



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO

POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

INSTITUTO DE BIOLOGÍA

ECOLOGÍA

EFFECTOS DE LA PÉRDIDA Y FRAGMENTACIÓN DE HÁBITAT EN LAS RAPACES

NOCTURNAS (STRIGIFORMES) DE LA RESERVA DE LA BIOSFERA

LOS TUXTLAS, VERACRUZ

TESIS

QUE PARA OPTAR POR EL GRADO DE:

MAESTRA EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

PRESENTA:

MARÍA ISABEL HERRERA JUÁREZ

TUTORA PRINCIPAL DE TESIS: DRA. BERTHA PATRICIA ESCALANTE PLIEGO

INSTITUTO DE BIOLOGÍA, UNAM

COMITÉ TUTOR: DRA. KATHERINE RENTON

INSTITUTO DE BIOLOGÍA, UNAM

DR. MIGUEL ANGEL MARTÍNEZ MORALES

DEPARTAMENTO DE CONSERVACIÓN DE LA BIODIVERSIDAD, ECOSUR

MÉXICO, D.F. ABRIL, 2016



Universidad Nacional
Autónoma de México



UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

Todo el material contenido en esta tesis esta protegido por la Ley Federal del Derecho de Autor (LFDA) de los Estados Unidos Mexicanos (México).

El uso de imágenes, fragmentos de videos, y demás material que sea objeto de protección de los derechos de autor, será exclusivamente para fines educativos e informativos y deberá citar la fuente donde la obtuvo mencionando el autor o autores. Cualquier uso distinto como el lucro, reproducción, edición o modificación, será perseguido y sancionado por el respectivo titular de los Derechos de Autor.



Dr. Isidro Ávila Martínez
Director General de Administración Escolar, UNAM
Presente

Me permito informar a usted que en la reunión del Subcomité por Campo de Conocimiento de Ecología y Manejo Integral de Ecosistemas del Posgrado en Ciencias Biológicas, celebrada el día 23 de noviembre de 2015, se aprobó el siguiente jurado para el examen de grado de **MAESTRA EN CIENCIAS BIOLÓGICAS** de la alumna **HERRERA JUÁREZ MARÍA ISABEL** con número de cuenta **304137484** con la tesis titulada "Efectos de la pérdida y fragmentación de hábitat en las rapaces nocturnas (Strigiformes) de la Reserva de la Biosfera Los Tuxtlas, Veracruz", realizada bajo la dirección de la **DRA. BERTHA PATRICIA ESCALANTE PLIEGO**:

Presidente: DR. HUGH DRUMMOND DUREY
Vocal: DR. ROBERTO BONIFAZ ALFONZO
Secretario: DRA. KATHERINE RENTON
Suplente: DR. CARLOS ALBERTO LARA RODRÍGUEZ
Suplente: DR. MIGUEL ANGEL MARTÍNEZ MORALES

Sin otro particular, me es grato enviarle un cordial saludo.

ATENTAMENTE
"POR MI RAZA HABLARA EL ESPIRITU"
Cd. Universitaria, Cd. Mx, a 10 de marzo de 2015.

M. del Coro Arizandi

DRA. MARÍA DEL CORO ARIZMENDI ARRIAGA
COORDINADORA DEL PROGRAMA



c.c.p. Expediente del (la) interesado (a).

AGRADECIMIENTOS

Al Posgrado en Ciencias Biológicas, UNAM.

Gracias por este tiempo lleno de oportunidades.

Al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACyT)

por la beca otorgada para financiar mis estudios (CVU: 545276).

Al Programa de Apoyo a los Estudios de Posgrado (PAEP)

por el apoyo económico otorgado para enriquecer mi formación académica.

A IDEA WILD

por el equipo donado a este proyecto.

A la Dra. Patricia Escalante-Pliego

por su confianza y guía a lo largo de esta parte de mi trayectoria.

Al comité tutorial, Dra. Katherine Renton y el Dr. Miguel Angel Martínez Morales por su invaluable apoyo en la construcción y elaboración de este proyecto.

AGRADECIMIENTOS A TÍTULO PERSONAL

Mi más sincero agradecimiento a los integrantes del jurado: Dr. Hugh Drummond Durey, Dr. Roberto Bonifaz Alfonzo, Dra. Katherine Renton, Dr. Carlos Alberto Lara Rodríguez y al Dr. Miguel Angel Martínez Morales así como a la Dra. Paula Enríquez Rocha. Gracias por su tiempo y dedicación en la revisión de este manuscrito pero principalmente porque cada uno de sus comentarios y sugerencias enriquece mi formación académica. Es un placer aprender de ustedes. Gracias.

A la Estación de Biología Tropical Los Tuxtlas del Instituto de Biología (UNAM) y a la Reserva de la Biosfera Los Tuxtlas y a su personal, por su colaboración y valioso apoyo. A los ejidos de Adalberto Tejeda, Capulteotl, Coxcoapan, Dos Amates, El Real, La Perla del Golfo, La Perla de San Martín, Laguna Escondida, Los Manantiales, Ruíz Cortines, Miguel Hidalgo así como a todos y cada uno de los 15 guías que pese al sueño y el cansancio participaron con entusiasmo en los muestreos nocturnos.

Gracias a todos y cada uno de mis profesores que además de enriquecer mi formación profesional se preocuparon por mejorar mi entereza personal. A mis compañeros y amigos de la Colección Nacional de Aves, incluyendo a Marco Antonio Gurrola Hidalgo, y a todas las personas que conocí durante esta etapa y que me ofrecieron su amistad sincera.

A mi familia, pero principalmente a mi abuelita Soledad Moreno López porque a usted le debo mis principios y mi voluntad. A mi madre Sinforosa Juárez Moreno por ser mi compañera todo este tiempo pero principalmente por haberme dado una vida digna y por alentarme en cada paso que doy. A mis hermanos que tanto me ayudaron en esta parte de mi trayectoria, especialmente a Ma. de la Luz y José Trinidad Herrera Juárez cuyo apoyo fue imprescindible. A Ubaldo Márquez Luna porque su compañía y apoyo en campo es invaluable pero principalmente porque “en la calle codo a codo somos mucho más que dos”.

DEDICATORIA

A Ubaldo Márquez Luna

Con todo mi cariño y amor, comparto contigo este nuevo logro.

Gracias por acompañarme en tan increíble aventura.

ÍNDICE

Resumen	1
Abstract	2
1. Introducción	3
2. Objetivos	5
3. Antecedentes	6
3.1. Las aves rapaces y la pérdida y fragmentación de hábitat	6
3.2. La Sierra de Los Tuxtlas y su diversidad de aves rapaces	8
4. Hipótesis y predicciones	12
5. Metodología	13
5.1. Área de estudio	13
5.2. Elección y análisis espacial de los paisajes de estudio	14
5.3. Muestreo de aves	17
5.4. Análisis de datos	18
6. Resultados	21
6.1. Riqueza y equitatividad de la comunidad	24
6.2. Configuración espacial de los remanentes de vegetación y uso de hábitat	26
6.3. Respuesta territorial	29
6.4. Especies indicadoras	31
7. Discusión	32
7.1. Efectos en la riqueza y equitatividad de la comunidad	32
7.2. Uso de hábitat y la configuración espacial del paisaje	34
7.3. Efectos en la conducta territorial	37
7.4. Especies indicadoras	38
8. Conclusiones	39
9. Literatura citada	41

LISTA DE FIGURAS Y CUADROS

<p>Cuadro 1. Diversidad, estatus de conservación y tipos de cobertura asociados a rapaces nocturnas (<i>Strigiformes</i>) en la Sierra de Los Tuxtlas. Especies reportadas y sus asociaciones con el hábitat de acuerdo a Schaldach y Escalante-Pliego (1997). Estatus de conservación según la NOM-ECOL 059 (DOF 2010) y IUCN (2001). NOMECOL: A = amenazada; IUCN: LC = preocupación menor.</p>	11
<p>Figura 1. Área de estudio y distribución espacial de los 12 paisajes de estudio seleccionados en la Reserva de la Biosfera Los Tuxtlas. Se observa en color gris claro las zonas núcleo Volcán San Martín Tuxtla (a), Sierra de Santa Martha (b) y Volcán San Martín Pajapan (c) y en gris oscuro la zona de amortiguamiento.</p>	13
<p>Figura 2. Configuración espacial de los remanentes de cobertura vegetal nativa en los paisajes de estudio seleccionados y su distribución geográfica dentro de la Reserva de la Biosfera Los Tuxtlas. La línea negra representa los límites de la reserva. Del lado derecho se muestra de forma detallada la configuración espacial del paisaje y el porcentaje de bosque húmedo tropical de cada uno (color negro). El conjunto de todos los paisajes conforman un gradiente de pérdida de bosque húmedo tropical.</p>	15
<p>Cuadro 2. Métricas utilizadas para caracterizar los patrones de configuración espacial en 12 paisajes con diferentes porcentajes de cobertura vegetal nativa en la Reserva de la Biosfera Los Tuxtlas. Métricas tomadas y adaptadas de McGarigal <i>et al.</i> (2002) con implicaciones biológicas según Grossman <i>et al.</i> (2008).</p>	16
<p>Cuadro 3. Coeficientes de correlación entre la proporción de cobertura forestal y la abundancia de especies de rapaces nocturnas registradas por vocalizaciones espontáneas y por respuestas a provocación auditiva en la Reserva de la Biosfera Los Tuxtlas. Especies de interior de bosque: <i>Megascops guatemalae</i>, <i>Bubo virginianus</i> y <i>Ciccaba nigrolineata</i>. Interior y borde de bosque: <i>Ciccaba virgata</i>. Borde y áreas abiertas: <i>Tyto alba</i> y <i>Glaucidium brasilianum</i>.</p>	22
<p>Figura 3. Riqueza y abundancia de rapaces nocturnas registradas mediante vocalizaciones espontáneas en 12 paisajes que conforman un gradiente de cobertura forestal en la Reserva de la Biosfera Los Tuxtlas.</p>	22
<p>Figura 4. Riqueza y abundancia de rapaces nocturnas registradas mediante el uso de vocalizaciones pregrabadas en 12 paisajes que conforman un gradiente de cobertura forestal en la Reserva de la Biosfera Los Tuxtlas.</p>	23
<p>Cuadro 4. Coeficientes de correlación entre las variables ambientales con la abundancia de rapaces nocturnas registradas en la Reserva de la Biosfera Los Tuxtlas. Especies de interior de bosque: <i>Megascops guatemalae</i>, <i>Bubo virginianus</i> y <i>Ciccaba nigrolineata</i>. Interior y borde de bosque: <i>Ciccaba virgata</i>. Borde y áreas abiertas: <i>Tyto alba</i> y <i>Glaucidium brasilianum</i>. Los datos se muestran separados por método de muestreo para (a) vocalizaciones espontáneas y (b) respuestas a provocación auditiva.</p>	24
<p>Figura 5. Riqueza de rapaces nocturnas registradas en 12 paisajes de estudio con diferentes porcentajes de cobertura forestal en la Reserva de la Biosfera</p>	

Los Tuxtlas. Cada punto representa el número total de especies registradas por paisaje.	24
Figura 6. Número de individuos detectados mediante vocalizaciones espontáneas y de respuesta en 12 paisajes que conforman un gradiente de cobertura forestal en la Reserva de la Biosfera Los Tuxtlas. Cada punto representa el número de individuos registrados de todas las especies por paisaje de estudio mediante vocalizaciones espontáneas (●) y de respuesta a vocalizaciones pregrabadas (○).	25
Figura 7. Análisis de agrupamiento de 12 paisajes con diferentes proporciones de cobertura forestal de acuerdo a la riqueza de especies y su abundancia relativa en la Reserva de la Biosfera Los Tuxtlas. Para cada paisaje se indica el número de especies registradas (números pequeños); resaltando los paisajes con el ensamble más diverso (○) y con mayor abundancia (●).	26
Figura 8. Especies de rapaces nocturnas detectadas por vocalizaciones espontáneas a lo largo de un gradiente de pérdida de cobertura forestal. Diagrama de ordenación del Análisis de Correspondencias Canónicas (CCA) con: PC = porcentaje de cobertura forestal, NP = número de parches, MPS = tamaño promedio de los parches, MPP = perímetro promedio de los parches, ENN = distancia euclidiana promedio al vecino más cercano, CONTIG = índice de contigüidad, FRAC = índice de dimensión fractal, FL = fase lunar, T = temperatura, N = nubosidad.	27
Figura 9. Especies de rapaces nocturnas (Strigiformes) detectadas a través del uso de vocalizaciones pregrabadas a lo largo de un gradiente de pérdida de cobertura forestal. Diagrama de ordenación del Análisis de Correspondencias Canónicas (CCA) con: PC = porcentaje de cobertura forestal, NP = número de parches, MPS = tamaño promedio de los parches, MPP = perímetro promedio de los parches, ENN = distancia euclidiana promedio al vecino más cercano, CONTIG = índice de contigüidad, FRAC = índice de dimensión fractal, FL = fase lunar, T = temperatura, N = nubosidad.	27
Cuadro 5. Resumen de los Modelos Lineales Generalizados (GLMs) para evaluar el efecto de las características y la configuración espacial de los remanentes de bosque húmedo tropical en la abundancia relativa de especies de interior de bosque (<i>Megascops guatemalae</i> , <i>Bubo virginianus</i> y <i>Ciccaba nigrolineata</i>), interior y borde de bosque (<i>Ciccaba virgata</i>) así como de las especies de borde y áreas abiertas (<i>Tyto alba</i> y <i>Glaucidium brasilianum</i>). Los resultados se muestran separados por método de muestreo (detección por vocalizaciones espontáneas y provocación auditiva). PC = porcentaje de cobertura forestal, NP = número de parches, MPS = tamaño promedio de los parches, MPP = perímetro promedio de los parches, FRAC = índice de dimensión fractal, CONTIG = índice de contigüidad, ENN = distancia euclidiana promedio al vecino más cercano.	28
Figura 10. Latencia promedio de la primera respuesta de <i>Ciccaba virgata</i> a la emisión de vocalizaciones pregrabadas (<i>playbacks</i>) en paisajes con diferentes porcentajes de cobertura forestal en la Reserva de la Biosfera Los Tuxtlas. Cada punto representa el valor promedio y las barras el error estándar.	29
Figura 11. Duración promedio del periodo de respuesta de <i>Ciccaba virgata</i> a la emisión de vocalizaciones pregrabadas (<i>playbacks</i>) en paisajes con diferentes porcentajes de cobertura forestal en la Reserva de la Biosfera Los Tuxtlas. Cada punto representa el valor promedio y las barras el error estándar. .	30

Cuadro 6. Resumen de los Modelos Lineales Generalizados (GLMs) para evaluar el efecto de la configuración espacial de los remanentes de bosque húmedo tropical en latencia promedio de la primera respuesta y la duración promedio del periodo de respuesta de <i>Ciccaba virgata</i> , usando error tipo Poisson y función de enlace logística. PC = porcentaje de cobertura forestal, NP = número de parches, MPS = tamaño promedio de los parches, FRAC = índice de dimensión fractal, ENN = distancia euclidiana promedio al vecino más cercano.	30
Cuadro 7. Valor indicador (IndVal; Dufrêne y Legendre 1997) de las especies de rapaces nocturnas registradas en la Reserva de la Biosfera de Los Tuxtlas en tres niveles de perturbación de bosque.	31

RESUMEN

Las rapaces nocturnas (*Strigiformes*) constituyen uno de los grupos de aves menos estudiados y más amenazados, principalmente por la transformación y pérdida de hábitat y su dependencia particular hacia bosques maduros. En este estudio, se evaluó el efecto de la pérdida y fragmentación del bosque húmedo tropical en la composición del ensamble, la respuesta territorial y el uso del hábitat de las rapaces nocturnas en la Reserva de la Biosfera Los Tuxtlas, Veracruz. El trabajo de campo se realizó en un solo muestreo durante la temporada reproductiva (abril a junio 2014) en 12 paisajes que conforman un gradiente de pérdida de cobertura forestal, cubriendo un área total de 7,500 ha. La abundancia relativa de este grupo fue estimada mediante la detección auditiva y el uso de vocalizaciones pregrabadas (*playbacks*) en 60 puntos de conteo distribuidos a lo largo del gradiente. La pérdida y fragmentación de la cobertura forestal estuvo asociada a un decremento en la riqueza y abundancia relativa de especies. La comunidad actual se conforma por seis de las 10 especies residentes reportadas para la región. De estas especies, tres son de interior de bosque (*Megascops guatemalae*, *Bubo virginianus* y *Ciccaba nigrolineata*) y dos especies de borde de bosque y áreas abiertas (*Tyto alba* y *Glaucidium brasilianum*) mientras que la especie más común (*Ciccaba virgata*) se distingue por sus hábitos generalistas y su abundancia en bosques tropicales. Cuatro especies no registradas (*Lophotrix cristata*, *Pulsatrix perspicillata*, *Glaucidium griceiceps* y *Pseudoscops clamator*) podrían estar localmente extintas o ser muy raras en la región. La mayor diversidad estuvo asociada a paisajes con cobertura media que concentran la mayor parte de la vegetación en un solo parche permitiendo la segregación ecológica de especies. El uso de hábitat de las especies de interior estuvo determinado por el decremento en el tamaño promedio de los parches. La abundancia de *Ciccaba virgata* estuvo determinada por la proporción de cobertura forestal, la cantidad de borde y la distancia entre parches mientras que la abundancia de especies de borde y áreas abiertas solo estuvo influenciada por el incremento en la proporción de áreas abiertas. Sin embargo, la respuesta de las especies fue diferencial y dependiente de sus hábitos y características de sus historias de vida. Por otro lado, la defensa territorial aumentó con la proporción de bosque, es decir con la calidad del territorio. Finalmente, la prevalencia de especies de borde y áreas abiertas evidencia los efectos en cascada de la pérdida de bosque y la urgente necesidad de implementar y fortalecer esfuerzos de conservación.

ABSTRACT

The nocturnal raptors (*Strigiformes*) are one of the bird groups less studied and more threatened mainly because the transformation and habitat loss and their dependence on mature forests. In the present study, the effect of the loss and fragmentation of tropical rainforest in the composition of the assembly, territorial response and habitat use of owls in the Biosphere Reserve Los Tuxtlas, Veracruz was evaluated. The field work was conducted in one sampling during the breeding season (april – june 2014) in 12 landscapes that make a gradient of forest cover loss, covering a total area of 7,500 hectares. The relative abundance of the owls was estimated by auditive detection and the use of playbacks in 60 counting points distributed along the gradient. The loss and fragmentation of forest cover was associated with a decrease in the richness and relative abundance of the species. The community is made up of six of the 10 resident species reported for the region. Three of this species are asociated with forest interior (*Megascops guatemalae*, *Bubo virginianus* y *Ciccaba nigrolineata*), two species of forest edge and open areas (*Tyto alba* y *Glaucidium brasilianum*) while the most common species (*Ciccaba virgata*), is distinguished by its general habits and abundance in tropical forest. Four species were not registered (*Lophostrix cristata*, *Pulsatrix perspicillata*, *Glaucidium griceiceps* y *Pseudoscops clamator*) and they could be locally extinct or very rare in the region. The greatest diversity was associated to landscapes with medium levels of coverage that concentrate most of the vegetation in a single patch allowing ecological segregation of species. The habitat use of the interior species was determined by the decrease in the average size of the patches. The abundance of *Ciccaba virgata* was determined by the forest coverage proportion, the edge quantity and the distance between patches. The abundance of forest edge and open areas species only was influenced by the increase in the open areas proportion. However, the response of the species was differential and dependent of their habits and characteristics of their life stories. Moreover, the territorial defense increases with the forest coverge proportion, that is to say, with the quality of the territory. Finally, the prevalence of edge and open areas especies evidence the cascading effects of forest loss and the urgent need to implement and strengthen conservation efforts.

1. INTRODUCCIÓN

El proceso de homogeneización biótica es una forma sin precedentes de cambio global y uno de los mecanismos más importantes de empobrecimiento biológico (Olden *et al.* 2011). La influencia antropogénica local sobre los ambientes naturales está generando que el uso de suelo y la cobertura vegetal esté cambiando en todo el trópico (Wright 2005). El proceso de fragmentación genera la disminución en la cantidad de hábitat original, confinándolo en remanentes que varían en número, tamaño y grado de aislamiento, inmersos en una matriz con diferente vegetación o uso de suelo (Andrén 1994; Fahrig 2003). A nivel de paisaje, estos cambios alteran los patrones o configuraciones naturales, modificando su integridad funcional e interfiriendo procesos ecológicos críticos (*e. g.*, el régimen de perturbación y el flujo de organismos; Pickett *et al.* 1989).

Los principales efectos de la pérdida y fragmentación de hábitat involucran la disminución de la riqueza, abundancia y el área de distribución de las especies (Roth 1976; Fahrig 2003). Entre sus efectos negativos más importantes destaca la pérdida de especies de interior, los cambios en la estructura de las comunidades y en el uso de hábitat (Newton 1979; Thiollay 1999). Sin embargo, la degradación del hábitat también puede generar un decremento en la calidad de los territorios afectando la adecuación a través de sus efectos en la dinámica poblacional de las especies (Sergio y Newton 2003). Las consecuencias ecológicas a largo plazo pueden derivar en el empobrecimiento de las cadenas tróficas y en la alteración de las interacciones interespecíficas; disminuyendo el éxito reproductivo, de forrajeo y dispersión (Fahrig 2003; Zurita y Bellocq 2007).

Los depredadores tope son especies particularmente vulnerables a las perturbaciones antropogénicas debido a su posición en la cadena alimentaria y a las características de sus historias de vida (Sergio *et al.* 2008). Estas especies son las primeras en extinguirse o ser seriamente afectadas después de perturbaciones tales como la modificación de la composición y estructura del paisaje (Duffy 2002; Carrete *et al.* 2009). Las aves rapaces constituyen un grupo susceptible debido principalmente a sus requerimientos de hábitat extensos y a sus bajas densidades poblacionales (Thiollay 1989). Debido a ello, son consideradas un indicador de la salud del ecosistema, ya que el decremento en el tamaño de sus poblaciones es indicador de un ecosistema depauperado (Rodríguez-Estrella *et al.* 1998). Este gremio de aves desempeña un papel fundamental en las comunidades animales. La presión de depredación que ejercen influye directamente en la determinación de la estructura y dinámica poblacional de sus presas (Menge *et al.* 1994). Debido a ello, estos depredadores pueden promover una

gran diversidad (*e. g.*, a través de cascadas tróficas o por la facilitación de recursos) o estar asociados espacial y temporalmente a ella, actuando como indicadores de biodiversidad (Sergio *et al.* 2008). Un ejemplo claro ocurre en regiones tropicales, valiosas por su alta diversidad biológica, en donde habitan el 66% de las rapaces diurnas y la mayoría de las especies de hábitos nocturnos (Bildstein *et al.* 1998; Enríquez *et al.* 2006; Sergio *et al.* 2008).

Gran parte de la literatura enfocada a la conservación tropical está dirigida a especies diurnas y las rapaces nocturnas constituyen uno de los grupos más amenazados y menos estudiados del Neotrópico (Sekercioglu 2010; Enríquez *et al.* 2012). La mayoría de estas especies están asociadas a bosques tropicales maduros, por lo que sus principales amenazas son la pérdida y fragmentación del hábitat; siendo particularmente vulnerables a ser extirpadas debido a su baja densidad poblacional (Marcot 1995). Los estudios acerca de cómo las especies de rapaces nocturnas responden a los cambios en el hábitat en regiones tropicales son urgentes. Actualmente, la información acerca de su respuesta a la perturbación y a la degradación del hábitat así como de aspectos básicos de su historia de vida es limitada o inexistente para muchas especies. Existen pocos estudios sobre la dieta, la anidación, el comportamiento territorial, la dinámica poblacional y sobre ecología de comunidades (Enríquez *et al.* 2006). Sus hábitos nocturnos, su comportamiento elusivo y la poca luminosidad dificultan observarlas y detectarlas, limitando la obtención de información referente a su abundancia, relaciones con el hábitat y respuesta a la perturbación (Lloyd 2003). Sin embargo, el proceso de eliminación de los ambientes naturales en regiones tropicales es acelerado (Myers *et al.* 2000). Aproximadamente el 50% del área original cubierta por bosque tropical ha sido deforestada y los remanentes de vegetación están siendo rápidamente degradados (Wright 2005). En estos ecosistemas las rapaces nocturnas son importantes depredadores y tal control en la cadena trófica da forma a todo un ecosistema (Sekercioglu 2010).

2. OBJETIVOS

Determinar el efecto de la pérdida y fragmentación de la cobertura vegetal nativa en la composición del ensamble, la respuesta territorial y el uso del hábitat de las rapaces nocturnas (Strigiformes) de la Reserva de la Biosfera Los Tuxtlas, Veracruz.

2.2. Objetivos particulares

1. Determinar su riqueza y estimar su abundancia relativa en un gradiente de pérdida de cobertura forestal caracterizado por la variación en la proporción y configuración espacial de bosque húmedo tropical en el paisaje.
2. Evaluar las características de la configuración espacial de los remanentes de bosque que explican el uso de hábitat por las poblaciones de rapaces nocturnas.
3. Evaluar la respuesta territorial a nivel de comunidad ante intrusiones simuladas en paisajes con diferente proporción de bosque.
4. Determinar si existen especies indicadoras de pérdida de cobertura forestal.

3. ANTECEDENTES

3.1. Las aves rapaces y la pérdida y fragmentación de hábitat

El hábitat se encuentra espacialmente estructurado en una serie de escalas que interactúan con los individuos y su comportamiento, conduciendo los procesos de dinámica poblacional y moldeando la estructura de la comunidad (Johnson *et al.* 1992). El término “hábitat” se define como el conjunto de recursos y condiciones específicas presentes en un área y necesarias para la supervivencia y reproducción de un organismo (Hall *et al.* 1997). Su selección a escalas más finas está determinada por el aprendizaje y la experiencia (Wecker 1964). Sin embargo, las actividades humanas han alterado los paisajes naturales a una velocidad que supera la capacidad de las especies de adaptarse a estos cambios (Block y Brennan 1993).

La pérdida y fragmentación de hábitat son procesos a escala del paisaje que ocurren de forma simultánea, resultando en diversos patrones espaciales (Fahring 2003). La configuración espacial del paisaje puede influir en las comunidades de aves forestales a través de los efectos de la cantidad de hábitat disponible, el incremento en la distancia entre parches y en la cantidad de borde (Boulinier *et al.* 2001). El decremento en el tamaño del parche puede afectar negativamente a las especies de interior mientras que las especies de borde o de áreas abiertas podrían ser beneficiadas por el incremento de hábitat disponible y el declinamiento poblacional de especies generalistas (asociadas tanto al interior como al borde del hábitat) podría estar asociado a la pérdida de hábitat (Bender *et al.* 1998).

El cambio en la estructura del paisaje está vinculado a la cantidad de hábitat disponible. De acuerdo con Andrén (1994), cuando la cantidad de hábitat es menor al 60% los cambios en la configuración del paisaje se deben esencialmente al decremento en el tamaño promedio y al aumento en el número de parches mientras que los paisajes con una cantidad superior concentran la mayor parte del hábitat en un solo parche. Por otro lado, cuando la cantidad de hábitat es menor al 20%, la distancia entre parches aumenta exponencialmente interrumpiendo el flujo de organismos y resultando en una pérdida desproporcionada de especies. Por lo tanto, los efectos negativos de la fragmentación deberían ser evidentes en paisajes con bajas cantidades de hábitat (20 - 30%; Fahring 2003).

La pérdida de especies y el decremento en la abundancia son las principales consecuencias de la pérdida y fragmentación de hábitat en aves rapaces (Carrete *et al.* 2009). Debido a ello, estas especies pueden ser utilizadas como indicadores de cambios en el hábitat a gran escala, dada su alta sensibilidad a la modificación de la composición y la estructura del

paisaje (Thiollay 1999; Duffy 2002). No obstante, la respuesta de las especies depende del contexto ecológico y está condicionada a su historia de vida (Rodríguez-Estrella *et al.* 1998; Filloy y Bellocq 2007). En biomas neotropicales, el estudio de este grupo de aves ha abordado principalmente la riqueza de especies, abundancia y uso de hábitat a escalas locales (Enríquez y Rangel-Salazar 2001; Lloyd 2003; Borges *et al.* 2004; Vázquez-Pérez *et al.* 2011; Rivera-Rivera *et al.* 2012). Estudios más recientes han mostrado que los bosques primarios y secundarios presentan sus propios ensambles y estos últimos, no necesariamente son más pobres en especies (Sberze *et al.* 2010); puesto que la complejidad estructural del bosque puede influir en la ocurrencia y abundancia de algunas especies de búhos (Barros y Cintra 2009). Sin embargo, la respuesta de las especies de rapaces nocturnas a la transformación del paisaje ha sido poco estudiada debido principalmente a la dificultad que implica su muestreo en bosques húmedos tropicales.

El estudio de rapaces nocturnas en regiones templadas ha aportado información valiosa para evaluar el impacto de la pérdida y fragmentación del hábitat en biomas neotropicales. Diferentes autores han mostrado como la explotación de recursos maderables de alto valor comercial ha puesto en peligro a las poblaciones de *Strix occidentalis* como consecuencia de la pérdida y fragmentación de hábitat (Forsman *et al.*, 1984; Solís y Gutiérrez 1990). Esto se debe a que *S. occidentalis* es una especie de interior que requiere de grandes áreas continuas de bosque (≥ 1200 ha) que utiliza como sitios de anidación y refugio, mismos que le brindan las condiciones microclimáticas necesarias para cubrir los requerimientos de su historia de vida (Forsman *et al.*, 1984; Thomas *et al.* 1990). Por lo tanto, esta especie (específicamente su tamaño poblacional y tasa reproductiva) ha sido utilizada como un indicador de pérdida de bosques maduros (Dawson *et al.* 1986).

Otros estudios han mostrado que la respuesta de las especies de rapaces nocturnas a los cambios en el hábitat es diferencial y dependiente de la historia de vida de cada especie. Por ejemplo, Grossman *et al.* (2008) encontraron que la abundancia de tres especies de búhos (*Stix varia*, *Bubo virginianus* y *Aegolius acadicus*) estaba asociada principalmente a la cantidad de cobertura forestal (en comparación con otros tipos de coberturas) y determinada por la variación en el tamaño promedio de los parches, la cantidad de borde y la conectividad del paisaje. En este estudio la presencia de *S. varia*, especialista de interior de bosque, se vio afectada por el tamaño promedio de los parches y solo fue reportado en paisajes con una alta cobertura forestal ($> 66\%$). Sin embargo, especies como *B. virginianus* y *A. acadicus*, favorecidas por el incremento en la cantidad de borde respondieron diferente a los cambios en el paisaje debido a la diferencia de tamaño corporal (55 y 19 cm, respectivamente). Por lo que

B. virginianus fue prevalente en paisajes con niveles medios de cobertura forestal (36-65%) debido a su tamaño y a sus requerimientos de áreas grandes y continuas, mientras que *A. acadicus* estuvo presente en paisajes con una gran pérdida de bosque (< 15% de cobertura forestal) hasta aquellos con más del 90% de cobertura forestal.

3.2. Efectos en el comportamiento y el uso de hábitat

Existen evidencias que indican que la fragmentación de la cobertura forestal puede alterar el comportamiento y el uso de hábitat de las especies de rapaces nocturnas. En paisajes fragmentados, Redpath (1995a, 1995b) ha reportado que el ámbito hogareño de *Strix aluco* es en promedio 2.5 veces más grande debido principalmente a la reducción y el aislamiento de los recursos. Pese a que este cambio en el tamaño del ámbito hogareño no implica un costo en términos reproductivos, sugiere que el aumento en la demanda energética en un hábitat fragmentado podría ser demasiado grande. Puesto que, a medida que la fragmentación es más intensa, la reducción y el aislamiento de los recursos, podría generar una disyuntiva (*trade-off*) entre la disponibilidad de presas (en áreas aisladas y lejanas) y el costo energético que implica tanto la defensa territorial como el consumo de energía para el vuelo.

Dada la limitación de los recursos, el comportamiento territorial permite maximizar la supervivencia y la reproducción (Brown 1964). Como evidencia, Moulton *et al.* (2004) reportan que la defensa territorial de *Athene cunicularia* incluye gran parte del área que utilizan para forrajear durante el periodo de anidación; área que defienden mediante la emisión de vocalizaciones debido a su papel fundamental en la comunicación entre los ocupantes de territorios. La “capacidad de defensa”, según Brown (1964), puede concebirse en términos de tiempo y energía que un individuo es capaz de invertir; la cual, podría aumentar con la calidad y cantidad de los recursos dentro del área defendida. Por lo tanto, un territorio de alta calidad puede garantizar una mayor probabilidad de éxito reproductivo; sin embargo, puede implicar un incremento en la defensa si el número de competidores varía de acuerdo a la calidad del territorio.

La abundancia y disponibilidad de alimento alrededor de los sitios de nidificación son los principales factores que regulan la distribución espacial y la densidad de aves de presa (Newton 1979). La baja disponibilidad de alimento puede implicar una alta supervivencia, pero una baja fecundidad (Franklin *et al.* 2000; Ganey *et al.* 2005). En tanto que el decremento en el número y la calidad de territorios de anidación produce un efecto directo en el éxito y la frecuencia de los eventos reproductivos (Thiollay y Meyburg 1988). La influencia del comportamiento territorial en la selección y uso de hábitat puede afectar la

probabilidad de supervivencia y por ende, la adecuación de las rapaces nocturnas. Hirons (1985) ha reportado que la densidad y estabilidad de las poblaciones de *Strix aluco* se ven influenciadas, en gran medida, por el comportamiento territorial. Esto es debido a que los individuos de esta especie son rápidamente remplazados una vez que abandonan el territorio o mueren, mientras que aquellos que no son capaces de establecer territorios pueden sobrevivir como individuos vagantes o estar expuestos a una alta probabilidad de morir (principalmente juveniles).

La variación en la disponibilidad de presas en diferentes tipos de vegetación también influye en la preferencia y uso de hábitat de estas especies. Los bosques maduros constituyen un recurso esencial para su reproducción; sin embargo, los bosques secundarios, claros en bosques, áreas abiertas y ecotonos también son importantes debido que ofrecen otros recursos como alimento y sitios de descanso (Enríquez y Cheng 2008). En regiones tropicales, la preferencia por bosques secundarios como territorios de forrajeo reportada para algunas especies como *Lophotrix cristata* puede deberse a la alta abundancia de presas (*e. g.* pequeños mamíferos) y mayor visibilidad para caza (Sberze *et al.* 2010; Sekercioglu 2010). Los bosques secundarios no son necesariamente más pobres en especies, siempre que se encuentren embebidos en un área extensa de bosque (Sberze *et al.* 2010). No obstante, los bosques maduros que han sido talados y secundarizados, exhiben un decremento en la densidad de rapaces debido a los cambios en la estructura de la vegetación o a la disminución en la disponibilidad de presas (Jullien y Thiollay 1996).

3.3. La Sierra de Los Tuxtlas y su diversidad de aves rapaces

La Sierra de Los Tuxtlas representa el remanente de bosque tropical húmedo más al norte del hemisferio occidental (Andrle 1967). Esta región alberga una gran diversidad avifaunística (561 especies, incluyendo aves migratorias) constituida por especies neárticas y neotropicales; debido a que su ubicación geográfica la convierte en una región primordial para el paso o invernación de especies migratorias (Schaldach y Escalante-Pliego 1997; Winker 1997). Originalmente, se encontraba cubierta por 250,000 ha de bosque húmedo tropical que constituía el tipo de vegetación dominante en la región. Sin embargo, desde 1960 ha sido intensamente deforestada y fragmentada, debido principalmente al cambio de uso de suelo para la creación de campos ganaderos y agrícolas (Dirzo 1991). El proceso de deforestación y transformación del paisaje avanzó rápidamente (con una tasa anual mayor al 4%) causando la pérdida del 84% del bosque original y restringiendo las áreas más conservadas a las zonas más inaccesibles de la sierra (Dirzo y García 1992). La consecuente pérdida de cobertura

vegetal y la alta fragmentación del paisaje han repercutido seriamente en la diversidad biológica, especialmente en las comunidades de aves (Winker 1997; Shaw *et al.* 2013).

La pérdida de hábitat y la transformación del paisaje ya han afectado a las aves de presa diurnas. En esta región habitan 46 especies de aves rapaces diurnas de las cuales hasta 1997 solo dos especies (*Harpia harpyja* y *Sarcoramphus papa*) habían sido extirpadas (Schaldach y Escalante-Pliego 1997). Sin embargo, estudios más recientes de la riqueza y abundancia de estas especies realizados por De Labra *et al.* (2013) reportan el registro de solo 18 de 24 especies residentes, así como la notable abundancia de aves típicas de áreas transformadas o perturbadas (*Buteo nitidus* y *Caracara cheriway*), el decremento en las poblaciones de rapaces reportadas como especies comunes en la región (*Rostrhamus sociabilis* y *Pseudastur albicollis*) y la extirpación local de *Spizaetus melanoleucus*.

Las poblaciones de especies del orden Strigiformes no se han estudiado en la región de Los Tuxtlas y la notable dificultad que implica el estudio de estas especies en bosques tropicales ha limitado la documentación de cambios en la estructura de la comunidad. Sin embargo, la información disponible señala la existencia de una comunidad compleja y la presencia de ensambles de gran tamaño (Cuadro 1). Es posible encontrar 11 especies de rapaces nocturnas, incluyendo una migratoria (*Athene cunicularia*; Schaldach y Escalante-Pliego 1997) y siete que son amenazadas según la NOM-ECOL 059 (DOF 2010). La mayoría de estas especies se asocian a bosque húmedo tropical, originalmente el tipo de vegetación dominante en la región y que ha sido en su mayor parte reemplazado por potreros.

Cuadro 8. Diversidad, estatus de conservación y tipos de cobertura asociados a rapaces nocturnas (*Strigiformes*) en la Sierra de Los Tuxtlas. Especies reportadas y sus asociaciones con el hábitat de acuerdo a Schaldach y Escalante-Pliego (1997). Estatus de conservación según la NOM-ECOL 059 (DOF 2010) y IUCN (2001). NOMECOL: A = amenazada; IUCN: LC = preocupación menor.

Especie	NOM-ECOL	IUCN	Interior de bosque	Borde de bosque	Áreas abiertas
<i>Tyto alba</i>		LC		X	X
<i>Megascops guatemalae</i>			X		
<i>Lophotrix cristata</i>	A	LC	X		
<i>Bubo virginianus</i>	A	LC	X	X	
<i>Pulsatrix perspicillata</i>	A	LC	X		
<i>Glaucidium griseiceps</i>	A	LC	X		
<i>Glaucidium brasilianum</i>		LC		X	X
<i>Athene cunicularia</i>	A	LC			X
<i>Ciccaba virgata</i>			X	X	
<i>Ciccaba nigrolineata</i>	A		X		
<i>Pseudoscops clamator</i>	A	LC			X

4. HIPÓTESIS Y PREDICCIONES

1. Los paisajes con mayor proporción de bosque húmedo tropical, presentarán: mayor riqueza de especies, mayor abundancia relativa y presencia de especies de interior de bosque.
2. Se espera que el incremento en el número de parches y en la cantidad de borde así como el decremento en el tamaño y conectividad de los parches tendrá un efecto negativo en la abundancia de las especies de rapaces nocturnas.
3. La defensa territorial será más intensa en áreas con mayor cobertura forestal.
4. Se espera encontrar una especie indicadora de pérdida de cobertura forestal cuya abundancia disminuya con el decremento en la proporción de cobertura forestal en el paisaje.

5. METODOLOGÍA

5.1. Área de estudio

Este estudio se realizó en la Reserva de la Biosfera Los Tuxtlas (RBLT), Veracruz. Esta región comprende un área total de 155,122 ha, conformada por tres zonas núcleo que suman cerca de 30,000 ha (~10,000 en el volcán San Martín Tuxtla, 18,000 sierra de Santa Martha y 2,000 ha en San Martín Pajapan) y 125,403 ha de zona de amortiguamiento (Laborde *et al.* 2005). Los tipos de clima presentes son cálido húmedos, con una temperatura media anual de 18 a 22°C y una precipitación media anual que oscila entre los 1,500 y 4,500 mm (Soto y Gama 1997). Los muestreos se realizaron en 12 paisajes de 6.25 km² (625 ha) que suman un área total de 7,500 ha y que en conjunto forman un gradiente de pérdida de cobertura forestal. Los paisajes se encuentran distribuidos en la zona núcleo del Volcán San Martín Tuxtla, en la Sierra de Santa Martha y en el área de amortiguamiento de la RBLT (Figuras 1).

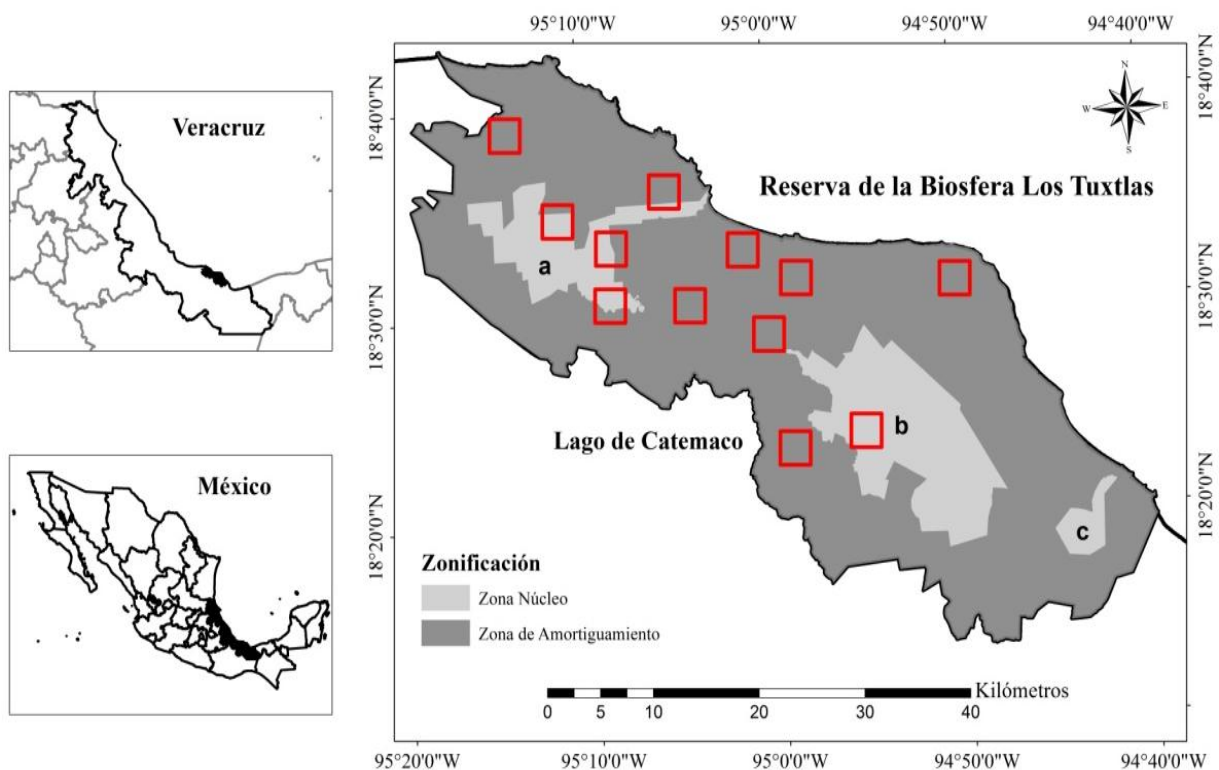


Figura 12. Área de estudio y distribución espacial de los 12 paisajes de estudio seleccionados en la Reserva de la Biosfera Los Tuxtlas. Se observa en color gris claro las zonas núcleo Volcán San Martín Tuxtla (a), Sierra de Santa Martha (b) y Volcán San Martín Pajapan (c) y en gris oscuro la zona de amortiguamiento.

5.2. Elección y análisis espacial de los paisajes de estudio

Mediante el sistema de información geográfica ArcGis Desktop 10.1 (ESRI 2011) se dividió el polígono de la RBLT en 246 cuadrantes de 6.25 km² (625 ha). Posteriormente, se determinó el porcentaje de vegetación nativa de cada cuadrante utilizando imágenes satelitales del territorio de la RBLT obtenidas del servidor Google Earth (2013) en formato raster a escala 1:25,000 mediante el programa SAS.Planet (Team 2014). A cada imagen satelital se le aplicó un filtro de color con base en la banda dos (verde), para aislar los remanentes de vegetación y reclasificar los datos en dos clases: (1) vegetación nativa (constituida principalmente por bosque húmedo tropical en diferentes estados de sucesión) y (2) tierras de cultivo, pastizales, cuerpos de agua y áreas urbanas. Determinado el porcentaje de cobertura, se seleccionaron al azar 12 paisajes procurando que se encontraran separados entre sí por una distancia mínima de 2.5 km y que la proporción de cobertura forestal incrementara en cada paisaje seleccionado para conformar un gradiente de pérdida de cobertura forestal (Figura 2).

La configuración espacial de los remanentes de vegetación se caracterizó a nivel de clase mediante el programa FRAGSTATS v4 (McGarigal *et al.* 2002). Las métricas utilizadas para describir los patrones de configuración espacial se basaron en el área y borde así como en la agregación de los parches en el paisaje (Cuadro 2). Estas métricas se eligieron por ser los principales atributos afectados por el proceso de fragmentación y por sus posibles implicaciones biológicas en la comunidad de estudio (Andrén 1994; Fahrig 2003; Grossman *et al.* 2008).

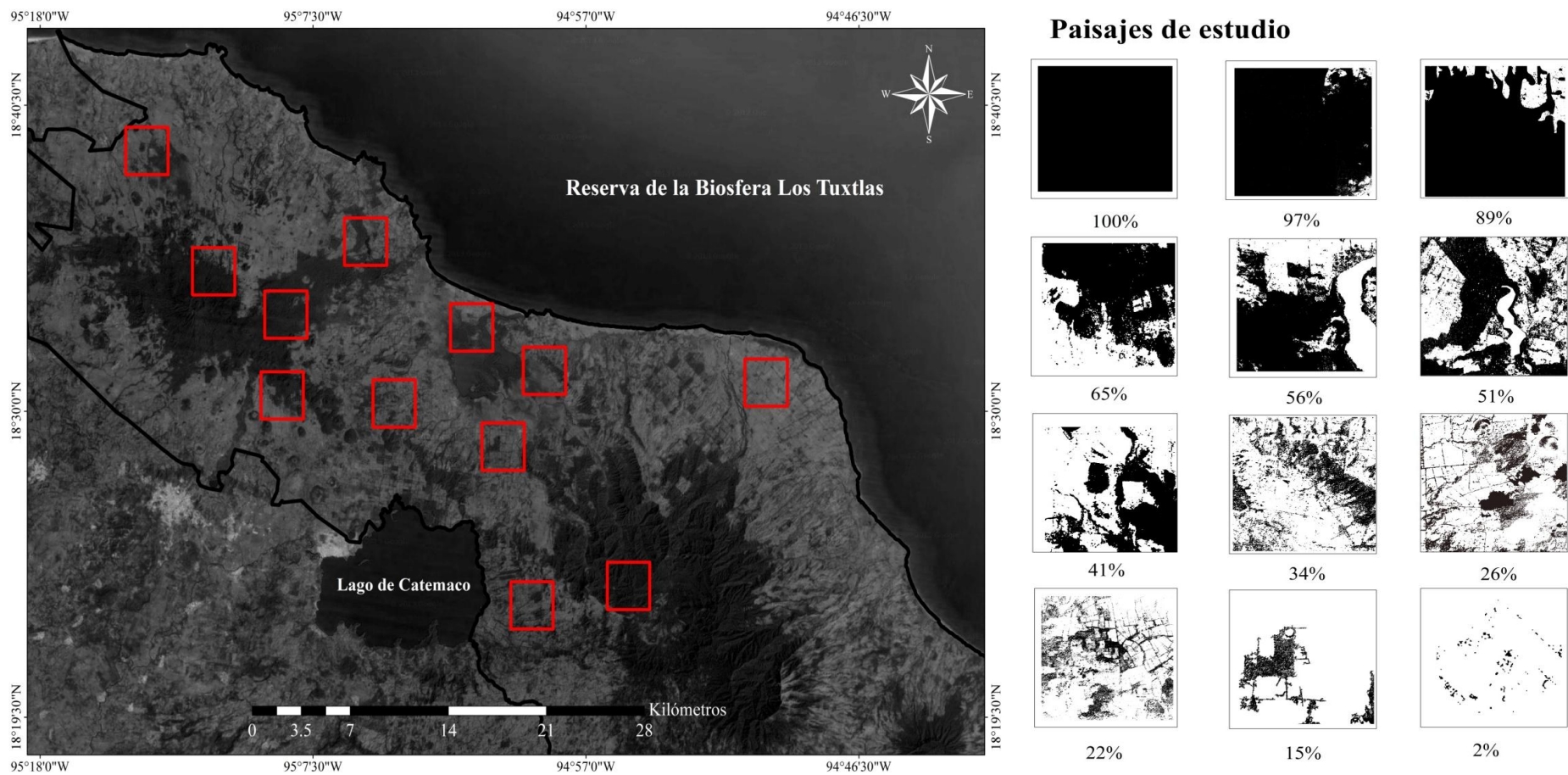


Figura 13. Configuración espacial de los remanentes de cobertura vegetal nativa en los paisajes de estudio seleccionados y su distribución geográfica dentro de la Reserva de la Biosfera Los Tuxtlas. La línea negra representa los límites de la reserva. Del lado derecho se muestra de forma detallada la configuración espacial del paisaje y el porcentaje de bosque húmedo tropical de cada uno (color negro). El conjunto de todos los paisajes conforman un gradiente de pérdida de bosque húmedo tropical.

Cuadro 9. Métricas utilizadas para caracterizar los patrones de configuración espacial en 12 paisajes con diferentes porcentajes de cobertura vegetal nativa en la Reserva de la Biósfera Los Tuxtlas. Métricas tomadas y adaptadas de McGarigal *et al.* (2002) con implicaciones biológicas según Grossman *et al.* (2008).

Métrica	Abreviación	Descripción	Implicaciones biológicas
Proporción de cobertura forestal	PC	Proporción de bosque húmedo tropical en el paisaje. El 100% de cobertura forestal corresponde a 625 ha.	Importante dada la dependencia de estas especies a bosques tropicales.
Número de parches	NP	Total de parches en el paisaje.	Es una medida indirecta de la intensidad de fragmentación del paisaje.
Tamaño promedio del parche	MPS	Área ocupada por todos los parches dividida entre el total de parches.	Importante porque su declinación está asociada a la presencia de pocos y pequeños parches en el paisaje.
Perímetro promedio de los parches	MPP	Promedio del perímetro de todos los parches, incluyendo los agujeros internos.	Es una medida indirecta de la densidad de borde, utilizada debido a que algunas especies podrían mostrar o no preferencia por usar sitios de borde.
Distancia euclidiana promedio al vecino más cercano	ENN	Distancia en línea recta más corta entre el parche focal y su vecino más cercano.	Medida de la conectividad de los parches en el paisaje con efectos potenciales en la dispersión, el tamaño del territorio o la energética del forrajeo.
Índice de contigüidad	CONTIG	Índice que evalúa la conexión espacial o contigüidad de las celdas dentro de un parche.	Es una medida indirecta del clareo de los parches, importante debido a que algunas especies podrían requerir de áreas extensas y continuas de bosque.
Índice de dimensión fractal	FRAC	Índice que evalúa la complejidad de forma de los parches sin estar influenciada por el perímetro de los parches.	Medida indirecta de la proporción de borde de los parches en función del tamaño, utilizada debido a que algunas especies podrían o no mostrar preferencia por usar áreas de borde.

5.3. Muestreo de aves

Las aves fueron muestreadas durante la temporada reproductiva (abril a junio 2014), cuando la actividad vocal es elevada (Enríquez y Rangel-Salazar 2001). A lo largo de este periodo de tiempo, se visitó cada paisaje de estudio una vez, evitando seguir un orden de cobertura forestal y con un intervalo de tiempo entre paisajes de dos días. Dentro cada paisaje, se establecieron al azar cinco puntos de conteo (12 paisajes, 60 puntos de conteo) distribuidos dentro y fuera de la cobertura forestal y con una distancia mínima entre puntos de 500 m en línea recta (Fuller y Mosher 1987). Todos los puntos de conteo fueron muestreados una vez y dependiendo de la accesibilidad del terreno la permanencia en cada paisaje fue de dos a tres días.

En cada punto de conteo, durante los primeros 20 min se determinó y contabilizó el número de individuos detectados a partir de sus vocalizaciones. Con el objetivo de evitar dobles conteos, se estimó la posición de todos los individuos detectados mediante el método de triangulación auditiva (Bell 1964). Este método consiste en determinar la ubicación relativa del individuo a través de dos posiciones conocidas. Para este caso, se tomo como referencia el punto de conteo y una posición relativa a una distancia mínima de 25 metros en línea recta. Desde ambas posiciones se registró el rumbo o dirección de origen de la vocalización mediante una brújula, la proyección en un mapa de ambas direcciones y su cruce resultó en la ubicación de cada individuo. Posteriormente, se emitió una secuencia de vocalizaciones (*playbacks*) de las 11 especies con distribución potencial en la región (Schaldach y Escalante-Pliego 1997). La secuencia de vocalizaciones fue emitida una vez en cada punto de conteo y solo se repitió en caso de no tener respuestas después de 30 min. La grabación tuvo una duración de 6 min y se encuentra conformada de dos a cinco llamados por especie en orden de tamaño corporal. Esto se realizó como medida precautoria para evitar conductas predatorias intra e interespecíficas, para lo cual, se recomienda iniciar por la especie más pequeña (Bosakowski 1987). La emisión se realizó mediante un reproductor SONY modelo NWZ-E453 y una bocina estándar (sin marca) con una respuesta de frecuencia de 20 a 20,000 Hz; modulando la intensidad de volumen manualmente. Posteriormente, se determinó y contabilizó el número de individuos detectados durante un periodo de 20 min. Además se registró la latencia a la primera respuesta y la duración total del periodo de respuesta para evaluar la defensa territorial.

En todos los paisajes, cada recorrido nocturno inició a partir del crepúsculo y tuvo una duración mínima de 6 hrs, con ello se buscó incrementar la probabilidad de registrar más especies e individuos (Lloyd 2003). Durante los recorridos se evitó muestrear en condiciones de viento

fuerte y lluvia intensa, interrumpiendo el muestreo y reanudando al mejorar las condiciones climáticas o al día siguiente. En cada punto de conteo, se registró la fase lunar (0 = sin luna, 0.25 = cuarto de luna, 0.50 = medialuna, 0.75 = tres cuartos de luna o 1.0 = luna llena), una estimación de la cobertura de nubes (0 = sin cobertura, 1 = parcial, 2= total y 3 = neblina) y la temperatura ambiental. Esto debido a que la probabilidad de detección y el comportamiento de algunas especies pueden verse afectados por estas variables (Gerhardt 1991; Enríquez y Rangel-Salazar 2001). Todas las vocalizaciones registradas durante los periodos de muestreo fueron grabadas para resolver posibles ambigüedades en la identificación, debido a que el repertorio vocal de estas aves es pobremente conocido (Lloyd 2003). Las grabaciones se realizaron con una grabadora digital TASCAM DR-40 y un micrófono Shotgun Sennheiser MKE 600 con una respuesta de frecuencia de 40 a 20,000 Hz. Los archivos de audio se guardaron en formato wave (.wav) de 32 bits con una tasa de muestreo de 44.1 Hz. Las ambigüedades en la identificación en campo fueron resueltas comparando las características acústicas (frecuencia sonora, calidad tonal, número de sílabas, ritmo y duración; Payne 1986) de las vocalizaciones grabadas en la base de datos Macaulay Library del Laboratorio de Ornitología de la Universidad de Cornell (<http://macaulaylibrary.org/>).

5.4. Análisis de datos

Se determinó la riqueza específica y la abundancia relativa (individuos detectados por paisaje de estudio) de cada especie registrada por método de muestreo para cada paisaje de estudio. Debido a la baja abundancia registrada, para evaluar el efecto de los atributos del paisaje y de la variabilidad ambiental se agrupó a las especies de acuerdo a su uso de hábitat: (1) especies de interior, (2) especies de interior y borde de bosque, y (3) especies de borde y áreas abiertas. El primer grupo incluye a las especialistas de interior que están asociadas al centro de los parches, el segundo a las especies generalistas que pueden estar presentes tanto al interior como en la periferia o borde de los parches y el tercero a las especies que se encuentran en el borde de los parches pero también hacen uso de áreas abiertas (Bender *et al.* 1998). Se utilizó el método no paramétrico de Spearman para determinar si la proporción de cobertura forestal se correlacionaba con la riqueza y abundancia relativa de cada grupo de especies. De igual forma, se evaluó la influencia de las variables ambientales (nubosidad, fase lunar y temperatura ambiental) con el propósito de determinar su correlación con la detección de especies. Se realizó un análisis de agrupamiento de los 12 paisajes de estudio con base en la riqueza de especies y su abundancia

relativa. De esta forma los grupos definidos por el análisis de agrupamiento representan las similitudes de los paisajes de acuerdo a la riqueza y abundancia de especies en cada uno de ellos. La proporción de cobertura vegetal fue utilizada como la variable ilustrativa. El agrupamiento se realizó en base a las distancias euclidianas mediante el paquete “cluster” del programa R project (Team 2010).

La identificación de los atributos del paisaje que explican el uso de hábitat de las especies de rapaces nocturnas, se realizó mediante un Análisis de Correspondencias Canónicas (CCA). Esta técnica es un análisis directo de gradiente, es decir, que permite estudiar la variación en la composición de la comunidad que puede ser explicada por un grupo de variables ambientales (ter Braak y Prentice 1988). Asume que las especies tienen respuestas unimodales con respecto a la combinación lineal de las variables que caracterizan el gradiente, y por tanto, las especies son representadas por puntos cuya posición es consistente con su historia de vida y las variables ambientales por flechas que indican su dirección y tasa de cambio a lo largo del gradiente (ter Braak 1986). Para este análisis se integraron todos los atributos del paisaje así como las variables ambientales para caracterizar el gradiente y evaluar la respuesta de cada especie. Este análisis se realizó empleando el paquete “vegan” del programa R project (Team 2010). Por otro lado, para identificar los atributos del paisaje con efectos significativos en la abundancia relativa de cada grupo de especies, se realizaron Modelos Lineales Generalizados (GLMs) con error tipo Poisson y función de enlace logístico (log). Se corroboró que las variables utilizadas no se encontraran correlacionadas entre sí a través del método no paramétrico de Spearman y se descartaron del análisis las variables correlacionadas y con valores de inflación de la varianza $VIF > 10$ (*e. g.*, perímetro promedio de los parches y el índice de contigüidad). Estos análisis fueron separados por método de muestreo (*i. e.*, detección por vocalizaciones espontáneas y por provocación auditiva) y se ejecutaron utilizando el paquete “stats” del programa R project (Team 2010). Para cada modelo, se incluyó la proporción de cobertura forestal como principal variable explicativa y tres atributos del paisaje elegidos de acuerdo al grupo de especies evaluado: interior de bosque (el número de parches, el tamaño promedio y el perímetro promedio de los parches), interior y borde de bosque (el tamaño promedio de los parches, el índice de dimensión fractal y la distancia promedio entre parches) así como borde de bosque y áreas abiertas (índice de dimensión fractal, el índice de contigüidad y la distancia promedio entre parches).

Para evaluar la respuesta territorial solo se consideró la latencia y la duración del periodo de respuesta de la especie más común y presente a lo largo de todo el gradiente. Para ello, se determinó la latencia a la primera respuesta y la duración total del periodo de respuesta para cada

punto de conteo, promediándolo para cada paisaje de estudio. Con estos datos, se evaluó si la proporción de cobertura forestal se encontraba correlacionada con la velocidad y duración de la respuesta territorial mediante correlaciones no paramétricas de Spearman, realizadas mediante el paquete “pspearman” a través del programa R project (Team 2010). Sin embargo, para determinar el efecto de los atributos del paisaje se realizaron Modelos Lineales Generalizados (GLMs) tomando como variables de respuesta la latencia y duración promedio del periodo de respuesta y como variables explicativas la proporción de cobertura forestal, el número de parches, el tamaño promedio de los parches, el índice de dimensión fractal y la distancia euclidiana promedio al vecino más cercano. Para realizar este análisis se utilizó el paquete “stats” del programa R Project (Team 2010).

El análisis de especies indicadoras se realizó mediante el método de valor indicador o IndVal (Dufrêne y Legendre 1997). Este método se basa en la especificidad y la fidelidad de cada especie presente en los sitios de estudio. La especificidad es calculada como el número promedio de individuos de cada especie en los sitios de estudio y la fidelidad como el número de sitios donde cada especie está presente. Para este análisis se determinaron tres niveles de pérdida de cobertura forestal (Bajo: 0 – 35%; Medio: 49 - 66%, Alto: 74 - 98%) con base en los umbrales críticos de fragmentación (Andrén 1994). Generalmente, para que una especie sea considerada como indicadora, esta debería presentar un valor de indicador igual a 100 (Dufrêne y Legendre 1997). Sin embargo, dada la baja abundancia de estas especies en los sistemas naturales se consideró como especie indicadora a aquellas que presentaron un valor indicador mayor a 80 (Agoglitta *et al.* 2012). El análisis se realizó con el paquete “labdsv” del programa R project (Team 2010).

6. RESULTADOS

En los 60 puntos de conteo distribuidos en 12 paisajes que conformaron un gradiente de pérdida de cobertura forestal, se registraron sólo seis especies de rapaces nocturnas de las 10 especies residentes reportadas para la región por Schaldach y Escalante-Pliego (1997). Las especies registradas comprenden a la única especie de la familia Tytonidae (*Tyto alba*) y cinco especies de la familia Strigidae (*Megascops guatemalae*, *Bubo virginianus*, *Glaucidium brasilianum*, *Ciccaba virgata* y *C. nigrolineata*). La especie más común a lo largo de todo el gradiente fue *C. virgata*, presente en una gran variedad de ambientes y cuya abundancia en relación con las demás especies fue notoriamente más alta. Por otro lado, las especies más raras fueron *B. virginianus* y *M. guatemalae*; mientras que cuatro especies con distribución potencial en el área no fueron registradas (*Pulsatrix perspicillata*, *Lophotrix cristata*, *Pseudoscops clamator* y *Glaucidium griceiceps*) incluyendo a *Athene cunicularia*, que como se esperaba, podría estar presente solo durante otoño e invierno.

La composición de los ensamblajes fue variable a lo largo del gradiente. El ensamblaje más grande, que estuvo integrado por *T. alba*, *G. brasilianum*, *C. virgata* y *C. nigrolineata*; fue registrado en el paisaje de 41% de cobertura. La especie más común, *C. virgata*, fue registrada tanto en el interior como en el borde de bosque a lo largo de todo el gradiente (2 – 100% de cobertura). La abundancia de esta especie, fue la única que estuvo correlacionada con la cantidad de cobertura forestal en el paisaje ($r = 0.65$, $gl = 10$, $P < 0.05$; Cuadro 3). Por otro lado, *M. guatemalae*, *C. nigrolineata* y *B. virginianus* fueron registradas exclusivamente en el interior de bosque (Figura 3 y 4). De estas especies, *B. virginianus* y *M. guatemalae* fueron registrados en paisajes con una alta proporción de cobertura forestal (89% y 100% de cobertura, respectivamente) mientras que *C. nigrolineata* solo fue registrada en paisajes con una cobertura intermedia (41 – 51%). Por otro lado, *T. alba* y *G. brasilianum* fueron reportadas en el borde de bosque en paisajes dominados principalmente por áreas abiertas (2 – 41% y 16 – 56% de cobertura, respectivamente).

Cuadro 10. Coeficientes de correlación entre la proporción de cobertura forestal y la abundancia de especies de rapaces nocturnas registradas por vocalizaciones espontáneas y por respuestas a provocación auditiva en la Reserva de la Biosfera Los Tuxtlas. Especies de interior de bosque: *Megascops guatemalae*, *Bubo virginianus* y *Ciccaba nigrolineata*. Interior y borde de bosque: *Ciccaba virgata*. Borde y áreas abiertas: *Tyto alba* y *Glaucidium brasilianum*.

	Vocalizaciones espontáneas	Provocación auditiva
Interior de bosque	0.39	0.53
Interior y borde de bosque	0.65*	0.27
Borde y áreas abiertas	-0.52	-0.17

*P < 0.05

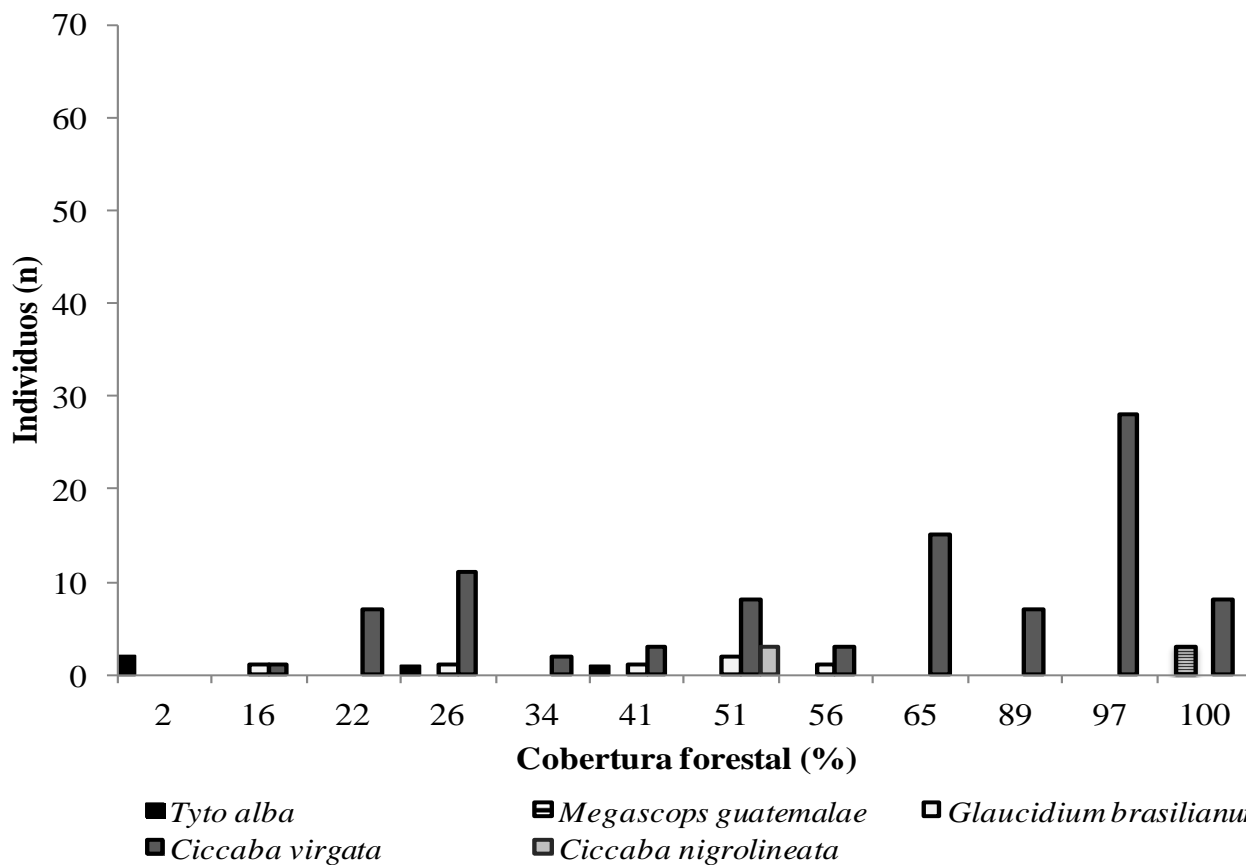


Figura 14. Riqueza y abundancia de rapaces nocturnas registradas mediante vocalizaciones espontáneas en 12 paisajes que conforman un gradiente de cobertura forestal en la Reserva de la Biosfera Los Tuxtlas.

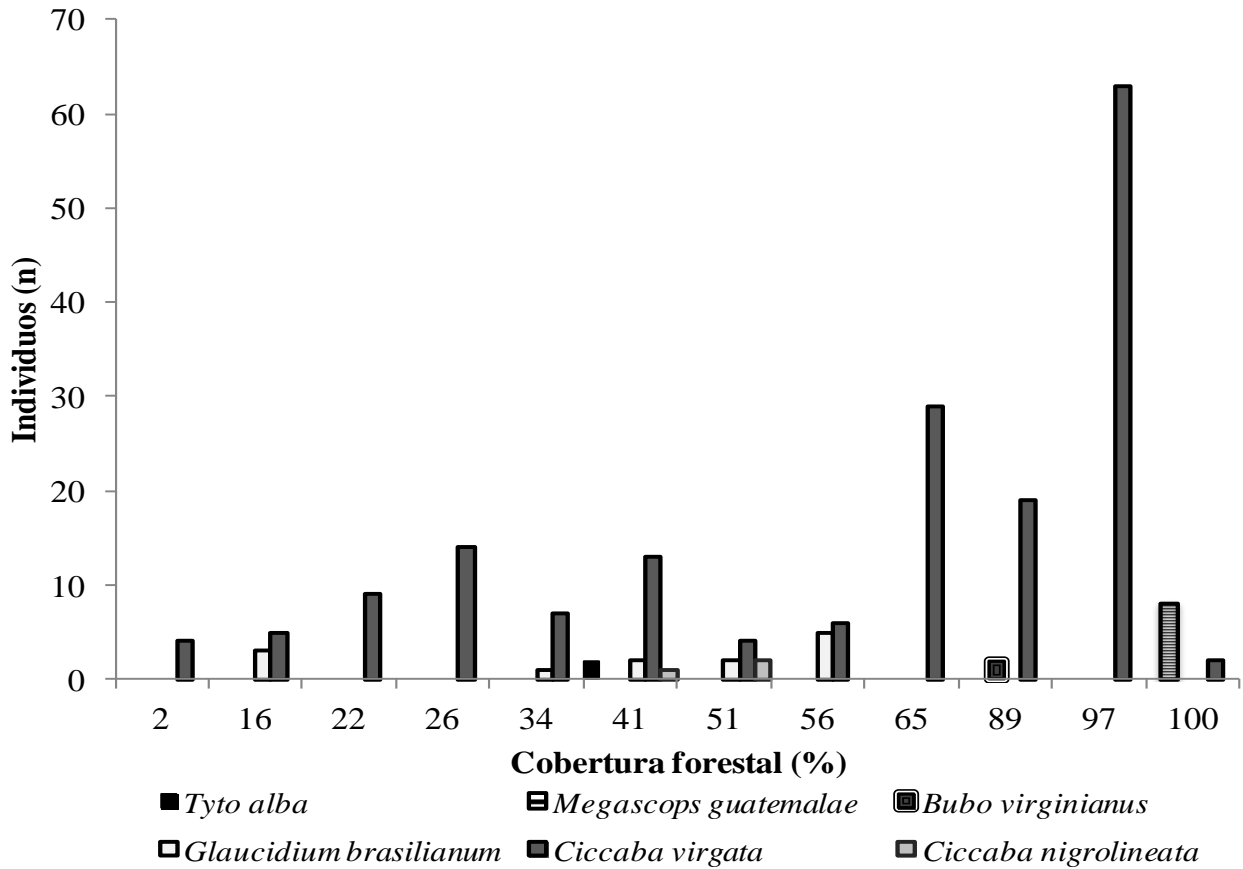


Figura 15. Riqueza y abundancia de rapaces nocturnas registradas mediante el uso de vocalizaciones pregrabadas en 12 paisajes que conforman un gradiente de cobertura forestal en la Reserva de la Biosfera Los Tuxtlas.

Las variables ambientales estuvieron asociadas negativamente con la detección de especies. Las especies de interior y borde (*C. virgata*) así como las de áreas abiertas (*T. alba* y *G. brasilianum*) tuvieron una correlación negativa con la fase lunar, la nubosidad y la temperatura ambiental (Cuadro 4). Por el contrario, las especies de interior de bosque (*M. guatemalae*, *B. virginianus* y *C. nigrolineata*) no presentaron correlación con alguna variable ambiental.

Cuadro 11. Coeficientes de correlación entre las variables ambientales con la abundancia de rapaces nocturnas registradas en la Reserva de la Biosfera Los Tuxtlas. Especies de interior de bosque: *Megascops guatemalae*, *Bubo virginianus* y *Ciccaba nigrolineata*. Interior y borde de bosque: *Ciccaba virgata*. Borde y áreas abiertas: *Tyto alba* y *Glaucidium brasilianum*. Los datos se muestran separados por método de muestreo para (a) vocalizaciones espontáneas y (b) respuestas a provocación auditiva.

	Detección	Fase lunar	Nubosidad	Temperatura
Interior de bosque	a	-0.23	0.44	0.06
	b	0.07	0.03	-0.01
Interior y borde de bosque	a	-0.62*	-0.41	-0.66*
	b	-0.18	-0.81**	-0.47
Borde y áreas abiertas	a	0.47	0.04	0.42
	b	0.32	0.19	0.58*

**P < 0.01

*P < 0.05

6.1. Riqueza y equitatividad de la comunidad

En general, la proporción de cobertura forestal no tuvo correlación con la riqueza específica registrada a lo largo del gradiente ($r = -0.19$, $gl = 10$, $P = 0.53$; Figura 5). Sin embargo, la abundancia de rapaces nocturnas registrada a través de vocalizaciones espontáneas ($r = 0.61$, $gl = 10$, $P < 0.05$) y por respuesta a vocalizaciones pregrabadas ($r = 0.68$, $gl = 10$, $P < 0.05$) mostró una correlación positiva con el incremento en la proporción de cobertura forestal en el paisaje (Figura 6).

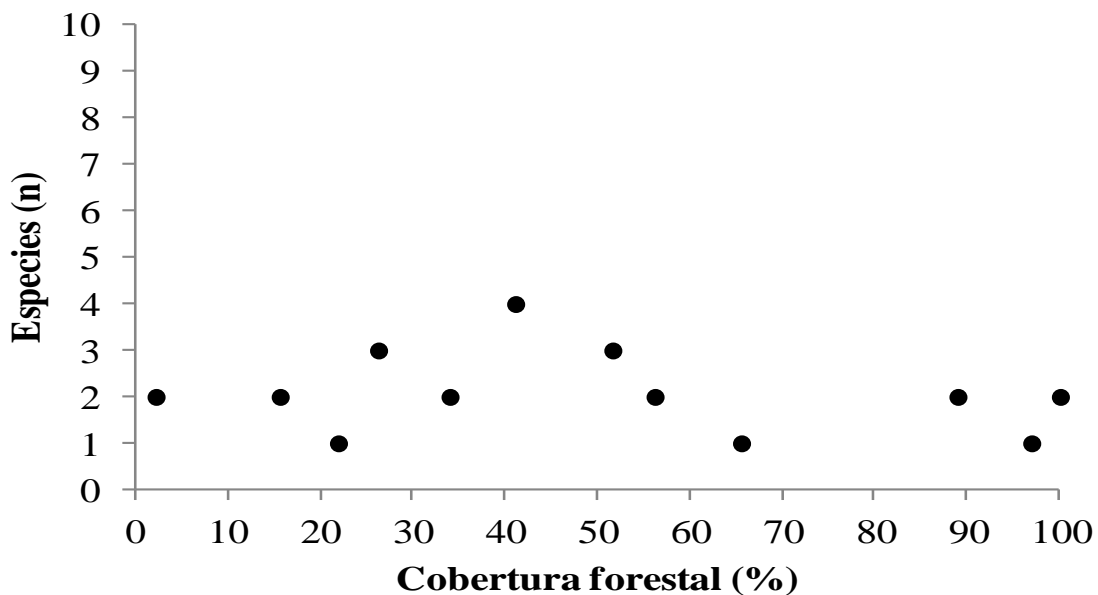


Figura 16. Riqueza de rapaces nocturnas registradas en 12 paisajes de estudio con diferentes porcentajes de cobertura forestal en la Reserva de la Biosfera Los Tuxtlas. Cada punto representa el número total de especies registradas por paisaje.

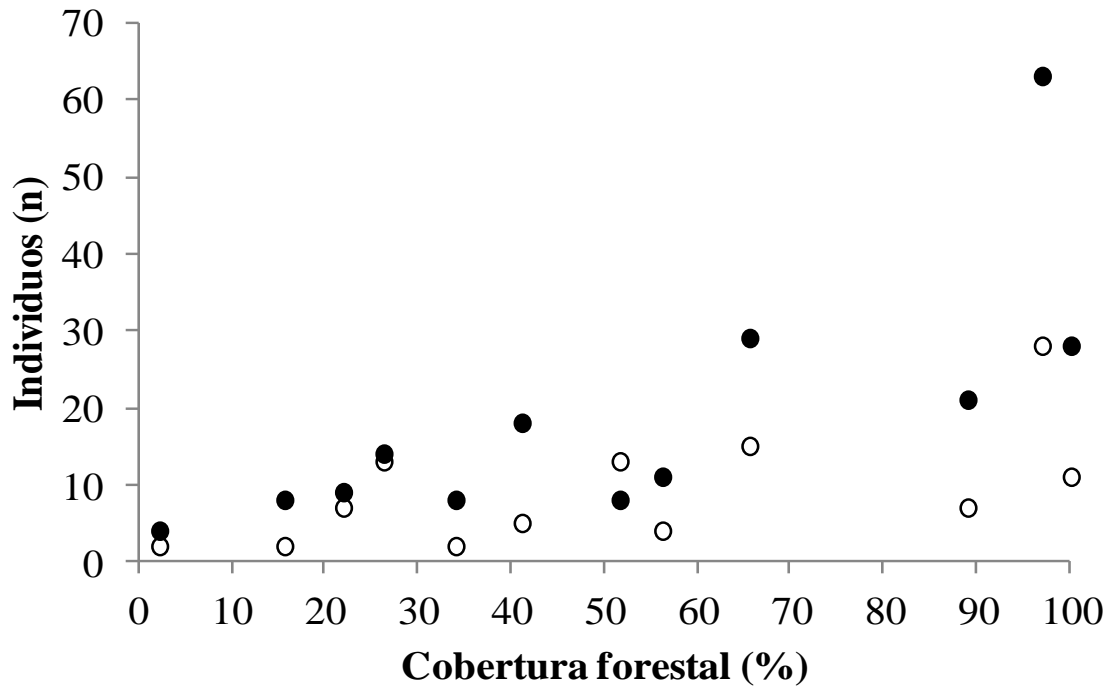


Figura 17. Número de individuos detectados mediante vocalizaciones espontáneas y de respuesta en 12 paisajes que conforman un gradiente de cobertura forestal en la Reserva de la Biosfera Los Tuxtlas. Cada punto representa el número de individuos registrados de todas las especies por paisaje de estudio mediante vocalizaciones espontáneas (●) y de respuesta a vocalizaciones pregrabadas (○).

Con base en la presencia y abundancia de especies a lo largo del gradiente, el análisis de agrupamiento separó los 12 paisajes de estudio en dos grandes grupos y cuatro subgrupos, con un coeficiente de correlación de 0.79 (Figura 7). El primer grupo incluye los paisajes que van desde el 2-41% en los que se observa un decremento en la riqueza y abundancia de rapaces nocturnas, mientras que el segundo grupo se encuentra conformado por los paisajes que abarcan del 51-100% de cobertura forestal. Los paisajes con mayor grado de disimilitud tuvieron una cobertura forestal de 65 y 97%; aunado a esto, el paisaje con 97% de cobertura forestal fue el más diferente de todo el gradiente.

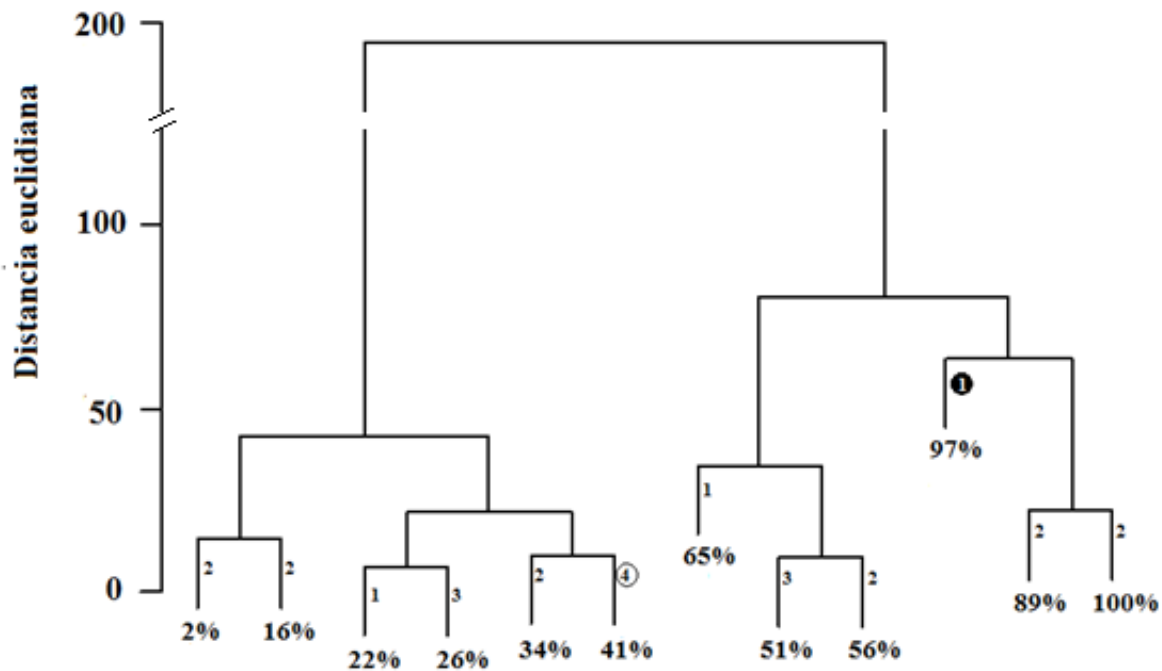


Figura 18. Análisis de agrupamiento de 12 paisajes con diferentes proporciones de cobertura forestal de acuerdo a la riqueza de especies y su abundancia relativa en la Reserva de la Biosfera Los Tuxtlas. Para cada paisaje se indica el número de especies registradas (números pequeños); resaltando los paisajes con el ensamble más diverso (○) y con mayor abundancia (●).

6.2. Configuración espacial de los remanentes de vegetación y uso de hábitat

El Análisis de Correspondencias Canónicas (CCA) detectó una relación media entre la distribución individual de las especies y las variables utilizadas para caracterizar el gradiente (ejes de ordenación). Para las especies detectadas mediante vocalizaciones espontáneas, el primero y segundo ejes de ordenación explicaron el 49.1% y 24.8% de la varianza en los datos de las especies, con eigenvalores canónicos de 0.52 y 0.25. Para las especies detectadas mediante el uso de vocalizaciones pregrabadas (*playbacks*), los ejes principales explicaron el 64.1 y 16.5%, con eigenvalores canónicos de 0.75 y 0.19. Los resultados de este análisis se muestran separados por método de muestreo y para ambos, los diagramas de ordenación de este análisis se muestran en la misma escala y fueron editados para hacer más clara su interpretación (Figura 8 y 9).

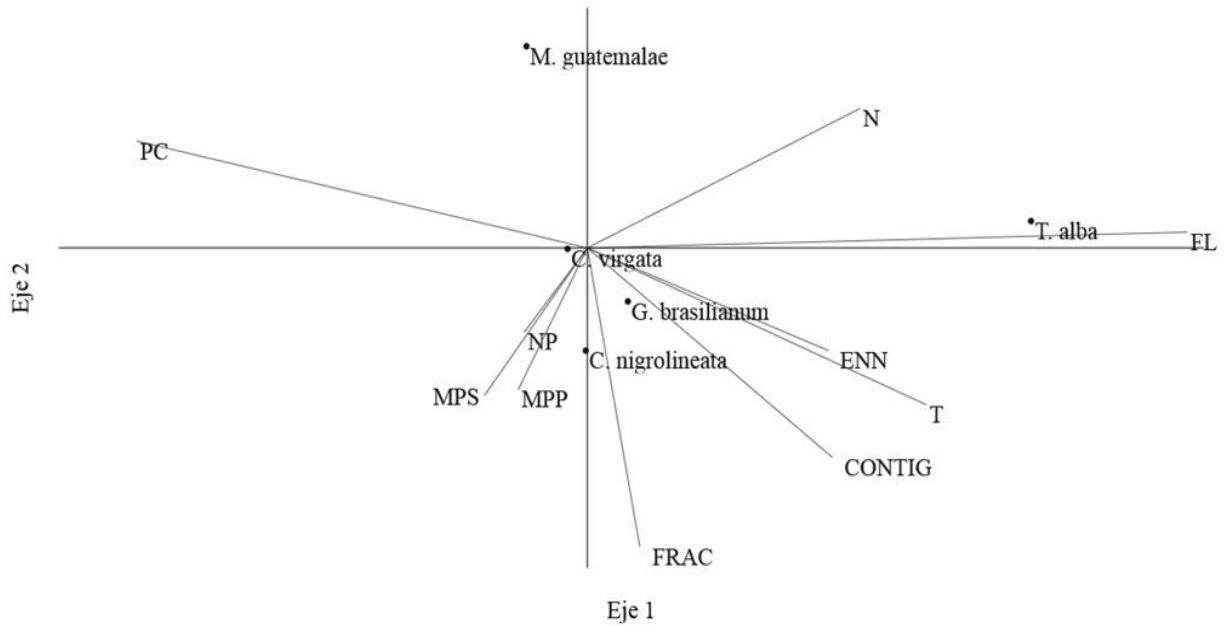


Figura 19. Especies de rapaces nocturnas detectadas por vocalizaciones espontáneas a lo largo de un gradiente de pérdida de cobertura forestal. Diagrama de ordenación del Análisis de Correspondencias Canónicas (CCA) con: PC = porcentaje de cobertura forestal, NP = número de parches, MPS = tamaño promedio de los parches, MPP = perímetro promedio de los parches, ENN = distancia euclidiana promedio al vecino más cercano, CONTIG = índice de contigüidad, FRAC = índice de dimensión fractal, FL = fase lunar, T = temperatura, N = nubosidad.

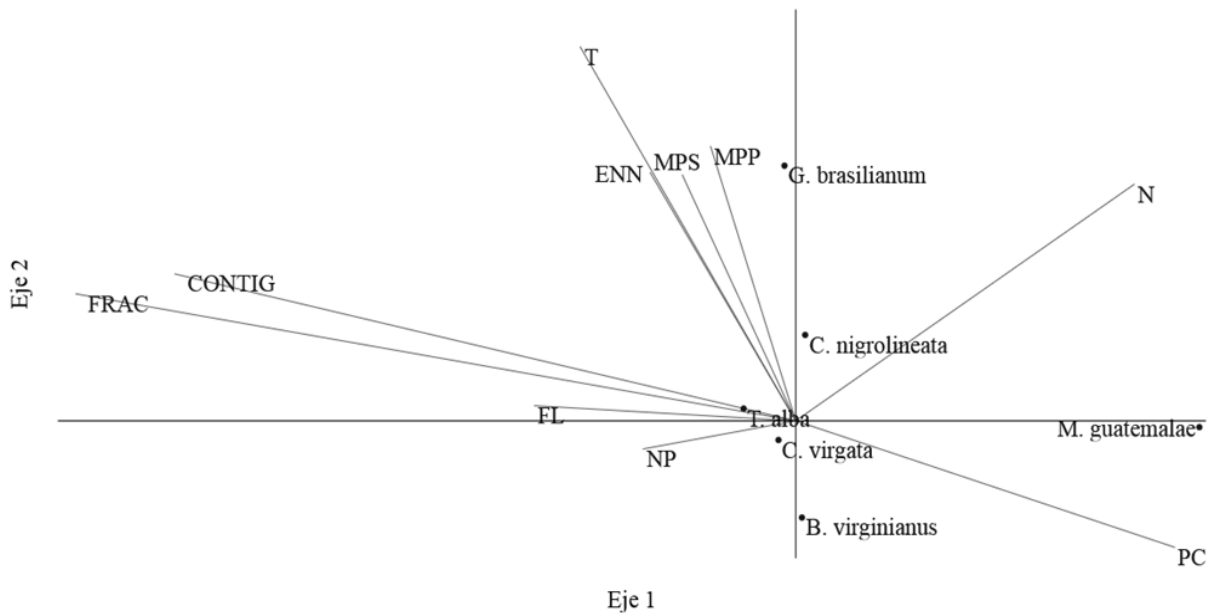


Figura 20. Especies de rapaces nocturnas (Strigiformes) detectadas a través del uso de vocalizaciones pregrabadas a lo largo de un gradiente de pérdida de cobertura forestal. Diagrama de ordenación del Análisis de Correspondencias Canónicas (CCA) con: PC = porcentaje de cobertura forestal, NP = número de parches, MPS = tamaño promedio de los parches, MPP = perímetro promedio de los parches, ENN = distancia euclidiana promedio al vecino más cercano, CONTIG = índice de contigüidad, FRAC = índice de dimensión fractal, FL = fase lunar, T = temperatura, N = nubosidad.

La evaluación del efecto de las características y la configuración espacial de los remanentes de vegetación en el paisaje, realizada a través de Modelos Lineales Generalizados (GLMs) mostró que el decremento en el tamaño promedio de los parches tuvo un efecto negativo ($F = -3.61$, $gl = 11$; $P < 0.05$) en la abundancia de las especies de interior de bosque (*M. guatemalae*, *B. virginianus* y *C. nigrolineata*; Cuadro 5). Por otro lado, el incremento en la proporción de cobertura forestal ($F = 0.02$, $gl = 11$; $P < 0.001$ y $F = 0.003$, $gl = 11$, $P < 0.001$ por provocación auditiva) y en la cantidad de borde ($F = 0.82$, $gl = 11$; $P < 0.05$ y $F = 0.50$, $gl = 11$, $P < 0.05$ por provocación auditiva) tuvieron un efecto positivo en la abundancia de *C. virgata*, registrada tanto al interior como en el borde de bosque. Sin embargo, el aumento en la distancia promedio entre parches tuvo un efecto negativo ($F = -0.02$, $gl = 11$, $P < 0.05$) en la abundancia de esta especie. Finalmente, el incremento en proporción de cobertura forestal tuvo un efecto negativo ($F = -0.05$, $gl = 11$, $P < 0.05$) en la abundancia de las especies de borde de bosque y áreas abiertas (*T. alba* y *G. brasilianum*).

Cuadro 12. Resumen de los Modelos Lineales Generalizados (GLMs) para evaluar el efecto de las características y la configuración espacial de los remanentes de bosque húmedo tropical en la abundancia relativa de especies de interior de bosque (*Megascops guatemalae*, *Bubo virginianus* y *Ciccaba nigrolineata*), interior y borde de bosque (*Ciccaba virgata*) así como de las especies de borde y áreas abiertas (*Tyto alba* y *Glaucidium brasilianum*). Los resultados se muestran separados por método de muestreo (detección por vocalizaciones espontáneas y provocación auditiva). PC = porcentaje de cobertura forestal, NP = número de parches, MPS = tamaño promedio de los parches, MPP = perímetro promedio de los parches, FRAC = índice de dimensión fractal, CONTIG = índice de contigüidad, ENN = distancia euclidiana promedio al vecino más cercano.

	Vocalizaciones espontáneas					Provocación auditiva				
	Estimador	Error estándar	X^2	gl	P	Estimador	Error estándar	X^2	gl	P
<i>Interior de bosque</i>										
PC	0.0363	0.027	1.83	11	0.176	0.0102	0.029	0.13	11	0.724
NP	0.0002	0.0004	0.23	11	0.633	-0.0002	0.0003	0.47	11	0.493
MPS	-3.6064	2.806	4.12	11	< 0.05	-0.4412	1.0339	0.18	11	0.667
MPP	0.0015	0.0013	0.19	11	0.665	-0.01	0.0109	0.98	11	0.322
<i>Interior y borde de bosque</i>										
PC	0.0199	0.004	24.5	11	< 0.001	0.0256	0.003	80.6	11	< 0.001
MPS	0.0698	0.0512	1.8	11	0.18	-0.0448	0.0402	1.26	11	0.262
FRAC	0.8181	0.3355	6.95	11	< 0.01	2.4853	0.5027	56.7	11	< 0.001
ENN	-0.0217	0.0084	6.65	11	< 0.05	0.0023	0.0063	0.13	11	0.719
<i>Borde y áreas abiertas</i>										
PC	-0.0519	0.0282	5.25	11	< 0.05	0.001	0.014	0.01	11	0.943
FRAC	1.3605	1.9709	0.5	11	0.478	0.7736	1.4803	0.29	11	0.593
CONTIG	-5.1393	4.2712	1.82	11	0.177	0.5993	2.1766	0.07	11	0.785
ENN	-0.0027	0.0077	0.13	11	0.723	0.0035	0.0061	0.33	11	0.568

6.3. Respuesta territorial

El análisis de la respuesta territorial de *C. virgata* a intrusiones simuladas (*playbacks*) mostró que la correlación entre la proporción de cobertura forestal en el paisaje con la latencia promedio a la primera respuesta no fue estadísticamente significativa pero se acercó a la significancia ($r = -0.56$, $gl = 10$, $P = 0.06$; Figura 10). Por otro lado, la duración del periodo de respuesta sí mostró una correlación positiva y estadísticamente significativa con el incremento en la proporción de cobertura forestal ($r = 0.75$, $gl = 10$, $P < 0.01$; Figura 11). Los resultados de los Modelos Lineales Generalizados (GLMs) mostraron que ninguno de los atributos del paisaje tuvo un efecto significativo en la latencia a la primera respuesta. Sin embargo, la proporción de cobertura forestal en el paisaje sí mostró un efecto positivo ($F = 0.02$, $gl = 11$, $P = < 0.001$) y estadísticamente significativo en la duración del periodo de respuesta, es decir, en el tiempo que dura la defensa territorial (Cuadro 6).

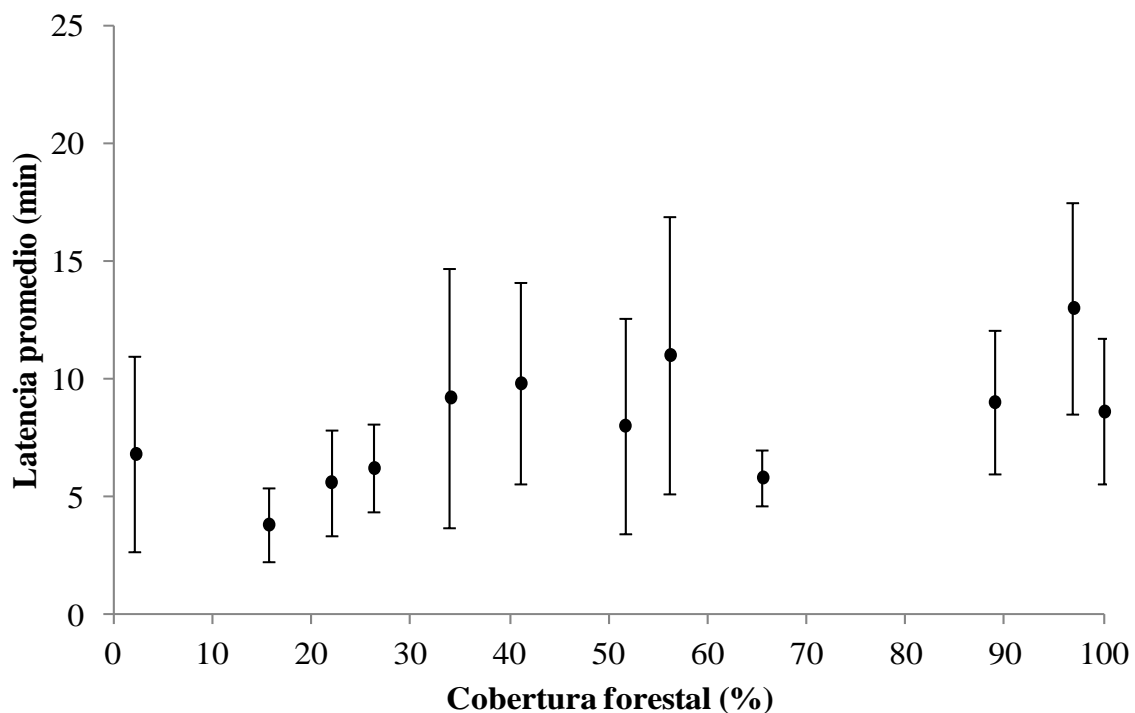


Figura 21. Latencia promedio de la primera respuesta de *Ciccaba virgata* a la emisión de vocalizaciones pregrabadas (*playbacks*) en paisajes con diferentes porcentajes de cobertura forestal en la Reserva de la Biosfera Los Tuxtlas. Cada punto representa el valor promedio y las barras el error estándar.

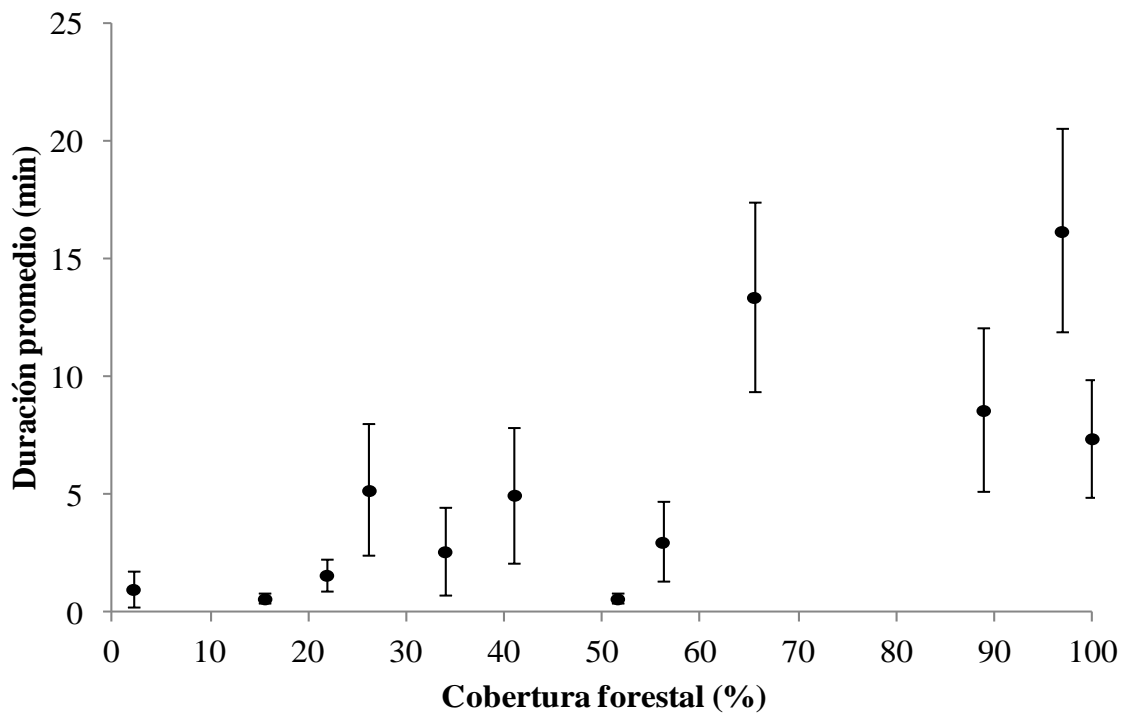


Figura 22. Duración promedio del periodo de respuesta de *Ciccaba virgata* a la emisión de vocalizaciones pregrabadas (*playbacks*) en paisajes con diferentes porcentajes de cobertura forestal en la Reserva de la Biosfera Los Tuxtlas. Cada punto representa el valor promedio y las barras el error estándar.

Cuadro 13. Resumen de los Modelos Lineales Generalizados (GLMs) para evaluar el efecto de la configuración espacial de los remanentes de bosque húmedo tropical en latencia promedio de la primera respuesta y la duración promedio del periodo de respuesta de *Ciccaba virgata*, usando error tipo Poisson y función de enlace logística. PC = porcentaje de cobertura forestal, NP = número de parches, MPS = tamaño promedio de los parches, FRAC = índice de dimensión fractal, ENN = distancia euclidiana promedio al vecino más cercano.

	Estimador	Error estándar	X^2	<i>gl</i>	P
<i>Latencia promedio a la primera respuesta</i>					
PC	0.00546	0.00470	1.37	11	0.24
NP	-0.00003	0.00008	0.17	11	0.68
MPS	-0.04752	0.03916	1.50	11	0.22
FRAC	0.31330	0.36100	0.79	11	0.37
ENN	0.00146	0.00655	0.05	11	0.82
<i>Duración promedio del periodo de respuesta</i>					
PC	0.02598	0.00655	19.28	11	< 0.001
NP	0.00004	0.00012	0.09	11	0.76
MPS	-0.04618	0.07238	0.41	11	0.52
FRAC	0.60500	0.36370	3.05	11	0.08
ENN	0.00406	0.01226	0.11	11	0.74

6.4. Especies indicadoras

El análisis de especies indicadoras realizado a través de método de valor indicador (IndVal) propuesto por Dufrêne y Legendre (1997) mostró que ninguna especie es indicadora de algún nivel de pérdida de cobertura forestal (Cuadro 7). De las especies que conforman la comunidad solo dos (*G. brasilianum* y *C. virgata*) presentaron valores estadísticamente significativos. Sin embargo, todas las especies presentaron un valor de indicador bajo (< 80); a pesar de que algunas son exclusivas de paisajes con baja pérdida de cobertura forestal (*B. virginianus* y *M. guatemalae*) o con niveles intermedios de cobertura (*C. nigrolineata*).

Cuadro 14. Valor indicador (IndVal; Dufrêne y Legendre 1997) de las especies de rapaces nocturnas registradas en la Reserva de la Biosfera de Los Tuxtlas en tres niveles de perturbación de bosque.

Especie	Pérdida de cobertura forestal		
	Baja 0 – 35%	Media 49 - 66%	Alta 74 - 98%
<i>Tyto alba</i>	0	7	55
<i>Megascops guatemalae</i>	25	0	0
<i>Bubo virginianus</i>	25	0	0
<i>Glaucidium brasilianum</i>	0	74*	13
<i>Ciccaba virgata</i>	67*	16	12
<i>Ciccaba nigrolineata</i>	0	50	0

*P < 0.05

7. DISCUSIÓN

La pérdida y fragmentación de la cobertura forestal ha afectado negativamente a la comunidad de rapaces nocturnas presente en Los Tuxtlas. Los principales resultados de este estudio indican que: (1) la comunidad actual se encuentra conformada por sólo seis especies residentes, (2) cuatro especies (*Lophostrix cristata*, *Pulsatrix perspicillata*, *Glaucidium griceiceps* y *Pseudoscops clamator*) podrían estar localmente extintas o ser muy raras y (3) la especie más común, *C. virgata*, se caracteriza por sus hábitos generalistas y su abundancia en comparación con las demás especies es notoriamente alta.

Diversos factores podrían estar influyendo en la detectabilidad de las especies de este gremio de aves a lo largo del gradiente. Entre los principales destaca la supresión vocal por la presencia de especies de mayor talla (Crozier *et al.* 2006); así como la influencia de variables ambientales como la cobertura de nubes e incluso la fase lunar (Gerhardt 1991; Enríquez y Rangel-Salazar 2001). Sin embargo, la supresión vocal no siempre ocurre. Ensayos realizados a través de vocalizaciones pregrabadas sugieren que la actividad vocal de los búhos más grandes no necesariamente inhibe las vocalizaciones de otras especies de menor talla (Borges *et al.* 2004). En este estudio, especies de talla pequeña como *G. brasilianum* y *M. guatemalae* vocalizaron ante la presencia de especies de mayor talla como *T. alba*, *C. nigrolineata* y *C. virgata*. Por otro lado, múltiples estudios apoyan el uso de vocalizaciones pregrabadas (*playbacks*) como un método particularmente adecuado para la realización de censos de rapaces nocturnas en grandes áreas (Lloyd 2003). Este método de búsqueda selectiva permite incrementar la probabilidad de detección y obtener buenos resultados durante la temporada reproductiva y bajo una gran variedad de condiciones ambientales (Gerhardt 1991; Zuberogoitia y Campos 1998). Debido a ello, se considera que la ausencia de estas especies podría deberse principalmente a la pérdida y fragmentación de hábitat debido a sus requerimientos de áreas extensas y continuas de bosque así como a las interacciones ecológicas intra e inter específicas (Bender *et al.* 1998; Grossman *et al.* 2008).

7.1. Efectos en la riqueza y equitatividad de la comunidad

En este estudio la riqueza de especies no presentó una correlación significativa con la cantidad de cobertura forestal en el paisaje. La frecuencia de ensambles de solo dos especies, refleja una

condición depauperada de la comunidad. Esto debido a que la mayoría de los ensambles de rapaces nocturnas se conforman generalmente por tres o cuatro especies, mientras que en los bosques tropicales, caracterizados por su alta diversidad biológica, presentan ensambles compuestos por cinco o seis especies (Gutiérrez *et al.* 2007). En general, la riqueza de especies fue mayor en paisajes heterogéneos o con niveles medios de cobertura. No obstante, disminuyó en paisajes fragmentados o incluso con gran cantidad de cobertura debido a los efectos ecológicos en cascada que resultan del proceso de fragmentación (*e. g.*, pérdida de especies de interior, cambios en la estructura de las comunidades y en el uso de hábitat). Este patrón es similar al reportado por otros autores en regiones Neotropicales (Jullien y Thiollay 1996).

Desde una perspectiva general, la variación en la riqueza de específica a lo largo del gradiente coincide con los umbrales críticos de fragmentación propuestos por Andrén (1994) y que derivan de la teoría de la percolación (Stauffer 1985). Los resultados del análisis de agrupamiento muestran que los paisajes que conforman el gradiente se pueden separar en dos grupos (2 - 41% y 51-100%). Esta diferenciación podría deberse a los rápidos cambios en el paisaje que ocurren cuando la proporción de hábitat es menor al 60% y que se deben al decremento en el tamaño promedio y al aumento en el número de parches. Cabe mencionar que, por debajo de este umbral, la riqueza de especies se incrementó en paisajes con niveles medios de cobertura (41 - 56%), pero disminuyó en paisajes con baja proporción de cobertura forestal (2 - 34%) en los que los cambios en el paisaje se ven expresados a través de la pérdida de conectividad (Bender *et al.* 1998; Fahring 2003). Por otro lado, el decremento en la diversidad de rapaces nocturnas en paisajes con alta cobertura forestal (89 - 100%) puede deberse a la ausencia de tres especies (*L. cristata*, *P. perspicillata* y *G. griseiceps*), con gran tamaño de ámbito hogareño o dependientes de bosque que han sido gravemente afectadas por la pérdida y la fragmentación de hábitat (Thiollay 1989; Bender *et al.* 1998).

La alta riqueza específica y la equitatividad de la comunidad en los paisajes con niveles medios de cobertura forestal (41 – 56%) puede deberse a que estos paisajes concentran la mayor parte de la vegetación en un solo parche favoreciendo la heterogeneidad del paisaje y permitiendo la presencia de especies tanto de interior y borde de bosque así como de especies de áreas abiertas. A escala de paisaje, la heterogeneidad espacial está dada por la complejidad o variación en el número, forma y distancia entre parches así como en la proporción y tipos de coberturas (Li y Reynolds 1995). El incremento en la diversidad de especies favorecido por la heterogeneidad del paisaje ha sido reportado antes en comunidades de rapaces nocturnas (Barros y Cintra 2009).

La heterogeneidad del paisaje puede tener un mayor efecto en la estructura de una comunidad en comparación con la composición o la cantidad de cobertura vegetal nativa (Anderson 2001).

Las diferencias interespecíficas en los requerimientos ecológicos y las características de las historias de vida de las especies que conforman los ensamblajes presentan una rotunda influencia. La segregación ecológica dada por el comportamiento, las estrategias de cacería y la selección de presas promueve la coexistencia de especies de rapaces nocturnas (Gutiérrez *et al.* 2007). Las diferencias interespecíficas favorecen la riqueza de especies debido a que contribuyen a mantener niveles bajos de competencia, en tanto que un incremento en la abundancia puede producir un efecto contrario. En este contexto, la dominancia de *C. virgata* y su abundancia relativa a lo largo del gradiente podría generar un aumento en la competencia intra e interespecífica influyendo en la equitatividad de la comunidad a través de la exclusión de otras especies hacia ambientes subóptimos que a su vez podría promover la declinación poblacional y la extinción local de las especies menos dominantes (Fretwell y Lucas 1970).

7.2. Uso de hábitat y la configuración espacial del paisaje

La abundancia de las especies de interior de bosque (*M. guatemalae*, *B. virginianus* y *C. nigrolineata*) estuvo afectada principalmente por el decremento en el tamaño promedio de los parches, lo cual podría deberse a que estas especies necesitan grandes extensiones continuas de bosque debido al tamaño de su ámbito hogareño (Thiollay 1989; Bender *et al.* 1998). *Megascops guatemalae* y *B. virginianus* reportadas en paisajes con alta proporción de cobertura forestal (89 y 100% respectivamente), son especies asociadas principalmente a bosques maduros y secundarios (del Hoyo *et al.* 1992; Vázquez-Pérez *et al.* 2011). Sus dietas se conforman de una gran variedad de presas, pero *M. guatemalae* es una especie de sotobosque que se alimenta de insectos de gran tamaño, anfibios y reptiles, mientras que *B. virginianus* caza principalmente mamíferos (del Hoyo *et al.* 1992; Rivera-Rivera *et al.* 2012). Por otro lado, *C. nigrolineata* estuvo en paisajes de cobertura media (41 – 51%) y su abundancia estuvo asociada al número y tamaño promedio de los parches así como a la proporción de borde en el paisaje. Esta especie de búho suele coexistir con *P. perspicillata* y *L. cristata*, ambas cazadoras de dosel y con preferencias similares en cuanto al uso de hábitat (del Hoyo *et al.* 1992; Freile *et al.* 2012; Rivera-Rivera *et al.* 2012). Sin embargo, estas especies de interior de bosque no fueron reportadas.

La coexistencia de las especies del género *Ciccaba* (*C. virgata* y *C. nigrolineata*, específicamente) ocurre en un amplio rango neotropical, debido a que ambas tienen estrategias propias de cacería y anidación que denotan un grado de segregación ecológica suficiente para coexistir (Gutiérrez *et al.* 2007). Ambas son cazadoras de subdosel pero tienen dietas diferentes, *C. nigrolineata* es un búho especializado en la depredación de murciélagos, mientras que *C. virgata* es una especie oportunista cuya dieta consta principalmente de roedores (Ibañez *et al.* 1992; Gerhardt *et al.* 1994). Por otro lado, *C. nigrolineata* anida en cavidades de grandes árboles vivos o entre plantas epífitas y orquídeas mientras que *C. virgata* aprovecha tanto las cavidades en árboles vivos disponibles como tocones de palmas (del Hoyo *et al.* 1992). En este estudio, *C. virgata*, estuvo presente a lo largo de todo el gradiente y en una gran diversidad de ambientes, favorecida por sus hábitos generalistas. La variación en su abundancia estuvo determinada principalmente por la proporción de cobertura forestal, la cantidad de borde y la distancia entre parches, puesto que, por sus hábitos generalistas está expuesta a ser afectada negativamente por la pérdida de hábitat (Bender *et al.* 1998).

En general, la abundancia de especies de borde y áreas abiertas (*T. alba* y *G. brasilianum*) solo estuvo influenciada positivamente por el decremento en la cantidad de cobertura forestal que representa un incremento de hábitat disponible (Bender *et al.* 1998). *Glaucidium brasilianum* se encontró presente en paisajes con una cobertura forestal de 16 a 56%. Su presencia estuvo asociada al tamaño, perímetro e intensidad de clareo de los parches siendo más abundante en paisajes con parches de gran tamaño y perímetro promedio, es decir, con mayor cantidad de borde. La abundancia de *G. brasilianum* podría estar influida por su capacidad para utilizar diversos tipos de vegetación, pero principalmente por su dieta generalista (*e. g.* insectos, aves, reptiles y mamíferos pequeños) y la flexibilidad de sus requerimientos para anidar (desde horquetas hasta cavidades en árboles; Carrera *et al.* 2008). En contraste, *T. alba* fue registrada en paisajes muy perturbados con una cobertura forestal de 2% hasta en paisajes con una cobertura media de 41%. Esta especie se distingue por tener una gran capacidad de adaptación ecológica, limitada principalmente por la disponibilidad de presas; es capaz de habitar en una gran variedad de tipos de vegetación incluyendo áreas abiertas con algunos árboles aislados (del Hoyo *et al.* 1992). En este estudio, su presencia estuvo asociada positivamente a características del paisaje tales como la contigüidad (*i. e.*, intensidad de clareo) y la distancia entre parches, así como a la proporción de borde. La detección de *T. alba* pudo estar influenciada por condiciones ambientales. Esta especie fue registrada por vocalizaciones espontáneas y avistamientos en áreas

con baja proporción de cobertura forestal y por tanto estuvo asociada principalmente a paisajes con parches aislados. No obstante, solo respondió a provocaciones auditivas en paisajes con parches continuos y regulares, lo que sugiere que a pesar de ser una especie comúnmente asociada a áreas abiertas, sigue siendo dependiente de bosque.

En adición a los requerimientos de cada especie, otros factores biológicos y ecológicos influyen en el uso de hábitat. Diversos factores no considerados en este estudio pueden contribuir a explicar la preferencia y el uso de hábitat, así como la limitada capacidad de adaptación de las especies a los cambios en la vegetación o en la estructura del paisaje (*e. g.*, el microclima, la disponibilidad de presas, el éxito de caza o la movilidad dentro y entre los parches de vegetación; Jullien y Thiollay 1996). En comunidades de rapaces nocturnas se ha reportado que la presencia de depredadores intra-gremio puede influir tanto en la preferencia como en el uso de hábitat de sus presas potenciales (Grossman *et al.* 2008). Esto puede alterar las opciones de hábitat y afectar la densidad, la productividad y la estructura gremial (Sergio *et al.* 2007) debido a que las presas intra-gremio evitan hábitats asociados con alto riesgo de depredación, tales como los preferidos por el depredador (Fedriani *et al.* 2000). Generalmente, los depredadores intra-gremio son especies dominantes y de gran tamaño corporal (Polis y Holt 1992; Palomares y Caro 1999). De las especies registradas, se ha reportado que *B. virginianus* es un depredador intra-gremio, cuya presencia y abundancia influye directamente en el uso de hábitat de las especies con las que coexiste (Grossman *et al.* 2008). Sin embargo, debido a su notable abundancia, su tamaño corporal y su comportamiento territorial en esta comunidad, *C. virgata* podría ser un depredador intra-gremio con el potencial de afectar significativamente a otras especies. No obstante, no existen registros que sustenten esta hipótesis.

Finalmente, en cuanto a las rapaces no reportadas *L. cristata*, *P. perspicillata* y *G. griseiceps* son especies de interior de bosques maduros con requerimientos específicos para anidar (*e. g.*, cavidades en árboles maduros) por lo que podrían ser más sensibles a la deforestación (del Hoyo *et al.* 1992; Rivera-Rivera *et al.* 2012). Por otro lado, *P. clamator* es una especie que hace uso de borde de bosque y áreas abiertas, que comparte con otras especies como *T. alba* y *G. brasilianum* por lo que podría ser afectado negativamente por la competencia interespecífica (Lee y Meerman 2015). Cabe resaltar que estas especies, a excepción de *G. griseiceps*, son aves de tamaño corporal grande (> 35 cm), lo cual apoya el hecho de que las grandes rapaces tienen una alta sensibilidad a las perturbaciones (del Hoyo *et al.* 1992; Thiollay 1994). Entre estas, destaca *P. perspicillata*, el búho más grande de los bosques tropicales (Gómez

de Silva *et al.* 1997). Los efectos sinérgicos dados por su gran talla corporal, el tamaño de su ámbito hogareño y el aumento en la demanda energética en paisajes fragmentados podrían haber impactado seriamente en la supervivencia y el éxito reproductivo de estas especies. Actualmente, debido a su mayor tamaño corporal, baja abundancia y la limitada capacidad de adaptación ecológica debido a su preferencia por áreas con niveles intermedios o altos de cobertura forestal, *C. nigrolineata*, *B. virginianus* y *M. guatemalae* podrían ser las especies más susceptibles a sufrir extinción local. Estas especies podrían ser afectadas de forma negativa por la ocurrencia de otras especies, favorecidas por su capacidad para colonizar y competir de forma dominante por el espacio y el alimento (Thiollay 1999; Crozier *et al.* 2006).

7.3. Efectos en la conducta territorial

La evaluación de la conducta territorial de *C. virgata* mostró que la latencia a la primera respuesta a intrusiones simuladas tuvo una correlación negativa con el incremento en la cantidad de cobertura forestal en el paisaje; sin embargo, esta correlación no fue estadísticamente significativa. Por otro lado, la duración del periodo de respuesta mostró una correlación positiva y estadísticamente significativa. Esto sugiere que velocidad de respuesta a intrusos tendió a ser más rápida mientras que la duración de la defensa territorial incrementó con la proporción de cobertura forestal, por lo que se podría considerar que estos ofrecen territorios de mayor calidad.

En paisajes fragmentados, la segregación espacial de rapaces favorece que rara vez entren en contacto, permitiendo dedicar menos tiempo y energía para la defensa de sus territorios (Redpath 1995a). No obstante, la variación intraespecífica en el tamaño del territorio puede implicar la división diferencial de los recursos entre los competidores y sus consecuencias pueden verse reflejadas en las tasas de crecimiento, mortalidad y reproducción (Adams 2001). Esto debido a la exclusión de individuos de los mejores sitios en áreas con densidades intermedias o bien, por estar obligados a subsistir como una población flotante por la dificultad de establecer territorios en áreas con alta densidad poblacional. Por lo tanto, el comportamiento territorial puede tener serias implicaciones. La apropiación exclusiva de los territorios más idóneos o de mayor calidad por individuos territoriales (viejos, dominantes o por ser los primeros en llegar) restringe el acceso a estos sitios a otros individuos (jóvenes, subordinados o que llegan después) relegándolos progresivamente a territorios de menor calidad (Fretwell y Lucas 1970). En este contexto y considerando que la intensidad de la competencia depende directamente de la

densidad de la población e inversamente de la oferta de recursos en el hábitat (Brown 1969). La correlación de la defensa territorial y la abundancia de rapaces nocturnas, principalmente de *C. virgata*, con el incremento en la cantidad de cobertura sugiere que la cantidad de territorios ocupados se incrementa a lo largo del gradiente. Por lo que el comportamiento territorial y el incremento en la abundancia de *C. virgata* puede estar favoreciendo la exclusión de especies menos dominantes de territorios de alta calidad. Esto debido a que esta especie defiende toda el área correspondiente a su ámbito hogareño cuyo tamaño es superior a 20 ha (Gerhardt *et al.* 1994).

7.4. Especies indicadoras

En este estudio, ninguna especie puede ser considerada como indicador de pérdida de cobertura forestal. La alta abundancia de *C. virgata* debido a sus hábitos generalistas refleja una condición depauperada de la comunidad a causa de la pérdida y fragmentación de hábitat. Según Rodríguez-Estrella *et al.* (1998), en comunidades dominadas por especies generalistas, la presencia así como la abundancia de rapaces puede perder su tendencia a reflejar la degradación del hábitat. Esto debido a que estas especies son capaces de sobrevivir incluso en parches de vegetación pequeños, explotando recursos disponibles a sus alrededores y haciendo uso de diferentes tipos de coberturas (Andrén 1994; Carrete *et al.* 2009).

8. CONCLUSIONES

- La pérdida y fragmentación de la cobertura vegetal nativa está relacionada con una disminución de la riqueza de especies de rapaces nocturnas a nivel regional. Actualmente, la comunidad se encuentra conformada por solo seis de las 10 especies residentes reportadas para la región por Schaldach y Escalante-Pliego (1997). La única especie de la familia Tytonidae (*Tyto alba*) y cinco especies de la familia Strigidae (*Megascops guatemalae*, *Bubo virginianus*, *Glaucidium brasilianum*, *Ciccaba virgata* y *C. nigrolineata*). Cuatro especies residentes (*Lophotrix cristata*, *Pulsatrix perspicillata*, *Glaucidium griceiceps* y *Pseudoscops clamator*) podrían estar localmente extintas o ser muy raras en la región, mientras que *M. guatemalae*, *C. nigrolineata* y *B. virginianus* podrían ser las especies más vulnerables a sufrir extinción local.
- La riqueza de especies no presentó una correlación con la proporción de cobertura forestal. En general, la riqueza de un ensamble ya depauperado fue alta en paisajes heterogéneos o con niveles medios de cobertura forestal. No obstante, disminuyó en paisajes altamente fragmentados o incluso con gran cantidad de cobertura forestal debido a la probable extinción local de cuatro especies de interior de bosque.
- La variación en la riqueza y abundancia relativa de rapaces nocturnas a lo largo del gradiente apoya los umbrales críticos de fragmentación propuestos por Andrén (1994) que sugieren un efecto contundente del cambio en el paisaje entre el 50 y 60% de hábitat disponible y que se debe principalmente al decremento en el tamaño promedio y al aumento del número de parches.
- La heterogeneidad dada por niveles medios de cobertura tuvo un efecto en la estructura de la comunidad. La diversidad de ambientes en paisajes con una cobertura forestal intermedia (41 - 51%) promovió la segregación ecológica de especies, permitiendo la coexistencia de especies especialistas de interior (*C. nigrolineata*), generalistas (*C. virgata*) así como de borde y áreas abiertas (*T. alba* y *G. brasilianum*).
- La abundancia relativa sí tuvo una correlación con la cantidad de cobertura forestal a lo largo del gradiente. Sin embargo, dada la prevalencia *C. virgata* y su influencia en los resultados obtenidos así como la preferencia de las demás especies por habitar en diferentes rangos de proporción de cobertura, esta correlación refleja solo la respuesta de esta especie y no de toda la comunidad.

- La respuesta de las especies a los cambios en la configuración del paisaje y a la pérdida de cobertura forestal fue diferencial y dependiente de sus hábitos y características de historia de vida. La abundancia de las especies de interior de bosque (*M. guatemalae*, *B. virginianus* y *C. nigrolineata*) estuvo afectada principalmente por el decremento en el tamaño promedio de los parches. Por otro lado, la abundancia de *C. virgata*, registrada en el interior y en el borde de bosque estuvo determinada por la proporción de cobertura forestal, la cantidad de borde y la conectividad del paisaje. Finalmente, la abundancia de especies de borde y áreas abiertas (*T. alba* y *G. brasilianum*) solo estuvo influenciada por el decremento en la cantidad de cobertura forestal en el paisaje.
- En cuanto al impacto en el comportamiento territorial, la duración de la defensa territorial de *C. virgata* aumentó a lo largo del gradiente. Estos resultados sugieren que conforme la proporción de cobertura forestal es mayor en el paisaje, la calidad del hábitat incrementa brindando territorios de alta calidad y favoreciendo la inversión de tiempo y energía en su defensa.
- Finalmente, dada la prevalencia de especies de borde y áreas abiertas así como la baja abundancia de especies de interior de bosque, ninguna especie o ensamble puede ser considerada como un indicador de pérdida de cobertura forestal.

9. LITERATURA CITADA

- Adams, E. S. 2001. Approaches to the study of territory size and shape. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 32, 277–303.
- Agoglitta, R., C. E. Moreno, M. Zunino, G. Bonsignori y M. Dellacasa. 2012. Cumulative annual dung beetle diversity in Mediterranean seasonal environments. *Ecological Research*, 27(2):387-395.
- Anderson, D. 2001. Landscape heterogeneity and diurnal raptor diversity in Honduras: the role of indigenous shifting cultivation. *Biotropica*, 33:511-519.
- Andrle, R. F. 1967. Birds of the Sierra de Tuxtla in Veracruz, Mexico. *The Wilson Bulletin*, 79(2):163–87.
- Andrén, H. 1994. Effects of habitat fragmentation on birds and mammals in landscapes with different proportions of suitable habitat: A review. *Oikos*, 71: 355–366.
- Barros, O. G., y R. Cintra. 2009. The effects of forest structure on occurrence and abundance of three owl species (Aves: Strigidae) in the Central Amazon forest. *Zoologia*, 26(1):85–96.
- Bell, R. E. 1964. A sound-triangulation method for counting Barred Owls. *The Wilson Bulletin*. 292-294.
- Bender, D. J., T. A. Contreras y L. Fahrig. 1998. Habitat loss and population decline: a meta-analysis of the patch size effect. *Ecology*, 79(2), 517-533.
- Bildstein, K. L., W. Schelsky y J. Zalles. 1998. Conservation status of tropical raptors. *Journal of Raptor Research*, 32(1):3–18.
- Block, W. M. y L. A. Brennan. 1993. The hábitat concept in ornithology: Theory and applications. *Current Ornithology*, 11:35-91.
- Borges, S. H., L. M. Henriques y A. Carvalhaes. 2004. Density and habitat use by owls in two Amazonian forest types. *Journal of Field Ornithology*, 75:176–182.
- Bosakowski, T. 1987. Census of Barred Owls and Spotted Owls. U.S. Dep. Agric., For. Ser. Gen. Tech. Rep. RM-142.
- Boulinier, T., J. D. Nichols., J. E. Hines., J. R. Sauer., C. H. Flather y K. H. Pollock. 2001. Forest fragmentation and bird community dynamics: inference at regional scales. *Ecology* 82:1159–69.

- Brown, J. L. 1964. The evolution of diversity in avian territorial systems. *The Wilson Bulletin*, 160-169.
- Brown, J. L. 1969. Territorial behavior and population regulation in birds: a review and re-evaluation. *The Wilson Bulletin*, 293-329.
- Carrera, J. D., F. J. Fernández., F. P. Kacoliris., L. Pagano y I. Berkunsky. 2008. Field notes on the breeding biology and diet of Ferruginous Pygmy-Owl (*Glaucidium brasilianum*) in the dry Chaco of Argentina. *Ornitología Neotropical*, 19:315-319.
- Carrete, M., J. L. Tella, G. Blanco, y M. Bertellotti. 2009. Effects of habitat degradation on the abundance, richness and diversity of raptors across Neotropical biomes. *Biological Conservation*, 142(10): 2002–2011.
- Crozier, M. L., Seamans, M. E., Gutiérrez, R. J., Loschl, P. J., Horn, R. B., Sovern, S. G., y Forsman, E. D. 2006. Does the presence of Barred Owls suppress the calling behavior of Spotted Owls? *The Condor*, 108(4): 760-769.
- Dawson, W. R., J. D. Ligon., J. R. Murphy., J. P. Myers., D. Simberloff., y J. Verner. 1987. Report of the scientific advisory panel on the spotted owl. *Condor*, 205-229.
- De Labra, M. A. P. Escalante-Pliego y T. Monterrubio-Rico. 2013. Diurnal raptors in Los Tuxtlas Biosphere Reserve, Mexico: Current Presence and Relative Abundance. *Journal of Raptor Research*, 47(4): 392–399.
- del Hoyo, J., A. Elliot y J. Sargatal. 1992. Handbook of the Birds of the World. Barcelona: Lynx Editions.
- Diario Oficial de la Federación (DOF). 2010. Norma Oficial Mexicana NOM-059-SEMARNAT-2010. Protección ambiental-Especies nativas de México de flora y fauna silvestres-Categorías de riesgo y especificaciones para su inclusión, exclusión o cambio-Lista de especies en riesgo. Secretaría de Medio Ambiente y Recursos Naturales (SEMARNAT). Distrito Federal. México.
- Dirzo, R. 1991. Rescate y restauración ecológica de la selva de Los Tuxtlas. *Ciencia y Desarrollo*, 17(97): 33-45.
- Dirzo, R. y M. C. García. 1992. Rates of deforestation in Los Tuxtlas, a neotropical area in southeast Mexico. *Conservation Biology*, 6(1):84-90.
- Duffy, J. E. 2002. Biodiversity and ecosystem function: the consumer connection. *Oikos* 99:201–19.

- Dufrêne, M., y P. Legendre. 1997. Species assemblages and indicator species: the need for a flexible asymmetrical approach. *Ecological Monographs*, 67(3): 345–66.
- Enríquez, P. L. y K. M. Cheng. 2008. Natural history of the threatened Bearded Screech-Owl (*Megascops barbarus*) in Chiapas, México. *The Journal of Raptor Research*, 42: 180-187.
- Enríquez, P. L., K. Eisermann, y H. Mikkola. 2012. Los búhos de México y Centroamérica: necesidades en investigación y conservación. *Ornitología Neotropical*, 23: 247–60.
- Enríquez, P. L., D. H. Johnson y J. L. Rangel-Salazar. 2006. Taxonomy, distribution and conservation of owls in the neotropics: a review. *En: Rodríguez-Estrella, R. (edit). Current Raptor Studies in Mexico. Centro de Investigaciones Biológicas del Noroeste. CONABIO. Pp. 254-307.*
- Enríquez, P. L., y J. L. Rangel-Salazar. 2001. Owl occurrence and calling behavior in a tropical rain forest. *Journal of Raptor Research*, 35(2): 107–114.
- ESRI. 2011. ArcGis Desktop: Release 10. Redlands, CA: Environmental Systems Research Institute.
- Fahrig, L. 2003. Effects of habitat fragmentation on biodiversity. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 34: 487-515.
- Fedriani, J. M., Fuller, T. H., Sauvajot, R. M. y York, E. C. 2000. Competition and intraguild predation among three sympatric carnivores. *Oecologia*, 125:258-270.
- Filloy, J. y M. Bellocq. 2007. Respuesta de las aves rapaces al uso de la tierra: un enfoque regional. *Hornero*, 22(2): 131–140.
- Forsman, E. D., E. C. Meslow y H. M. Wight. 1984. Distribution and biology of the spotted owl in Oregon. *Wildlife Monographs*, 3-64.
- Franklin, A. B., D. R. Anderson., R. J. Gutiérrez y K. P. Burnham. 2000. Climate, habitat quality, and fitness in northern spotted owl populations in northwestern California. *Ecological Monographs*, 70(4): 539-590.
- Freile, J. F., D. F. Castro y S. Varela. 2012. Estado del conocimiento, distribución y conservación de aves rapaces nocturnas en Ecuador. *Ornitología Neotropical*, 23: 235-244.
- Fretwell, S. D. y H. L. Lucas. 1970. On territorial behavior and other factors influencing distribution in birds. *Acta Biotheoretica*, 19: 16–36.

- Fuller, M. R. y J. A. Mosher. 1987. Raptor survey techniques. US Fish and Wildlife Service. Pp. 37-65.
- Ganey, J. L., W. M. Block, J. P. Ward y B. E. Strohmeier. 2005. Home range, habitat use, survival, and fecundity of Mexican Spotted Owls in the Sacramento Mountains, New Mexico. *The Southwestern Naturalist*, 50(3): 323–33.
- Gerhardt, R. P. 1991. Response of ootled Owls to broadcast of conspecific call. *Journal of Field Ornithology*, 62(2): 239–44.
- Gerhardt, R. P., N. B. Gonzalez., D. M. Gerhardt y C. J. Flatten. 1994. Breeding biology and home range of two Ciccaba owls. *The Wilson Bulletin*, 629-639.
- Google Earth 2013. Foto de satélite de Los Tuxtlas, Veracruz. Consulta: 26 octubre 2013, <<http://earth.google.com>>.
- Gómez de Silva, H., M. Pérez-Villafaña y J. A. Santos-Moreno. 1997. Diet of the Spectacled Owl *Pulsatrix perspicillata* during the rainy season in northern Oaxaca, Mexico. *Journal of Raptor Research*, 31: 385–387.
- Grossman, S. R., S. J. Hannon y A. Sánchez-Azofeifa. 2008. Responses of Great Horned Owls (*Bubo virginianus*), Barred Owls (*Strix varia*), and Northern Saw-whet Owls (*Aegolius acadicus*) to forest cover and configuration in an agricultural landscape in Alberta, Canada. *Canadian Journal of Zoology*, 86(10): 1165-1172.
- Gutiérrez, R. J., M. Cody., S. Courtney y A. B. Franklin. 2007. The invasion of barred owls and its potential effect on the spotted owl: a conservation conundrum. *Biological Invasions*, 9(2): 181-196.
- Hall, L. S., P. R. Krausman y M. L. Morrison. 1997. The habitat concept and a plea for standard terminology. *Wildlife Society Bulletin*, 173-182.
- Hirons, G. J. M. 1985 The effects of territorial behaviour on the stability and dispersion of tawny owl (*Strix aluco*). *Journal of Zoology London Series B*, 1: 21-48.
- Ibañez, C., C. Ramo y B. Busto. 1992. Notes on food habits of the Black-and-white Owl. *Condor*. 94: 529-531.
- International Union for Conservation of Nature (IUCN). 2001. *IUCN Red List Categories and Criteria: Version 3.1*. IUCN Species Survival Commission. IUCN, Gland, Switzerland and Cambridge, UK.

- Johnson, A., J. Wiens, B. Milne y T. Crist. 1992. Animal movements and population dynamics in heterogeneous landscapes. *Landscape Ecology*, 7(1): 63–75.
- Jullien, M. y J. M. Thiollay. 1996. Effects of rain forest disturbance and fragmentation: comparative changes of the raptor community along natural and human made gradients in French Guiana. *Journal of Biogeography*, 23(1): 7–25.
- Laborde, J., G. S. Ríos y S. G. Sada. 2005. Los árboles que la selva dejó atrás. *Interciencia: Revista de Ciencia y Tecnología de América*, 30(10): 595-601.
- Lee, J. H. y J. C. Meerman. 2015. Los búhos de Belice. En: Los Búhos Neotropicales: Diversidad y Conservación. (ed). P. L. Enríquez. San Cristóbal de las Casas: El Colegio de La Frontera Sur. México. Pp 63-89.
- Li, H. y J. F. Reynolds. 1995. On definition and quantification of heterogeneity. *Oikos*, 280-284.
- Lloyd, H. 2003. Population densities of some nocturnal raptor species (Strigidae) in southeastern Peru. *Journal of Field Ornithology*, 74(4): 376–80.
- Marcot, B. 1995. Owls of old forests of the world. Gen. Tech. Rep. PNW-GTR- 343. Portland, OR. USA.
- McGarigal, K., S. A. Cushman y E. Ene. 2012. FRAGSTATS v4: Spatial Pattern Analysis Program for Categorical and Continuous Maps. Computer software program produced by the authors at the University of Massachusetts, Amherst. Disponible en: <http://www.umass.edu/landeco/research/fragstats/fragstats.html>
- Menge, B. A., E. L. Berlow, C. A. Blanchette., S. A. Navarrete y S. B. Yamada. 1994. The keystone species concept: variation in interaction strength in a rocky intertidal habitat. *Ecological Monographs*, 64(3):249-286.
- Moulton, C. E., R. S. Brady y J. R. Belthoff. 2004. Territory defense of nesting Burrowing Owls: responses to simulated conspecific intrusion. *Journal of Field Ornithology*, 75(3): 288-295.
- Myers, N., R. A. Mittermeier., C. G. Mittermeier., G. A. Da Fonseca y J. Kent. 2000. Biodiversity hotspots for conservation priorities. *Nature*, 403(6772): 853-858.
- Newton, I. 1979. Population ecology of raptors. Berkhamsted: Poyser. 399 pp.
- Olden, J. D., N. LeRoyPoff., M. R. Douglas., M. E. Douglas y K. D. Fausch. 2004. Ecological and evolutionary consequences of biotic homogenization. *Trends in Ecology and Evolution*, 19: 18–23.

- Palomares, F. y T. M. Caro. 1999. Interspecific killing among mammalian carnivores. *American Naturalist*, 153:492-508.
- Payne, R. B. 1986. Bird songs and avian systematics. *Current ornithology*, 87-126.
- Pickett, S. T. A., J. Kolasa, J. J. Armesto y S. L. Collins. 1989. The ecological concept of disturbance and its expression at various hierarchical levels. *Oikos*, 54(2), 129–136.
- Polis, G. A. y R. D. Holt. 1992. Intraguild predation: the dynamics of complex trophic interactions. *Trends in Ecology and Evolution*, 7:151-154.
- Redpath, S. M. 1995a. Habitat fragmentation and the individual: tawny owls *Strix aluco* in woodland patches. *Journal of Animal Ecology*, 652-661.
- Redpath, S. M. 1995b. Impact of habitat fragmentation on activity and hunting behavior in the tawny owl, *Strix aluco*. *Behavioral Ecology*, 6(4): 410-413.
- Rivera-Rivera, E., P. L. Enríquez, A. Flamenco-Sandoval y J. L. Rangel-Salazar, 2012. Ocupación y abundancia de aves rapaces nocturnas (Strigidae) en la Reserva de la Biosfera Selva El Ocote, Chiapas, México. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 83(3):742-752.
- Rodríguez-Estrella, R., J. A. Donázar y F. Hiraldo. 1998. Raptors as indicators of environmental change in the scrub habitat of Baja California Sur, Mexico. *Conservation Biology*, 12(4): 921–25.
- Roth, R. R. 1976. Spatial heterogeneity and bird species diversity. *Ecology*, 773-782.
- Sberze, M., M. Cohn-Haft., y G. Ferraz. 2010. Old growth and secondary forest site occupancy by nocturnal birds in a neotropical landscape. *Animal Conservation*, 13(1): 3-11.
- Schaldach, Jr. W. J., y B. P. Escalante-Pliego. 1997. Lista de aves. En: Historia Natural de Los Tuxtlas. (eds). S. E. González., R. Dirzo y R. C. Vogt. Instituto de Biología e Instituto de Ecología. UNAM. pp. 571–588.
- Sekercioglu, C. 2010. The mystery of nocturnal birds in tropical secondary forests. *Animal Conservation*, 13: 12–13.
- Sergio, F., T. Caro., D. Brown., B. Clucas., J. Hunter., J. Ketchum., K. McHugh y F. Hiraldo. 2008. Top predators as conservation tools: ecological rationale, assumptions, and efficacy. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 39: 1–19.
- Sergio, F., L. Marchesi., P. Pedrini y V. Penteriani. 2007. Coexistence of a generalist owl with its intraguild predator: distance-sensitive or habitat-mediated avoidance? *Animal Behaviour*, 74(6): 1607-1616.

- Sergio, F y I. Newton. 2003. Occupancy as a measure of territory quality. *Journal of Animal Ecology*, 72(5): 857-865.
- Shaw, D. W., P. Escalante., J. H. Rappole., M. A. Ramos., R. J. Oehlenschlager., D. W. Warner y K. Winker. 2013. 2013. Decadal changes and delayed avian species losses due to deforestation in the northern Neotropics. *PeerJ*, 1: e179.
- Solís, Jr, D. M. y R. J. Gutiérrez. 1990. Summer habitat ecology of northern spotted owls in northwestern California. *Condor*, 739-748.
- Soto, M. y L. Gama. 1997. Climas. En: González S. E., R. Dirzo y R. C. Vogt (Edits), *Historia Natural de Los Tuxtlas*. Instituto de Biología e Instituto de Ecología. UNAM. Pp. 7–23.
- Stauffer, D. 1985. *Introduction to percolation theory*. Taylor and Francis, London.
- Team, R. D. C. 2010. R: A lenguaje and environment for statistical computing. Viena, Austria: R Foundation for Statistical Computing. Retrieved from <http://www.R-project.org>
- Team. 2014. SAS.Planet.Release.140505.8037. Retrieved from <http://http://sasgis.org/sasplaneta/>
- ter Braak, C. J. 1986. Canonical correspondence analysis: a new eigenvector technique for multivariate direct gradient analysis. *Ecology*, 67(5):1167-1179.
- ter Braak, C. J. E y I. C. Prentice. 1988. A theory of gradient analysis. *Advances In Ecological Research*. 18: 271- 317.
- Thiollay, J. M. 1989. Area requirements for the conservation of rain forest raptors and game birds in French Guiana. *Conservation Biology*, 3(2):128–37.
- Thiollay, J. M. 1994. Structure, density and rarity in an Amazonian rainforest bird community. *Journal of Tropical Ecology*, 10(4): 449–81.
- Thiollay, J. M. 1999. Responses of an avian community to rain forest degradation. *Biodiversity and Conservation*, 8: 513–534.
- Thiollay, J. M. y B. U. Meyburg. 1988 Forest fragmentation and the conservation of raptors: a survey on the island of Java. *Biological Conservation*, 44:229-250.
- Thomas, J. W., E. D. Forsman., J. B. Lint., E. C. Meslow., B. R. Noon y J. Verner. 1990. A conservation strategy for the Northern Spotted Owl. Interagency Committee to Address the Conservation of the Northern Spotted Owl. U.S. Department of Interior, Portland, Oregon, USA.

- Vázquez-Pérez, J. R., P. L. Enríquez, J. L. Rangel-Salazar y M. A. Castillo. 2011. Densidad y uso de hábitat de búhos en la Reserva de la Biosfera Selva el Ocote, Chiapas, Sur de México. *Ornitología. Neotropical*. 22: 577–587.
- Wecker, S. C. 1964. Habitat selection. *Scientific American*, 211:109-116.
- Winker, K. 1997. Introducción a las aves de los Tuxtlas. En: González S. E., R. Dirzo y R. C. Vogt (Edits), Historia Natural de Los Tuxtlas. Instituto de Biología e Instituto de Ecología. UNAM. pp. 533-540.
- Wright, S. J. 2005. Tropical forests in a changing environment. *Trends in Ecology and Evolution*, 20(10): 553–60.
- Zuberogoitia, I. y L. F. Campos. 1998. Censusing owls in large areas: a comparison between methods. *Ardeola*, 45(1):47–53.
- Zurita, G. A. y M. I. Bellocq. 2007. Pérdida y fragmentación de la Selva Paranaense: efectos sobre las aves rapaces diurnas. *El hornero*, 22(2):141-47.