



# Revista de CIENCIAS AMBIENTALES

## Tropical Journal of Environmental Sciences



### Manejo del humedal Palo Verde y de las comunidades de aves asociadas a sus diferentes hábitats

#### *Management of Palo Verde Wetland and of its Bird Communities Associated to their Different Habitats*

*Jennifer L. Bufford<sup>a</sup> y Eugenio González<sup>b</sup>*

<sup>a</sup> J. Bufford, es estudiante de post-grado en la Universidad de Hawai'i Manoa, Estados Unidos. <sup>b</sup> E. González, ingeniero forestal y especialista en manejo de humedales, es director del Centro Soltis para la Investigación y la Educación de Texas A&M University en Costa Rica.

#### Director y Editor:

Dr. Eduardo Mora-Castellanos

#### Consejo Editorial:

Enrique Lahmann, UICN, Suiza

Enrique Leff, UNAM, México

Marielos Alfaro, Universidad Nacional, Costa Rica

Olman Segura, Universidad Nacional, Costa Rica

Rodrigo Zeledón, Universidad de Costa Rica

Gerardo Budowski, Universidad para la Paz, Costa Rica

#### Asistente:

Rebeca Bolaños-Cerdas



# Manejo del humedal Palo Verde y de las comunidades de aves asociadas a sus diferentes hábitats

Jennifer L. Bufford y Eugenio González

Jennifer L. Bufford es estudiante de post-grado en la Universidad de Hawai'i Manoa. Eugenio González, ingeniero forestal y especialista en manejo de humedales, es director del Centro Soltis para la Investigación y la Educación de Texas A&M University en Costa Rica.

## Resumen

El Parque Nacional Palo Verde -Guanacaste, Costa Rica- es un humedal de importancia internacional que proporciona un hábitat crítico para miles de aves acuáticas y vadeadoras, residentes y migratorias. Desde la década de 1980, sin embargo, personal del Parque ha luchado para mantener el hábitat acuático para aves y otros organismos debido al avance agresivo de la especie nativa enea o tifa (*Typha domingensis*). En este estudio examinamos el efecto del manejo o control de la tifa, utilizando la técnica de trituración llamada fanguero, en las comunidades de aves asociadas al humedal. Para ello, comparamos riqueza y abundancia de especies en la zona tratada en enero de 2010 con dos sitios que habían sido tratados en 2006: uno de ellos tenía alta diversidad de hábitats, mientras que el otro estaba dominado por la tifa. Encontramos que las comunidades de aves en

## Abstract

Palo Verde National Park -Guanacaste, Costa Rica- is a RAMSAR Wetland of International Importance because it provides critical habitat for thousands of resident and migrating waterfowl and wading birds. Since the early 1980s, however, the park has been struggling to maintain bird habitat in the face of aggressive native cattail (*Typha domingensis*) expansion. This study examined the effect of cattail management, using a crushing technique called fanguero, on associated bird communities by comparing the area treated in January 2010 with two sites which had been treated in 2006, one of which has a diversity of habitats while the other is dominated by cattail. This study found that bird communities in cattail-dominated sites have lower diversity (Shannon diversity index) than those at other sites, but the bird community found in cattail sites is very different from the bird

Los humedales son los hábitats más amenazados en todo el mundo, a pesar de que proporcionan un hábitat crítico para una variedad de organismos, entre ellos aves, peces, anfibios y reptiles (Ellison, 2004; Rendon, Green, Aguilera y Almaraz, 2008). Las aves acuáticas residentes, incluyendo las aves zancudas y passeriformes, usan los humedales como áreas de alimentación y reproducción. Los humedales también proporcionan áreas vitales de alimentación para las aves migratorias y áreas de descanso relativamente protegidas de los depredadores. La disminución global de los humedales, especialmente en las zonas de alta migración, tienen el potencial de agravar la disminución de aves migratorias (Rendón et al., 2008).

Costa Rica es zona de importantes rutas migratorias y los humedales en toda América Central han servido históricamente como importantes sitios de hibernación o descanso de aves migratorias (Ellison, 2004). Sin embargo, el papel de los humedales tropicales -y en especial de los humedales de inundación estacional- en la ecología de aves migratorias ha sido poco estudiado.

las zonas del humedal dominados por tifa tienen una menor diversidad (índice de diversidad de Shannon) que los de otros sitios, pero la comunidad de aves que se encuentra en sitios con dominancia de tifa difiere de la comunidad encontrada en sitios manejados con fanguero y hacemos hincapié en la importancia de mantener un mosaico de hábitats en el pantano. Por otra parte, uno de los sitios manejado con fanguero en 2006, pero con heterogeneidad de hábitats (sitios abiertos, espejos de agua, vegetación emergente) favorece una comunidad de aves que no difiere de la que se encuentra en los sitios tratados recientemente con fanguero. Esto sugiere que algunas áreas del humedal no necesitan ser tratadas con fanguero con una periodicidad anual o bianual, por lo que se recomienda estudiar las variaciones dentro del humedal, con el objetivo de promover la resistencia natural a la dominancia de tifa.

**Palabras claves:** *Typha domingensis*., manejo de humedales, aves acuáticas, humedales estacionales, Palo Verde, Costa Rica.

community found in hemimars sites, emphasizing the importance of maintaining a mosaic of habitats within the marsh. Furthermore, a site last treated in 2006 was able to support a bird community indistinguishable from that found in recently treated fanguero sites. This suggests that some areas of the marsh do not need to be treated with fanguero on a yearly or bi-yearly basis and thus recommends further study of variations within the marsh with the goal of promoting natural resistance to cattail dominance.

**Key words:** *Typha* dominicensis, wetlands, management, avian habitat use, Palo Verde, Costa Rica, seasonal dry tropical ecosystems.

Los humedales son también vulnerables a la degradación, como la causada por la rápida expansión de especies invasoras o agresivas. Cambios en las comunidades de plantas de los humedales pueden tener efectos dramáticos en las comunidades de aves asociadas. La estructura de la vegetación emergente (plantas con raíces en el suelo que sobrepasan la superficie del agua) es especialmente importante en la distribución temporal o permanente de aves en el humedal. Las aves vadeadoras prefieren pantanos poco profundos con espacios abiertos de hasta un 50% del área (Kaminski y Prince, 1981), mientras otras aves de pantano, como los sargentos, prefieren pantanos con alta densidad de plantas, incluyendo la enea o tifa (*Typha* sp.), como hábitat para la reproducción (Turner y McCarty, 1997; Moreno-Mateos, Pedrocchi y Comín, 2008). La proliferación de plantas emergentes puede cambiar dramáticamente el hábitat disponible, lo que conduce a cambios en las comunidades de aves acuáticas y vadeadoras (McCoy y Rodríguez, 1994). Por ello, este estudio examina el efecto de especies emergentes y del manejo de ellas sobre las comunidades de aves asociadas al humedal Palo Verde, un pantano estacional crítico para aves acuáticas migratorias.

Específicamente, este estudio planteó las siguientes hipótesis: (1) los sitios bajo manejo con fanguero tienen mayor diversidad (índice de diversidad de Shannon H') de aves y diferentes comunidades de aves asociadas, y (2) las comunidades de aves asociadas a los humedales bajo manejo varían dependiendo de la hora del día.

## Área de estudio

El estudio se llevó a cabo en el humedal Palo Verde en el Parque Nacional Palo Verde (PNPV). PNPV fue una hacienda ganadera hasta la década de 1970, cuando el Gobierno lo declaró área silvestre protegida con el objetivo de conservar los humedales estacionales y el bosque seco tropical, hábitats en peligro de extinción (Ellison, 2004; Trama, Rizo-Patrón y Springer, 2009). Debido a la importancia como sitio de descanso y alimentación para aves acuáticas residentes y migratorias el humedal fue designado sitio Ramsar en 1991 (Convención de Ramsar sobre Humedales, 1998). Sin embargo, debido al avance agresivo de la enea o tifa desde 1980, el hábitat para aves ha sido reducido dramáticamente, afectando así la función y diversidad biológica de él (McCoy y Rodríguez, 1994).

La enea o tifa (*Typha domingensis* Pers., Typhaceae) es nativa de América Central, incluyendo el PNPV (Horn y Kennedy, 2006). Los efectos de la expansión agresiva de *Typha domingensis*, nativa o no, se ven no solo en PNPV sino en toda América del Norte (Boers, Veltman y Zedler, 2007). La tifa es una planta emergente de humedal, que crece hasta 4 m de altura y forma masas densas de vegetación (Osland, González y Richardson, 2011); es muy eficaz en la filtración de agua y la mitigación de aguas contaminadas (Varnell, Thawaba y Solis, 2010), pero también puede reducir la diversidad y el hábitat de las aves (Boers et al., 2007; McCoy y Rodríguez, 1994). Las causas de la expansión de la tifa en el PNPV son poco claras todavía, pero las hipótesis incluyen cambios en el manejo y pastoreo del humedal (McCoy y Rodríguez, 1994) y alteraciones en su hidrología natural (Trama et al., 2009).

Varios esfuerzos se han desplegado para controlar las densas masas de tifa y mantener el hábitat de aves, siendo más eficiente la técnica de preparación de sitios y control de malezas usado por los arroceros locales y conocida como fanguero (McCoy y Rodríguez, 1994). El fanguero implica el paso repetido de un tractor agrícola con ruedas metálicas pesadas con el objetivo de triturar los tallos de la vegetación emergente del humedal y dejarlos bajo el agua, creando así espacios abiertos en el humedal. Estudios previos en el humedal objeto de estudio han comparado las comunidades de aves en sitios dominados por tifa, y recientemente tratados con fanguero, con sitios que no habían sido tratados con fanguero y densamente dominados por tifa (Trama, 2005; Osland, 2009); sin embargo, ningún estudio ha investigado las comunidades de aves en los sitios tratados con fanguero en el pasado donde la vegetación ha crecido nuevamente, una condición que describe ahora la mayoría de los pantanos de Palo Verde.

**Figura 1.** Puntos utilizados para los censos de aves en el humedal Palo Verde.



## Métodos

### Sitios

Los tratamientos de fangueo se han aplicado en áreas diferentes en momentos diferentes en el humedal Palo Verde. Para este estudio tres sitios cerca de la torre de observación de aves fueron seleccionados para examinar el efecto del tratamiento con fangueo y la comunidad vegetal en las comunidades de aves (figura 1). El sitio denominado “2010” fue tratado con fangueo en enero de 2010, justo antes del inicio del estudio, por lo que la vegetación dominante era acuática flotante con algunos parches de vegetación emergente remanente. El segundo sitio, denominado “2006Ty” fue por última vez manejado con fangueo en marzo de 2006, pero la tifa creció nuevamente, resultando

**Figura 2.** De izquierda a derecha, los sitios censados en el conteo de aves: 2006Ty, 2006Th y 2010.



un sitio con densas masas de tifa mezclada con algunas otras plantas acuáticas emergentes, como la platanilla (*Thalia geniculata*). El tercer sitio, denominado “2006Th”, fue también manejado con fangueo en marzo de 2006, pero presentó una mayor diversidad de hábitats que el sitio 2006T, con espejos de agua, vegetación acuática flotante y emergente, principalmente platanilla (*T. geniculata*) (figura 2).

### Abundancia de aves

Se realizaron censos puntuales de aves en cada uno de los tres sitios: en la madrugada, a media mañana, a mediodía y a la puesta de sol, durante tres días de la estación seca, entre el 25 de enero y el 3 de febrero de 2010, cuando los picos de la diversidad de aves son los más altos en el humedal (Trama, 2005). La abundancia de aves se evaluó mediante la exploración de la zona visible con binoculares Nikon (8x25), de izquierda a derecha. Todas las aves observadas se contaron e identificaron a nivel de especie cuando fue posible. Las aves que se observaron solo volando sobre las parcelas no fueron incluidas. Las aves fueron observadas durante al menos 30 minutos; en algunos lugares se llevaron a cabo varias observaciones durante este tiempo y se promediaron los resultados.

### Análisis de datos

Se hizo una matriz con la abundancia de especies de aves por cada censo, estandarizado por el número total de aves



observadas en este estudio y la transformación a raíz cuadrada para disminuir el impacto de las especies raras. Las aves observadas que no pudieron ser identificadas fueron retiradas de los datos, pero representaron un número muy pequeño ( $n = 3$ ) de las observaciones totales. Un gran número de garzas no se pudo identificar a nivel de especie en los sitios 2010 y 2006Th, pero dado que estas representaban casi exclusivamente a una mezcla de garzas blancas (*Ardea alba*) y garcillas buayeras (*Bubulcus ibis*), las garzas no identificadas fueron repartidas entre estas dos especies proporcionalmente a sus abundancias en cada sitio.

También se construyó una matriz con el índice de similitud de Bray-Curtis usando el programa Primer 6.0 (Clarke y Gorley, 2006). Esta matriz se utilizó para llevar a cabo un análisis de escala multidimensional no métrica (MDS por sus siglas en inglés), que es una técnica de ordenación usando datos de distancia para trazar puntos de conteo individual en ejes ortogonales



Arriba: Espátula rosada  
Abajo: Jacana espinosa  
Federico Rizo-Patrón

compuestos (Clarke y Warwick, 2001). Un análisis SIMPER se llevó a cabo también en el Primer, el cual identifica la abundancia de las especies que contribuye a la similitud y diferencia dentro y entre los grupos designados *a priori*, en este caso los sitios (Clarke y Warwick, 2001).

Igualmente se llevó a cabo un análisis de las similitudes (ANOSIM) en Primer para examinar las diferencias significativas entre sitios y entre los diferentes momentos del día, anidados en el sitio. Los índices de diversidad de Shannon (H') se calcularon para cada sitio y se analizaron las diferencias usando un modelo lineal generalizado con una distribución de Poisson en el programa R (R Core Development Team, 2011).

## Resultados

La riqueza total de especies (n = 33) observado en el sitio 2010 (cuadro 1) es similar a la riqueza total de especies en los mismos meses en años anteriores (Trama, 2005). Además, las especies observadas fueron básicamente las mismas reportadas anteriormente para el humedal (Trama, 2005).

**Cuadro 1.** Aves observadas en enero y febrero de 2010 en sitios estudiados.

Especie	Nombre común	Sitios estudiados <sup>1/</sup>		
		2006Ty	2006Th	2010
<i>Rostrhamus sociabilis</i>	Gavilán caracolero		x	x
<i>Anas discors</i>	Cerceta aliazul			x
<i>Cairina moschata</i>	Pato real		x	x
<i>Dendrocygna autumnalis</i>	Pijije común		x	x
<i>Amazilia rutila</i>	Amazilia canela		x	
<i>Burhinus bistriatus</i>	Alcaraván Americano			x
<i>Himantopus mexicanus</i>	Soldadito		x	x
<i>Jacana spinosa</i>	Jacana centroamericana		x	x
<i>Mycteria americana</i>	Cigüeñón			x
<i>Columbina inca</i>	Tortolita colilarga			x
<i>Crotophaga sulcirostris</i>	Tijo garrapatero	x	x	x
<i>Caracara plancus</i>	Caracara			x
<i>Aramus guarauna</i>	Carao		x	x
<i>Porphyrio martinica</i>	Gallareta morada	x	x	x
<i>Agelaius phoeniceus</i>	Tordo sargento	x	x	x
<i>Hirundo rustica</i>	Golondrina tijereta	x	x	x
<i>Petrochelidon pyrrhonota</i>	Golondrina risquera		x	
<i>Pitangus sulphuratus</i>	Bienteveo grande	x	x	
<i>Sporophila torqueola</i>	Espiguero collarejo		x	
<i>Tyrannus melancholicus</i>	Tirano tropical		x	x
<i>Xanthocephalus xanthocephalus</i>	Tordo cabecidorado	x		
<i>Ardea herodias</i>	Garzón azul		x	x
<i>Ardea alba</i>	Garza real		x	x
<i>Bubulcus ibis</i>	Garcilla bueyera	x	x	x
<i>Butorides virescens</i>	Garcilla verde		x	x
<i>Egretta caerulea</i>	Garceta azul		x	x

Especie	Nombre común	Sitios estudiados <sup>1/</sup>		
		2006Ty	2006Th	2010
<i>Egretta thula</i>	Garceta nivosa		x	x
<i>Egretta tricolor</i>	Garceta tricolor		x	x
<i>Eudocimus albus</i>	Ibis blanco		x	x
<i>Platalea ajaja</i>	Espátula rosada		x	x
<i>Plegadis falcinellus</i>	Ibis morito		x	x
<i>Tigrisoma mexicanum</i>	Garza-tigre			x
<i>Anhinga anhinga</i>	Aninga		x	

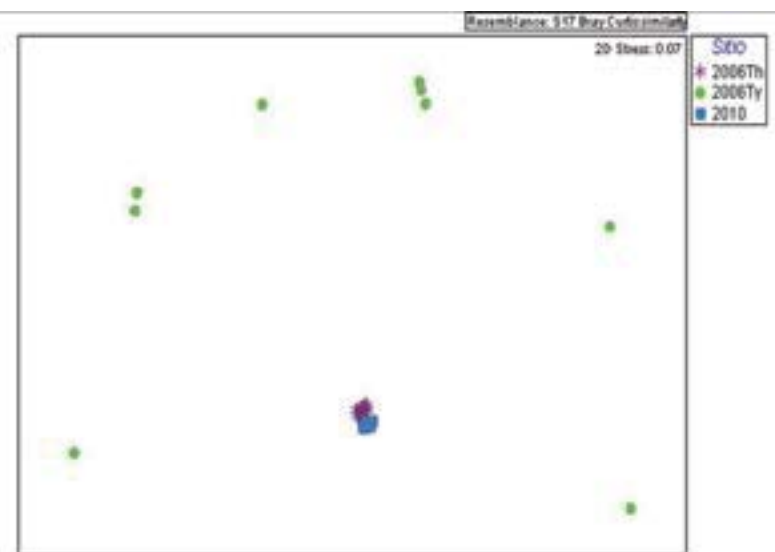
### Las comunidades de aves difieren según el sitio

Una distintiva comunidad de aves está asociada con el sitio dominado por tifa, mientras que la comunidad de aves en el sitio fangueado en 2006 con plantas emergentes de *T. geniculata* es muy similar al sitio fangueado en 2010, como se indica por la MDS (figura 3), siendo estas diferencias entre los sitios significativas (ANOSIM,  $R = 0,59$   $p = 0,001$ ). Esto es apoyado por los resultados obtenidos con SIMPER, que muestran una disimilitud baja entre los sitios 2010 y 2006Th (disimilitud promedio = 40,6), pero bajos niveles de similitud en el sitio 2006Ty (similitud promedio = 27,4) y los niveles extremadamente altos de disparidad entre el sitio 2006Ty y los otros sitios (disimilitud promedio con el 2006Ty = 95,1; disimilitud promedio con el sitio 2010 = 98,0). Estas diferencias son impulsadas principalmente por la mayor abundancia relativa de gallinulas, jacanas y patos piches en el sitio 2006Th, los tiránidos y sargentos en el sitio 2006Ty y las zarcetas y patos piches en el sitio 2010.

### Patrones diarios influyen las comunidades de aves

Las comunidades de aves cambian a lo largo del día dado que las aves se mueven entre los tipos de hábitats. De la misma forma, presentan diferentes comportamientos según el tipo de hábitat

Figura 3. Conteos de aves en los sitios tratados con fangueo en 2006 y 2010.



(ANOSIM,  $R = 0,157$ ,  $p = 0,033$ ). Las observaciones confirman que las aves, especialmente garzas, utilizan vegetación emergente principalmente para el descanso, al amanecer y al atardecer, mientras que las áreas abiertas se utilizan para alimentarse durante el día.

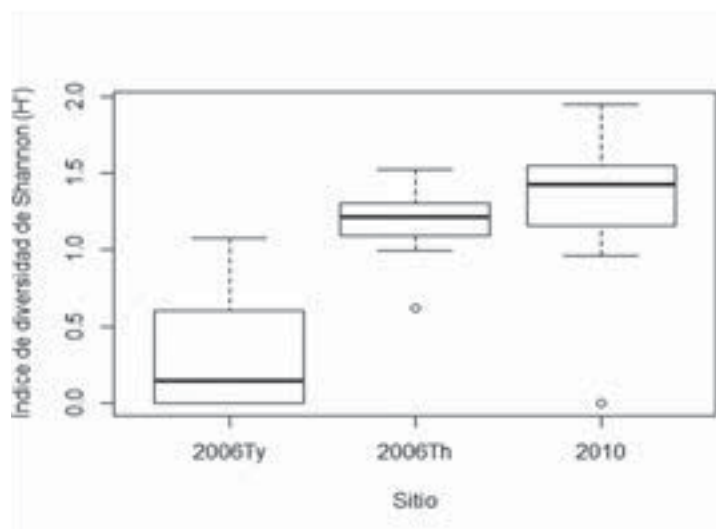
### La diversidad de aves es más alta en sitios sin tifa

El modelo lineal generalizado comparando la diversidad de aves en los sitios mostró que el



índice de diversidad de Shannon ( $H'$ ) es significativamente más alto en los sitios manejados con fangueo (2010,  $H' = 1,32$ ; GLM,  $p = 0,009$ ), y en el sitio fangueado en 2006 que había conservado la diversidad de hábitats (2006Th;  $H' = 1,18$ ,  $p = 0,020$ ), que en el sitio dominado por la tifa (2006Ty,  $H' = 0,30$ ).

**Figura 4.** Índice de diversidad de Shannon ( $H'$ ) por sitio. Sitios 2006Th y 2010 -fangueados en 2012- son significativamente diferentes al sitio dominado por tifa y sin fangueo ( $p=0,02$  y  $0,009$  respectivamente).



## Discusión

Este estudio apoya el trabajo previo que encontró una mayor diversidad de aves en las parcelas de manejo activo con fangueo, pero también reconoció una comunidad única de aves asociada a los sitios dominados por tifa. Trama (2005) encontró que los sitios tratados con fangueo tenían una densidad y una diversidad mucho más altas aun poco después del tratamiento en comparación con los sitios que nunca habían sido tratados con fangueo y que estaban densamente dominados por tifa. Del mismo modo, Osland (2009) reportó

mayores densidades de aves en los parches tratados con fangueo. Sin embargo, ambos estudios encontraron que la tifa proporciona hábitats para las aves que no se encuentran en los abiertos, o manejados con fangueo (Trama, 2005; Osland, 2009). Por esta razón, ambos estudios recomiendan el mantenimiento de la heterogeneidad de hábitats para favorecer a distintas comunidades de aves. Del mismo modo, aunque este y otros estudios han reportado una menor diversidad en el sitio dominado por tifa, dicho grupo de especies está única y específicamente asociado a las áreas de tifa. Por otra parte, las comunidades de aves variaron en el transcurso del día, lo que puede indicar que las aves usan hábitats emergentes de tifa o de otra especie, por ejemplo, para el descanso (observación personal).

Aunque este estudio no investigó el impacto del manejo con fangueo sobre los macro-invertebrados del humedal, algunos estudios han encontrado que la eliminación de vegetación emergente aumenta la densidad de ellos (De Szalay y Resh, 2000), lo que proporciona importantes recursos alimentarios para las aves acuáticas y otras aves asociadas, cuyas abundancias a menudo siguen los patrones de densidad de macro-invertebrados (Murkin, Kaminski, y Titman, 1982). Así, los efectos de la eliminación de la tifa con fangueo en las comunidades de aves podría estar mediado por la abundancia de invertebrados (Trama et al., 2009), además del mosaico de hábitats según lo sugerido por McCoy y Rodríguez (1994) y Trama (2005).

Nuestras observaciones sugieren que un sitio que no ha sido objeto de manejo en aproximadamente cuatro años favorece una comunidad de aves de forma similar a un sitio con manejo activo. El alto grado de similitud entre los sitios es probablemente debido en parte a la proximidad de los sitios 2010 y 2006Th, permitiendo que las aves se muevan libremente y con frecuencia entre ellos; sin embargo, la similitud también



Zambullidor enano,  
Florescia Trama

indica que ambos sitios proporcionan un hábitat adecuado para estas aves. Esto sugiere que algunas zonas del humedal pueden favorecer grandes comunidades de aves sin un fanguero anual.

Estudios adicionales para identificar estas áreas a través del pantano ayudarán a perfeccionar los esfuerzos de la gestión de manejo. El sitio 2006Th abarca algunas de las regiones más profundas del pantano de Palo Verde (observación personal), lo que puede contribuir a la persistencia de un hábitat semiabierto en el humedal. Al identificar las áreas que son más propensas de volver a ser dominadas por la tifa, los esfuerzos del manejo se pueden dirigir más eficientemente. Además, la comprensión de los procesos ecológicos que promueven la regeneración de un humedal más diverso en hábitats podría ser utilizado para promover una condición más diversa de los humedales del Parque Nacional Palo Verde.

### Referencias bibliográficas

- Boers, A., R. Veltman y J. Zedler. (2007). *Typha x glauca* dominance and extended hydroperiod constrain restoration of wetland diversity. *Ecological Engineering*, 29.
- Clarke, K. y Gorley, R. (2006). *PRIMER v6: User Manual/Tutorial*. PRIMER-E. Plymouth, MA, USA.
- Clarke, K. y Warwick, R. (2001). *Change in marine communities: an approach to statistical analysis and interpretation*, 2nd edition, PRIMER-E. Plymouth, MA, USA.
- Convención Ramsar sobre Humedales. (1998). Procedimiento de Orientación para la Gestión, sitio Ramsar Parque Nacional Palo Verde, Costa Rica. Misión Ramsar de Asesoramiento, Informe N° 39. *Gland, Suiza* (pp. 27).
- De Szalay, F. y Resh, V. (2000). Factors influencing macroinvertebrate colonization of seasonal wetlands: responses to emergent plant cover. *Freshwater Biology*, 45(3).
- Ellison, A. (2004). Wetlands of Central America. *Wetlands Ecology and Management*, 12.
- Horn, S. y Kennedy, L. (2006). Pollen evidence of the prehistoric presence of cattail (*Typha*: Typhaceae) in Palo Verde National Park, Costa Rica. *Brenesia*, 66.
- Kaminski, R. y Prince, H. (1981). Dabbling duck and aquatic macroinvertebrate responses to manipulated wetland habitat. *Journal of Wildlife Management*, 45.
- McCoy, M. y Rodriguez, J. (1994). Cattail (*Typha domingensis*) eradication methods in the restoration of a tropical, seasonal, freshwater marsh. En Mitsch, W. (Ed.). *Global wetlands: old world and new*. Elsevier.

- Moreno-Mateos, D., Pedrocchi, C. y Comín, F. (2008). Avian communities' preferences in recently created agricultural wetlands in irrigated landscapes of semi-arid areas. *Biodiversity and Conservation*, 18.
- Murkin, H., Kaminski, R. y Titman, R. (1982). Responses by dabbling ducks and aquatic invertebrates to an experimentally manipulated cattail marsh. *Canadian Journal of Zoology*, 60.
- Osland, M. (2009). *Managing invasive plants during wetland restoration: the role of disturbance, plant strategies, and environmental filters*, Dissertation. Presented to the Faculty of the Graduate School of Duke University. United States.
- Osland M., González, E. y Richardson, C. (2001). Restoring diversity after cattail expansion: disturbance, resilience, and seasonality in a tropical dry wetland. *Ecological Applications*, 21(3).
- R Development Core Team. (2011). *R: A language and environment for statistical computing*. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria.
- Rendon, M., Green, A., Aguilera, E. y Almaraz, P. (2008). Status, distribution and long-term changes in the waterbird community wintering in Doñana, south-west Spain. *Biological Conservation*, 141.
- Trama, F., Rizo-Patrón, F. y Springer, M. (2009). Macroinvertebrados bentónicos del humedal de Palo Verde, Costa Rica. *Revista de Biología Tropical*, 57.
- Trama, F. (2005). *Manejo activo y restauración del Humedal Palo Verde : Cambios en las coberturas de vegetación y respuesta de las aves acuáticas*. Tesis. Presentada al Instituto Internacional en Conservación y Manejo de Vida Silvestre de la Universidad Nacional. Costa Rica, 2005.
- Trama, F., Rizo-Patrón, F., Kumar, A., González, E., Somma, D. y McCoy, M. (2009). Wetland cover types and plant community changes in response to cattail-control activities in the Palo Verde Marsh, Costa Rica. *Ecological Restoration*, 27(3).
- Turner, A. y McCarty, J. (1997). Resource availability, breeding site selection, and reproductive success of red-winged blackbirds. *Oecologia*, 113.
- Varnell C., Thawaba, S. y Solis, M. (2010). *Typha domingensis*—A potential tool for bioremediation of wetlands as relevant to environmental forensics: A case study from Palo Verde, Costa Rica. *Environmental Forensics*, 11.

## Agradecimientos

A los asistentes de campo Poling Chan y Jazmín Arias; también a Mahmood Sasa y al personal de la Estación Biológica Palo Verde (OET) por el apoyo logístico. JLB agradece a Becky Ostertag y a Curtis Daehler por el asesoramiento estadístico. JLB fue financiada por National Sci-



Pecho amarillo, Federico Rizo-Patrón

ence Foundation para estudiantes de posgrado del Programa de Becas de Investigación y por el programa NSF-IRES administrado por OET.