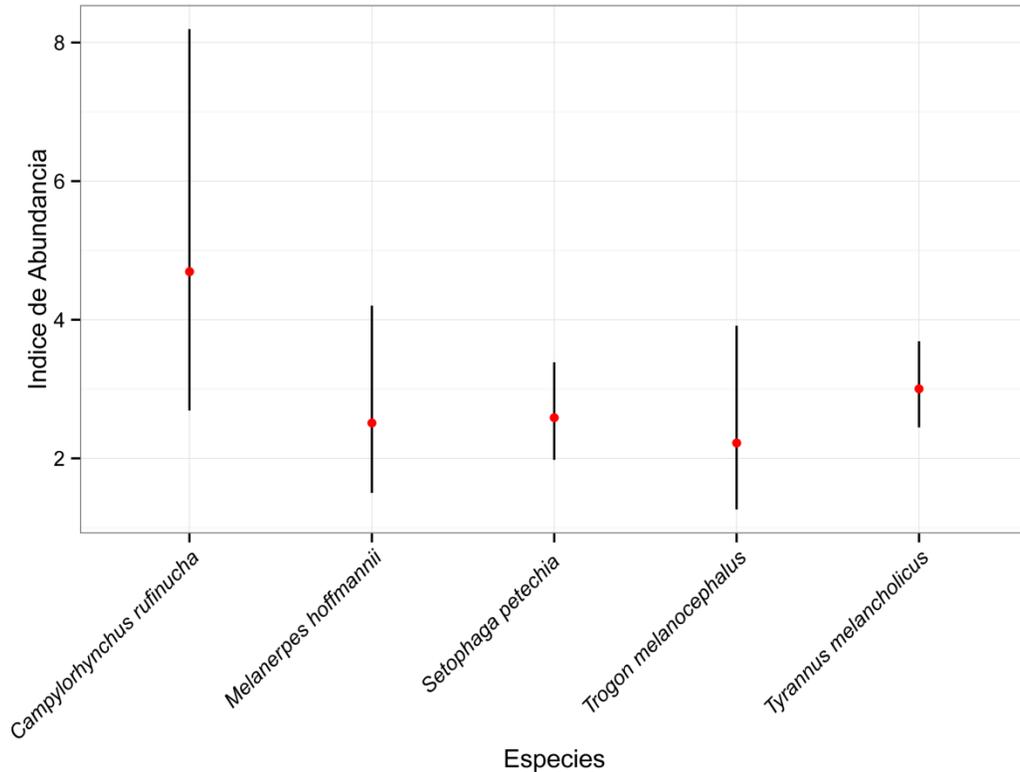


Figura 11. Índice de abundancia promedio para 5 especies de aves, presentes en el agropaisaje de Cañas, Guanacaste, Costa Rica. 2003.

Probabilidad de detección

La probabilidad de detección fue mayor para *Tyrannus melancholicus* y *Setophaga petechia*, ambas especies fueron registradas en los 6 tipos de cobertura vegetal analizados. Se distribuyeron en 24 sitios de los 47 muestreados, solo por debajo de *Melanerpes hoffmannii*, registrado en 29 sitios, especie que presento una probabilidad de detección menor de las antes mencionadas. Figura (12).

Por otra parte las especies *Campylorhynchus rufinucha* y *Trogon melanocephalus* estuvieron presentes en 21 y 20 sitios respectivamente, y presentaron las probabilidades más bajas, inclusive el *C. rufinucha*, no fue detectado para el tipo de cobertura vegetal de pastos de baja cobertura lo que podría influir en su menor

probabilidad de detección pese a ser una especie generalista de zonas abiertas.
Cuadro (3).

Cuadro 3. Probabilidad de detección para 5 especies de aves, presentes en el agropaisaje de Cañas, Guanacaste, Costa Rica. 2003.

Especies	p	Intervalo de Confianza al 95%	
		Límite Inferior	Límite Superior
<i>Tyrannus melancholicus</i>	0.66	0.56	0.75
<i>Setophaga petechia</i>	0.58	0.45	0.71
<i>Melanerpes hoffmannii</i>	0.38	0.21	0.58
<i>Trogon melanocephalus</i>	0.34	0.18	0.55
<i>Campylorhynchus rufinucha</i>	0.27	0.15	0.45

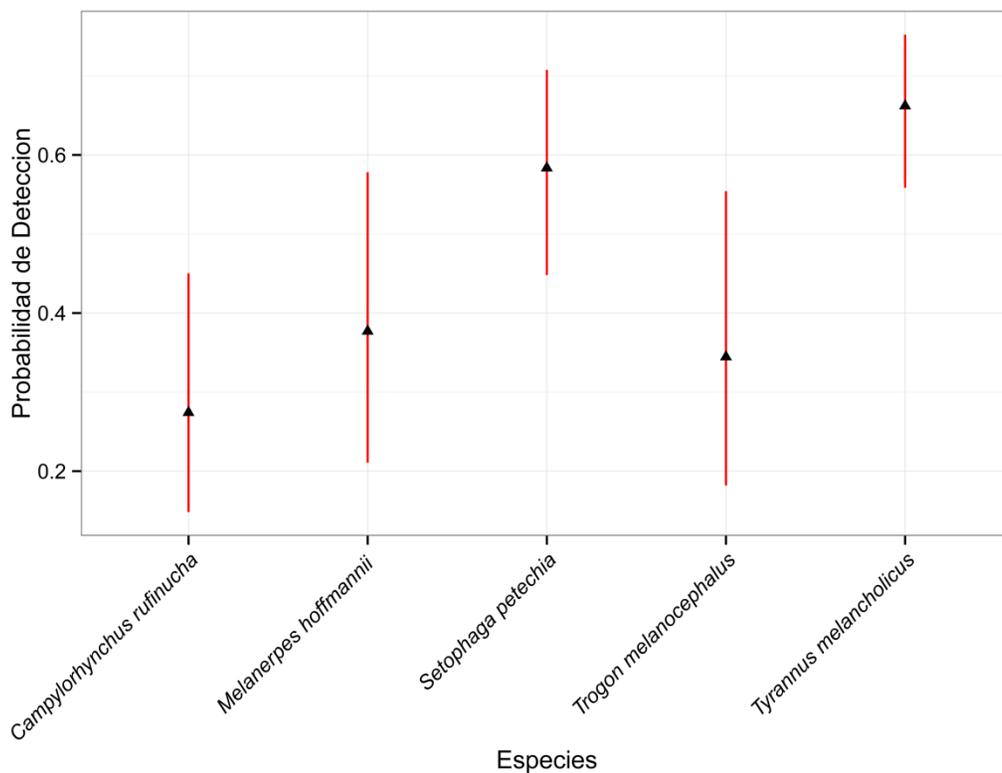


Figura 12. Probabilidad de detección para 5 especies de aves, presentes en el agropaisaje de Cañas, Guanacaste, Costa Rica. 2003.

Distribución espacial de la riqueza de aves

La riqueza de especies de aves, está asociada a algunos hábitats de mayor cobertura vegetal como es el caso de los bosques rivereños (BR 1, 4, 5 y 7), bosques secundarios (BS 6, 7 y 8) y los charrales (CHA 4, 8). Estos hábitats son más complejos en términos de composición, estructura y riqueza florística, lo que podría favorecer la persistencia de la avifauna local.

En este caso la riqueza se distribuye de forma amplia el agropaisaje siguiendo un gradiente en sentido noroeste – sureste. Figura (13)

Por otra parte se puede apreciar valores bajos de riqueza asociados a principalmente a pastos de baja cobertura (PBC 1, 2, 3, 4, 5,6, 7, 8), y a pastos de alta cobertura vegetal (PAC 2, 3, 4, 5, 6), que se caracterizan en este agropaisaje por ser sitios abiertos ampliamente distribuidos, y menos complejos en términos de composición y estructura que los bosques y charrales.

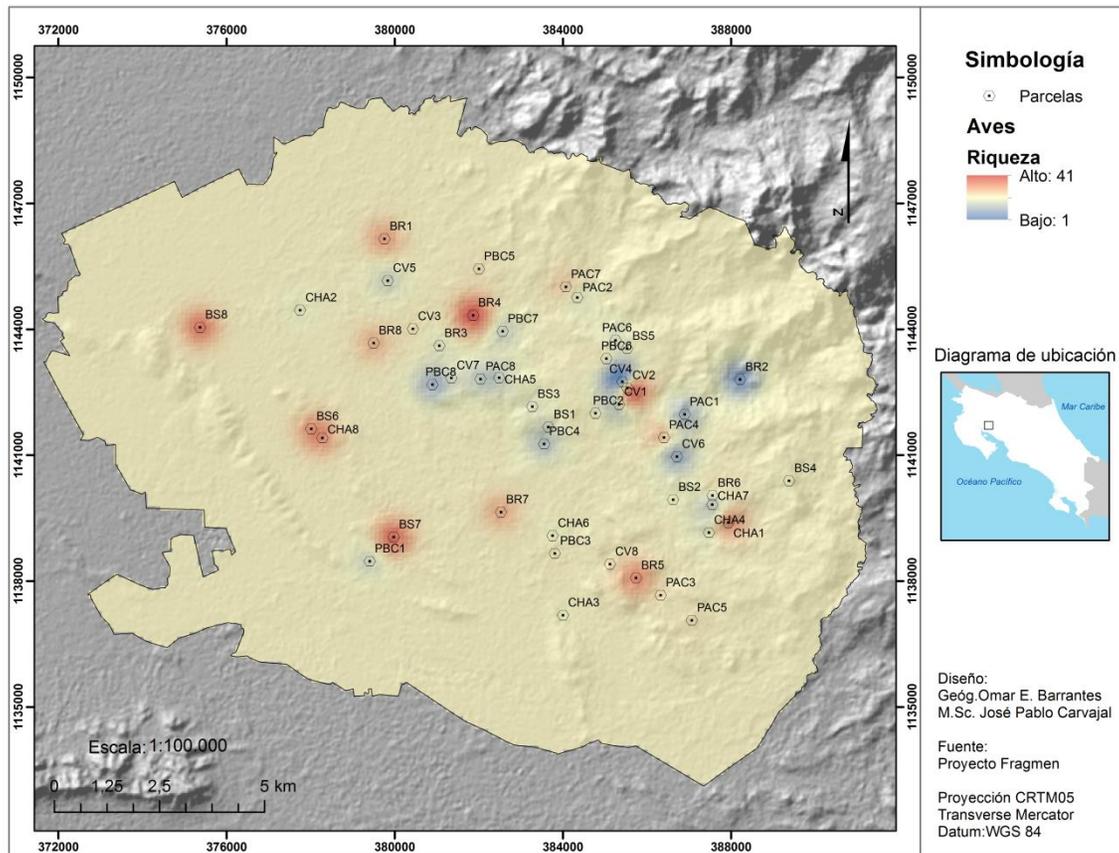


Figura 13. Distribución espacial de la riqueza de aves, modelada con el interpolador Kriging, para 47 sitios muestreados en Cañas, Guanacaste, Costa Rica. 2003.

Discusión

Riqueza de especies

Los resultados obtenidos demuestran el valor real y potencial que posee el agropaisaje estudiado para albergar una alta riqueza. Los valores de riqueza de avifauna calculados mediante el modelo de captura–recaptura fueron subestimados y difirieron entre los diferentes usos de la tierra/coberturas de la tierra. Esta subestimación probablemente se deba al método y a la intensidad de muestreo empleada (Puntos de Conteo), que no fue suficiente para registrar las especies restantes, posiblemente crípticas de difícil observación y audición. Sin embargo cabe la posibilidad de que las especies registradas en su mayoría sean las especies que el agropaisaje puede albergar o soportar.

En términos generales Cañas presentó una riqueza considerable con 108 especies y un 57% de las reportadas para el PNPV. Este agropaisaje con pequeños fragmentos de bosque (24% del área total) conserva hoy en día 17 especies que no han sido descritas y/o reportadas para Palo Verde, la mayoría de estas se caracterizan por ser especies generalistas típicas de bosques fragmentados y áreas abiertas agrícolas – ganaderas.

Por otra parte las diferencias entre el número de especies puede también deberse a que el PNPV conserva bosque seco continuo en el cual aún persisten especies especialistas en términos de alimentación y hábitats (especies de interior de bosque), las cuales no están presentes en el agropaisaje de Cañas. Igualmente hay que tener en consideración que la lista de especies de Palo Verde es producto de

búsquedas exhaustivas, programas de monitoreo, separatas y artículos científicos, donde la intensidad de muestreo no es comparable con la empleada en agropaisaje de Cañas. No obstante se demuestra la importancia de los diferentes usos de la tierra/coberturas de la tierra en términos de conservación de la avifauna local.

En comparación con otros estudios realizados en agro-paisajes tropicales, los patrones coinciden con lo anteriormente expuesto, donde los hábitats con mayor cobertura arbórea, son importantes para garantizar mantenimiento de la riqueza y composición de aves. Por ejemplo, un estudio realizado en dos paisajes fragmentados de bosque tropical seco en Rivas y Matiguás, Nicaragua, la riqueza de especies de aves se correlacionó positivamente con fragmentos de bosques rivereños y secundarios (Vílchez *et al.* 2004, Vílchez 2008, Vílchez *et al.* 2008, Sánchez *et al.* 2004, Harvey *et al.* 2006b).

En la región de Los Tuxtlas, México, se indicó la importancia de los fragmentos de bosque para la garantizar persistencia de la avifauna en el paisaje fragmentado (Estrada *et al.* 1997, Estrada y Coates – Estrada 2000, Estrada y Coates - Estrada 2005, Estrada 2008) y en Alta Paraná, Brasil se determinó el valor de los fragmentos remanentes de bosque secundario para el mantenimiento de la riqueza de aves (Harris y Pimm 2004). En el cañón del río Barbas, Colombia, la riqueza de aves fue mayor en fragmentos de bosque que en otros usos de la tierra presentes en el agropaisaje, indicando el valor de estos hábitats para la conservación (Mendoza *et al.* 2008).

En un agropaisaje de bosque húmedo tropical en el Pacífico Central (Esparza), Costa Rica, se determinó que la riqueza de aves fue mayor en las fincas que presentaban mayor extensión de bosques secundarios, (Enríquez 2005). En el

sureste de Costa Rica se encontró que la riqueza de aves fue mayor en los fragmentos de bosques que en otras áreas abiertas (Daily *et al.* 2001).

Al norte de Costa Rica en dos agro-paisajes del cantón Sarapiquí (La Virgen y Río Frío) los fragmentos de bosques rivereños y secundarios registraron mayores valores de riqueza y diversidad que el resto de los usos de la tierra/coberturas de la tierra analizados. (Díaz- Fajardo 2007). En la misma zona geográfica en la comunidad de Chilamate ubicada 6 Km al noreste de la estación biológica La Selva se demostró que los bosques secundarios contienen una alta riqueza de avifauna (Blake y Loiselle 2001; Norden *et al.* 2009).

Por lo tanto los fragmentos boscosos son importantes porque pueden jugar un papel crítico en la conservación de especies en paisajes agrícolas tropicales, por lo que su mantenimiento es de vital importancia para garantizar la persistencia de la biodiversidad en general (Terborgh *et al.* 1990, Daily *et al.* 2001, Kattan 2002, Cárdenas *et al.* 2003).

Composición de la comunidad de aves de Cañas y Palo Verde

La composición de especies de aves estuvo representada por dos grupos disimiles el primero constituido por los usos de la tierra/coberturas de la tierra vegetales de bosques secundarios, bosques rivereños, charrales y el segundo por las cercas vivas, potreros de alta y baja cobertura arbórea. En este caso el primer grupo presentó mayor riqueza de especies, debido a que son sitios están mejor conservados, poseen mayor cobertura arbórea y por ende están mejor conectados en el agropaisaje.

Por otra parte ambos grupos difirieron de Palo Verde pese a que comparten 91 especies de aves, lo que indica la importancia de este agropaisaje heterogéneo y de los usos de la tierra/coberturas de la tierra que lo conforman.

Composición de la comunidad de aves de Cañas y su relación con variables locales y de paisaje

Al modelar la riqueza y composición de la avifauna de Cañas, con las variables analizadas se determinó que estas responden positivamente a los gradientes de riqueza vegetal, porcentaje de cobertura de dosel (a escala local) y a las hectáreas de bosque secundario (a escala de paisaje), para los usos de la tierra/coberturas de la tierra de bosques secundarios, rivereños y charrales. Por otro lado los potreros y las cercas vivas se asociaron con las variables de DAP (escala local) y hectáreas de cercas vivas (escala de paisaje).

Estas relaciones también se han documentado para otros agro-paisajes, por ejemplo en Rivas y Matiguás, Nicaragua, la riqueza de aves se correlaciono positivamente con la riqueza florística, (Vílchez *et al*/ 2004, Vílchez 2008, Vílchez *et al*/ 2008, Sánchez *et al*/ 2004, Harvey *et al.* 2006b), en Esparza, Costa Rica el porcentaje de cobertura de dosel y la riqueza arbórea se asoció a la riqueza y composición de la avifauna, en Rio Frio y La Virgen, Costa Rica, la riqueza de aves estuvo influenciada positivamente por el porcentaje de cobertura de dosel y la riqueza vegetal (Díaz – Fajardo 2007), en Boca Tapada y Santa Rita de San Carlos, Costa Rica, la riqueza se asoció positivamente con la cobertura de dosel y la riqueza arbórea (Sánchez 2009). En La Vieja, Colombia, el porcentaje de cobertura estuvo correlacionado con la riqueza de aves. (Sáenz *et al*/2007).

Finalmente es necesario mencionar que los usos de la tierra/coberturas de la tierra, que registraron valores menores de riqueza y abundancia juegan también un papel clave y pueden contribuir a la conservación de la biodiversidad en paisajes agrícolas (Estrada *et al*/1997, Lang *et al*/2003, Lindell *et al*/2004, Harvey *et al*/2006b).

Índices de abundancia

Las especies más abundantes según el índice empleado, se caracterizan también por ser comunes tanto para la zona de estudio (*Campylorhynchus rufinucha*, *Trogon melanocephalus*, *Melanerpes hoffmannii*), como para todo el país *Tyrannus melancholicus*, *Setophaga petechia*. (Garrigues y Dean 2007). Estas especies generalistas se ven favorecidas por la heterogeneidad del paisaje (Willson *et al*. 1994, Crooks *et al*. 2001). Máxime que la mayoría de ellas son insectívoras generalistas y no presentan ninguna afinidad a hábitats exclusivamente boscosos, a excepción del Trogonidae, que necesita pequeños fragmentos de bosque para subsistir. (Stiles 1985, Stiles y Skutch. 2003, Garrigues y Dean 2007).

Por otra parte el gremio de los insectívoros es uno de los más abundantes y diversos en los paisajes tropicales, sus especies utilizan y colonizan una gran variedad de hábitats y muestran diferentes tolerancias a los disturbios o cambios en el paisaje, lo que los hace valiosos para estudios de monitoreo de avifauna en sistemas de producción silvo pastoriles (Harris y López 1992, Cárdenas *et al* 2004, Díaz-Fajardo 2007, Martínez 2008, González-Valdivia *et al*/2012).

Probabilidad de detección

La probabilidad de detección fue mayor para *Tyrannus melancholicus* y *Setophaga petechia*, lo que supone que realizan un uso irrestricto del agropaisaje. Ambas especies son insectívoras generalistas y se ven favorecidas en matrices agrícolas. En el caso del *T. melancholicus*, ha sido considerada como una de las especies más comunes en Costa Rica. (Garrigues y Dean 2007, Díaz - Fajardo 2007). Al igual que *S. petechia*, especie residente y migratoria neártica, que es muy común en el país. (Stiles y Skutch 2003, Garrigues y Dean 2007).

Por otra parte ambas especies son altamente abundantes y detectables en campo, ya sea por las pechas que utilizan (*T. melancholicus*), o bien por los cantos que emiten como es el caso de la (*D. petechia*), lo que se refleja en la alta probabilidad de detección que presentaron.

Distribución espacial de la riqueza de aves

Se observó que los niveles de riqueza de avifauna disminuyen desde los usos de la tierra/coberturas de la tierra mejor conservados y conectados (bosques secundarios, rivereños y charrales) hasta los sitios más alterados (pastos de alta y baja cobertura arbórea). Estando este valor influenciado por características propias de cada fragmento, por ejemplo riqueza vegetal, porcentaje cobertura de dosel y conectividad. Como se aprecia en los valores obtenidos con el Kriging, algunos fragmentos de bosque presentaron mayor número de especies que las demás coberturas analizadas. Lo que concuerda con lo documentado para otros agropaisajes, con remanentes de bosques secundarios, bosques rivereños y zonas de crecimiento secundario Estrada y Coates – Estrada 2005, Harvey *et al.* 2006, Vílchez

2008, Zikpin *et al*/2009, Ruiz *et al*/2010, Valdivia *et al*/2012. Es necesario destacar que técnicas como esta son importantes porque se visualiza de forma espacial e integral, la distribución de la riqueza, lo que permitiría eventualmente ordenar y planificar futuras estrategias de conservación en agro paisajes neo tropicales.

CAPITULO IV

Murciélagos

Introducción

Los murciélagos representan el 52% de las especies de mamíferos de Costa Rica, y constituyen el orden más importante en los bosques neo tropicales. Rodríguez y Chinchilla (1996). Así mismo este grupo ha sido considerado como un excelente indicador ecológico porque: poseen una taxonomía estable, pueden ser fácilmente caracterizados en términos de especies, así como de gremios tróficos, tienen amplios rangos geográficos y llevan a cabo servicios claves en los ecosistemas, por ejemplo (polinización, dispersión de semillas, control de artrópodos y pequeños vertebrados), muestran respuestas sensibles a los cambios inducidos por el hombre en los ecosistemas y estas respuestas pueden estar correlacionadas con las de otros taxones (insectos) Fleming *et al.* 1972, Fleming y Heithaus 1981, Bonaccorso y Humphey 1984, Finley 1993, Altringham 1996, Voss y Emmons 1996, Emmons y Feer 1997, Spector y Forsyth 1998, Cosson *et al.* 1999, Moreno *et al.* 2007, Wickramasinghe, Medellín *et al.* 2000, Jones *et al.* 2009).

Por ello el grupo de los quirópteros es uno de los más importantes en la evaluación del impacto y/o influencia de intervención humana en los trópicos. Principalmente por dos factores: los murciélagos tienen una gran diversidad trófica, explotando diferentes dimensiones del nicho trófico en los agro-paisajes y son los únicos mamíferos capaces de volar, lo que los hace valiosos en estudios de pérdida de hábitat, deforestación y fragmentación de los bosques tropicales. Gardner 1977,

Bonaccorso 1979, Fenton *et al.* 1992, Hill y Smith 1985, Charles-Dominique 1986, Fleming 1986, Nowak 1994, Emmons 1997, Schulze *et al.* 2000, Stoner 2005.

Sin embargo los procesos de pérdida de hábitat y de configuración espacial de los agro-paisajes mesoamericanos han sido poco documentados, al igual que su influencia sobre la riqueza y diversidad de murciélagos en ecosistemas de bosque seco centro americano Montero 2003, Vílchez 2008.

Algunos estudios en agro-paisajes neo tropicales han señalado que los murciélagos son capaces de forrajear en hábitats con diferente grado de alteración, esto debido a la gran tolerancia que estos presentan, lo que podría favorecer el mantenimiento de la riqueza y abundancia, principalmente en hábitats remanentes de bosques secundarios, rivereños, cercas vivas y charrales, usos de la tierra/coberturas de la tierra vegetales que permiten la conectividad y reducen el aislamiento entre fragmentos.

En un agropaisaje de Cañas, Costa Rica, se ha demostrado que la riqueza y diversidad de murciélagos puede ser producto de las características propias de cada hábitat, por ejemplo, riqueza vegetal y la cobertura del dosel (Montero y Sáenz, 2008), en los Tuxtlas, México, se determinó que algunas especies de murciélagos frugívoros son capaces de explotar hábitats antrópicos (cercas vivas, áreas de cultivo), aumentando su abundancia y diversidad. (Estrada *et al.* 1993, Estrada y Coates – Estrada 2001), en Rivas, Nicaragua, se indicó la importancia de los hábitats boscosos y su estructura, dado que fragmentos de longitudes considerables podrían favorecer la conectividad del paisaje, lo que aumentaría la riqueza y diversidad de

especies, Medina *et al.* (2004), Medina *et al.* (2007), finalmente en Matiguás, Nicaragua, la riqueza de murciélagos estuvo asociada a la densidad de cercas vivas circundantes a los fragmentos muestreados, siendo la cobertura de bosque ribereño la más rica del agropaisaje (Vílchez 2008).

A pesar de que los agro-paisajes han sido considerados como poco irrelevantes en términos de conservación de la biodiversidad, estos pueden albergar especies prioritarias para la conservación, gracias a diferencias en la composición y estructura de los hábitats que lo conforman. (Guindon 1996, Ranganathan y Daily 2008, Vandermeer *et al*/2008, Harvey *et al*/2008, Sáenz y Sáenz 2008).

Muestreo de murciélagos

En cada fragmento seleccionado se realizaron muestreos de murciélagos mediante la colocación de 8 redes de niebla japonesas tipo BWF 50 diner/ 2ply, 1½ de abertura de malla y 12 x 2,5 m de largo y alto, respectivamente ubicadas a nivel del suelo. Las redes fueron colocadas a 55 m del centro de la parcela de 1 ha, en una disposición circular en los extremos norte, noroeste, sur, suroeste, este, noreste, sureste y oeste del círculo. Figura (6). En el caso de las cercas vivas y bosques rivereños, las 8 redes se colocaron en una línea paralela al curso de agua o cerca viva. Figura (7). Las redes permanecieron abiertas desde las 6:00 p.m. hasta las 12:00 p.m., durante 2 noches consecutivas, y fueron revisadas en intervalos de 30 minutos. En caso de condiciones climáticas adversas (lluvias o vientos muy fuertes) el muestreo de murciélagos no se llevó a cabo.

La identificación de los murciélagos se realizó hasta el nivel más bajo posible

(especie), con base a los caracteres taxonómicos externos propuestos por Timm *et al.* (1999), Laval y Rodríguez (2002). Adicionalmente los individuos capturados fueron pesados, sexados y marcados (mediante un corte de pelo con una tijera, con el objetivo de no ser contado dos veces durante la misma noche. Además cada especie fue clasificada según su gremio alimenticio (frugívoro, insectívoro, nectarívoro, hematófago, carnívoro y omnívoro), y se diferenció entre murciélagos de bosque y generalistas, según Reid (1997) y Laval y Rodríguez (2002).

Resultados

Descripción general

Se capturaron 2357 individuos de 29 especies de la familia Phyllostomidae, además de 69 murciélagos de 13 especies pertenecientes a las familias Mormoopidae, Noctilionidae, Vespertilionidae, Emballonuridae. El listado taxonómico de las especies y el gremio al que pertenecen, se encuentra en el (Anexo).

La subfamilia Stenodermatinae fue la mejor representada con 13 especies, seguida por la familia Vespertilionidae con 5 especies. En el agropaisaje las cinco especies más comunes o abundantes fueron las predominantes en la comunidad de murciélagos, representadas por el 84% del total. El gremio de los frugívoros con cuatro especies (*Artibeus jamaicensis*, *Artibeus lituratus*, *Carollia perspicillata*, *Artibeus phaeotis* y un insectívoro *Sturnira lilium*).

Riqueza de especies

La riqueza estimada fue mayor en los hábitats de charrales, bosques rivereños, cercas vivas y bosques secundarios, y se cálculo de una forma precisa utilizando las probabilidades de detección dado que podrían suceder especies que no están siendo registradas y/o capturadas por lo método empleado (Redes de Niebla), esto debido principalmente a que algunas especies evaden las redes, volando en el dosel medio y superior. Lo que sugiere que puede haber especies presentes y no capturadas durante el período de muestreo. Figura (14).

Los valores de riqueza estimada difieren comparativamente de los valores de riqueza observados, en este caso la riqueza estimada en los charrales es 2.3 veces mayor que la registrada, y en el bosque ripario es 1.34 veces mayor que la observada, por lo tanto hay que tomar en cuenta la limitación de esta técnica, máxime que estas son apropiadas para capturar murciélagos de la familia (Phyllostominae), que vuelan comúnmente a nivel de sotobosque, por lo se estaría subestimando el número de especies que podrían estar presentes en el agropaisaje. Por otra parte el número total de especies capturadas para el agropaisaje de Cañas fue de (42) especies, que representan un 80.76% de las especies descritas para Palo Verde (52).

Se detectaron además 8 especies (*A.intermedius*, *E.hartii*, *E.brasiliensis*, *E.furinalis*, *P.hastatus*, *S.leptura*, *S. hondurensis*, *S. luisi*), que no han sido capturadas o registradas en Palo Verde, demostrando la importancia del agropaisaje de Cañas, para la riqueza de especies de murciélagos a pesar de que su composición y número de especies varíen con respecto a Palo verde.

Finalmente la riqueza estimada para los charrales (51), se acerca a lo reportado para Palo verde, seguido por los bosques rivereños (43), que comparativamente presentó intervalos de confianza menores que los charrales. Cuadro (4).

Cuadro 4. Riqueza de especies de murciélagos observada y parámetros estimados de acuerdo al procedimiento de estimación de Jackknife del modelo de captura-recaptura (Mh), para un paisaje de Cañas, Guanacaste, 2003.

Tipo de Cobertura ^b	Riqueza		Intervalo de Confianza al 95%		p_i^b	p^c
	Observada	Estimada	Límite inferior	Límite superior		
BR	32	43	37	62	0,25	0,90
BS	20	30	24	49	0,30	0,94
CHA	22	51	35	86	0,15	0,74
CV	26	33	29	48	0,28	0,93
PAC	16	20	17	72	0,31	0,95
PBC	14	18	15	35	0,24	0,88

a Los parámetros estimados incluyen la riqueza estimada y sus límites de confianza al 95%, la probabilidad por ocasión por réplica espacial (p_i) y la probabilidad de detección para el esfuerzo de muestreo (p).

b Abreviaciones: BS, Bosque Secundario; BR, Bosque Rivereño; CHA, Charral; CV, Cercas Vivas; PAC, Pasto de Alta Cobertura; PBC, Pasto de Baja Cobertura.

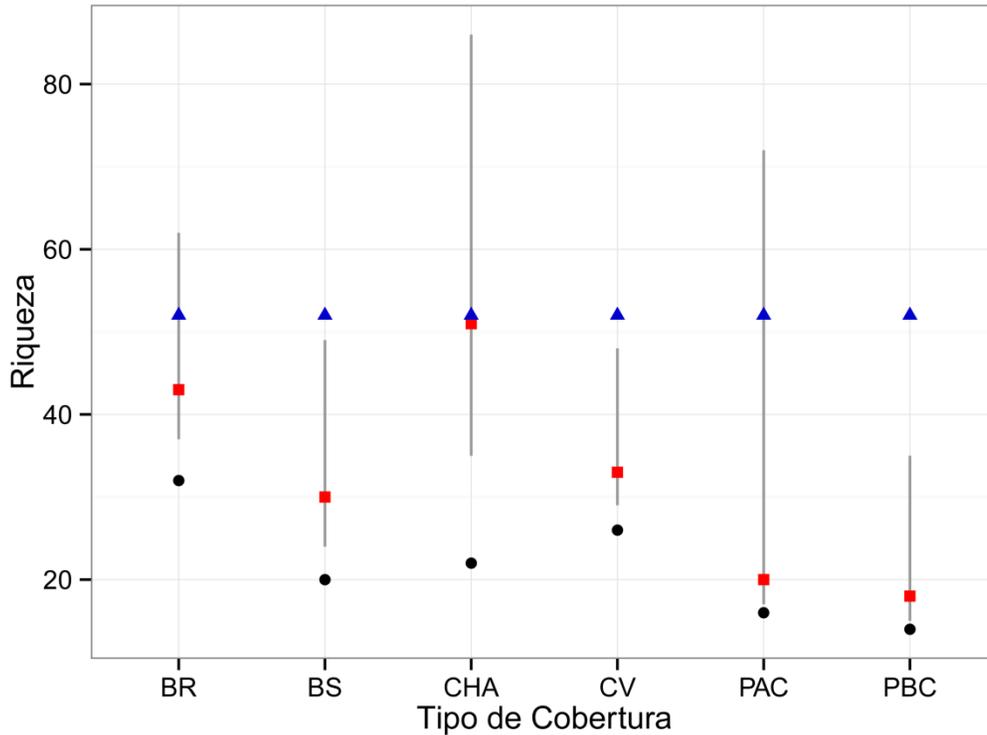


Figura 14. Riqueza de especies de murciélagos observada y parámetros estimados de acuerdo al procedimiento de estimación de Jackknife del modelo de captura-recaptura Mh, para Cañas – Palo Verde, Guanacaste, 2003.

Simbología: Puntos negros, corresponde a la riqueza observada en Cañas, los cuadros rojos, la riqueza estimada con sus respectivos intervalos de confianza al 95% y los triángulos azules corresponden al número de especies registradas para Palo Verde.

Composición de la comunidad de murciélagos de Cañas y Palo Verde

En el escalamiento multidimensional no métrico no se obtuvo disimilitud evidente entre las especies presentes en los 6 tipos cobertura vegetal para el agropaisaje de Cañas. Sin embargo se tomó a Palo verde como un grupo disímil al de Cañas.

En este caso la mejor solución fue dada en dos dimensiones el valor de Stress fue de 22.84 que según la escala de Kruskal's se puede considerar *Pobre*, pero a pesar

de esto es un valor aceptable para modelar datos biológicos (J. Oksanen, Universidad de Oulu, Finlandia, comunicación personal).

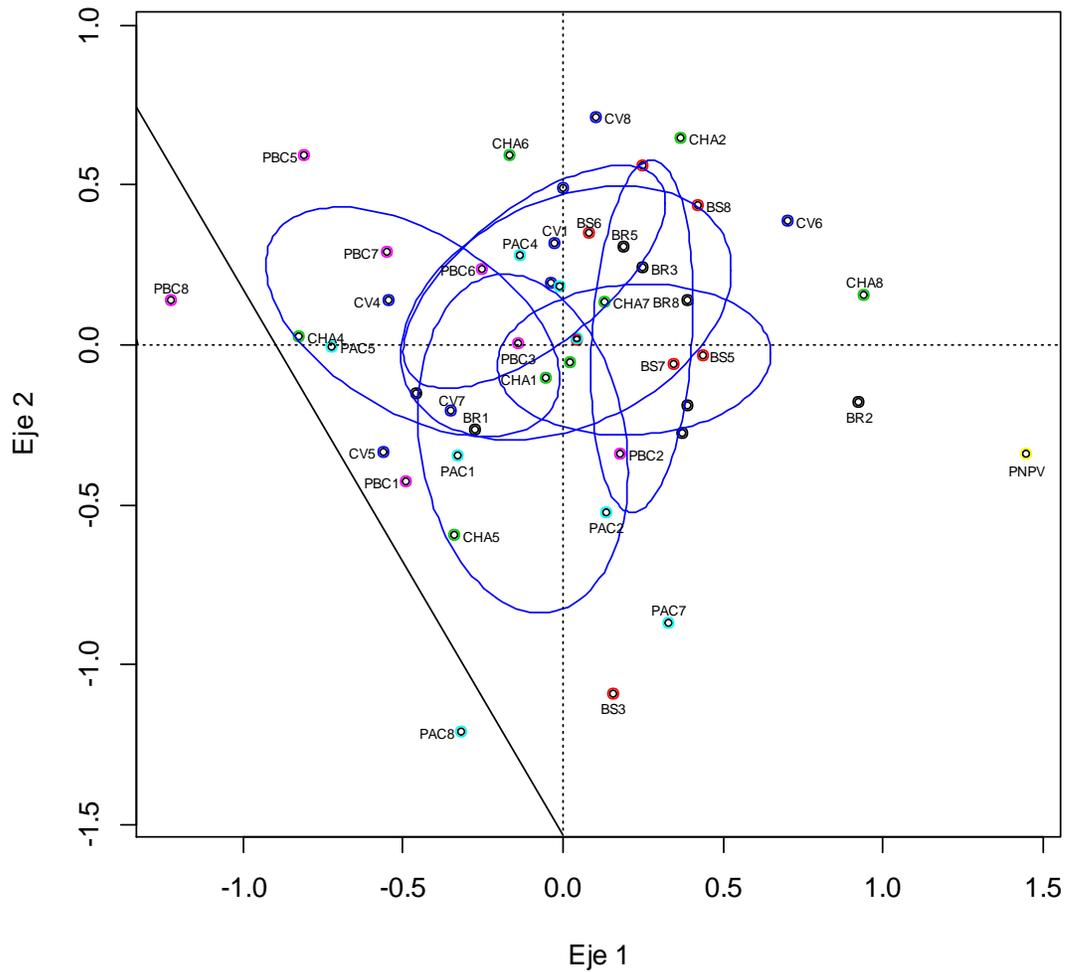


Figura 15. Diagrama del escalonamiento multidimensional no-métrico (estrés=22,84%) que muestra la distribución espacial de murciélagos en Cañas y Palo Verde, Guanacaste. Las elipses representan límites de confianza al 95%.

Composición de la comunidad de murciélagos de Cañas y su relación con variables locales y de paisaje

Para este análisis se trabajó únicamente los tipos de cobertura vegetal de Cañas, siendo las variables más importantes para explicar la composición de murciélagos, la riqueza vegetal, el porcentaje de cobertura y la cercanía entre los bosques rivereños y los fragmentos muestreados. Figura (16)

Como se puede observar en el diagrama de ordenación, los hábitats o tipos de cobertura vegetal que presentaron la mayor riqueza (bosques rivereños, cercas vivas, charrales y bosques secundarios), se relacionaron positivamente con los gradientes de riqueza vegetal, el porcentaje de cobertura y la cercanía entre bosques rivereños y en menor medida con el gradiente de hectáreas de cercas vivas, lo que confirma lo importante de este conjunto de variables en términos de conservación de murciélagos en este agropaisaje.

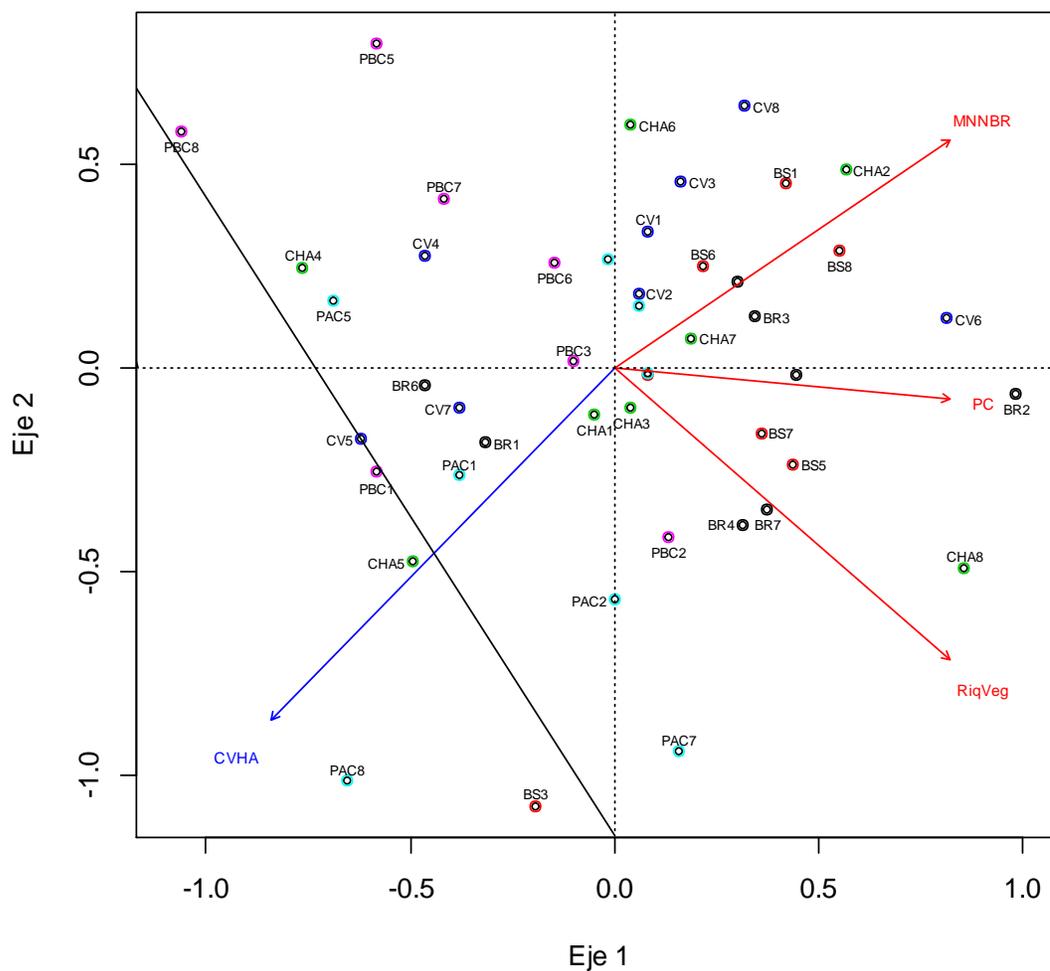


Figura 16. Diagrama del escalonamiento multidimensional no-métrico, que muestra la distribución espacial de murciélagos (n=42 especies) y su asociación con las variables locales y de paisaje medidas en los sitios de muestreo del agropaisaje de Cañas, Guanacaste, Costa Rica. 2003.

Índices de abundancia

El número promedio de murciélagos capturados en 8 redes de niebla, para 2 noches consecutivas de muestreo fue mayor para *Artibeus jamaicensis*, *Artibeus phaeotis*, *Sturnira lilium*, *Artibeus lituratus*, *Glossophaga soricina*.

Estas especies son pertenecientes a la familia de los filostómidos, que es la más variada y diversa del orden de los quirópteros. De las especies analizadas tres se alimentan de frutas (*A. jamaicensis*, *A. phaeotis*, *A. lituratus*) y dos insectívoros (*G. soricina* y *S. lilium*). A demás se caracterizan por ser generalistas y altamente tolerantes a hábitats fragmentados .Figura (16), Cuadro (5)

Cuadro 5. Índice de abundancia promedio para 5 especies de murciélagos, presentes en el agropaisaje de Cañas, Guanacaste, Costa Rica. 2003.

Especies	Índice de Abundancia	Intervalo de Confianza al 95%	
	λ	Límite Inferior	Límite Superior
<i>Artibeus jamaicensis</i>	22.28	19.54	25.40
<i>Artibeus phaeotis</i>	14.50	2.78	75.62
<i>Sturnira lilium</i>	14.43	11.03	18.88
<i>Glossophaga soricina</i>	4.76	2.49	9.08
<i>Artibeus lituratus</i>	3.79	2.78	5.16

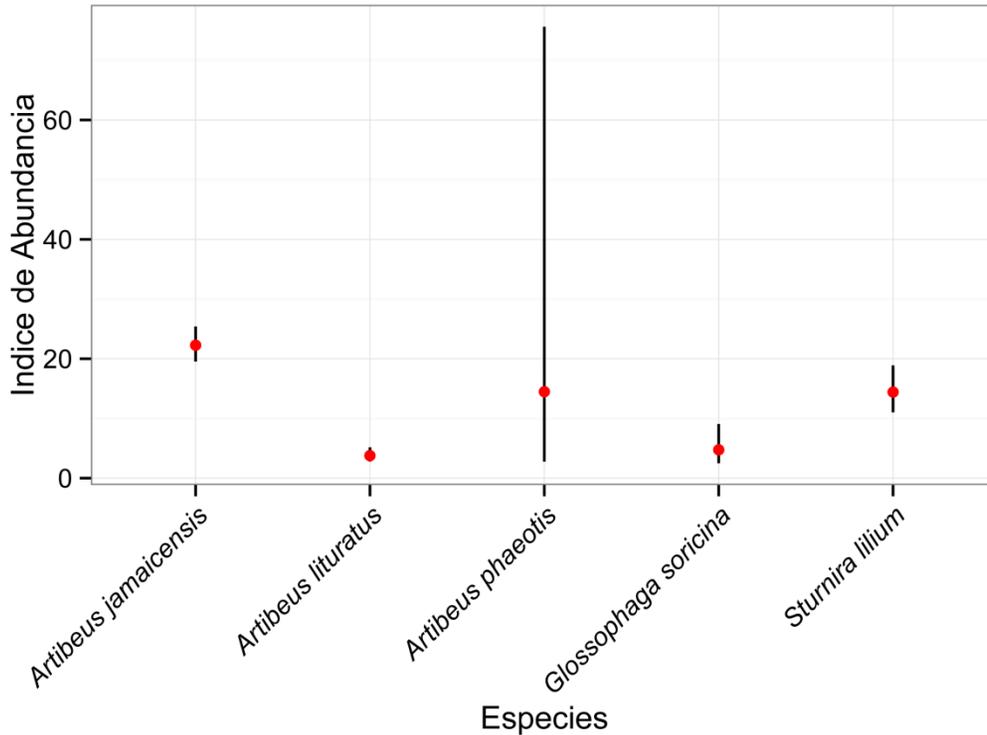


Figura 17. Índice de abundancia para cinco especies de murciélagos, presentes en el agropaisaje de Cañas, Costa Rica 2003.

Probabilidad de detección

La probabilidad de detección fue mayor para *Artibeus jamaicensis* y *Artibeus lituratus*, ambas especies se distribuyeron en 42 y 26 sitios de 47 los muestreados. Por el contrario *Artibeus phaeotis*, fue la especie que presentó la probabilidad de detección más baja de las 5 analizadas. Figura (17)

Las 5 especies se detectaron en los 6 tipos de cobertura vegetal analizados, lo que supone que realizan un uso amplio de los diferentes tipos de coberturas vegetales presentes en el agropaisaje de Cañas. Cuadro (6).

Cuadro 6. Probabilidad de detección para 5 especies de murciélagos, presentes en el agropaisaje de Cañas, Guanacaste, Costa Rica. 2003.

Especies	Intervalo de Confianza al 95%		
	p	Límite Inferior	Límite Superior
<i>Artibeus jamaicensis</i>	0.51	0.45	0.57
<i>Artibeus phaeotis</i>	0.08	0.01	0.35
<i>Glossophaga soricina</i>	0.25	0.12	0.44
<i>Artibeus lituratus</i>	0.45	0.33	0.59
<i>Sturnira lilium</i>	0.32	0.24	0.41

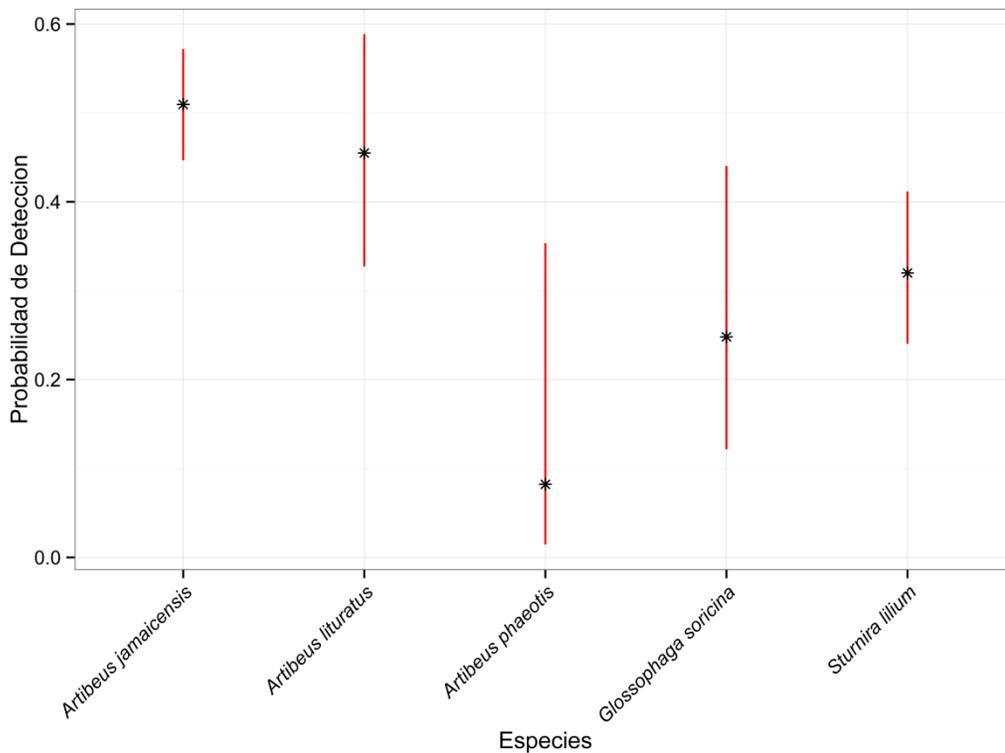


Figura 18. Probabilidad de detección para cinco especies de murciélagos, presentes en el agropaisaje de Cañas, Costa Rica 2003.

Distribución espacial de la riqueza de murciélagos

Se observa que la riqueza de especies de murciélagos, está asociada a algunos fragmentos de mayor cobertura vegetal como es el caso de los bosques rivereños (BR 2, 3, 6), bosque secundario (BS 6), charrales (CHA 2, 3, 8) y cercas viva (C V6). Igualmente estos sitios presentaron valores de medios de riqueza, (BR 5, BS 2, 4, 7, CV 3). Figura (18).

En este caso la riqueza se distribuye de forma puntual el agropaisaje y no hay un gradiente claro de su distribución, pese a presentar, valores altos y medios en sentido noreste – sureste.

Por otra parte se puede apreciar valores bajos de riqueza asociados a todos los tipos de cobertura vegetal principalmente a pastos de baja cobertura (PBC 1, 4, 5, 7, 8), y a pastos de alta cobertura vegetal (PAC 1, 2, 5, 7, 8), charrales (CHA 1, 5, 7). En menor correspondencia a las cercas vivas (CV 2, 5), bosques secundarios (BS 1, 3) y bosques rivereños (BR 1, 7), estos dos últimos hábitats son los mejor conservados en este agropaisaje.

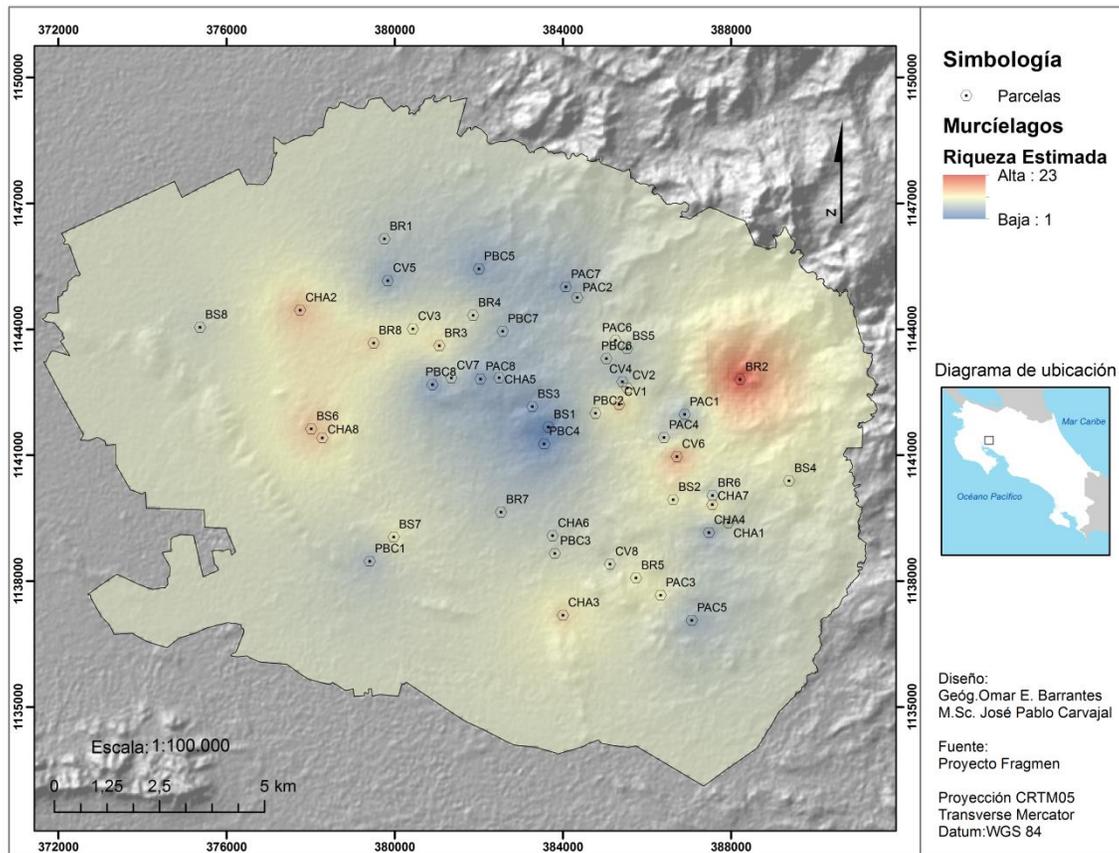


Figura 19. Distribución espacial de la riqueza de murciélagos, modelada con el interpolador Kriging ordinario.

Discusión

Riqueza de especies

Los valores de riqueza de murciélagos calculados mediante el modelo de captura-recaptura fueron subestimados y difirieron entre los diferentes usos de la tierra/coberturas de la tierra. Esta subestimación probablemente se deba al método y a la intensidad de muestreo empleada (Redes de Niebla), que no fue suficiente para registrar las especies restantes, posiblemente aquellas que vuelan en el dosel medio y superior (Embalonuridae). Sin embargo cabe la posibilidad de que las especies registradas en su mayoría sean las especies puedan subsistir en el agropaisaje.

En términos de generales, Cañas presenta una riqueza considerable con 42 especies y un 80.76% de las reportadas para el PNPV. Este agropaisaje con pequeños fragmentos de bosque (24% del área total) conserva hoy en día 8 especies que no han sido descritas y/o capturadas en Palo Verde, estas se caracterizan por ser especies generalistas con alta dispersión espacial, típicas de paisajes fragmentados, donde hacen un uso generalizado de los recursos disponibles en los diferentes usos de la tierra/coberturas de la tierra presentes en la mosaico paisajístico.

Por otra parte, las diferencias en el número de especies también puede deberse a que el PNPV conserva bosque seco continuo en el cual aún permanecen especies especialistas en términos de alimentación y hábitats (especies de típicas de bosque), como es el caso de *Vampyrum spectrum*, *Micronycteris microtis*,

Macrophyllum macrophyllum, *Lasiurus blossevillii*, *Myotis riparius*, que son especies que requieren zonas de bosques continuos para su ciclo biológico.

Así mismo hay que tener en cuenta que la lista de especies de Palo Verde es producto de búsquedas exhaustivas, programas de monitoreo, separatas y artículos científicos, donde la intensidad de muestreo no es comparable con la empleada en agropaisaje de Cañas.

Composición de la comunidad de murciélagos de Cañas y Palo Verde

La composición de especies de murciélagos no presento grupos disimiles para los usos de la tierra/coberturas de la tierra analizados para Cañas. A pesar de que los bosques secundarios, bosques rivereños y charrales presentaron mayor riqueza y abundancia que las coberturas de origen antropocéntrico. Para este taxón el escalamiento no métrico multidimensional no fue lo suficientemente robusto para mostrar disimilitud entre coberturas. Lo que sugiere que la comunidad de murciélagos de Cañas, se compone en su mayoría de especies generalistas con gran capacidad de vuelo lo que les permite realizar un uso generalizado de los recursos alimenticios y sitios de descanso disponibles en el agropaisaje. (LaVal y Rodríguez 2002, Montero 2003, Montero y Sáenz 2008)

Por otra parte el análisis muestra una disimilitud entre los usos de la tierra de Cañas con respecto a PNPV, en este último se ha registrado un mayor número de especies especialistas típicas de bosques continuos. A pesar de estas diferencias, se destaca

la importancia de algunos usos de la tierra (fragmentos de bosques secundarios, charrales, cercas vivas) para la comunidad de murciélagos de Cañas.

Estos resultados coinciden con lo observado por otros estudios realizados en agropaisajes tropicales, donde los usos de la tierra con mayor cobertura arbórea, son importantes para garantizar mantenimiento de la riqueza y abundancia de murciélagos. Por ejemplo estudios realizados en dos paisajes fragmentados de bosque tropical seco en Rivas y Matiguás, Nicaragua, la riqueza de especies de murciélagos se correlacionó positivamente con fragmentos de bosques rivereños y secundarios (Medina *et al.* 2004, Vílchez *et al.* 2004, Medina *et al.* 2007, Vílchez 2008, Vílchez *et al.* 2008). En el Petén, Guatemala, no existieron diferencias en la riqueza de especies de murciélagos entre áreas de bosque continuo y fragmentos de bosque, por lo cual se denota la importancia que poseen los remanentes de bosques para la conservación de especies en paisajes fragmentados (Schulze *et al.* 2000). En Río Frío, Costa Rica, la riqueza y diversidad de murciélagos en el agropaisaje fue mayor para los bosques secundarios y rivereños (Alarcón 2005).

En un agropaisaje del Triunfo, Chiapas, México, el número de especies de murciélagos fue mayor en los bosques sub caducifolios que en el resto de los usos de la tierra analizados (Gálvez - Mejía 2008). En la región de Los Tuxtlas, México, se demostró la importancia de los fragmentos de bosque secundarios, rivereños y cercas vivas para el mantenimiento de la riqueza y diversidad de murciélagos, dado que estos tipos de cobertura minimizan efecto de la fragmentación al aumentar la conectividad entre fragmentos (Estrada *et al.* 1993, Estrada y Coates – Estrada 2001, 2002, Estrada *et al.* 2004, Galindo – González y Sosa 2003).

En el Departamento de Canindeyú, Paraguay, se señaló la importancia de los fragmentos de bosques, para garantizar la riqueza y diversidad de murciélagos en un agropaisaje severamente fragmentado (Gorrensens y Willig 2004). Finalmente en el Departamento de Quindío, Colombia, se encontró una mayor riqueza de especies de murciélagos asociada a fragmentos de bosques en un agropaisaje dominado por cultivos de café, lo que confirma la importancia de estos tipos de usos de la tierra para el mantenimiento de la riqueza y diversidad de murciélagos (Numa *et al.* 2005, Cortés y Pérez 2011).

Por lo anteriormente expuesto, se demuestra que los fragmentos de bosques secundarios, rivereños, cercas vivas y charrales son necesarios para la conservación de especies en agro-paisajes tropicales, por lo que su mantenimiento es vital para garantizar la conservación a mediano y largo plazo (Estrada *et al.* 1993, 2001, 2002, 2004, Galindo – González y Sosa 2003, Medina *et al.* 2004, 2007, Bernard y Fenton 2002, 2003, Vílchez 2008, Stoner *et al.* 2008).

Composición de la comunidad de murciélagos de Cañas y su relación con variables locales y de paisaje

Al modelar la riqueza y composición de murciélagos de Cañas, con las variables analizadas se determinó que estas responden positivamente a los gradientes de riqueza vegetal, porcentaje de cobertura de dosel (a escala local) y a las hectáreas de bosque rivereño (a escala de paisaje), para los usos de la tierra/coberturas de la tierra de bosques secundarios, rivereños y charrales. Por otro lado los potreros y las cercas vivas se asociaron con la variable de hectáreas de cercas vivas (escala de

paisaje).

Estas relaciones también se han documentado para otros agro-paisajes, Así en Río Frio, Costa Rica, la riqueza de murciélagos estuvo influenciada por riqueza vegetal y cobertura de dosel (Alarcón 2005), en Rivas y Matiguás, Nicaragua, la riqueza de murciélagos se correlaciono positivamente con la riqueza florística y la cobertura de dosel (Medina *et al* 2007, Harvey *et al* 2006), en la región de El Triunfo, Chiapas, México, el número de especies de murciélagos se correlaciono positivamente con la riqueza arbórea y la cobertura del dosel (Gálvez - Mejía 2008).

Finalmente los resultados señalan que la riqueza y composición de las comunidades de murciélagos en agro-paisajes neo tropicales, están influenciados por características propias de cada sitio muestreado, al igual que por la configuración de la matriz circundante. Por lo tanto las futuras estrategias de conservación deben tomar en cuenta las respuestas de las especies a las variables del hábitat y del agropaisaje en diferentes escalas de análisis. (Vílchez 2008, Meyer *et al* 2008, Groenenberg 2012, Reis 2012).

Índices de abundancia

El índice de abundancia fue más preciso para *A. lituratus* en comparación con el de *A. phaeotis* que presentó la mayor variación de las especies analizadas (*A. jamaicensis*, *G. soricina* y *S. liliium*). Estas especies de amplia distribución y altamente divagantes se han visto favorecidas por la heterogeneidad del paisaje, al no presentar afinidad exclusivamente a bosques continuos Además sus hábitos alimenticios generalistas les permiten alimentarse de frutos, insectos y polen,

disponibles en los usos de la tierra de Cañas.

Por otra parte estas especies también han sido descritas como abundantes y capaces de utilizar una gran variedad de hábitats, mostrando diferentes respuestas a la configuración o arreglo espacial de los agro-paisajes, lo que las hace valiosas para estudios de monitoreo de quirópteros en sistemas de producción silvo-pastoriles en regiones neo tropicales. Estrada 1993, Estrada y Coates- Estrada 2002, Bernard y Fenton 2002, Alarcón 2005 Harvey *et al* 2006b, Gálvez – Mejía 2008, Meyer y Kalko 2008, Cortés y Pérez 2011, Groenenberg 2012.

Probabilidad de detección

La probabilidad de detección fue mayor y más precisa para *A. jamaicensis*, que para *A. phaeotis* que presentó la menor probabilidad de detección y mayor imprecisión de las especies estudiadas.

En términos generales las 5 especies se caracterizan por realizar un uso generalizado del agropaisaje, siendo capaces de explotar una amplia variedad de recursos y hábitats, lo que se refleja en sus abundancias y por consiguiente en la elevada probabilidad de detección que presentaron. Demostrándose en este caso que la técnica empleada (redes de niebla) fue apropiada y correspondiente con los resultados obtenidos en este análisis.

Distribución espacial de la riqueza de murciélagos

Los mayores valores de riqueza distribuyeron en el noreste y noroeste, asociados a

algunos fragmentos de uso de la tierra de mayor cobertura vegetal. El sector noreste, se encuentra rodeado de pastos con diferentes coberturas arbóreas, cultivos de caña de azúcar y arroz principalmente.

Por otra parte el sector noroeste, los usos de la tierra circundantes, son predominantemente pastos arbolados, remanentes de bosque secundarios y una amplia red de bosques rivereños que conectan con los diferentes usos de la tierra. Estas condiciones favorecen la conectividad y reducen el aislamiento entre fragmentos, permitiendo que los murciélagos se muevan a través del agropaisaje. (Medellín y Gaona 1999, Estrada y Coates- Estrada 2001, 2002, Quesada *et al.* 2003, Klingbeil 2007, Perry *et al.* 2011)

Los resultados de este estudio siguen y concuerdan que los fragmentos de bosques (secundarios, rivereños), charrales, cercas vivas, en agro-paisajes tropicales pueden contener una alta riqueza muchas veces comparable y no diferente de lo reportado en áreas silvestres protegidas. (Schulze *et al.* 2000, Alarcón 2005, Medina *et al.* 2007, Vélchez 2008).

Finalmente es necesario destacar que técnicas como esta son importantes porque se visualiza de forma espacial e integral, la distribución de la riqueza, lo que permitiría eventualmente ordenar y planificar futuras estrategias de conservación en agro paisajes neo tropicales.

CAPITULO V

Escarabajos coprófagos

Introducción

Los escarabajos coprófagos han sido identificados como excelentes indicadores ecológicos válidos para estudios en áreas de bosques tropicales continuos, así como para hábitats con un cierto grado de antropización (agro-paisajes) Forsyth *et al.* 1998, Halffter 1998, Aguilar- Amuchastegui 1999, Halffter y Arellano 2002, Avendaño – Mendoza *et al.*/2005, Navarrete y Halffter 2008.

Actualmente son considerados como un grupo o taxón indicador porque: conforman un gremio ampliamente estudiado, con protocolos de muestreo estándar y taxonomía asequible, sus especies presentan una variada respuesta a los ambientes forestales y cultivados, además poseen una estrecha relación con algunas especies de fauna vertebrada, y cumplen funciones en la reducción de materiales en descomposición (estiércol) y la dispersión secundaria de semillas (contenida en el estiércol) Halffter y Favila 1993, Favila y Halffter 1997, Shepherd y Chapman 1998, Horgan 2001, McGeoch *et al.* 2002, Vulinec 2002, Andresen 2003, Horgan 2005b, Pineda *et al.*/2005, Aguilar-Amuchastegui y Henebry 2007.

Por ello la familia Scarabaeinae específicamente se ha utilizado en diferentes estudios de pérdida de hábitats y fragmentación. Debido a que son especies sensibles a cambios en la estructura y composición de los hábitats naturales. Estas transformaciones impactan la biodiversidad de dos maneras: la primera es la

desaparición de áreas prístinas (bosques) por la deforestación, fragmentación y la segunda el decline de las especies de flora y fauna por la intensificación de sistemas agrícolas y ganaderos. (Halffter y Favila 1993, Aguilar-Amuchastegui *et al* 2000, Halffter y Arellano 2002, Arellano y Halffter 2003, Donald y Evans 2004, Andresen 2005, Feer y Hingrat 2005, Scheffler 2005, Vulinec 2006, Reyes *et al.* 2007).

Por lo tanto la persistencia de estas especies en agro-paisajes está dada por su capacidad de dispersión (vuelo), que sería el mejor predictor de cómo responden a la fragmentación; además de la presencia de fragmentos de bosque y su conectividad con otros elementos del paisaje (cercas vivas, bosques ribereños), que ofrecen oportunidades para la explorar y colonizar los diferentes usos de la tierra/coberturas de la tierra vegetales presentes en el mosaico paisajístico. (Recher *et al.* 1987, Estrada y Coates – Estrada 2002, Davies *et al.* 2000, Driscoll y Weir 2005, Feer y Hingrat 2005).

Se ha argumentado que en los agro-paisajes la presencia de fragmentos remanentes de bosques (secundarios, ribereños), cercas vivas, y plantaciones son importantes porque minimizan el efecto de la fragmentación y aumentan la conectividad entre los diferentes tipos de cobertura vegetal, lo que podría favorecer la riqueza y diversidad de escarabajos coprófagos. (Recher *et al.* 1987, Hill 1995, Charrier *et al.* 1997, Horgan 2002, Goehring *et al.* 2002, Hernández *et al.* 2003).

Algunos estudios en agro-paisajes neotropicales señalan que hábitat de mayores coberturas arbóreas y mejor conservadas son necesarios para mantener las comunidades de escarabajos coprófagos en agro-paisajes. Por ejemplo en Rivas

(Nicaragua), se indicó la importancia de los fragmentos remanentes de bosques secundarios y ribereños, para mantener la riqueza y diversidad de escarabajos, (Hernández *et al.* 2003), en un agropaisaje en Yucatán, México, los bosques secundarios presentaron la mayor riqueza de especies, (Reyes *et al.* 2007), en Vicente Guerrero al sur de México, en una zona de bosque tropical caducifolio, se determinó que los escarabajos pueden utilizar las cercas vivas y remanentes boscosos para desplazarse a través de la matriz, (Arellano *et al.* 2008) en Talamanca, Costa Rica, en las comunidades indígenas de (Bribri y Cabécar) se registraron mayores valores de riqueza y diversidad asociados a fragmentos de bosque secundario (Harvey *et al.* 2006a), en Sarapiquí (Costa Rica) la riqueza fue alta en fragmentos de bosques con diferente tipo de manejo forestal, Aguilar-Amuchastegui y Henebry 2007.

En Centro América, Costa Rica es el país donde más se ha trabajado en colectas de escarabajos coprófagos. (Kohlmann *et al.* 2007). Sin embargo es poco lo que se conoce acerca de la influencia que tienen algunas variables locales como el porcentaje de cobertura de dosel, riqueza vegetal y métricas de paisaje como las áreas de bosques secundarios, ribereños, cercas vivas, sobre las comunidades de escarabajos coprófagos, por lo cual es necesario entender cómo estas interactúan para influenciar la riqueza y composición en agropaisaje de Cañas, Guanacaste.

Muestreo de coleópteros coprófagos

Se colocaron dos mallas de 16 (4 x 4) trampas de caída (Pitfall), ubicadas a 40 metros del borde de la parcela de referencia de 1 ha. Figura (6). Las trampas fueron enterradas al ras del suelo a una distancia entre sí de 7 m (21 x 21 m total por grilla) y cebadas con estiércol fresco de cerdo previamente homogenizado Figura (19).

En el caso de los bosques rivereños y cercas vivas, las 32 trampas se colocaron en línea perpendicular siguiendo el curso del río o la cerca viva a una distancia entre trampas de 7 metros. Figura (7). Sobre el centro de la malla de cada trampa se colocó estiércol de cerdo fresco como cebo. La mitad del recipiente de la trampa se llenó con agua jabonosa y las trampas permanecieron activas durante dos días consecutivos y fueron revisadas cada 12 horas (Hernández *et al.* 2003).

Para cada parcela se contabilizó el número de individuos mayores a 1 mm de longitud. Cada individuo fue identificado hasta el nivel de especie con la ayuda de un especialista en escarabajos coprófagos del Instituto Nacional de Biodiversidad (INBio), Costa Rica.

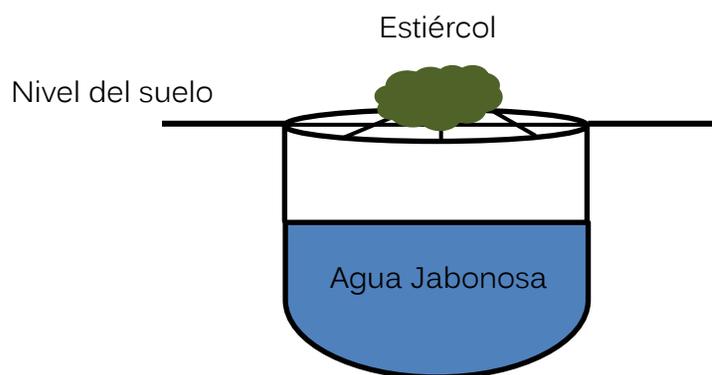


Figura 20. Trampa de caída para escarabajos coprófagos.

Resultados

Descripción general

Se capturaron 27406 individuos de 28 especies de la familia Scarabaeinae, en 37 parcelas de muestreo. Los escarabajos se distribuyeron en 6 tribus, siendo la tribu Canthonini la mejor representada con 10 especies. Por otra parte las 5 especies más abundantes fueron predominantes en la comunidad de escarabajos, representadas por el 83% del total de individuos capturados: *Onthophagus batesi*, *Onthophagus acuminatus*, *Atheucus rodríguezi*, *Copris lugubris*, *Dichotomius centralis*. (Anexo).

Riqueza de especies

La riqueza estimada fue mayor en los bosques secundarios, charrales y bosques riverños y la se cálculo utilizando las probabilidades de detección, dado que podrían ocurrir algunas especies y no están siendo capturadas por el método empleado (trampas de caída).

La riqueza no difirió significativamente entre lo observado y estimado, y se acerca al valor reportado para Palo Verde (29 especies), en este caso Cañas y Palo Verde comparten 24 especies Figura (20).

Además se registraron 2 especies (*Onthophagus praecellens* y *Phaneus eximius*) que no han sido capturas o reportadas en Palo Verde, lo que resalta el valor de este agropaisaje en la conservación de los escarabajos coprófagos. Cuadro (7).

Cuadro 7. Riqueza de especies de escarabajos coprófagos observada y parámetros estimados de acuerdo al procedimiento de estimación de Jackknife del modelo de captura-recaptura (Mh), para un paisaje de Cañas, Guanacaste, 2003.

Tipo de Cobertura ^a	Riqueza		Intervalo de Confianza al 95%		p_i^b	p^c
	Observada	Estimada	Límite inferior	Límite superior		
BR	23	28	25	41	0,37	0,97
BS	26	30	27	43	0,45	0,99
CHA	21	29	24	45	0,44	0,99
CV	22	23	23	39	0,53	1,00
PAC	22	27	24	40	0,40	0,98
PBC	20	23	22	37	0,39	0,98

^a Los parámetros estimados incluyen la riqueza estimada y sus límites de confianza al 95%, la probabilidad por ocasión por réplica espacial (p_i^b) y la probabilidad de detección para el esfuerzo de muestreo (p^c).

^b Abreviaciones: BS, Bosque Secundario; BR, Bosque Rivereño; CHA, Charral; CV, Cercas Vivas; PAC, Pasto de Alta Cobertura; PBC, Pasto de Baja Cobertura.

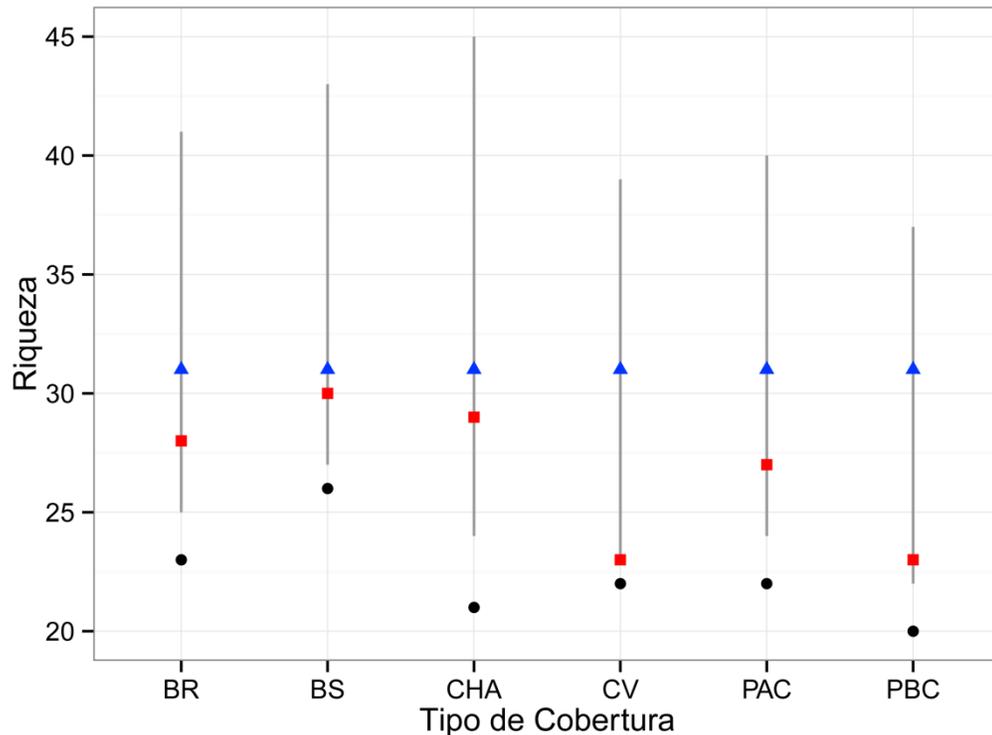


Figura 21. Riqueza de especies de escarabajos coprófagos observada y parámetros estimados de acuerdo al procedimiento de estimación de Jackknife del modelo de captura-recaptura Mh, para Cañas – Palo Verde, Guanacaste, 2003.

Simbología: Puntos negros, corresponde a la riqueza observada en Cañas, los cuadros rojos, la riqueza estimada con sus respectivos intervalos de confianza al 95% y los triángulos azules corresponden a la riqueza registrada para Palo Verde.

Composición de la comunidad de escarabajos estercoleros de Cañas y Palo Verde

Se obtuvieron 2 grupos disímiles para los escarabajos coprófagos, Figura (21), el primero estuvo compuesto por los hábitats de bosques secundarios, rivereños, charrales, potreros de alta cobertura y cercas vivas, y el segundo por los hábitats de potrero de baja. Además se considero a Palo Verde como un tercer grupo disímil.

Para este análisis la mejor solución fue dada en dos dimensiones, el valor de Stress fue de 21.68 que según la escala de Kruskal's es mayor que 20 por lo se puede considerar Pobre, pero a pesar de esto es un valor aceptable para modelar datos biológicos (J. Oksanen, Universidad de Oulu, Finlandia, comunicación personal).

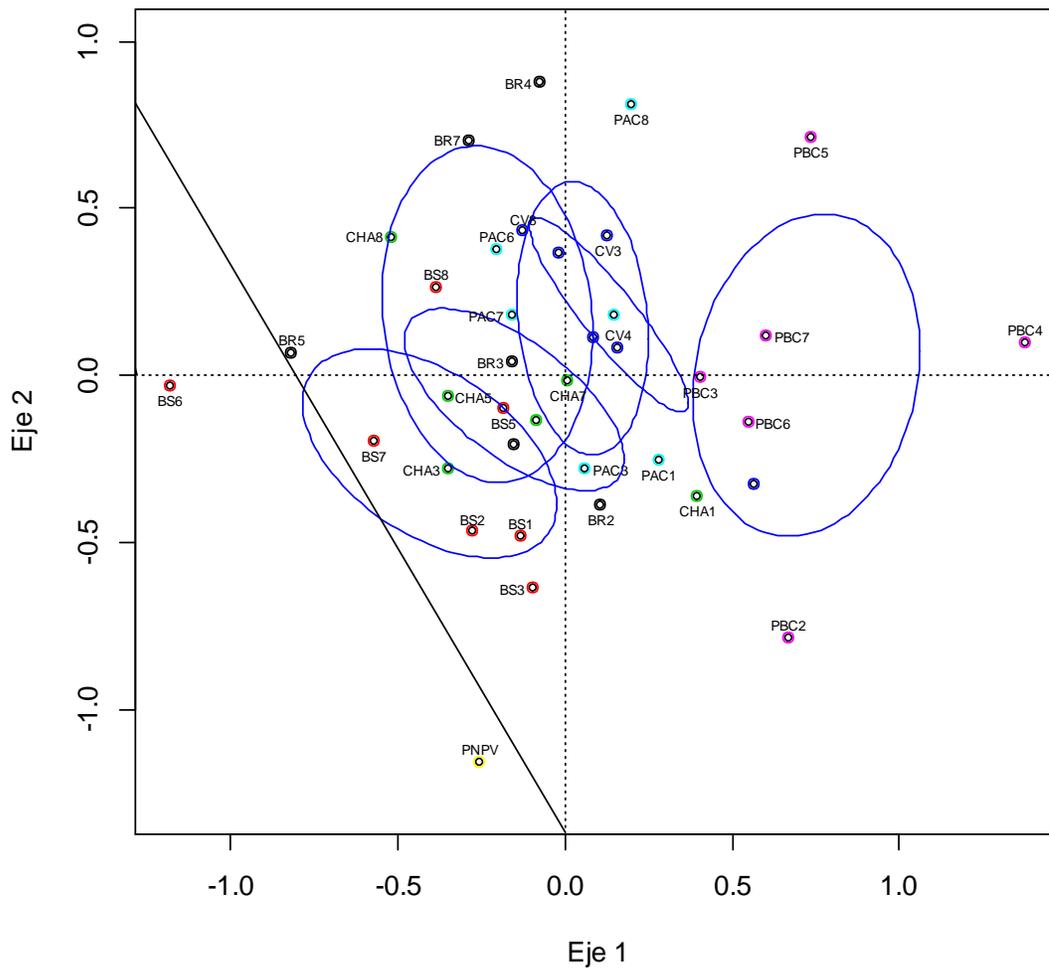


Figura 22. Diagrama del escalonamiento multidimensional no-métrico (estrés=21,68%) que muestra la distribución espacial de escarabajos coprófagos en Cañas y Palo Verde, Guanacaste. Las elipses representan límites de confianza al 95%.

Composición de la comunidad de escarabajos coprófagos de Cañas y su relación con variables locales y de paisaje

Se consideraron únicamente los tipos de cobertura vegetal de Cañas, siendo las variables más importantes para explicar la composición de escarabajos coprófagos, el porcentaje de cobertura, la riqueza vegetal a escala local y las hectáreas de bosque secundario y cercanía de los fragmentos muestreados a los bosques rivereños más cercanos a escala de paisaje.

Respecto a la composición de escarabajos esta respondió tanto a características de los fragmentos muestreados, como a la composición y estructura del paisaje circundante, estas variables se consideran claves para la persistencia de escarabajos estercoleros en el agropaisaje de Cañas. Figura (22)

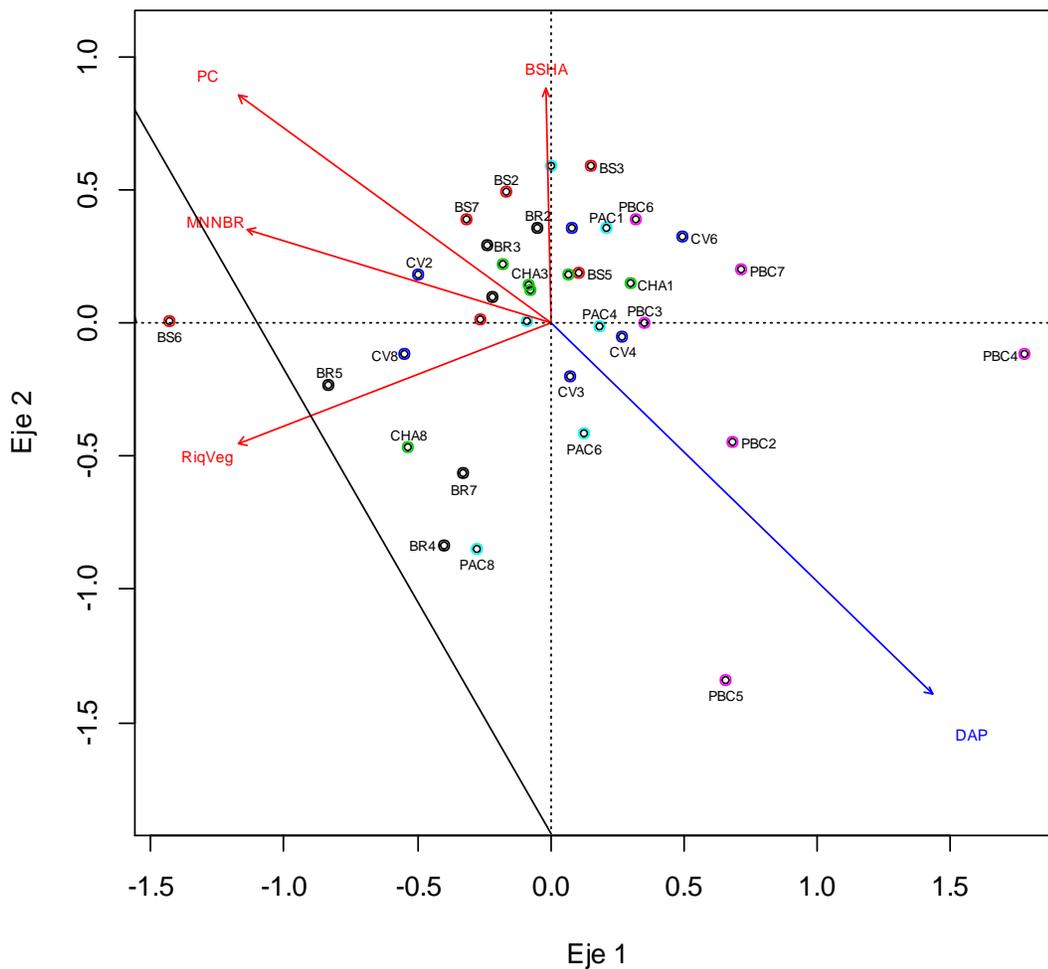


Figura 23. Diagrama del escalonamiento multidimensional no-métrico, que muestra la distribución espacial de escarabajos coprófagos (n=28 especies) y su asociación con las variables locales y de paisaje medidas en los sitios de muestreo del agropaisaje de Cañas, Guanacaste, Costa Rica. 2003.

Índices de abundancia

El número promedio de escarabajos coprófagos capturados en las 32 trampas de caída, durante 2 días consecutivos de muestreo para un total de 37 parcelas fue mayor para *Copris lugubris*, *Ontophagus acuminatus* y *Ontophagus batesi*, y menor para *Dichotomius annae* y *Ateuchus rodriguezi*. Este último presentó intervalos de

confianza más precisos, pero un índice de abundancia 1,84 menor que para *C. lugubris*. En este agropaisaje todas las especies fueron comunes en los 6 tipos de cobertura vegetal, y probablemente están influenciadas por la matriz de predominante de pastos donde el recurso (estiércol) se distribuye de manera uniforme. Figura (23), Cuadro (8).

Cuadro 8. Índice de abundancia promedio para 5 especies de escarabajos coprófagos presentes en el agropaisaje de Cañas, Guanacaste, Costa Rica. 2003.

Especies	Índice de	Intervalo de	
	Abundancia	Confianza al 95%	
	λ	Límite Inferior	Límite Superior
<i>Onthophagus batesi</i>	75.64	70.09	81.62
<i>Ateuchus rodriguezi</i>	54.25	47.28	62.24
<i>Onthophagus acuminatus</i>	35.60	28.99	43.75
<i>Copris lugubris</i>	27.15	24.95	29.53
<i>Dichotomius annae</i>	23.65	23.55	23.75

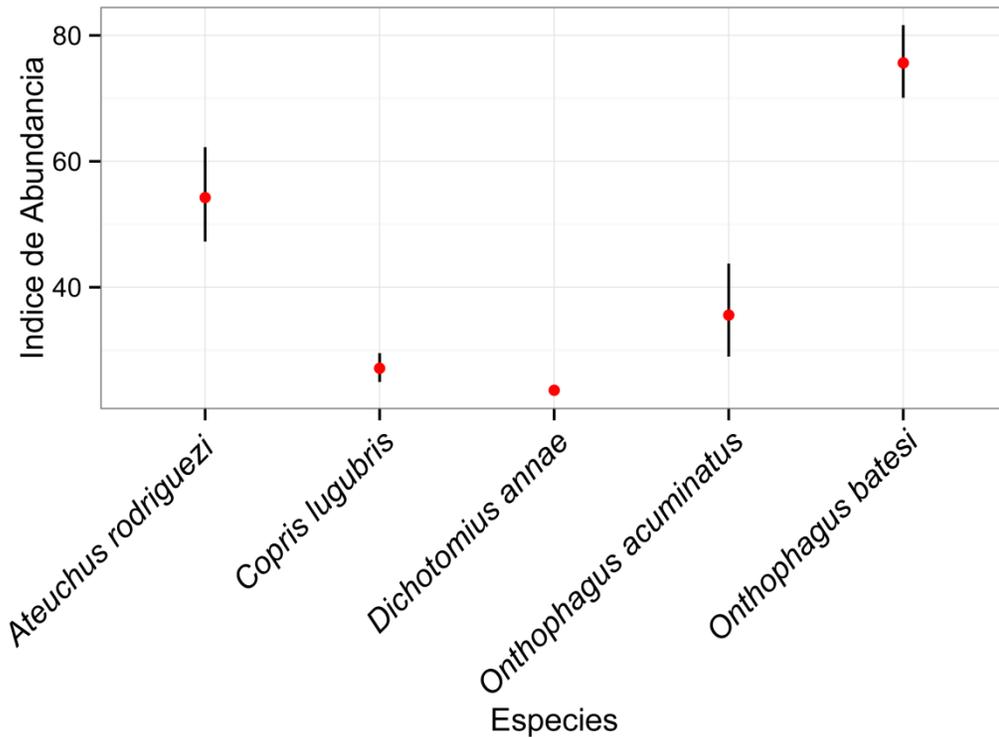


Figura 24. Índice de abundancia para cinco especies de escarabajos coprófagos, presentes en el agropaisaje de Cañas, Costa Rica 2003.

Probabilidad de detección

La probabilidad de detección fue mayor para *Copris lugubris* y *Onthophagus acuminatus*, ambas especies se distribuyeron en 30 y 25 sitios de 36 los muestreados. Por el contrario, *Ateuchus rodriguezi* fue la especie que presentó la probabilidad de detección más baja, pese a estar presente en 33 sitios muestreados. Figura (24), Cuadro (9).

Se detectaron además a las 5 especies en los 6 tipos de cobertura vegetal analizados, lo que supone un uso extenso de los diferentes tipos de coberturas vegetales presentes en el agropaisaje de Cañas.

Cuadro 9. Probabilidad de detección para 5 especies de escarabajos coprófagos, presentes en el agropaisaje de Cañas, Guanacaste, Costa Rica. 2003.

Especies	Intervalo de Confianza al 95%		
	p	Límite Inferior	Límite Superior
<i>Onthophagus batesi</i>	0.51	0.48	0.55
<i>Ateuchus rodriguezii</i>	0.35	0.30	0.39
<i>Onthophagus acuminatus</i>	0.55	0.48	0.61
<i>Copris lugubris</i>	0.64	0.60	0.67
<i>Dichotomius annae</i>	0.36	0.36	0.36

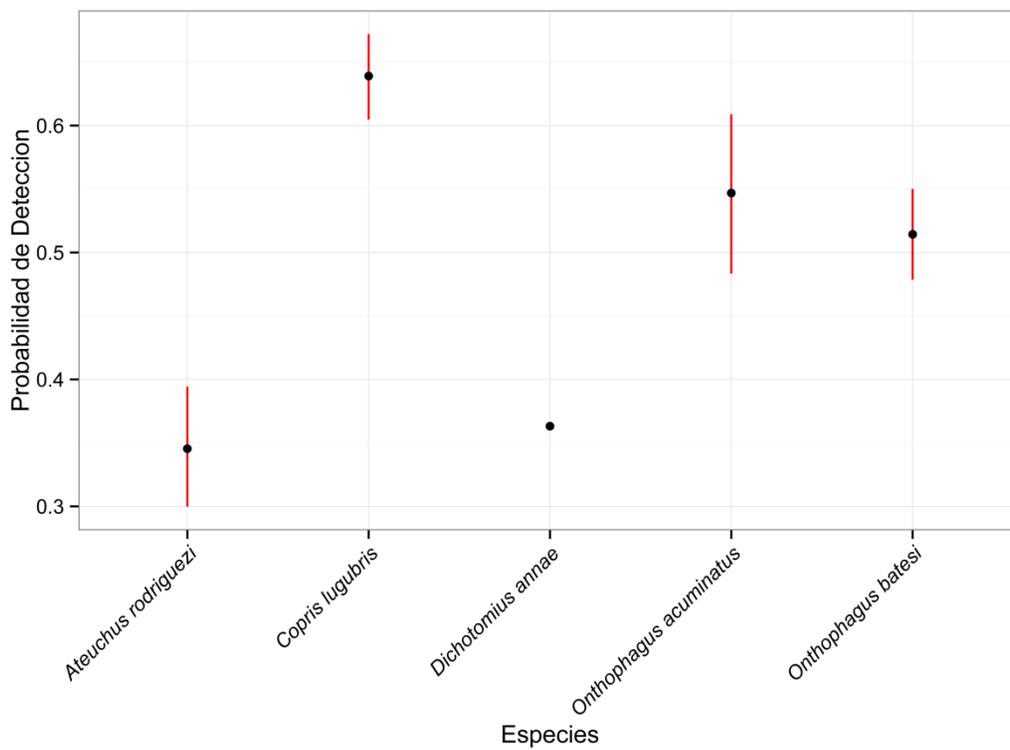


Figura 25. Probabilidad de detección para cinco especies de escarabajos coprófagos, presentes en el agropaisaje de Cañas, Costa Rica 2003.

Distribución espacial de la riqueza de escarabajos coprófagos

La riqueza de escarabajos coprófagos, aparece asociada a algunos fragmentos de mayor cobertura vegetal como es el caso de los bosques rivereños (BR 2, 6), bosque secundario (BS2 4), charrales (CHA 1, 4, 7) y cercas viva (CV 6), pastos de alta cobertura (1, 4).

Por otra parte los valores medios de riqueza se presentaron en fragmentos de bosque rivereños (BR 1, 3, 4, 8), bosque secundarios (6, 8), charrales (2, 5, 8), pastos de baja cobertura (5, 7, 8), pasto de alta cobertura (PAC 8), y cerca viva (CV 5). Los valores más altos de riqueza se distribuyen en el noreste del agropaisaje, que se caracteriza por presentar una red amplia de bosques rivereños, y los valores medios de riqueza se presentaron al noroeste del agropaisaje, zona dominada por una matriz principalmente de cultivos de caña de azúcar. Figura (25).

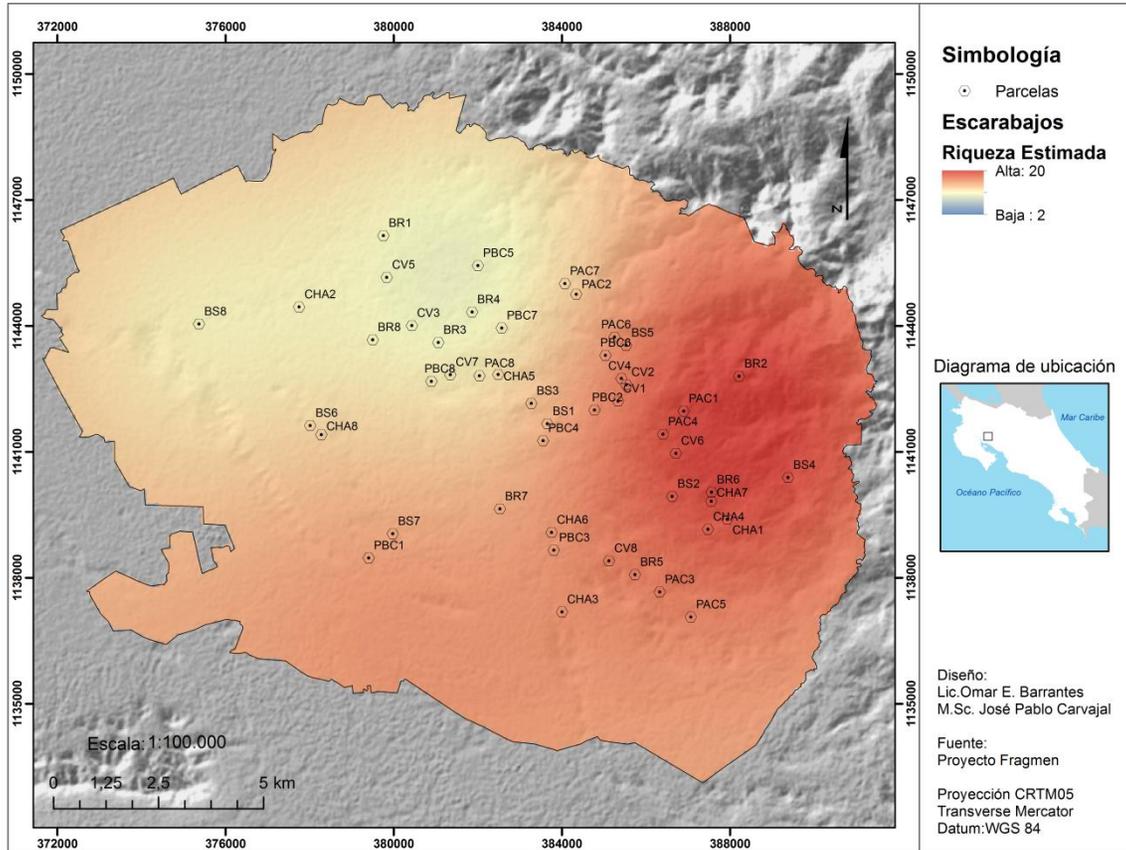


Figura 26. Distribución espacial de la riqueza de escarabajos coprófagos, modelada con el interpolador Kriging ordinario.

Discusión

Riqueza de especies

Los valores de riqueza de escarabajos coprófagos calculados mediante el modelo de captura–recaptura no fueron significativamente diferentes pese a que si difirieron entre los diferentes usos de la tierra. Esta subestimación leve probablemente se deba al método y a la intensidad de muestreo empleada (trampas de caída). Sin embargo es posible que las especies registradas en su mayoría sean las especies puedan persistir o distribirse en este agropaisaje. (Solís, 2013 en com. pers.)

En términos de generales, Cañas presentó una riqueza considerable con 28 especies y un 90% de las reportadas para el PNPV. Este agropaisaje con pequeños fragmentos de bosque (24% del área total) conserva hoy en día 4 especies (*Canthidium ardens*, *Canthon caelius*, *Onthophagus praecellens* y *Phaneus eximius*) que no han sido descritas y/o capturadas en Palo Verde. Estas se caracterizan por ser especies generalistas comunes en agro-paisajes fragmentados que por sus requerimientos de hábitat y alimentación se esperarían que estuvieran presentes en el PNPV, aun así no han sido capturadas o descritas hasta la fecha en el PNPV, (Solís, 2013 en com. pers.)

En relación a las diferencias en el número de especies entre las áreas de estudio pueden deberse a que en el PNPV posee especies restringidas a áreas de bosque mejor conservadas y estas son independientes de la presencia o no del ganado. Mientras que en el agropaisaje las especies son generalistas de áreas abiertas y se

asocian con el ganado cuando se ha eliminado la cobertura arbórea. Se ha documentado que especies de áreas abiertas no se encuentran en el interior de los bosques, por el contrario han aparecido como respuesta a las nuevas condiciones de la matriz (Halffter *et al.* 1992, Escobar y Medina 1996, Escobar 1997). Esto nos lleva a especular que la mayor parte de los escarabajos coprófagos de los trópicos del nuevo mundo evolucionado en los bosques. (Halffter y Arellano 2002)

Finalmente hay que tener en consideración que la lista de especies de Palo Verde es producto de programas de monitoreo, separatas y artículos científicos, donde la intensidad de muestreo no es comparable con la empleada en agropaisaje de Cañas, pese a que los valores de riqueza de especies fueron importantes.

Composición de la comunidad de escarabajos coprófagos de Cañas y Palo Verde

La composición de escarabajos coprófagos presento dos grupos disimiles uno compuesto por usos de la tierra de (BS, BR, CHA, CV, PAC) y otro por los (PBC). En este caso el primer grupo presentó mayor riqueza y abundancia de especies, debido a que son sitios menos alterados que presentan mayor cobertura arbórea, que los (PBC), lo que estaría influyendo en la composición de especies para cada uso de la tierra.

Por otra parte el análisis mostro disimilitud entre los dos grupos de Cañas con respecto a PNPV, en este último se ha registrado un mayor número de especies. Sin embargo se ha demostrado la importancia de algunos usos de la tierra en la conservación de escarabajos coprófagos presente en este agropaisaje.

Estos resultados concuerdan con lo reportado por otros estudios realizados en agro-paisajes tropicales, donde los usos de la tierra con mayor cobertura arbórea, son importantes para garantizar mantenimiento de la riqueza y abundancia de especies. Por ejemplo estudios realizados en Comalapa, El Salvador, se demostró que la riqueza y diversidad de escarabajos fue mayor en los bosques secos que en las áreas de pastos. (Horgan 2008), en Sarapiquí, Costa Rica, la riqueza de especies se asoció con fragmentos remanentes de bosque manejados. (Aguilar-Amuchastegui y Henebry 2007), en un estudio realizado en agro-paisajes de América Central, (Nicaragua y el Salvador), se encontró que los valores de riqueza fueron mayores en los fragmentos de bosques que en las zonas de pastos. (Horgan 2005), en Vicente Guerrero, México se registró mayor número de especies en remanentes boscosos y cercas vivas que en resto de coberturas analizadas (Arellano *et al*/2008), en la región de Lacandona - Chiapas, México la riqueza fue mayor en los coberturas de bosques que en los pastos, (Navarrete y Halffter 2008) en el Palmar de las Islas (Chaco boliviano), en cuatro sitios con diferentes niveles de perturbación, principalmente por ganado vacuno, la riqueza de escarabajos fue mayor en los fragmentos de bosque que en pastos (Vidaurre *et al*/2008), en Matiguás, Nicaragua la riqueza fue mayor en los bosques secundarios que en los potreros de baja cobertura arbórea (Vílchez 2008) en Rivas, Nicaragua los bosques secundarios, rivereños, y las cercas vivas han sido considerados como usos de la tierra valiosos para el mantenimiento de la riqueza y diversidad de escarabajos estercoleros, dado que son determinantes para la dispersión de las especies, y aumentan la conectividad con áreas de mayor cobertura vegetal reduciendo el aislamiento entre fragmentos (Hernández *et al*/2003, Harvey *et al*/2006).

Por último los cambios en la composición de especies hace a los escarabajos coprófagos indicadores útiles para medir las consecuencias de la fragmentación y pérdida de hábitat en paisajes antropogénicos (Escobar y Chacón 2000, McGeoch *et al* 2002, Avendaño-Mendoza *et al* 2005, Aguilar-Amuchastegui y Henebry 2007, Navarrete y Halffter 2008).

Composición de la comunidad de escarabajos de Cañas y su relación con variables locales y de paisaje

Al modelar la composición de escarabajos coprófagos se determinó que esta responde positivamente a los gradientes de riqueza vegetal, porcentaje de cobertura de dosel (a escala local) y a las hectáreas de bosque secundario, y a la cercanía a los bosques rivereños (a escala de paisaje), para los usos de la tierra/coberturas de la tierra de bosques secundarios, rivereños y charrales. Por otro lado los potreros se asociaron con la variable de DAP (escala de local).

Estas relaciones también se han documentado por otros investigadores, Navarrete y Halffter 2008, señalan que la diversidad de escarabajos parece depender de la cobertura del dosel y la distancia entre fragmentos, Vílchez 2008, menciona que las áreas de bosque secundario a nivel de paisaje son claves para la conservación de escarabajos en remanentes de bosque seco tropical, Harvey 2006, Hernández *et al* 2006 indican que la cobertura vegetal es determinante en la composición de especies de escarabajos.

Por otra parte es necesario mencionar que existen variables a escala local que deben de cuantificarse en futuros estudios como la radiación solar, la temperatura del suelo, que han sido sugeridas como importantes e influyentes en la composición

de escarabajos estercoleros en paisajes fragmentados. Lobo *et al* 1998, Halffter y Arellano 2002).

Finalmente los resultados señalan que la riqueza y composición de las comunidades de escarabajos coprófagos en este agro-paisajes, respondió a variables a escala local y de paisaje por lo que se debe de tomar en consideración para futuros esfuerzos de conservación fuera de las áreas protegidas.

Índices de abundancia

Las especies más abundantes según el índice empleado, concuerdan con lo reportado para otros agro-paisajes: *Copris lugubris* (Horgan 2001, Vílchez 2008, Díaz *et al* 2010), *Ontophagus acuminatus* (Kohlmann y 2001 Solís), *Ontophagus batesi* (Estrada *et al* 1998, Horgan 2001, Harvey *et al* 2006, Vílchez 2008, Díaz *et al* 2010), *Dichotomius annae* (Harvey *et al* 2006, Horgan 2008), *Ateuchus rodriguezii*, Cepeda 2003). Estas especies se han visto favorecidas por la heterogeneidad de los paisajes (Halffter *et al.* 1992, Escobar y Medina 1996, Nichols *et al.* 2007, Escobar y Chacón 2000, Escobar *et al* 2008). Máxime que la mayoría de ellas son generalistas y no presentan ninguna afinidad a hábitats exclusivamente boscosos. Por el contrario se ven favorecidas hasta cierto punto por actividades humanas (agrícolas - ganaderas), donde hacen un uso amplio de los recursos presentes en la matriz dominante. (Gill 1991, Horgan 2008) En el caso de Cañas los usos de la tierra de pastos (alta y baja cobertura arbórea) el estiércol de ganado vacuno es la principal fuente de alimento y su presencia está relacionada con altas abundancias para algunas especies.

Probabilidad de detección

La probabilidad de detección fue mayor para *Copris lugubris* y *Ontophagus acuminatus*, lo que supone que realizan un uso generalizado del agropaisaje. Estas especies pertenecen a las tribus Coprini y Onthophagini son las más comunes en zonas de pastos en América Central (Horgan 2001).

En el caso del *O. acuminatus*, este es capaz de explotar una amplia variedad de recursos y hábitats, lo que le ha permitido distribuirse extensamente en Costa Rica. (Kohlmann y Solís 2001) Al igual que *C. lugubris*, ambas especies son altamente abundantes y detectables en campo, lo que se refleja en la alta probabilidad de detección que presentaron.

Distribución espacial de la riqueza de escarabajos coprófagos

Los valores más altos de riqueza se ubican en el noreste del agropaisaje, que corresponde a zonas de pastos rodeados por bosques rivereños que conectan con bosques secundarios próximos. Estas condiciones permitirían que los escarabajos se dispersen a través de la matriz, lo que reduce el aislamiento y mejora la conectividad entre fragmentos (Samways 1993, Arellano *et al* 2008; Dunn 2004a, Dunn 2004b, Chazdon *et al*/2009, Scott *et al*/2009).

Los resultados de este estudio siguieron y concuerdan que agro-paisajes con fragmentos de bosques (secundarios, rivereños), pueden contener una alta riqueza muchas veces comparable y no diferente de lo reportado en áreas silvestres protegidas. (Amézquita *et al* 1999, Estrada y Coates - Estrada 2002, Aguilar-

Amuchastegui y Henebry 2007, Horgan 2008).

Finalmente es necesario destacar que técnicas como esta son importantes porque se visualiza de forma espacial e integral, la distribución de la riqueza, lo que permitiría eventualmente ordenar y planificar futuras estrategias de conservación en agro paisajes neo tropicales.

Conclusiones y Recomendaciones

Los resultados muestran que el agropaisaje está albergando una riqueza elevada que constituye una buena representación del Parque Nacional Palo Verde (57.5% de la avifauna, el 84% de los murciélagos y 90% de los escarabajos coprófagos). A pesar de que en el agropaisaje solo posee remanentes de bosque secundarios se ha demostrado su importancia y la de las otras coberturas en el mantenimiento de los taxones estudiados.

Las comunidades de aves, murciélagos y escarabajos coprófagos en el agropaisaje de Cañas se caracterizaron por ser en su mayoría especies generalistas en términos de hábitats y alimentación, con la presencia de algunas especies dependientes de bosques presentes en densidades bajas.

Se demostró la importancia de algunas características de composición y estructura de los hábitats y del agropaisaje en la mantenimiento de la riqueza de aves (porcentaje de cobertura de dosel, riqueza vegetal, cercanía a bosques rivereños, hectáreas de bosque secundario) murciélagos y escarabajos coprófagos, estos resultados concuerdan con lo obtenido en otros estudios realizados en agropaisajes neo tropicales de (Nicaragua, México, Salvador, Colombia).

Los mayores valores de riqueza de especies de aves y murciélagos se registraron en bosques secundarios, bosques rivereños y charrales, no obstante, la riqueza de especies de escarabajos no difirió entre tipos de cobertura vegetal.

El agro paisaje de Cañas contiene especies de aves, murciélagos y escarabajos coprófagos que no han sido descritas o registradas en el Parque Nacional Palo Verde, lo que indica la importancia de la heterogeneidad y complejidad de los usos de la tierra del paisaje para la biodiversidad.

La defectibilidad de especies de aves y murciélagos fue imperfecta y difirió entre usos de la tierra, por lo tanto, se recomienda el uso de técnicas de muestreo que incorporen la probabilidad de detección de especies cuando se requiera estimar parámetros poblacionales y comunitarios.

Se recomienda que las estrategias de conservación de la biodiversidad en agro - paisajes neo tropicales tengan en consideración tanto variables locales como de paisaje y sus escalas de trabajo.

Se recomienda la conservación de los ecosistemas de bosque secundario, bosque rivereños fuera de las áreas protegidas, dado que juegan un papel importante en el mantenimiento de poblaciones de vida silvestre, ya que les facilita la obtención de recursos alimenticios y de refugio tanto temporal como permanentemente.

Se recomienda el uso de índices de abundancia promedio y probabilidades de detección para especies comunes en paisajes fragmentados, con el fin de utilizar las en programas de monitoreo.

Literatura Citada

Aguilar-Amuchastegui, N., G.M. Henebry. 2007 Assessing sustainability indicators for tropical forests: Spatio-temporal heterogeneity, logging intensity, and dung beetle communities *Forest Ecology and Management* 253, 56–67.

Aguilar-Amuchastegui, N. 1999. Criterios e indicadores para el manejo sostenible de bosques naturales: evaluación del uso de mariposas y escarabajos estercoleros como verificadores. Tesis M.Sc., Centro Agronómico tropical de Investigación y Enseñanza (CATIE), Turrialba, Costa Rica.

Aguilar-Amuchastegui, N., Finegan, B. Louman, B. Delgado, D. 2000. Scarabaeinae como verificadores de sostenibilidad ecológica en bosques manejados. *Revista Forestal Centroamericana* 30, 40–45.

Alarcón, D. 2004. Evaluación de la composición de murciélagos en un agropaisaje húmedo tropical, Costa Rica. Tesis de Maestría, Programa Regional en Manejo de Vida Silvestre, Universidad Nacional, Heredia, Costa Rica. 82.

Altringham, J. D. 1996. *Bats – biology and behavior*. Oxford University Press, Oxford, Inglaterra.

Amézquita, S., A. Forsyth, A. Lopera y A. Camacho .1999. Comparación de la composición y riqueza de especies de escarabajos coprófagos (coleoptera: scarabaeidae) en remanentes de bosque de la Orinoquia colombiana. *Acta Zoológica. Mexicana*.76: 113-126.

Andresen, E. 2003. Effect of forest fragmentation on dung beetle communities and functional consequences for plant regeneration *Ecography* 26: 87–97

Andresen, E., 2005. Effects of season and vegetation type on community organization of dung beetles in a tropical dry forest. *Biotropica* 37, 291–300.

Arellano, L., L. León-Cortez, O. Ovaskainen. 2008. Patterns of abundance and movement in relation to landscape structure: a study of a common scarab (*Canthon cyanellus cyanellus*) in Southern Mexico. *Landscape Ecology* 23:69–78.

Arellano, L., y G. Halffter. 2003. Gamma diversity: derived from and a determinant of alpha diversity and beta diversity. An analysis of three tropical landscapes. *Landscape Ecology* 16:147–159.

Atauri, J. A., y J. V. de Lucio. 2001. The role of landscape structure in species richness distribution of birds, amphibians, reptiles and lepidopterans in Mediterranean landscapes. *Landscape Ecology* 16: 147–159.

Atlas Digital de Costa Rica. 2008. Instituto Tecnológico de Costa Rica, Cartago, Costa Rica.

Avendaño-Mendoza, C., A. Morón - Ríos, E. Cano. y J. León-Cortés. 2005. Dung beetle community (Coleoptera: Scarabaeidae: Scarabaeinae) in a tropical landscape at the Lachua Region, Guatemala *Biodiversity and Conservation* 14: 801–822.

Barret, G., y J. Peles. 1999. *Landscape ecology of small mammals*. Springer-Verlag, New York, New York, EE.UU.

Baudry, J., F. Burel, , A. Stephanie, M. Martin, A. Ouin, G. Pain y C. Thenail. 2003. Temporal variability of connectivity in agricultural landscapes: do farming activities help? *Landscape Ecology* 18:303–314.

Bélanger, L., y M. Grenier. 2002. Agriculture intensification and forest fragmentation in the St. Lawrence Valley, Québec, Canada, *Landscape Ecology* 17:495-507. Bennett, A. F. 2004. *Enlazando el paisaje: El papel de los corredores y la conectividad en la conservación de la vida silvestre*. UICN (Unión Mundial para la Naturaleza), San José, Costa Rica. 278.

Bennett, A. 2004. *Enlazando el paisaje: el papel de corredores y la conectividad en la conservación de la vida silvestre*. Trad. JM Blanch. San José, Costa Rica. UICN. 1278

Bernard, E., y M. B. Fenton. 2002. Species diversity of bats (Mammalia: Chiroptera) in forest fragments, primary forest, and savannas in central Amazonia, Brazil. *Canadian Journal of Zoology*, 80:1124–1140.

Bernard, E., y M. B. Fenton. 2003. Bat Mobility and Roosts in Fragmented Landscape in Central Amazonia, Brazil. *Biotropica* 35: 262–227.

Bernard, E., y M. B. Fenton. 2007. Bats in a fragmented landscape: Species composition, diversity and habitat interactions in savannas of Santarém, Central Amazonia, Brazil. *Biological Conservation* 134:332–343.

Bierregaard, R. O., y Stouffer, P. C. 1997. Understory birds and dynamic habitat mosaics in Amazonian rainforest, 135-155. In W. F. Laurence and R. O Bierregaard Jr (eds.). *Tropical Forest remnants: ecology, management, and conservation of fragmented communities*, University of Chicago Press, Chicago, Illinois, EE.UU.

Bierregaard, R. O., y T. E. Lovejoy. 1988. Birds in Amazonian Forest Fragments: effects of insularization, 1564-1579. In H. Ouellet (ed.). *Acta XIX, Congressus Internationalis Ornithologici, Vol II*, University of Ottawa Press, Ottawa, Canada.

Blake, J. G., y B. A. Loiselle. 2001. Bird assemblages in second-growth and old-growth forests, Costa Rica: perspectives from mist nets and point counts. *The Auk* 118:304–326.

Bolaños y Watson, 1993. *Mapa Ecológico de Costa Rica, Zonas de Vida*. Escala 1: 200.000, Centro Científico Tropical, San José Costa Rica.

Bonaccorso, F. J., y S. R. Humphrey. 1984: Fruit bat niche dynamics: Their role in maintaining tropical forest diversity, en *Tropical rain-forest: The Leeds* 169-183.

Bonaccorso, F.J. 1979. Foraging and reproductive ecology in a Panamanian bat community. *Bulletin, Florida State Museum, Biological Sciences*. 24: 359-408.

Boulinier T., J. D. Nichols, J. R. Sauer, J. E. Hines y K. H. Pollock. 1998. Estimating species richness: the importance of heterogeneity in species detectability. *Ecology* 79:1018- 1028.

Brosset, A., P. Charles–Dominique, A. Cockle, J. Cosson, y D. Masson. 1996. Bat communities and deforestation in French Guiana. *Canadian Journal of Zoology* 74:1974–1982.

Burel, F., y J. Baudry. 2002. Ecología del paisaje. Conceptos métodos, y aplicaciones. Ediciones Mundi – Presa, Madrid, España.

Burnham, K. P., y D. R. Anderson. 2002. Model selection and multimodel inference: apractical information-theoretic approach. Second edition. Springer-Verlag, New York, New York, E.E.U.U.

Burnham, K. P., y W. S. Overton. 1979. Robust estimation of population size when capture probabilities vary among animals. *Ecology* 60: 927–936.

Cárdenas, G., C. Harvey, M. Ibrahim y B. Finegan. 2003. Diversidad y riqueza de aves en diferentes hábitats en un paisaje fragmentado en Cañas, Costa Rica, América Central. *Agroforestería en las Américas* 78–85.

Castillo, M., y J.A. Guzmán. 2004. Cambios en cobertura vegetal en Palo Verde según SIG. *Ambientico* 129: 4-6.

Ceballos, G. 1995. Vertebrate diversity, ecology and conservation in neotropical dry forest, 195-220. In S. H. Bullock, H.A. Mooney y E. Medina (eds.). *Seasonally dry tropical forests*. Cambridge University Press, Cambridge, Inglaterra.

Cepeda, M. F. 2003. Fragmentación: su impacto en la diversidad de escarabajos (Coleoptera) y Mariposas (Lepidoptera), Cañas, Costa Rica. Tesis de Maestría, Programa Regional en Manejo de Vida Silvestre, Universidad Nacional, Heredia, Costa Rica. 51.

Cerdeira, J. O., J. K. Gasto, y L. S. Pinto. 2005. Connectivity in priority area selection for conservation. *Environmental Modeling and Assessment*, 10:183-1921.

Chacón, M., y C. A. Harvey. 2006. Live fences and landscape connectivity in a tropical agricultural landscape. *Agroforestry Systems* 68:15–26.

Charrier, S., S. Petit, y F. Burel. 1997. Movements of *Abax parallelepipedus* (Coleoptera, carabidae) in woody habitats of a hedgerow network landscape: a radio – tracking study. *Agriculture, Ecosystems and Environment* 61:133-144.

Chazdon, R. L. 2003. Tropical forest recovery: legacies of human impact and natural disturbances. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics* 6:51–71.

Chazdon, R., C. Peres, D. Dent, D. Sheil, A. Lugo, D. Lamb, N. Stork, y S. Miller. 2009. The Potential for Species Conservation in Tropical Secondary Forests *Conservation Biology*, Vol 23, No 6, 1406–1417.

Collinge, S. K. y T. M. Palmer. 2002. The influences of patches shape and boundary contract on insect response to fragmentation in California grasslands. *Landscape Ecology* 17:647–656.

Corcuera, P. M., y J. E. Butterfield. 1999. Birds Communities of dry forest and oak woodland of western Mexico. *Ibis* 141:240–255.

Cornelius, C., H. Cofré y P. A. Marquet. 2000. Effects of Habitat Fragmentation on Birds Species in Relict Temperate Forest In Semiarid Chile. *Conservation Biology* 14:534-543.

Cosson, J. F., J. M. Pons, y D. Masson. 1999. Effects of forest fragmentation on frugivorous and nectarivorous bats in French Guiana. *Journal of Tropical Ecology* 15:515-534.

Crome, F. H. J. 1997. Researching tropical forest fragmentation: Shall we keep on doing what we are doing?, p. 485-501. In W. F. Laurance y R. O. Bierregaard Jr. (eds). *Tropical forest remnants: Ecology, management, and conservation of fragmented communities*. University of Chicago, Press. Chicago, Illinois, EE.UU.

Daily, G. C., Ehrlich, P R., y A. Sánchez–Azofeifa. 2001. Countryside biogeography: use of human dominated habitats by the avifauna of southern Costa Rica. *Ecological Applications* 11:1–13.

Daily, G. C., G. Ceballos, J. Pacheco, G. Suzán y A. Sánchez. 2003. Countryside biogeography of neotropical mammals: conservation opportunities in agricultural landscape of Costa Rica. *Conservation Biology* 17:1814–1826.

Davies, K, F., C. R. Margules y J. F. Lawrence. 2000. Which traits of species predict population declines in experimental forest fragments? *Ecology*, 81:1450–1461.

Di Giulio, M., J. E. Meter y E. Meister. 2001. Enhancing insect diversity in agricultural grasslands: the roles of management and landscape structure. *Journal of Applied Ecology* 38:310–319.

Díaz, G. 2007. Diversidad de aves en un paisaje fragmentado en el cantón de Sarapiquí, zona norte de Costa Rica. Tesis de Maestría en Conservación y Manejo de Vida Silvestre. Instituto Internacional en Conservación y Manejo. Universidad Nacional. Heredia. Costa Rica. 128.

Dijak, W. D., y F. R. Thompson. 2000. Landscape and edge effects on the distribution of mammalian predators in Missouri. *Journal of Wildlife Management* 64:209–216.

Donald, P. F. y A. D. Evans. 2006. Habitat connectivity and matrix restoration: the wider implications of agri–environment schemes. *Journal of Applied Ecology* 43:209–218.

Driscoll, D. A., y T. Weir. 2005. Beetle responses to habitat fragmentation depend on ecological traits, habitat condition, and remnant size. *Conservation Biology* 19:182–194.

Dunn, R., 2004a. Modern insect extinctions, the neglected majority. *Conservation Biology* 19, 1030.

Dunn, R. 2004b. Recovery of faunal communities during tropical forest regeneration. *Conservation Biology* 18, 302–309.

Dunnig, J. B., B. B. Danielson y H. R. Pulliam. 1992. Ecological processes that affect populations in complex landscapes. *Oikos* 65:169-175.

ECOTONO. 1996. Fragmentación y meta poblaciones. *Centro para la Biología de la Conservación. Invierno (1996): 2.*

Emmons, L. H. 1997. Neotropical rainforest mammals: a field guide. Second edition, University of Chicago Press, Chicago, Illinois, EE.UU.

Enríquez, M. L. 2005. Impacto de la cobertura arbórea sobre la comunidad de aves en un agropaisaje del Pacífico Central de Costa Rica. Tesis de Maestría, Instituto Internacional en Conservación y Manejo de Vida Silvestre, Heredia, Costa Rica. 132.

EOSL-CCT-FONAFIFO. 2002. Estudio de la cobertura forestal de Costa Rica. Centro Científico Tropical y Universidad de Alberta. Canada. 13.

Escobar, F., y A. Medina. 1996. Coleópteros coprófagos (Scarabaeidae) de Colombia: estado actual de su conocimiento. En: G. Amat, G. Andrade y F. Fernández (Eds.) Insectos de Colombia. Academia Colombiana de Ciencias Exactas Físicas y Naturales. Pontificia Universidad Javeriana, Bogotá.

Escobar F. 1997. Estudio de la comunidad de coleópteros coprófagos (Scarabaeidae) en un remanente de bosque seco al norte del Tolima Colombia. *Caldasia* 19(3):419-430.

Escobar, F. 2001. Escarabajos coprófagos. En Caracterización ecológica de dos Reservas Nacionales de la Amazonia Colombiana. Ambiente y Desarrollo, Serie Investigación 2, Pontificia Universidad Javeriana, Instituto de Estudios Ambientales para el Desarrollo IDEADE, 225 -228.

Escobar, F., y P. Chacón de Ulloa. 2000. Distribución espacial y temporal en un gradiente de sucesión de la fauna de coleópteros coprófagos (Scarabaeinae, Aphodiinae) en un bosque tropical montano, Nariño – Colombia. *Revista Biología Tropical* 48:961-975.

Estrada, A, C. Jiménez y R. Coates–Estrada. 2004. General bat activity measured with an ultrasound detector in fragmented tropical landscape in Los Tuxtlas, Mexico. *Animal Biodiversity and Conservation* 27:1-9.

Escobar, F., G. Halffter, A. Solís, V. Halffter y D. Navarrete 2008. Temporal shifts in dung beetle community structure within a protected area of tropical wet forest: a 35-year study and its implications for long-term conservation. *Journal of Applied Ecology* 45: 1584–1592.

Estrada, A. R. Coates-Estrada, D. Merritt, Jr., S. Montiel y D. Curiel. 1993. Patterns of frugivore species richness and abundance in forest island and agricultural habitats at Los Tuxtlas, Mexico. *Vegetatio*, 107/108:245–257.

Estrada, A., P. Cammarano y R. Coates–Estrada. 2000. Birds species richness in vegetation fences and strips of residual rain forest vegetation at Los Tuxtlas, Mexico. *Biodiversity and Conservation*. 9:1399–1416.

Estrada, A., R. Coates-Estrada y D. Meritt, Jr. 1993. Bat species richness and abundance in tropical rain forest fragments and in agricultural habitats at Los Tuxtlas, Mexico. *Ecography* 16:309–318.

Estrada, A., R. Coates-Estrada y D. Meritt, Jr. 1997. Anthropogenic landscape changes and avian diversity at Los Tuxtlas, Mexico. *Biodiversity and Conservation* 6:19–43.

Estrada, A., R. Coates–Estrada, A. Anzures y P. Cammarano. 1998. Dung and carrion beetles in tropical rain forest fragments and agricultural habitats at Los Tuxtlas, Mexico. *Journal of Tropical Ecology* 14:577–593.

Estrada, A., y R. Coates–Estrada. 2001. Bat species richness in live fences and in corridors of residual rain forest vegetation at Los Tuxtlas, Mexico. *Ecography* 24:94–102.

Estrada, A., y R. Coates–Estrada. 2002. Bats in continuous forest, forest fragments and in an agricultural mosaic habitat–island at Los Tuxtlas, Mexico. *Biological Conservation* 103:237–245.

Estrada, A., y R. Coates–Estrada. 2002. Dung beetles in continuous forest, forest fragments and in an agricultural mosaics habitat island at Los Tuxtlas, Mexico. *Biodiversity and Conservation*, 11: 1903 – 1918.

Estrada, A., y R. Coates–Estrada. 2005. Diversity of Neotropical migratory landbird species assemblages in forest fragments and man–made vegetation in Los Tuxtlas, Mexico. *Biodiversity and Conservation* 14: 1719–1734.

Etterson, M., G. Niemi, y N. Danz. 2009. Estimating the effects of detection heterogeneity and overdispersion on trends estimated from avian point counts. *Ecological Applications*. 19(8), 2049–2066.

Evelyn, M.J., y D. Stiles. 2003. Roosting requirements of two frugivorous bats (*Sturnira lillium* and *Artibeus intermedius*) in Fragmented Neotropical Forest. *Biotropica*, 35:405–418.

Fahrig, L., J. Baudry, L. Brotons, F G. Burel, T. O. Crist, R. J. Fuller, C. Sirami, G. M. Siriwardena y J. L. Martin. 2011. Functional landscape heterogeneity and animal biodiversity in agricultural landscapes. *Ecology Letters*, 14: 101–112.

Fahrig, L. 2003. Effects of habitat fragmentation on biodiversity. *Annual Reviews of Ecology and Systematics* 34:487-515.

Favila, M.E., Halffter, G., 1997. The use of indicator groups for measuring biodiversity as related to community structure and function. *Acta Zool. Mexic.* 72, 1–25.

Feer, F., y Y. Hingrat, 2005. Effects of forest fragmentation on a dung beetle community in French Guiana. *Conserv Biol* 19:1103–1112.

Fenton, M. B., L. Acharya, D. Audet, M. B. C. Hickey, C. Marriman, M. K. Obrist y M. Syme. 1992. Phyllostomid bats (Chiroptera: Phyllostomidae) as indicators of habitat disruption in the Neotropics. *Biotropica* 24:440-446.

Findley, J.S. 1993. *Bats: a community perspective*. Cambridge University Press, Cambridge, Inglaterra.

Fleming, T. H., E. T. Hooper, and D. E. Wilson. 1972. Three Central American bat communities: structure, reproductive cycles and movement patterns. *Ecology* 53(4): 555-569 pp.1988. *The short-tailed fruit bat: A study in plant-interactions*. The University of Chicago Press, Chicago. 365.

Fleming, T. H., y E. R. Heithaus. 1981. Frugivorous bats, seed shadows, and the structure of tropical forests. *Biotropica* 13:45–53.

Galindo-González, J., y V. J. Sosa. 2003. Frugivorous bats in isolated trees and riparian vegetation associated with human-made pastures in a fragmented tropical landscape. *The Southwestern Naturalist* 48:579-589.

Gallindo-González, J., S. Guevara, y V. J. Sosa. 2000. Bat- and bird-generated seed rains at isolated trees in pastures in a tropical rainforest. *Conservation Biology* 14:1693-1703.

Gardner A L. 1977. Feeding habits. en *Biology of bats of the new world family Phyllostomatidae. Part II* (RJ Baker, JK Jones Jr. y DC Carter, eds.). Special Publications of the Museum of the Texas Tech University 13. 293-350.

Gillespie, T. W., y H. Walter. 2001. Distribution of birds species richness at a regional scale in tropical dry forest of Central America. *Journal of Biogeography* 28:651-662.

Flores Rodas, M. 1976. Conservación forestal en el Istmo: Problemas principales y necesidades. *Revista Biología Tropical* 24:177-186.

Forman, R. T. T., A. E. Galli y C. F. Leck. 1976. Forest size and avian diversity in New Jersey Woodlots with some land use implication. *Oecologia*, 26:1-8.

Fournier, L. A., y García, E. G. 1998. Nombres vernáculos y científicos de los árboles de Costa Rica. Editorial Guayacán Centroamericana, San José, Costa Rica. 262.

Fry, G., y A. R. Main. 1993. Restoring seemingly natural communities on agricultural land, 225-241. In D. A. Saunders, R. J. Hobbs y P. R. Ehrlich (eds.). *Nature conservation, the reconstruction of fragmented ecosystems*. Surrey Beatty & Sons, Chipping Norton, New South Wales, Australia.

Goehring, D. M., G. Daily y C. Sekercioglu. 2002. Distribution of ground-dwelling arthropods in tropical countryside habitats. *Journal of Insect Conservation* 6:83-91.

Golet, F.C., Y. Wang, J.S. Merrow y W.R. DeRagon. 2001. Relationship between habitat and landscape features and avian community of red Maple swamps in Southern Rhode Island. *Wilson Bulletin*. 113 (2): 217 - 227.

- González, M. A., J. Guzmán, M. F. Gómez y L. E. Domínguez. 2003. Un método para la selección de aves bioindicadoras con base en sus posibilidades de monitoreo. *Huitzil* 4:10–16.
- Goodwin, B. J. y L. Fahrig. 2002a. Effect of landscape structure on the movement behavior of a specialized goldenrod beetle, *Trirhabda borealis*. *Canadian Journal of Zoology* 80:24–35.
- Goodwin, B.J y L. Fahrig. 2002b. How does landscape structure influence landscape connectivity? *Oikos*, 99:552–570.
- Goodwin, B.J.2003. Is landscape connectivity a dependent or independent variable? *Landscape Ecology* 18:687–699.
- Gorrensens, P, M., y M. R. Willig. 2004. Landscape responses of bats to habitat fragmentation in atlantic forest of Paraguay. *Journal of Mammalogy* 85:688–697.
- Guillespie, T.W., y W.Hartmut.2001.Distribution of birds species richness at regional scale in tropical dry forest of Central America. *Journal of Biogeography*. 28:651 – 662.
- Guindon, C. 1996. The importance of forest fragments to the maintenance of regional biodiversity in Costa Rica. In: Schelhas J and Greenberg R (eds) *Forest Patches in Tropical Landscapes*, 168–186. Island Press, Washington DC.
- Gustafson, E., y R. H. Garner. 1996. The effect of landscape heterogeneity on the probability of patch colonization. *Ecology* 77:94–107.
- Halfpter, G. y M. E. Favila. 1993. The Scarabaeinae (Insecta:Coleoptera) an animal group for analyzing, inventorying and monitoring biodiversity in tropical rain forests and modified landscape. *Biology International* 27: 15–21.
- Halfpter, G., y L. Arellano. 2002. Response of dung beetle diversity to human-induced changes in tropical landscape. *Biotropica* 34:144-154.
- Hansen, A. y J. Rotella. 2002. Biophysical factors, land use and species viability in and around nature reserves. *Conservation Biology* 16:1112-1122.
- Hanski, I. 1998. Metapopulation dynamics. *Nature* 396:41–49.

Harris, G.M., y S. L. Pimm. 2004. Birds Species Tolerance of Secondary Forest Habitats and Its Effects on Extinction. *Conservation Biology* 18:1607– 1616.

Harris, L. D., y G. Silva-López. 1992. Forest Fragmentation and the conservation of biological diversity, p. 197-237. In P. Fiedler y S. Jain (eds.). *Conservation biology, the theory and practice of nature conservation, preservation, and management*. Chapman and Hall, New York, New York, EE.UU.

Harvey C. A., J. González y E. Somarriba. 2006 Dung beetle and terrestrial mammal diversity in forests, indigenous agroforestry systems and plantain monocultures in Talamanca, Costa Rica. *Biodiversity Conservation* 15:555–585.

Harvey, C y W. A. Haber. 1999. Remnant trees and the conservation of biodiversity in Costa Rican pastures. *Agroforestry Systems* 44:37-68.

Harvey, C. A., A. Medina, D. Sánchez Merlo, S. Vílchez, B. Hernández, J. Sáenz, J. Maes, F. Casanovas, and F. L. Sinclair. 2006a. Patterns of animal diversity associated with different forms of tree cover retained in agricultural landscapes. *Ecological Applications* 16:1986– 1999.

Harvey, C. A., et al. 2005b. Contribution of live fences to the ecological integrity of agricultural landscapes in Central America. *Agriculture, Ecosystems and Environment* 111:200–230.

Harvey, C., A. Medina, D. Sánchez, S. Vilchez, B. Hernández, J. Sáenz, J. Maes, F. Casanoves y F. L. Sinclair. 2006b. Patterns of animals diversity in different forms of tree cover in agricultural landscape. *Ecological Applications* 16:1986–1999.

Harvey, C., C. Villanueva, J. Villacís, M. Chacón, D. Muñoz, M. López, M. Ibrahim, R. Taylor, J. Martínez, J. Navas, J. Sáenz, D. Sánchez, A. Medina, S. Vilchez, B. Hernández, A. Pérez, F. Ruiz, F. López, I. Lang, S. Kunth, F. L. Sinclair. 2003. Contribución de las cercas vivas a la productividad e integridad ecológica de los paisajes agrícolas en América Central. *Agroforestería en las Américas Vol 10*, 31-39.

Harvey, C.A., y J. A. González. 2007. Agroforestry systems conserve species-rich but modified assemblages of tropical birds and bats. *Biodiversity and Conservation* 16:2257–2292.

Hermes, M.S. 2008. Influencia de la composición y configuración espacial de un paisaje ganadero con fragmentos de cobertura forestal sobre la riqueza de mamíferos mayores en la región Pacífico central de Costa Rica. Tesis de Maestría en Conservación y Manejo de Vida Silvestre. Instituto Internacional en Conservación y Manejo. Universidad Nacional. Heredia. Costa Rica 114.

Hernández, B., C. Harvey, S. Vílchez, A. Medina y D. Sánchez. 2003. Abundancia y diversidad de escarabajos coprófagos y mariposas diurnas en un paisaje ganadero en el departamento de Rivas Nicaragua. *Agroforestería en las Américas* Vol 10, 93-102.

Hernández, D.A.E 1993a. La flora acuática del humedal de Palo Verde. Gómez-Laurito, J. Universidad Nacional. Programa Regional en Manejo de Vida Silvestre para Mesoamérica y El Caribe. EUNA. Heredia. Costa Rica. 131.

Hernández, D.A.E. 1990. Cambios anuales en la composición y distribución de la vegetación acuática en el humedal estacional de Palo Verde, Costa Rica. Organización para Estudios Tropicales. Heredia. Costa Rica. 25.

Hill, C. J. 1995. Linear strips of rainforest vegetation as potential dispersal corridors for rainforest insects. *Conservation Biology* 9:1559–1566.

Hinsley, S.A. y P.E. Bellamy. 2001. The influence of hedge structure, management and landscape context of the value of hedgerow to birds: a review. *Journal of Environmental Management*. 60: 33-49.

Holdridge, L. 1978. *Ecología basada en zonas de vida*. Instituto Interamericano de Ciencias Agrícolas, San José, Costa Rica. 214.

Holdridge, L. R., Poveda, L. J., y Jiménez, Q. 1997. *Árboles de Costa Rica*. Vol. 1. Segunda edición. Centro Científico Tropical, San José, Costa Rica. 522.

Hooper, D.U. 2005. Effects of biodiversity on ecosystem functioning: a consensus of current knowledge. *Ecological Monographs*. 75: 3-35.

Horgan, FG. 2002. Shady field boundaries and the colonization of dung by coprophagous beetles in Central American pastures. *Agr Ecosyst Environ* 91: 25-36.

Horgan, F.G. 2001. Burial of bovine dung by coprophagous beetles (Coleoptera:Scarabaeidae) from horse and cow grazing sites in El Salvador. *Eur. J. Soil Biol.* 37, 103–111.

Horgan, F.G. 2008. Dung beetle assemblages in forests and pastures of El Salvador: a functional comparison *Biodiversity and Conservation* 17:2961–2978

Hughes, J. B., G. Daily y P. Erlich. 2002. Conservation of tropical birds in countryside habitats. *Ecology Letter.* 5:121–129.

Hurtado, J.A. 2003. Abundancia, diversidad, riqueza, uso de habitat y comportamiento de aves acuáticas: una comparación entre un humedal seminatural y un arrozal con riego en Costa Rica. Tesis de Maestría en Conservación y Manejo de Vida Silvestre. Instituto Internacional en Conservación y Manejo. Universidad Nacional. Heredia. Costa Rica 105.

Instituto Meteorológico Nacional. 2012. Costa Rica. <http://www.imn.ac.cr/index.html>

Janzen, D. H. 1988. Tropical dry forest: the most endangered major tropical ecosystem, 130-137. E. O. Wilson (ed.). *Biodiversity*. Natural Academy Press, Washington D.C, EE.UU.

Jiménez, Q. 1995. Árboles maderables en peligro de extinción. Editorial Guayacán, San José, Costa Rica. 46.

Jiménez, Q. 1999. Árboles maderables en peligro de extinción en Costa Rica. II edición, Instituto Nacional de Biodiversidad, Santo Domingo, Heredia, Costa Rica. 187.

Jiménez, Q., y L. J. Poveda. 1996. Lista actualizada de árboles maderables de Costa Rica. 36.

Johns, A. G. 1996. Bird population persistence in Sabahan logging concessions. *Biological Conservation.* 75: 3-10.

Johnson, A.C., C. R. Allen y K Simpson. 2004. Estimating functional connectivity of wildlife habitat and its relevance to ecological risk assement. In *landscape ecology*

and habitat evaluation: critical information for ecological risk assessment, Land-Use management activities and biodiversity enhancement practices. 41 – 55.

Jones, G., D. Jacobs, T. H. Kunz, M. R. Willing, P. A. Racey. 2009. Carpe Noctem: the importance of bats as bio indicators. *Endangered species research*. Vol. 8: 93–115.

Kattan, G. y Álvarez-López, H. 1996. Preservation and management of biodiversity in fragmented landscape in the Colombian Andes. In: *Forest Patches in Tropical Landscapes*, J. Schelhas y R. Greenberg (eds.). Island Press, Washington DC. 3 –18.

Kattan, G. 2002. Fragmentación: patrones y mecanismos de extinción de especies. En Guariguata M. R., y Kattan, G.H. (Eds.). *Ecología y conservación de bosques neotropicales*. Libro Universitario Regional (EULAG-GTZ), Costa Rica.

Kempel, R., P. Elkie, y A. P. Carr. 1999. Patch Analyst User' s Manual. A tool for Quantifying Landscape Structure. Centre for Northern Forest Ecosystem Research CNFER, Ontario, Canadá.

Kindt, R. 2008. GUI for biodiversity and community ecology analysis, 1 – 82.

Kohlmann, B., A Solís, O. Elle, X. Soto, y R. Russo. 2007. Biodiversity, conservation, and hotspot atlas of Costa Rica: a dung beetle perspective (Coleoptera: Scarabaeidae: Scarabaeinae) *Zootaxa* 1457: 1–34.

Komar, O. 2002. Priority conservation areas for birds in El Salvador. *Animal Conservation* 5:173–183.

Koskimies, P. 1989. Birds as a tool in environmental monitoring. *Ann Zool Fenn* 26:153–166.

Lang, I., H. L. G. Lorraine, C. Harvey y F. L. Sinclair. 2003. Composición de la comunidad de aves en cercas vivas de Río Frío, Costa Rica. *América Central. Agroforestería en las Américas*, 86 – 92.

Laurance, S., y W. Laurance. 1999. Tropical wildlife corridors: use of linear rainforest remnants by arboreal mammals. *Biological Conservation* 91:231-239.

Laurance, W. F. 1990. Comparative responses of five arboreal marsupials to tropical forest fragmentation. *Journal Mammalogy* 71:641–653.

Laurance, W. F. 1994. Rainforest fragmentation and the structure of small mammal communities in tropical Queensland. *Biological Conservation*, 69:23–32.

Laurance, W. F., R. O. Bierregaard, C. Gascon, R. K. Dirham, A. P. Smith, A. J. Lynam, V. M. Viana, T. E. Lovejoy, K. E. Sieving, J. W. Sites, M. Andersen, M. D. Tocher, E. A. Kramer, C. Restrepo, y C. Moritz. 1997. Tropical forest fragmentation: synthesis of a diverse and dynamic discipline, 502-514. W. F. Laurence and R.O Bierregaard (eds.) *Tropical forest remnants*. University of Chicago Press, Chicago, Illinois, EE.UU.

Laurance, W. F., y R. O. Bierregaard. 1997. *Tropical forest remnants: ecology, management and conservation of fragment communities*. University of Chicago Press, Chicago, Illinois, EE.UU. 616.

Laurance, W. y H. Vasconcelos. 2004. Ecological effects of habitat fragmentation in the tropics. 33-43 en: Schorth, G., G. da Fonseca, C. Harvey, C. Gascon, H. Vasconcelos y A. Izac (eds). *Agroforestry and biodiversity conservation in tropical landscapes*. Island Press. E.E.U.U.

Laurance, W.F., Lovejoy, T.E., Vasconcelos, H.L., Bruna, E.M., Didham, R.K., Stouffer, P.C., Gascon, C., Bierregaard, R.O., Laurance, S.G. y Sampaio, E. 2002. Ecosystem decay of Amazonian forest fragments: a 22-year investigation. *Conservation Biology* 16:605-618.

Laval, R. K., y B. Rodríguez-H. 2002. *Murciélagos de Costa Rica*. Instituto Nacional de Biodiversidad (INBIO), Santo Domingo de Heredia, Heredia, Costa Rica. 320.

LaVal, R. K., y H. S. Fitch. 1977. Structure, movements and reproduction in three Costa Rican bat communities. *Occasional Papers, Museum of Natural History, University of Kansas* 69:1-28.

Lawton, J.H., D.E. Bignell, B. Belton, G.F. Bloemers, P. Eggleton, P.M. Hammond, M. Hodda, R.D. Holt, T.B. Larsen, N.A. Mawdsley, N.E. Stork, D.S. Srivastava y A.D. Watt. 1998. Biodiversity inventories, indicator taxa and effects of habitats modification in tropical forest. *Nature*. 391: 72-76.

- Limpens, H. J. G. A. y K. Kapteyn. 1989. Bats, their behaviour and linear landscape elements. *Myotis* 29:63-71.
- Lindell, C. A., W. H. Chomentowski y J. R. Zook. 2004. Characteristics of bird species using forest and agricultural land covers in southern Costa Rica. *Biodiversity and Conservation* 13:2419-2441.
- Luck, G. W. y G. C. Daily. 2003. Tropical countryside bird assemblages: richness, composition, and foraging differ by landscape context. *Ecological Applications* 13:235-247.
- Lumsden, L. y A. Bennett. 2005. Scattered trees in rural landscape: foraging habitat for insectivorous bats in south – eastern Australia. *Biological Conservation* 122:205-222.
- Malanson, G. P. y B. Cramer. 1999. Landscape heterogeneity connectivity, and critical landscape for conservation. *Diversity and Distributions* 5:27-39.
- Matlock, R.B., y P.J Edwards. 2006. The influence of habitat variables on birds communities in forest remnants in Costa Rica. *Biodiversity and Conservation*. 15: 2987 – 3016.
- McCune, B. y J. B. Grace. 2002. *Analysis of Ecological Communities*. MJM, Gleneden Beach. Oregon, 125 – 143.
- McGarigal, K. y B. Marks. 1995. FRAGSTATS: a spatial pattern analysis program for quantifying landscape structure. United States Department of Agriculture (USDA), Forest Service General Technical Report, PNWGRT-351.
- McGarigal, K. y S. A. Cushman. 2002. Comparative evaluation of experimental approaches, to the study of habitat fragmentation effects. *Ecological Applications* 12:335-345.
- McGeoch, M A., B J. Van Rensburg, y A. Botes. 2002. The verification and application of bioindicators: a case study of dung beetles in a savanna ecosystem, *Journal of Applied Ecology*, (39)661-672.

- Medellín, R. A. y G. Osiris. 1999. Seed dispersal by bats and birds in forest and disturbed habitats Chiapas, Mexico. *Biotropica* 31:478–485.
- Medellín, R. A., M. Equihua y M. A. Amin. 2000. Bat Diversity and Abundance as Indicators of Disturbance in Neotropical Rainforests. *Conservation Biology* 14:1666 – 1675.
- Medina, A., C. A. Harvey, D. Sánchez, S. Vilchez y B. Hernández. 2007. Bat Diversity and Movement in a Neotropical Agricultural Landscape in Matiguás, Nicaragua. *Biotropica* 39:120-128.
- Medina, A., C. Harvey, D. Sánchez, S. Vilchez y B. Hernández. 2004. Diversidad y composición de quirópteros en un paisaje fragmentado de bosque seco en Rivas, Nicaragua. *Revista Encuentro de la Universidad Centroamericana* 68:24–44.
- Meffe, G. K., y C. R. Carroll. 1997. *Principles of conservation biology*. Segunda edición. Sinauer Associates, Sunderland, Massachusetts, EE.UU. 729.
- Mendoza, J. E., E. Jiménez, F. H. Lozano–Zambrano, P. Caycedo–Rosales y L. M. Rejinfo. 2008. Identificación de los elementos del paisaje prioritarios para la conservación de biodiversidad en paisajes rurales de los Andes Centrales de Colombia, en C. A. Harvey y J. C. Sáenz (eds.). *Evaluación y conservación de biodiversidad en paisajes fragmentados de Mesoamérica*, Instituto Nacional de Biodiversidad (Inbio). 251-289.
- Merriam, G., 1984. Connectivity: a fundamental ecological characteristic of landscape pattern. 5–15 *en* *Proceedings of the First International Seminar on Methodology in Landscape Ecological Research and Planning*. Eds. M. Ruzicka, T. Hrnčiarova y L. Miklos. International Association for Landscape Ecology: Roskilde, Denmark.
- Meyer, C. F. J. M. Weinbeer y E. K. V. Kalko. 2005. Home Range size and spacing patterns of *Macrophyllum macrophyllum* (Phyllostomidae) foraging over water. *Journal of Mammalogy* 86:587– 598.
- Moilanen, A. y I. Hanski. 2001. On the use connectivity measures in spatial ecology. *Oikos*. 95: 147 – 151.

Moilanen, A., y M. Nieminen. 2002. Simple connectivity measures in spatial ecology. *Ecology* 83:1131–1145.

Mönkkönen, M. y P. Reunanen. 1999. On Critical thresholds in landscape connectivity: a management perspective. *Oikos* 84:302-305.

Montero, J. 2003. Influencia de las variables espaciales y del hábitat sobre una comunidad de murciélagos (Chiroptera) en una matriz de pastos con remanentes boscosos en Cañas, Costa Rica. Tesis de Maestría, Programa Regional en Manejo de Vida Silvestre, Universidad Nacional, Heredia, Costa Rica. 86.

Moreno, C., G. Sánchez-Rojas, E. Pineda, F. Escobar. 2007. Shortcuts for biodiversity evaluation: a review of terminology and recommendations for the use of target groups, bio indicators and surrogates. *Int J Environ Health* 1:71–86.

Murcia, C. 1995. Edge effects in fragmented forests: Implications for conservation. *Trends in Ecology and Evolution* 10:58–62.

Murphy P.G y A.E. Lugo. 1986. Ecology of tropical dry forest. *Annual Review of Ecology and Systematics* 17:67–88.

N Navarrete, D., y G. Halffter. 2008b. Dung beetle (Coleoptera: Scarabaeidae: Scarabaeinae) diversity in continuous forest, forest fragments and cattle pastures in a landscape of Chiapas, México: the effects of anthropogenic changes. *Biodiversity and Conservation* 17(12): 2869-2898. Navarrete, D., y G. Halffter. 2008b. Dung beetle (Coleoptera: Scarabaeidae: Scarabaeinae) diversity in continuous forest, forest fragments and cattle pastures in a landscape of Chiapas, México: the effects of anthropogenic changes. *Biodiversity and Conservation* 17(12): 2869-2898.

Nichols, E. S. Spector, J. Louzada, T. Larsen, S. Amezcuita, M.E. Favila. 2008. The Scarabaeinae Research Network. Ecological functions and ecosystem services provided by Scarabaeinae dung beetles. *Biological conservation* 141: 1461–1474.

Nichols, E., Larsen, T. Spector, S. Davis, A.L. Escobar, F. Favila, M. Vulinac, K., 2007. Global dung beetle response to tropical forest modification and fragmentation: A quantitative literature review and meta-analysis. *Biological Conservation* 137, 1–19.

Nichols, J. D., y M. J. Conroy. 1996. Estimation of species richness. 228- 234. In D. Wilson et al. (eds.). Measuring and monitoring of biological diversity: standard methods for mammals. Smithsonian Institute Press, Washington, D.C. EE.UU.

Nichols, J., T. Boulinier, J. Hines, K. Pollock y J. Sauer. 1998. Inference methods for spatial variation in species richness and community composition when not all species are detected. *Conservation Biology* 12(6):1390-1398.

Norden, N., R. L. Chazdon, A. Chao, Y. H. Jiang, y B. Vélchez Alvarado. 2009. Resilience of tropical rain forests: tree community reassembly in secondary forests. *Ecology Letters* 12:384–394.

Noss, R. 1991. Landscape connectivity: different functions at different scales. 27-39, en: W. Hudson (ed.). *Landscape linkages and biodiversity*. Defenders of Wildlife, Island Press. EUA.

Noss, R. F. 1990. Indicators for monitoring biodiversity: a hierarchical approach. *Conservation Biology* 4:355-364.

Noss, R. F. 1999. Assessing and monitoring forest biodiversity: a suggested framework and indicators. *Forest Ecology Management* 115:135-146.

Nowak, R. M. 1994. *Walkers bats of the world*. Johns Hopkins University Press, Baltimore, Maryland, EE.UU.

Numa, C., J. R. Verú y P. Sánchez – Palomino. 2005. Phyllostomid bat diversity in a variegated coffee landscape. *Biological Conservation* 122:151–158.

Nupp, T. E y R. K. Swihart. 2000. Landscape – level correlates of small mammals assemblages in forest fragments of farmland. *Journal of Mammalogy* 81:512–526.

Oksanen, J. 2007. Multivariate analyses of ecological communities in R: vegan tutorial. 39. <http://cc.oulu.fi/~jarioksa/opetus/metodi/vegantutor.pdf>.

Oksanen, J., R. Kindt, P. Legendre y R. O'Hara. 2007. *Vegan: Community Ecology Package*. Versión 1.8-6. 20 de agosto 2007 en: <http://cran.r-project.org/>

Olson D.M. y E. Dinerstein. 2002. The Global 200: priority ecoregions for global conservation. *Ann Mo BotGard* 89:199–224.

Organización para Estudios Tropicales, Estación Biológica Palo Verde, Costa Rica.
http://www.ots.ac.cr/index.php?option=com_content&task=view&id=249&Itemid=419

Otis, D. L., K. P. Burnham, G. C. White y R. Anderson. 1978. Statistical inference from capture data on close animal populations. *Wildlife Monographs* 62:1-135.

Pardini, R., S. Marques de Souza, R. Braga-Neto y J. P. Metzger. 2005. The role of forest structure, fragment size and corridors in maintaining small mammal abundance and diversity in an Atlantic forest landscape. *Biological Conservation* 124:253–266.

Parry, L., J. Barlow, y C. A. Peres. 2007. The conservation value of secondary forests for large vertebrates in the Brazilian Amazon *Journal of Tropical Ecology* 23:653–662.

Parsons, J.J. 1983. Beef cattle (ganado). In *Costa Rican natural history*, ed. D.H. Janzen, 77 -79. Chicago: University of Chicago Press. E.E.U.U.

Patton, D. R. 1975. A diversity index for quantifying habitat edge. *Wildlife Society Bulletin* 394:171–173.

Pe`er, G., S. K. Heinz y K. Frank. 2006. Connectivity in heterogeneous landscape: analyzing the effect of topography. *Landscape Ecology* 21: 47–61.

Pearman, P.B. 2002. The scale of community structure: habitat variation and avian guilds in tropical forest understory. *Ecological Monographs*. 72: 19-39.

Peck, S. B. y A. Forsyth. 1982. Composition, structure and competitive behavior in a guild of Ecuatorian rain forest dung beetles (Coleoptera, Scarabaeidae). *Canadian Journal of Zoology* 60:1624–1634.

Pineda, E., Moreno, C., Escobar, F., Halffter, G., 2005. Frog, bat, and dung beetle diversity in the cloud forest and coffee agroecosystems of Veracruz. *Mexico Conserv. Biol.* 19, 400–410.

Primack, B. 1998. *Essentials of conservation biology*. Segunda edición. Sinauer Associates, Sunderland, Massachusetts, EE.UU. 660.

R Development Core Team (2007). *R: A language and environment for statistical computing*. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. ISBN 3-900051-07-0, URL <http://www.R-project.org>.

Ralph, C. J., G. R. Geupel, P. Pyle, T. E. Martin, D. F. DeSante y B. Milá. 1996. *Manual de métodos de campo para el monitoreo de aves terrestres*. Pacific Southwest Research Station, Forest Service, U.S. Department of Agriculture, Gen. Tech. Rep. PSW-GTR- 159. Albany, California, EE.U.U. 44.

Ramírez-Pullido, J R., y M. Armella. 1987. Activity Patterns of Neotropical Bats (Chiroptera: Phyllostomidae) in Guerrero, Mexico. *The Southwestern Naturalist* 32:363–370.

Rau, J., y A. Gantz. 2001. Fragmentación del bosque nativo del sur de Chile: Efectos del área y la forma sobre la biodiversidad de aves. *Boletín de la Sociedad Biológica de Concepción* 72:103–113.

Recher, H .F., J. Shields, R. P. Kavanagh y G. Webb. 1987. Retaining remnant mature forest for nature conservation at Eden, New South Wales: A review of theory and practice, 177–194. In D. A. Saunders, G. W. Arnold, A. A. Burbidge y A. J. Hopkins (eds). *Nature conservation: the role of remnants of vegetation*. Surrey Beatty and Sons, Chipping Norton, New South Wales, Australia.

Reid, F. A. 1997. *A field guide to the mammals of Central America and Southeast Mexico*. Oxford University Press, New York, New York, EE.UU. 334.

Renjifo, L. M. 2001. Effects of natural and anthropogenic landscape matrices on the abundance of subandean birds species. *Ecological Applications*. 11:14–31.

Reyes Novelo, E., H. Delfín-González y M. A. Morón. 2007. Copro-necrophagus beetle (Coleoptera: Scarabaeidae) diversity in an agroecosistem in Yucatán, Mexico. *Biología Tropical* 55:83–99.

Reynolds, R.T., J.M. Scout y R.A. Nussbaum. 1980. A variable circular plot method for estimating bird numbers. *Condor*. 82:309 – 313.

Ricketts, T. H. 2001 The matrix matters: effective isolation in fragmented landscapes. *American Naturalist* 158:87-99.

Rizo-Patrón, V.F. 2003. Estudio de los arrozales del proyecto Tamarindo: Agroquímicos y macroinvertebrados bentónicos en relación al Parque Nacional Palo Verde, Guanacaste, Costa Rica. Tesis de Maestría, Programa Regional en Manejo de Vida Silvestre, Universidad Nacional, Heredia, Costa Rica. 119.

Robinson, W.D., y S.K. Robinson. 1999. Effects of selective logging on forest birds populations in fragmented landscape. *Conservation Biology*. 13 (1): 58 -66.

Romero, M. 2004. Análisis de los cambios en la estructura del paisaje de l' Alt Emporadà en el período 1957–2001. Tesis Doctoral, Gerona, España. 328.

Rosales, M. 2008. Uso de tipos de cobertura vegetal por tropas del mono aullador (*Alouatta palliata*) y carablanca (*Cebus capucinus*) y conocimiento local de habitantes con respecto a estos primates en un agropaisaje del Pacífico Central, Costa Rica. Tesis de Maestría en Conservación y Manejo de Vida Silvestre. Instituto Internacional en Conservación y Manejo. Universidad Nacional. Heredia. Costa Rica. 155.

Rosenzweig M.L. 1995. Species diversity in space and time. Cambridge University Press, Cambridge, Inglaterra.

Ruíz., E. Zipkin y A. Dhondt.2010. Occupancy dynamics in a tropical bird community: unexpectedly high forest use by birds classified as non-forest species. *Journal of Applied Ecology* 47, 621–630.

Sabogal C., L. Valerio 1998. Forest composition, structure and regeneration in a dry forest of the Nicaraguan Pacific Coast. In: Dallmeier F, Comiskey JA (eds) Forest biodiversity in North Central and South America, and the Caribbean: research and monitoring. Man and the biosphere series, Vol 21. UNESCO, New York.EEUU.

Sáenz, J., y Sáenz, P. 2008. Influencia de las variables de hábitat y paisaje sobre la presencia del mono tití y el mono carablanca en un área fragmentada del Pacífico central de Costa Rica. 511 – 546. In C. A. Harvey y J. C. Sáenz (eds.). En evaluación y conservación de la biodiversidad en paisajes fragmentados de Mesoamérica. Instituto Nacional de Biodiversidad (Inbio).

Sáenz, J., F. Villatoro, M. Ibrahim, D. Fajardo y M. Pérez. 2007. Relación entre la comunidad de aves y la vegetación en agro-paisajes dominados por la ganadería en Costa Rica, Nicaragua y Colombia. *Agroforestería en la Américas*, 45:37–48.

Samways, M.J. 1993. Insects in biodiversity conservation: some perspectives and directives. *Biodivers Conserv* 2:258–282

Sánchez, D., M. López, A. Medina, R. Gómez, C. Harvey, S. Vílchez, B. Hernández, F. López, M. Joya, F. L. Sinclair y S. Kunth. 2004. Importancia ecológica y socio - económica de la cobertura arbórea en un paisaje fragmentado de bosque seco de Belén, Rivas, Nicaragua. *Revista Encuentro de la Universidad Centroamericana* 68:7–24.

Sánchez–Azofeifa, G. A., R. C. Harris y D. L. Skole. 2001. Deforestation in Costa Rica: A quantitative analysis using remote sensing imagery. *Biotropica* 33:378–384.

Sánchez-Azofeifa, G.A., Quesada, M., Rodríguez, J.P., Nassar, J.M., Stoner, K.E., Castillo, A., Garvin, T., Zent, E.L., Calvo-Alvarado, J.C., Kalacska, M., Fajardo, L., Gamon, J.A., Cuevas-Reyes, P. 2005. Research Priorities for Neotropical Dry Forests. *Biotropica*. 37(4): 477-485.

Saunders, D. A., R. J. Hobbs y C. R. Margules. 1991. Biological consequences of ecosystem fragmentation: a review. *Conservation Biology* 5:18–32.

Scheffler, P.Y., 2005. Dung beetle (Coleoptera: Scarabaeidae) diversity and community structure across three disturbance regimes in eastern Amazonia. *J. Trop. Ecol.* 21, 9–19.

Schellhas, J. 1996. Land-use choice and forest patches in Costa Rica. *Forest patches in tropical landscapes*. Island Press, Washington D.C., E.E.U.U.

Schelhas, J., y R. Greenberg. 1996. The value of forest patches. xvii-xx en: Schelhas, J. y R.Greenberg. (eds.) Forests patches in tropical landscapes. Island Press. E.E.U.U.

Schulze, M.D., N. E. Seavy y D. F. Whitacre. 2000. A comparison of the Phyllostomid bat assemblages in undisturbed neotropical forest and in forest fragments of a slash and burn farming mosaic in Petén, Guatemala. *Biotropica* 32:174-184.

Scott, M., P. L. Nagler, E. Glenn, C. Valdes-Casillas, J. Erker, E. Reynolds, P. Shafroth, E. Gomez-Limon y C. Jones. 2009. Assessing the extent and diversity of riparian ecosystems in Sonora, Mexico. *Biodiversity and Conservation* 18:247-269.

Shepherd, V., y C. Chapman. 1998. Dung beetles as secondary seed dispersers: impact on seed predation and germination. *Journal of Tropical Ecology*. 14:199-215.

Shumaker, N. H. 1996. Using landscape indices to predict habitat connectivity. *Ecology* 77:1210-1225.

Soulé, M. 1991. Theory and strategy. 91-104 en: W. Hudson (ed.). *Landscape linkages and biodiversity*. Defenders of Wildlife, Island Press. E.E.U.U.

Sparks, T. H., T. Parish y S. A. Hinsley. 1996. Breeding birds in field boundaries in an agricultural landscape. *Agriculture, Ecosystems and Environment* 60:1-8.

Spector, S., y A. D. Forsyth 1998. Indicator taxa for biodiversity assessment in the vanishing tropics. In: Mace G, Balmford A, Ginsberg JR (eds) *Conservation in a changing world*. Cambridge University Press, Cambridge, 181-209.

Stiles, F. G. 1983. Birds: introduction and checklist, p. 502-544. D. H. Janzen (ed.). *Costa Rica natural history*. University of Chicago Press, Chicago, Illinois, EE.UU.

Stiles, F. G. 1985. Conservation of forest birds in Costa Rica: problems and perspectives. *ICBT Technical Publications* 4:141-167.85.

Stiles, G. y A. Skutch. 1993. *A guide to the birds of Costa Rica*. Cornell University Press. New York. E.E.U.U.511.

Stiles, F.G. y A. F. Skutch. 2003. *Guía de aves de Costa Rica, Tercera edición*. Santo Domingo de Heredia, Costa Rica: INBio.

Stoner, K. E. 2005. Phyllostomid Bat Community Structure and Abundance in Two Contrasting Tropical Dry Forest. *Biotropica* 37:591-599.

Stoner, K.E. y R.M. Timm. 2004. Tropical dry forest mammals: conservation priorities in a changing landscape. En: *Biodiversity Conservation in Costa Rica: Learning the Lessons in a Seasonal Dry Forest*, 48-66, G.W. Frankie, A. Mata, y S. B. Vinson, eds., University of California Press, Berkeley, California, E.E.U.U.

Swihart, R. K., T. M. Gehring, M. B. Kolozsvary y T. E. Nupp. 2003. Responses of 'resistant' vertebrates to habitat loss and fragmentation: the importance of niche breadth and range boundaries. *Diversity and Distributions* 9:1-18.

Taylor, P. D., L. Fahrig, K. Henein y G. Merriam. 1993. Connectivity is a vital element of landscape structure. *Oikos* 68:571-573.

Terborgh, J., S. K. Robinson, T. A. Parker III, C. A. Munn y N. Pierpont. 1990. Structure and organization of an Amazonian forest birds community. *Ecological Monographs* 60:213-238.

Timm, R. M., R. K. LaVal y B. Rodríguez. 1999. Clave de Campo para los Murciélagos de Costa Rica. *Brenesia* 52:1-32.

Tischendorf, L., y L. Fahrig. 2000. On the usage and measurement of landscape connectivity. *Oikos* 90:7-19.

Trama, F. 2005. Manejo Activo y Restauración del Humedal Palo Verde: Cambios en las Coberturas de Vegetación y Respuesta de las Aves Acuáticas. Tesis de Maestría en Conservación y Manejo de Vida Silvestre. Instituto Internacional en Conservación y Manejo. Universidad Nacional. Heredia. Costa Rica. 154.

Turner, M. G., y R. T. Corlett. 1996. The Conservation value of Small, isolated fragments of lowland tropical rain forest. *Trends in Ecology and Evolution* 11:330-333.

Turner, M., R. Gardner y R. O'neill. 2001. *Landscape ecology in theory and practice: pattern y process*. Springer Science Business Media, Inc. E.E.U.U. 401.

Van Teeffelen, A. J. A., M. Cabeza y A. Moilanen. 2006. Connetivity, probabilities and persistence: comparing reserve selection strategies. *Biodiversity and Conservation*. 15:899-919.

Vandermeer, J., y I. Perfecto. 2006. The agricultural matrix and a future paradigm for conservation. *Conservation Biology* 26:274–277.

Vandermeer, J.H., I. Perfecto, S. M. Philpott y M.J. Chappell. 2008. Reenfocando la conservación en el paisaje: La importancia de la matriz. 75- 104. In C. A. Harvey y J. C. Sáenz (eds.). *En evaluación y conservación de la biodiversidad en paisajes fragmentados de Mesoamérica*. Instituto Nacional de Biodiversidad (Inbio).

Vaughan, C., M., G. Canessa, M. McCoy, M., Rodríguez, J. Bravo, J. Sánchez, R. Morales, T. Hawkins, E. Crozier, D. Shaffer, M. Rodríguez y F. Hodgson. 1982. Refugio de Fauna Silvestre (Palo Verde), Plan de manejo y desarrollo. 1ra Ed. EUNA. Heredia. 272.

Vaughan, C., O. Ramírez, G. Herrera y R. Guires. 2007. Spatial ecology and conservation of two sloth species in a cacao landscape in Limón, Costa Rica. *Biodiversity and Conservation* 16:2293–2310.

Verboom, B., y H. Huitema. 1997. The importance of linear landscape elements for the pipitrelle *Pipiterillus pipitrellus* and serotine bat *Eptesicus serotinus*. *Landscape Ecology* 12:117-125.

Verboom, J., R. Foppen, P. Chardon, P. Opdam y P. Luttikhuisen. 2001 Introducing the key patch approach for habitat networks with persistent populations: an example for marshland birds. *Biological Conservation*, 100:89–101.

Vidaurre, T, L. Gonzales y M.J. Ledezm. 2008. Escarabajos coprófagos (Scarabaeidae: scarabaeinae) del Palmar de las Islas, Santa Cruz – Bolivia. *Kempffiana* 4(1): 3-20.

Vílchez, S. 2008. Efecto de la composición y estructura del paisaje y del hábitat sobre distintos grupos taxonómicos en un agropaisaje en Matiguás, Nicaragua. Tesis de Maestría en Manejo y Conservación de Bosques Naturales y Biodiversidad. Centro Agronómico Tropical de Investigación y Enseñanza 126.

Vílchez, S. J., C. A. Harvey, D. Sánchez, A. Medina y B. Hernández. 2004. Diversidad de aves en un paisaje fragmentado de bosque seco en Rivas, Nicaragua. *Revista Encuentro de la Universidad Centroamericana* 68:60–75.

Vílchez, S. J., C. A. Harvey, D. Sánchez, A. Medina, B. Hernández y R. Taylor. 2008. Diversidad y composición de aves en un paisaje fragmentado de Nicaragua, 547–579. In C. A. Harvey y J. C. Sáenz (eds.). *En evaluación y conservación de la biodiversidad en paisajes fragmentados de Mesoamerica*. Instituto Nacional de Biodiversidad (Inbio).

Voss, R. S y L. H. Emmons. 1996. Mammalian diversity in Neotropical lowland rain forest: a preliminary assessment. *Bull. Am. Mus. Nat.* 230: 1 -115.

Vulinec, K., 2002. Dung beetle communities and seed dispersal in primary forest and disturbed land in Amazonia. *Biotropica* 34, 297–309.

Vulinec, K., Lambert, J.E., Mellow, D., 2006. Primate and Dung Beetle communities in secondary growth rainforests: implications for conservation of seed dispersal systems. *International Journal of Primatology* 34, 297–309.

Weibull, A. C., O. Ostman y A. Granqvist. 2003. Species richness in agroecosystems: the effect of landscape, habitat and farm management. *Biodiversity and Conservation* 12:1335–1355.

Whitmore, T. C. 1997. Tropical forest disturbance, disappearance, and species loss, p. 3-12. In W. F. Laurance y R. O. Bierregaard (eds.). *Neotropical forest remnants: ecology, management, and conservation of fragmented communities*. The University of Chicago Press, Chicago, Illinois, EE.UU. 616.

Wickramasinghe, L.P., S. Harris, G. Jones, NV. Jennings. 2004. Abundance and species richness of nocturnal insects on organic and conventional farms: effects of agricultural intensification on bat foraging. *Conserv Biol* 18:1283–1292.

Wilcox, B. A. y D. D. Murphy. 1985. Conservation strategy: the effects of fragmentation on extinction. *American Naturalist* 125:879–887.

Williams, B. K., J. D. Nichols, y M. J. Conroy. 2002. Analysis and management of animal populations. Academic Press, San Diego, California, EE.UU.

With, K. A., R. H. Gardiner, y M. G. Turner. 1997. Landscape connectivity and populations distributions in heterogeneous environments. *Oikos* 78: 151–169.

Xue, T. X., B. Xu y J. Y. Liu. 2004. A patch connectivity index and change relation to new wetland at the yellow river delta. *International Journal of Remote Sensing* 25:4617– 4628.

Comunicaciones Personales

Oksanen, J. 2008. Universidad de Oulu, Finlandia, comunicación personal. Jari.oksanen@oulu.fi

Sánchez, P. 2013 Herbario Juvenal Valerio Rodríguez. Universidad Nacional, Heredia, Costa Rica. psanchez@una.ac.cr

Solís, A. 2013. Instituto Nacional de Biodiversidad, Costa Rica. asolis@inbio.ac.cr

Anexo 1. Clasificación taxonómica de las especies de aves registradas en Cañas y Palo Verde, Guanacaste, Costa Rica 2003.

Espece	BS (n=8)	BR (n=8)	CHA (n=8)	CV (n=8)	PAC (n=8)	PBC (n=8)	PNPV	G	A
Accipitridae									
<i>Spizaetus ornatus</i>								X C	1
<i>Rostrhamus sociabilis</i>								X C	2
<i>Pandion haliaetus</i>								X C	3
<i>Leptodon cayanensis</i>								X C	1
<i>Harpagus bidentatus</i>								X C	1
<i>Elanus leucurus</i>								X C	3
<i>Circus cyaneus</i>								X C	3
<i>Buteogallus urubitinga</i>								X C	1
<i>Buteogallus subtilis</i>								X C	2
<i>Buteo swainsoni</i>								X C	3
<i>Buteo platypterus</i>								X C	3
<i>Buteo brachyurus</i>								X C	1
<i>Buteo albonotatus</i>								X C	2
<i>Buteo albicaudatus</i>								X C	3
<i>Accipiter cooperii</i>								X C	2
<i>Buteo magnirostris</i>	X		X	X	X	X		X C	3
<i>Buteo nitidus</i>		X						C	2
<i>Buteogallus anthracinus</i>		X				X		X C	2
<i>Geranospiza caerulescens</i>	X							X C	2 y 3
<i>Chondrohierax uncinatus</i>	X							X C	2
Alcedinidae									
<i>Megaceryle torquatus</i>							X	C	2
<i>Megaceryle alcyon</i>							X	C	2
<i>Chloroceryle aenea</i>							X	C	2
<i>Chloroceryle amazona</i>	X	X						C	3
<i>Chloroceryle americana</i>		X		X			X	C	3
Anatidae									
<i>Egretta thula</i>							X	C	3
<i>Dendrocygna bicolor</i>							X	G	3
<i>Dendrocygna autumnalis</i>					X		X	G	3
Ardeidae									
<i>Butorides virescens</i>							X	PC	2
<i>Bubulcus ibis</i>							X	I	3

<i>Ardea herodias</i>							X	C	2 y 3
<i>Ardea alba</i>							X	C	3
<i>Tigrisoma mexicanum</i>	X	X						X O	3
Caprimulgidae									
<i>Chordeiles minor</i>							X	I	3
<i>Chordeiles acutipennis</i>	X	X	X					X I	3
Cathartidae									
<i>Sarcoramphus papa</i>							X	C	2
<i>Coragyps atratus</i>			X	X				X C	3
<i>Cathartes burrovianus</i>								X C	3
Columbidae									
<i>Leptotila plumbeiceps</i>							X	G	2
<i>Claravis pretiosa</i>							X	G	3
<i>Patagioenas flavirostris</i>	X		X	X	X	X	X	X G	3
<i>Columbina inca</i>			X	X	X	X	X	X G	3
<i>Columbina minuta</i>	X	X		X	X	X	X	X G	3
<i>Columbina passerina</i>	X			X	X	X	X	X G	3
<i>Columbina talpacoti</i>	X	X	X		X	X	X	X G	3
<i>Leptotila verreauxi</i>	X	X	X	X				X G	2 y 3
<i>Zenaida asiatica</i>	X	X					X	X G	3
<i>Zenaida macroura</i>					X			X G	3
Corvidae									
<i>Calocitta formosa</i>	X	X	X	X			X	X O	2 y 3
<i>Psilorhinus morio</i>				X				O	3
Cuculidae									
<i>Coccyzus minor</i>							X	I	2 y 3
<i>Coccyzus erythrophthalmus</i>							X	I	3
<i>Coccyzus americanus</i>							X	I	3
<i>Crotophaga sulcirostris</i>	X	X	X	X	X	X	X	X I	3
<i>Morococcyx erythropygus</i>			X					X I	2
<i>Piaya cayana</i>	X			X	X			X I	2 y 3
Dendrocolaptidae									
<i>Lepidocolaptes souleyetii</i>							X	I	
<i>Sittasomus griseicapillus</i>	X							X I	2
Emberizidae									
<i>Sporophila torqueola</i>							X	G	3
<i>Aimophila rufescens</i>				X	X			G	3
<i>Aimophila ruficauda</i>				X	X	X	X	X G	2 y 3
<i>Arremonops conirostris</i>	X	X		X				G	3

<i>Arremonops rufivirgatus</i>	X	X	X				X	G	1 y 2	
<i>Volatinia jacarina</i>				X	X	X	X	G	3	
Cardinalidae										
<i>Spiza americana</i>							X	G	3	
<i>Piranga ludoviciana</i>							X	G	2 y 3	
<i>Pheucticus ludovicianus</i>							X	G	3	
<i>Passerina cyanea</i>							X	G	3	
<i>Passerina caerulea</i>		X			X	X	X	G	3	
Thamnophilidae										
<i>Microrhophias quixensis</i>	X							I	2	
<i>Dysthamnus striaticeps</i>		X						I	2	
Falconidae										
<i>Micrastur semitorquatus</i>							X	C	1 y 2	
<i>Falco sparverius</i>							X	C	3	
<i>Falco ruficularis</i>							X	C	2 y 3	
<i>Falco peregrinus</i>							X	C	2 y 3	
<i>Falco columbarius</i>							X	C	2 y 3	
<i>Caracara cheriway</i>			X					X	C	3
<i>Herpetotheres cachinnas</i>	X							X	C	2
<i>Milvago chimachima</i>	X							C	3	
Furnariidae										
<i>Xiphorhynchus flavigaster</i>							X	I	1	
<i>Dendrocolaptes sanctithomae</i>							X	G	1	
<i>Dendrocincla fuliginosa</i>			X					X	G	2
Hirundinidae										
<i>Tachycineta albilinea</i>							X	I	3	
<i>Stelgidopteryx serripennis</i>							X	I	3	
<i>Stelgidopteryx ruficollis</i>							X	I	3	
<i>Progne chalybea</i>							X	I	3	
<i>Hirundo rustica</i>	X						X	X	I	3
<i>Petechelidon pyrrhonota</i>					X	X		I	3	
<i>Riparia riparia</i>					X	X	X	I	3,(PBC*)	
Icteridae										
<i>Icterus pectoralis</i>							X	F	2 y 3	
<i>Agelaius phoeniceus</i>							X	O	2 Y 3	
<i>Icterus galbula</i>	X	X		X	X	X	X	F	2 y 3	
<i>Icterus pustulatus</i>	X		X	X	X	X	X	O	3	
<i>Icterus spurius</i>		X	X				X	F	3	
<i>Molothrus aeneus</i>					X	X	X	I	3	

<i>Psarocolius montezuma</i>		X	X		X			O	2 y 3
<i>Quiscalus mexicanus</i>				X		X	X	O	3,(PBC*)
<i>Sturnela magna</i>				X	X	X	X	I	3
Momotidae									
<i>Momotus momota</i>							X	O	2 y 3
<i>Eumomota superciliosa</i>	X	X	X	X	X			X	F 3
Odontophoridae									
<i>Colinus cristatus</i>		X		X		X	X	G	3
Parulidae									
<i>Cardellina canadensis</i>							X	I	2
<i>Seiurus aurocapilla</i>							X	I	2
<i>Protonotaria citrea</i>							X	I	2
<i>Setophaga castanea</i>							X	I	2
<i>Basileuterus rufifrons</i>	X	X	X					X	I 2
<i>Setophaga fusca</i>		X						I	2
<i>Setophaga petechia</i>	X	X	X	X	X	X	X	I	3
<i>Geothlypis poliocephala</i>					X	X	X	I	3
<i>Parkesia noveboracensis</i>		X						X	I 3
<i>Oreothlypis peregrina</i>		X		X		X	X	I	2 y 3
Picidae									
<i>Dryocopus lineatus</i>							X	I	2 y 3
<i>Campephilus guatemalensis</i>							X	I	2
<i>Melanerpes hoffmannii</i>	X	X	X	X	X	X	X	I	2 y 3
Pipridae									
<i>Chiroxiphia linearis</i>	X	X	X	X				X	F 2,(BS*)
Psittacidae									
<i>Ara macao</i>							X	F	2
<i>Amazona albifrons</i>	X	X	X	X	X	X	X	F	2
<i>Amazona auropalliata</i>	X							X	F 2,(BR*)
<i>Aratinga canicularis</i>	X			X	X	X	X	F	2
<i>Brotogeris jugularis</i>	X	X	X	X	X	X	X	F	3
Ramphastidae									
<i>Pteroglossus torquatus</i>							X	F	2
<i>Aulacorhynchus prasinus</i>							X	F	2
<i>Ramphastos sulfuratus</i>	X		X	X				F	2
Poliophtilidae									
<i>Ramphocaenus melanurus</i>							X	I	2
<i>Poliophtila albiloris</i>	X	X	X	X	X			X	I 2 y 3
<i>Poliophtila plumbea</i>				X		X	X	I	3

Thamnophilidae

<i>Thamnophilus bridgesi</i>	X		X				X	I	2
<i>Thamnophilus doliatus</i>	X	X	X				X	I	2 y 3

Threskiornithidae

<i>Eudocimus albus</i>							X		
<i>Mesembrinibis cayennensis</i>			X					I	1 y 2

Tinamidae

<i>Crypturellus cinnamomeus</i>	X		X				X	G	2
---------------------------------	---	--	---	--	--	--	---	---	---

Trochilidae

<i>Hylocharis eliciae</i>							X		N	2 y 3
<i>Heliomaster constantii</i>			X		X	X	X	X	N	2 y 3
<i>Phaethornis longuemareus</i>			X				X	X	N	2 y 3
<i>Amazilia rutila</i>	X	X	X	X	X	X	X	X	N	2 y 3
<i>Amazilia saucerrottei</i>		X						X	N	2 y 3
<i>Amazilia tzacatl</i>	X	X	X	X				X	N	3
<i>Anthracothorax prevostii</i>	X							X	N	3,(BS*)
<i>Archilochus colubris</i>	X			X	X			X	N	3
<i>Chlorostilbon canivetii</i>	X	X						X	N	3

Troglodytidae

<i>Thryothorus modestus</i>							X		I	3
<i>Salpinctes obsoletus</i>		X							I	2 y 3
<i>Thryothorus pleurostictus</i>	X	X	X		X			X	I	2
<i>Thryophilus rufalbus</i>			X					X	I	1 y 2
<i>Troglodytes aedon</i>		X						X	I	3
<i>Campylorhynchus rufinucha</i>	X	X	X	X	X			X	I	3,(BR*)

Trogonidae

<i>Trogon elegans</i>							X		F	1 y 2
<i>Trogon melanocephalus</i>	X	X	X	X	X	X	X	X	F	2
<i>Trogon rufus</i>			X						F	1
<i>Trogon caligatus</i>		X						X	F	2 y 3

Turdidae

<i>Turdus grayi</i>	X	X	X	X				X	I	3
---------------------	---	---	---	---	--	--	--	---	---	---

Tyrannidae

<i>Poecilatriccus sylvia</i>							X		I	2
<i>Oncostoma cinereigulare</i>							X		I	2 y 3
<i>Myiopagis viridicata</i>							X		I	2 y 3
<i>Myiodynastes luteiventris</i>							X		I	2 y 3
<i>Myiarchus crinitus</i>							X		I	2
<i>Empidonax traillii</i>							X		I	2 y 3

<i>Empidonax flaviventris</i>						X	I	2
<i>Empidonax alnorum</i>						X	I	2 y 3
<i>Camptostoma obsoletum</i>						X	I	2 y 3
<i>Attila spadiceus</i>						X	I	2 y 3
<i>Camptostoma imberbe</i>		X	X		X		X I	2
<i>Contopus cinereus</i>			X	X	X		X I	3
<i>Contopus virens</i>					X		X I	2 y 3
<i>Elaenia chiriquensis</i>	X		X				I	3
<i>Elaenia flavogaster</i>		X					X I	3
<i>Empidonax virescens</i>		X			X	X	I	2
<i>Megarhynchus pitangua</i>	X	X	X				X I	2 y 3
<i>Myiarchus cinerascens</i>		X					X I	2
<i>Myiarchus nuttingi</i>		X	X	X		X	X I	2
<i>Myiarchus tuberculifer</i>	X	X	X	X	X	X	X I	2
<i>Myiarchus tyrannulus</i>				X	X	X	X I	2 y 3
<i>Myiozetetes similis</i>		X			X	X	X I	3
<i>Myiodynastes maculatus</i>				X	X	X	X I	2
<i>Tolmomyias sulphurescens</i>		X	X		X		X I	3
<i>Tyrannus forficatus</i>		X	X	X	X	X	X I	3
<i>Tyrannus melancholicus</i>	X	X	X	X	X	X	X I	3
<i>Pitangus sulphuratus</i>	X	X	X	X	X	X	X O	3
<i>Todirostrum cinereum</i>	X					X	X	3

Tyritidae

<i>Pachyramphus aglaiae</i>	X	X	X				X O	2 y 3
<i>Tityra inquisitor</i>		X				X	I	2
<i>Tityra semifasciata</i>	X		X	X		X	X I	2 y 3

Vireonidae

<i>Vireo philadelphicus</i>						X	I	
<i>Vireo flavoviridis</i>						X	I	3
<i>Vireo flavifrons</i>						X	I	2
<i>Hylophilus decurtatus</i>	X			X			X I	2
<i>Vireo olivaceus</i>			X				X G	3

Caprimulgidae

<i>Nyctidromus albicollis</i>	X					X	I	3
-------------------------------	---	--	--	--	--	---	---	---

Burhinidae

<i>Burhinus bistriatus</i>						X	O	3
----------------------------	--	--	--	--	--	---	---	---

Strigidae

<i>Tyto alba</i>	X	C	3
<i>Pulsatrix perspicillata</i>	X	C	2
<i>Pseudoscops clamator</i>	X	C	2 y 3
<i>Megascops cooperi</i>	X	C	2 y 3
<i>Glaucidium brasilianum</i>	X	C	2 y 3
<i>Ciccaba nigrolineata</i>	X	C	1 y 2
<i>Ciccaba virgata</i>	X	C	2
Cracidae			
<i>Penelope purpurascens</i>	X	F	2
<i>Ortalis vetula</i>	X	F	1 y 2
<i>Crax rubra</i>	X	F	1
Thraupidae			
<i>Saltator maximus</i>	X	I	3
<i>Cyanerpes cyaneus</i>	X	I	2
Fringillidae			
<i>Euphonia affinis</i>	X	FI	2
<i>Euphonia luteicapilla</i>	X	FI	2 y 3
Ciconiidae			
<i>Jabiru mycteria</i>	X	P	2
Bucconidae			
<i>Notharchus hyperrhynchus</i>	X	P	2 y 3
Apodidae			
<i>Streptoprocne zonaris</i>	X	I	3

Tipos de cobertura: BS = Bosque Secundario, BR = Bosque Ripario, CHA = Charral, CV= Cercas Vivas, PAC = Pasto de Alta Cobertura, PBC = Pasto de Baja Cobertura.

X = Especie presente en el tipo de cobertura.

(G) Gremio: C = Carnívoro, FR = Frugívoro, G = Granívoro, N = Nectárvoro, I = Insectívoro, O = Omnívoro, H = Herbívoro. Clasificados según Styles y Skutch 1989.

(A) Afinidad: Grado de Dependencia. 1 = Necesita bosque casi sólido, 2 = Necesita pequeños fragmentos de bosque, 3 = No necesita el bosque.

Anexo 2. Clasificación taxonómica de las especies de murciélagos registrados en Cañas y Palo Verde, Guanacaste, Costa Rica 2003.

Especie	BS (n=7)	BR (n=8)	CHA (n=8)	CV (n=8)	PAC (n=8)	PBC (n=8)	PNPV	G	A
Stenodermatinae									
<i>Enchisthenes hartii</i>				X		X		FR	G
<i>Artibeus intermedius</i>	X	X	X	X	X	X		FR	G
<i>Artibeus jamaicensis</i>	X	X	X	X	X	X	X	FR	G
<i>Artibeus lituratus</i>	X	X	X	X	X	X	X	FR	G
<i>Artibeus phaeotis</i>	X	X	X	X	X	X	X	FR	G
<i>Artibeus watsoni</i>			X		X		X	FR	G
<i>Centurio senex</i>			X				X	FR	G
<i>Chiroderma villosum</i>				X			X	FR	G
<i>Platyrrhinus helleri</i>		X					X	FR	G
<i>Sturnira lilium</i>	X	X	X	X	X	X	X	IN	TB
<i>Sturnira hondurensis</i>		X	X		X	X		FR	G
<i>Sturnira luisi</i>	X	X	X			X		FR	G
<i>Uroderma bilobatum</i>	X	X	X	X	X	X	X	FR	G
Carollinae									
<i>Carollia sowelli</i>	X	X	X	X	X	X	X	FR	G
<i>Carollia castanea</i>		X					X	FR	G
<i>Carollia perspicillata</i>	X	X	X	X	X	X	X	FR	G
<i>Carollia subrufa</i>	X	X	X		X		X	FR	G
Glossophaginae									
<i>Glossophaga commissarisi</i>	X	X	X	X			X	NE	G
<i>Glossophaga soricina</i>	X	X	X	X	X	X	X	NE	G
Desmodontinae									
<i>Desmodus rotundus</i>	X	X	X	X	X	X	X	HE	G
<i>Diaemus youngi</i>	X						X	HE	G
Phyllostominae									
<i>Vampyrum spectrum</i>							X	CA	TB
<i>Vampyressa nymphaea</i>							X	IN NE	G
<i>Micronycteris microtis</i>							X	IN	G
<i>Macrophyllum macrophyllum</i>							X	IN	TB
<i>Lichonycteris obscura</i>							X	NE IN	TB
<i>Lampronnycteris brachyotis</i>							X	IN	G
<i>Hylonycteris underwoodi</i>							X	NE	G
<i>Diphylla ecaudata</i>							X	HE	G

<i>Chrotopterus auritus</i>						X	TB	C
<i>Choeroniscus godmani</i>						X	NE	G
<i>Phyllostomus discolor</i>		X	X	X		X	OM	G
<i>Phyllostomus hastatus</i>	X	X		X			OM	G
<i>Lophostoma brasiliense</i>		X				X	FR	G
<i>Trachops cirrhosus</i>		X				X	IN	G
Micronycterinae								
<i>Micronycteris hirsuta</i>	X	X				X	IN	TB
<i>Micronycteris minuta</i>		X		X		X	IN	G
<i>Micronycteris schmidtorum</i>		X				X	IN	TB
<i>Micronycteris sylvestris</i>					X	X	IN	TB
Mormoopidae								
<i>Pteronotus personatus</i>						X	IN	G
<i>Pteronotus gymnonotus</i>						X	IN	G
<i>Pteronotus davyi</i>				X	X	X	IN	G
<i>Pteronotus parnellii</i>	X	X	X	X		X	IN	G
Noctilionidae								
<i>Noctilio albiventris</i>		X		X		X	CA	G
<i>Noctilio leporinus</i>	X	X		X		X	CA	G
Verpertilionidae								
<i>Myotis nigricans</i>						X	IN	G
<i>Myotis albescens</i>						X	IN	G
<i>Lasiurus blossevillii</i>						X	IN	TB
<i>Eptesicus brasiliensis</i>		X		X			IN	G
<i>Eptesicus furinalis</i>		X	X	X	X		IN	G
<i>Myotis elegans</i>			X			X	IN	TB
<i>Myotis riparius</i>			X			X	IN	TB
<i>Rhogeessa tumida</i>	X	X	X	X		X	IN	G
Emballonuridae								
<i>Cyttarops alecto</i>						X	IN	TB
<i>Balantiopteryx plicata</i>				X		X	IN	G
<i>Rhynchonycteris naso</i>		X				X	IN	G
<i>Saccopteryx bilineata</i>	X	X		X	X	X	IN	G
<i>Saccopteryx leptura</i>		X		X			IN	G
Molossidae								
<i>Molossus molossus</i>						X	IN	TB
Natalidae								
<i>Natalus stramineus</i>						X	IN	G

Tipos de cobertura: BS = Bosque Secundario, BR = Bosque Ripario, CHA = Charral, CV= Cercas Vivas, PAC = Pasto de Alta Cobertura, PBC = Pasto de Baja Cobertura.

X = Especie presente en el tipo de cobertura.

(G) Gremio: C = Carnívoro, FR = Frugívoro, G = Granívoro, N = Nectarívoro, IN = Insectívoro, O = Omnívoro, H = Hematófago. (Clasificados según Emmons 1999, Laval y Rodríguez 2002, Reid 1997)

(A) Afinidad: G = Generalistas, necesita pequeños fragmentos de bosque, TB = Necesita bosque continuo. (Clasificados según Emmons 1999, Laval y Rodríguez 2002, Reid 1997).

Anexo 3. Clasificación taxonómica de las especies de escarabajos coprofagos registrados en Cañas y Palo Verde, Guanacaste, Costa Rica 2003.

Especie	BS (n=6)	BR (n=6)	CHA (n=6)	CV (n=6)	PAC (n=6)	PBC (n=6)	PNPV	G	A
Ateuchini									
<i>Ateuchus rodriguezi</i>	X	X	X	X	X	X	X	C	G
<i>Canthidium ardens</i>		X			X		X	C	B
<i>Canthidium guanacaste</i>	X	X	X	X	X	X	X	C	G
<i>Canthidium laetum</i>		X					X	C	G
Canthonini									
<i>Pseudocanthon perplexus</i>							X	C	G
<i>Canthon morsei</i>							X	C	
<i>Canthon deyrollei</i>							X	C	G
<i>Agamopus lampros</i>	X	X	X	X	X	X	X	C	G
<i>Canthon caelius</i>		X					X	C	G
<i>Canthon cyanellus</i>		X		X			X	C	G
<i>Canthon euryscelis</i>		X					X	C	G
<i>Canthon indigaceus</i>	X			X	X	X	X	C	G
<i>Canthon meridionalis</i>	X	X	X	X	X	X	X	C	G
<i>Canthon mutabilis</i>				X			X	C	G
<i>Deltochilum lobipes</i>	X	X	X		X		X	C	G
<i>Malagoniella astyanax</i>	X	X	X		X	X	X	C	G
Coprini									
<i>Copris lugubris</i>	X	X	X	X	X	X	X	C	G
<i>Dichotomius annae</i>	X	X	X	X	X	X	X	C	G
<i>Dichotomius centralis</i>	X	X	X	X	X	X	X	C	G
<i>Dichotomius yucatanus</i>	X	X	X	X		X	X	C	G
Onthophagini									
<i>Onthophagus acuminatus</i>	X	X	X	X	X	X	X	C	B
<i>Onthophagus batesi</i>	X	X	X	X	X	X	X	C	G
<i>Onthophagus championi</i>	X	X	X	X	X	X	X	C	G
<i>Onthophagus höpfneri</i>	X	X	X	X	X	X	X	C	G
<i>Onthophagus landolti</i>	X	X	X	X	X	X	X	C	G
<i>Onthophagus marginicollis</i>	X	X	X	X	X		X	C	G
<i>Onthophagus praecellens</i>	X	X		X				C	G
Phanaeini									

<i>Phanaeus pyrois</i>						X	C	G	
<i>Coprophanaeus telamon</i>						X	C	G	
<i>Phanaeus demon</i>	X		X	X	X	X	C	G	
<i>Phanaeus eximius</i>	X		X	X	X		C	G	
<i>Phanaeus wagneri</i>		X			X	X	C	G	
Sisyphini									
<i>Sisyphus mexicanus</i>			X		X		X	C	G

Tipos de cobertura: BS = Bosque Secundario, BR = Bosque Ripario, CHA = Charral, CV= Cercas Vivas, PAC = Pasto de Alta Cobertura, PBC = Pasto de Baja Cobertura.

X = Especie presente en el tipo de cobertura.

(G) Gremio: C = Coprófago. (Clasificados según Solís, A 2013, Com pers).

(A) Afinidad: Grado de Dependencia. G = Generalistas, (Clasificados según Solís, A 2013, Com pers)

Anexo 4. Clasificación taxonómica de las especies de florísticas registradas en Cañas, Guanacaste, Costa Rica 2003.

Especies	BS (n=6)	BR (n=8)	CHA (n=8)	CV (n=8)	PAC (n=6)	PBC (n=6)
Anacardiaceae						
<i>Anacardium excelsum</i>	X	X				X
<i>Anacardium occidentale</i>		X				X
<i>Astronium graveolens</i>	X	X				X
<i>Mangifera indica</i>		X				
<i>Spondias mombin</i>	X	X		X	X	X
<i>Spondias purpurea</i>		X	X	X		X
Annonaceae						
<i>Annona purpurea</i>	X	X	X	X	X	
<i>Annona reticulata</i>	X	X	X	X	X	
<i>Sapranthus palanga</i>	X					
Apocynaceae						
<i>Tabernaemontana alba</i>	X					
Arecaceae						
<i>Acrocomia aculeata</i>	X	X	X		X	X
<i>Bactris guineensis</i>			X		X	
<i>Cocos nucifera</i>		X				X
Bignoniaceae						
<i>Crescentia cujete</i>	X	X				X
<i>Godmania aesculifolia</i>		X	X		X	X
<i>Tabebuia impetiginosa</i>		X	X			
<i>Tabebuia ochracea</i>	X	X	X	X	X	X
<i>Tabebuia rosea</i>	X	X		X	X	X
Bixaceae						
<i>Bixa orellana</i>	X				X	
Bombacaceae						
<i>Bombacopsis quinata</i>	X	X		XX	X	X
<i>Ceiba pentandra</i>	X	X				
<i>Pseudobombax septenatum</i>	X				X	
Boraginaceae						
<i>Cordia alliodora</i>		X	X	X	X	X
<i>Cordia panamensis</i>	X				X	
Burseraceae						
<i>Bursera simaruba</i>	X	X		XX	X	X

Capparidaceae						
<i>Capparis frondosa</i>						X
Caricaceae						
<i>Carica papaya</i>			X			
Cecropiaceae						
<i>Cecropia peltata</i>	X	X	X		X	X
<i>Chrysobalanaceae</i>						
<i>Hirtella racemosa</i>			X		X	
<i>Licania arborea</i>	X	X			X	X
Clusiaceae						
<i>Calycophyllum candidissimum</i>	X				X	
Cochlospermaceae						
<i>Cochlospermum vitifolium</i>			X		X	
Combretaceae						
<i>Terminalia oblonga</i>	X				X	
Dilleniaceae						
<i>Curatella americana</i>		X		X		X
Ebenaceae						
<i>Diospyros salicifolia</i>			X		X	
Elaeocarpaceae						
<i>Sloanea terniflora</i>					X	
Euphorbiaceae						
<i>Croton niveus</i>					X	
<i>Margaritaria nobilis</i>	X	X	X		X	X
Fabaceae - mimosaceae						
<i>Acacia collinsii</i>	X		X	X	X	
<i>Acacia cornigera</i>	X		X			
<i>Albizia adinocephala</i>	X	X	X		X	
<i>Albizia niopoides</i>					X	
<i>Enterolobium cyclocarpum</i>	X	X	X		X	X
<i>Inga sp</i>	X	X	X			
<i>Leucaena leucocephala</i>				X		
<i>Lysiloma divaricatum</i>	X	X	X			X
<i>Pithecellobium dulce</i>	X					
<i>Pithecellobium velutinum</i>		X			X	
<i>Pseudosamanea guachapele</i>		X				X
<i>Samanea saman</i>	X	X	X		X	X
<i>Zygia longifolia</i>	X					
Fabaceae - papilionaceae						

<i>Acosmium panamense</i>	X	X	X	X	X	X
<i>Andira inermis</i>	X	X		X	X	X
<i>Ateleia pterocarpa</i>			X		X	
<i>Dalbergia retusa</i>	X	X	X	X		X
<i>Diphysa americana</i>		X	X			X
<i>Gliricidia sepium</i>	X	X	X	X		
<i>Lonchocarpus costaricensis</i>	X	X	X		X	X
<i>Lonchocarpus minimiflorus</i>		X	X		X	
<i>Lonchocarpus salvadorensis</i>	X	X	X		X	
<i>Machaerium biovulatum</i>			X		X	
<i>Myrospermum frutescens</i>		X				X
Fabaceae caesalpinioideae						
<i>Bauhinia sp</i>		X	X			
<i>Caesalpinia eriostachys</i>		X		X	X	X
<i>Cassia grandis</i>	X	X	X	X		X
<i>Delonix regia</i>		X				
<i>Hymenaea courbaril</i>	X	X	X			X
<i>Schizolobium parahyba</i>	X					
<i>Senna hayesiana</i>			X			
Flacourtiaceae						
<i>Casearia aculeata</i>	X	X	X		X	X
<i>Casearia corymbosa</i>	X		X	X	X	X
<i>Casearia praecox</i>	X		X			
<i>Casearia sylvestris</i>	X	X	X		X	
Hemandiaceae						
<i>Gyrocarpus jatrophifolius</i>	X					
Hippocrateaceae						
<i>Semialarium mexicanum</i>	X		X		X	
Lauraceae						
<i>Ocotea veraguensis</i>	X	X	X	X	X	X
<i>Persea americana</i>		X				
Malpighiaceae						
<i>Byrsonima crassifolia</i>	X	X	X	X	X	X
Malvaceae						
<i>Malvaviscus arboreus</i>	X		X		X	
Melastomataceae						
<i>Miconia argentea</i>				X	X	
Meliaceae						
<i>Cedrela odorata</i>	X	X				X

<i>Guarea glabra</i>	X					
<i>Swietenia macrophylla</i>	X	X				
<i>Trichilia martiana</i>		X				
<i>Trichilia americana</i>	X	X	X	X	X	X
Moraceae						
<i>Brosimum alicastrum</i>	X					
<i>Castilla elastica</i>		X				
<i>Ficus cotinifolia</i>		X				
<i>Ficus goldmanii</i>		X		X		X
<i>Ficus werckleana</i>	X					
<i>Maclura tinctoria</i>	X	X	X		X	X
<i>Trophis racemosa</i>	X		X		X	
Myrsinaceae						
<i>Ardisia revoluta</i>	X		X		X	
Myrtaceae						
<i>Eugenia oerstediana</i>	X				X	
<i>Eugenia salamensis</i>	X	X	X	X	X	X
<i>Psidium guajava</i>						X
Nyctaginaceae						
<i>Pisonia aculeata</i>		X				
Piperaceae						
<i>Piper tuberculatum</i>	X					
Polygonaceae						
<i>Coccoloba caracasana</i>	X					X
<i>Coccoloba venosa</i>	X				X	
<i>Triplaris melaenodendron</i>	X				X	
Proteaceae						
<i>Roupala montana</i>		X	X			
Rubiaceae						
<i>Alibertia edulis</i>					X	
<i>Chomelia spinosa</i>	X		X	X	X	
<i>Genipa americana</i>	X		X	X	X	X
<i>Hamelia patens</i>	X					
<i>Palicourea sp</i>	X		X		X	
<i>Randia aculeata</i>					X	
Rutaceae						
<i>Citrus sp</i>	X	X				X
<i>Zanthoxylum setulosum</i>		X	X	X	X	
Sapindaceae						

<i>Cupania guatemalensis</i>	X					
<i>Thouinia serrata</i>			X		X	
<i>Thouinidium decandrum</i>	X	X				
Sapotaceae						
<i>Sideroxylon capiri</i>	X			X	X	
Simaroubaceae						
<i>Alvaradoa amorphoides</i>	X		X	X	X	
<i>Simarouba glauca</i>		X				X
Solanaceae						
<i>Solanum hazenii</i>	X					
Spindaceae						
<i>Sapium glandulosum</i>	X					
<i>Sapindus saponaria</i>		X				X
Sterculiaceae						
<i>Guazuma ulmifolia</i>	X	X	X	X	X	X
<i>Helicteres baruensis</i>			X			
<i>Sterculia apetala</i>						X
Tiliaceae						
<i>Apeiba tibourbou</i>		X	X		X	
<i>Luehea seemannii</i>	X		X		X	
<i>Luehea speciosa</i>	X	X	X	X	X	
Verbenaceae						
<i>Gmelina arborea</i>	X			X		X

Tipos de cobertura: BS = Bosque Secundario, BR = Bosque Ripario, CHA = Charral, CV= Cercas Vivas, PAC = Pasto de Alta Cobertura, PBC = Pasto de Baja Cobertura.

X = Especie presente en el tipo de cobertura.