



Solutions for environment and development
Soluciones para el ambiente y desarrollo

CENTRO AGRONÓMICO TROPICAL
DE INVESTIGACIÓN Y ENSEÑANZA

ESCUELA DE POSGRADO

**Efecto de la composición y estructura del paisaje y del
hábitat sobre distintos grupos taxonómicos en un agropaisaje en
Matiguás, Nicaragua**

por

Sergio José Vilchez Mendoza

Tesis sometida a consideración de la Escuela de Posgrado
como requisito para optar por el grado de

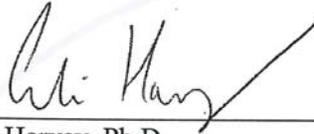
Magister Scientiae en Manejo y Conservación de
Bosques Naturales y Biodiversidad

Turrialba, Costa Rica, 2009

Esta tesis ha sido aceptada en su presente forma por el Programa de Educación para el Desarrollo y la Conservación y la Escuela de Posgrado del CATIE y aprobada por el Comité Consejero del Estudiante como requisito parcial para optar por el grado de:

**MAGISTER SCIENTIAE EN MANEJO Y CONSERVACIÓN
DE BOSQUES TROPICALES Y BIODIVERSIDAD**

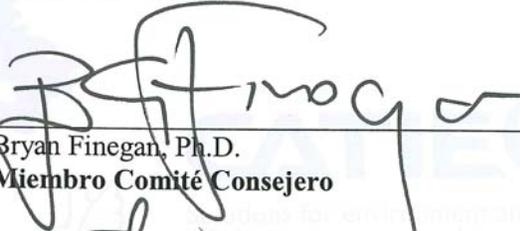
FIRMANTES:



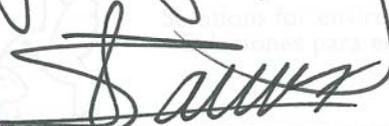
Celia Harvey, Ph.D.
Co-directora de tesis



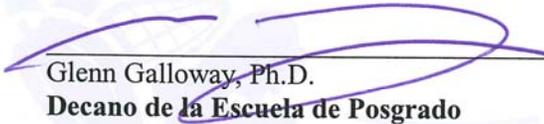
Fernando Casanoves, Ph.D.
Co-director de tesis



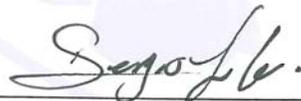
Bryan Finegan, Ph.D.
Miembro Comité Consejero



Joel Sáenz, M.Sc.
Miembro Comité Consejero



Glenn Galloway, Ph.D.
Decano de la Escuela de Posgrado



Sergio José Vilchez Mendoza
Candidato

DEDICATORIA

Esta tesis está dedicada a mis padres, Bayardo Vilchez Alvarado y Elida Mendoza Huete, hermanos y familiares que con mucho esfuerzo y a pesar de todo me han apoyado para estar aquí. Está dedicada también a todas las personas que me brindaron su apoyo y me enseñaron que siempre hay fuerzas para seguir.

AGRADECIMIENTOS

Un profundo agradecimiento a todas aquellas personas que me han apoyado, especialmente a la Dra. Celia Harvey quien despertó en mí las ganas de estudiar y me apoyó en todo momento para ingresar al CATIE, gracias por sus consejos oportunos en todo el recorrido de la maestría.

Agradezco igualmente a Fernando Casanoves, por su apoyo en la estadística y la revisión del documento, por su amistad y su confianza. A Bryan Finegan y Joel Sáenz, por sus aportes oportunos y su paciencia a lo largo del proceso de elaboración de este trabajo. A Diego Delgado por los ánimos, la confianza y los aportes, pero sobre todo por su disponibilidad a ayudar y por su amistad. Al Dr. Jeffrey Holland y Dr. Julio Di Rienzo por el apoyo y las sugerencias en esta tesis.

Al donante anónimo que con su apoyo económico me permitió estudiar y vivir en el CATIE durante estos dos años; un profundo agradecimiento, porque sin su apoyo no hubiera culminado a tiempo y en forma esta maestría.

Gracias al proyecto *Fragment* y a los colegas que me han permitido usar los datos para la elaboración de mi tesis. En particular a mis compañeros de trabajo del proyecto en Nicaragua, Blas Hernández, Dalia Sánchez y Arnulfo Medina, con los que compartí grandes momentos en campo; a todas las personas de las comunidades de Matiguás y Rivas quienes nos dieron apoyo, alimentación y techo para dormir durante dos años, gracias una vez más.

A mis amigos Christian Brenes, por la asesoría en SIG y los partidos de billar, y a Natalia Estrada “la maestra”.

Agradezco a todos mis compañeros de la promoción 2007-2008 que me hicieron sentir bien en todo momento, especialmente a los amigos con quien compartí muchas aventuras en estos dos años, a Astrid (“Aldrich”), Tati, Carla, Michel, Ana y Eleni. Gracias especialmente a mi *arpeni* Alejandra Martínez por el apoyo y la voluntad de leer esta tesis.

Gracias a Adina Chain quien me ha soportado en momentos buenos y malos de la vida, no solo por ser la novia, sino porque es una gran mujer y una gran amiga. Gracias siempre por la ayuda en la redacción.

A la Dra. Ivett Perfecto y a todo el equipo de maestros del curso de biología tropical de la Universidad de Michigan-Huracán por el apoyo y los ánimos para seguir estudiando. A mis colegas Nicaragüenses Marvin, Sandra, Guillermo, Fabricio, Osmar, Ofelia y Salvadora por su apoyo desde lejos.

Gracias a todos y cada una de las personas que han formado parte de mí y me han ayudado a encontrar un camino lógico para seguir.

BIOGRAFÍA

El autor nació en Tipitapa, Managua, Nicaragua el 05 de julio de 1978. Se graduó de la Universidad Centroamericana, de la Facultad de Ciencias Ambientales en la Carrera de Ecología y Desarrollo, en 2001. Ha realizado distintos cursos de campo en biología tropical y ha participado como expositor en eventos nacionales e internacionales. En 2002 laboró como investigador en el proyecto *Fragment*, realizando muestreos con varios grupos taxonómicos, especialmente con aves. Ha trabajado para distintas organizaciones como la Fundación Cocibolca, ALAS, FUNDAR y Amigos de la tierra España. Además ha realizado evaluaciones ecológicas rápidas para planes de manejo de varias reservas naturales en su país; y fue miembro del equipo de investigadores que realizó la primera expedición científica dentro de la Reserva Biológica Indio Maíz. Ha sido instructor en cursos nacionales e internacionales, entrenando a guardaparques, guías y biólogos en el muestreo de campo con aves y mamíferos, además en cursos sobre medición de biodiversidad. Es autor y coautor de diversos artículos publicados en revistas científicas relacionados con la conservación de la biodiversidad en paisajes fragmentados. En los últimos dos años ha elaborado distintas consultorías en la región Centroamericana, relacionadas con la cuantificación de la diversidad y la caracterización de comunidades. En el 2007 ingresó a la maestría en Manejo y Conservación de Bosques Tropicales y Biodiversidad, culminando con Honores en diciembre de 2008.

CONTENIDO

| | |
|---|-------|
| DEDICATORIA | III |
| AGRADECIMIENTOS | IV |
| BIOGRAFÍA..... | V |
| CONTENIDO | VI |
| RESUMEN GENERAL..... | VIII |
| GENERAL SUMMARY | X |
| ÍNDICE DE CUADROS | XII |
| ÍNDICE DE FIGURAS | XV |
| LISTA DE UNIDADES, ABREVIATURAS Y SIGLAS..... | XVIII |
| 1 INTRODUCCIÓN..... | 1 |
| 1.1 Objetivos del estudio | 2 |
| 1.1.1 <i>Objetivo general</i> | 2 |
| 1.1.2 <i>Objetivos específicos</i> | 3 |
| 1.2 Preguntas de investigación..... | 3 |
| 2.1 Ecología de paisaje | 4 |
| 2.1.1 <i>Paisaje</i> | 4 |
| 2.1.2 <i>Paisaje y biodiversidad</i> | 7 |
| 2.1.3 <i>Conservación de biodiversidad en agropaisajes</i> | 10 |
| 2.1.4 <i>Factores que determinan la interpretación de un paisaje a través de SIG</i> | 14 |
| 3 Bibliografía | 15 |
| 4 ARTÍCULO I. Respuesta de la diversidad de murciélagos a la estructura y composición de un agropaisaje en Matiguás, Nicaragua..... | 21 |
| 4.1 Introducción..... | 22 |
| 4.2 Materiales y métodos | 25 |
| 4.2.1 <i>Descripción del área de estudio</i> | 25 |
| 4.2.2 <i>Metodología</i> | 25 |
| 4.3 Resultados..... | 37 |
| 4.3.1 <i>Características del paisaje</i> | 37 |
| 4.3.2 <i>Características del agropaisaje a distinta escalas</i> | 39 |
| 4.3.3 <i>Correlación de las variables de composición medidas a distintas escalas</i> | 41 |

| | | |
|-------|---|----|
| 4.3.4 | <i>Correlación espacial de las parcelas de muestreo para cada una de las medidas de diversidad de murciélagos</i> | 43 |
| 4.3.5 | <i>Caracterización de la comunidad de murciélagos</i> | 45 |
| 4.3.6 | <i>Respuesta de la diversidad de murciélagos a la estructura y composición del agropaisaje</i> | 47 |
| 4.4 | Discusión | 55 |
| 4.4.1 | <i>Respuesta de los gremios alimenticios de los murciélagos a características de hábitat y del agropaisaje</i> | 58 |
| 4.4.2 | <i>Respuesta de los gremios de uso de hábitats de los murciélagos a características de hábitat y del agropaisaje</i> | 61 |
| 4.4.3 | <i>Respuesta de la comunidad de murciélagos a diferentes escalas del agropaisaje</i> 62 | |
| 4.5 | Implicaciones para la conservación | 63 |
| 4.6 | BIBLIOGRAFÍA | 64 |
| 5 | ARTÍCULO II. Efecto de la estructura y composición del hábitat y del paisaje sobre la comunidad de escarabajos coprófagos en un agropaisaje en Matiguás, Nicaragua..... | 72 |
| 5.1 | Introducción | 73 |
| 5.2 | Materiales y métodos | 76 |
| 5.2.1 | <i>Descripción del área de estudio</i> | 76 |
| 5.3 | Metodología | 76 |
| 5.3.1 | <i>Muestreos de la biodiversidad de escarabajos</i> | 76 |
| 5.4 | Resultados | 78 |
| 5.4.2 | <i>Respuesta de la diversidad de escarabajos coprófagos a la composición y estructura del hábitat y del paisaje</i> | 84 |
| 5.4.3 | <i>Respuestas de los hábitos coprófagos de los escarabajos a la composición y estructura del hábitat y/o paisaje</i> | 88 |
| 5.5 | Discusión | 90 |
| 5.5.1 | <i>Aspectos generales de la comunidad de escarabajos</i> | 90 |
| 5.6 | Bibliografía | 95 |

RESUMEN GENERAL

Actualmente la región Mesoamericana está dominada por agropaisajes que son mosaicos de pequeños remanentes de bosques inmersos en una matriz agropecuaria. A pesar de que se ha demostrado que estos agropaisajes pueden conservar algunas especies de plantas y animales (incluyendo algunas especies prioritarias para la conservación), no se sabe cómo el arreglo espacial o la composición del agropaisaje influye en la manutención de la biodiversidad. Este estudio pretendió explorar el efecto de la composición y estructura del hábitat y del agropaisaje sobre dos grupos taxonómicos, murciélagos y escarabajos coprófagos con capacidades de dispersión distintas. El estudio se realizó en un agropaisaje ganadero en la cuenca del Río Bul Bul, en el Municipio de Matiguás, Nicaragua. El muestreo de la diversidad se realizó en seis diferentes tipos de hábitat: bosques secundarios, bosques ribereños, charrales, cercas vivas, potreros con alta cobertura arbórea y potreros con baja cobertura arbórea, con ocho parcelas por hábitat. Se caracterizó la comunidad de murciélagos a través de redes de niebla y la comunidad de escarabajos coprófagos a través de trampas *pitfall*. Además, se realizó el muestreo de la vegetación para caracterizar cada tipo de hábitat. Se calcularon métricas de la composición y arreglo espacial del paisaje a distintas escalas, para determinar la escala a cual cada grupo taxonómico respondió al paisaje. Se establecieron las relaciones entre las características del hábitat y del paisaje con la diversidad de cada grupo taxonómico a través de regresiones múltiples. La riqueza, abundancia y diversidad de murciélagos y escarabajos respondieron a distintas características del hábitat y del agropaisaje en distintas escalas.

Las características del hábitat a la que respondieron los distintos atributos de la comunidad de murciélagos fueron: riqueza de árboles, área basal, diversidad de arbustos, riqueza y abundancia de flores, en cambio, las variables de paisaje fueron; distancia a los potreros con baja cobertura arbórea, porcentaje de bosque secundario y de cercas vivas, densidad de parches de charrales, de cercas vivas, de potreros con alta y baja cobertura arbórea, densidad de la riqueza de hábitat y diversidad y equidad de hábitat. Los atributos de la comunidad de escarabajos respondieron a variables de hábitat como altura y diámetro de los árboles. Las variables de paisaje a las cuales respondieron fueron porcentaje de bosque secundario, cercas vivas, potreros con alta y baja cobertura arbórea, densidad de parches de bosques ribereños, bosques secundarios y densidad de potreros con alta cobertura arbórea y

baja cobertura arbórea. Ningún atributo de la comunidad de murciélagos y escarabajos respondió por igual a todas las variables de hábitat y de paisaje. La comunidad de murciélagos respondió a variables del agropaisaje medidas a distintas escalas; para algunos atributos de la comunidad las variables parecen influir a escalas locales (100 y 250 m) o a ciertas variables de hábitat, para otros atributos fueron más importante escalas más grandes (1500 a 2500 m). Mientras que, los escarabajos respondieron mayormente a características del agropaisaje medidas a escalas locales (100 a 500 m). Para mantener biodiversidad de escarabajos y murciélagos en el agropaisaje se debe aumentar el porcentaje de bosque secundario, bosque ribereño y disminuir el aislamiento dentro de estos a través de aumentar la cobertura arbórea sea a través de cercas vivas o árboles en potreros.

Palabras claves: biodiversidad, escarabajos coprófagos, escala, hábitat, murciélagos.

GENERAL SUMMARY

The Mesoamerican region is currently dominated by agricultural landscapes formed by small remaining forest fragments immersed in an agricultural matrix. Even though it has been proven that agricultural landscapes can maintain some plant and animal species (including those important for conservation strategies), it's still unknown how the spatial arrangement or composition of these landscapes influence biodiversity maintenance. This study aimed to explore the effect of landscape and habitat composition and structure on two different taxonomic groups (bats and dung beetles) with different movement abilities. The study was conducted in the agricultural and cattle landscape of the Bul Bul River watershed, in the Matiguas Municipality, Nicaragua. Diversity sampling was conducted in eight plots per habitat in six different habitat types: secondary forests, riparian forests, forest fallow, live fences, pastures with high and low tree cover. The bat community was characterized through mistnetting and the dung beetle community through pitfall traps. Furthermore, vegetation characterization was conducted in each habitat types. Metrics from composition and spatial landscape arrangement were calculated at different scales, to determine the actual scale at which each taxonomic group responded to the landscape. Relationships between habitat and landscape characteristics with diversity of each taxonomic group were established through multiple regressions. Richness, abundance and diversity of both bat and dung beetle responded to different habitat and landscape characteristics.

Bat community responded to the following habitat characteristics: tree richness, basal area, shrub diversity richness and abundance of flowers; additionally landscape variables were: distance to pastures with low tree cover, percentage of secondary forests and live fences, density of forest fallow patches, of live fences, of pastures with high and low tree cover, density of habitat richness and diversity and equity of habitat. Dung beetle community responded to habitat variables like height and tree diameter, white the landscape variables they responded to were: percentage of secondary forests, live fences, pastures with high and low tree cover, patch density of riparian forests, secondary forests and pasture with high and low tree cover density. Bat and dung beetle community responded equally to the different habitat and landscape variables. Bat communities did not responded to agricultural landscape variables measured at different scales; some attributes of the community variable were

influenced by local scales (100 and 250 m) or by certain habitat variables, while for other attributes larger scales (1500 to 2500 m) seemed to be more important. On the other hand, dung beetles responded mainly to agricultural landscape characteristics measured at local scales (100 to 500 m). In order to maintain dung beetle and bat diversity in this agricultural and cattle landscape, the percentage of secondary and riparian forests must be increased and isolation between them diminished, increasing tree cover through live fences or pastures with high tree cover.

Key words: biodiversity, dung beetles, scale, habitat, bats.

ÍNDICE DE CUADROS

| | |
|--|----|
| Cuadro 1. Variables de hábitat que se midieron en los seis diferentes tipos de hábitats (bosque secundario (BS), bosque ribereño (BR), charral (CH), potrero alta cobertura arbórea (PAC) y potrero baja cobertura arbórea (PBC)) para conocer su relación con la diversidad de los murciélagos en el agropaisaje de Matiguás, Nicaragua. Todas las variables fueron medidas en parcelas de 0.1 ha, con 8 repeticiones por cada tipo de hábitat..... | 29 |
| Cuadro 2. Criterios de digitalización y reclasificación de los usos de suelo utilizados por el proyecto FRAGMENT en el agropaisaje de Matiguás, Nicaragua. | 30 |
| Cuadro 3. Caracterización de la composición del agropaisaje de Matiguás, Nicaragua en cada una de las escalas evaluada en cada una de las 48 parcelas, usando el programa Fragstat 3.3. Cada una de estas variables fue calculada a escalas diferentes (100, 250, 500, 1000, 1500, 2000, 2500 y 3000 m)..... | 32 |
| Cuadro 4. Variables que miden el grado de conectividad o aislamiento de cada una de las 48 parcelas de muestreo con los distintos hábitats a su alrededor, calculadas con la extensión Patch analysis 3.12 y Identify features within a distance en Arcview 3.3, para cada una de las 48 parcelas..... | 33 |
| Cuadro 5. Estructura espacial del agropaisaje de Matiguás, Nicaragua, en base a una imagen Ikonos (2003)..... | 38 |
| Cuadro 6. Distancia promedio de las parcelas de muestreo según el hábitats en el agropaisaje de Matiguás, Nicaragua (n = 8 parcelas/6 hábitat). | 43 |
| Cuadro 7. Distancia máxima de la autocorrelación espacial de las características de la comunidad de murciélagos medidas en el agropaisaje de Matiguás, Nicaragua. Función de correlación de los errores, utilizando el modelo de correlación lineal espacial (Linear spatial correlation), (n = 8 parcelas X 6 hábitats = 48 parcelas)..... | 45 |
| Cuadro 8. Comparación de la riqueza promedio de especies, abundancia, diversidad y equidad de murciélagos phyllostomidos por parcela (\pm SE) en seis tipos de hábitats (N = ocho repeticiones/hábitat) en el agropaisaje de Matiguás, Nicaragua. (Tomado de Medina et ál. 2007). BS = bosque secundario; BR = bosque ribereño; CH = charral; CV = cercas vivas; PAC = potrero de alta cobertura arbórea; PBC = potrero de baja cobertura arbórea. Letras distintas en la misma fila indican diferencias significativas ($p < 0.05$).46 | 46 |
| Cuadro 9. Coeficientes de determinación, para cada modelo de regresión múltiple entre variables de hábitat, composición y estructura del agropaisaje con la riqueza, abundancia, e índices de diversidad (H') y equidad de murciélagos (E'). ECMP = Error cuadrático medio de predicción; CM error = cuadrado medio del error. Las abreviaciones de los variables incluidas en los modelos están presentadas en Anexo 2.49 | 49 |

| | |
|---|----|
| Cuadro 10. Variables de paisaje y de hábitats que explicaron los patrones de la diversidad de murciélagos en los modelos de regresión múltiple presentados en Cuadro 8. %SC= porcentaje de la suma de cuadrados; Pendiente= pendiente de la variable en el modelo; p= probabilidad de la variable en el modelo. Número con negritas indican variables con mayor peso en el modelo. La descripción de las variables regresoras se encuentra en Anexo 2. | 50 |
| Cuadro 11. Coeficientes de determinación, para cada modelo de regresión múltiple construido con los gremios alimenticios de murciélagos. ECMP = Error cuadrático medio de predicción; CM error = cuadrado medio del error. La descripción de las variables regresoras se encuentra en Anexo 2. | 52 |
| Cuadro 12. Variables de paisaje y de hábitat que explicaron los patrones de gremios alimenticios de murciélagos en el agropaisaje de Matiguás, Nicaragua. %SC= proporción de la suma de cuadrados; Pendiente= pendiente de la variable en el modelo; p= probabilidad de la variable en el modelo. Número con negritas indican variables con mayor peso en el modelo. La descripción de las variables regresoras se encuentra en Anexos 2. | 53 |
| Cuadro 13. Coeficientes de determinación, para cada modelo construido con los gremios de usos de hábitats. ECMP = Error cuadrático medio de predicción; CM error = cuadrado medio del error. La descripción de las variables regresoras se encuentra en Anexo 2. .. | 54 |
| Cuadro 14. Variables de paisaje y de hábitats que explicaron los patrones de gremios de usos de hábitats en los modelos de regresiones reportadas en Cuadro 11. SC= suma de cuadrados; Pendiente= pendiente de la variable en el modelo; p= probabilidad de la variable en el modelo. Número con negritas indican variables con mayor peso en el modelo. La descripción de las variables regresoras se encuentra en Anexo 2. | 55 |
| Cuadro 15. Número de especies e individuos de escarabajos coprófagos registrados en 6 hábitats (BS = bosque secundario; BR = bosque ribereño; CH = charral; CV = cercas vivas; PAC = potrero de alta cobertura arbórea; PBC = potrero de baja cobertura arbórea) en el agropaisaje de Matiguás, Nicaragua (n = 8 parcelas/ hábitat) | 78 |
| Cuadro 16. Número de individuos (Ind) y su porcentaje sobre el total (%) de las diez especies más comunes en cada uno de los hábitats muestreados en el agropaisaje de Matiguás, Nicaragua ordenadas en cada columna de más abundantes a menos abundantes | 79 |
| Cuadro 17. Comparación de la riqueza, abundancia e índices de diversidad de escarabajos coprófagos entre hábitats (BS = bosque secundario; BR = bosque ribereño; CH = charral; CV = cercas vivas; PAC = potrero de alta cobertura arbórea; PBC = potrero de baja cobertura arbórea) según análisis de varianza no paramétricos de Kruskal Wallis (p < 0.05). Los datos representan los promedios (n=8 repeticiones/hábitat) y los errores estándares | 81 |

- Cuadro 18. Distancia máxima de la autocorrelación espacial de las características de la comunidad de escarabajos coprófagos medidas en el agropaisaje de Matiguás, Nicaragua. Función de correlación de los errores, utilizando el modelo de correlación lineal espacial (Linear spatial correlation), (n = 8 parcelas X 6 hábitats = 48 parcelas).84
- Cuadro 19. Coeficientes de determinación para cada modelo de regresión múltiple entre variables de hábitat, composición y estructura del agropaisaje con la riqueza, abundancia, e índices de diversidad (H') y equidad de escarabajos (E'). ECMP = Error cuadrático medio de predicción; CM error = cuadrado medio del error. Las abreviaciones de los variables incluidos en los modelos están presentadas en Anexo 5.87
- Cuadro 20. Variables de paisaje y de hábitats que explicaron los patrones de la diversidad de escarabajos en los modelos de regresión múltiple presentados en Cuadro 3. %SC= porcentaje de la suma de cuadrados; Pendiente= pendiente de la variable en el modelo; p= probabilidad de la variable en el modelo. Número con negritas indican variables con mayor peso en el modelo. Los códigos de las variables se explican en Anexo 5. ... 88
- Cuadro 21. Coeficientes de determinación para cada modelo de regresión múltiple entre variables de hábitat, composición y estructura del agropaisaje con la riqueza y abundancia de los escarabajos según sus hábitos coprófagos. ECMP = Error cuadrático medio de predicción; CM error = cuadrado medio del error. Las abreviaciones de los variables incluidos en los modelos están presentadas en Anexo 5. 89
- Cuadro 22. Variables de paisaje y de hábitats que explicaron los patrones de la riqueza y abundancia de escarabajos coprófagos, según sus hábitos, en los modelos de regresión múltiple presentados en Cuadro 5. %SC= porcentaje de la suma de cuadrados; Pendiente= pendiente de la variable en el modelo; p= probabilidad de la variable en el modelo. Número con negritas indican variables con mayor peso en el modelo. Los códigos de las variables se encuentran en Anexo 5. 89

ÍNDICE DE FIGURAS

- Figura 1. Mapa de ubicación del área de estudio, Municipio de Matiguás, Departamento de Matagalpa, Nicaragua. 25
- Figura 2. Ubicación de los puntos de muestreo en el agropaisaje de Matiguás, Nicaragua (n = 48 parcelas/6 hábitats). 26
- Figura 3. Arreglo espacial de las redes de niebla en los distintos hábitats, para caracterizar la diversidad de murciélagos en el agropaisaje de Matiguás, Nicaragua. BS = bosque secundario; BR = bosque ribereño; CH = charral; CV = cercas vivas; PAC = potrero de alta cobertura arbórea; PBC = potrero de baja cobertura arbórea..... 27
- Figura 4. Ejemplo de la caracterización del agropaisaje de Matiguás, Nicaragua alrededor en una parcela de bosque ribereño a distintas escalas (a: 1500 m; b: 100 m). Para cada uno de los 48 parcelas, se hizo una caracterización a ocho escalas (solamente dos están mostradas aquí). 31
- Figura 5. Esquema de la medida de conectividad de parches aislados medida como la distancia mínima que un animal puede cruzar en línea recta de un parche a otro. 34
- Figura 6. Distancia mínima promedio del centro de las parcelas de muestreo a los bordes de los parches más cercanos de los distintos hábitats (BS = bosque secundario; BR = bosque ribereño; CH = charral; CV = cercas vivas; PAC = potrero de alta cobertura arbórea; PBC = potrero de baja cobertura arbórea) en el agropaisaje de Matiguás, Nicaragua (n = 8 réplicas por cada hábitat). 39
- Figura 7. Promedio del porcentaje de cobertura de cada uno de los hábitats alrededor de las parcela de muestreo medidos a distintas escalas en el agropaisaje de Matiguás (n=8 repeticiones/6 hábitats). B100 = escala de paisaje a 100 m de radio; B250 = escala del paisaje a 250 m de radio y así sucesivamente hasta una escala de paisaje a 3000 m de radio. BS = bosque secundario; BR = bosque ribereño; CH = charral; CV = cercas vivas; PAC = potrero de alta cobertura arbórea; PBC = potrero de baja cobertura arbórea. 40
- Figura 8. Promedio de la densidad de parches de cada tipo de hábitat alrededor de las parcelas de muestreo en el agropaisaje de Matiguás, Nicaragua, visto a distintas escalas (n=8 parcelas/ 6 hábitat). BS = bosque secundario; BR = bosque ribereño; CH = charral; CV = cercas vivas; PAC = potrero de alta cobertura arbórea; PBC = potrero de baja cobertura arbórea. 41
- Figura 9. Coeficientes de correlación de Spearman producto de la correlación del valor de una variable de composición medida a una escala de 100 contra el valor de la misma variable medida en distintas escalas (250, 500, 1000, 1500, 2000, 2500, 3000). Cada gráfico representa la correlación de una variable: a) porcentaje de bosques secundario;

| | | |
|------------|--|----|
| | b) densidad de parches de bosques secundarios; c) porcentaje de bosque ribereño; d) densidad de la riqueza de parches; e) índice de diversidad de hábitats; f) índice de equidad de hábitats; g) porcentaje de potrero de baja cobertura arbórea; y h) densidad de parches de potreros de baja cobertura arbórea. | 42 |
| Figura 10. | Índice de correlación espacial de Moran y tendencia de la distribución espacial de las 48 parcelas en general y para las ocho parcelas de cada tipo de hábitat (BS = bosque secundario; BR = bosque ribereño; CH = charral; CV = cercas vivas; PAC = potrero de alta cobertura arbórea; PBC = potrero de baja cobertura arbórea). El marco rojo de la figura muestra la distribución de las parcelas, además se muestran los niveles de significancia de la prueba. | 44 |
| Figura 11. | Coefficiente de correlación de Spearman (r) entre la riqueza, abundancia e índices de diversidad (H') y equidad de Shannon (E') de murciélagos con variables de composición del agropaisaje. Los valores en el eje X representan la escala (100 m, 250 m, etc.) a la que fueron medidas las variables de composición del agropaisaje. | 48 |
| Figura 12. | Arreglo espacial de las trampas pitfall en los distintos hábitats (BS = bosque secundario; BR = bosque ribereño; CH = charral; CV = cercas vivas; PAC = potrero de alta cobertura arbórea; PBC = potrero de baja cobertura arbórea) utilizado para caracterizar la diversidad de escarabajos coprófagos en el agropaisaje de Matiguás, Nicaragua. | 77 |
| Figura 13. | Curva de rango-abundancia de escarabajos para cada uno de los hábitats (BS = bosque secundario; BR = bosque ribereño; CH = charral; CV = cercas vivas; PAC = potrero de alta cobertura arbórea; PBC = potrero de baja cobertura arbórea) en el agropaisaje de Matiguás, Nicaragua. | 79 |
| Figura 14. | Curva de acumulación de especies de escarabajos coprófagos para cada uno de los hábitats muestreados (BS = bosque secundario; BR = bosque ribereño; CH = charral; CV = cercas vivas; PAC = potrero de alta cobertura arbórea; PBC = potrero de baja cobertura arbórea) en el agropaisaje de Matiguás, Nicaragua. | 80 |
| Figura 15. | Especies esperadas según la ecuación de Clench para cada uno de los hábitats (BS = bosque secundario; BR = bosque ribereño; CH = charral; CV = cercas vivas; PAC = potrero de alta cobertura arbórea; PBC = potrero de baja cobertura arbórea). Las barras representan los límites de confianza. Las letras distintas indican diferencias estadísticas ($\alpha = 0.05$). | 81 |
| Figura 16. | Índice de similitud de Jaccard-Chao modificado de escarabajos coprófagos entre pares de distintos hábitats (BS = bosque secundario; BR = bosque ribereño; CH = charral; CV = cercas vivas; PAC = potrero de alta cobertura arbórea; PBC = potrero de baja cobertura arbórea), en el agropaisaje de Matiguás, Nicaragua. | 82 |

- Figura 17. Análisis de ordenación (DECORANA) de los hábitats según las especies de escarabajos compartidas ($n = 6$ hábitat/8 parcelas), en el agropaisaje de Matiguás, Nicaragua. (BS = bosque secundario; BR = bosque ribereño; CH = charral; CV = cercas vivas; PAC = potrero de alta cobertura arbórea; PBC = potrero de baja cobertura arbórea). 83
- Figura 18. Coeficiente de correlación de Spearman (r) entre la riqueza, abundancia e índices de diversidad (H') y equidad de Shannon (E') de escarabajos coprófagos con variables de composición del agropaisaje. Los valores en el eje **X** representan la escala (100 m, 250 m, etc.) a la que fueron medidas las variables de composición del agropaisaje. 85

LISTA DE UNIDADES, ABREVIATURAS Y SIGLAS

| | |
|----------|---|
| dap | Diámetro a la altura del pecho |
| FRAGMENT | Evaluación del impacto de árboles en la productividad de las fincas y la conservación de la biodiversidad regional en paisajes fragmentados |
| INAFOR | Instituto Nacional Forestal |
| msnm | Metros sobre el nivel del mar |
| MARENA | Ministerio del Ambiente y los Recursos Naturales |

1 INTRODUCCIÓN

La necesidad de conservar biodiversidad en paisajes agropecuarios se ha vuelto un enfoque importante entre los conservacionistas, dado que estos paisajes son comunes en muchas partes del mundo. Estudios recientes demuestran que el mosaico de hábitats que compone un paisaje agropecuario puede albergar algunas especies prioritarias para la conservación, reducir el efecto de la fragmentación (al conectar parches de bosques dentro del paisaje) y mantener una alta biodiversidad producto de las diferencias en la composición y estructura de los hábitats que lo conforman (Saad y Petit 1992, Estrada y Coates-Estrada 1997, Hughes et ál. 2002, Hernández et ál. 2003, Cárdenas et ál. 2004, Schulze et ál. 2004, Tobar 2004, Harvey et ál. 2006, Vilchez et ál. 2008). Sin embargo, hasta la fecha no se ha podido establecer cómo el arreglo espacial o la composición del agropaisaje influye en la diversidad de los distintos organismos ahí presentes, tampoco hay muchos estudios que demuestren la importancia relativa de diferentes tipos de hábitat dentro de los agropaisajes para diferentes grupos taxonómicos.

Las teorías de biogeografía de islas y metapoblaciones (McArthur y Wilson 1967, Hanski y Gilpin 1997) han tratado de entender y demostrar cómo el mosaico y el arreglo espacial del paisaje influyen en la abundancia y distribución de diferentes organismos y su movimiento, generando un sinnúmero de trabajos que han explorado el contexto del paisaje y del hábitat sobre comunidades de distintos grupos faunísticos (*p.e.* Daily et ál. 2001, Gillespie y Walter 2001, Schiffler 2003, Montero 2003, Gorresen y Willig 2004, Enríquez 2007). Estos estudios indican que el contexto paisajístico puede influir fuertemente en poblaciones locales de diferentes especies, pero todavía falta entender si la abundancia o diversidad de organismos en un hábitat es determinada o explicada por las estructura y composición del hábitat y por las características del área circundante (Turner et ál. 2001, Farina 2006), o por una combinación de ambas. Además, hay poca información sobre cómo diferentes grupos taxonómicos responden a la estructura y composición de un paisaje y si diferentes grupos taxonómicos responden de manera similar o diferente al paisaje. Es probable que diferentes grupos taxonómicos respondan de manera distinta al ambiente y a la heterogeneidad espacial, dado que tienen diferentes necesidades de alimento y hábitat y distintas capacidades de dispersión (Goodwin y Fahrig 2002).

Entender la importancia de los agropaisajes en la manutención de la biodiversidad en la región mesoamericana es relevante, puesto que continuamente paisajes boscosos se transforman en paisajes dominados por pasturas y tierras agrícolas (Harvey et ál. 2005a). Por ejemplo, en Nicaragua los bosques se transforman a un ritmo de 130,141 ha por año (tasa de deforestación reportada hasta el año 2000) y se predice que el ritmo del avance de la frontera agrícola para el 2010 será de 150,000 ha por año (INAFOR 2004). Además, la cobertura boscosa que se encuentra bajo protección en Nicaragua (16% del territorio nacional) está sumergida en una matriz de áreas agropecuarias, compuesta por diferentes sistemas de producción y remanentes de bosques, que cubren el 46% del territorio. Conservar la biodiversidad en estos complejos paisajes requiere comprender la respuesta que los distintos grupos faunísticos ahí presentes tienen a la diversidad de hábitats y su arreglo espacial en el paisaje.

El propósito de este estudio fue determinar la respuesta de distintos grupos taxonómicos (murciélagos y escarabajos) a la estructura y composición del hábitat en agropaisaje en Matiguás, Nicaragua. También, se pretendió estudiar si estos organismos responden a las mismas variables o si difieren según sus requerimientos alimenticios o de hábitat. Este estudio es el primero en explorar cómo distintas taxas que difieren en la capacidad de dispersión y requerimientos de hábitat responden a diferentes hábitats y diferentes contextos paisajísticos, por lo tanto, tendrá implicaciones para la conservación de la biodiversidad en agropaisajes. Los resultados servirán de apoyo a la toma de decisiones en el manejo y planificación de agropaisajes, no solamente en el Municipio de Matiguás, Nicaragua, sino también en la región mesoamericana que es dominada por paisajes similares.

1.1 Objetivos del estudio

1.1.1 Objetivo general

Determinar cómo la composición, estructura de hábitat y paisaje influyen sobre los patrones de diversidad de distintos taxones (murciélagos y escarabajos) en un agropaisaje en Matiguás, Nicaragua.

1.1.2 Objetivos específicos

- Evaluar el efecto de la estructura y composición del hábitat en la diversidad de los distintos grupos taxonómicos (murciélagos y escarabajos)
- Evaluar el efecto de la estructura y composición del paisaje en la diversidad de los distintos grupos taxonómicos (murciélagos y escarabajos)
- Identificar similitudes o diferencias en la manera en que los diferentes grupos taxonómicos (murciélagos y escarabajos) responden a los variables de hábitat y paisaje.
- Evaluar la escala a la que los distintos taxones (murciélagos y escarabajos) responden al contexto del paisaje

1.2 Preguntas de investigación

- ¿Cuáles variables de composición y estructura de hábitats están determinando la riqueza, abundancia de los distintos taxones?
- ¿Cuáles variables de composición y estructura del paisaje están determinando la riqueza, abundancia y diversidad de los distintos taxones?
- ¿Existen diferencias en la manera en que los distintos taxones responden a las variables de hábitat y paisaje?
- ¿Existen diferencias en la escala a la que los distintos taxones utilizan el paisaje?

2 MARCO CONCEPTUAL

2.1 Ecología de paisaje

La ecología de paisaje es el estudio de los patrones espaciales y se ha definido en varios campos como: 1) la relación espacial sobre los elementos que componen el paisaje o ecosistemas; 2) el flujo de energía, nutrientes minerales, entre estos elementos y los diferentes organismos; y 3) la dinámica ecológica de los mosaicos que componen el paisaje a través del tiempo (Turner et ál. 2001).

La ecología de paisaje consiste del estudio de patrones y procesos ecológicos en un área compuesta por diferentes hábitats, ecosistemas o comunidades, enfatizando las interacciones de patrones espaciales y procesos ecológicos causadas a lo largo de un rango de escalas. Esta disciplina combina la función ecológica de fragmentos de hábitats y de ambientes que han sido afectados por el desarrollo humano y han cambiado la composición de los organismos (Turner et ál. 2001, Bennett 2004). En resumen, estudia cómo la estructura de un paisaje puede afectar la abundancia y distribución de los organismos en diferentes escalas espaciales.

2.1.1 Paisaje

Un paisaje es un mosaico de diferentes hábitats, que son los principales componentes de los patrones espaciales. Se define como un territorio donde un conjunto de ecosistemas o comunidades locales se repiten de forma similar sobre un área de kilómetros de ancho, como un gradiente con transiciones paulatinas entre diferentes comunidades, o como un mosaico formado por comunidades de parches (Forman 1995). También, se define como aquellas áreas heterogéneas de tierra integrada por un conjunto de ecosistemas que recíprocamente se repiten en forma similar en todas partes (Forman y Godron 1986). Cada uno de estos elementos puede estar considerado sobre un conjunto de escalas espaciales y temporales, que pueden ser producto de perturbaciones naturales o antropogénicas.

McIntyre y Hobbs (1999) plantean distintos estados de alteración de un paisaje. La clasificación que utilizan está en función del porcentaje de hábitat original presente; un paisaje que mantiene más del 90% de su hábitat original, es considerado paisaje intacto; entre un 60 y 90% de su hábitat original es considerado un paisaje variegado; entre un 10 y 60% es un

paisaje fragmentado; y menos del 10% de su hábitat original es un paisaje relictual. Esta clasificación puede ayudar a entender las condiciones de configuración espacial de un paisaje creadas por una variedad de perturbaciones, considerando los patrones de modificación de hábitat impuestos a los hábitats remanentes.

Los agropaisajes se pueden definir como un conjunto de ecosistemas donde la principales usos de suelo son agropecuarios y cuyos elementos individuales podrían ser remanentes de bosques, áreas de cultivo, sistemas agroforestales, áreas de pasturas y otros tipos de usos de suelo. Estos hábitats conforman los parches, corredores y la matriz, elementos de un paisaje que están inmersos en la estructura y composición (Turner et ál. 2001, Forman y Godron 1986).

2.1.1.1 Características de un paisaje

Para entender los procesos y patrones ecológicos en un paisaje es necesario caracterizarlo, identificando los usos del suelo existentes y su arreglo espacial, definiendo su estructura y composición, así como los elementos que sobresalen en la matriz (Forman 1995, Farina 2006, Turner et ál. 2001).

La composición de un paisaje puede entenderse como los tipos de coberturas o parches del hábitats que lo componen y su extensión, la cual puede ser descrita con medidas como la presencia, ausencia o proporciones relativas de los distintos usos de suelo o hábitats (riqueza relativa, diversidad de hábitats), o como el porcentaje de cobertura presente para cada elemento que compone el paisaje (Turner et ál. 2001, Farina 2006). Una manera simple de determinar la composición de un paisaje es preguntarse ¿Qué tipos de usos de suelo o hábitats están presentes en el paisaje?

La estructura del paisaje es la disposición, ubicación o arreglo espacial de los tipos de coberturas o parches de hábitat que lo componen y puede ser diferenciada por varias medidas, como tamaño, forma y arreglo de los parches, determinado por la conectividad, heterogeneidad, dominancia y distancia entre hábitats (Turner et ál. 2001, Farina 2006).

Según Gustafson (1998), la estructura de un paisaje comprende la heterogeneidad espacial y no espacial de sus componentes, las cuales pueden ser diferenciadas como la configuración y composición, respectivamente, de los distintos tipos de hábitats. El mismo

autor define a la heterogeneidad espacial como el arreglo espacial o complejidad espacial de sus componentes (*p.e.*, cómo se distribuyen los parches en el paisaje), explica que la proporción de los distintos hábitats en un paisaje no es una medida espacial, sino que ésta simplemente corresponde a la composición del paisaje. Además, expone que para explorar los procesos espaciales hay una variedad de medidas que pueden caracterizar la composición (número de parches, proporción e índices de diversidad) y configuración del paisaje (índice de formas, tamaño densidad de parches, contagio, conectividad, dimensión fractal) las cuales no presentan relación entre ellas.

El cambio en la estructura y composición de un paisaje está representado por la alteración espacial en el tiempo, siendo estas dos características también influenciadas por las interacciones de los distintos usos de suelo o hábitats que componen el paisaje (Turner et ál. 2001). Estas alteraciones pueden traer consigo cambios en los patrones de biodiversidad y procesos ecológicos (Fahrig y Merriam 1994, Forman 1997).

Forman (1995) considera como componentes importantes del paisaje los parches, los corredores y la matriz circundante para entender la dinámica de los organismos. Sin embargo, no sólo estos elementos, como parte de la estructura del paisaje, determinan la presencia de los mismos (Gillespie y Walter 2001). La complejidad vegetal de los hábitats, la diversidad de los mismos, la dominancia de la matriz, la complejidad del paisaje, la disponibilidad de recursos y la escala a la que los organismos perciben su ambiente, también juegan un rol importante en los patrones de biodiversidad (Turner et ál. 2001, Farina 2006).

Un parche es la unidad espacial más pequeña en la escala del paisaje. Algunos factores que determinan el parche son: el tamaño, la forma y orientación dentro del paisaje. Estos parches se encuentran sumergidos dentro de una matriz que es el tipo de cobertura o uso de suelo que domina en el paisaje (Turner et ál. 2001, Farina 2006).

Los corredores han mostrado gran importancia para reducir la hostilidad de la matriz, permitiendo a los organismos moverse de un parche a otro. Un corredor biológico puede ser entendido como una hilera de cercas vivas o bosques ribereños que ayudan a conectar fragmentos de bosques en paisajes ganaderos, otorgando hábitats y permitiendo el movimiento de una diversidad de grupos faunísticos (Harvey et ál. 2005b). La forma, ubicación y nivel de

complemento con otros parches influyen en el papel que los corredores juegan en los procesos ecológicos (Forman 1995).

2.1.1.2 Complejidad estructural de un paisaje

La diversidad de coberturas, ecosistemas o hábitats y su interacción dentro del concepto de paisaje es definida como complejidad. En este sentido, los paisajes agropecuarios con una gran heterogeneidad de coberturas suelen ser más complejos que otros con mosaicos binarios (Turner et ál. 2001, Farina 2006). Por ejemplo, paisajes relictuales o fragmentados (siguiendo la clasificación de McIntyre y Hobbs 1999) suelen ser más complejos que paisajes intactos o variegados, producto de las múltiples interacciones entre los diferentes tipos de coberturas. No obstante, es posible que estos paisajes relictuales sean dominados por un solo sistema agropecuario y suelen ser agropaisajes binarios.

Además, lo que para un organismo o taxón de dispersión reducida puede ser complejo, para otro de rango de dispersión grande puede ser sencillo. Aunque se ha demostrado que la complejidad estructural del paisaje puede explicar la persistencia de la biodiversidad, no se ha podido explicar si esta complejidad varía con la escala a la que los organismos responden (Turner 1989). Hay diferentes metodologías para conocer el grado de complejidad de un paisaje (teoría de fractales y extrapolación), pero no se conoce todavía como diferentes grupos taxonómicos perciben la complejidad del mismo.

2.1.2 Paisaje y biodiversidad

Se ha demostrado que el efecto de la fragmentación y reducción de la cobertura boscosa, producto de las actividades antropogénicas, es la principal consecuencia de la pérdida de biodiversidad (Kattan 2002) y la causa de la formación de paisajes muy complejos (Turner et ál. 2001). La transformación de estos paisajes boscosos ha llevado a que muchos conservacionistas asuman la importancia de mantener la biodiversidad bajo cubiertas de bosque en protección (reservas protegidas). No obstante, muchos organismos pueden sobrevivir en remanentes de bosque sumergidos dentro de matrices de pastizales o cultivos agrícolas (Estrada et ál. 1993, Schulze et ál. 2000, Estrada y Coates-Estrada 2002, Harvey et ál. 2005a), los cuales pueden jugar un rol importante en la conservación de especies amenazadas o dependientes de bosques. Harvey et ál. (2006) encontraron en un agropaisaje de

Rivas, Nicaragua 14 especies de aves en peligro de extinción y al menos el 40% de las especies de aves reportadas en el Parque Nacional Santa Rosa, Costa Rica, indicando la importancia del agropaisaje de Rivas para la conservación de la biodiversidad.

Aunque la biodiversidad en un agropaisaje utiliza los diferentes elementos que lo componen (*p.e.*, cercas vivas, potreros con alta cobertura, bosques ripario entre otros) para forraje, percha, refugio, alimentación y amidación (Estrada et ál. 1993, Schulze et ál. 2000, Estrada y Coates-Estrada 2002, Harvey et ál. 2005a, Medina et ál. 2007), la persistencia de la diversidad en los distintos hábitats está influenciada por la configuración espacial. Por ejemplo, la diversidad de aves en sistemas agroforestales de café, pueden responder a la cercanía de fragmentos de bosques (Florián 2005).

Algunos estudios han explorado la importancia de la configuración espacial del paisaje en la presencia o ausencia de organismos (Fahrig y Merriam 1994, Forman 1997, Hanski 1997, Turner et ál. 2001, Bennett 2004, Farina 2006), debido a que la composición y estructura del paisaje determinan los procesos y patrones ecológicos a través de una escala local o regional (Forman y Godron 1981, Forman 1997, Turner et ál. 2001). El tamaño de un hábitat y el aislamiento se han considerado como los principales factores que determinan la diversidad de especies según las teorías de Biogeografía de Islas (MacArthur y Wilson 1967) y de Metapoblaciones (Hanski y Gilpin 1997), las cuales sostienen que los parches de bosques más pequeños y a distancias más largas a otros parches tendrán menor diversidad de organismos que parches más grandes y una mayor probabilidad de extinción.

Según Hanski (1994), muchos estudios demuestran que pequeñas poblaciones en pequeños fragmentos de hábitats tienen un alto riesgo de extinción y por lo tanto, si sólo permanecen estos fragmentos, la persistencia a largo tiempo es nula. Sin embargo, numerosos estudios han mostrado que la importancia del aislamiento depende de la escala a la que los organismos perciben el paisaje, su capacidad de moverse y la configuración espacial que tenga el paisaje (Fahrig y Merriam 1994, Forman 1997, Turner et ál. 2001). Goodwin y Fahrig (2002) encontraron que la capacidad de dispersión de una especie de escarabajo (Goldenron Beetle) no es una constante para percibir su escala de paisaje, si no que su desplazamiento depende de la estructura del paisaje.

La dinámica de disturbios, la complejidad, el arreglo espacial, la disponibilidad de recursos, la capacidad de dispersión y el grado de aislamiento de los organismos en un paisaje determinará el aumento o disminución de la diversidad dentro de un hábitat (Forman y Godron 1981, Fahrig y Merriam 1994, Forman 1997, McIntyre y Hobbs 1999, Turner et ál. 2001). Paisajes más complejos tienen mayor biodiversidad y un menor grado de aislamiento, producto del recambio entre sus elementos, dado que algunos elementos del paisaje pueden fungir como corredores.

Resultados encontrados en un agropaisaje de Río Frío, Costa Rica, mostraron que la diversidad de murciélagos Phyllótomidos estuvo determinada por la variación en la complejidad de la vegetación (Alarcón 2005). De la misma manera, la riqueza de aves en fragmentos de bosques secos está correlacionada con la composición y estructura de la vegetación, y se ha demostrado cómo estas variables pueden ser buenas predictoras de la diversidad de aves en fragmentos de bosques y como el tamaño de los fragmentos no es una variable que determine la diversidad de especies, puesto que los hábitats circundantes dentro de parches de bosque pueden influenciar los patrones de diversidad (Gillespie y Walter 2001).

No obstante, el área total de los parches puede tener un significado muy importante para organismos especialistas, como fue comprobado por Steffan-Dewenter (2002), en cuyo estudio se indica que la riqueza de insectos especialistas (abejas y avispas) está correlacionada con el área del hábitat, mientras que la riqueza de los enemigos naturales está determinada por la diversidad de hábitats circundantes y no por el tamaño del área del parche, lo cual responde a que la fragmentación de hábitats puede afectar a organismos con niveles tróficos superiores.

Para predecir el efecto del hábitat sobre la diversidad de organismos presentes no debe buscarse únicamente relaciones entre variables que caracterizan el hábitat (tamaño, forma, perímetro, borde y diversidad florística) y la diversidad de organismos, pues aunque éstas puedan explicar algunos esquemas, el contexto paisajístico es relevante al intentar explicar los patrones de diversidad en un hábitat, sobre todos en aquellos hábitats que conforman un agropaisaje.

2.1.3 Conservación de biodiversidad en agropaisajes

Muchos estudios sostienen que los agropaisajes mantienen una alta diversidad de organismos y que posiblemente esto sea producto de la heterogeneidad de hábitats (Schulze et ál. 2000, Estrada y Coates-Estrada 2002, Harvey et ál. 2006), pero muy pocos estudios en paisajes agropecuarios intentan explicar la relación entre los distintos componentes del paisaje y de hábitat con la diversidad de organismos y cómo estos influyen en los patrones de biodiversidad que se encuentran en cada uno de los hábitats que componen el paisaje. Los estudios se han centrado en comprender cómo los organismos presentes en parches de bosques dentro de un agropaisaje responden al tamaño, aislamiento y forma del parche (Bender y Fahrig 2005).

Los otros elementos que componen el agropaisaje (cercas vivas, potreros, etc.) han sido ignorados y tomados como poco importantes en el estudio del efecto de la heterogeneidad espacial, a pesar que se ha demostrado su importancia en la manutención de la biodiversidad (Harvey et ál. 2006). Por lo tanto, el comprender qué elementos del agropaisaje influyen la biodiversidad y cómo ésta diversidad responde a la escala espacial es esencial para la conservación en paisajes agropecuarios (Forman 1997).

2.1.3.1 Relación de la estructura del paisaje sobre la diversidad de murciélagos

Gorresen y Willig (2004) explican la respuesta de las comunidades de murciélagos a la fragmentación de hábitats y establecen relaciones entre la configuración del paisaje (tamaño y densidad de parches de bosque, densidad de borde, distancia al vecino más cercano y porcentaje de bosque) y la abundancia de cada especie, riqueza y diversidad. Encontraron que la cobertura del bosque, el tamaño de los fragmentos y la densidad de parches están asociadas con la diversidad y la riqueza de murciélagos en diferentes escalas del paisaje. La abundancia de cada especie en los parches de bosques varía en distintas escalas dentro del paisaje, lo cual es posible por las diferentes capacidades de desplazamiento de las distintas especies; el área de desplazamiento de estos organismos puede variar desde 0.5 a 7.5 km (Meyer et ál. 2005).

Algunos autores (Medina et ál. 2007, Jaberg y Guisan 2001) sostienen que la diversidad de murciélagos en agropaisajes es producto de la heterogeneidad de coberturas arbóreas y de la estructura del paisaje, ya que utilizan las distintas coberturas para desplazarse entre los diferentes hábitats que lo componen. No obstante, la diversidad de murciélagos en un

agropaisaje de bosque seco en Costa Rica está explicada por la diversidad de la vegetación, porcentaje de cobertura del dosel y la dimensión fractal de cada hábitat, se afirma que la diversidad de murciélagos en este paisaje está expresada por la configuración del hábitat y no por características del paisaje (Montero 2003). Además, se concluye que la diversidad total de este agropaisaje responde a lo planteado por Hanski y Gilpin (1997), en donde la comunidad de murciélagos responde a metapoblaciones.

En un agropaisaje húmedo en Costa Rica, se encontró que la complejidad de la vegetación está asociada con la diversidad de murciélagos en los distintos hábitats y que la riqueza de murciélagos responde a la proporción de bosque ribereño sobre un radio de 500 m y sobre la diversidad de hábitat en un radio de 1000 m, asumiendo que el bosque ripario es utilizado como un corredor para conectar parches que estén a distancia mayores (Alarcón 2006).

2.1.3.2 Relación de la estructura del paisaje sobre la diversidad de aves

Las aves pueden responder igual a variables de hábitat y vegetación; el tamaño de parche puede ser buen predictor de los patrones de diversidad en paisajes agropecuarios (Van Dorp y Opdam 1987, Gillespie y Walter 2001, Enríquez 2007). No obstante, la diversidad de aves en parches puede también responder a variables de paisaje como la heterogeneidad de usos de suelo; aves dependientes de bosques están más relacionadas con la cantidad de cobertura boscosa dentro de fincas ganaderas en el Pacífico Central de Costa Rica (Enríquez 2007). Sin embargo, no hay relación que explique los patrones de diversidad de aves a nivel de paisaje en ninguna escala (buffer de 500, 1000, 1500 m).

Daily et ál. (2001) determinaron que el tamaño de fragmentos de bosques y proximidad a otros parches en distintas escalas está asociado con la diversidad de aves en hábitats antropogénicos, asegurando la importancia de las medidas espaciales a múltiples escalas. Por ejemplo, las aves migratorias neotropicales en áreas urbanas responden a variables espaciales a escalas grandes (Stratford y Robinson 2005), mientras que aves dependientes de bosques responden a variables espaciales a una escala pequeña (Enríquez 2007).

Tworek (2002) sugiere que la diversidad de aves en paisajes agrícolas es afectada por las estrategias de cada especie, ya sea que dependan de un tipo de cobertura o sean

especialistas en la búsqueda de recursos para alimentarse, anidar o refugiarse. Por lo tanto, se hace importante explorar cómo la composición y estructura del paisaje puede afectar a los distintos ensamblajes taxonómicos y gremios de uso de hábitat y alimenticio.

2.1.3.3 Relación de la estructura del paisaje sobre la diversidad de mariposas

VARIABLES estructurales de vegetación y de hábitat en comunidades de mariposas tienden a ser muy importante para la persistencia de la diversidad (Ramos 2000, Wallis DeVries 2004). Mennechez et ál. (2003) indican que la reducción de hábitats y la fragmentación tienen un efecto en la dispersión de mariposas pero no en la demografía y que el tamaño de los parches de bosques afecta su desplazamiento, aunque estos patrones no fueron observados en bosques continuos. Sin embargo, no hay relaciones claras de los patrones de diversidad de mariposas sobre la composición y estructura del paisaje en múltiples escalas.

2.1.3.4 Relación de la estructura del paisaje sobre la diversidad de escarabajos

Los estudios de escarabajos en agropaisajes muestran que la complejidad del hábitat determina su diversidad; sin embargo, los patrones de diversidad no sólo dependen de las características del hábitat, si no de variables de paisaje como la heterogeneidad de hábitats circundantes (Goodwin y Fahrig 2002). Aunque Petit y Usher (1998) encontraron en un paisaje agrícola que la diversidad y composición de las comunidades de escarabajos son similares, las especies que dependen de bosque sí responden al grado de aislamiento de los parches. Schiffler (2003) encontró relación de las comunidades de escarabajos con la complejidad de los distintos tipos de coberturas; variables del hábitat fueron relacionadas de forma positiva con la diversidad de escarabajos (densidad de árboles, variación espacial del área basal y la altura de los árboles).

Aunque no se encontraron diferencias en la riqueza y abundancia de escarabajos estercoleros entre diferentes tipos de coberturas arbóreas en un agropaisaje ganadero en Rivas, Nicaragua, si existieron variaciones en la composición de especies entre las diferentes coberturas (Hernández et ál. 2004). Estas variaciones en la composición pueden estar explicadas por la complejidad de cada hábitat o por la matriz circundante.

2.1.3.5 Relación de los patrones de diversidad entre distintos grupos taxonómicos

Los patrones de diversidad en agropaisajes pueden variar de acuerdo a los requerimientos de hábitat de los organismos. Por ejemplo, un estudio realizado para distintos grupos taxonómicos (aves, murciélagos, mariposas, escarabajos) en un agropaisajes en Rivas, Nicaragua, mostró que la composición y riqueza de especies varía entre hábitats (Harvey et ál. 2006) y que los grupos respondieron de manera distinta a los tipos de coberturas arbórea.

Sin embargo, no está claro en los estudios revisados si las variables de estructura y composición de hábitat y de paisaje a la que los organismos responden son similares o diferentes (Daily et ál. 2001, Schiffler 2003, Gorresen y Willig 2004, Stratford y Robinson 2005, Alarcón 2006). Variables de paisaje como la heterogeneidad de hábitats circundantes, densidad de parches, coberturas de bosques y proximidad han explicado algunos patrones de diversidad en organismos a distintas escalas.

El tamaño de los parches de bosque, cobertura de bosque, complejidad de la vegetación (altura de los árboles, área basal, cobertura del dosel y el tamaño del parche) explican algunos patrones de diversidad en murciélagos, aves y escarabajos (Daily et ál. 2001, Gillespie y Walter 2001, Schiffler 2003, Montero 2003, Gorresen y Willig 2004, Enríquez 2007). Especies que dependen de bosque son mayormente influenciadas por la estructura del paisaje como el aislamiento y diversidad de coberturas alrededor de un parche (Petit y Usher 1998, Enríquez 2007).

Los patrones y la escala a los cuales los distintos grupos perciben el ambiente parecen no ser similares. Mientras que para algunos organismos la complejidad del hábitat influye (variables de la vegetación y tamaño del parche), para otros es el contexto paisajístico lo que importa (heterogeneidad de hábitats circundantes, cercanías a coberturas boscosas y aislamiento). No obstante, a nivel del paisaje los patrones no son claros y es posible que se deba a la variedad de distintas métricas que se utilizan en cada uno los trabajos. Es por lo tanto una necesidad tratar de entender cómo diferentes grupos taxonómicos responden a la composición y estructura de hábitat y de paisaje estandarizando métricas y escalas.

2.1.4 Factores que determinan la interpretación de un paisaje a través de SIG

Cuando se pretende entender los patrones de diversidad en un paisaje las herramientas más ampliamente usadas son los sistemas de información geográfica (SIG) con sensores remotos. Estos tienen una gran variedad de aplicaciones ecológicas que requieren datos de amplia extensión espacial que no pueden ser tomados con métodos tradicionales.

Hay que tener en cuenta que los patrones detectados en cualquier mosaico ecológico es una función de la extensión y el grano (Turner et ál. 2001, Saura 2004). La extensión es el área total abarcada por una investigación o el área incluida dentro del límite del paisaje. Desde una perspectiva estadística, la extensión espacial de una investigación es el área que define a la población que deseamos muestrear (Turner et ál. 2001, Saura 2004, Farina 2006). El grano es el tamaño de las unidades individuales de la observación (Turner et ál. 1989, Tischendorf y Fahrig 2000).

La extensión y el grano definen el límite inferior y superior de la resolución de un estudio y de cualquier inferencia de la escala espacial. Desde una perspectiva estadística, no se puede extrapolar más allá de la población muestreada, ni podemos deducir diferencias entre los objetos más pequeños que los elementos experimentales. Una manera ideal de definir la escala, es definirla desde la perspectiva del organismo o del fenómeno ecológico bajo consideración (Turner et ál. 2001). La estructura y composición de un paisaje puede estar afectado por la extensión y el grano, estos tienen implicaciones serias para el análisis y la medición de las métricas de paisaje, dado que muchas de estas métricas son sensibles al cambio de la extensión y el grano.

3 BIBLIOGRAFIA

- Alarcón, LD. 2005. Evaluación de la composición de murciélagos Phyllostómidos (orden chiroptera) en un agropaisaje húmedo tropical, Costa Rica: el papel de la cobertura arbórea y de la estructura del paisaje. Tesis Mag. Sc., Universidad Nacional Autónoma de Costa Rica. Heredia, CR. 94 p.
- Bender, DJ.; Fahrig, L. 2005. Matrix structure obscures the relationship between interpatch movement and patch size and isolation. *Ecology*, **86**(4): 1023-1033.
- 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, CR. UICN. 1278 p.
- Cárdenas, G.; Harvey, C.; Ibrahim, M.; Finegan, B. 2004. Diversidad y riqueza de aves en diferentes hábitats en un paisaje fragmentado en Cañas, Costa Rica. *Agroforestería en las Américas* **10**:78-85.
- Cockburn, A. 1991. An introduction to evolutionary ecology. Blackwell Scientific Publications. Oxford. 370 p.
- Daily, GC.; Ehrlich, PR.; Sánchez-Azofeifa, GA. 2001. Countryside biogeography: use of human-dominated habitats by the Avifauna of Southern Costa Rica. *Ecological applications*, **11**(1):1-13.
- De Vries, PJ. 1987. The butterflies of Costa Rica and their natural history. Princeton, US, Princeton University Press. 327 p.
- Enríquez, ML. s.f. Impacto de la cobertura arbórea sobre las comunidades de aves en un agropaisaje del Pacífico Central de Costa Rica. Tesis Mag. Sc. Heredia, CR. 132 p.
- Estrada, A.; Coates-Estrada, R.; Meritt Jr, R. 1993. Bat species richness and abundance in tropical rain forest fragments and in agricultural habitats at Los Tuxtlas, Mexico. *Ecography* **16**(4): 309–318.
- Estrada, A.; Coates-Estrada, R. 1997. Anthropogenic landscape changes and avian diversity at Los Tuxtlas, Mexico. *Biodiversity and Conservation* **6**:19-43.

- Estrada, A.; Coates-Estrada, R. 2002. Bats in continuous forest, forest fragments, and in an agricultural mosaic habitat-island at Los Tuxtlas, Mexico. *Biological Conservation* **103**: 237–245.
- Fahrig, L.; Merriam, G. 1994. Conservation of fragmented populations. *Conservation Biology* **8** (1): 50-59.
- Farina, A. 2006. Principles and methods in landscape ecology: towards a science of landscape. Springer, Italy. 212 p.
- Forman, RT.; Godron, M. 1981. Patches and structural components for landscape ecology. *BioScience* **31** (10): 733-740.
- Forman, RT.; Godron, M. 1986. Landscape ecology. Wiley and Sons. New York, US. 619 p.
- Forman, RT. 1995. Land Mosaics: The ecology of landscapes and regions. Cambridge University Press, New York. 631 p.
- Florian, E. 2005. Tropical bird assemblages in coffee agroforestry systems: exploring the relationships between landscape context, structural complexity and bird communities in the Turrialba-Jiménez Biological Corridor, Costa Rica. Tesis Mag. Sc. Turrialba, CR, CATIE. 146 p.
- Gergel, SE.; Turner, MG. 2002. Landscape Ecology: A practical guide to concepts and techniques. University of Wisconsin, US. 315 p.
- Gillespie TW.; Walter H. 2001. Distribution of bird species richness at a regional scale in tropical dry forest of Central America. *Biogeography* **28** (5): 651-662.
- Gillespie, TW. 2001. Application of Extinction and Conservation Theories for Forest birds in Nicaragua. *Conservation Biology* **15**:699-709.
- Greenberg, JD.; Gergel, SE.; Turner, MG. 2002. Understanding Landscape Metrics II. Effects of Changes in Scale. In Gergel, SE.; Turner, MG. 2002. Landscape ecology a practical guide to concepts and techniques. US. University of Wisconsin. 315 p.

- Goodwin, BJ.; Fahrig, L. 2002. Effect of landscape structure on the movement behaviour of a specialized goldenrod beetle, *Trirhabda borealis*. *Can. J. Zool.* **80**: 24-35.
- Gorresen, PM.; Willig, MR. 2004. Landscape responses of bats to habitat fragmentation in the Atlantic forest of Paraguay. *Mammalogy* **85**(4): 688–697.
- Gustafson, EJ. 1998. Quantifying landscape spatial pattern: what is the state of the art?. *Ecosystems* **1**(2): 143-156.
- Hanski, I. 1994. Patch-occupancy dynamics in fragmented landscapes. *Trends in Ecology and Evolution* **9**: 131-135.
- Hanski, I.; Gilpin, ME. 1997. *Metapopulation biology: Ecology, genetics and evolution*. Academic Press, London, UK. 696 p.
- Harvey, C.; Medina, A.; Sánchez, D.; Vilchez, S.; Hernández, B.; Saénz, JC.; Maes, JM.; Casanoves, F.; Sinclair, FL. 2006. Patterns of animal diversity associated with different forms of tree cover retained in agricultural landscapes. *Ecological Applications* **16**:1986-1999.
- Harvey, CA.; Alpízar, A.; Chacón, M.; Madrigal, M. 2005a. *Assessing Linkages between Agriculture and Biodiversity in Central America: Historical Overview and Future Perspectives*. Mesoamerican & Caribbean Region, Conservation Science Program. The Nature Conservancy (TNC), San José, Costa Rica.
- Harvey, CA.; Villanueva, C.; Villacís, J.; Chacón, M.; Muñoz, D.; López, M.; Ibrahim, M.; Taylor, R.; Martínez, JL.; Navas, A.; Sáenz, J.; Sánchez, D.; Medina, A.; Vilchez, S.; Hernández, B.; Pérez, A.; Ruiz, A.; López, F.; Lang, I.; Kunth, L.; Sinclair, FL. 2005b. Contribution of live fences to the ecological integrity of agricultural landscapes in Central America. *Agriculture, Ecosystems and Environment* **111**: 200-230.
- Hernández, B.; Maes, JM.; Harvey, C.; Vilchez, S.; Medina, A.; Sánchez, D. 2003. Abundancia y diversidad de escarabajos coprófagos y mariposas diurnas en un paisaje ganadero en el departamento de Rivas, Nicaragua. *Agroforestería en las Américas* **10** (39-40): 93-102.

- Hughes, JB.; Daily, GC.; Ehrlich, PR. 2002. Conservation of tropical forest birds in countryside habitats. *Ecology Letters* **5**:121-129.
- Instituto Nacional Forestal (INAFOR). Frontera agrícola. Dirección de Fomento Forestal-INAFOR. Managua, NI. 15 p.
- Instituto Nicaragüense de Fomento Municipal (INIFOM). 2001. Caracterizaciones Municipales. PNUD. Managua, NI. www.inifom.gob.ni
- Jaberg, C.; Guisan, A. 2001. Modelling the distribution of bats in relation to landscape structure in a temperate mountain environment. *Ecology*, **38**: 1169-1181.
- Kattan, GH. 2002. Fragmentación: patrones y mecanismos de extinción de especies. In: Guariguata, MR.; Kattan, GH (eds). *Ecología y conservación de Bosques Neotropicales*. EULAC/GTZ. Primera edición. Ediciones LUR. Cartago, CR. 561 – 590 p.
- McArthur, RH.; Wilson, EO. 1967. *The theory of island biogeography*. Princeton University Press, New Jersey, USA.
- McIntyre, S.; Hobbs, R. 1999. A Framework for Conceptualizing Human Effects on Landscapes and Its Relevance to Management and Research Models. *Conservation Biology* **13** (6), 1282–1292.
- Medina, A.; Harvey, C.; Sánchez, D.; Vilchez, S.; Hernández, B. 2007. Bat Diversity and Movement in an Agricultural Landscape in Matiguás, Nicaragua. *Biotropica* **39**(1): 120–128.
- Mennechez, G.; Schtickzelle, N.; Baguette, M. 2003. Metapopulation dynamics of the bog fritillary butterfly: comparison of demographic parameters and dispersal between a continuous and a highly fragmented landscape. *Landscape Ecology* **18**: 279–291.
- Meyer, CF.; Weinbeer, M.; Kalko, EK. 2005. Home-range size and spacing patterns of *Macrophyllun macrophyllum* (Phyllostomidae) foraging over water. *Journal of Mammalogy*, **86** (3): 587-598.

- Montero, J. 2003. Influencia de las variables espaciales y del hábitat sobre una comunidad de murciélagos (chiroptera) en remanentes boscosos en Cañas, Costa Rica. Tesis Mag. Sc., Universidad Nacional Autónoma de Costa Rica. Heredia, CR. 92 p.
- Petit, S.; Usher, MB. 1998. Biodiversity in agricultural landscapes: the ground beetle communities of woody uncultivated habitats. *Biodiversity and Conservation*, 7: 1549-1561.
- Ramos, FA. 2000. Nymphalid butterfly communities in an Amazonian forest Fragment. *Journal of research on the Lepidoptera* **35**: 39-46.
- Saad, VA.; Petit, DR. 1992. Impact of pasture development on winter bird communities in Belize, Central America. *The Condor* **94**:66-71.
- Saura, S. 2004. Effects of remote sensor spatial resolution and data aggregation on selected fragmentation indices. *Landscape Ecology* 19 (2): 197-209.
- Schiffler, G. 2003. The influence of the structure and heterogeneity of habitat under the richness of Scarabaeidae (Insecta: Coleoptera) in forest fragments. Lavras: Tesis Mag. Sc.. University Federal de Lavras. 87 p.
- Schulze, CH.; Waltert, M.; Kessler, M.; Pitopang, R.; Shahabuddin, D.; Veddeler, M.; Mühlenberg, SR.; Gradstein, C.; Leuschner, I.; Steffan-Dewenter.; Tschardtke, T. 2004. Biodiversity indicator group of tropical land-use systems: comparing plants, birds, and insects. *Ecological Applications* **14**:1321-1333.
- Scott, FP.; Manuwal, DA. 2001. Breeding bird response to riparian buffer width in managed Pacific Northwest Douglas-Fir Forests. *Ecological Applications* **11**(3): 840–853.
- Steffan-Dewenter, I. 2002. Importance of habitat area and landscape context for species richness of bees and wasps in fragmented orchard meadows. *Conservation Biology* **17** (4): 1036-1044.
- Stiles, GF.; Skutch, AF. 1999. Guía de aves de Costa Rica. INBIO. San José, CR. 511 p.

- Tischendorf, L.; Fahrig, L. 2000. On the usage and measurement of landscape connectivity. *Oikos* **90**:7-19.
- Tobar, DE. 2004. Efecto del hábitat sobre la comunidad de mariposas diurnas en un paisaje fragmentado del norte de Costa Rica. Tesis Mag. Sc. Turrialba, CR, CATIE. 87 p.
- Turner, MG.; Dale, VH.; Gardner, RH. 1989. Predicting across scales: Theory development and testing, *Landscape Ecology*, Vol. **3**: 245-252.
- Turner, MG. 2000. Spatial and temporal analysis of landscape patterns. *Landscape Ecology* **1** (4): 21-30.
- Turner, MG.; Gardner, RH.; Oneill, RV. 2001. *Landscape ecology in theory and practice: pattern and process*. University Wisconsin, US. 400 p.
- Van Dorp, D.; Opdam, PFM. 1987. Effects of patch size, isolation and regional abundance on forest bird communities. *Landscape Ecology* **1**:59–73.
- Vílchez, S.; Harvey, C.; Sánchez, D.; Medina, A.; Hernández, B.; Taylor, R. 2007. Diversidad y composición de aves en un agropaisaje de Nicaragua. In: Harvey, C.; Sáenz, JC (eds). *Evaluación y conservación de la biodiversidad en paisajes fragmentados de Mesoamérica*. INBio. Heredia, CR. 570-600 p.
- Wallis DeVries, ME. 2004. A quantitative conservation approach for the endangered butterfly *Maculinea alcon*. *Conservation Biology* **18** (2): 489-499.

4 ARTÍCULO I.

RESPUESTA DE LA DIVERSIDAD DE MURCIÉLAGOS A LA ESTRUCTURA Y COMPOSICIÓN DE UN AGROPAISAJE EN MATIGUÁS, NICARAGUA

Resumen

Los agropaisajes que dominan la región Mesoamericana pueden ser importantes para la conservación de algunas especies de animales y plantas, brindándoles hábitat y recursos. Sin embargo, se conoce poco sobre el efecto que la configuración o el arreglo espacial de los agropaisaje tienen sobre la conservación o la manutención de la biodiversidad. Este estudio exploró la respuesta de la comunidad de murciélagos a la composición y arreglo espacial de un agropaisaje en Matiguás, Nicaragua. El muestreo de la comunidad de murciélagos se realizó sobre seis tipos de hábitat que conforman la matriz agropecuaria, con ocho parcelas por hábitat, utilizando el método de captura con redes de niebla. La comunidad de murciélagos respondió de manera distinta a características de los hábitats y del agropaisaje en distintas escalas. Hubo un total de cinco características ecológicas de hábitat que estuvieron relacionadas con la riqueza, abundancia y diversidad de murciélagos y 13 características ecológicas del agropaisaje. Estas incluyeron el porcentaje de bosque secundario, porcentaje de cercas vivas, densidad de parches de potreros de baja cobertura, riqueza de la densidad de parches y el índice de diversidad de hábitat. Los murciélagos de diferentes gremios alimenticios respondieron a distintas características de hábitat y del paisaje a distintas escalas. Los murciélagos que necesitan cobertura boscosa para sus requerimientos (*p.e.*, forraje y refugio) respondieron de manera positiva a la diversidad de parches de hábitats, al porcentaje y densidad de charral, densidad de bosques secundarios y a la densidad de potreros de baja cobertura arbórea. Para conservar toda la comunidad de murciélagos se debe de asegurar que el agropaisaje conserve los parches de bosques secundarios y los bosques ribereños y mantenga la conectividad a través de cercas vivas, charrales o potreros con alta cobertura arbórea.

Palabras claves: arreglo espacial, conectividad escala, hábitat

4.1 Introducción

Es claro que el cambio de la cobertura boscosa producto de actividades humanas afecta negativamente la biodiversidad y los servicios ecosistémicos que presta. Estas transformaciones traen consigo cambios en la estructura de las comunidades de organismos nativos en paisajes naturales, provocando la colonización de especies invasoras y la reducción de las poblaciones de especies nativas y extinciones locales (Kattan 2002, Bennett 2004). La cobertura boscosa de Mesoamérica no está exenta de estos cambios; la alta diversidad de la región se está viendo amenazada por las actividades agropecuarias, lo cual resulta más preocupante cuando no se conoce qué porción de la diversidad nativa ha desaparecido en estos ambientes (Ranganathan y Daily 2008). Sin embargo, existen estudios que muestran que algunos de los elementos que componen los paisajes modificados como los fragmentos de bosques, los bosques ribereños, charrales y otras coberturas arbóreas albergan mucha biodiversidad y son capaces de mantener especies prioritarias para la conservación, amenazadas o que dependen de coberturas boscosas para sobrevivir (Saad y Petit 1992, Estrada y Coates-Estrada 1997, Hughes et ál. 2002, Schulze et ál. 2004, Harvey et ál. 2006).

Los agropaisajes en Mesoamérica podrían ser muy importantes en la conservación de la biodiversidad existente, puesto que las áreas protegidas no son suficientes para conservar la mayoría de la diversidad de la región, sobre todo porque muchas se encuentran aisladas y juntas representan menos del 10% del área total de la región (Harvey et ál. 2005, Harvey et ál. 2008, Ranganathan y Daily 2008, Vandermeer et ál. 2008). Además, los agropaisajes pueden fungir como corredores biológicos al conectar grandes coberturas boscosas o las mismas áreas protegidas, puesto que algunos elementos de estos paisajes pueden fungir como redes de conectividad que facilite el movimiento de muchas especies.

Muchos estudios han demostrado el valor de los agropaisajes en la manutención de la diversidad biológica y de los servicios ecosistémicos que brindan a los seres humanos (Saad y Petit 1992, Estrada y Coates-Estrada 1997, Hughes et ál. 2002, Hernández et ál. 2003, Cárdenas et ál. 2004, Schulze et ál. 2004, Tobar 2004, Harvey et ál. 2006). Sin embargo, se conoce poco sobre el efecto que la configuración o el arreglo espacial del agropaisaje tiene sobre la conservación y la manutención de la biodiversidad. Es necesario conocer cuál es el papel de la configuración del paisaje en la conservación de la diversidad biológica que persiste

en estos ambientes dado que esta información nos ayudará a saber cuáles diseños a nivel de paisaje mantienen biodiversidad y conservan procesos ecológicos (Harvey et ál. 2008, Ranganathan y Daily 2008) y también nos permitirá desarrollar estrategias más efectivas para conservar biodiversidad en los agropaisajes que dominan la región.

El efecto de la configuración espacial de un paisaje sobre la biodiversidad no es fácil de determinar. Hay estudios (*p.e.*, Goodwin y Fahrig 2002, Schiffler 2003, Gorresen y Willig 2004, Harvey et ál. 2006) que sugieren que especies diferentes pueden percibir el paisaje a distintas escalas y que esta percepción puede depender de la capacidad que la especie tenga para desplazarse. De esta manera, la respuesta de los organismos cambiaría según cambia su entorno y la escala a la que lo perciben (Turner 1989). Esto quiere decir que la habilidad de un agropaisaje de conservar biodiversidad podrá ser distinta para diferentes organismos. Esto hace más complejo el desarrollo de estrategias de conservación de la biodiversidad e implica que hace falta entender cómo cada grupo taxonómico responde a las características de los paisajes.

Los murciélagos son el grupo más diverso de los mamíferos y son de mucha importancia en la dinámica de los bosques tropicales (*p.e.* dispersión de semillas, polinización y depredación de insectos (Reid 1997). La diversidad de murciélagos en agropaisajes en parte está relacionada con los diferentes tipos de hábitat presentes, ya que cada hábitat difiere en los recursos alimentarios, composición florística y diversidad estructural que les caracteriza. Por ejemplo en paisajes dominados por pasto en Cañas, Costa Rica, se ha determinado que la diversidad de murciélagos puede ser producto de las características propias de cada hábitat, por ejemplo, diversidad de la vegetación, cobertura del dosel, siendo los bosques secundarios y ribereños los más importantes en el paisaje estudiado (Montero y Sáenz, 2008). Además, varios estudios han mostrado que diferentes especies de murciélagos pueden responder de manera distinta a la composición y heterogeneidad de hábitats, por sus distintas capacidades de dispersión y requerimientos alimenticios. Por ejemplo, en México, encontraron que la abundancia de diferentes especies de murciélagos nectarívoros responde a la distribución y abundancia de recursos (flores) (Stoner et ál. 2008).

La composición y la estructura de los agropaisajes también parecen influir en la diversidad de murciélagos presentes. Por ejemplo la diversidad de murciélagos puede

responder a la cobertura del bosque, el tamaño de los fragmentos, grado de aislamiento y densidad de parches (Gorresen y Willig 2004, Montiel et ál. 2008). Además, puede ser producto de la heterogeneidad de coberturas arbóreas y de la estructura del paisaje (Jaberg y Guisan 2001).

Aunque se sabe que tanto aspectos de hábitat como las características de los paisajes pueden ser importantes en determinar la diversidad de murciélagos, existen pocos estudios que han examinado la combinación de características de hábitat y del paisaje en el mismo estudio. Además, existen pocos estudios que exploren no sólo la relación de la comunidad de murciélagos con la proporción de remanentes de bosque en el paisaje, sino también la importancia de otros elementos recurrentes en agropaisajes, como cercas vivas y potreros con distintas densidades de árboles, que conforman la matriz y que funcionan como hábitat para la biodiversidad remanente.

El presente estudio tiene por objetivo explorar cómo la comunidad de murciélagos responde a la composición y estructura del hábitat y del agropaisaje en Matiguás, Nicaragua. Además, el estudio pretende identificar si los murciélagos responden o no por igual a las variables medidas en el paisaje y los hábitats en función de sus requerimientos de alimentación y uso de hábitat y explorar si estas respuestas se manifiestan a múltiples escalas del agropaisaje.

Se espera que con el conocimiento generado por este estudio se ayude a entender mejor los patrones de la comunidad de murciélagos en un agropaisaje mesoamericano y cuáles características o variables del paisaje explican la diversidad taxonómica y funcional de este grupo de organismos. En la región mesoamericana el predominio de estos paisajes agropecuarios, se debe al crecimiento poblacional y la demanda de recursos. Estudios de este tipo son importantes porque nos ayudarán, en la medida de lo posible, a diseñar y manejar agropaisajes que favorezcan la conservación, manteniendo hábitats adecuados para las especies y la conexión entre áreas de conservación.

4.2 Materiales y métodos

4.2.1 Descripción del área de estudio

El estudio se realizó en la subcuenca del río Bul Bul del Municipio de Matiguás, Departamento de Matagalpa, Nicaragua (85°27' N, 12°50' W), con un área aproximada de 9200 km² (Figura 1). La zona de vida según la clasificación del mapa de ecosistemas de Nicaragua es bosque semideciduo (Meyrat 2000), con una temperatura promedio de 27 °C y una precipitación anual que oscila entre los 1800 y los 2000 mm (Inifom 2005). La principal actividad en la zona es la ganadería de doble propósito (Ruiz et ál. 2005). El agropaisaje tiene un área de 160.12 km².

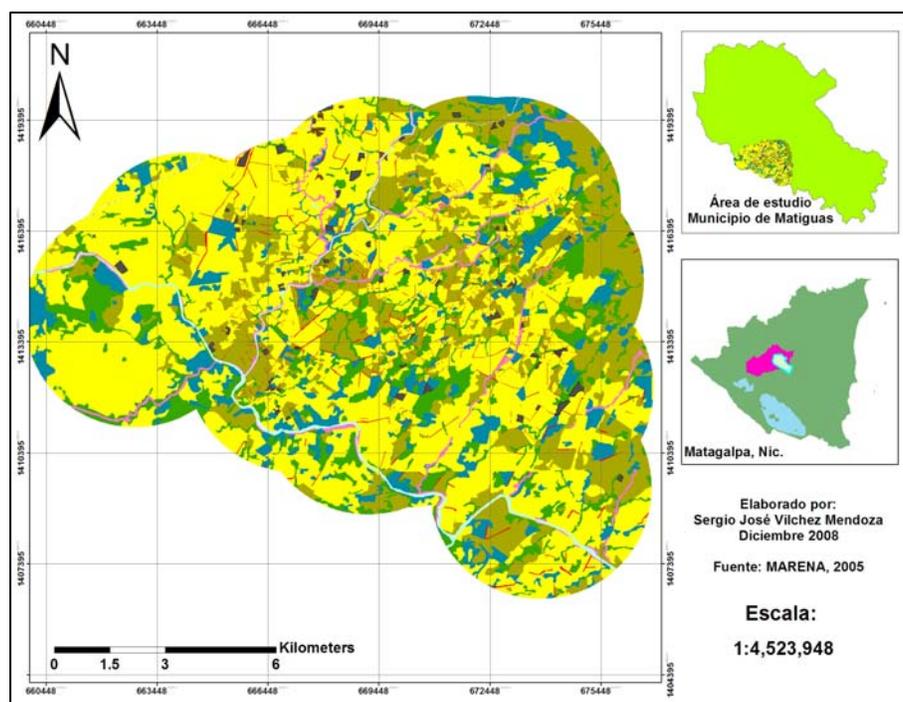


Figura 1. Mapa de ubicación del área de estudio, Municipio de Matiguás, Departamento de Matagalpa, Nicaragua.

4.2.2 Metodología

4.2.2.1 Muestras de la comunidad de murciélagos

El estudio de la biodiversidad de murciélagos se realizó de junio 2003 a julio 2004 en 6 tipos de hábitats: bosques secundarios (BS), bosques ribereños (BR), charrales (CH), cercas vivas (CV), potreros de alta cobertura arbórea (PAC), cobertura de 16-25% definidos con base

en la distribución de frecuencias de cobertura) y potreros de baja cobertura arbórea (PBC, cobertura de 1-5%). A través de una imagen Ikonos (2002) se seleccionaron al azar, para cada hábitat, ocho parcelas de 1 ha, para un total de 48 parcelas, en las cuales se realizó el muestreo de los murciélagos (Figura 2).

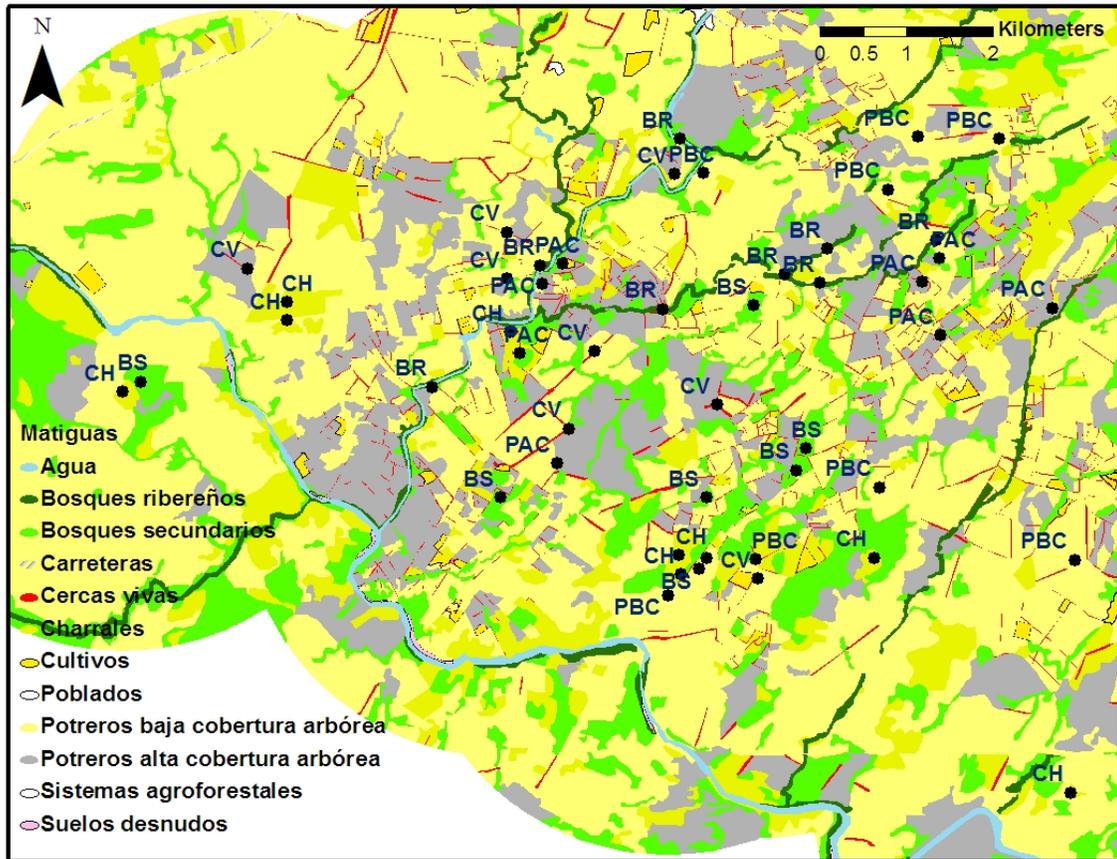


Figura 2. Ubicación de los puntos de muestreo en el agropaisaje de Matiguás, Nicaragua ($n = 48$ parcelas/6 hábitats).

Los datos de diversidad de murciélagos fueron obtenidos por el Proyecto FRAGMENT (Evaluación del impacto de árboles en la productividad de las fincas y la conservación de la biodiversidad regional en paisajes fragmentados, 2001-2004), en el cual el autor fue un investigador principal.

La caracterización de la diversidad de murciélagos se realizó a través de la captura con redes de niebla (12 x 2.5 m y 1.5 cm de luz de malla). En cada parcela, se ubicaron 8 redes de niebla a una distancia de 50 m en distintas direcciones (norte, noreste, este, sureste, oeste, noroeste y sur oeste) (Figura 3).

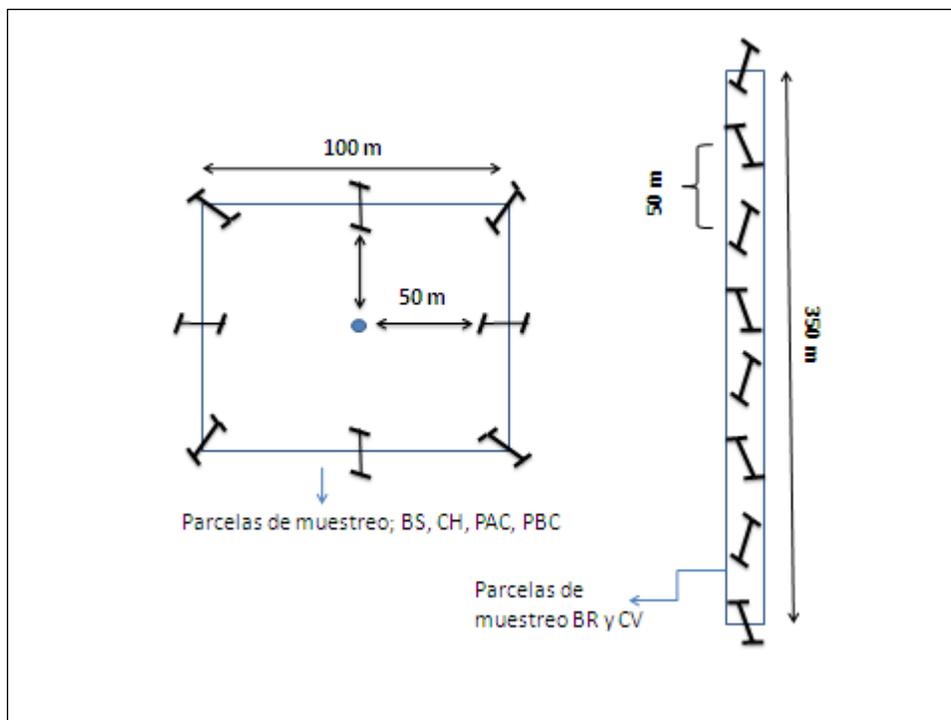


Figura 3. Arreglo espacial de las redes de niebla en los distintos hábitats, para caracterizar la diversidad de murciélagos en el agropaisaje de Matiguás, Nicaragua. BS = bosque secundario; BR = bosque ribereño; CH = charral; CV = cercas vivas; PAC = potrero de alta cobertura arbórea; PBC = potrero de baja cobertura arbórea.

El esfuerzo de captura fue de 96 horas-red por parcela y 768 horas-red por hábitat (Medina et ál. 2007), muestreada durante dos días consecutivos, de seis de la tarde hasta las 12 de la media noche. Cada especie fue clasificada según su gremio alimenticio (frugívoro, insectívoro, nectarívoro, hematófago, carnívoro y omnívoro). Los gremios se clasificaron según Reid (1997) y Laval y Rodríguez (2002).

Se calculó la riqueza, abundancia e índices de diversidad y equidad de Shannon para cada una de las 48 parcelas. Además se calculó la abundancia y riqueza de cada gremio alimenticio a nivel de parcelas (especies e individuos frugívoros, insectívoros y nectarívoros) y gremios de usos de hábitats (especies e individuos de murciélagos de bosque y generalistas).

4.2.2.2 Caracterización de la estructura y composición del hábitat

Para determinar la estructura y composición del hábitat se midieron distintas variables de vegetación en cada parcela donde se muestrearon los murciélagos (Cuadro 1). Las mediciones se hicieron en parcelas de 0.1 ha (20 m x 50 m) en los bosques secundarios, charrales, potreros de alta cobertura arbórea y baja cobertura arbórea. En estas parcelas se

identificaron y se midieron los árboles con diámetros mayores o iguales a 10 cm de diámetro a la altura del pecho (dap). Además, se identificaron los árboles con diámetros menores o iguales a 10 cm de dap y arbustos leñosos con una altura mayor a 1.5 m, a través de la ubicación de 3 subparcelas de 5 x 10 m (0.005 ha), con excepción de las cercas vivas, que presentaron un solo estrato (Cuadro 1). Estas subparcelas se ubicaron en dos esquinas opuesta de la parcela 0.1 ha y una en el centro (Sánchez et ál. 2005).

En los bosques ribereños se estableció una parcela de 100 x 10 m (0.1 ha) donde se midieron los árboles con $\text{dap} \geq 10$ cm de dap y tres subparcelas de 5 x 10 m para medir los árboles menores o iguales a 10 cm de dap así como los arbustos. Para las cercas vivas se hizo un censo total de los árboles mayores o iguales a 10 cm de dap en 500 m lineales con un área efectiva de 0.1 ha (500 x 2 m). En los hábitats de potreros con alta y baja cobertura se realizaron adicionalmente parcelas de 100 x 100 m (1 ha) para medir los árboles mayores o iguales a 10 cm de dap (Sánchez et ál. 2005). Para cada parcela se calculó la altura promedio de los árboles y el área basal en m^2/ha ($\text{dap}^2 \times \pi/4 \times 10000$). Además se realizaron tres transectos de 100 m donde se contabilizaban los árboles con flores y frutos (especies y abundancia).

Cuadro 1. Variables de hábitat que se midieron en los seis diferentes tipos de hábitats (bosque secundario (BS), bosque ribereño (BR), charral (CH), potrero alta cobertura arbórea (PAC) y potrero baja cobertura arbórea (PBC)) para conocer su relación con la diversidad de los murciélagos en el agropaisaje de Matiguás, Nicaragua. Todas las variables fueron medidas en parcelas de 0.1 ha, con 8 repeticiones por cada tipo de hábitat.

| Variables | | | |
|--------------|---|------------|--|
| Composición | | Estructura | |
| Código | Descripción | Código | Descripción |
| Rarb | Número de especies de árboles > 10 cm de dap | dap | Diámetro altura del pecho (cm) |
| SHDIarb | Índice de diversidad de Shannon de árboles > 10 cm de dap | Narb | Número de individuos de árboles >10 cm de dap |
| SHEIarb | Índice de equidad de Shannon de árboles > 10 cm de dap | Narbustos | Número de individuos de árboles < 10 cm de dap y arbustos mayores a 1.5 metros de altura |
| Rarbustos | Número de especies de árboles < 10 cm de dap y arbustos mayores a 1.5 metros de altura | AP | Altura promedio (metros) |
| SHDIarbustos | Índice de diversidad de Shannon de árboles < 10 cm de dap y arbustos mayores a 1.5 metros de altura | AB | Área basal (m ² /ha) |
| SHEIarbustos | Índice de equidad de Shannon de árboles < 10 cm de dap y arbustos mayores a 1.5 metros de altura | Nfrutos | Número de individuos de árboles fructificando en un transecto de 100m |
| Rfrutos | Número de especies de árboles fructificando en un transecto de 100m | Nflores | Número de individuos de árboles floreciendo en un transecto de 100m |
| Rflores | Número de especies de árboles floreciendo en un transecto de 100m | | |

4.2.2.3 Caracterización de la estructura y composición del paisaje

Para caracterizar la estructura y composición del paisaje se utilizó un mapa existente, elaborado por Useche (2006), en el cual se caracterizaron ocho tipos de hábitats basados en el Sistema de Clasificación de Cobertura de la Tierra (LCCS) realizado por Di Gregorio y Jansen (FAO 1998). Este mapa fue digitalizado a una escala 1:5000, a través de la interpretación visual de una imagen Ikonos del año 2003 con una resolución de 1 m al suelo y una resolución espectral de 3 bandas.

Como los hábitats identificados en el mapa realizado por Useche (2006) no eran idénticos a la clasificación de hábitats utilizada por el proyecto FRAGMENT, fue necesario redigitalizar el mapa asignando sólo las categorías que FRAGMENT utilizó para los muestreos de biodiversidad a los distintos tipos de hábitat ya establecidos por Useche.

De esta manera, se recategorizó el mapa de Useche con los usos de suelo utilizados por el proyecto FRAGMENT y se completó la digitalización del área de influencia del estudio

para las métricas de paisaje (16000 ha). Con el fin de tener un mínimo de error en el cálculo de las métricas, se completó la digitalización de las áreas con sombra o nubes con una imagen Áster (2007) con una resolución de 15 m al suelo. La redigitalización se hizo a una escala 1:5000 con un área mínima de mapeo de 0.5 ha, a excepción de las cercas vivas. Las cercas vivas fueron digitalizadas con base en todas las cercas identificadas en la imagen a la escala 1:5000. La categoría de ‘mosaico’ en la clasificación de Useche se reclasificó como potrero de alta cobertura arbórea, aunque ésta tuviera más porcentaje (>30%) que el designado en el proyecto FRAGMENT para esta categoría (16 a 25%). En total se clasificaron 12 tipos de suelo en el paisaje, ocho para la caracterización del paisaje (Cuadro 2) y cuatro más que corresponden a cuerpos de agua, suelo desnudo, caminos y poblados.

Cuadro 2. Criterios de digitalización y reclasificación de los usos de suelo utilizados por el proyecto FRAGMENT en el agropaisaje de Matiguás, Nicaragua.

| Hábitat | Criterios utilizados para identificar este hábitat en base a la imagen Ikono (2003) | Criterios del proyecto FRAGMENT |
|--------------------------------|--|---|
| Bosque secundario | Cobertura arbórea totalmente cerrada, dominada por un estrato superior y árboles emergentes | Cobertura arbórea totalmente cerrada, no se incluyeron los bosques ribereños en esta categoría |
| Bosque ribereño | Cobertura arbórea totalmente cerrada, dominada por un estrato superior y árboles emergentes en las riberas de los ríos con un ancho mínimo de 5 m a cada lado y uno máximo de 40 m | Cobertura arbórea totalmente cerrada con un largo mínimo de 350 m y 10 m mínimo de ancho a un lado del cauce o 5 m en ambos lados del cauce |
| Charrales | Cobertura arbórea abierta, dominada por arbustos. | Altura promedio del dosel: entre 3 m y 10 m. Tamaño mínimo de 100 m x 100 m |
| Cerca viva | Líneas de árboles que limitan parcelas o fincas | Línea de árboles que separan límites de potreros o fincas |
| Potrero alta cobertura arbórea | Potreros con árboles dispersos que mantienen una cobertura arbórea >16% | Potreros con árboles que mantiene entre 16% - 25% de cobertura |
| Potrero baja cobertura arbórea | Potreros con árboles dispersos entre 1% - 5% de cobertura | Potreros con árboles que mantienen entre 1% - 5% de cobertura |
| Sistema agroforestales | Cobertura vegetal tipo cultivo (homogénea) con la presencia de un estrato arbóreo superior | |
| Cultivos | Cobertura vegetal tipo cultivo (homogéneo) | |

Para caracterizar el agropaisaje a distintas escalas y conocer a cuál de éstas la diversidad de murciélagos responde, se transformó el mapa vectorial de Matiguás a raster con un tamaño de pixel de dos metros. Luego para cada una de las 48 parcelas (donde se había caracterizado la biodiversidad) se elaboraron círculos de 100, 250, 500, 1000, 1500, 2000,

2500 y 3000 m con la herramienta *Buffer* del ArcGis 9.2. Estos círculos (desde aquí en adelante llamados ‘buffers’, Figura 4) sirven para determinar la escala a la que se quiere observar la relación de la biodiversidad de murciélagos y las variables del paisaje. La herramienta de ‘buffer’ permite que cada buffer herede los atributos del *feature class* fuente, en este caso las parcelas. Luego se procedió a cortar el mapa de uso del suelo con cada uno de los ‘buffers’ de cada una de las parcelas, utilizando para ello el *script Split grid* en Arcview 3.3.

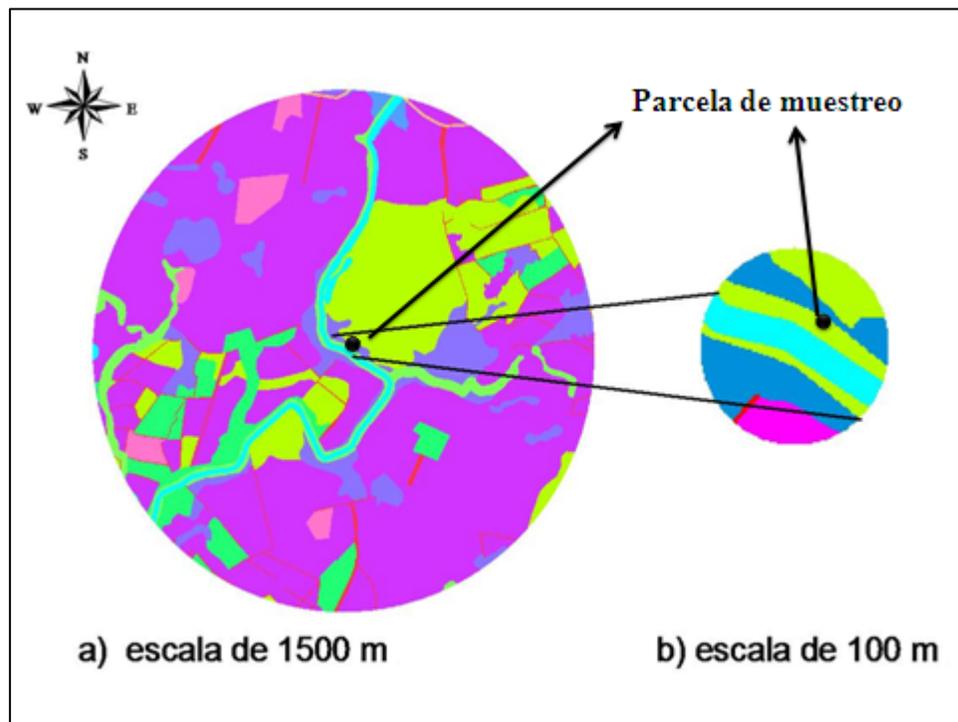


Figura 4. Ejemplo de la caracterización del agropaisaje de Matiguás, Nicaragua alrededor en una parcela de bosque ribereño a distintas escalas (a: 1500 m; b: 100 m). Para cada uno de los 48 parcelas, se hizo una caracterización a ocho escalas (solamente dos están mostradas aquí).

Una vez con todos los archivos de mapas cortados (para cada una de las 48 parcelas en cada una de las escalas) en los distintos tamaños de buffer, se procedió a caracterizar el agropaisaje a través de cálculos de métricas, con el programa Fragstat 3.3, que puedan estar explicando los patrones de diversidad de murciélagos en el mismo. Para poder calcular las métricas en cada buffer, se elaboraron directorios de las ubicaciones físicas de cada archivo para hacer el *Batch file*; además se incluyó el archivo de los códigos de usos de suelo (*Class property file*) y se utilizó la regla de 8 celdas del vecino más cercano para el cálculo de las

métricas en cada buffer; esta regla indica hasta donde se considera el área de un parche (Cuadro 3).

Cuadro 3. Caracterización de la composición del agropaisaje de Matiguás, Nicaragua en cada una de las escalas evaluada en cada una de las 48 parcelas, usando el programa Fragstat 3.3. Cada una de estas variables fue calculada a escalas diferentes (100, 250, 500, 1000, 1500, 2000, 2500 y 3000 m).

| Código | Descripción (en cada buffer alrededor de la parcela) | Comentarios |
|-----------------|--|--|
| PLANDBR | Porcentaje de cobertura de bosque ribereño | El porcentaje del área de cada buffer que se encuentra bajo bosque ribereño |
| PLANDBS | Porcentaje de cobertura de bosque secundario | El porcentaje del área de cada buffer que se encuentra bajo bosque secundario |
| PLANDCH | Porcentaje de cobertura de bosque charral | El porcentaje del área de cada buffer que se encuentra bajo charral |
| PLANDCV | Porcentaje de cobertura de cerca viva | El porcentaje del área de cada buffer que se encuentra bajo cercas vivas |
| PLANDPAC | Porcentaje de cobertura de potrero de alta cobertura arbórea | El porcentaje del área de cada buffer que se encuentra bajo potrero de alta cobertura arbórea |
| PLANDPBC | Porcentaje de cobertura de potrero de baja cobertura arbórea | El porcentaje del área de cada buffer que se encuentra bajo potrero de baja cobertura arbórea |
| PDBR | Densidad de parches de bosque ribereño | Número de parches de bosques ribereño en cada buffer, estandarizado a 100 ha. La ecuación se expresa como: $PD = N/A$ ($10000m^2$)*(100ha), donde N = numero de parches; A = área (m^2). Esta estandarización facilita la comparación entre buffer de distintos tamaños. |
| PDBS | Densidad de parches de bosque secundario | Número de parches de bosques secundario en cada buffer, estandarizado a 100 ha |
| PDCH | Densidad de parches de charral | Número de parches de charral en cada buffer, estandarizado a 100 ha |
| PDCV | Densidad de parches de cercas vivas | Número de parches de cercas vivas en cada buffer, estandarizado a 100 ha |
| PDPAC | Densidad de parches de potreros alta cobertura | Número de parches de potrero de alta cobertura arbórea en cada buffer, estandarizado a 100 ha |
| PDPBC | Densidad de parches de potreros baja cobertura | Número de parches de potrero de baja cobertura arbórea en cada buffer, estandarizado a 100 ha |
| PRD | Riqueza de la densidad de parches | Número de diferentes tipos de parches presentes en cada buffer, estandarizado a 100 ha. La ecuación se expresa como $PRD = m/A$ ($10000 m^2$)*(100 ha) donde; m = numero de distintos tipos de parches; A= área. Esto facilita la comparación entre los buffer de distintos tamaños. |
| SHDI | Índice de diversidad de hábitat | El índice de Shannon de diversidad de hábitat, calculado por cada buffer, es calculado en base al número de tipos de hábitats presentes y el área relativa de cada hábitat |
| SHEI | Índice de equidad de hábitat | El índice de equidad de hábitat, calculado por cada buffer, es calculado en base a la proporción de área que ocupa cada tipo de hábitats en el buffer y el número de parches de cada tipo de hábitat. |

Se utilizó la extensión ‘*Identify features within a distance*’, para calcular la distancia del uso de suelo más cercano (BS, BR, CH, CV, PAC, PBC) a cada uno de las 48 parcelas de muestreo (Cuadro 4). Es una medida dada del centro de la parcela al borde del uso de suelo más cercano.

Cuadro 4. Variables que miden el grado de conectividad o aislamiento de cada una de las 48 parcelas de muestreo con los distintos hábitats a su alrededor, calculadas con la extensión Patch analysis 3.12 y Identify features within a distance en Arcview 3.3, para cada una de las 48 parcelas.

| Código | Descripción | Comentarios |
|---------------|---|--|
| DSTBS (m) | Distancia al bosque secundario más cercano | Mide la distancia en línea recta del centro de la parcela al borde de bosque secundario más cercano |
| DSTBR (m) | Distancia al bosque ribereño más cercano | Mide la distancia en línea recta del centro de la parcela al borde de bosque ribereño más cercano |
| DSTCH (m) | Distancia al charral más cercano | Mide la distancia en línea recta del centro de la parcela al borde de charral más cercano |
| DSTCV (m) | Distancia a la cerca viva más cercana | Mide la distancia en línea recta del centro de la parcela al borde de cercas vivas más cercano |
| DSTPAC (m) | Distancia al potrero alta cobertura más cercano | Mide la distancia en línea recta del centro de la parcela al borde del potrero de alta cobertura arbórea más cercano |
| DSTPBC (m) | Distancia al potrero baja cobertura más cercano | Mide la distancia en línea recta del centro de la parcela al borde del potrero de baja cobertura arbórea más cercano |

Para el cálculo de la distancia entre la parcela y el hábitat más cercano se utilizó la distancia del borde del parche de hábitat donde se ubica la parcela al borde del siguiente parche más cercano, por ser la distancia mínima recorrida por un animal al cruzar de un parche a otro en línea recta (Figura 5).

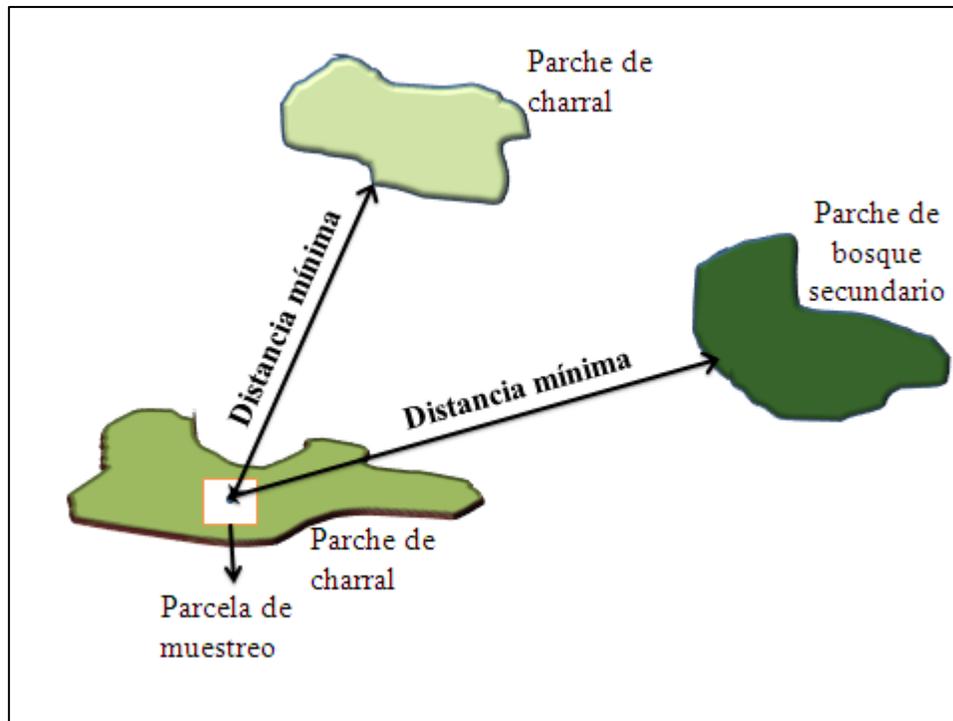


Figura 5. Esquema de la medida de conectividad de parches aislados medida como la distancia mínima que un animal puede cruzar en línea recta de un parche a otro.

4.2.2.4 Distribución espacial de las parcelas de muestreo y correlación espacial de las variables que describen la comunidad de murciélagos en el agropaisaje.

Para conocer el tipo de distribución espacial de las parcelas de muestreo de acuerdo a su posición geográfica, se calculó el coeficiente de correlación de Moran I. Este índice determina el patrón de distribución espacial de las parcelas, ya que permite calcular un valor (índice) y valores críticos para determinar el grado de estructura espacial, si el índice se aproxima a 1 la distribución de las parcelas es agrupada, en cambio si se acerca a -1 indica que la distribución es dispersa. La hipótesis a probar es que "hay agrupación espacial (estructura espacial y por tanto autocorrelación)". Para un nivel de significancia 0.05 la hipótesis se rechaza si el valor de Z cae fuera del rango de distribución de los valores de Z (- 1.96 a 1.96).

Debido a la sobreposición espacial entre los buffer (> 1500 m) en el agropaisaje se sospechó falta de independencia en las variables respuesta (*p.e.*, riqueza, abundancia, diversidad). Se determinó la correlación espacial de las variables respuestas mediante la realización de análisis de autocorrelación espacial (Fortin et ál. 1989, Jonsen y Fahrig 1997). Para esto se ajustaron modelos mixtos, a través de la función de correlación de los errores utilizando el modelo de correlación lineal espacial (*Linear spatial correlation*). Esto nos

permite estimar un coeficiente de correlación espacial (*range*) de las variables y determinar hasta qué distancia las variables respuestas tiene independencia espacial.

4.2.2.5 *Correlación de las variables de composición del agropaisaje.*

Producto de la sobreposición espacial entre los buffer (> 1500 m) donde se calcularon las métricas de composición del agropaisaje, se realizó un análisis de correlación de *Spearman* entre el valor de una variable de composición del agropaisaje a su escala mínima (100 m) con el valor de la misma variable a las otras escalas (250, 500, 1000, 1500, 2000, 2500, 3000 m). Con esto se pretendió explorar la escala de paisaje donde una variable de composición puede brindar información independiente de la relación con la comunidad de escarabajos coprófagos y no caer en la redundancia de la información proporcionada por la métrica en distintos buffer producto de la correlaciones debido a la sobreposición de los buffer.

4.2.2.6 *Relación de la estructura y composición del hábitat y del agropaisaje con la diversidad de los distintos atributos de la comunidad de murciélagos*

Para explorar las respuestas de la comunidad de murciélagos (riqueza, abundancia, diversidad de murciélagos) con las características de composición del agropaisaje medidas en distintas escalas, se realizaron análisis de correlación simples, calculando el coeficiente de correlación de *Spearman*.

Luego para determinar cuáles variables de estructura y composición del hábitat y del agropaisaje están determinando la diversidad de murciélagos en Matiguás, se realizaron modelos de regresión múltiple, en los cuales las variables de estructura y composición del paisaje y de los hábitats fueron las variables regresoras y las variables de la estructura de la comunidad de murciélagos (*p.e.*, riqueza, abundancia, diversidad y hábitos alimenticios) fueron las variables de respuesta.

Se realizaron tres modelos de regresión múltiple; en el primer modelo se incluyeron las variables de hábitat (Cuadro 1) para ver cuáles de ellas explicaban patrones de la comunidad de murciélagos; el segundo modelo se realizó con todas las variables de composición del paisaje que fueron medidas a distintas escalas (Cuadro 3); y el tercer modelo se realizó con las variables de estructura del paisaje (Cuadro 4).

La selección de variables finales de cada uno de estos tres modelos se realizó a través del método *backward*. Este método comienza por considerar como incluidas en el modelo a todas las variables disponibles y se van eliminando de una en una según su capacidad explicativa. Las variables regresoras en los modelos pueden presentar efecto de colinealidad cuando dos o más variables presentan una relación lineal; esto puede producir estimaciones inestables de sus coeficientes, aunque si la colinealidad es producto de la estructura de las variables en el ambiente no habría problema por ser esta su naturaleza. El método de selección de modelos de *backward*, utilizado en la retención de las variables en cada uno de los modelos, supone eliminar las variables que están ocasionando colinealidad o inestabilidad en el modelo. En este caso, si la relación de la pendiente (positiva o negativa) de alguna variable regresora en el modelo era de carácter dudoso (*p.e.* la relación encontrada entre una variable regresora y la respuesta no indica una relación lógica) se procedió a revisar cada una de éstas en modelos de regresión simples, para ver si el cambio del signo de la pendiente era producto de la combinación con otras variables, permitiendo así eliminar la variable que causa el efecto de colinealidad o procedencia dudosa de la pendiente, o si era producto de valores extremos o una relación directa entre la variable respuesta y la regresora.

El resultado final de cada modelo fueron todas las variables (estructura y composición de hábitat y paisaje) que tienen un efecto importante como un conjunto sobre la diversidad de murciélagos.

Una vez obtenidas las variables de cada uno de los modelos, se construyó y se corrió un modelo final, en el cual se esperó obtener las variables regresoras de hábitat y/o de paisaje que expliquen los patrones de murciélagos. El conjunto de variables regresoras retenidas en el modelo final fueron las variables encontradas en el paisaje que en conjunto tienen un efecto directo sobre la comunidad de murciélagos en el agropaisaje.

El criterio utilizado para determinar la estabilidad del modelo de regresión lineal múltiple fue el valor del Cuadrado Medio del Error (CME). Si éste era la mitad del Error Cuadrático Medio de Predicción (ECMP) el modelo fue considerado estable, si era igual el modelo fue considerado mucho más confiable y en el caso que no cumplió estos criterios el modelo no podría ser usado como un modelo de carácter predictivo.

Este procedimiento se realizó para cada una de las variables respuestas (riqueza, abundancia, índice de diversidad, índice de equidad, gremios alimenticios y uso de hábitats).

4.2.2.7 Determinación de la escala a la que responden los patrones de diversidad de la comunidad de murciélagos.

Los organismos pueden responder a distintas variables medidas a distintas escalas, por lo que es importante determinar la escala apropiada mediante la selección de una variable medida a ciertas escalas que tenga un peso importante en la explicación de los patrones de diversidad dentro del modelo. Por lo tanto, para encontrar la escala apropiada a la que los patrones de diversidad de murciélagos responden, se procedió a revisar las variables de composición del paisaje medidas a distintas escalas (Cuadro 3) que quedaron retenidas en el modelo final, producto de la combinación de los primero tres modelos de regresión. Como el modelo incluyó a todos las escalas en su desarrollo, al ver el modelo en detalle y el peso de cada variable, se nota cuales escalas salieron más importantes. Esto se observa con la proporción del cuadrado medio (CM) de cada variable en cada uno de los modelos, buscando aquella variable o conjunto de variables que aportara más del 50% en la explicación del modelo final.

4.3 Resultados

4.3.1 Características del paisaje

El agropaisaje de Matiguás está muy alterado y dominado por pasturas y parches de bosques secundarios, ribereños, charrales y cercas vivas. Los potreros de baja cobertura arbórea son el uso de suelo más predominante, representando el 50% del área total, en comparación con los potreros de alta cobertura arbórea que representan solamente el 21%. Los hábitats que mantienen mayor diversidad de fauna, según los resultados del Proyecto FRAGMENT, son los que están menos representados en el agropaisaje: los bosques secundarios solamente cubren el 12%, los bosques ribereños el 1.96% y los charrales el 10%. Las cercas vivas son muy comunes (con más de 368 cercas detectadas) pero por su forma lineal representan solamente 1.47% del agropaisaje (Cuadro 5).

Cuadro 5. Estructura espacial del agropaisaje de Matiguás, Nicaragua, en base a una imagen Ikonos (2003).

| Tipo de cobertura de suelo | Área total (ha) | % de área total | No. de parches | Tamaño medio del parche (ha) | Desviación estándar | Índice de forma |
|------------------------------------|------------------------|------------------------|-----------------------|-------------------------------------|----------------------------|------------------------|
| Bosques secundarios | 2034.20 | 12.70 | 342 | 5.95 | 12.73 | 1.90 |
| Bosques ribereños | 306.05 | 1.91 | 72 | 4.25 | 5.15 | 3.02 |
| Charrales | 1613.26 | 10.07 | 282 | 5.72 | 8.85 | 1.58 |
| Cercas vivas | 235.81 | 1.47 | 368 | 0.64 | 1.15 | 3.69 |
| Potreros de alta cobertura arbórea | 3371.34 | 21.05 | 341 | 9.89 | 40.93 | 1.59 |
| Potreros de baja cobertura arbórea | 8087.64 | 50.50 | 404 | 20.02 | 74.41 | 1.52 |
| Sistemas agroforestales | 14.79 | 0.09 | 6 | 2.47 | 1.96 | 1.41 |
| Cultivos | 131.53 | 0.82 | 63 | 2.09 | 1.64 | 1.43 |
| Suelos desnudos | 11.31 | 0.07 | 6 | 1.88 | 1.38 | 2.48 |
| Agua | 186.78 | 1.17 | 3 | 62.26 | 83.27 | 4.71 |
| Carreteras | 18.11 | 0.11 | 2 | 9.06 | 2.54 | 12.47 |
| Poblados | 3.53 | 0.02 | 1 | 3.53 | 0.00 | 1.85 |
| Total | 16014.34 | 100 | 1890 | 8.65 | 40.54 | 2.5709 |

El agropaisaje es muy heterogéneo; está compuesto por 1890 parches, con muchos parches pequeños (el promedio de tamaño de parches es 8.65 ha). Solamente los potreros de baja cobertura arbórea representan parches grandes. Los bosques secundarios y charrales tienen un tamaño promedio de parche de 5 ha y los bosques ribereños de 4 ha. Las cercas vivas son los hábitats con menor tamaño promedio de parche (0.64 ha.), pero son el hábitat con mayor presencia, dado que están representadas por 368 parches distribuidos en todo el agropaisaje (Cuadro 5). El índice de forma varió entre hábitats, sin embargo es notorio observar que los charrales tienen una forma más regular que los bosques secundarios y el resto de hábitats.

La distancia mínima promedio en línea recta del centro de las 48 parcelas de muestreo a los bordes de parches vecinos de los distintos hábitats varió. En general los parches donde se realizaron los muestreos están más distantes de los bosques ribereños que de los otros hábitat que componen el agropaisaje ya que estos están colindando principalmente con los potreros de alta cobertura arbórea. Sin embargo, las parcelas muestreadas de potrero de baja cobertura arbórea son los que se encuentran más cerca del resto de hábitats (Figura 8).

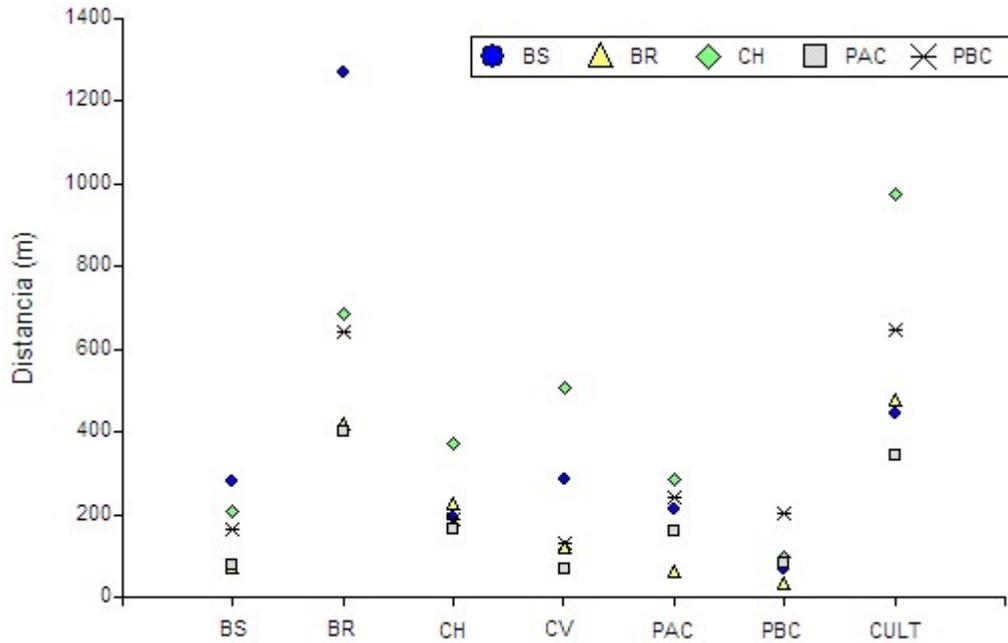


Figura 6. Distancia mínima promedio del centro de las parcelas de muestreo a los bordes de los parches más cercanos de los distintos hábitats (BS = bosque secundario; BR = bosque ribereño; CH = charral; CV = cercas vivas; PAC = potrero de alta cobertura arbórea; PBC = potrero de baja cobertura arbórea) en el agropaisaje de Matiguás, Nicaragua ($n = 8$ réplicas por cada hábitat).

4.3.2 Características del agropaisaje a distinta escalas

Los porcentajes de cobertura (o abundancia) de cada uno de los hábitats varían según la escala a la que se esté observando el patrón. Los potreros de alta y baja cobertura arbórea mostraron una tendencia a cubrir un mayor porcentaje del paisaje a medida que aumenta la escala. En cambio, los bosques secundarios ribereños y charrales mostraron una tendencia a ser un menor porcentaje del paisaje a medida que aumenta la escala. A partir de una escala de 1000 m, el porcentaje de los hábitats se estabilizó (Figura 9).

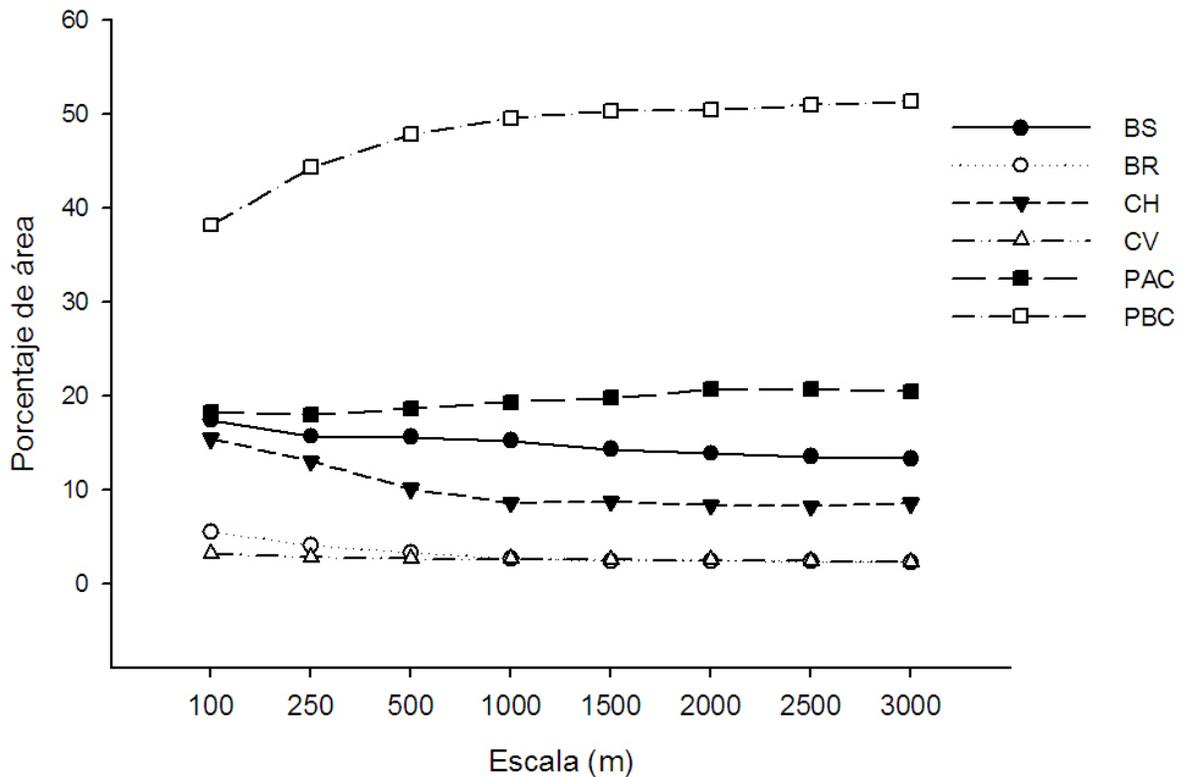


Figura 7. Promedio del porcentaje de cobertura de cada uno de los hábitats alrededor de las parcelas de muestreo medidos a distintas escalas en el agropaisaje de Matiguás ($n=8$ repeticiones/6 hábitats). B100 = escala de paisaje a 100 m de radio; B250 = escala del paisaje a 250 m de radio y así sucesivamente hasta una escala de paisaje a 3000 m de radio. BS = bosque secundario; BR = bosque ribereño; CH = charral; CV = cercas vivas; PAC = potrero de alta cobertura arbórea; PBC = potrero de baja cobertura arbórea.

La densidad de parches (número de parches por área) promedio de cada tipo de hábitat alrededor de las 48 parcelas de muestreo, indica que el paisaje es menos fragmentado a medida que se aumenta la escala; es decir, existe un menor número de parches de cada tipo de hábitat conforme aumenta el área, dominando siempre los potreros de baja cobertura arbórea. Además, estas diferencias a escalas distintas varían según el hábitat (Figura 8). El mayor número de parches de hábitat es notoria hasta aproximadamente los 500 m de radio, puesto que al aumentar más la escala la densidad se mantiene constante (por arriba de los 1000 m), principalmente para los bosques ribereños y charrales (Figura 10).

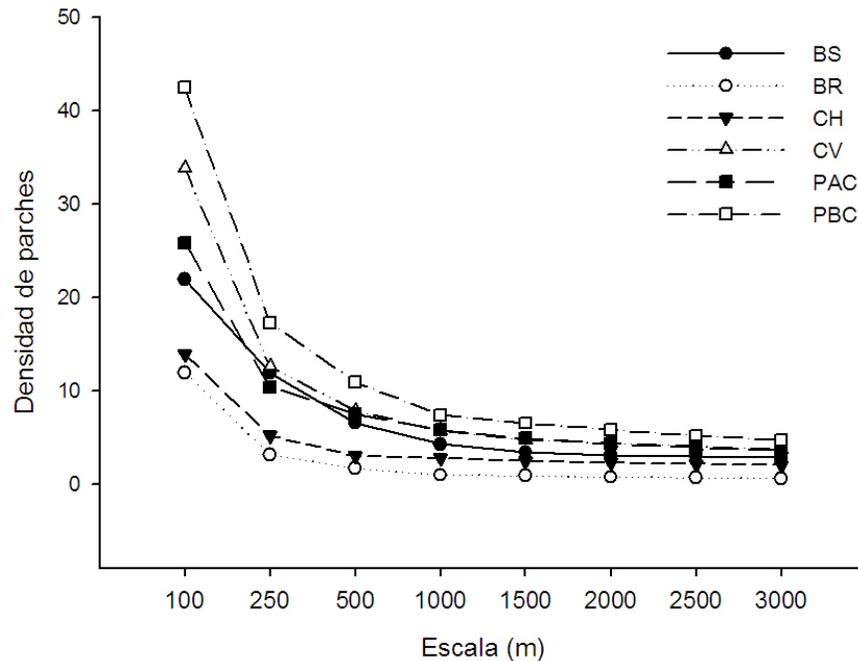


Figura 8. Promedio de la densidad de parches de cada tipo de hábitat alrededor de las parcelas de muestreo en el agropaisaje de Matiguás, Nicaragua, visto a distintas escalas ($n=8$ parcelas/ 6 hábitat). BS = bosque secundario; BR = bosque ribereño; CH = charral; CV = cercas vivas; PAC = potrero de alta cobertura arbórea; PBC = potrero de baja cobertura arbórea.

4.3.3 Correlación de las variables de composición medidas a distintas escalas

Las variables de composición del agropaisaje medidas a distintas escalas demostraron una tendencia a estar menos correlacionadas entre sí a medida que se aumentó la escala donde son medidas. El punto de caída de las curvas fue distinto para cada una de las variables. A medida que las medidas se obtienen a escalas más grandes el coeficiente de correlación baja hasta llegar a estabilizarse, aunque para algunas variables la correlación sigue disminuyendo (Figura 11). Por ejemplo, el porcentaje de bosque secundario y bosque ribereño tienen a estabilizar la correlación a una escala de 1000 m. En cambio, el índice de diversidad de parches de hábitats a la escala de 3000 m no muestra una correlación (Figura 11 a, c, e). Estas variaciones en las correlaciones de las métricas que caracterizan la composición del agropaisaje indican que las relaciones encontradas entre la composición del agropaisaje en distintas escalas y los atributos de la comunidad de murciélagos deben de ser robustas (no hay confundimiento en la respuesta de los organismos a variables del agropaisaje medido a distintas escalas).

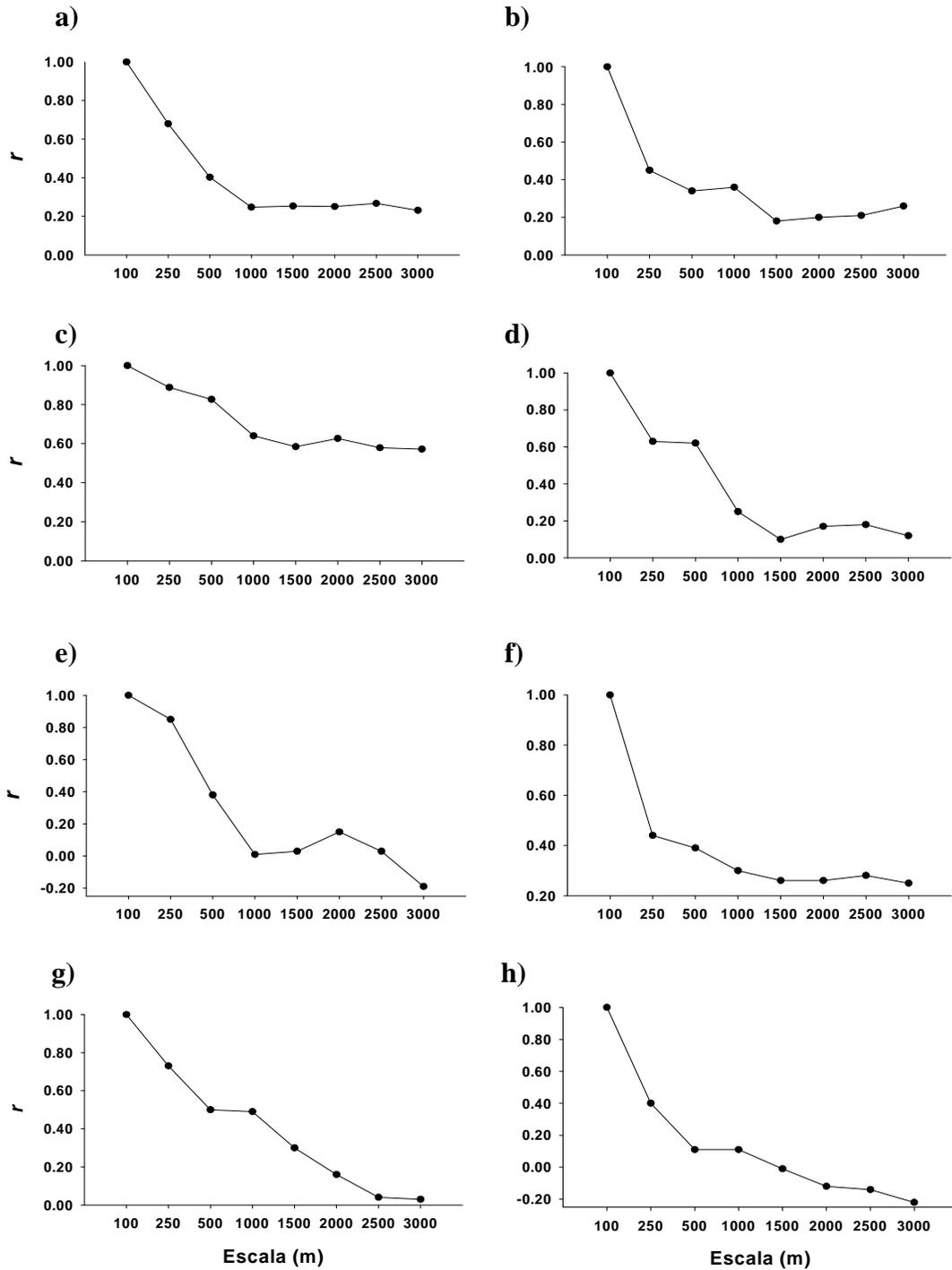


Figura 9. Coeficientes de correlación de Spearman producto de la correlación del valor de una variable de composición medida a una escala de 100 contra el valor de la misma variable medida en distintas escalas (250, 500, 1000, 1500, 2000, 2500, 3000). Cada grafico representa la correlación de una variable: a) porcentaje de bosques secundario; b) densidad de parches de bosques secundarios; c) porcentaje de bosque ribereño; d) densidad de la riqueza de parches; e) índice de diversidad de hábitats; f) índice de equidad de hábitats; g) porcentaje de potrero de baja cobertura arbórea; y h) densidad de parches de potreros de baja cobertura arbórea.

4.3.4 Correlación espacial de las parcelas de muestreo para cada una de las medidas de diversidad de murciélagos

La distancia promedio de las parcelas de muestreo varía según el tipo de hábitats. Sin embargo, todas las parcelas de los distintos hábitats están a una distancia promedio mayor a los 3000 m (Cuadro 6).

Cuadro 6. Distancia promedio de las parcelas de muestreo según el hábitats en el agropaisaje de Matiguás, Nicaragua (n = 8 parcelas/6 hábitat).

| Hábitat | Promedio (m) | Mínimo | Máximo |
|----------------|---------------------|---------------|---------------|
| BS | 3726 | 151 | 11774 |
| BR | 3483 | 211 | 9580 |
| CH | 4828 | 212 | 11916 |
| CV | 3633 | 225 | 11296 |
| PAC | 3723 | 211 | 10809 |
| PBC | 4218 | 225 | 11197 |

En general las 48 parcelas de muestreo tuvieron una distribución aleatoria en el paisaje, y cuando se realiza el patrón de distribución por cada uno de los hábitats muestreados en el agropaisaje tienen la misma tendencia. Aunque los bosques secundarios tienden a presentar una distribución agrupada, tienen independencia espacial (Figura 10). Estos resultados muestran que no existe autocorrelación espacial y confirman el valor de independencia en la distribución de las parcelas de muestreo necesario para la ejecución de análisis espaciales (regresiones múltiples).

Los análisis de autocorrelación espacial indican que cada atributo (abundancia, riqueza y diversidad) de la comunidad de murciélagos respondió a una distancia mínima de autocorrelación diferente para cada atributo, es decir, la distancia a la que dos parcelas dejan de tener abundancias, riqueza y diversidad autocorrelacionadas es distinta para cada atributo de la comunidad de murciélagos y a partir de estas distancia la autocorrelación espacial deja de existir (Cuadro 7).

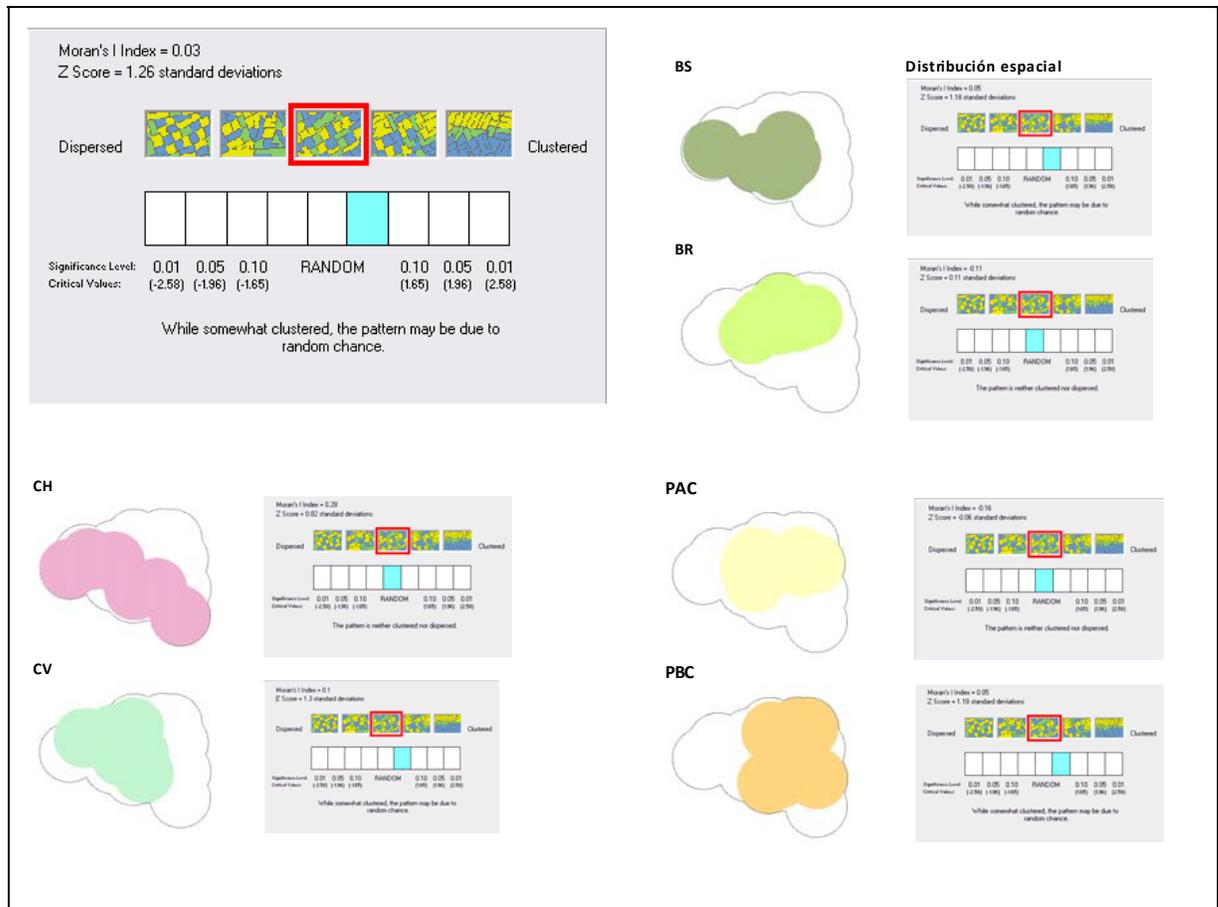


Figura 10. Índice de correlación espacial de Moran y tendencia de la distribución espacial de las 48 parcelas en general y para las ocho parcelas de cada tipo de hábitat (BS = bosque secundario; BR = bosque ribereño; CH = charral; CV = cercas vivas; PAC = potrero de alta cobertura arbórea; PBC = potrero de baja cobertura arbórea). El marco rojo de la figura muestra la distribución de las parcelas, además se muestran los niveles de significancia de la prueba.

Cuadro 7. Distancia máxima de la autocorrelación espacial de las características de la comunidad de murciélagos medidas en el agropaisaje de Matiguás, Nicaragua. Función de correlación de los errores, utilizando el modelo de correlación lineal espacial (Linear spatial correlation), ($n = 8$ parcelas \times 6 hábitats = 48 parcelas).

| Variable respuesta | Distancia geográfica (m) | probabilidad |
|--|---------------------------------|---------------------|
| Riqueza de murciélagos | 401.65 | 0.0001 |
| Abundancia de murciélagos | 744.94 | 0.0001 |
| Índice de diversidad de murciélagos | 389.43 | 0.0001 |
| Índice de equidad de murciélagos | 662.6 | 0.0001 |
| Gremios alimenticios | | |
| Riqueza de frugívoros | 401.65 | 0.0001 |
| Abundancia de frugívoros | 599.92 | 0.0001 |
| Riqueza de nectarívoros | - | - |
| Abundancia de nectarívoros | 661.89 | 0.0229 |
| Riqueza de insectívoros | 212.42 | 0.0001 |
| Abundancia de insectívoros | 151.09 | 0.0005 |
| Gremios de uso de hábitat | | |
| Riqueza de Especies de bosque | 151.09 | 0.0324 |
| Abundancia de especies de bosque | 151.09 | 0.0333 |
| Riqueza de especies generalistas | 401.65 | 0.0001 |
| Abundancia de murciélagos generalistas | 1121.26 | 0.0001 |

4.3.5 Caracterización de la comunidad de murciélagos

Se capturaron un total de 3084 murciélagos de 39 especies, con un esfuerzo de muestreo de 4992 horas/red. La comunidad de murciélagos estuvo dominada por cuatro especies; *Sturnira lilium* (30.7% del total de capturas; frugívoros); *Artibeus jamaicensis* (24.6%; frugívoros); *Glossophaga soricina* (13.6%; nectarívoros) y *Uroderma bilobatum* (6%; frugívoros), que en conjunto representaron el 74.9% de todas las capturas. Se registraron dos nuevas especies de murciélagos para Nicaragua: *Molossops greenhalli* y *Lonchorhina aurita*. Tres especies están registradas que están en la Lista Roja de la UICN para Nicaragua: *Vampyrum spectrum*, *Diphylla ecaudata* y *Choeroniscus godmani* (Medina et ál. 2007). Los murciélagos frugívoros representan el 76% de las capturas totales.

4.3.5.1 Relación general entre diferentes tipos de hábitat y la comunidad de murciélagos

Como fue reportado por Medina et ál. (2007), hubieron diferencias en la riqueza ($F_{5, 42} = 2,67$, $P = 0,03$), abundancia ($H_{5, 42} = 13.47$, $P = 0,02$) e índices de equidad ($F_{5, 42} = 2,84$, $P = 0,03$) de murciélagos en los diferentes tipos de hábitats estudiados, pero no hubo diferencias

entre hábitats con respecto al índice de diversidad de murciélagos (Cuadro 8). La riqueza fue mayor en bosques ribereños que en potreros de baja cobertura arbórea. La abundancia fue mayor en bosques ribereños y cercas vivas que en bosques secundarios y potreros de baja cobertura arbórea. El índice de diversidad de murciélagos fue mayor en bosques secundario, charral y potreros de baja cobertura arbórea que en cercas vivas.

Cuadro 8. Comparación de la riqueza promedio de especies, abundancia, diversidad y equidad de murciélagos phyllostomidos por parcela (\pm SE) en seis tipos de hábitats (N = ocho repeticiones/hábitat) en el agropaisaje de Matiguás, Nicaragua. (Tomado de Medina et ál. 2007). BS = bosque secundario; BR = bosque ribereño; CH = charral; CV = cercas vivas; PAC = potrero de alta cobertura arbórea; PBC = potrero de baja cobertura arbórea. Letras distintas en la misma fila indican diferencias significativas ($p < 0.05$).

| Variable | BS | BR | CH | CV | PAC | PBC |
|------------------------------------|----------------------------|----------------------------|-----------------------------|----------------------------|-----------------------------|---------------------------|
| Riqueza | 8.25 \pm 0.96 ab | 10.50 \pm 1.09 a | 8.00 \pm 0.60 ab | 8.50 \pm 0.98 ab | 8.25 \pm 0.94 ab | 5.63 \pm 1.05 b |
| Abundancia | 38.63 \pm 6.51 bc | 82.88 \pm 19.76 a | 50.13 \pm 8.56 abc | 87.50 \pm 34.44 a | 84.00 \pm 28.38 ab | 28.13 \pm 5.6 c |
| Índice de diversidad de Shannon | 0.71 \pm 0.04 | 0.73 \pm 0.05 | 0.70 \pm 0.04 | 0.59 \pm 0.04 | 0.63 \pm 0.04 | 0.58 \pm 0.08 |
| Índice de equidad | 0.80 \pm 0.03 a | 0.72 \pm 0.02 ab | 0.78 \pm 0.04 a | 0.66 \pm 0.04 b | 0.71 \pm 0.04 ab | 0.80 \pm 0.04 a |
| Número de especies de frugívoros | 5.13 \pm 0.58 bc | 7.38 \pm 0.68 a | 5.75 \pm 0.45 abc | 6.25 \pm 0.7 ab | 5.63 \pm 0.68 abc | 3.88 \pm 0.72 c |
| Número de individuos de frugívoros | 28.00 \pm 5.16 bc | 69.75 \pm 17.07 a | 37.50 \pm 6.64 abc | 55.63 \pm 11.02 a | 76.25 \pm 27.91 ab | 24.63 \pm 5.04 c |
| Riqueza de nectarívoros | 1.50 \pm 0.27 | 1.75 \pm 0.25 | 1.63 \pm 0.18 | 1.50 \pm 0.19 | 1.25 \pm 0.16 | 1.00 \pm 0.19 |
| Abundancia de nectarívoros | 6.00 \pm 1.79 ab | 6.75 \pm 1.77 a | 10.50 \pm 3.38 a | 28.63 \pm 22.66 a | 2.88 \pm 0.52 b | 2.75 \pm 0.7 b |

Los gremios alimenticios también variaron; la riqueza ($F_{5, 42} = 3.29, p = 0.014$) y abundancia ($H_{5, 42} = 14.11, p = 0.015$) de murciélagos frugívoros fue mayor en bosques ribereño que en bosques secundarios y potrero baja cobertura arbórea, además, las cercas vivas tuvieron mayor riqueza y abundancia de frugívoros que los potreros de baja cobertura arbórea (Cuadro 8). La riqueza de nectarívoro no varió entre hábitats, en cambio, la abundancia de nectarívoros ($H_{5, 42} = 12.17, p = 0.03$) fue mayor en bosques ribereños, charrales, cercas vivas y potreros de alta cobertura arbórea que en potreros de baja cobertura arbórea (Cuadro 8).

4.3.6 Respuesta de la diversidad de murciélagos a la estructura y composición del agropaisaje

4.3.6.1 Correlaciones simples entre variables de composición del agropaisaje, con la comunidad de murciélagos

Las correlaciones simples de la comunidad de murciélagos con las variables de composición del agropaisaje no presentaron relaciones significativas (Figura 13). Sin embargo, estas enseñan la posible variación en la respuesta de la comunidad de murciélagos a las características del paisaje en distintas escalas.

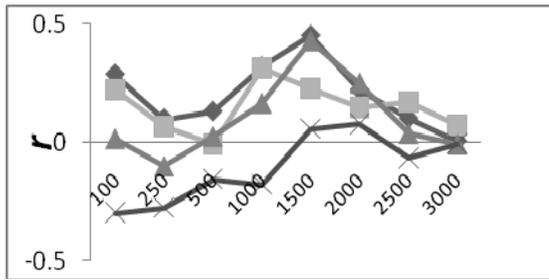
4.3.6.2 Respuesta de la comunidad de murciélagos a las variables de hábitat y del paisaje con la comunidad de murciélagos

Los resultados de los modelos de regresión que se presentan en esta sección corresponden al modelo combinado producto de los tres modelos realizados con las variables de hábitat, estructura y composición del agropaisaje (Los modelos de regresiones que son los precursores a este modelo se encuentran en Anexo 1).

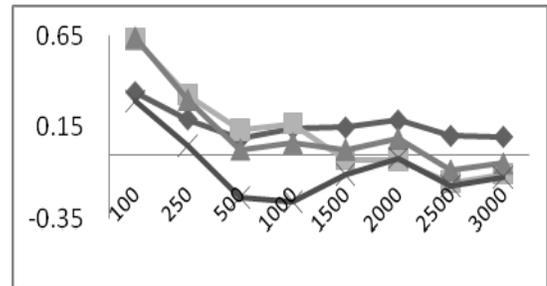
Las regresiones múltiples finales mostraron que la comunidad de murciélagos respondió tanto a variables de hábitat, como a variables de composición y estructura del paisaje, pero las variables importantes fueron diferentes para diferentes medidas de la comunidad de murciélagos. Además, estas respuestas se dieron en múltiples escalas, desde variables medidas a la escala de hábitat (< 100 m) hasta variables de composición del paisaje a una distancia de 3000 m.

La riqueza de murciélagos en el paisaje fue explicada por una característica de hábitat y cinco variables de composición del agropaisaje (Cuadro 9), que juntos explicaron el 57% de la variación. La riqueza de densidad de parches medida a 1500 m de radio fue la variable que mayor explicó la relación en el modelo, seguida por el porcentaje de cercas vivas a una escala de 500 m; ambas relaciones fueron positivas y juntas explicaron el 69% del total de la suma de cuadrados de todo el modelo (Cuadro 10). Las otras cuatro características explicaron el restante 35.4% de la riqueza de murciélagos.

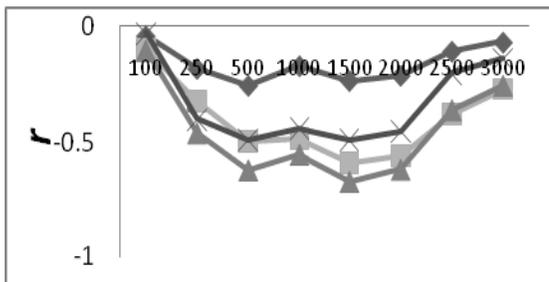
a). Riqueza de la densidad de parches



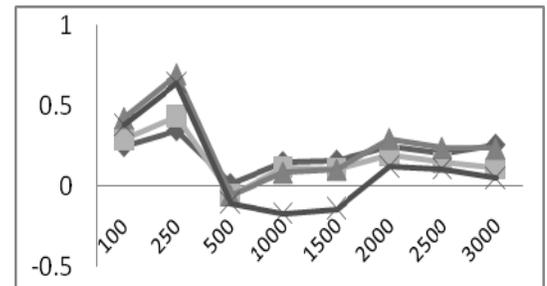
b). Índice de diversidad de usos de suelo



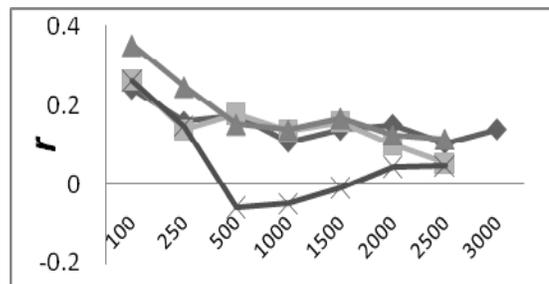
c). Porcentaje de bosques secundario



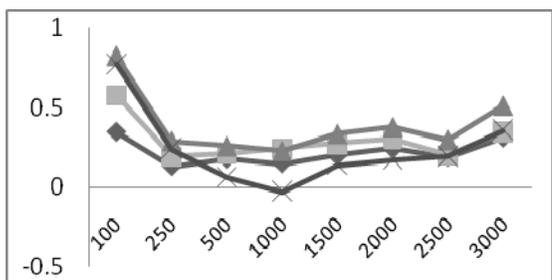
d). Densidad de parches de bosque secundarios



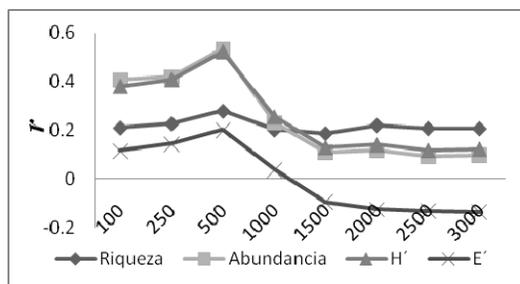
e). Porcentaje de bosque ribereño



f). Densidad de parches de bosque ribereño



g). Porcentaje de cercas vivas



h). Densidad de parches de cercas vivass

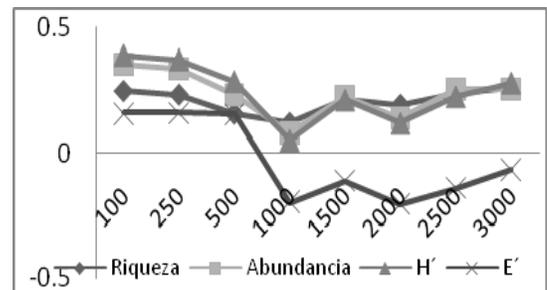


Figura 11. Coeficiente de correlación de Spearman (r) entre la riqueza, abundancia e índices de diversidad (H') y equidad de Shannon (E') de murciélagos con variables de composición del agropaisaje. Los valores en el eje X representan la escala (100 m, 250 m, etc.) a la que fueron medidas las variables de composición del agropaisaje.

Cuadro 9. Coeficientes de determinación, para cada modelo de regresión múltiple entre variables de hábitat, composición y estructura del agropaisaje con la riqueza, abundancia, e índices de diversidad (H') y equidad de murciélagos (E'). ECMP = Error cuadrático medio de predicción; CM error = cuadrado medio del error. Las abreviaciones de los variables incluidas en los modelos están presentadas en Anexo 2.

| Variable de respuesta | R ² | R ² ajust | ECMP | CM error | Modelo |
|-----------------------|----------------|----------------------|--------|----------|---|
| Riqueza | 0.57 | 0.50 | 6.55 | 4.67 | $= -17.32 - 0.15(Nflores) + 0.15(PlandBS1000m) + 1.16(PlandCV500m) - 1.22(PDCH1500m) + 0.04(PDPBC100m) + 21.87(PRD1500m) + \varepsilon_i$ |
| Abundancia | 0.58 | 0.49 | 7.97 | 4.67 | $= 12.23 + 0.18(Rarb) - 0.96(SHDIarbustos) - 0.33(AB2) + 0.79(PLANDCV500m) - 0.39(PDCV2000m) + 0.03(PDPBC100m) + 10.18(SHDI1000m) - 28.36(SHEI1500m) + \varepsilon_i$ |
| H' | 0.63 | 0.57 | 0.1316 | 0.0847 | $= -7.13 - 0.041(AB) - 0.0019(DSTPBC) - 0.477(PDCH1500m) - 0.0523(PDPAC1000m) + 0.062(PDPBC1000m) + 4.97(PRD1500m) + \varepsilon_i$ |
| E' | 0.48 | 0.40 | 0.01 | 0.01 | $= 0.41 + 0.03(SHDIarbusto) - 0.03(Rflores) + 0.01(Nflores) - 0.14(PDCH2500m) - 0.0016(PDPAC1000m) + 0.46(SHDI2000m) + \varepsilon_i$ |

El modelo que mejor explicó la abundancia de murciélagos estuvo compuesto por seis características de composición del paisaje y dos características de hábitat y explicó el 58% de la abundancia de murciélagos (Cuadro 9). El porcentaje de cercas vivas a una escala de 500 m, la diversidad de parches a una escala de 1000 m y la equidad de parches a una escala de 1500 m fueron las variables que mejor explicaron la respuesta de los murciélagos; las primeras dos variables estuvieron relacionados positivamente con la abundancia de murciélagos, mientras que la equidad de parches tuvo una relación negativa (Cuadro 10).

El índice de diversidad de murciélagos fue explicado por ocho características de las cuales dos son de hábitat y las otras de composición; la proporción explicada fue de 63% (Cuadro 9). La riqueza de la densidad de parches a una escala de 1500, la densidad de parches de charral a la misma escala y el índice de equidad de parches a la misma escala fueron los variables con más poder explicativo, explicando el 78.6% (Cuadro 10). Solamente la densidad de parches de charrales presentó una relación negativa con el índice de diversidad de murciélagos.

La equidad de murciélagos fue explicada por seis características de las cuales tres fueron de hábitat y las otras de composición del agropaisaje. La proporción explicada fue del 48%. La densidad de parches de potreros de alta cobertura a una escala de 100 m explicó el 23% de la variación de los datos y estaba negativamente relacionado (Cuadro 10), las otras variables explican el 34% restante.

Cuadro 10. Variables de paisaje y de hábitats que explicaron los patrones de la diversidad de murciélagos en los modelos de regresión múltiple presentados en Cuadro 8. %SC= porcentaje de la suma de cuadrados; Pendiente= pendiente de la variable en el modelo; p= probabilidad de la variable en el modelo. Número con negritas indican variables con mayor peso en el modelo. La descripción de las variables regresoras se encuentra en Anexo 2.

| Variables | Riqueza | | | Abundancia | | | H' | | | E' | | |
|--------------|--------------|-----------|--------|--------------|-----------|--------|--------------|-----------|--------|--------------|-----------|--------|
| | % SC | Pendiente | P |
| Constante | - | -17.32 | 0.0001 | - | 12.23 | 0.0037 | - | -7.1326 | 0.0002 | - | 0.41 | 0.0758 |
| *Rarb | - | - | - | 5.97 | 0.18 | 0.0239 | - | - | - | - | - | - |
| SHDIarbustos | - | - | - | 3.87 | -0.96 | 0.0657 | - | - | - | 7.69 | 0.03 | 0.0238 |
| Rflores | - | - | - | - | - | - | - | - | - | 7.69 | -0.03 | 0.0211 |
| Nflores | 4.91 | -0.15 | 0.0181 | - | - | - | - | - | - | 3.85 | 0.01 | 0.0703 |
| AB | - | - | - | 3.75 | -0.33 | 0.0699 | 5.96 | -0.0417 | 0.0134 | - | - | - |
| DSTPBC | - | - | - | - | - | - | 7.98 | -0.0019 | 0.0049 | - | - | - |
| PLANDBS1000m | 7.10 | 0.15 | 0.0051 | - | - | - | - | - | - | - | - | - |
| PLANDCV500m | 24.66 | 1.16 | 0.0001 | 12.21 | 0.79 | 0.0017 | - | - | - | - | - | - |
| PDCH1500m | 6.76 | -1.22 | 0.0061 | - | - | - | 20.74 | -0.4775 | 0.0001 | - | - | - |
| PDCH2500m | - | - | - | - | - | - | - | - | - | 9.62 | -0.14 | 0.0064 |
| PDCV2000m | - | - | - | 2.86 | -0.39 | 0.1118 | - | - | - | - | - | - |
| PDPAC1000 | - | - | - | - | - | - | 6.70 | -0.0523 | 0.0092 | 23.08 | -0.0016 | 0.0001 |
| PDPBC100m | 16.71 | 0.04 | 0.0001 | 7.55 | 0.03 | 0.0117 | - | - | - | - | - | - |
| PDPBC1000m | - | - | - | - | - | - | 9.68 | 0.0629 | 0.0021 | - | - | - |
| PRD1500m | 44.92 | 21.87 | 0.0001 | - | - | - | 37.75 | 4.957 | 0.0001 | - | - | - |
| SHDI1000m | - | - | - | 12.23 | 10.18 | 0.0017 | - | - | - | - | - | - |
| SHDI2000m | - | - | - | - | - | - | - | - | - | 5.77 | 0.46 | 0.0413 |
| SHEI1500m | - | - | - | 17.78 | -28.36 | 0.0002 | 20.31 | 8.0173 | 0.0001 | - | - | - |

4.3.6.2.1 Respuesta de los gremios alimenticios de los murciélagos a las características del hábitat y del paisaje

Los gremios alimenticios respondieron en distintas maneras a las características de hábitat y de paisaje (estructura y composición) y aún entre el mismo gremio alimenticio, hubo diferencias entre las variables que influyeron en la abundancia y riqueza. Las especies de murciélagos frugívoros respondieron a una característica de estructura y seis de composición del agropaisaje, pero a ninguna variable de hábitat (Cuadro 11). El modelo explicó el 68% de la variación de los datos, de la cual el 85.5% de la variación fue explicada por la densidad de parches de potreros de baja cobertura arbórea y potreros de alta cobertura arbórea a una escala de 100 m, la riqueza de la densidad de parches a una escala de 1500 m, densidad de bosques ribereños a la misma escala y densidad de bosques secundarios a una escala de 3000 m. De

estas características, solamente la densidad de bosques ribereños mostró una relación negativa con la riqueza de murciélagos frugívoros (Cuadro 13).

La abundancia de murciélagos frugívoros estuvo relacionada con cuatro características de composición del agropaisaje que explicaron el 49% de la variación en el modelo. De éstas, la densidad de potreros de alta cobertura arbórea a una escala de 100 m y la riqueza de la densidad de parches a una escala de 1000 explicaron el 31.6% de la variación total, teniendo una relación positiva con la abundancia de murciélagos (Cuadro 13).

La riqueza de murciélagos nectarívoros fue explicada por tres características de hábitat y de composición del agropaisaje, la proporción explicada fue del 39%. De ésta el 22.85% estuvo explicado por la abundancia de árboles, diversidad de árboles y el área basal. De estas solamente el área basal presentó una relación negativa (Cuadro 13). La abundancia de murciélagos nectarívoros fue explicada por 6 variables (2 de hábitat y 4 del paisaje); la variable que explicó la mayor parte de la variación (24%) fue el índice de equidad de parches a una escala de 1500 m, con una relación negativa.

La riqueza de murciélagos insectívoros fue explicada por dos variables de hábitat y tres de composición del paisaje (Cuadro 11) que juntos solamente explicaron el 30% de la variación. De esto, el 35.1% de la variación total fue explicada por la riqueza de densidad de parches a una escala de 1500 m, la densidad de de potreros de baja cobertura arbórea a una escala de 250 m y el porcentaje de bosque secundario a una escala de 1000 m; todas estas relaciones fueron positivas (Cuadro 13).

La abundancia de murciélagos insectívoros fue explicada por un variable de hábitat y cuatro características de la composición del agropaisaje, en un modelo que explicó el 46% de la variación (Cuadro 11). De estas variables, el porcentaje de potreros de alta cobertura arbórea medido a una escala de 100 m, el porcentaje de cercas vivas a una escala de 250 m y la riqueza de arbustos explicaron el 38.2% de la variación total (Cuadro 13). El porcentaje de potrero de alta cobertura arbórea y la riqueza de arbustos tuvieron relación negativa con la abundancia de murciélagos insectívoros mientras que, el porcentaje de cerca viva tuvo una relación positiva.

Cuadro 11. Coeficientes de determinación, para cada modelo de regresión múltiple construido con los gremios alimenticios de murciélagos. ECMP = Error cuadrático medio de predicción; CM error = cuadrado medio del error. La descripción de las variables regresoras se encuentra en Anexo 2.

| Respuestas | R² | R² ajust | ECMP | CM error | Modelo |
|-------------------|----------------------|--------------------------------|-------------|---------------------|---|
| Rfrugiv | 0.68 | 0.62 | 6.73 | 1.56 | = -8.59+0.0036(DSTCH)-1.78(PDBR1500m)+2.19(PDBS3000m)-0.39(PDCV2000m)+0.03(PDPAC100m)+0.03(PDPBC100m)+7.76(PRD1500m)+ε _i |
| Nfrugiv | 0.49 | 0.44 | 5.07 | 3.65 | =-0.02-0.13(PLANDPAC3000m)+0.04(PDPAC100m)+0.03(PDPBC100m)+3.21(PRD1000m)+ε _i |
| Rnectar | 0.39 | 0.32 | 0.33 | 0.26 | =2.05+0.01(Narb)+0.35(SDHIarb)-0.12(AB)+0.01(PDPBC100m)-2.2(SHEI1000m)+ε _i |
| Nnectar | 0.56 | 0.50 | 3.8 | 1.92 | =14.62+0.09((Rarb)-0.9(SHDIarbusto)-0.25(AB)+0.07(PLANDBS1000m)+0.02(PLANDPAC100m)-17.76(SHEI1500m)+ε _i |
| Rinsec | 0.30 | 0.22 | 1.81 | 1.32 | =-2.87-(Narb)-0.05(Narbusto)-0.07(Nflores)+0.08(Nfrutos)-0.04(DAParb)+0.08(PLANDBS1000m)+0.05(PDPBC250m)+5.5(PRD1500m)-2.2(SHEI250m)+ε _i |
| Ninsec | 0.46 | 0.39 | 0.97 | 0.76 | =2.85-0.06(Rarbusto)-0.23(Rflores)-0.04(DAParb)-0.02(PLANDPAC100m)+0.24(PLANDCV250m)-0.01(PDBS100m)+ε _i |

4.3.6.2.2 Respuesta de los gremios de uso de hábitat de los murciélagos a las características del hábitat y del paisaje

Los gremios de uso de hábitat de los murciélagos respondieron de manera distinta a las características de hábitat como de estructura y composición del agropaisaje. En general, los modelos de abundancia y riqueza de generalistas tuvieron mayor poder explicativo que los modelos de especies de bosque (Cuadro 14). La riqueza de murciélagos de bosque respondió solamente a características de la composición del agropaisaje y no mostró ninguna relación con variables de hábitat. El modelo tuvo bajo poder explicativo, con un R² de solamente 0.21. El porcentaje y la densidad de parches de charrales a escalas de 250 y 100 m fueron las variables con mayor peso en el modelo y explicaron el 31.9% de la variación total; solamente la densidad de parches de charrales a escala de 100 m tuvo una relación negativa.

La abundancia de murciélagos de bosque fue explicada por cinco características de composición del agropaisaje, en un modelo que explicó el 45% de la variación encontrada. Los variables que mejor explicaron los patrones de abundancia de murciélagos fueron la densidad de parches de charrales, el índice de equidad de parches y la densidad de potreros bajas cobertura a escalas de 3000, 1500 y 500 m respectivamente, que juntos explicaron el 52% de la variación total. El índice de equidad de parches tuvo una relación negativa, las otras variables tuvieron relaciones positivas (Cuadro 15).

Cuadro 12. Variables de paisaje y de hábitat que explicaron los patrones de gremios alimenticios de murciélagos en el agropaisaje de Matiguás, Nicaragua. %SC= proporción de la suma de cuadrados; Pendiente= pendiente de la variable en el modelo; p= probabilidad de la variable en el modelo. Número con negritas indican variables con mayor peso en el modelo. La descripción de las variables regresoras se encuentra en Anexos 2.

| Variables | Especies frugívoros | | | Abundancia frugívoros | | | Especies nectarívoras | | | Abundancia nectarívoros | | | Especies insectívoras | | | Abundancia insectívoros | | |
|---------------|---------------------|-----------|--------|-----------------------|-----------|--------|-----------------------|-----------|--------|-------------------------|-----------|--------|-----------------------|-----------|--------|-------------------------|-----------|--------|
| | % de SC | Pendiente | P | % de SC | Pendiente | P | % de SC | Pendiente | P | % de SC | Pendiente | P | % de SC | Pendiente | P | % de SC | Pendiente | P |
| constante | | -8.59 | 0.0009 | - | -0.02 | 0.9928 | - | 2.05 | 0.024 | - | 14.62 | 0.0001 | - | -5.41 | 0.039 | - | 2.85 | 0.0001 |
| Rarb | - | - | - | - | - | - | - | - | - | 3.71 | 0.09 | 0.0691 | - | - | - | - | - | - |
| Narb | - | - | - | - | - | - | 7.97 | 0.01 | 0.024 | - | - | - | - | - | - | - | - | - |
| SHDIarb | - | - | - | - | - | - | 7.19 | 0.35 | 0.0316 | - | - | - | - | - | - | - | - | - |
| Rarbustos | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | 11.7 | -0.08 | 0.004 |
| Narbustos | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | 6.46 | -0.04 | 0.054 | - | - | - |
| SHDIarbustos | - | - | - | - | - | - | - | - | - | 6.64 | -0.9 | 0.0166 | - | - | - | - | - | - |
| Rflores | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - |
| Nflores | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - |
| Nfrutos | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - |
| DAParb | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | 1.19 | -0.02 | 0.4 | 6.05 | -0.04 | 0.0388 |
| AB | - | - | - | - | - | - | 7.69 | -0.12 | 0.0263 | 4.73 | -0.25 | 0.041 | - | - | - | - | - | - |
| DSTCH | 7.34 | 0.0036 | 0.0045 | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - |
| PLANDBS1000m | - | - | - | - | - | - | - | - | - | 3.35 | 0.07 | 0.0833 | 11.52 | 0.09 | 0.011 | - | - | - |
| PLANDPAC100m | - | - | - | - | - | - | - | - | - | 5.56 | 0.02 | 0.0274 | - | - | - | 14.22 | -0.02 | 0.0022 |
| PLANDPAC3000m | - | - | - | 4.96 | -0.13 | 0.0474 | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - |
| PLANDCV250m | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | 19.51 | 0.26 | 0.0004 |
| PDBS100m | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | 2.05 | -0.01 | 0.21 |
| PDBS3000m | 11.42 | 2.19 | 0.0006 | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - |
| PDBR1500m | 12.23 | -1.78 | 0.0004 | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - |
| PDCV2000m | 4.59 | -0.39 | 0.0223 | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - |
| PDPAC100m | 17.58 | 0.03 | 0.0001 | 21.19 | 0.04 | 0.0001 | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - |
| PDPBC100m | 26.49 | 0.03 | 0.0001 | 9.76 | 0.03 | 0.0065 | 5.73 | 0.01 | 0.0529 | - | - | - | - | - | - | - | - | - |
| PDPBC 250m | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | 11.59 | 0.05 | 0.011 | - | - | - |
| PRD1000m | - | - | - | 10.45 | 3.21 | 0.0049 | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - |
| PRD1500m | 17.79 | 7.76 | 0.0001 | - | - | - | - | - | - | - | - | - | 15.18 | 5.16 | 0.0041 | - | - | - |
| SHEI250m | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - |
| SHEI1000m | - | - | - | - | - | - | 6.46 | -2.2 | 0.0411 | - | - | - | - | - | - | - | - | - |
| SHEI1500m | - | - | - | - | - | - | - | - | - | 24.09 | -17.76 | 0.0001 | - | - | - | - | - | - |

Cuadro 13. Coeficientes de determinación, para cada modelo construido con los gremios de usos de hábitats. ECMP = Error cuadrático medio de predicción; CM error = cuadrado medio del error. La descripción de las variables regresoras se encuentra en Anexo 2.

| variable respuesta | R² | R² Ajust | ECMP | CM error | Modelo |
|---------------------------|----------------------|----------------------------|-------------|-----------------|--|
| Rbosque | 0.21 | 0.16 | 0.17 | 0.13 | $= -0.31+0.01(PLANDCH250m)-0.01(PDCH100m)+0.37(SHDI250m)+\varepsilon_i$ |
| Nbosque | 0.45 | 0.39 | 0.11 | 0.08 | $=0.87+0.01(PDBS250m)+0.5(PDCH3000m)-0.01(PDCV250m)+0.04(PDPBC500m)-3.14(SHEI1500m)+\varepsilon_i$ $= -17.1-0.15(AB)-0.17(Nflores)+0.17(Nfrutos)+0.12(PLANDBS1000m)+0.63(PLANDBR1000m)-0.03(PLANDCH250m)+1.18(PLANDCV500m)-2.37(PDBR1500m)-1.41(PDCH1500m)+0.03(PDPBC100m)+23.02(PRD1500m)+1.5(SHEI100m)+\varepsilon_i$ |
| Rgeneralistas | 0.83 | 0.77 | 3.99 | 2.01 | $=9.62+0.03(Narb)+1.23(SHDIarb)-0.42(AB)-0.13(Nflores)-0.23(PLANDBR500m)+0.68(PLANDCV500m5)-0.03(PDCV100m6)+0.03(PDPAC100m)+0.02(PDPBC100m)+12.9(SHD11000m)-33.87(SHEI1500m10)+\varepsilon_i$ |
| Ngeneralistas | 0.66 | 0.55 | 7.73 | 3.93 | |

Los modelos para murciélagos generalistas tuvieron un alto poder explicativo. La riqueza de murciélagos generalistas fue explicada por 12 variables, de las cuales tres características fueron de hábitat y el resto fueron de composición del agropaisaje (Cuadro 13). El modelo explicó 83% de la variación de los datos; de ésta el 58.2% fue explicada por la riqueza de la densidad de parches a una escala de 1500 m y el porcentaje de cercas vivas a 500 m, ambas variables tuvieron una relación positiva (Cuadro 14).

La abundancia de murciélagos generalistas en el uso de hábitats fue explicada por 11 variables de las cuales cuatro características son de hábitats y las otras de composición del agropaisaje. La proporción explicada en este modelo fue del 66%, de éste modelo, el 33.65% fue explicado por el índice de diversidad de parches y el índice de equidad de parches a 1000 y 1500 m respectivamente, el índice de diversidad de parches mostró una relación positiva mientras que, el índice de equidad de parches una relación negativa (Cuadro 13).

Cuadro 14. Variables de paisaje y de hábitats que explicaron los patrones de gremios de usos de hábitats en los modelos de regresiones reportadas en Cuadro 11. SC= suma de cuadrados; Pendiente= pendiente de la variable en el modelo; p= probabilidad de la variable en el modelo. Número con negritas indican variables con mayor peso en el modelo. La descripción de las variables regresoras se encuentra en Anexo 2.

| Variables | Especies de bosque | | | Individuos de bosque | | | Especies generalistas | | | Individuos generalistas | | |
|--------------|--------------------|-----------|--------|----------------------|-----------|--------|-----------------------|-----------|--------|-------------------------|-----------|--------|
| | % SC | Pendiente | P | % SC | Pendiente | P | % SC | Pendiente | P | % SC | Pendiente | P |
| Constante | - | -0.31 | 0.1288 | - | 0.87 | 0.0646 | - | -17.7 | 0.0001 | - | 9.62 | 0.0863 |
| *Narb | - | - | - | - | - | - | - | - | - | 3.27 | 0.03 | 0.0748 |
| SHDIarb | - | - | - | - | - | - | - | - | - | 2.58 | 1.23 | 0.1117 |
| AB | - | - | - | - | - | - | 1.68 | -0.15 | 0.072 | 3.73 | -0.42 | 0.058 |
| Nflores | - | - | - | - | - | - | 5.08 | -0.17 | 0.0027 | 3.91 | -0.13 | 0.0527 |
| Nfrutos | - | - | - | - | - | - | 4.47 | 0.17 | 0.0047 | - | - | - |
| PLANDBS1000m | - | - | - | - | - | - | 3.3 | 0.12 | 0.0136 | - | - | - |
| PlandBR500m | - | - | - | - | - | - | - | - | - | 3.22 | -0.23 | 0.0773 |
| PlandBR1000m | - | - | - | - | - | - | 8.47 | 0.63 | 0.0002 | - | - | - |
| PLANDCH250m | 17.8 | 0.01 | 0.003 | - | - | - | 1.59 | -0.03 | 0.0799 | - | - | - |
| PLANDCV500m | - | - | - | - | - | - | 21.3 | 1.18 | 0.0001 | 4.16 | 0.68 | 0.0459 |
| PDBS250m | - | - | - | 4.29 | 0.01 | 0.0768 | - | - | - | - | - | - |
| PDBR1500m | - | - | - | - | - | - | 5.98 | -2.37 | 0.0013 | - | - | - |
| PDCH100m | 14.1 | -0.01 | 0.0076 | - | - | - | - | - | - | - | - | - |
| PDCH1500m | - | - | - | - | - | - | 7.58 | -1.41 | 0.0004 | - | - | - |
| PDCH3000m | - | - | - | 18.9 | 0.5 | 0.0005 | - | - | - | - | - | - |
| PDCV100m | - | - | - | - | - | - | - | - | - | 5.60 | -0.03 | 0.0218 |
| PDCV250m | - | - | - | 9.22 | -0.01 | 0.0111 | - | - | - | - | - | - |
| PDPAC100m | - | - | - | - | - | - | - | - | - | 4.23 | 0.03 | 0.0443 |
| PDPBC100m | - | - | - | - | - | - | 7.96 | 0.03 | 0.0003 | 3.10 | 0.02 | 0.0825 |
| PDPBC500m | - | - | - | 25.8 | 0.04 | 0.0001 | - | - | - | - | - | - |
| PRD1500m | - | - | - | - | - | - | 36.9 | 23.02 | 0.0001 | - | - | - |
| SHDI250m | 8.69 | 0.37 | 0.0329 | - | - | - | - | - | - | - | - | - |
| SHDI1000m | - | - | - | - | - | - | - | - | - | 10.46 | 12.9 | 0.0024 |
| SHEI100m | - | - | - | - | - | - | 1.78 | 1.5 | 0.0644 | - | - | - |
| SHEI1500m | - | - | - | 18.9 | -3.14 | 0.0004 | - | - | - | 23.19 | -33.87 | 0.0001 |

4.4 Discusión

La comunidad de murciélagos respondió tanto a características de los hábitats presentes, como a la composición y estructura del paisaje alrededor, pero diferentes aspectos de la comunidad de murciélagos (*p.e.*, riqueza, abundancia y diversidad) respondieron de manera distinta y a diferentes escalas. Estas variaciones en las respuestas se evidencian según los requerimientos de las especies, su capacidad de dispersión y la configuración espacial del paisaje, que facilita o no su desplazamiento para forraje, percha o refugio (Fahrig 2003, Quesada et ál. 2003, Klingbeil 2007).

Hubo un total de cinco características ecológicas de hábitat que estuvieron relacionadas con la riqueza, abundancia y diversidad de murciélagos, pero ninguna de éstas se relacionó

con todos los aspectos de los murciélagos. Esto sugiere que diferentes atributos de la comunidad de murciélagos responde de manera distinta a las variables de hábitats.

Solamente la riqueza de árboles estuvo correlacionada positivamente con la abundancia de murciélagos, las otras características del hábitat (riqueza de flores), abundancia de flores y área basal mostraron relaciones negativas. La relación negativa con la disponibilidad de flores en los hábitat puede deberse a la dominancia de murciélagos frugívoros en los hábitats; de las 37 especies registradas en el paisaje 11 eran frugívoros representando el 76% de las abundancias (Medina et ál. 2007). La relación negativa de los atributos de la comunidad de murciélagos con el área basal fue producto del efecto de los hábitats (seis tipos en total); la riqueza y abundancia de murciélagos fue mayor en bosques secundarios, ribereños y cercas vivas (Medina et ál. 2007), contrario al área basal que mostró valores más altos en las cercas vivas por la alta densidad de árboles (Sánchez et ál. 2005).

Otros estudios han sugerido la importancia de las características de los hábitats para determinar la comunidad de murciélagos. Por ejemplo, Walsh y Harris (1996) y Montero y Sáenz (2008) documentaron que el efecto del microhábitat o del hábitat es relativamente más importante para explicar los patrones de diversidad de murciélagos, que otras características del paisaje. Asimismo, Alargo (2006) encontró relaciones positivas entre la complejidad de la vegetación y la comunidad de murciélagos en un agropaisaje en Costa Rica. Algunos autores han sugerido que las medidas espaciales que caracterizan el paisaje proveerían una mayor comprensión de las respuesta de los murciélagos a los hábitat fragmentados, que las características propias del hábitat en el que se encuentran (Gorrensens y Willing 2004).

Un total de 13 características ecológicas del agropaisaje estuvieron relacionadas con la riqueza, abundancia y diversidad de murciélagos, pero ninguna característica del paisaje estuvo relacionada con todos los atributos de la comunidad de murciélagos, habiendo muchas diferencias en cuáles características del agropaisaje tuvieron relación con los atributos de los murciélagos. Esto sugiere que distintos atributos de la comunidad de murciélagos responden de manera distinta a las características ecológicas del agropaisaje en distintas escalas.

De todas las características ecológicas del agropaisaje, solamente una variable de estructura (distancia a los potreros bajas coberturas) resultó importante en los modelos, teniendo una relación negativa con el índice de diversidad de murciélagos. Esto quiere decir

que parcelas más cercas a potreros con bajas coberturas tuvieron mayor diversidad de murciélagos. Esta relación puede estar influenciada por la dominancia de los potreros de baja cobertura arbórea en el agropaisaje; representan el 50.5% del área en la matriz agropecuaria.

Ocho características ecológicas de composición del agropaisaje se relacionaron de manera positiva con la riqueza, abundancia e índices de diversidad y equidad de murciélagos. Esto incluye el porcentaje de bosque secundario, porcentaje de cercas vivas, densidad de parches de potreros de baja cobertura, riqueza de la densidad de parches y el índice de diversidad de hábitat. Esto quiere decir que a mayor porcentaje de bosque y cercas vivas, y mayor riqueza y diversidad de parches, hay más diversidad de murciélagos. En cambio hubo cinco características ecológicas de composición del agropaisaje que tuvieron relaciones negativas con la riqueza, abundancia e índices de diversidad y equidad de murciélagos, entre estas están la densidad de charrales, cercas vivas y potreros de alta cobertura arbórea, así como la equidad de hábitat; esto quiere decir que mayor fragmentación de estos hábitats menor es la diversidad de murciélagos.

Estos resultados sugieren que en general la comunidad de murciélagos en paisajes agropecuarios es favorecida por la recurrencia de mayor cobertura de bosque secundario, dado que estos hábitats funcionan como reservorios en estos paisajes; por el mayor porcentaje de cercas vivas, que facilita su desplazamiento para protegerse de depredadores y por la mayor riqueza de parches de hábitats y pequeños parches de potreros de baja cobertura arbórea, los cuales aunque sean numerosos y de tamaño pequeño harían que la matriz fuese menos hostil.

La densidad de charrales medida en tres escalas, la densidad de parches de cercas vivas y el índice de equidad de hábitat tuvieron relaciones negativas con los atributos medidos para la comunidad de murciélagos. Esto sugiere que la comunidad es menos diversa en agropaisajes con mayor densidad de parches de cercas vivas, mayor densidad de parches de charrales y agropaisajes más homogéneos, lo cual muestra que mientras algunos elementos como las cercas vivas estén más fragmentados (menos conectadas entre sí) menor es la diversidad de murciélagos

Otros estudios han encontrado que la composición y estructura de los paisajes tienen un efecto importante sobre la comunidad de murciélagos presentes (Cosson et ál. 1999, Quesada et ál. 2003, Gorrensens y Willing 2004, Klingbeil 2007, Meyer 2007). Por ejemplo,

Meyer (2007) ha documentado en las islas del Lago Gatún, Panamá que el porcentaje de bosque circundante en el paisaje tiene una relación positiva con la diversidad de murciélagos, similar a lo encontrado en este estudio. Cosson et ál. (1999) y Meyer (2007) mostraron que la fragmentación de los bosques tuvo un efecto negativo sobre la diversidad de murciélagos y que aunque el tamaño de los parches de bosque estuvo relacionado con la diversidad de murciélagos, el grado de aislamiento importó más para las comunidades de murciélagos. La importancia de la conectividad puede estar evidenciando en este estudio por la importancia de las cercas vivas en el agropaisaje para algunos atributos de la comunidad de murciélagos y por el hecho de que es más favorable que existan muchos potreros de baja cobertura arbórea de tamaños pequeños que pocos potreros con tamaños grandes que hacen que la matriz agropecuaria sea hostil.

4.4.1 Respuesta de los gremios alimenticios de los murciélagos a características de hábitat y del agropaisaje

Los murciélagos de diferentes gremios alimenticios respondieron a distintas características de hábitat y del paisaje (composición y estructura) y a distintas escalas, aunque los patrones no fueron muy obvios. Por ejemplo, las especies frugívoras respondieron a dos variables a una escala de 100 m y a una escala de 1500 m, mientras que las especies insectívoras respondieron a dos variables a una escala de 250 m y una variable a una escala de 1500 m. La falta de congruencia en las respuestas de murciélagos de diferentes gremios alimenticios a las variables de hábitat y paisaje sugiere que cada gremio responde de manera distinta a los hábitats y al paisaje que los rodea, y que por lo tanto no es posible utilizar un gremio para explorar patrones e inferir respuestas de otros gremios. Aunque Meyer (2007), argumenta que la falta de existencia de una relación entre las características del hábitat y la comunidad de murciélagos frugívoros puede estar determinada por la poca variación global en la estructura de la vegetación entre las islas de bosques, en este estudio la falta de relación puede ser producto de la capacidad de desplazarse de este grupo y por la alta disponibilidad de recursos en el agropaisaje.

Otros estudios han encontrado que gremios distintos responden de manera distinta a características y escalas del paisaje como producto de sus requerimientos de forraje (Klingbeil 2007, Meyer 2007). Incluso se han documentado diferentes respuestas entre especies de

murciélagos de un mismo gremio alimenticio a la estructura y composición del hábitat y del paisaje a distintas escalas (Galindo-González y Sosa et ál. 2003, Quesada et ál. 2003, Gehrti y Chelsving 2003), apoyando la idea de que el gremio alimenticio no es un variable explicativa óptima de las relaciones entre organismos y el paisaje circundante.

Según los resultados de este estudio la riqueza de murciélagos frugívoros es favorecida en agropaisajes con muchos parches de bosques secundarios de tamaño pequeño, posiblemente por la disponibilidad de frutos en bosques donde el efecto de borde es mayor y proporcionan la mayor disponibilidad de plantas pioneras para forrajear (*p.e., Byrsonima, Cecropias, Ficus, Piper, Solanum*). También es favorecida en agropaisajes con muchos parches de potreros alta y baja cobertura arbórea de tamaño pequeño y mayor riqueza de parches de distintos hábitat de tamaños pequeños, probablemente porque pueden reducir la hostilidad de la matriz o que el agropaisaje se encuentre mayormente conectado para facilitar el desplazamiento de los murciélagos.

En cambio, la riqueza es afectada negativamente en agropaisajes con mayor densidad de parches de bosques ribereños y mayor densidad de cercas vivas, dado que estos hábitats principalmente los bosques ribereños son hábitats de percha, alimentación y funcionan como corredores para que los murciélagos se desplacen por el agropaisaje en busca de alimento o nuevos territorios para percha. Por lo tanto al haber mayor número de bosques ribereños y cercas vivas de tamaños pequeños y no conectados entre sí, la matriz se hace más hostil para el desplazamiento de los murciélagos frugívoros en el agropaisaje para forrajear.

Estos resultados concuerdan con lo encontrado en otros estudios, indicando la importancia de bosques secundarios, sucesiones secundarias o sitios de agricultura en abandono, así como bosques ribereños y árboles aislados en pastos para los murciélagos frugívoros, brindándole refugio, percha y sitios de forraje (Cosson et ál. 1999, Galindo-González y Sosa 2003, Klingbeil 2007, Meyer 2007). Sin embargo, especies frugívoras de sotobosque pueden ser afectadas por altas densidades de parches de bosques secundarios (fragmentos de bosques secundarios de tamaños pequeños) producto de su sensibilidad a la fragmentación (Cosson et ál. 1999).

La abundancia y riqueza de murciélagos nectarívoros se favorece principalmente por características de hábitat, como mayor riqueza de árboles, abundancia y diversidad de árboles,

dado que estas variables determinan la disponibilidad de alimento y refugio en los hábitats. Algunos estudios han encontrado que los murciélagos nectarívoros responden mejor a variables de hábitat y en menor grado a características del agropaisaje, aunque el grado de perturbación del hábitat los puede favorecer (Cosson et ál. 1999, Klingbeil 2007, Meyer 2007).

Las relaciones positivas de los murciélagos nectarívoros con características de composición del agropaisaje (porcentaje de bosque secundario, porcentaje de potrero alta cobertura arbórea, densidad de parches de alta cobertura arbórea) sugiere que la comunidad de murciélagos nectarívoros es favorecida por agropaisajes con mayor cobertura de bosque secundario y potreros de alta cobertura arbórea de tamaños pequeños; mientras que los murciélagos nectarívoros son desfavorecidos en agropaisajes que son homogéneos.

Los nectarívoros pueden ser afectados por el grado de aislamiento y el tamaño de los parches de bosque (Cosson et ál. 1999), como se ha registrado en este estudio, donde se observa respuesta de los murciélagos nectarívoros a características del hábitat y respuestas a la composición del agropaisaje a escalas pequeñas en comparación con la comunidad de frugívoros.

La riqueza y abundancia de murciélagos insectívoros es favorecida tanto por características de hábitat como de composición y estructura del agropaisaje. Ocho características de hábitats y de paisaje tuvieron relación con la riqueza y abundancia de insectívoros, de las cuales tres fueron características de hábitat (riqueza y abundancia de arbustos y área basal), sin embargo ninguna tuvo una relación positiva con la comunidad de insectívoros. Posiblemente estas relaciones negativas existen porque son características que obstaculizan la navegación de estos animales en el agropaisaje. Los murciélagos insectívoros prefieren forrajear en áreas de borde o en cauces de ríos que están con poca vegetación (Gehrti y Chelsving. 2003, Klingbeil 2007, Tuttle *com. per.* 2008) y evitan así la obstaculización de la navegación.

Las relaciones de la comunidad de murciélagos insectívoros con la composición del agropaisaje sugiere que estos son favorecidos en agropaisajes con mayor porcentaje de bosque secundario y de cercas vivas, mayor riqueza de parches de hábitat y menores tamaños de

potreros de baja cobertura arbórea, debido a que tendrían mayores áreas de perchas, forraje y una matriz menos hostil para su desplazamiento en el agropaisaje.

4.4.2 Respuesta de los gremios de uso de hábitats de los murciélagos a características de hábitat y del agropaisaje

Los murciélagos que dependen de bosque solamente respondieron a características ecológicas que describen la composición del agropaisaje y no a variables de hábitat. En cambio, los murciélagos generalistas respondieron a características de hábitat y de composición del agropaisaje en distintas escalas.

Los murciélagos que dependen de bosque respondieron a ocho características de la composición del agropaisaje, respondiendo positivamente a cuatro de ellas. La riqueza de murciélagos respondió de manera positiva a la diversidad de parches de hábitats y al porcentaje de charral. En cambio, la abundancia respondió de manera positiva a la densidad de bosques secundarios, densidad de charrales y a la densidad de potreros de baja cobertura arbórea.

Los murciélagos de bosque pueden verse afectadas por la fragmentación y reducción de los bosques (Klingbeil 2007). Sin embargo, en este estudio se encontró una respuesta positiva con la densidad de parches de bosques secundarios. Esto puede estar explicado por la teoría de metapoblaciones, producto de la historia de conversión de los bosques naturales a la ganadería (principal actividad en el área de estudio) y por las respuestas positivas que se encontraron con la densidad de parches de potreros de baja cobertura arbórea (muchos parches de tamaño pequeños), permitiendo a poblaciones desplazarse entre parches de bosques secundarios en una matriz menos hostil.

La comunidad de murciélagos generalistas respondió tanto a características de hábitat como de composición del agropaisaje. Los murciélagos generalistas respondieron a 14 características de composición del agropaisaje en múltiples escalas. De las 14 características de composición, 10 tuvieron una relación positiva con los murciélagos generalistas, entre ellas porcentaje de bosque secundario, porcentaje de bosque ribereño, porcentaje de cercas vivas. Estos resultados indican que la comunidad de murciélagos generalistas serían favorecidos en agropaisajes con mayor cobertura de bosques secundarios, ribereños, mayor número de cercas

vivas, así como mayor diversidad de hábitats y mayor densidad de potreros de alta cobertura arbórea y baja cobertura arbórea. Por el contrario, los murciélagos generalistas serían afectados en agropaisajes más homogéneos dominados por potreros, dado que este tipo de agropaisajes dispone menos de recursos para forraje, perchas, refugio y una matriz que dificulta el movimiento de estos por el agropaisaje.

Los estudios que exploran la relación de la configuración de paisaje circundante con la abundancia de distintas especies sobre todo de hábitos generalistas, muestran que estas especies pueden responder a distintas escalas y que su respuesta está determinada por la historia de vida de las especies y la capacidad de desplazarse de un sitio a otro (Cosson et ál. 1999, Galindo-González y Sosa et ál. 2003, Gehrti y Chelsving 2003, Quesada et ál. 2003, Klingbeil 2007, Meyer 2007, Montiel et ál. 2008, Stoner et ál. 2008). Además, la abundancia de estas especies generalísticas está determinado por la disponibilidad de recursos, dado que estas especies pueden forrajear o utilizar árboles aislados en potreros, si estos árboles ofrecen recursos (Walsh y Harris, 1996, Galindo-González y Sosa et ál. 2003, Stoner et ál. 2008).

4.4.3 Respuesta de la comunidad de murciélagos a diferentes escalas del agropaisaje

Estos resultados sugieren que la comunidad de murciélagos responde a todas las escalas del agropaisaje. Sin embargo, la proporción explicada por cada característica de la composición del agropaisaje sobre los distintos atributos de la comunidad de murciélagos es baja (aproximadamente menos del 30% de la proporción total de cada modelo), salvo para la riqueza general de murciélagos, riqueza de frugívoros y riqueza de murciélagos generalistas; variables de composición del agropaisaje que explicaron el 69.5, 59,5 y 68.8% del total de la variación en el modelo, respectivamente.

Lo anterior sugiere que no hay una escala apropiada a la cual la comunidad de murciélagos responde al agropaisaje. Para algunos atributos de la comunidad de murciélagos la variables parecen influir a escalas locales (100, 250 m) o a ciertas variables de hábitat, para otros atributos puede ser más importante escalas más grandes (1500 a 2500 m). Por ejemplo, para la riqueza general de murciélagos el modelo fue mejor explicado por variables de composición del agropaisaje que se midieron a 500 y 1500 m. En cambio la riqueza de

murciélagos nectarívoros fue mejor explicada por características de hábitat (el 22.85% de la variación en el modelo fue explicada por características de hábitat).

Esto concuerda con lo registrado en otros estudios donde se muestra que características del paisaje pueden influenciar la diversidad de murciélagos en distintas escalas y que esta respuesta puede estar dada por la historia de vida de las especies y sus requerimientos para alimentarse, perchar y desplazarse (Cosson et ál. 1999, Stanley y Chelsvig. 2003, Klingbeil 2007, Meyer 2007, Stoner et ál. 2008).

4.5 Implicaciones para la conservación

Este estudio muestra la importancia de algunas características de composición y estructura de los hábitats y del agropaisaje en la manutención de la diversidad de murciélagos y de las respuestas de los organismos en función de sus atributos, a distintas escalas. No obstante, como estas respuestas varían según el atributo de la comunidad de murciélagos, hace que el manejo de los agropaisajes para la conservación de la biodiversidad se vuelva complejo.

Para conservar todos los atributos de la comunidad de murciélagos en un agropaisaje heterogéneo como el de este estudio, se tendría que tomar en cuenta el arreglo espacial a distintas escalas, asegurando que el agropaisaje mantenga los parches de bosques secundarios, ribereños y una mayor conectividad a través de cercas vivas, facilitándoles el desplazamiento a las distintas especies en la matriz. La división de los potreros de baja cobertura arbórea con cercas vivas o la siembra de árboles en estos potreros ayudaría a la manutención y conservación de la biodiversidad de murciélagos independientemente de sus atributos.

Si bien, no hay una escala apropiada sobre la respuesta de la diversidad de murciélagos en el agropaisaje para la incidencia de tomas de decisión en el manejo y conservación, se puede decir que es necesario hacer un manejo a múltiples escalas, ya sea a nivel de fincas o de paisaje. Estas acciones tienen que estar enfocadas en dependencia de las prioridades de conservación y de los procesos ecológicos que se quieran mantener en el agropaisaje, dado que los murciélagos son importantes en la dinámica de los bosques tropicales (dispersión, polinización, control de insectos, etc.).

Aunque muchos autores (Walsh y Harris 1996, Cosson et ál. 1999, Galindo-González y Sosa et ál. 2003, Stanley y Chelsvig. 2003, Alarcón 2006, Klingbeil 2007, Meyer 2007,

Montero y Sáenz 2008, Stoner et ál. 2008) han demostrado la respuesta de la diversidad de murciélagos a distintas características ecológicas de la composición y estructura del hábitat y de los paisajes estudiados en distintas escalas, este estudio muestra el valor de las diferentes elementos (bosques secundarios, bosques ribereños, charrales, cercas vivas y los potreros de alta cobertura arbórea) del agropaisaje en Matiguás para la conservación y manutención de la biodiversidad y resalta la importancia del arreglo espacial de estas características para proveer conectividad en el agropaisaje.

Este estudio es pionero en el conocimiento de la respuesta de diferentes atributos de la comunidad de murciélagos a distintas características de la composición y estructura de los hábitats y agropaisajes para la región Mesoamericana y de mayor importancia para el manejo de paisajes agropecuarios en Nicaragua. Al mismo tiempo, aporta al conocimiento sobre la importancia de la matriz agropecuaria para la conservación de la diversidad de murciélagos.

4.6 BIBLIOGRAFÍA

- Alarcón, LD. 2005. Evaluación de la composición de murciélagos phyllostómidos (orden chiroptera) en un agropaisaje húmedo tropical, Costa Rica: el papel de la cobertura arbórea y de la estructura del paisaje. Tesis Mag. Sc., Universidad Nacional Autónoma de Costa Rica. Heredia, CR. 94 p.
- 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, CR. UICN. 1278 p.
- Cárdenas, G.; Harvey, C.; Ibrahim, M.; Finegan, B. 2004. Diversidad y riqueza de aves en diferentes hábitats en un paisaje fragmentado en Cañas, Costa Rica. *Agroforestería en las Américas* **10**:78-85.
- Cosson, JF.; Pons, JM.; Masson, D. 1999 Effects of forest fragmentation on frugivorous and nectarivorous bats in French Guiana. *Journal of Tropical Ecology*.**15**:515-534.
- Di Gregorio A.; Jansen L.J.M. 1998. Land Cover Classification System (LCCS): Classification Concepts and User Manual. Environment and Natural Resources Service, GCP/RAF/287/ITA Africover - East Africa Project and Soil Resources, Managment and Conservation Service. FAO. Roma, IT.

- Fahrig, L. 2003. Effects of habitat fragmentation on biodiversity. *Annual Review of Ecology and Evolutionary Systematics* **34**:487–515.
- FRAGMENT. Evaluación del impacto de árboles en la productividad de las fincas y la conservación de la biodiversidad regional en paisajes fragmentados. 2001 – 2004. Financiado por el Programa del Quinto Esquema de la Comunidad Europea “Confirming the International Role of Community Research”, INCO-DEV Contract ICA4-CT-2001-10099. CATIE, Turrialba, CR.
- McGarigal, K.; Marks, B.J. 1995. FRAGSTATS 3.3: Spatial pattern analysis program for quantifying landscape structure. PNW-GTR-351, United States Department of Agriculture, Pacific Northwest Research Station, Oregon, US. Department of Natural Resources Conservation University of Massachusetts. Consultado el 12 de octubre 2004. Disponible en: <http://www.umass.edu/landeco/pubs/pubs.html#fragstats>.
- Fortin, M.J.; Drapeau, P.; Legendre, P. 1989. Spatial autocorrelation and sampling design in plant ecology. *Vegetation* **83**: 209–222.
- Estrada, A.; Coates-Estrada, R. 1997. Anthropogenic landscape changes and avian diversity at Los Tuxtlas, Mexico. *Biodiversity and Conservation* **6**:19-43.
- Galindo-González, J.; Sosa, V.J. 2003. Frugivorous bats in isolated trees and riparian vegetation associated with human-made pastures in a fragmented tropical landscape. *The Southwestern Naturalist* **48** (4): 579-589.
- Gehrti, S.; Chelsving, J.E. 2003, Bat activity in an urban landscape: patterns at the landscape and microhabitat scale. *Ecological Applications* **13**(4): 939-950
- Goodwin, B.J.; Fahrig, L. 2002. Effect of landscape structure on the movement behaviour of a specialized goldenrod beetle, *Trirhabda borealis*. *Canadian Zoology* **80**: 24-35.
- Gorresen, P.M., Willig, M.R. 2004. Landscape responses of bats to habitat fragmentation in the Atlantic forest of Paraguay. *Mammalogy* **85**(4): 688–697.
- Harvey, C.; Medina, A.; Sánchez, D.; Vilchez, S.; Hernández, B.; Saénz, J.C.; Maes, J.M.; Casanoves, F.; Sinclair, F.L. 2006. Patterns of animal diversity associated with different

- forms of tree cover retained in agricultural landscapes. *Ecological Applications* **16**:1986-1999.
- Harvey, CA.; Villanueva, C.; Villacís, J.; Chacón, M.; Muñoz, D.; López, M.; Ibrahim, M.; Taylor, R.; Martínez, JL.; Navas, A.; Sáenz, J.; Sánchez, D.; Medina, A.; Vilchez, S.; Hernández, B. Pérez, A.; Ruiz, A.; López, F.; Lang, I.; Kunth, L.; Sinclair, FL. 2005. Contribution of live fences to the ecological integrity of agricultural landscapes in Central America. *Agriculture, Ecosystems and Environment* **111**: 200-230.
- Harvey, CA.; Sáenz, JC.; Montero, J. 2008. Conservación de la biodiversidad en agropaisajes de Mesoamérica: ¿Qué hemos aprendido y que nos falta conocer? In: Harvey, C.; Sáenz, JC (eds). *Evaluación y conservación de la biodiversidad en paisajes fragmentados de Mesoamérica*. INBio. Heredia, CR. 579-600 p.
- Hernández, B.; Maes, JM.; Harvey, C.; Vilchez, S.; Medina, A.; Sánchez, D. 2003. Abundancia y diversidad de escarabajos coprófagos y mariposas diurnas en un paisaje ganadero en el departamento de Rivas, Nicaragua. *Agroforestería en las Américas* **10** (39-40): 93-102.
- Hughes, JB.; Daily, GC.; Ehrlich, PR. 2002. Conservation of tropical forest birds in countryside habitats. *Ecology Letters* **5**:121-129
- Jaberg, C.; Guisan, A. 2001. Modelling the distribution of bats in relation to landscape structure in a temperate mountain environment. *Ecology* **38**: 1169-1181.
- Johnson, RA.; Wichern, DW. (1998). *Applied multivariate statistical analysis*. 4th Ed. Prentice Hall, Upper Saddle River, NJ.
- Kattan, GH. 2002. Fragmentación: patrones y mecanismos de extinción de especies. In: Guariguata, MR; Kattan, GH (eds). *Ecología y conservación de Bosques Neotropicales*. EULAC/GTZ. Primera edición. Ediciones LUR. Cartago, CR. 561 – 590 p.
- Klingbeil, BT. 2007. The response of bats to landscape structure in Amazonian forest: an analysis at multiple scales. Tesis Mag. Sc., Texas Tech University, US. 104 p.

- Laval, R.; Rodriguez, BH. 2002. Murciélagos de Costa Rica. 1st ed. Instituto Nacional de Biodiversidad (INBio). Heredia, CR. 320 p.
- Medina, A.; Harvey, C.; Sánchez, D.; Vilchez, S.; Hernández, B. 2007. Bat Diversity and Movement in an Agricultural Landscape in Matiguás, Nicaragua. *Biotropica* **39**(1): 120–128.
- Meyrat, A. 2000. Los ecosistemas y las formaciones vegetales de Nicaragua. Protierra / MARENA / CBA. Managua, Nicaragua.
- Meyer, CF. 2007. Effects of rainforest fragmentation on neotropical bats: land-bridge islands as a model system. Tesis PhD. Universität Ulm, Alemania. 156 p.
- Montiel, S.; León, P.; Estrada, A. 2008. Riqueza y diversidad de quirópteros en hábitats-isla en una región naturalmente fragmentada de Mesoamérica. In: Harvey, C.; Sáenz, JC (eds). Evaluación y conservación de la biodiversidad en paisajes fragmentados de Mesoamérica. INBio. Heredia, CR. 373-372 p.
- Ranganathan, J.; Ranjit Daniels, RJ.; Subash Chandran, MD.; Ehrlich, PR.; Daily, G. 2008 Sustaining biodiversity in ancient tropical countryside.
- Reid, F. 1997. A field guide to the mammals of Central America and Southeast Mexico. Oxford University Press, New York, Oxford.
- Ruiz, F.; Gómez, R.; Harvey, C. 2005. Caracterización del componente arbóreo en los sistemas ganaderos de Matiguás, Nicaragua. *Tropitécnica*, Nitlapán, UCA, Managua, Nic. 39 p.
- Quesada, M.; Stoner, KE.; Rosas-Guerrero, V.; Palacios-Guevara, C.; Lobo, JA. 2003, Effects of habitat disruption on the activity of nectarivorous bats (Chiroptera: Phyllostomidae) in a dry tropical forest: implications for the reproductive success of the neotropical tree *Ceiba grandiflora*. *Oecologia* **135**:400-406
- Schiffler, G. 2003. The influence of the structure and heterogeneity of habitat under the richness of Scarabaeidae (Insecta: Coleoptera) in forest fragments. Lavras: Tesis Mag. Sc.. University Federal de Lavras, BR. 87 p.

- Saad, VA.; Petit, DR. 1992. Impact of pasture development on winter bird communities in Belize, Central America. *The Condor* **94**:66-71.
- Sánchez, D.; Harvey, C.; Grijalva, A.; Medina, A.; Vilchez, S.; Hernández, B. 2006. Diversidad, composición y estructura de la vegetación en un agropaisaje ganadero en Matiguás, Nicaragua. *Biología Tropical*. **53** (3-4):387-414.
- Schiffler, G. 2003. The influence of the structure and heterogeneity of habitat under the richness of Scarabaeidae (Insecta: Coleoptera) in forest fragments. Lavras: Tesis Mag. Sc.. University Federal de Lavras. 87 p.
- Schulze, CH.; Waltert, M.; Kessler, M.; Pitopang, R.; Shahabuddin, D.; Veddeler, M.; Mühlenberg, SR.; Gradstein, C.; Leuschner, I.; Steffan-Dewenter.; Tschardtke, T. 2004. Biodiversity indicator group of tropical land-use systems: comparing plants, birds, and insects. *Ecological Applications* **14**:1321-1333.
- Stoner, KE.; Lobo, JA.; Quesada, M.; Fuchs, E.; Herrerias-Diego, Y.; Munguia-Rosas, MA.; Salazar, KO.; Palacios-Guevara, C.; Rosas-Guerrero, V. 2008. Efecto de la perturbación del bosque en la tasa de visitas de murciélagos polinizadores y sus consecuencias sobre el éxito reproductivo y el sistema de apareamiento en árboles de la familia Bombacaceae. In: Harvey, C.; Sáenz, JC (eds). Evaluación y conservación de la biodiversidad en paisajes fragmentados de Mesoamérica. INBio. Heredia, CR. 351-372 p.
- Tobar, DE. 2004. Efecto del hábitat sobre la comunidad de mariposas diurnas en un paisaje fragmentado del norte de Costa Rica. Tesis Mag. Sc. Turrialba, CR, CATIE. 87 p.
- Turner, MG.; Dale, VH.; Gardner, RH. 1989. Predicting across scales: Theory development and testing, *Landscape Ecology*, Vol. **3**: 245-252.
- Useche, C. 2006. Restauración del paisaje a partir de la implementación de sistemas silvopastoriles para la conservación de la biodiversidad en Nicaragua. Tesis Mag. Sc. Turrialba, CR, CATIE. 233 p.

- Vandermeer, J.; Perfecto, I.; Philpott, S.; Chappell, MJ. 2008. Reenfocando la conservación en el paisaje: la importancia en la matriz. In: Harvey, C.; Sáenz, JC (eds). Evaluación y conservación de la biodiversidad en paisajes fragmentados de Mesoamérica. INBio. Heredia, CR. 75-104 p.
- Walsh, AL.; Harris, S. 1996. Factors determining the abundance of vespertilionid bats in Britain: geographical, land class and local habitat relationships. *Applied Ecology* **33**: 519-529.

Anexo 1. Coeficientes de determinación, para cada uno de los tres modelos construidos con las variables de hábitats, estructura y composición del paisaje respectivamente y los distintos atributos de la comunidad de murciélagos (p.e., riqueza, abundancia, diversidad, etc.). ECMP = Error cuadrático medio de predicción; CM error = cuadrado medio del error

| Riqueza | | | | | |
|-----------------------------------|----------------|-------------------------|----------|-------------|---|
| Modelo | R ² | R ² ajust | ECM P | CM error | Modelo |
| 1. Vegetación | 0.49 | 0.41 | 9.06 | 5.52 | $Y_i = \beta_0 + \beta_1(Narb_1) + \beta_2(SHDIarb_2) - \beta_3(AB_3) - \beta_4(Rfrutos_4) + \beta_5(Nfrutos_5) - \beta_6(Nflores_6) + \varepsilon_i$ |
| 2. Estructura del paisaje | 0.28 | 0.23 | 8.22 | 7.24 | $Y_i = \beta_0 + \beta_1(DSTCH_1) - \beta_2(DSTCV_2) + \beta_3(DSTPBC_3) + \varepsilon_i$ |
| 3. Composición del paisaje | 0.71 | 0.66 | 4.89 | 3.23 | $Y_i = -\beta_0 + \beta_1(PRD1500m_1) + \beta_2(PLANDCV500_2) + \beta_3(PDPBC100m_3) + \beta_4(PLANDBS1000m_4) - \beta_5(PDCH1500m_5) + \beta_6(PDBR3000m_6) + \varepsilon_i$ |
| Abundancia | | | | | |
| 1. Vegetación | 0.26 | 0.21 | 8.65 | 6.79 | $Y_i = \beta_0 + \beta_1(Rarb_1) - \beta_2(AB_2) - \beta_3(SHDIarbustos_3) + \varepsilon_i$ |
| 2. Estructura del paisaje | 0.05 | 0.03 | 8.83 | 8.36 | $Y_i = \beta_0 - \beta_1(DSTPBC) + \varepsilon_i$ |
| 3. Composición del paisaje | 0.55 | 0.48 | 7.23 | 4.50 | $Y_i = \beta_0 + \beta_1(PLANDCV5001) - \beta_2(PDCV2000m_2) + \beta_3(PDPAC100m_3) + \beta_4(PDPBC100m_4) + \beta_5(SHDI1000m_5) - \beta_6(SHEI1500m_6) + \varepsilon_i$ |
| Diversidad | | | | | |
| 1. Vegetación | 0.15 | 0.10 | 0.18 | 6.79 | $Y_i = \beta_0 + \beta_1(Abunarb_1) - \beta_2(SHDIarb_2) - \beta_3(AB_3) + \varepsilon_i$ |
| 2. Estructura del paisaje | 0.12 | 0.10 | 0.20 | 0.18 | $Y_i = \beta_0 - \beta_1(DSTPBC) + \varepsilon_i$ |
| 3. Composición del paisaje | 0.60 | 0.55 | 0.12 | 0.09 | $Y_i = \beta_0 + \beta_1(PLANDCV5001) - \beta_2(PDCV2000m_2) + \beta_3(PDPAC100m_3) + \beta_4(PDPBC100m_4) + \beta_5(SHDI1000m_5) - \beta_6(SHEI1500m_6) + \varepsilon_i$ |
| Equidad | | | | | |
| 1. Vegetación | 0.27 | 0.20 | 0.01 | 0.01 | $Y_i = \beta_0 \beta_1(AP_1) + \beta_2(SHDIarbustos_2) - \beta_3(Rflores_3) + \beta_4(Nflores_4) + \varepsilon_i$ |
| 2. Estructura del paisaje | 0.11 | 0.08 | 0.01 | 0.01 | $Y_i = \beta_0 + \beta_1(DSTBS_1) + \varepsilon_i$ |
| 3. Composición del paisaje | 0.37 | 0.32 | 0.01 | 0.01 | $Y_i = -\beta_0 + \beta_1(PDCH2000m_1) + \beta_2(PDPAC1000_2) + \beta_3(SHDI2000m_3) + \varepsilon_i$ |

Anexo 2. Abreviaciones de las variables para cada uno de los modelos que explicaron los patrones de la diversidad de murciélagos.

| Variables | Descripción |
|------------------|--|
| Constante | Pendiente de la recta |
| Rarb | Riqueza de árboles |
| Narb | Abundancia de árboles |
| SHDIarb | Índice de diversidad de árboles |
| Rarbustos | Riqueza de arbustos y árboles con dap < 10 cm |
| Narbustos | Abundancia de arbustos y árboles con dap < 10 cm |
| SHDIarbustos | índice de diversidad de arbustos y árboles con dap < 10 cm |
| AB | área basal |
| DAParb | diámetro a la altura del pecho de árboles 10 cm |
| Rflores | Riqueza de árboles floreciendo |
| Nflores | Abundancia de árboles floreciendo |
| Nfrutos | Abundancia de árboles fructificando |
| DSTCH | Distancia en línea recta al borde del parche de charral más cercano |
| DSTPBC | Distancia en línea recta del borde del parche de potrero de baja cobertura arbórea más cercano |
| PLANDBS1000m | Porcentaje área de bosque secundario calculado de en un buffer de 1000 m |
| PlandBR500m | Porcentaje de bosque ribereño calculado en un buffer de 500 m |
| PlandBR1000m | Porcentaje de bosque ribereño calculado en un buffer de 1000 m |
| PLANDCH250m | Porcentaje de charral calculado en un buffer de 250 m |
| PLANDCV500m | Porcentaje de charral calculado en un buffer de 500 m |
| PLANDPAC100m | Porcentaje de potrero de alta cobertura arbórea calculado en un buffer de 100 m |
| PLANDPAC3000m | Porcentaje de potrero de alta cobertura arbórea calculado en un buffer de 3000 m |
| PDBS100m | Densidad de parches de bosque secundario en un buffer de 100 m |
| PDBS250m | Densidad de parches de bosque secundario en un buffer de 250 m |
| PDBS3000m | Densidad de parches de bosque secundario en un buffer de 3000 m |
| PDBR1500m | Densidad de parches de bosque ribereños en un buffer de 1500 m |
| PDCH100m | Densidad de parches de charral en un buffer de 100 m |
| PDCH1500m | Densidad de parches de charral en un buffer de 1500 m |
| PDCH2500m | Densidad de parches de charral en un buffer de 2500 m |
| PDCH3000m | Densidad de parches de charral en un buffer de 3000 m |
| PDCV100m | Densidad de parches de cercas vivas en un buffer de 100 m |
| PDCV250m | Densidad de parches de cercas vivas en un buffer de 250 m |
| PDCV2000m | Densidad de parches de cercas vivas en un buffer de 2000 m |
| PDPAC100m | Densidad de parches de potreros de alta cobertura arbórea en un buffer de 100 m |
| PDPAC1000 | Densidad de parches de potreros de alta cobertura arbórea en un buffer de 1000 m |
| PDPBC100m | Densidad de parches de potreros de baja cobertura arbórea en un buffer de 100 m |
| PDPBC 250m | Densidad de parches de potreros de baja cobertura arbórea en un buffer de 2500 m |
| PDPBC500m | Densidad de parches de potreros de baja cobertura arbórea en un buffer de 500 m |
| PDPBC1000m | Densidad de parches de potreros de baja cobertura arbórea en un buffer de 1000 m |
| PRD1000m | Riqueza de la densidad de parches de los distintos hábitats en un buffer de 1000 |
| PRD1500m | Riqueza de la densidad de parches de los distintos hábitats en un buffer de 1500 |
| SHDI250m | Índice de diversidad de hábitat calculado en un buffer de 250 |
| SHDI1000m | Índice de diversidad de hábitat calculado en un buffer de 1000 |
| SHDI2000m | Índice de diversidad de hábitat calculado en un buffer de 2000 |
| SHEI100m | Índice de equidad de hábitat calculado en un buffer de 100 |
| SHEI250m | Índice de equidad de hábitat calculado en un buffer de 250 |
| SHEI1500m | Índice de equidad de hábitat calculado en un buffer de 500 |
| SHEI1000m | Índice de equidad de hábitat calculado en un buffer de 1000 |
| SHEI1500m | Índice de equidad de hábitat calculado en un buffer de 1500 |

5 ARTÍCULO II. EFECTO DE LA ESTRUCTURA Y COMPOSICIÓN DEL HÁBITAT Y DEL PAISAJE SOBRE LA COMUNIDAD DE ESCARABAJOS COPRÓFAGOS EN UN AGROPAISAJE EN MATIGUÁS, NICARAGUA

RESUMEN

La mayoría de los países de Mesoamérica son paisajes agropecuarios con pequeños remanentes de bosques y hábitats naturales, inmersos en una matriz antropogénica. Este trabajo pretendió mostrar la importancia de distintos elementos que componen un agropaisaje ganadero sobre la conservación de escarabajos coprófagos. El estudio se realizó en un agropaisaje dominado por pasto, Matiguás, Nicaragua (entre los años 2003- 2004). El muestreo de los escarabajos se realizó a través de 32 trampas *pitfall*, ubicadas en seis tipos de hábitats que configuran el agropaisaje (bosques, bosques ribereños, charrales, cercas vivas, potreros con alta cobertura arbórea y potreros con baja cobertura arbórea), con ocho parcelas por hábitat. El agropaisaje aún conserva una alta riqueza de escarabajos coprófagos, a pesar de ser un paisaje dominado por potreros y poca cobertura boscosa, registrándose un total de 33 especies incluyendo algunas que dependen de cobertura arbórea (*p.e.*, *Ateuchus rodriguezi*, *Copris laeviceps*). Hubo un conjunto de especies de escarabajos que se encontraron asociadas a los bosques secundarios y charrales que separa estos hábitats del resto. La comunidad de escarabajos respondió a algunas variables de los hábitats y composición del agropaisaje en distintas escalas. Las variables de hábitat fueron altura y diámetro de los árboles, en cambio al paisaje las variables a la que respondieron fueron porcentaje de bosque secundario, cercas vivas, potreros con alta y baja cobertura arbórea, densidad de parches de bosques ribereños, bosques secundarios y densidad de potreros con alta cobertura arbórea y baja cobertura arbórea. Los dos grupos funcionales (cavadores y rodadores), no respondieron a ninguna característica ecológica por igual. Las escalas de paisaje más importantes a la que respondió la comunidad de escarabajos coprófagos fueron locales (100 – 500 m). Estos resultados muestran que los escarabajos están siendo favorecidos con arreglos espaciales donde incluyan mayor porcentaje de bosques secundario, charrales y potreros de alta cobertura arbórea.

Palabras claves: biodiversidad, configuración, hábitat, escala.

5.1 Introducción

A lo largo de la región Mesoamericana, los bosques naturales han sido fragmentados y convertidos a sistemas agropecuarios, con severas consecuencias en la biodiversidad original. La cobertura boscosa en la región Mesoamericana representa solamente el 37.1%, de la región, mucha del cual se encuentra en áreas protegidas que cada vez más están reducidas y aisladas por el aumento de la conversión de los bosques a la producción agropecuaria. Hoy en día, la mayoría de los paisajes de Mesoamérica son paisajes dominados por sistemas agrícolas y ganaderos, con pequeños remanentes de bosques y hábitats naturales inmersos. Por lo tanto, para poder conservar la biodiversidad en la región, es importante buscar estrategias y diseños de agropaisajes que ayuden en el mantenimiento y desplazamiento de la biodiversidad y así poder mantener procesos ecológicos y servicios ecosistémicos brindados por la cobertura boscosa.

Para entender mejor el estado actual de la biodiversidad en estos agropaisajes y proponer estrategias de manejo adecuadas para lograr conservar la biodiversidad en estos paisajes modificados, es necesario estudiar la biodiversidad en paisajes rurales activamente manejados o modificados por humanos y entender como la estructura y composición de los paisajes (y de los hábitats que son parte del paisaje) afecta la conservación de la biodiversidad y la provisión de servicios ecosistémicos. Además es importante entender cómo estos patrones son afectados por las diferentes practicas humanas y dinámicas de uso de la tierra (Chazdon et ál. 2008).

En la actualidad existen muchos vacíos de información sobre el estado de la biodiversidad en agropaisajes mesoamericanos (Gardner et ál. 2007, Harvey et ál. 2008). La mayoría de los estudios sobre biodiversidad en Mesoamérica se han realizado en áreas protegidas con bajos niveles de intervención humana (Fazey et ál. 2005), a pesar de que el mayor porcentaje de la cobertura de la tierra en las regiones mesoamericanas corresponden a usos de suelos relacionados con actividades humanas (Chadzon et ál. 2008, Harvey et ál. 2008, Vandermeer et ál. 2008).

Estudios recientes (Saad y Petit 1992, Estrada y Coates-Estrada 1997, Hughes et ál. 2002, Hernández et ál. 2003, Cárdenas et ál. 2004, Schulze et ál. 2004, Tobar 2004, Harvey et

ál. 2006, Alemán 2008, Martínez 2008) han empezado a documentar la biodiversidad presente en agropaisajes mesoamericanos y explorar la importancia de diferentes elementos de la matriz agropecuaria (fragmentos de bosque secundario, ribereños, sistemas agroforestales y silvopastoriles) en la manutención de la biodiversidad. Estos estudios sugieren que diferentes elementos pueden servir como hábitat para la biodiversidad y pueden ayudar en el movimiento de los organismos a través de la matriz agropecuaria, facilitando la conservación de algunas especies de plantas y animales. Sin embargo, se sabe que algunos elementos de estos agropaisajes ayudan a mantener biodiversidad, no se conoce cómo la composición y estructura de los hábitats y el paisaje afecta la biodiversidad, ni cómo se debería manejar el agropaisajes para maximizar su valor para la conservación.

Un ejemplo claro de vacíos de información sobre la biodiversidad presente en paisajes agropecuarios es Nicaragua. Aquí la cobertura boscosa es apenas el 38.3%, donde el 29,45% del bosque se encuentra fuera de áreas protegidas y aislado por sistemas de producción agrícolas y ganaderos con distintos niveles de fricción para la biodiversidad (MARENA 2001). Aunque la mayor parte del país está bajo sistemas de producción agropecuario, especialmente producción ganadera, existen muy pocos estudios sobre la biodiversidad presente en estos agropaisajes (Sánchez et ál. 2005, Medina et ál. 2007) y aun menos información sobre cómo la composición y estructura de estos paisajes influyen en la habilidad de conservar biodiversidad. Conocer cuál es el efecto de la configuración espacial sobre la diversidad de organismos en una agropaisaje (Ranganathan y Daily 2008), es una de las prioridades de información en la región para mejorar las estrategias de conservación en paisajes agropecuarios (Chadzon et ál. 2008).

Los escarabajos coprófagos son un excelente grupo taxonómico para estudiar los efectos de la composición y estructura de agropaisajes mesoamericanos. Estudios en otras regiones indican que estos responden a diferentes elementos (hábitats) del paisaje, ya que cada hábitat tiene diferente microclima, tipo de sustrato, humedad y temperatura del suelo (Chacón 2000). Las comunidades de escarabajos pueden responder a la complejidad de los distintos tipos de coberturas (densidad de árboles, variación espacial del área basal y la altura de los árboles), dado que estas características de los hábitats influyen en las condiciones de microclimas favorables, texturas del suelo y recambio de nutrientes (Schiffler 2003). La capacidad de una especie de escarabajo coprófago para reaccionar a determinadas condiciones

del hábitat depende de su área de distribución ecológica, de la tolerancia a las condiciones micro climáticas, disponibilidad de alimento y del nivel de especialización en sus hábitos coprófagos (Jonsen y Taylor 2000, Hardie et ál. 2001, Arellano et ál. 2008).

Además, distintas especies pueden tener diferentes respuestas a la heterogeneidad del paisaje, por las condiciones microclimáticas, la tolerancia de las especies a determinadas condiciones (recursos, perturbaciones) y las diferencias en la habilidad competitiva entre las especies (Favila y Halffter 1997; Davis et ál. 2001; Arellano y Halffter 2003; Escobar 2004, Arellano et ál. 2005). Por ejemplo, Petit y Usher (1998) encontraron que las especies que dependen de bosque respondían al grado de aislamiento de los parches de bosque y eran más comunes en paisajes con mayor cobertura arbórea.

Los patrones de diversidad no sólo dependen de las características del hábitat, si no de variables de paisaje como la heterogeneidad de hábitats circundantes (Goodwin y Fahrig 2002). Por ejemplo, estudios de escarabajos coprófagos en agropaisajes del sureste de México sugieren que la complejidad del hábitat determina la diversidad de escarabajos (menor complejidad del hábitat menor diversidad de escarabajos (Estrada et ál. 1998). Por lo tanto, sigue siendo una pregunta abierta cómo este gremio percibe realmente el paisaje (Arellano 2008).

El presente estudio tiene como objetivo entender cómo la estructura y composición de un agropaisaje afecta la comunidad de escarabajos coprófagos presentes y explorar si diferentes gremios de escarabajos responden de manera distinta a la estructura y composición de los distintos hábitats que conforman la matriz. Se espera que con la información generada se entiendan mejor los patrones de la comunidad de escarabajos coprófagos en el agropaisaje y así poder determinar y enfocar mejor los esfuerzos de conservación. Además, esta información ayudara en el diseño de agropaisajes que favorezcan la conservación, manteniendo hábitats adecuados para las especies y la conexión entre áreas de conservación, ayudando también a llenar algunos vacíos de información biológica en Nicaragua y en la región Mesoamericana.

5.2 Materiales y métodos

5.2.1 Descripción del área de estudio

Para referirse a este acápite ver área de estudio capítulo 1, página 43.

5.3 Metodología

5.3.1 Muestras de la biodiversidad de escarabajos

El estudio de la biodiversidad de escarabajos se realizó de junio 2003 a julio 2004 en 6 tipos de hábitats: bosques secundarios (BS), bosques ribereños (BR), charrales (CH), cercas vivas (CV), potreros de alta cobertura arbórea (PAC), cobertura de 16-25% (definidos con base en la distribución de frecuencias de cobertura) y potreros de baja cobertura arbórea (PBC, cobertura de 1-5%). A través de una imagen Ikonos (2002) se seleccionaron al azar, para cada hábitat, ocho parcelas de 1 ha, para un total de 48 parcelas, en las cuales se realizó el muestreo de los escarabajos coprófagos. Los datos de diversidad de escarabajo coprófagos fueron obtenidos por el Proyecto FRAGMENT (Evaluación del impacto de árboles en la productividad de las fincas y la conservación de la biodiversidad regional en paisajes fragmentados, 2001- 2004), en el cual el autor participó como investigador.

La caracterización de la diversidad de escarabajos se realizó a través de la captura con trampas *pitfall*. En cada uno de los hábitats no lineales se colocaron dos grillas de 16 trampas *pitfall* (32 trampas) en cuadrantes opuestos en el centro de la parcela, con una distancia entre trampas de 7 m. En los hábitats lineales (BR y CV), las 32 trampas se colocaron en una línea paralela siguiendo el curso del río o la cerca viva a una distancia entre trampas de 7 m (Figura 12). Las trampas permanecieron abiertas durante dos días consecutivos y fueron revisadas cada 12 horas (Hernández et ál. 2003). El cebo utilizado como atrayente fue estiércol de cerdo. Todos los escarabajos fueron recolectados e identificados. Los escarabajos se clasificaron según sus hábitos coprófagos en rodadores y cavadores, según lo descrito por Hanski y Cambefort (1991).

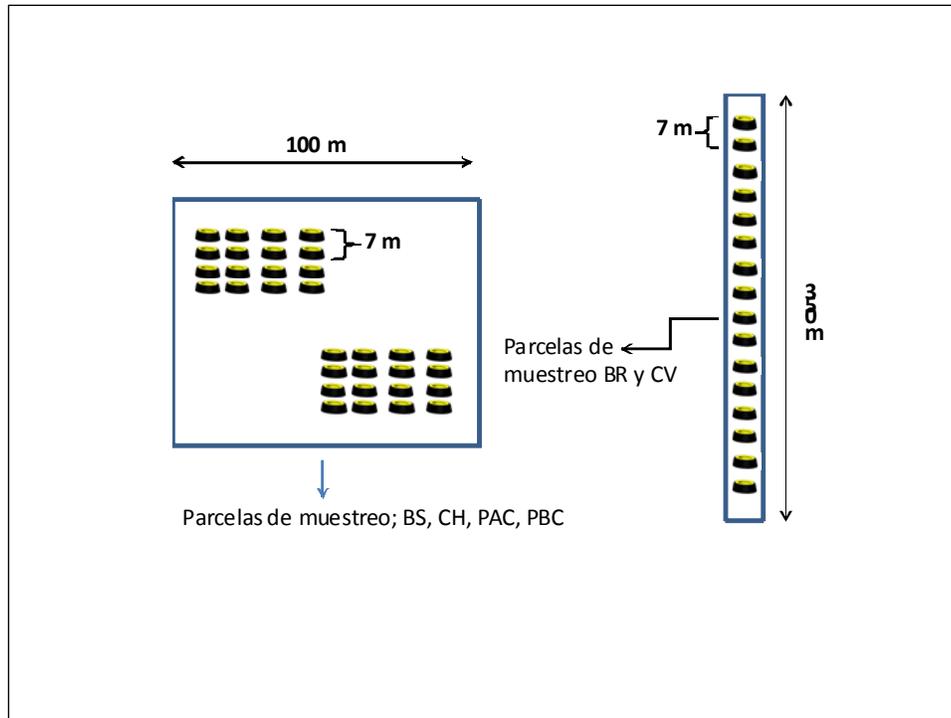


Figura 12. Arreglo espacial de las trampas pitfall en los distintos hábitats (BS = bosque secundario; BR = bosque ribereño; CH = charral; CV = cercas vivas; PAC = potrero de alta cobertura arbórea; PBC = potrero de baja cobertura arbórea) utilizado para caracterizar la diversidad de escarabajos coprófagos en el agropaisaje de Matiguás, Nicaragua.

Se calculó la riqueza, abundancia e índices de diversidad y equidad de Shannon para cada una de las 48 parcelas muestreadas. Además se calculó la abundancia y riqueza de cada habitato coprófago a nivel de cada parcela. Se realizaron análisis de varianza no paramétricos para comparar la abundancia, riqueza y diversidad de escarabajos entre los distintos hábitats. Se generaron curvas de acumulación de especies y se calcularon las especies esperadas en cada uno de los hábitats a través del modelo de Clench (Soberón y Llorente 1993). Se compararon los hábitats con respecto a la composición de especies a través del cálculo de índices de similitud de especies entre pares de hábitats, utilizando el índice de Jaccard modificado por chao (Índice de similitud Jaccard-Chao). Además, se generó un grafico de ordenación para explorar la asociación de especies con respecto a los hábitats. Los programas computacionales utilizados para todos estos análisis fueron los siguientes: EstimateS (Colwell 2007), PC-ORD (McCune y Mefford 1999) e InfoStat (InfoStat 2008). La metodología propuesta para caracterización del paisaje y las relaciones de la diversidad de escarabajos coprófagos con la composición y estructura del agropaisaje se encuentra en Artículo 1.

5.4 Resultados

Los resultados de la caracterización del agropaisaje y la correlación de las parcelas de muestreo se encuentran en Artículo 1. De la página 57 a la 61.

5.4.1.1 Caracterización de la diversidad de escarabajos coprófagos

Se capturaron 3693 escarabajos, de 33 especies con un esfuerzo de captura 64 trampas *pitfall* por parcela (3072 trampas total en las 48 parcelas). El hábitat que registró el mayor número de especies fue el bosque secundario seguido del potrero alta cobertura arbórea. En cambio el hábitat que registró la mayor abundancia de escarabajos fue el potrero de alta cobertura arbórea (Cuadro 15).

Cuadro 15. Número de especies e individuos de escarabajos coprófagos registrados en 6 hábitats (BS = bosque secundario; BR = bosque ribereño; CH = charral; CV = cercas vivas; PAC = potrero de alta cobertura arbórea; PBC = potrero de baja cobertura arbórea) en el agropaisaje de Matiguás, Nicaragua (n = 8 parcelas/ hábitat)

| Hábitat | BS | BR | CH | CV | PAC | PBC | Total |
|-----------------------------|-----|-----|-----|-----|------|-----|-------|
| Especies | 26 | 20 | 20 | 17 | 23 | 10 | 33 |
| Individuos | 452 | 315 | 593 | 865 | 1237 | 241 | 3693 |
| Especies esperadas (Clench) | 42 | 44 | 37 | 27 | 44 | 18 | 38 |

Las especies más abundantes en el agropaisaje fueron: *Onthophagus batesi* (1016 individuos, 28%), *Copris lugubris* (951 individuos, 26%) y *Onthophagus championi* (468 individuos, 13%); estas tres especies juntas registraron el 66% de las capturas totales (Cuadro 15). De las 33 especies registradas cinco especies se presentaron en todos los hábitats, cinco especies fueron presentes en cinco hábitats y seis especies fueron registradas en un solo hábitat (Anexo 3).

En general la comunidad de escarabajos está compuesta por pocas especies con altas abundancias y muchas especies con abundancias bajas (Figura 13), Este patrón fue evidente en cada hábitat, con 1 a 3 especies con altas abundancias. Los potreros de alta cobertura arbórea y cercas vivas fueron los hábitats que tienen la mayor dominancia de especies.

Cuadro 16. Número de individuos (Ind) y su porcentaje sobre el total (%) de las diez especies más comunes en cada uno de los hábitats muestreados en el agropaisaje de Matiguás, Nicaragua ordenadas en cada columna de más abundantes a menos abundantes

| BS | Ind | % | BR | Ind | % | CH | Ind | % |
|--------------------------------|-----|-----|---------------------------------|-----|-----|------------------------------------|-----|-----|
| <i>Canthon aequinoctialis</i> | 142 | 31 | <i>Onthophagus batesi</i> | 150 | 48 | <i>Dichotomius yucatanus</i> | 257 | 43 |
| <i>Copris lugubris</i> | 68 | 15 | <i>Copris lugubris</i> | 86 | 27 | <i>Copris lugubris</i> | 87 | 15 |
| <i>Onthophagus batesi</i> | 35 | 7.7 | <i>Dichotomius yucatanus</i> | 23 | 7.3 | <i>Dichotomius centralis</i> | 71 | 12 |
| <i>Uroxys micros</i> | 25 | 5.5 | <i>Dichotomius centralis</i> | 10 | 3.2 | <i>Deltochilum lobipes</i> | 28 | 4.7 |
| <i>Ateuchus rodriguezi</i> | 21 | 4.6 | <i>Ateuchus rodriguezi</i> | 9 | 2.9 | <i>Canthidium subdopuncticolle</i> | 22 | 3.7 |
| <i>Onthophagus landolti</i> | 19 | 4.2 | <i>Canthon cyanellus sallei</i> | 6 | 1.9 | <i>Deltochilum scabriusculum</i> | 21 | 3.5 |
| <i>Pseudocanthon perplexus</i> | 18 | 4 | <i>Copris laeviceps</i> | 5 | 1.6 | <i>Onthophagus championi</i> | 18 | 3 |
| <i>Uroxys Spp 1</i> | 17 | 3.8 | <i>Onthophagus praecellens</i> | 5 | 1.6 | <i>Ateuchus rodriguezi</i> | 17 | 2.9 |
| <i>Copris laeviceps</i> | 14 | 3.1 | <i>Dichotomius annae</i> | 4 | 1.3 | <i>Canthon aequinoctialis</i> | 17 | 2.9 |
| <i>Dichotomius yucatanus</i> | 13 | 2.9 | <i>Onthophagus acuminatus</i> | 3 | 1 | <i>Onthophagus praecellens</i> | 10 | 1.7 |

| CV | Ind | % | PAC | Ind | % | PBC | Ind | % |
|------------------------------------|-----|-----|----------------------------------|-----|-----|-------------------------------|-----|------|
| <i>Copris lugubris</i> | 364 | 42 | <i>Onthophagus batesi</i> | 479 | 39 | <i>Copris lugubris</i> | 193 | 83.5 |
| <i>Onthophagus batesi</i> | 335 | 39 | <i>Onthophagus championi</i> | 365 | 30 | <i>Onthophagus batesi</i> | 15 | 6.5 |
| <i>Onthophagus championi</i> | 74 | 8.6 | <i>Copris lugubris</i> | 153 | 12 | <i>Dichotomius centralis</i> | 12 | 5.2 |
| <i>Dichotomius yucatanus</i> | 24 | 2.8 | <i>Ateuchus rodriguezi</i> | 72 | 5.8 | <i>Canthon aequinoctialis</i> | 4 | 1.7 |
| <i>Dichotomius centralis</i> | 18 | 2.1 | <i>Dichotomius centralis</i> | 39 | 3.2 | <i>Dichotomius yucatanus</i> | 2 | 0.9 |
| <i>Canthidium subdopuncticolle</i> | 10 | 1.2 | <i>Onthophagus marginicollis</i> | 25 | 2 | <i>Eurysternus mexicanus</i> | 1 | 0.4 |
| <i>Ateuchus rodriguezi</i> | 9 | 1 | <i>Dichotomius yucatanus</i> | 24 | 1.9 | <i>Deltochilum lobipes</i> | 1 | 0.4 |
| <i>Scatimus ovatus</i> | 7 | 0.8 | <i>Scatimus ovatus</i> | 13 | 1.1 | <i>Dichotomius annae</i> | 1 | 0.4 |
| <i>Deltochilum lobipes</i> | 5 | 0.6 | <i>Onthophagus landolti</i> | 12 | 1 | <i>Canthon meridionalis</i> | 1 | 0.4 |
| <i>Eurysternus mexicanus</i> | 5 | 0.6 | <i>Eurysternus mexicanus</i> | 11 | 0.9 | <i>Uroxys Spp 1</i> | 1 | 0.4 |

(BS = bosque secundario; BR = bosque ribereño; CH = charral; CV = cercas vivas; PAC = potrero de alta cobertura arbórea; PBC = potrero de baja cobertura arbórea).

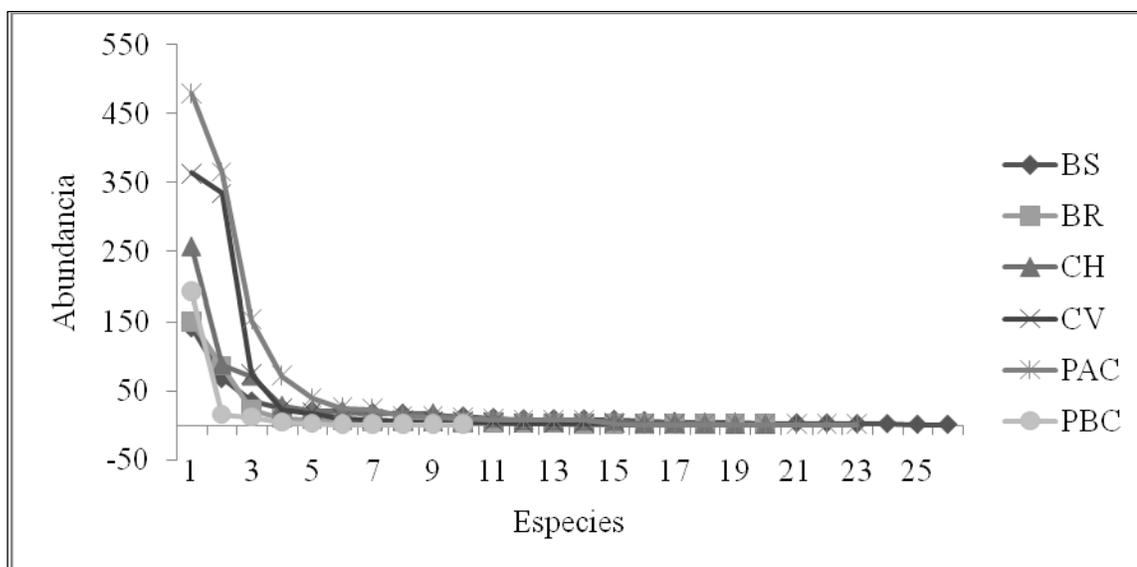


Figura 13. Curva de rango-abundancia de escarabajos para cada uno de los hábitats (BS = bosque secundario; BR = bosque ribereño; CH = charral; CV = cercas vivas; PAC = potrero de alta cobertura arbórea; PBC = potrero de baja cobertura arbórea) en el agropaisaje de Matiguás, Nicaragua.

Según la curva de acumulación de especies se espera seguir registrando nuevas especies a medida que se aumenta el esfuerzo de muestreo (Figura 14). Los hábitats BS, BR, CH y PAC tienen mayor probabilidad de registrar nuevas especies a medidas que se aumente el esfuerzo de muestreo, siendo estadísticamente distintos con los PBC y CV, quienes son los hábitats que tienen menor probabilidad de registrar nuevas especies.

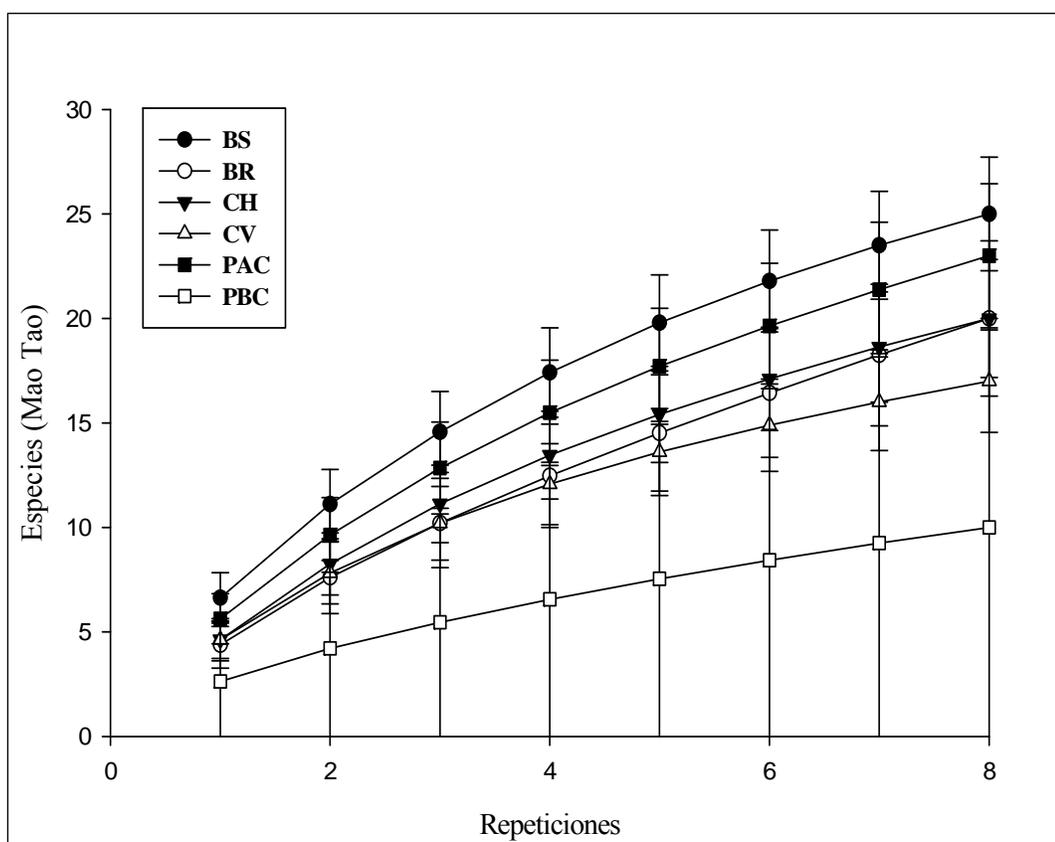


Figura 14. Curva de acumulación de especies de escarabajos coprófagos para cada uno de los hábitats muestreados (BS = bosque secundario; BR = bosque ribereño; CH = charral; CV = cercas vivas; PAC = potrero de alta cobertura arbórea; PBC = potrero de baja cobertura arbórea) en el agropaisaje de Matiguás, Nicaragua.

El método de Clench de especies esperadas, muestra que los hábitats que esperan tener mayor número de especies son los BS, BR y PAC. Además, el charral tiene mayor número de especies esperadas que las CV y PBC; de igual manera el hábitat de CV tiene mayor probabilidad de tener más especies que PBC (Figura 15).

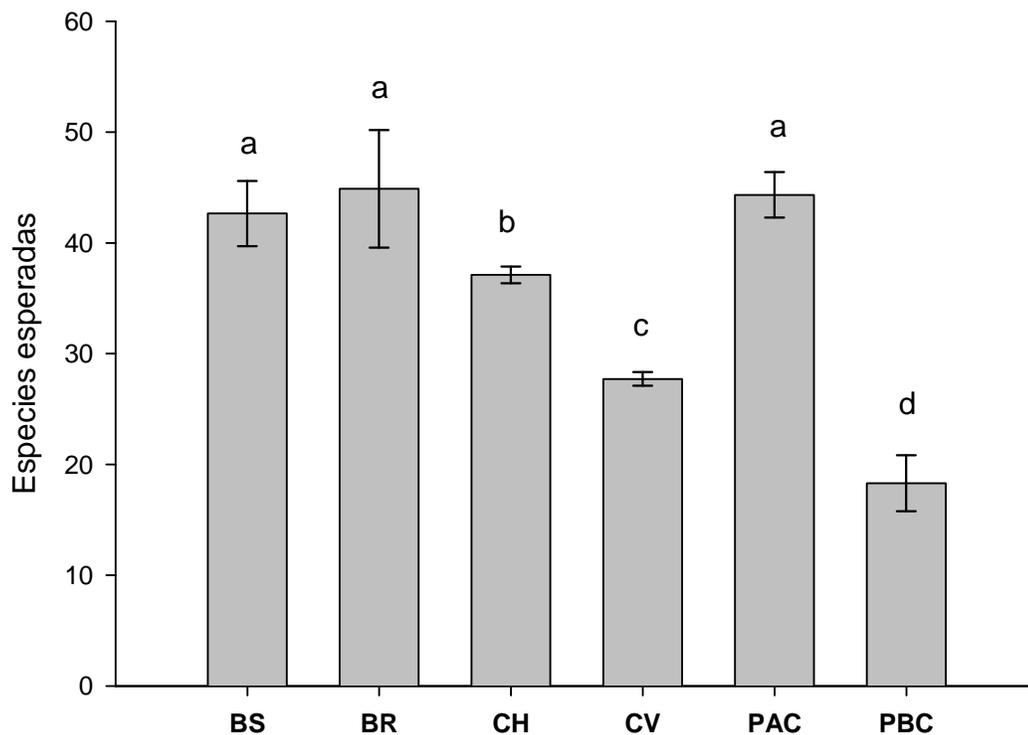


Figura 15. Especies esperadas según la ecuación de Clench para cada uno de los hábitats (BS = bosque secundario; BR = bosque ribereño; CH = charral; CV = cercas vivas; PAC = potrero de alta cobertura arbórea; PBC = potrero de baja cobertura arbórea). Las barras representan los límites de confianza. Las letras distintas indican diferencias estadísticas ($\alpha = 0.05$).

5.4.1.2 Comparaciones entre hábitat con la riqueza, abundancia e índices de diversidad de escarabajos

No hubo diferencias entre los hábitats tanto para la riqueza observada, abundancia e índices de diversidad y equidad de escarabajos coprófagos (Cuadro 17).

Cuadro 17. Comparación de la riqueza, abundancia e índices de diversidad de escarabajos coprófagos entre hábitats (BS = bosque secundario; BR = bosque ribereño; CH = charral; CV = cercas vivas; PAC = potrero de alta cobertura arbórea; PBC = potrero de baja cobertura arbórea) según análisis de varianza no paramétricos de Kruskal Wallis ($p < 0.05$). Los datos representan los promedios ($n=8$ repeticiones/hábitat) y los errores estándares.

| Variables | BS | BR | CH | CV | PAC | PBC | H | <i>p</i> |
|------------|--------------|---------------|---------------|----------------|-----------------|---------------|------|----------|
| Riqueza | 6.75 ± 1.62 | 4.38 ± 1.15 | 4.63 ± 1.12 | 4.63 ± 1.13 | 5.63 ± 1.65 | 2.63 ± 0.56 | 4.7 | 0.4373 |
| Abundancia | 56.5 ± 21.01 | 39.38 ± 20.41 | 74.13 ± 33.12 | 108.13 ± 60.79 | 154.63 ± 102.99 | 28.88 ± 19.39 | 5.93 | 0.3124 |
| Diversidad | 1.9 ± 0.34 | 1.56 ± 0.2 | 1.65 ± 0.31 | 1.41 ± 0.22 | 1.43 ± 0.35 | 0.95 ± 0.21 | 5.31 | 0.3790 |
| Equidad | 0.77 ± 0.07 | 0.73 ± 0.08 | 0.69 ± 0.07 | 0.7 ± 0.06 | 0.6 ± 0.07 | 0.74 ± 0.13 | 4.47 | 0.4834 |

5.4.1.3 Comparaciones entre hábitat según la composición de especies

Los hábitats compartieron entre 40 y 90% de las mismas especies. Sin embargo, la composición de especies compartidas varió entre pares de hábitats. Los BS y CV fueron los hábitats con menor número de especies compartidas, con respecto a los pares de hábitats BS-CH, BS-PAC. BR-CH, BR-CV, BR-PBC, CH-CV, CH-PAC, CV-PAC y CV-PBC (Figura 16). El par de hábitat CV y PAC compartió más especies que el par PAC-PBC.

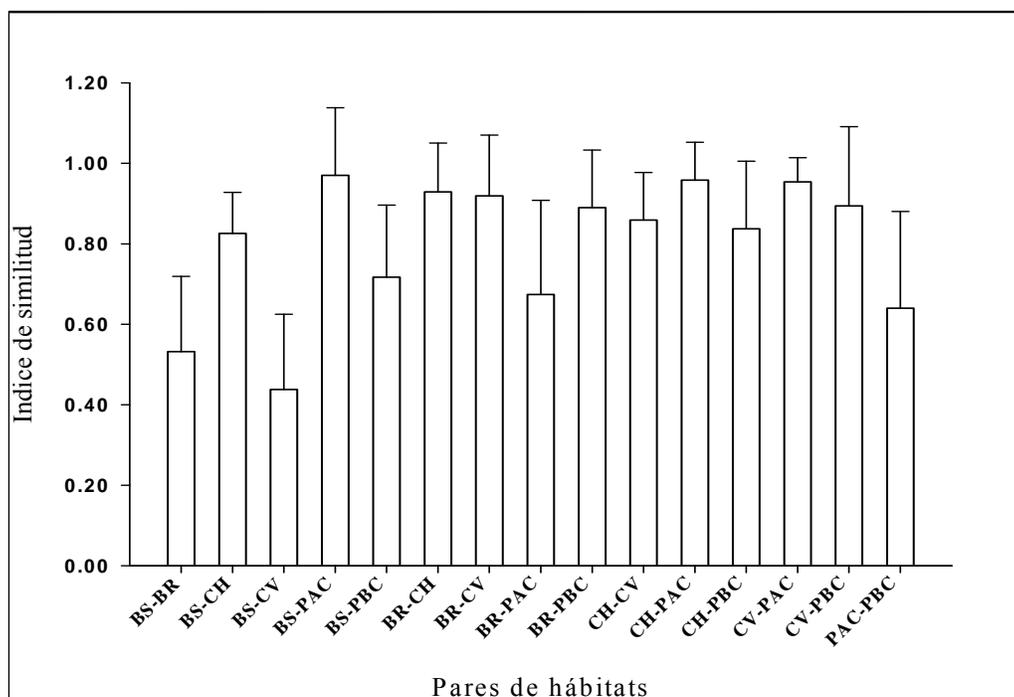


Figura 16. Índice de similitud de Jaccard-Chao modificado de escarabajos coprófagos entre pares de distintos hábitats (BS = bosque secundario; BR = bosque ribereño; CH = charral; CV = cercas vivas; PAC = potrero de alta cobertura arbórea; PBC = potrero de baja cobertura arbórea), en el agropaisaje de Matiguás, Nicaragua.

El gráfico de ordenación mostró que los bosques secundarios y charrales quedaron separados del resto de los hábitats, con respecto a las especies de escarabajos que se asocian mejor a estos hábitats, el bosque ribereño, cerca viva, potrero alta y baja cobertura arbórea están cercanos entre sí (Figura 17).

Los bosques secundarios y charrales tuvieron una composición muy distinta al resto de los hábitats y además, fueron diferentes entre sí. Por otra parte, los bosques ribereños, cercas vivas, potreros de alta cobertura y potreros de baja cobertura arbórea tuvieron una composición similar. Además, hay que señalar que hubo un conjunto de especies más

relacionadas con bosques secundarios, otro conjunto de especies más relacionadas con charrales y otras especies asociados al grupo de bosque ribereño, cercas vivas, potreros de alta cobertura arbórea y potreros de baja cobertura arbórea (Figura 17).

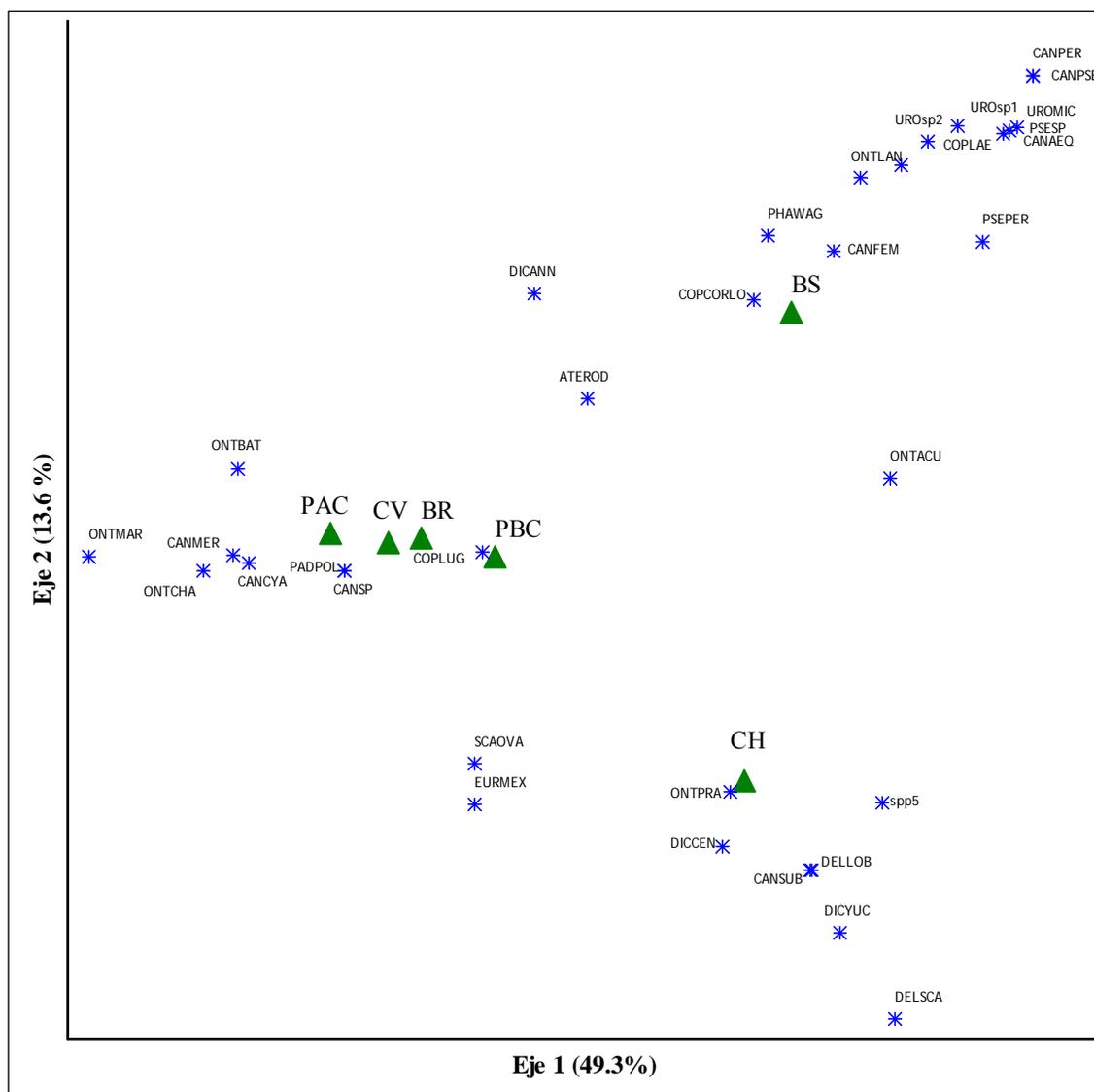


Figura 17. Análisis de ordenación (DECORANA) de los hábitats según las especies de escarabajos compartidas ($n = 6$ hábitat/8 parcelas), en el agropaisaje de Matiguás, Nicaragua. (BS = bosque secundario; BR = bosque ribereño; CH = charral; CV = cercas vivas; PAC = potrero de alta cobertura arbórea; PBC = potrero de baja cobertura arbórea).

5.4.1.4 Correlación espacial de las parcelas de muestreo para cada una de las medidas de diversidad de escarabajos coprófagos

Los análisis de autocorrelación espacial indican que cada atributo (abundancia, riqueza y diversidad) de la comunidad de escarabajos coprófagos respondió a una distancia mínima de

independencia diferente; es decir que la distancia a la que dos parcelas dejan de tener abundancias, riqueza y diversidad similares es distinta entre cada atributo de la comunidad de escarabajos coprófagos y que por lo tanto el grado de autocorrelación espacial entre los valores de riqueza, abundancia y diversidad difiere entre ellos (Cuadro 18).

Cuadro 18. Distancia máxima de la autocorrelación espacial de las características de la comunidad de escarabajos coprófagos medidas en el agropaisaje de Matiguás, Nicaragua. Función de correlación de los errores, utilizando el modelo de correlación lineal espacial (Linear spatial correlation), ($n = 8$ parcelas \times 6 hábitats = 48 parcelas).

| Variable respuesta | Distancia geográfica (m) | probabilidad |
|--|---------------------------------|---------------------|
| Riqueza de escarabajos coprófagos | 517.15 | 0.0001 |
| Abundancia de escarabajos coprófagos | 1337.42 | 0.0013 |
| Índice de diversidad de escarabajos coprófagos | 154.46 | 0.0001 |
| Índice de equidad de escarabajos coprófagos | 235.05 | 0.0010 |
| Gremios alimenticios | | |
| Especies escarabajos cavadores | 151.09 | 0.0010 |
| Abundancia escarabajos cavadores | 1021.01 | 0.0024 |
| Riqueza de escarabajos rodadores | 154.90 | 0.0050 |
| Abundancia de escarabajos rodadores | 542.50 | 0.0340 |

5.4.2 Respuesta de la diversidad de escarabajos coprófagos a la composición y estructura del hábitat y del paisaje

5.4.2.1 Correlaciones simples entre variables de composición del agropaisaje, con la comunidad de escarabajos coprófagos

Las correlaciones simples de la comunidad de escarabajos con las variables de composición del agropaisaje aunque no presentaron relaciones significativas muestran que la comunidad de escarabajos puede responder en distintas escalas del agropaisaje dependiendo de la característica ecológica a la que la comunidad es influenciada. Por ejemplo, el porcentaje de bosque secundario estuvo relacionado positivamente con la riqueza y el índice de diversidad de escarabajos a una escala de 500 m, mientras que para la abundancia, la relación fue a una escala de 1500 m y la equidad tuvo su relación más fuerte a una escala de 1000 m. Estas relaciones muestran la variación en la respuesta de la comunidad de escarabajos a las características del paisaje en distintas escalas (Figura 18. Coeficiente de correlación de Spearman (r) entre la riqueza, abundancia e índices de diversidad (H') y equidad de Shannon (E') de escarabajos coprófagos con variables de composición del agropaisaje. Los valores en

el eje X representan la escala (100 m, 250 m, etc.) a la que fueron medidas las variables de composición del agropaisaje.)

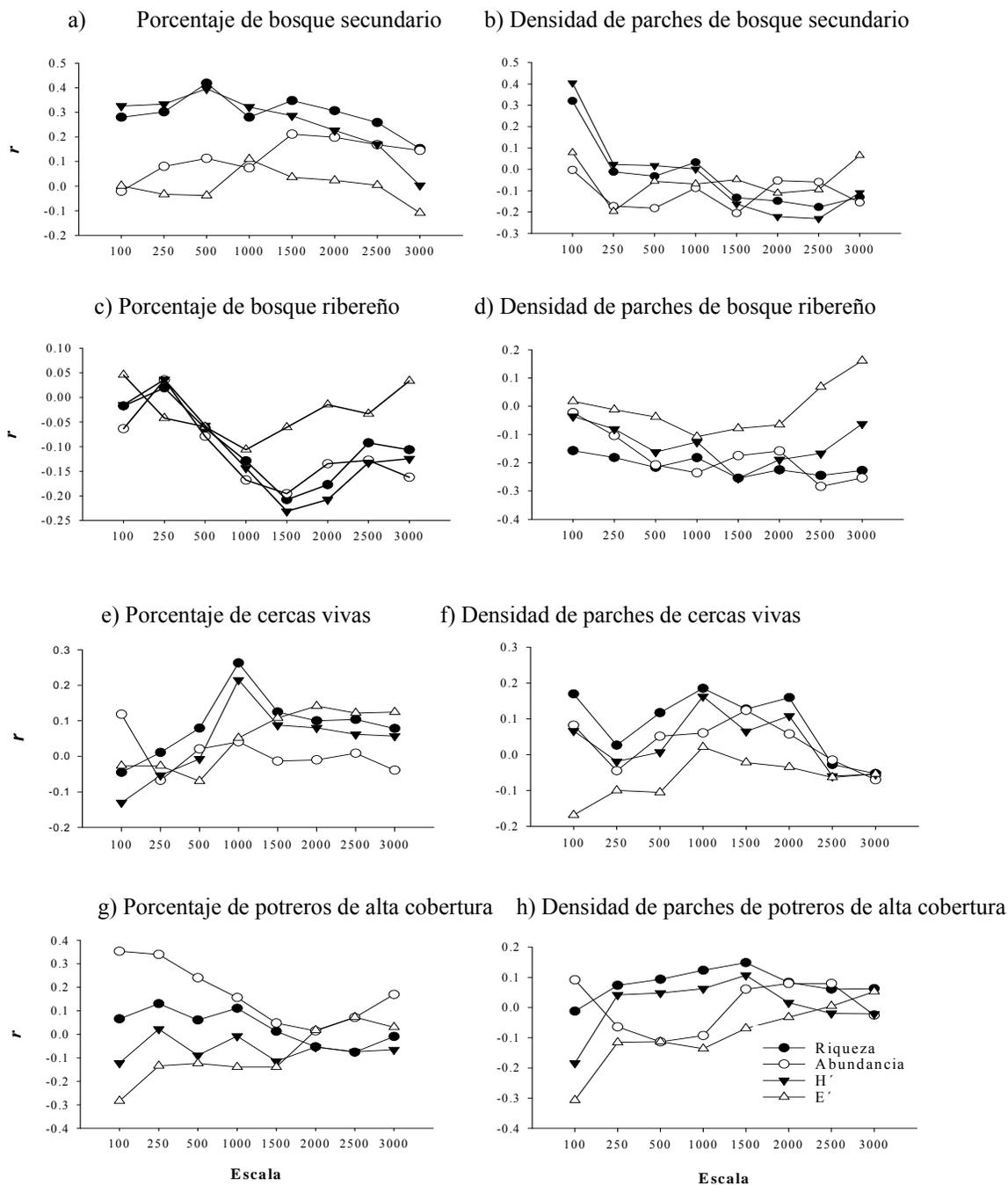


Figura 18. Coeficiente de correlación de Spearman (r) entre la riqueza, abundancia e índices de diversidad (H') y equidad de Shannon (E') de escarabajos coprófagos con variables de composición del agropaisaje. Los valores en el eje X representan la escala (100 m, 250 m, etc.) a la que fueron medidas las variables de composición del agropaisaje.

5.4.2.2 Regresiones múltiples entre variables de hábitat y del paisaje con la comunidad de escarabajos coprófagos

Los resultados de los modelos de regresión que se presentan en esta sesión corresponden al modelo combinado producto de los tres modelos realizados con las variables de hábitat, estructura y composición del agropaisaje. Los modelos de regresiones que son los precursores a este modelo, se encuentran en Anexo 4.

Las regresiones múltiples finales mostraron que la comunidad de escarabajos respondió tanto a variables de hábitat, como de composición y estructura del paisaje, pero las variables importantes fueron diferentes para diferentes medidas de la comunidad de escarabajos. Además, estas variables respondieron a distintas escalas desde variables de hábitats hasta escalas de 3000 m.

La riqueza de escarabajos fue explicada por una característica de hábitat y tres variables de composición del agropaisaje, que juntas explicaron el 32% de la riqueza de escarabajos presente en los distintos hábitats (Cuadro 19). El porcentaje de bosque secundario a una escala de 500 m fue la variable que explicó la mayor proporción en el modelo, seguido de la densidad de parches de cercas vivas a una escala de 2000 m, la altura de los árboles medida en la parcela y en menor importancia la densidad de bosque ribereño a una escala de 500 m (Cuadro 20). Las primeras tres variables tuvieron una relación positiva con la riqueza de especies, mientras que la densidad de bosques ribereños obtuvo una relación negativa.

La abundancia de escarabajos en los distintos hábitats estuvo explicada por seis variables de composición del agropaisaje, sin relacionarse con alguna de hábitat y estructura del agropaisaje. Las variables de composición explicaron el 47% de las abundancias encontradas en los distintos hábitats (Cuadro 19). El porcentaje de potreros de alta cobertura arbórea a una escala de 250 m fue la variable que mayor explicación otorgó con una relación positiva, seguido del porcentaje de cercas vivas a una escala de 250 m con una relación negativa, luego la densidad de parches de potreros alta cobertura a una escala de 1500 m con una relación negativa y el porcentaje de bosque secundario a una escala de 500 m con una relación positiva; estas variables juntas explicaron el 58.9% de la abundancia de escarabajos (Cuadro 20).

Cuadro 19. Coeficientes de determinación para cada modelo de regresión múltiple entre variables de hábitat, composición y estructura del agropaisaje con la riqueza, abundancia, e índices de diversidad (H') y equidad de escarabajos (E'). ECMP = Error cuadrático medio de predicción; CM error = cuadrado medio del error. Las abreviaciones de los variables incluidos en los modelos están presentadas en Anexo 5.

| Variables de respuesta | R² | R² ajust | ECMP | CMerror | Modelo |
|-------------------------------|----------------------|--------------------------------|-------------|----------------|---|
| Riqueza | 0.32 | 0.26 | 11.3 | 9.61 | $= -2.30+0.19(AP)+0.15(PLANDBS500m)+0.68(PDCV2000m)-0.39(PDBR500m)+\varepsilon_i$ |
| Abundancia | 0.47 | 0.39 | 28.99 | 19.52 | $= 7.42+0.18(PLANDBS500m)-1.23(PLANDCV250m)+0.20(PLANDPAC250m)-5.37(PDBR2500m)-1.78(PDBS1500m)+1.27(PDPAC)+\varepsilon_i$ |
| H' | 0.21 | 0.17 | 0.57 | 0.48 | $=1.18+0.06(AP)-0.04(DAP)+\varepsilon_i$ |
| E' | 0.43 | 0.34 | 0.04 | 0.03 | $=-0.04-0.04(PLANDBR1000m)+0.01(PLANDPBC1500m)+0.66(PDBR)-0.0033(PDPAC100m)+0.01(PDPBC500m)+\varepsilon_i$ |

El índice de diversidad de escarabajos fue explicado por dos variables de hábitats y ninguna de composición o estructura del agropaisaje. La proporción explicada del modelo fue de 21% (Cuadro 19). El diámetro de los árboles fue la variable que mayor explicó la diversidad de escarabajos con una relación negativa, seguido de la altura de los árboles con una relación positiva (Cuadro 20).

La equidad de escarabajos coprófagos fue explicada por cinco variables de composición del agropaisaje y ninguna de hábitat o de estructura. El modelo explicó el 43% de la equidad de escarabajos en el agropaisaje (Cuadro 19). Las variables que mayor explicaron la equidad de escarabajos fueron la densidad de potreros de alta cobertura arbórea a una escala de 100 m, con una relación negativa, la densidad de bosques ribereños a una escala de 3000 m con una relación positiva, la densidad de potreros de baja cobertura arbórea a una escala de 500 m con una relación positiva y el porcentaje de bosque ribereño a una escala de 1000 m con una relación negativa. Juntas estas variables explicaron el 71% el modelo (Cuadro 20).

Cuadro 20. Variables de paisaje y de hábitats que explicaron los patrones de la diversidad de escarabajos en los modelos de regresión múltiple presentados en Cuadro 3. %SC= porcentaje de la suma de cuadrados; Pendiente= pendiente de la variable en el modelo; p= probabilidad de la variable en el modelo. Número con negritas indican variables con mayor peso en el modelo. Los códigos de las variables se explican en Anexo 5.

| Variables | relación | Riqueza | | | Abundancia | | | Índice de diversidad | | | Índice de equidad | | |
|---------------|----------|--------------|-----------|--------|--------------|-----------|--------|----------------------|-----------|--------|-------------------|-----------|--------|
| | | %SC | Pendiente | P | %SC | Pendiente | p | SC | Pendiente | P | SC | Pendiente | P |
| constante | | - | -2,30 | 0,2801 | | 7,42 | 0,0111 | - | - | - | - | - | - |
| AP | + | 4.08 | 0,19 | 0,1155 | - | - | - | 8.82 | 0.06 | 0.046 | - | - | - |
| DAP | - | - | - | - | - | - | - | 16.27 | -0.04 | 0.0079 | - | - | - |
| PLANDBS500m | + | 16.06 | 0,15 | 0,0034 | 7.90 | 0,18 | 0,0175 | - | - | - | - | - | - |
| PDCV2000m | + | 6.97 | 0,68 | 0,0416 | - | - | - | - | - | - | - | - | - |
| PDBR500m | - | 3.46 | -0,39 | 0,1461 | - | - | - | - | - | - | - | - | - |
| PLANDCV250m | - | - | - | - | 13.06 | -1,23 | 0,0028 | - | - | - | - | - | - |
| PLANDPAC250 | + | - | - | - | 28.13 | 0,20 | 0,0001 | - | - | - | - | - | - |
| PDBR2500m | - | - | - | - | 4.30 | -5,37 | 0,0751 | - | - | - | - | - | - |
| PDBS1500m | - | - | - | - | 4.33 | -1,78 | 0,0740 | - | - | - | - | - | - |
| PDPAC1500m | + | - | - | - | 10.23 | 1,27 | 0,0074 | - | - | - | - | - | - |
| PlandBR1000m | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | 12.09 | -0.04 | 0.0099 |
| PLANDPBC1500m | + | - | - | - | - | - | - | - | - | - | 5.49 | 0.01 | 0.0719 |
| PDBR3000m | + | - | - | - | - | - | - | - | - | - | 21.43 | 0.66 | 0.001 |
| PDPAC100m | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | 25.82 | -0.0036 | 0.0003 |
| PDPBC500m | + | - | - | - | - | - | - | - | - | - | 12.09 | 0.01 | 0.0109 |

5.4.3 Respuestas de los hábitos coprófagos de los escarabajos a la composición y estructura del hábitat y/o paisaje

Los escarabajos respondieron de distintas maneras a las características del agropaisaje (estructura y composición), según sus hábitos coprófagos y aun entre el mismo hábito coprófago, hubo diferencias en la respuesta dependiendo de la variable respuesta (abundancia y riqueza de hábitos coprófagos).

La riqueza de escarabajos cavadores respondió a la altura de los árboles en el hábitat con una relación positiva y al porcentaje de potrero de baja cobertura arbórea a una escala de 1500 m con una relación negativa. Este modelo explicó el 29% de la riqueza de escarabajos cavadores (Cuadro 21). La abundancia de escarabajos cavadores respondió a tres variables de composición, explicando el 27% de la abundancia en los hábitats (Cuadro 21). La variable que mayor explicó la abundancia de escarabajos cavadores fue la densidad de parches de bosques ribereños a una escala de 2500 m con una relación negativa, seguido del porcentaje de potreros de alta cobertura arbórea a una escala de 100 m, con una relación positiva (Cuadro 22).

Cuadro 21. Coeficientes de determinación para cada modelo de regresión múltiple entre variables de hábitat, composición y estructura del agropaisaje con la riqueza y abundancia de los escarabajos según sus hábitos coprófagos. ECMP = Error cuadrático medio de predicción; CM error = cuadrado medio del error. Las abreviaciones de los variables incluidos en los modelos están presentadas en Anexo 5.

| Variables de respuestas | R ² | R ² ajust | ECMP | CM error | Modelo |
|-------------------------|----------------|----------------------|-------|----------|---|
| Riqueza cavadores | 0.29 | 0.25 | 7.92 | 6.99 | = 9.25+0.25(AP)-0.17(PLANDPBC1500m)+ei |
| Abundancia cavadores | 0.27 | 0.22 | 31.19 | 24.78 | = 9.2+1.94(PLANDBR2500m)+0.07(PLANDPAC100m)-12.7(PDBR2500m)+ei |
| Riqueza rodadoras | 0.35 | 0.32 | 0.72 | 0.54 | =0.24+0.0009(DSTCV)+0.01(PLANDCH100m)+ei |
| Abundancia rodadores | 0.80 | 0.78 | 19.72 | 8.98 | =-3.9-0.01(DSTBS)+0.02(DSTCV)+0.13(PLANDBS1500m)+0.15(PDBS250m)ei |

La riqueza de escarabajos rodadores respondió a la distancia de cercas vivas y al porcentaje de charral a una escala de 100 m; ambas relaciones fueron positivas. El modelo explico 35% de la riqueza de escarabajos rodadores (Cuadro 21 y Cuadro 22).

Cuadro 22. Variables de paisaje y de hábitats que explicaron los patrones de la riqueza y abundancia de escarabajos coprófagos, según sus hábitos, en los modelos de regresión múltiple presentados en Cuadro 5. %SC= porcentaje de la suma de cuadrados; Pendiente= pendiente de la variable en el modelo; p= probabilidad de la variable en el modelo. Número con negritas indican variables con mayor peso en el modelo. Los códigos de las variables se encuentran en Anexo 5.

| variables regresoras | Relación | Riqueza de cavadores | | | Abundancia de cavadores | | | Riqueza de rodadores | | | Abundancia de rodadores | | |
|----------------------|----------|----------------------|-------|---------|-------------------------|-------|---------|----------------------|--------|---------|-------------------------|-------|---------|
| | | SC | Est. | p-valor | SC | Est. | p-valor | SC | Est. | p-valor | SC | Est. | p-valor |
| Constante | | - | 9.25 | 0.0051 | - | 9.2 | <0.0001 | - | 0.24 | 0.0775 | - | -3.9 | 0.0146 |
| AP | + | 10.69 | 0.25 | 0.0127 | - | - | - | - | - | - | - | - | - |
| DSTBS | + | - | - | - | - | - | - | - | - | - | 1.17 | -0.01 | 0.1176 |
| DSTCV | + | - | - | - | - | - | - | 14 | 0.0009 | 0.0032 | 69.07 | 0.02 | 0.0001 |
| PLANDBS1500m | + | - | - | - | - | - | - | - | - | - | 1.62 | 0.13 | 0.0668 |
| PLANDBR2500m | + | - | - | - | 3.19 | 1.94 | 0.1727 | - | - | - | - | - | - |
| PLANDCH100m | + | - | - | - | - | - | - | 9.6 | 0.01 | 0.0133 | - | - | - |
| PLANDPAC100m | + | - | - | - | 9.58 | 0.07 | 0.0206 | - | - | - | - | - | - |
| PLANDPBC1500m | - | 15.19 | -0.17 | 0.0034 | - | - | - | - | - | - | - | - | - |
| PDBS250m | + | - | - | - | - | - | - | - | - | - | 3.08 | 0.15 | 0.0129 |
| PDBR2500m | - | - | - | - | 11.68 | -12.7 | 0.011 | - | - | - | - | - | - |

La abundancia de escarabajos rodadores fue explicada por dos variables de estructura y dos de composición del agropaisaje, explicando el 80% (Cuadro 22). La variable que mayor explicó el modelo fue la distancia a las cercas vivas, seguido de la densidad de bosque secundario a una escala de 250 m, porcentaje de bosque secundario a 1500 m y por último a la

distancia de bosque secundario. Todas las relaciones fueron positivas menos la distancia al bosque secundario que mostró una relación negativa (Cuadro 22).

5.5 Discusión

5.5.1 Aspectos generales de la comunidad de escarabajos

El agropaisaje de Matiguás, a pesar de ser un paisaje dominado por potreros y presentar poca cobertura boscosa, aún conserva una alta riqueza de escarabajos coprófagos y mantiene una diversidad similar a la reportada en bosques tropicales húmedos y de transición seca en Costa Rica (Kohlmann et ál. 2007). La riqueza de especies de escarabajos coprófagos encontrada en el agropaisaje representa el 80% de las especies reportadas en bosques húmedos y de transición a secos en Costa Rica (Kohlmann et ál. 2007) e igual número de especies en un paisaje agropecuario de bosque seco de Nicaragua (Hernández et ál. 2003). Si bien la riqueza es dominada por especies adaptadas a condiciones abiertas y alteradas, la comunidad de escarabajos aún retiene algunas especies que dependen de cobertura arbórea (*p.e., Ateuchus rodriguezi, Copris laeviceps, Deltochilum lobipes y Scatimus ovatus*).

Las especies de escarabajos más comunes fueron *Onthophagus batesi* y *Copris lugubris*, que representaron el 28% y 26% respectivamente. Estas especies fueron comunes en todos los hábitats estudiados, probablemente como producto de una distribución homogénea de recursos (estiércol). Estas especies coexisten en áreas con abundante presencia de estiércol (Montes de Oca 2001).

5.5.1.1 Comparaciones entre los distintos hábitats con respecto a la diversidad de escarabajos

En el agropaisaje de Matiguás no se encontró diferencias entre la riqueza, abundancia y diversidad de escarabajos entre los distintos hábitats, demostrando que la comunidad de escarabajos presentes en el agropaisaje es bastante homogénea. Estos resultados difieren con lo encontrado en otros estudios, donde se encontró que la diversidad de escarabajos fue diferente en distintos tipos de vegetación en paisajes rurales (Estrada et ál. 1998, Medina et ál. 2002, Schulze et ál. 2004, Harvey et ál. 2006). Sin embargo, la curva de acumulación, como el número de especies esperadas, muestra que los bosques secundarios, ribereños, chárrales y potreros de alta cobertura arbórea tuvieron más especies de escarabajos que los potreros de

baja cobertura arbórea, sugiriendo que estos últimos son de menor valor para los escarabajos. Los potreros de baja cobertura arbórea parecen presentar condiciones menos favorable, con un microclima más caliente y seco por falta de sombra y también menos recurso (estiércol) dado que el ganado prefiere estar bajo sombra (árboles) y depositar sus heces ahí (Davis et ál. 2002).

Aunque los hábitats son bastantes similares en cuanto a su abundancia, riqueza y diversidad, la composición varió un poco entre hábitats. Hubo un conjunto de especies en los bosques secundarios y en los chárcales que separa estos hábitats con los bosques ribereños, cercas vivas y los potreros de alta y de baja cobertura arbórea. Esto puede ser porque los bosques secundarios y charrales tienen suelos menos compactados por el pisoteo del ganado (menos intensidad de forrajeo), o por la variedad de recursos (estiércol de diferentes animales silvestres) que brindan estos hábitats en el agropaisaje y por la preferencias de algunas especies de escarabajos a mayor cobertura arbórea (Chacón 2000). Especies que son especialistas de bosque (*Canthon aequinoctialis*, *Copris laeviceps*, *Coprophanes telamon corythus*, *Deltochilum lobipes*, *Scatimus ovatus* y *Uroxys micros*) se encontraron principalmente en bosques secundarios en abundancias altas y algunas de ellas no estuvieron presentes en otros hábitats. Esto concuerda con resultados encontrados en un paisaje ganadero en Rivas, Nicaragua (Hernández et ál. 2003) y un paisaje agroforestal en Talamanca Costa Rica (Harvey et ál. 2006), donde la composición de especies es distinta entre los hábitats con mayor complejidad vegetal que en los hábitats menos complejos.

5.5.1.2 Respuesta de la diversidad de escarabajos coprófagos a la composición y estructura del hábitat y del paisaje

La comunidad de escarabajos respondió a algunas variables de los hábitats y composición del agropaisaje en distintas escalas. Esta respuesta se debe principalmente a características de la composición del agropaisaje y a algunas características del hábitat, reflejando los requerimientos de las especies en cuanto a sus hábitos coprófagos, condiciones microclimáticas de los hábitats y la configuración espacial del paisaje (Goodwin y Fahrig 2002, Fahrig 2003).

Hubo solamente dos características ecológicas del hábitat a la cual la riqueza y diversidad de escarabajos mostraron respuestas (diámetro de los árboles y altura de los

árboles); aunque, solamente en una característica (altura de los árboles) ambos atributos de la comunidad de escarabajos respondieron de manera positiva. Estas respuestas demuestran que cada atributo de la comunidad de escarabajos responde a características propias de los hábitats. La relación negativa del diámetro de los árboles con la diversidad de escarabajos es producto de un efecto de hábitat, dado que los mayores valores de diámetro de los árboles se registraron en cercas vivas (Sánchez et ál. 2005), produciendo así la relación negativa. Las relaciones encontradas de la riqueza y diversidad de escarabajos con las características de los hábitats son similares a las encontradas por Schiffler (2003), quien encontró relaciones positivas de las comunidades de escarabajos con variables del hábitat (densidad de árboles, variación espacial del área basal y la altura de los árboles).

La respuesta de la comunidad de escarabajos al agropaisaje sugiere que distintos atributos de la comunidad de escarabajos responden a distintas características de la composición del agropaisaje en distintas escalas. Un total de 13 características de la composición del agropaisaje medidas a distintas escalas estuvieron relacionadas con la riqueza, abundancia y diversidad de escarabajos coprófagos, pero ninguna estuvo relacionada con todos los atributos de la comunidad de escarabajos.

En general, los resultados sugieren que la comunidad de escarabajos coprófagos en este agropaisaje es favorecida por una mayor área de bosque secundario, dado que estos hábitats proporcionan mayor diversidad de recursos (estiércol) y un microclima favorable (Arellano et ál. 2005, Arellano et ál. 2008). También es favorecido por un mayor porcentaje de potrero de alta cobertura arbórea y una mayor densidad de parches de potreros y cercas vivas que favorece a la abundancia de ciertas especies, ya que estos hábitats proporcionan abundante recurso (estiércol) y suficiente sombra para algunas especies (*p.e.*, *Copris lugubris*).

En cambio, la diversidad de escarabajos coprófagos es menos favorecida en agropaisajes donde los bosques secundarios y bosques ribereños son divididos en muchos parches con tamaños pequeños y separados entre sí (*p.e.*, con mayor densidad de parches) dado que estos hábitats al estar más fragmentados mantienen menor conectividad en el agropaisaje, así como mayor influencia al viento y la radiación solar, por tener mayor exposición de borde. Estos resultados se confirman con otros estudios donde se muestra la importancia de la cobertura arbórea, el tamaño de los bosques y el grado de conectividad de

los mismos, así como la capacidad de las especies para desplazarse por la matriz (Davis 2001, Goodwin y Fahrig 2002, Escobar 2004)

La comunidad de escarabajos coprófagos responde de manera distinta a distintas características del agropaisaje en diferentes escalas dependiendo de sus hábitos coprófagos, pero los dos grupos funcionales asumidos en este trabajo (cavadores y rodadores), no respondieron de la misma manera a ninguna característica ecológica. Esto puede ser debido a los movimientos horizontales y verticales para la manipulación del recurso alimenticio; por ejemplo, los escarabajos rodadores necesitan menos fricción del suelo para rodar sus bolas, las raíces de los pastos y los obstáculos en las cercas vivas pueden ser factores que no estén favoreciendo al grupo y la poca variedad de recursos en hábitats abiertos. En cambio, los del grupo de cavadores no se traslada muy lejos o ni siquiera se mueven de la fuente alimenticia y pueden alimentarse perfectamente del estiércol del ganado (Pulido *com. per* 2009).

Los escarabajos cavadores se relacionaron de manera positiva con el porcentaje de bosque ribereño y potreros de alta cobertura arbórea. En cambio, tuvieron relaciones negativas con el porcentaje de potreros de baja cobertura arbórea. La diversidad de escarabajos cavadores es favorecida en agropaisajes con mayor porcentaje de bosque ribereños y mayor porcentaje de potreros de alta cobertura arbórea y menos favorecidos por un mayor porcentaje de potreros de baja cobertura arbórea, posiblemente porque estos últimos presentan condiciones menos favorables, un microclima más caliente y seco por falta de sombra y menos recurso (estiércol).

La diversidad de escarabajos rodadores (riqueza y abundancia) respondió a características de estructura y composición del agropaisaje, aunque las respuestas de estos a las características de composición fueron a múltiples escalas. La diversidad de escarabajos rodadores estuvo relacionada a dos variables de estructura del paisaje. Este grupo se favorece en paisajes donde los parches están cerca de los bosques secundarios, dado que los bosques secundarios proporcionan variedad de recursos (estiércol), suelos menos compactos y microclimas más favorables, además, necesitan menor fricción en el suelo dado que los pastos o zonas de pastura no serían propiamente un sitio para que ellos puedan rodar sus bolas (Halfter 1991). En cambio, este grupo es menos diverso en áreas cercanas a las cercas vivas,

que probablemente proporcionen menos sombra, mayores temperaturas que en hábitats con mayor cobertura arbórea, así como suelos más compactos.

Las abundancias de escarabajos rodadores son favorecidos en el agropaisaje por mayor porcentaje de bosque secundario y charral, esto porque pueden ser los hábitats con menor compactación de suelos, variedad de recursos (estiércol) y microclimas favorables, y de igual manera se favorecen por tener alta densidad de parches de bosques secundario, esto posiblemente porque además de proporcionarles hábitats, pueden ayudar a los escarabajos a dispersarse a parches de bosques más grandes (Martínez y Montes 1994).

5.5.1.3 Respuesta de la comunidad de escarabajos a diferentes escalas del agropaisaje

La comunidad de escarabajos respondió a todas las escalas en dependencia de la característica ecológica de las variables de paisaje. Sin embargo, los escarabajos respondieron mayormente a características del agropaisaje medidas a escalas locales (100 – 500 m). De las 13 variables de composición del agropaisaje más importantes (indicado por el porcentaje de suma de cuadrados) que se relacionaron con la comunidad de escarabajos, siete variables estaban medidas a escalas menores a los 500 m (dos variables a 100 y 250 m, tres variables a 500 m). Las otras variables relacionadas estaban medidas a escalas mayores de 1000 m; una variable a una escala de 1000 m, 2000, 2500 y 3000, dos variables medidas a 2500 m).

5.5.1.4 Implicaciones para la conservación

Estos resultados muestran que algunos elementos que conforman la matriz agropecuaria están conservando la diversidad de escarabajos coprófagos. Los hábitats más importantes para la conservación de la biodiversidad son los bosques secundarios, ribereños, charrales y potreros de alta cobertura arbórea, dado que mostraron una tendencia de más rápida acumulación de especies y un mayor número de especies de escarabajos a ser encontrados que los demás hábitats. Además, estos hábitats parecen conservar especies de escarabajos que necesitan de microclimas más favorables, suelos no compactados y mayor variedad de recursos (estiércol). El único hábitat que parece no favorecer a los escarabajos coprófagos son los potreros con poca sombra.

Para poder conservar y mantener mayor diversidad en estos hábitats se tiene que tomar en cuenta el arreglo espacial de las características que conforman la configuración del

agropaisaje y del hábitat. Aumentar el porcentaje de bosque secundario, bosque ribereño y disminuir el aislamiento dentro de estos, además, reducir los potreros de baja cobertura arbórea (sea esto a través de aumentar la cobertura arbórea o haciéndolos más pequeños), ayudarían a favorecer la conservación de la comunidad de escarabajos coprófagos en el agropaisaje.

Este trabajo se suma al creciente número de estudios que muestran el valor de los agropaisajes en la conservación de la biodiversidad en la región (Estrada et ál. 1998, Medina et ál. 2002, Hernández et ál. 2003, Schulze et ál. 2004, Harvey et ál. 2006). Además de mostrar cómo las prácticas de ganadería extensiva tiene un efecto negativo sobre la diversidad de escarabajos, muestra la importancia de cambiar el enfoque de manejo de fincas, por un enfoque de paisaje, incidiendo en el cambio de sistemas de producción tradicionales a sistemas de producción más rentables (sistemas silvopastoriles; potreros de alta cobertura arbórea, charrales, entre otros). Estos sistemas pueden ayudar a mejorar las condiciones ambientales de los escarabajos coprófagos, facilitar su desplazamiento en la matriz agropecuaria y proporcionando recursos.

Como la incidencia de manejos para la producción agropecuaria y la conservación de la biodiversidad puede ser costosa a escalas de paisajes grandes, se puede incidir a escalas más cortas, en primer lugar, porque son las escalas a las que los escarabajos respondieron a algunas características del agropaisaje, y en segundo porque el manejo a estas escalas locales puede ser más eficiente y más compatible con la producción agropecuaria.

5.6 Bibliografía

- Arellano, L.; Favila, ME.; HUERTA, C. 2005. Diversity of dung and carrion beetles in a disturbed Mexican tropical montane cloud forest and on shade coffee plantations. *Biodiversity and Conservation*, **14** (3): 601-615.
- Arellano, L.; Halffter, G. 2003. Gamma diversity: derived from and a determinant of alpha diversity and beta diversity. An analysis of three tropical landscapes. *Acta Zoologica Mexicana* **90**: 27-76.

- Arellano, L.; León-Cortés, J.L.; Ovaskainen, O. 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.
- Alemán, JBM. 2008. Caracterización de reptiles y percepción local hacia las serpientes en fincas ganaderas de la subcuenca del Río Copán, Honduras. Tesis Mag. Sc. Turrialba, CR, CATIE. 111 p.
- Cárdenas, G.; Harvey, C.; Ibrahim, M.; Finegan, B. 2004. Diversidad y riqueza de aves en diferentes hábitats en un paisaje fragmentado en Cañas, Costa Rica. *Agroforestería en las Américas* **10**:78-85.
- Chazdon, RL.; Harvey, CA.; Komar, O.; Griffith, DM.; Ferguson, BG.; Martínez-Ramos, M.; Morales, H.; Nigh, R.; Soto-Pinto, L.; Breugel, MV.; Philpott, SM. 2008. Beyond reserves: A research agenda for conserving biodiversity in human-modified tropical landscapes. *Biotropica* (en prensa).
- Colwell, RK. 2007. EstimateS: statistical estimation of species richness and shared species from samples. Versión 8. Guía de usuario y aplicación disponibles en: <http://viceroy.eeb.uconn.edu/EstimateS>.
- Escobar, F. 2004. Diversity and composition of dung beetle (*Scarabaeinae*) assemblages in a heterogeneous Andean landscape. *Tropical Zoology* **17**: 123-136.
- Estrada, A.; Coates-Estrada, R. 1997. Anthropogenic landscape changes and avian diversity at Los Tuxtlas, Mexico. *Biodiversity and Conservation* **6**:19-43.
- Estrada, AR.; Coates-Estrada, A.; Anzures, D.; Cammarano, P. 1998. Dung and carrion beetles in tropical rain forest fragments and agricultural habitats at Los Tuxtlas. *J. Tropical Ecology*. **14**: 577-593.
- Fahrig, L. 2003. Effects of habitat fragmentation on biodiversity. *Annual Review of Ecology and Evolutionary Systematics* **34**:487–515.
- Favila, ME.; Halffter, G. 1997. The use of indicator groups for measuring biodiversity as related to community structure and function. *Acta Zoológica Mexicana* **72**:1–25.

- Fazey, I.; Fischer, J.; Lindenmayer, DB. 2005. What do conservation biologists publish? *Biology. Conservation*. **124**: 63–73.
- Fortin, MJ.; Drapeau, P.; Legendre, P. 1989. Spatial autocorrelation and sampling design in plant ecology. *Vegetation* **83**: 209–222.
- Gardner, TA.; Barlow. B.; Parry, LW.; Peres, CA. 2007. Predicting the uncertain future of tropical forest species in a data vacuum. *Biotropica* **39**: 25–30.
- Goodwin, BJ.; Fahrig, L. 2002. Effect of landscape structure on the movement behaviour of a specialized goldenrod beetle, *Trirhabda borealis*. *Canadian Journal Zoology*. **80**: 24-35.
- Halfter, G. 1991. Historical and ecological factors determining the geographical distribution of beetles. (Coleoptera: Scarabaeidae: Scarabaeinae). *Folia entomológica Mexicana* **82**: 195-238.
- Hanski, I.; Cambefort, Y. 1991. *Dung beetle ecology*. Princeton University, New Jersey, USA. 512 p.
- Hardie, J.; Gibson, G.; Wyatt, TD.; 2001. Insect behaviors associated with resource finding. In: Woiwod IP, Reynolds DR, Thomás CD (eds) *Insect movement: mechanisms and consequences*. CAB International Publishing, UK, 87–110 p.
- Harvey CA.; Gonzalez, J.; Somarriba, E. 2006. Dung beetle and terrestrial mammal diversity in forests, indigenous agroforestry systems and plantain monocultures in Talamanca, Costa Rica. *Biodiversity and Conservation* **15**:555–585.
- Harvey, CA.; Sáenz, JC.; Montero, J. 2008. Conservación de la biodiversidad en agropaisajes de Mesoamérica: ¿Qué hemos aprendido y que nos falta conocer? In: Harvey, C.; Sáenz, JC (eds). *Evaluación y conservación de la biodiversidad en paisajes fragmentados de Mesoamérica*. INBio. Heredia, CR. 579-600 p.
- Hernández, B.; Maes, JM.; Harvey, C.; Vilchez, S.; Medina, A.; Sánchez, D. 2003. Abundancia y diversidad de escarabajos coprófagos y mariposas diurnas en un paisaje ganadero en el departamento de Rivas, Nicaragua. *Agroforestería en las Américas* **10** (39-40): 93-102.

- Hughes, JB.; Daily, GC.; Ehrlich, PR. 2002. Conservation of tropical forest birds in countryside habitats. *Ecology Letters* **5**:121-129.
- InfoStat 2008. InfoStat versión 2008. Grupo InfoStat, FCA, Universidad Nacional de Córdoba, Argentina.
- Instituto Nicaragüense de Fomento Municipal (INIFOM). 2001. Caracterizaciones Municipales. PNUD. Managua, NI. www.inifom.gob.ni
- Jonsen, ID.; Fahrig, L. 1997. Response of generalist and specialist insect herbivores to landscape spatial structure. *Landscape Ecology* **12**: 185–197, 1997.
- Jonsen ID.; Taylor, PD. 2000. Fine-scale movement behaviors of calopterygid damselflies are influenced by landscape structure: an experimental manipulation. *Oikos* **88**: 553–562.
- Kohlmann, B.; Solís, A.; Ortwin, E.; Soto, X.; Russo, R. 2007. Biodiversity, conservation, and hotspot atlas of Costa Rica: a dung beetle perspective (Coleoptera: Scarabaeidae: Scarabaeinae). *Zootaxa* **1457**: 1–34.
- Martínez, MA. 2008. Conectividad funcional para aves terrestres dependientes de bosque en un paisaje fragmentado en Matiguás, Nicaragua. Tesis Mag. Sc. Turrialba, CR, CATIE. 128 p.
- Martínez, I.; Montes de Oca, E. 1994. Observaciones sobre algunos factores microambientales y el ciclo biológico de dos especies de escarabajos rodadores (Coleoptera, Scarabaeidae, Canthon). *Folia Entomológica México*. **91**:47–59.
- McCune, B.; Mefford, MJ. 1999. PC-ORD: Multivariate analysis of ecological data (version 5). MjM Software Design, Gleneden Beach, Oregon.
- Medina, CA.; Escobar, F.; Kattan, GH. 2002 Diversity and habitat use of dung beetles in a restored andean landscape. *Biotropica* **34**(1): 181-187.
- Medina, A.; Harvey, C.; Sánchez, D.; Vilchez, S.; Hernández, B. 2007. Bat Diversity and Movement in an Agricultural Landscape in Matiguás, Nicaragua. *Biotropica* **39** (1): 120–128.

- Meyrat, A. 2000. Los ecosistemas y las formaciones vegetales de Nicaragua. Protierra / MARENA / CBA. Managua, NI.
- Ministerio del Ambiente y los Recursos Naturales (MARENA). 2001. Informe del estado del ambiente en Nicaragua. MARENA, primera edición. Managua, NI. 118 p.
- Petit, S.; Usher, MB. 1998. Biodiversity in agricultural landscapes: the ground beetle communities of woody uncultivated habitats. *Biodiversity and Conservation* **7**: 1549-1561.
- Ranganathan, J.; Ranjit Daniels, RJ.; Subash Chandran, MD.; Ehrlich, PR.; Daily, G. 2008. Sustaining biodiversity in ancient tropical countryside. *Proc Natl Acad Sci US*. **105** (46): 17852–17854.
- Ruiz, F.; Gómez, R.; Harvey, C. 2005. Caracterización del componente arbóreo en los sistemas ganaderos de Matiguás, Nicaragua. *Tropitécnica*, Nitlapán, UCA, Managua, NI. 39 p.
- Saad, VA.; Petit, DR. 1992. Impact of pasture development on winter bird communities in Belize, Central America. *The Condor* **94**:66-71.
- Sánchez, D.; Harvey, C.; Grijalva, A.; Medina, A.; Vilchez, S.; Hernández, B. 2006. Diversidad, composición y estructura de la vegetación en un agropaisaje ganadero en Matiguás, Nicaragua. *Biología Tropical*. **53** (3-4):387-414.
- Schiffler, G. 2003. The influence of the structure and heterogeneity of habitat under the richness of Scarabaeidae (Insecta: Coleoptera) in forest fragments. Lavras: Tesis Mag. Sc.. University Federal de Lavras. BR. 87 p.
- Schulze, CH.; Waltert, M.; Kessler, M.; Pitopang, R.; Shahabuddin, D.; Veddeler, M.; Mühlenberg, SR.; Gradstein, C.; Leuschner, I.; Steffan-Dewenter.; Tschardtke, T. 2004. Biodiversity indicator group of tropical land-use systems: comparing plants, birds, and insects. *Ecological Applications* **14**:1321-1333.
- Soberón, J.; Llorente, J. 1993. The use of species accumulation functions for the prediction of species richness. *Conservation Biology* **7**: 480–488.

- Tobar, DE. 2004. Efecto del hábitat sobre la comunidad de mariposas diurnas en un paisaje fragmentado del norte de Costa Rica. Tesis Mag. Sc. Turrialba, CR, CATIE. 87 p.
- Vandermeer, J.; Perfecto, I.; Philpott, S.; Chappell, MJ. 2008. Reenfocando la conservación en el paisaje: la importancia en la matriz. In: Harvey, C.; Sáenz, JC (eds). Evaluación y conservación de la biodiversidad en paisajes fragmentados de Mesoamérica. INBio. Heredia, CR. 75-104 p.

Anexo 3. Lista de especies de escarabajos encontrado en cada uno de los hábitats muestreados.

| Familia | SubFamilia | Especie | BS | BR | CH | CV | PAC | PBC | Total |
|-------------------------|--------------|---|------------|------------|------------|------------|-------------|------------|-------------|
| Scarabaeidae | Scarabaeinae | <i>Ateuchus rodriguezii</i> (De Borre, 1886) | 21 | 9 | 17 | 9 | 72 | | 128 |
| Scarabaeidae | Scarabaeinae | <i>Canthidium perceptible</i> (Howden & Young, 1981) | 9 | | | | | | 9 |
| Scarabaeidae | Scarabaeinae | <i>Canthidium spp</i> | | 3 | | | | | 3 |
| Scarabaeidae | Scarabaeinae | <i>Canthidium subdopuncticolle</i> (Howden & Young, 1981) | 3 | 1 | 22 | 10 | 1 | | 37 |
| Scarabaeidae | Scarabaeinae | <i>Canthon aequinoctialis</i> (Harold, 1868) | 142 | | 17 | | | 4 | 163 |
| Scarabaeidae | Scarabaeinae | <i>Canthon cyanellus sallei</i> (Harold, 1863) | | 6 | | 2 | 3 | | 11 |
| Scarabaeidae | Scarabaeinae | <i>Canthon femoralis</i> (Chevrolat, 1834) | 9 | | 3 | | 8 | | 20 |
| Scarabaeidae | Scarabaeinae | <i>Canthon meridionalis</i> (Martinez, Halfiter & Halfiter, 1964) | | | | 2 | 1 | 1 | 4 |
| Scarabaeidae | Scarabaeinae | <i>Canthon pseudopuncticolle</i> | 1 | | | | | | 1 |
| Scarabaeidae | Scarabaeinae | <i>Copris laeviceps</i> (Harol, 1869) | 14 | 5 | | 2 | | | 21 |
| Scarabaeidae | Scarabaeinae | <i>Copris lugubris</i> (Boheman, 1858) | 68 | 86 | 87 | 364 | 153 | 193 | 951 |
| Scarabaeidae | Scarabaeinae | <i>Coprophaneus telamon Corythus</i> (Harold, 1863) | 2 | 1 | 1 | 2 | 1 | | 7 |
| Scarabaeidae | Scarabaeinae | <i>Deltochilum lobipes</i> (Bates, 1887) | 4 | 1 | 28 | 5 | 8 | 1 | 47 |
| Scarabaeidae | Scarabaeinae | <i>Deltochilum scabriusculum</i> (Bates, 1887) | | | 21 | | | | 21 |
| Scarabaeidae | Scarabaeinae | <i>Dichotomius annae</i> (Kohlmann & Solis, 1997) | 4 | 4 | | 4 | 8 | 1 | 21 |
| Scarabaeidae | Scarabaeinae | <i>Dichotomius centralis</i> (Harold, 1869) | 6 | 10 | 71 | 18 | 39 | 12 | 156 |
| Scarabaeidae | Scarabaeinae | <i>Dichotomius yucatanus</i> (Bates, 1867) | 13 | 23 | 257 | 24 | 24 | 2 | 343 |
| Scarabaeidae | Scarabaeinae | <i>Eurysternus mexicanus</i> (Harold, 1869) | | | 6 | 5 | 11 | 1 | 23 |
| Scarabaeidae | Scarabaeinae | <i>Onthophagus acuminatus</i> (Harold, 1880) | 5 | 3 | 6 | | | | 14 |
| Scarabaeidae | Scarabaeinae | <i>Onthophagus batesi</i> (Howden & Cartwright, 1963) | 35 | 150 | 2 | 335 | 479 | 15 | 1016 |
| Scarabaeidae | Scarabaeinae | <i>Onthophagus championi</i> (Bates, 1887) | 11 | | 18 | 74 | 365 | | 468 |
| Scarabaeidae | Scarabaeinae | <i>Onthophagus landolti</i> (Harold, 1880) | 19 | | | | 12 | | 31 |
| Scarabaeidae | Scarabaeinae | <i>Onthophagus marginicollis</i> (Harold, 1880) | | | | | 25 | | 25 |
| Scarabaeidae | Scarabaeinae | <i>Onthophagus praecellens</i> (Bates, 1887) | 3 | 5 | 10 | | 9 | | 27 |
| Scarabaeidae | Scarabaeinae | <i>Padaridium pilosum</i> (Robinson, 1948) | | 1 | | | | | 1 |
| Scarabaeidae | Scarabaeinae | <i>Phaneus wagneri</i> (Harold, 1863) | 2 | 1 | | 1 | 1 | | 5 |
| Scarabaeidae | Scarabaeinae | <i>Pseudocanthon perplexus</i> (Leconte, 1847) | 18 | | 10 | | | | 28 |
| Scarabaeidae | Scarabaeinae | <i>Pseudocanthon spp</i> | 8 | | 1 | | | | 9 |
| Scarabaeidae | Scarabaeinae | <i>Scatimus ovatus</i> (Harold, 1862) | 1 | 2 | 6 | 7 | 13 | | 29 |
| Scarabaeidae | Scarabaeinae | <i>Sulcophaneus Cupricollis</i> (Nevinson, 1891) | 3 | 1 | 7 | | 1 | | 12 |
| Scarabaeidae | Scarabaeinae | <i>Uroxys micros</i> (Bates, 1887) | 25 | | 3 | | 1 | | 29 |
| Scarabaeidae | Scarabaeinae | <i>Uroxys Spp 1</i> | 17 | 2 | | | 1 | 1 | 21 |
| Scarabaeidae | Scarabaeinae | <i>Uroxys Spp 2</i> | 9 | 1 | | 1 | 1 | | 12 |
| Total Especies | | | 26 | 20 | 20 | 17 | 23 | 10 | 33 |
| Total Individuos | | | 452 | 315 | 593 | 865 | 1237 | 231 | 3693 |

Anexo 4. Coeficientes de determinación, para cada uno de los tres modelos construidos con las variables de hábitats, estructura y composición del paisaje respectivamente y los distintos atributos de la comunidad de escarabajos coprófagos (p.e. riqueza, abundancia, diversidad, etc). ECMP = Error cuadrático medio de predicción; CM error = cuadrado medio del error

| Riqueza | | | | | |
|-----------------------------------|----------------|-------------------------|-------|-------------|--|
| Modelo | R ² | R ² ajust | ECMP | CM error | Modelo |
| 1. Vegetación | 0.10 | 0.06 | 13.10 | 12.13 | $Y_i = \beta_0 + \beta_1(AP) + \varepsilon_i$ |
| 2. Estructura del paisaje | 0.05 | 0.03 | 14.15 | 12.62 | $Y_i = \beta_0 + \beta_1(DSTBR) + \varepsilon_i$ |
| 3. Composición del paisaje | 0.28 | 0.23 | 11.46 | 9.96 | $Y_i = -\beta_0 + \beta_1(PPLANDBS500m) - \beta_2(PDBR500m) + \beta_3(PDCV2000m) + \varepsilon_i$ |
| Abundancia | | | | | |
| 1. Vegetación | - | - | - | - | NA |
| 2. Estructura del paisaje | - | - | - | - | NA |
| 3. Composición del paisaje | 0.47 | 0.39 | 28.99 | 19.52 | $Y_i = \beta_0 + \beta_1(PLANDCV500m) - \beta_2(PLANDCV250m) + \beta_3(PLANDPAC250m) - \beta_4(PDPBR2500m) - \beta_5(PDBS1500m) + \beta_6(PDPAC1500m) + \varepsilon_i$ |
| Diversidad | | | | | |
| 1. Vegetación | 0.21 | 0,17 | 0,57 | 0.48 | $Y_i = \beta_0 + \beta_1(AP) - \beta_2(DAP) + \varepsilon_i$ |
| 2. Estructura del paisaje | 0.08 | 0.05 | 0.62 | 0.55 | $Y_i = \beta_0 + \beta_1(DSTBR) + \varepsilon_i$ |
| 3. Composición del paisaje | 0.33 | 0.26 | 0.58 | 0.43 | $Y_i = \beta_0 - \beta_1(PLANDPAC1500m) - \beta_2(PLANDPBC250m) + \beta_3(PDCV2000m) + \beta_4(PDPBC1000m) + \varepsilon_i$ |
| Equidad | | | | | |
| 1. Vegetación | 0.1 | 0.07 | 0.05 | 0.04 | $Y_i = \beta_0 \beta_1(SHDI Arb) + \varepsilon_i$ |
| 2. Estructura del paisaje | - | - | - | - | NA |
| 3. Composición del paisaje | 0.4 | 0.34 | 0.04 | 0.029 | $Y_i = -\beta_0 + \beta_1(PLANDBR1000m) + \beta_2(PLANDPBC1500m) + \beta_3(PDBR1000m) - \beta_4(PDPAC100) + \beta_3(PDPBC500m) + \varepsilon_i$ |

Anexo 5. Abreviaciones de las variables regresoras que fueron relacionadas con la diversidad de escarabajos en el agropaisaje de Matiguás, Nicaragua.

| Código variables regresoras | Descripción |
|------------------------------------|--|
| AP | Altura promedio de los árboles con dap >10 cm |
| DAP | Diámetro altura del pecho |
| DSTBS | Distancia del centro de la parcela al borde de bosque secundario más cercano |
| DSTCV | Distancia del centro de la parcela al borde de cerca viva más cercano |
| PLANDBS500m | Porcentaje de bosque secundario con un radio de 500 m alrededor de la parcela |
| PLANDBS1500m | Porcentaje de bosque secundario con un radio de 1500 m alrededor de la parcela |
| PlandBR1000m | Porcentaje de bosque ribereño con un radio de 1000 m alrededor de la parcela |
| PLANDBR2500m | Porcentaje de bosque ribereño con un radio de 2500 m alrededor de la parcela |
| PLANDCH100m | Porcentaje de charral con un radio de 100 m alrededor de la parcela |
| PLANDCV250m | Porcentaje de cercas vivas con un radio de 100 m alrededor de la parcela |
| PLANDPAC100m | Porcentaje de potreros de alta cobertura arbórea con un radio de 100 m alrededor de la parcela |
| PLANDPAC250 | Porcentaje de potreros de alta cobertura arbórea con un radio de 250 m alrededor de la parcela |
| PLANDPBC1500m | Porcentaje de potreros de baja cobertura arbórea con un radio de 100 m alrededor de la parcela |
| PLANDPBC1500m | Porcentaje de potreros de baja cobertura arbórea con un radio de 1500 m alrededor de la parcela |
| PDBS250m | Densidad de parches de bosques secundarios con un radio de 250 m alrededor de la parcela |
| PDBS1500m | Densidad de parches de bosques secundarios con un radio de 1500 m alrededor de la parcela |
| PDBR500m | Densidad de parches de bosques ribereños con un radio de 500 m alrededor de la parcela |
| PDBR2500m | Densidad de parches de bosques ribereños con un radio de 2500 m alrededor de la parcela |
| PDBR3000m | Densidad de parches de bosques ribereños con un radio de 3000 m alrededor de la parcela |
| PDCV2000m | Densidad de parches de cercas vivas con un radio de 2000 m alrededor de la parcela |
| PDPAC100m | Densidad de parches de potreros de alta cobertura arbórea con un radio de 100 m alrededor de la parcela |
| PDPAC1500m | Densidad de parches de potreros de alta cobertura arbórea con un radio de 1500 m alrededor de la parcela |
| PDPBC500m | Densidad de parches de potreros de baja cobertura arbórea con un radio de 500 m alrededor de la parcela |