



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO
POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS
FACULTAD DE ESTUDIOS SUPERIORES IZTACALA
ECOLOGÍA

**OCUPACIÓN, USO DE HÁBITAT Y ACTIVIDAD VOCAL DE UNA COMUNIDAD
DE BÚHOS EN UN BOSQUE TEMPLADO EN TLAXCALA, MÉXICO**

TESIS

QUE PARA OPTAR POR EL GRADO DE:
MAESTRO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

PRESENTA:

ELADIO CÉSAR FERNANDEZ MARTÍNEZ

TUTORA PRINCIPAL DE TESIS: DRA. PAULA LIDIA ENRÍQUEZ ROCHA
EL COLEGIO DE LA FRONTERA SUR, UNIDAD SAN CRISTOBAL
COTUTORA DE TESIS: DR. MARÍA DEL CORO ARIZMENDI ARRIAGA
FACULTAD DE ESTUDIOS SUPERIORES IZTACALA, UNAM
COMITÉ TUTOR: DR. LUIS ANTONIO SÁNCHEZ GONZÁLEZ
FACULTAD DE CIENCIAS, UNAM

MÉXICO, CD. MX. FEBRERO, 2017



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.



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO
POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS
FACULTAD DE ESTUDIOS SUPERIORES IZTACALA
ECOLOGÍA

**OCUPACIÓN, USO DE HÁBITAT Y ACTIVIDAD VOCAL DE UNA COMUNIDAD
DE BÚHOS EN UN BOSQUE TEMPLADO EN TLAXCALA, MÉXICO**

TESIS

QUE PARA OPTAR POR EL GRADO DE:
MAESTRO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

PRESENTA:

ELADIO CÉSAR FERNANDEZ MARTÍNEZ

TUTORA PRINCIPAL DE TESIS: DRA. PAULA LIDIA ENRÍQUEZ ROCHA
EL COLEGIO DE LA FRONTERA SUR, UNIDAD SAN CRISTOBAL
COTUTORA DE TESIS: DR. MARÍA DEL CORO ARIZMENDI ARRIAGA
FACULTAD DE ESTUDIOS SUPERIORES IZTACALA, UNAM
COMITÉ TUTOR: DR. LUIS ANTONIO SÁNCHEZ GONZÁLEZ
FACULTAD DE CIENCIAS, UNAM

MÉXICO, CD. MX. FEBRERO, 2017



Lic. Ivonne Ramírez Wence
Directora General de Administración Escolar, UNAM
Presente

Me permito informar a usted que en la reunión ordinaria del Comité Académico del Posgrado en Ciencias Biológicas, celebrada el día 7 de noviembre de 2016, se aprobó el siguiente jurado para el examen de grado de **MAESTRO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS** del alumno **FERNÁNDEZ MARTÍNEZ ELADIO CÉSAR**, con número de cuenta 305275781, con la tesis titulada **"Ocupación, uso de hábitat y actividad vocal de una comunidad de búhos en un bosque templado en Tlaxcala, México"**, realizada bajo la dirección de la **DRA. PAULA LIDIA ENRIQUEZ ROCHA**:

Presidente: DRA. KATHERINE RENTON
Vocal: DR. JORGE HUMBERTO VEGA RIVERA
Secretario: DR. LUIS ANTONIO SÁNCHEZ GONZÁLEZ
Suplente: DRA. BERTHA PATRICIA ESCALANTE PLIEGO
Suplente: DR. DAVID NAHUM ESPINOSA ORGANISTA

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

ATENTAMENTE
"POR MI RAZA HABLARA EL ESPIRITU"
Cd. Universitaria, Cd. Mx., a 6 de enero de 2017.

DRA. MARÍA DEL CORO ARIZMENDI ARRIAGA
COORDINADORA DEL PROGRAMA



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

Agradecimientos

Agradezco grandemente al Posgrado en Ciencias Biológicas por permitirme crecer cada vez más en mi desarrollo profesional y personal. Y por permitirme vivir una gran etapa en mi vida, la cual nunca voy a olvidar.

Agradezco mucho al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACYT) por la beca que me otorgaron para la realización de mis estudios. (CVU: 632228)

Agradezco especialmente a mi tutora la doctora Paula Lidia Enríquez Rocha por todo su apoyo durante mi formación en mis estudios de posgrado, por todos sus consejos y observaciones que ayudaron a enriquecer este trabajo, y por el apoyo económico para el trabajo en campo.

Agradezco mucho a mis tutores y miembros de mi comité tutorial la doctora María del Coro Arizmendi Arriaga y al doctor Luis Antonio Sánchez González, por sus apoyo y enseñanzas que me ayudaron a mejorar mi formación.

Agradecimientos a título personal

Agradezco principalmente a Dios por todo lo maravilloso que ha sido en mi vida, por sustentarme y darme fuerzas en cada momento y por su infinita misericordia hacia mi vida.

Por el apoyo a la realización de esta tesis agradezco a...

A mi familia, mi papá Eladio Fernández Saldivar, mi mamá Rita Martínez Victoria y a mi hermanita María del Rayo Fernández Martínez, por todo su apoyo y comprensión y sobre todo por su gran amor.

A la doctora Paula Lidia Enríquez Rocha por apoyarme en cada paso de la escritura de esta tesis, así como por apoyarme resolviendo todas las dudas que surgían en lo que respecta al análisis de datos y diseño de muestreo.

A los doctores Ian Mac Gregor por la orientación sobre los análisis estadísticos de los datos recabados y Roberto Bonifaz por la orientación en la realización de los mapas de vegetación de Piedra Canteada.

Al M. en C. José Raúl Vázquez Pérez por la orientación en el análisis de datos de uso de hábitat.

A los miembros de mi jurado, los doctores María del Coro Arizmendi Arriaga, Luis Antonio Sánchez González, Katherine Renton, David Nahum Espinosa Organista y Patricia Escalante Pliego por su apoyo y consejos en la revisión de la tesis.

Por el apoyo en el trabajo de campo agradezco a...

A mis amigos y colegas los biólogos Minerva López Pérez, Luis Tonatiuh Jiménez Zamora, Ezequiel Tobón, Jorge Luis González García, Lirio Coral Peña Rodríguez, Alfredo Sinaí Guillén Palma, Jessica Juan Espinosa, Tania Buitron Martínez, Arturo Gutierrez Cetina, Genaro Rodríguez Otero, Salvador Guillen Tinoco, Claudia Fernanda Hernandez Durán, Patricia Reséndiz Suárez, Rodrigo Isaías León Villegas, Abimael Cuatianquiz Avila, Levin Camacho Islas, Edith Pamela Cazás Zapata y a mis amigos Hugo Iván Rivera Pino, Diana Ivett Rivera Pino y a mi hermanita María del Rayo Fernández Martínez. Muchas

gracias por ayudarme en este trabajo que sé no fue nada fácil y por su apoyo aportado a esta investigación.

Por el permiso y el apoyo para trabajar en el Área Natural Protegida del Bicentenario Piedra Canteada agradezco a...

Al comité de Piedra Canteada en (el presidente de la sociedad Genaro López Rueda, el secretario Ángel Alfredo Morales Guzmán y el tesorero Iván Brindis Pérez) y a todos los socios de la Sociedad Solidaria Social Piedra Canteada por el permiso otorgado para la realización de esta investigación.

Por la hospitalidad, apoyo y cuidados que nos brindaron durante las semanas que estuvimos trabajando en Piedra Canteada agradezco a...

Al encargado en su tiempo Gilberto Brindis por su apoyo y cuidado hacia nosotros en esta investigación.

A las encargadas del restaurante y las habitaciones la señora Paula, Paty y Mary, por su disposición, apoyo y cuidado que tuvieron con nosotros en todo el tiempo en que estuvimos en Piedra Canteada.

A los vigilantes Jacobo y Oscar por su apoyo durante el trabajo nocturno en Piedra Canteada.

A la encargada de las oficinas Marlen, por ser siempre el contacto con el presidente de la Sociedad.

Por el apoyo en la realización de mis estudios de posgrado agradezco a...

A cada uno de mis maestros durante todo el posgrado, quienes han guiado y orientado mi formación en cada una de sus enseñanzas.

A mis compañeros y amigos en las clases del posgrado, Gloria, Candelario, Martín, Lucía, Marisol, Aura, Tonatiúh, Minerva, Rodrigo, Brenda, Lulú.

A mis compañeros del curso de Ecología de aves (“El cartel de Chamela”) Hector, Iván, Lidi, Aby, Katia, Karla, Morelia, Blanca y Marian, gracias por todo el tiempo que pasamos juntos aprendiendo mucho sobre aves y de cada uno.

Por el apoyo en lo administrativo y los tramites de titulación agradezco a...

A Georgina García, Lilia Espinosa, Erika Flores y Armando Rodríguez quienes me han apoyado en todas mis dudas y proporcionarme toda la información necesaria para la realización de todos los trámites a lo largo del posgrado y para la titulación.

Agradezco grandemente a los búhos de Piedra Canteada, quienes fueron los protagonistas en este estudio.

Dedicatoria

Este estudio está dedicado a mi Padre celestial por ser siempre mi sustento, a mi familia por ser siempre un gran apoyo en mi vida y a todas las personas que contribuyeron a la realización y culminación de esta investigación.

Índice

	Página
Resumen	1
Abstract	2
1. Introducción	3
2. Objetivos	6
3. Antecedentes	6
3.1 Ocupación y probabilidad de detección de los búhos	6
3.2 Interacciones entre los búhos	7
3.3 Uso de hábitat de los búhos	8
3.4 Comportamiento vocal de los búhos	9
3.5 Estudios previos sobre los búhos en el Área Natural Protegida del Bicentenario Piedra Canteada	10
Hipótesis	12
4. Métodos	12
4.1 Área de estudio	12
4.2 Ocupación	13
4.2.1 Historial de detección	13
4.2.2 Índices de ocupación y probabilidad de detección	14
4.3 Uso de hábitat	15
4.3.1 Variables de la vegetación de los sitios ocupados	16
4.4 Actividad vocal	18
4.4.1 Variables ambientales	19
5. Resultados	22
5.1 Ocupación	22
5.1.1 Relación entre los índices de ocupación	25
5.1.2 Relación entre las probabilidades de detección de las especies	27
5.2 Uso de hábitat de las especies de búhos	28
5.2.1 Presencia de los búhos en los diferentes hábitats	28
5.2.2.1 Uso de hábitat de las especies de búhos	30
5.2.2.2 Uso de hábitat de las especies de búhos en la temporada de secas y lluvias	31

5.3 Variables de la vegetación de los sitios donde se registraron los individuos	33
5.3.2 Presencia y proporción de los diferentes grupos de árboles presentes en los sitios de presencia de búhos	37
5.3.3 Variables fisiográficas de la vegetación	39
5.4 Comportamiento vocal	41
5.4.1 Frecuencia de vocalización	41
5.4.2 Relación de las vocalizaciones (frecuencia de vocalización) de las especies	44
5.4.3 Distancia entre los sitios de vocalización de individuos y especies	46
5.4.4 Relación de las vocalizaciones (frecuencia de vocalización) de los búhos con las variables ambientales	47
6. Discusión	52
6.1 Ocupación	52
6.1.1 Ocupación de las especies	52
6.1.2 Probabilidad de detección	53
6.1.3 Interacciones y coexistencia	54
6.2 Uso de hábitat	55
6.2.1 Uso de hábitat de las especies de búhos en todo el estudio	55
6.2.1 Uso de hábitat entre temporadas (secas y lluvias)	57
6.2.2 Variables de la vegetación de los sitios ocupados	58
6.3 Comportamiento vocal	61
6.3.1 Frecuencia de vocalización entre horarios, meses y temporadas	61
6.3.2 Relación de la frecuencia de vocalización de las especies	62
6.3.3 Distancia entre los sitios de vocalización (sitios donde las especies vocalizaron)	63
6.3.4 Relación de la frecuencia de vocalización con las variables ambientales	64
6.4 Coexistencia de las especies de búhos en Piedra Canteada	66
7. Conclusiones	68
8. Literatura citada	70
Anexo 1. Formatos de campo y criterios para determinar la familia del modelo lineal generalizado (MLG) para analizar los datos.	85
Anexo 2. Diagramas de dispersión.	89
Anexo 3. Mapas de la distribución de las especies en el Área Natural Protegida del Bicentenario Piedra Canteada.	104

Lista de Figuras

	Pagina
Figura 1. Polígono del Área Natural Protegida del Bicentenario Piedra Canteada en el Municipio de Nanacamilpa de Mariano Arista en el estado de Tlaxcala, México. Tres trayectos establecidos en este estudio.	14
Figura 5.1. Abundancia relativa de cinco especies de búhos (individuos / kilómetro) en el Área Natural Protegida del Bicentenario Piedra Canteada (febrero-abril, junio, agosto y noviembre 2015). Las barras delgadas representan la desviación estándar.	23
Figura 5.2 Tipos de cobertura vegetal en el Área Natural Protegida del Bicentenario Piedra Canteada, Municipio de Nanacamilpa de Mariano Arista, Tlaxcala, México.	29
Figura 5.3. Promedio de la frecuencia de vocalización de cinco especies de búhos (i.e. TA: <i>Tyto alba</i> , PF: <i>Psilosops flammeolus</i> , MK: <i>Megascops kennicottii</i> , BV: <i>Bubo virginianus</i> y AA: <i>Aegolius acadicus</i>) en dos horarios de muestreo (horario de 8:00 pm a 12:00 am barras blancas, horario de 12:00 am a 4:00 am barras negras) en el Área Natural Protegida del Bicentenario Piedra Canteada (febrero-abril, junio, agosto y noviembre de 2015). Las barras delgadas representan la desviación estándar, y el asterisco diferencias significativas.	41
Figura 5.4. Promedios de la frecuencia de vocalización de cinco especies de búhos (i.e. TA: <i>Tyto alba</i> , PF: <i>Psilosops flammeolus</i> , MK: <i>Megascops kennicottii</i> , BV: <i>Bubo virginianus</i> y AA: <i>Aegolius acadicus</i>) registrada en 38 momentos de muestreo durante la temporada de secas (barras blancas) y 65 momentos de muestreo en la de lluvias (barras negras) en el Área Natural Protegida del Bicentenario Piedra Canteada (febrero-abril, junio, agosto y noviembre 2015). Las barras delgadas representan la desviación estándar y el * una diferencia significativa de las vocalizaciones entre temporadas.	42
Figura 5.5. Promedios mensuales de la frecuencia de vocalización de cinco especies de búhos (i.e. TA: <i>Tyto alba</i> , PF: <i>Psilosops flammeolus</i> , MK: <i>Megascops kennicottii</i> , BV: <i>Bubo virginianus</i> y AA: <i>Aegolius acadicus</i>) registrada en el Área Natural Protegida del Bicentenario Piedra Canteada (febrero-abril, junio, agosto y noviembre 2015). Las barras delgadas representan la desviación estándar y el asterisco una diferencia significativa de las vocalizaciones entre meses.	43
Figura 5.6. Promedios de los registros de la frecuencia de vocalización de <i>Tyto alba</i> (TA) y <i>Bubo virginianus</i> (BV) durante la noche (medida por los minutos previos a la salida del sol con respecto al momento de la actividad vocal).	48

Figura 5.7. Frecuencia de vocalización de *Tyto alba* (TA) y *Bubo virginianus* (BV) a lo largo de la noche (medida en los minutos previos a la salida del sol, con respecto al momento de la actividad vocal). 49

Figura 5.8. Promedios de los registros de la frecuencia de vocalización de *Megascops kennicottii* (MK) durante la noche (medida por los minutos posteriores a la puesta del sol con respecto al momento de la actividad vocal). 50

Lista de tablas

	Página
Tabla 4.1. Variables fisiográficas, estructurales y del paisaje medidas en los sitios ocupados por individuos de cada especie de búho en el Área Natural Protegida del Bicentenario Piedra Canteada (febrero-abril, junio, agosto y noviembre 2015).	17
Tabla 4.2. Variables ambientales medidas en cada momento de muestreo en el Área Natural Protegida del Bicentenario Piedra Canteada (febrero-abril, junio, agosto y noviembre 2015).	20
Tabla 5.1. Índices de ocupación (Ψ) y probabilidad de detección (p) de cinco especies de búhos estimados con un modelo de ocupación <i>single-species, single-season</i> [$\Psi(\cdot), p(\cdot)$] (modelo P constante) en el Área Natural Protegida del Bicentenario Piedra Canteada, Tlaxcala, México (febrero-abril, junio, agosto y noviembre 2015).	24
Tabla 5.2. Índices de ocupación (Ψ) y probabilidad de detección (p) en cada repetición del muestreo de cinco especies de búhos estimados con un modelo de ocupación <i>single-species, single-season</i> [$\Psi(\cdot), p(t)$] (modelo P específica) en el Área Natural Protegida del Bicentenario Piedra Canteada, Tlaxcala, México (febrero-abril, junio, agosto y noviembre 2015).	25
Tabla 5.3. Relación entre los índices de ocupación (modelo P constante) para cinco especies de búhos en el Área Natural Protegida del Bicentenario Piedra Canteada, Tlaxcala, México (febrero-abril, junio, agosto y noviembre 2015).	26
Tabla 5.4. Relación entre los índices de ocupación (modelo P específica) de cinco especies de búhos en el Área Natural Protegida del Bicentenario Piedra Canteada, Tlaxcala, México (febrero-abril, junio, agosto y noviembre 2015).	27
Tabla 5.5 Relación entre las probabilidades de detección (modelo P específica) de cinco especies de búhos en el Área Natural Protegida del Bicentenario Piedra Canteada, Tlaxcala, México (febrero-abril, junio, agosto y noviembre 2015).	28
Tabla 5.6. Proporción del uso de hábitat de cinco especies de búhos en el Área Natural Protegida del Bicentenario Piedra Canteada, Tlaxcala, México (febrero-abril, junio, agosto y noviembre 2015).	31

Tabla 5.7. Proporción del uso de hábitat en dos temporadas (secas: febrero-abril y lluvias: junio, agosto y noviembre) de cinco especies de búhos en el Área Natural Protegida del Bicentenario Piedra Canteada, Tlaxcala, México 2015.	32
Tabla 5.8. Variables estructurales, fisiográficas de la vegetación y del paisaje de 53 parcelas de 22x22 m en el Área Natural Protegida del Bicentenario Piedra Canteada.	34
Tabla 5.9. Relación entre la presencia de cuatro especies de búhos con las variables estructurales de la vegetación en el Área Natural Protegida del Bicentenario Piedra Canteada, Tlaxcala, México.	36
Tabla 5.10. Relación entre la presencia de cuatro especies de búhos con la presencia y proporción de los diferentes grupos de árboles en las parcelas establecidas en el Área Natural Protegida del Bicentenario Piedra Canteada, Tlaxcala, México.	38
Tabla 5.11. Relación entre la presencia de cuatro especies de búhos con las variables fisiográficas de la vegetación y del paisaje en el Área Natural Protegida del Bicentenario Piedra Canteada, Tlaxcala, México.	40
Tabla 5.12. Porcentaje del número de vocalizaciones de una o más especies de búhos en el Área Natural Protegida del Bicentenario Piedra Canteada (febrero-abril, junio, agosto y noviembre de 2015).	45
Tabla 5.13. Relación entre las frecuencias de vocalización de cinco especies de búhos en el Área Natural Protegida del Bicentenario Piedra Canteada, Tlaxcala, México (febrero-abril, junio, agosto y noviembre 2015).	46
Tabla 5.14. Relación entre las distancias aproximadas desde los sitios de vocalización de cinco especies de búhos hacia los sitios de vocalización más cercanos de la misma especie y/o diferente especie, detectados en el mes correspondiente de muestreo.	47
Tabla 5.15. Relación de las variables ambientales con las frecuencias de vocalización de cinco especies de búhos en el Área Natural Protegida del Bicentenario Piedra Canteada, Tlaxcala, México (febrero-abril, junio, agosto y noviembre 2015).	51

Resumen

En México los estudios ecológicos sobre búhos se han incrementado recientemente, aunque nuestro conocimiento aún es limitado. En este estudio se evaluó la ocupación, el uso de hábitat y la actividad vocal de cinco especies de búhos (*Tyto alba*, *Psiloscopus flammeolus*, *Megascops kennicottii*, *Bubo virginianus* y *Aegolius acadicus*) en el Área Natural Protegida del Bicentenario Piedra Canteada, en el estado de Tlaxcala, México. El trabajo de campo se realizó durante seis meses de muestreo, en la temporada de secas (febrero-abril) y lluvias (junio, agosto y noviembre) de 2015. La ocupación se estimó con registros de presencia y ausencia de las especies en 30 puntos de conteo. Para las estimaciones de uso de hábitat de las especies se comparó la frecuencia de la presencia en las diferentes coberturas terrestres por especie (i.e. bosque de encino, bosque de oyamel, bosque de pino-encino, bosque de ciprés y pastizales inducidos). Además la presencia de los búhos se asoció a variables de la vegetación y del paisaje. La actividad vocal fue la frecuencia de vocalización por especie/punto de conteo y se relacionó con las variables ambientales. De las cinco especies registradas *M. kennicottii* ocupó solo el 6% de los sitios muestreados las demás especies ocuparon más del 35%. El uso del hábitat varió dependiendo de la especie, no obstante solo *B. virginianus* y *A. acadicus* tuvieron un uso diferente de los hábitats entre temporadas. Además, la presencia de cuatro especies de búhos en el área se asoció con once variables estructurales de la vegetación, dos variables fisiográficas y dos del paisaje. Finalmente, la actividad vocal de las especies mostró interacciones intra e inter específicas, y se relacionó con siete variables ambientales. Este estudio proporciona un acercamiento a la ocupación, uso de hábitat y actividad vocal de cinco especies de búhos en los bosques templados de Tlaxcala.

Palabras clave: Hábitat, ocupación, vocal, búhos, interacciones.

Abstract

The ecological owl studies in Mexico have increase recently, but our knowledge is still limited. In this study we evaluated the occupancy, habitat use and vocal activity from five owl species (Barn Owl: *Tyto alba*; Flammulated Owl: *Psiloscopus flammeolus*; Western Screech-Owl: *Megascops kennicottii*, Great Horned Owl: *Bubo virginianus* and Northern Saw-Whet Owl: *Aegolius acadicus*) in Piedra Canteada Natural Protected Area in Tlaxcala state in Mexico. The field work were done for six survey months, in dry (February-April) and rainy season (June, August and November) in 2015. The occupancy was estimated with presence and absence records in 30 survey stations. For the estimations of species' habitat use we compare species' presence frequency along the vegetation covers (i. e. oak forest, fir forest, pine-oak forest, cypress forest and induced pasture). Besides, the owls' presence was associated with vegetation and landscape variables. The vocal activity was the vocalization frequency by species/ survey point and was related with the environmental variables. From all species Western Screech Owl occupy only the 6% of all survey points, while the other species occupy more than 35%. The habitat use varied according with the species, never the less only Great Horned Owl and Northern Saw-Whet Owl had a different use from the habitats among seasons. Also, the presence of four species in the area was associated with eleven structural vegetation variables, two physiographic and two landscape variables. Finally, vocal activity from the species showed intra and inters specific interactions, and was related with seven environmental variables. This study provides an approach to the occupancy, habitat use and vocal activity from five owl species in temper forest from Tlaxcala state in Mexico.

Key words: Habitat, occupancy, vocal, owls, interactions.

1. Introducción

Una comunidad ecológica es un ensamble de poblaciones de diferentes especies que interactúan entre ellas y que ocurren en un mismo tiempo y lugar determinado (Begon *et al.* 2006). Dentro de las comunidades, las interacciones ocurren cuando la presencia de al menos una especie influye sobre la vida y la adecuación de otras (Begon *et al.* 2006). Las interacciones son intra específicas cuando los inter actantes son de la misma especie, e inter específicas cuando la interacción ocurre entre especies. Así mismo, las interacciones son un factor importante en la diversidad y funcionamiento de las comunidades. Por tanto, las interacciones pueden influir en la abundancia, ocupación y probabilidad de detección de las especies dentro de la comunidad (Sergio y Hiraldo 2008). Sin embargo, la influencia de factores ambientales y el disturbio antrópico (e.g. fragmentación de hábitat) pueden afectar el balance de las interacciones entre especies e individuos, y modificar de manera directa o indirecta los patrones de distribución, abundancia, ocupación y probabilidad de detección de las especies (Tylianakis *et al.* 2008, Morin 2011).

La ocupación de una especie corresponde a la proporción de área que ocupa en un lugar o una región (Mackenzie y Nichols 2004), y su análisis puede mostrar relaciones existentes entre las especies y las características específicas de su hábitat (Mackenzie 2005). Por otro lado, la probabilidad de detección de las especies puede estar influenciada directa o indirectamente por la presencia de otras especies (Mackenzie *et al.* 2004). Por ello, el estudio de la co-ocupación y probabilidad de detección puede mostrar evidencia de las interacciones que podrían estar ocurriendo entre las especies (Mackenzie *et al.* 2006). Adicionalmente, para entender los procesos ecológicos en las poblaciones y comunidades es necesario estudiar los requerimientos de hábitat de las especies (Gibson *et al.* 2004), ya que dichos requerimientos están asociados a la selección de los sitios ocupados.

El hábitat se define como el espacio que contiene los factores bióticos (e.g. alimento, interacciones biológicas) y abióticos (e.g. espacio físico, suelo, refugio, orografía del terreno, condiciones ambientales y climáticas) necesarios para la ocupación y adecuación de una especie (Delfin-Alfonso *et al.* 2014). Las especies usan el hábitat para aprovechar los recursos físicos y biológicos, sin embargo, el uso del hábitat está relacionado con la historia de vida de cada especie y puede variar de forma temporal y espacial (Finck 1990,

Jones 2001, Borges *et al.* 2004). Cada especie selecciona el hábitat donde encuentra disponibilidad de alimento, y refugios entre otros recursos (Krausman 1999), por lo que pueden existir varias especies presentes en un hábitat cuando tienen requerimientos similares.

Considerando que cada tipo de cobertura de vegetación contiene recursos bióticos y abióticos diferentes para la adecuación de las especies, algunos autores consideran que la cobertura de vegetación es equiparable y representativa de un hábitat (Garshelis 2000). En el caso de los búhos (Strigiformes), se ha observado que pueden estar presentes en diferentes tipos de coberturas) para aprovechar los recursos disponibles y usarlos en mayor o menor intensidad (Vázquez-Pérez *et al.* 2011). Esto es que puede haber recursos en mayor proporción y ser poco aprovechados y de forma inversa recursos en menor proporción pero mayormente aprovechados, lo que indica que existe selección de las especies sobre los recursos disponibles. Las especies de búhos seleccionan los recursos que utilizan dependiendo de sus requerimientos y de su historia de vida (Anderson y Clark 2002). Algunas especies pueden usar una gran diversidad de tipos de vegetación para sobrevivir, mientras que otras requieren de ambientes más específicos (Dugger *et al.* 2011). Por ello, el estado de conservación de los sitios y regiones donde se encuentran las especies es determinante para su presencia y adecuación (Newton 1998).

En los ecosistemas, los búhos funcionan como reguladores del tamaño poblacional de otros organismos (Newton 1998). Asimismo, los búhos pueden ser indicadores de la calidad y estado de conservación de su ambiente (Sheffield 2007). En México se han registrado 34 especies de búhos (König y Weick. 2008), de las cuales el 53% se encuentra en alguna categoría de riesgo según la Norma Oficial Mexicana (NOM-059-SEMARNAT-2010). Este grupo de aves ha sido poco estudiado en México, aunque recientemente se han incrementado estudios sobre su ocupación y el uso de hábitat a nivel de comunidades (e. g. Vázquez-Pérez *et al.* 2011, Rivera-Rivera *et al.* 2012). No obstante, el conocimiento sobre la ecología y la distribución de estas aves en México y Centroamérica aún es limitado (Enríquez *et al.* 2012).

La mayoría de las especies de búhos son de hábitos nocturnos, y pueden comunicarse con otros individuos por medio de sus vocalizaciones. Cada especie puede tener diferentes

vocalizaciones para comunicar diversos mensajes, entre los que se encuentran la búsqueda de pareja en temporada reproductiva, la petición de alimento por parte de la pareja o los juveniles y la defensa del territorio, entre otras (Gerhardt 1991, Olsen *et al.* 2002). Además, la actividad vocal de cada especie puede estar influenciada por factores ambientales y temporales (Enríquez 1995). En varios estudios se ha registrado que la actividad vocal de algunas especies está relacionada con la fase lunar, la iluminación nocturna, la temporada reproductiva o la temporada del año (Baumgartner 1938, Enríquez y Rangel-Salazar 2001, Davis y Weir 2008). Además, algunas especies incrementan su frecuencia e intensidad de vocalización durante la temporada reproductiva (Baumgartner 1938). No obstante, la actividad vocal de una especie puede disminuir con la presencia de otra por causa de interacciones inter específicas (Zuberogoitia 2008, Wiens *et al.* 2011). Las interacciones como la competencia o la depredación pueden influir en la actividad vocal y el comportamiento de la comunidad de búhos (Enríquez y Rangel-Salazar 1997). Por ello, el entendimiento de la actividad vocal de los búhos a lo largo del año, permite establecer patrones de su actividad y determinar los factores asociados (Enríquez y Rangel-Salazar 2001).

En México el 59% de las especies de búhos se pueden encontrar en bosques templados (König y Weick 2008) donde presentan actividad vocal y aprovechan los recursos. No obstante, los bosques templados se encuentran amenazados por su gran potencial de producción maderable (Semarnat 2013). La degradación de estos bosques produce cambios en la estructura de la vegetación, lo que puede ocasionar cambios en la distribución, abundancia, riqueza y ocupación en las comunidades de búhos (Newton 1998). Sin embargo, estas aves están amenazadas por la pérdida y degradación de sus ambientes, dado que son especies generalmente poco abundantes que necesitan áreas grandes para alimentarse y reproducirse (Newton 1998). Finalmente, existe poca información en México sobre la relación de la presencia y actividad de los búhos con su ambiente, y varios de estos estudios han sido realizados en zonas templadas en áreas naturales protegidas (Enríquez y Vázquez-Pérez 2015).

Este estudio se realizó en un bosque templado dentro del Área Natural Protegida del Bicentenario Piedra Canteada, en el noroeste del estado de Tlaxcala en México. En este

lugar previamente se han registrado cinco especies de búhos, dos grandes (*Tyto alba* y *Bubo virginianus*) de más de 38 cm de alto y tres pequeñas (*Psiloscopus flammeolus*, *Megascops kennicottii* y *Aegolius acadicus*) de menos de 24 cm (König y Weick 2008, Fernández-Martínez 2013). Así mismo, este lugar presenta cinco tipos de vegetación principal, solo en tres de ellos (bosque de oyamel, bosque de encino y bosque de pino-encino) se han registrado especies de búhos, y los otros dos tipos de vegetación (bosque de ciprés y pastizal inducido) se presentan en proporción (Fernández-Martínez 2013, Ramírez-Albores *et al.* 2014).

2. Objetivos

Analizar los patrones de ocupación de las especies de búhos y determinar las interacciones inter e intra específicas.

Describir las características fisiográficas y estructurales de la vegetación de los sitios ocupados por los búhos, y asociarlos a la selección y uso de hábitat de las especies.

Relacionar los patrones de la actividad vocal de las especies de búhos con las variables ambientales y con la actividad vocal de otras especies de búhos.

3. Antecedentes

3.1 Ocupación y probabilidad de detección de los búhos

La ocupación se define como la proporción de lugares ocupados por una especie en un lugar o región (Mackenzie y Nichols 2004). El estudio de la ocupación de las especies puede mostrar relaciones existentes entre la distribución y características específicas de su hábitat (Mackenzie 2005, Hunt *et al.* 2012). Por consiguiente, la ocupación de las especies puede estar influenciada por la extensión y estado de conservación de su hábitat (Lynch y Whigham 1984). Por ello el estudio de los patrones de ocupación y probabilidad de detección de las especies puede ser útil para la comprensión de los procesos ecológicos presentes en las poblaciones y comunidades.

En México el conocimiento biológico y ecológico de las especies de búhos aún es limitado (Enríquez *et al.* 2012, Enríquez y Vázquez-Pérez 2015). No obstante, recientemente se ha incrementado el número de estudios con búhos (42 estudios desde el año 2000) incluyendo algunos que abordan la ocupación, sin embargo, la mayoría de estos son a escalas locales en áreas protegidas (Enríquez y Vázquez-Pérez 2015). Por ejemplo, Rivera-Rivera *et al.* (2012) observaron en la Reserva de la Biósfera Selva El Ocote en Chiapas, que la ocupación de cinco especies de búhos tropicales estaba asociada a diversos factores de la vegetación (la altura de los árboles y el área basal) y a factores fisiográficos (la distancia a los asentamientos humanos y a las áreas abiertas). Por otra parte, Ramírez-Santos (2014) encontró en la Reserva de la Biósfera El Triunfo en Chiapas, que la probabilidad de detección y la ocupación de *Strix fulvescens* se mantuvieron constantes a lo largo del año, lo que puede estar relacionado con el estado de conservación de su hábitat.

La probabilidad de detección de las especies se define como: la probabilidad de que una especie sea detectada en un punto estando presente (Mackenzie 2005). Algunos estudios han observado que la presencia de una especie de búho puede alterar el comportamiento de otra e incluso limitar o modificar sus movimientos (Zuberogitia 2008, Lourenço *et al.* 2013). Por lo tanto, el estudio de la co-ocupación y la probabilidad de detección puede mostrar evidencias de interacciones inter específicas. Sin embargo, no se encontraron estudios que relacionaran la ocupación y la probabilidad de detección de los búhos con las interacciones inter específicas en México.

3.2 Interacciones entre los búhos

Las interacciones son procesos importantes en el desarrollo de las comunidades (Begon *et al.* 2006), y localmente funcionan como factores que pueden determinar la presencia y adecuación de las especies de búhos. Actualmente el conocimiento de las interacciones entre búhos es muy limitado (Enríquez y Vázquez-Pérez 2015), y la mayoría de los estudios han sido realizados en otros países con el enfoque principal en la competencia y la depredación. Por ejemplo, Dugger *et al.* (2011) observaron la competencia entre una especie residente (*S. occidentalis*) y una invasora (*S. varia*) en Oregón Estados Unidos. Ese estudio mostró que la especie invasora desplazaba a la residente al tener una mayor

capacidad competitiva por ser más grande, agresiva y poder ocupar una mayor variedad de ambientes. Por otro lado, Lourenço *et al.* (2013) reportan que *Aegolius funereus* en ocasiones puede depredar a otras especies de búhos de menor tamaño como *Glaucidium passerinum* en Finlandia.

Si bien, las interacciones son una parte fundamental de las comunidades, no siempre conducen a la exclusión competitiva de alguna de las especies. En el caso de los búhos, existen ensamblajes donde especies grandes coexisten con especies pequeñas, por lo que esta coexistencia podría explicarse por causa de los diferentes requerimientos de hábitat (e.g. diferencias en horarios y lugares de forrajeo así como cambios en los patrones de actividad vocal; Sergio *et al.* 2007, Lourenço *et al.* 2013). Estos factores pueden aminorar la influencia de las interacciones como depredación y competencia y permitir la coexistencia de las especies. Ejemplo de esto se observó en un estudio realizado con dos especies de búhos (*Bubo virginianus* y *S. occidentalis*) en Arizona Estados Unidos (Ganey y Block 2005). Los autores observaron que ambas especies se alimentan de las mismas presas y que su dieta se sobrepone en al menos el 95%. Sin embargo, la coexistencia de ambas especies es posible debido a que *B. virginianus* presenta mayor actividad vocal y de forrajeo durante la tarde y el ocaso en áreas abiertas, mientras que *S. occidentalis* durante la noche y en áreas más cerradas (Ganey y Block 2005).

3.3 Uso de hábitat de los búhos

El hábitat se define como el espacio donde se encuentran todos los factores bióticos y abióticos para la supervivencia y adecuación de las especies (Delfín-Alfonso *et al.* 2014). Además, algunos autores consideran que la cobertura vegetal puede ser equiparable al hábitat, ya que cada tipo de cobertura presenta condiciones físicas y biológicas específicas (Garshelis 2000). Las especies usan su hábitat para la obtención de los recursos necesarios para su supervivencia (Vázquez-Pérez *et al.* 2011). Por tanto, los estudios del uso y los requerimientos de hábitat de las especies son determinantes para comprender su distribución y presencia. No obstante, a pesar de que existen diversos estudios sobre el uso de hábitat de los búhos en diferentes países (e.g. Goggans 1986, Winton y Leslie 2004, Bond *et al.* 2009), en México son muy limitados, ya que solo se han realizado dos estudios

que abarcan cuatro especies en los estados de Morelos y Chiapas (Enríquez y Vázquez-Pérez 2015). De estos, Vázquez-Pérez *et al.* (2011) observaron en la Reserva de la Biósfera Selva El Ocote en Chiapas, que las especies usaron los diferentes tipos de vegetación (coberturas) en una proporción diferente a la disponibilidad de estos. Esto es que las especies presentaron una selección sobre los tipos de vegetación disponibles. Además, en ese estudio también se observó que dentro de los tipos de vegetación seleccionados la presencia de las especies se asoció a características específicas de la vegetación, lo que estuvo relacionado con sus requerimientos de hábitat. Por otro lado, Alba-Zuñiga *et al.* (2009) realizaron un estudio con *Megascops seductus* en la Reserva de la Biosfera Sierra de Huautla en Morelos. En este estudio los autores observaron que *M. seductus* usó cuatro de los cinco tipos de vegetación disponible, las cuales eran bosques en diferente estado de conservación y una zona agrícola. Además, ellos mencionan que esta especie posiblemente seleccionaba los hábitats de bosque por la disponibilidad de refugios, sitios para nidificar y perchas para forrajear y vocalizar, lo que estuvo asociado a los requerimientos de hábitat de esta especie. Finalmente, el conocimiento del uso y los requerimientos de hábitat de las especies es útil para comprender procesos ecológicos en las poblaciones y comunidades (Gibson *et al.* 2004).

3.4 Comportamiento vocal de los búhos

La mayoría de las especies de búhos presentan actividad principalmente nocturna, por lo que las vocalizaciones son importantes para la comunicación entre individuos y especies. Si bien, la actividad vocal de las especies puede ser con fines como la defensa de los territorios, la solicitud de alimento o el cortejo (Gerhardt 1991, Olsen *et al.* 2002, Penteriani 2002), esta puede estar influenciada por factores biológicos (interacciones), ambientales y temporales. La actividad vocal de los búhos ha sido estudiada en diversos países abordando temas como el número de vocalizaciones diferentes que los individuos emiten y la función de cada vocalización; la variación y la función de las vocalizaciones entre temporada; la intensidad de vocalización durante la noche y la relación de las variables ambientales en los momentos cuando vocalizan (Enríquez y Rangel-Salazar 2001, Penteriani 2002, Odom 2009, Ramírez-Santos 2014). En México, los estudios siguen siendo limitados y algunos son documentos no publicados (tesis o proyectos de investigación en cursos de posgrado).

Estos estudios han abordado temas como la influencia de las variables ambientales sobre la actividad vocal, o las características de las vocalizaciones y la intensidad de vocalización a lo largo de la noche. Por ejemplo, Ramírez-Santos (2014) observó la actividad vocal de *S. fulvescens* en la Reserva de la Biosfera El Triunfo, Chiapas. En ese estudio, se reportó que las vocalizaciones entre hembras y machos tenían variaciones en el tono (agudo y grave respectivamente) y se registraron vocalizaciones diferentes a las reportadas para la especie. Además, en ese estudio se reportó de forma detallada la actividad vocal de esta especie a lo largo de la noche, y los momentos donde se registró la mayor actividad (a las 8:30pm y a las 4:30am). Por otro lado, Fernández-Martínez (2015) observó la influencia de las condiciones ambientales sobre la actividad vocal de dos especies de *Glaucidium* en la Estación Biológica de Chamela, Jalisco. En este estudio se registró que *G. palmarum* presentaba mayor actividad vocal en lugares con menor ruido ambiental y en los primeros minutos posteriores a la salida del sol (después de los 25 minutos). Contrariamente, *G. brasilianum* presentó mayor actividad vocal en sitios con mayor ruido ambiental (incluyendo ruido antrópico) y en momentos previos a la salida del sol (hasta 50 minutos antes). Finalmente el autor menciona que esta diferencia de horarios en la actividad vocal, puede estar relacionada con la coexistencia de especies congénéricas con requerimientos similares (Fernández-Martínez2015).

3.5 Estudios previos sobre los búhos en el Área Natural Protegida del Bicentenario

Piedra Canteada

El Área Natural Protegida del Bicentenario Piedra Canteada (Piedra Canteada), está ubicada en el municipio de Nanacamilpa de Mariano Arista en el estado de Tlaxcala, México. Este lugar ha sido destinado para la conservación de fauna y flora silvestre de forma voluntaria por varios ejidatarios que conforman la Sociedad Solidaria Social Piedra Canteada. En los ejidos se han registrado cuatro tipos de bosques (oyamel, encino, pino-encino y ciprés) donde se realizan actividades de tala con motivos de saneamiento y aprovechamiento forestal (SyCAF 2013, Ramírez-Albores *et al.* 2014). No obstante, aunque Piedra Canteada está destinada a la conservación, la cantidad de estudios de fauna silvestre son limitados, y en el caso de los estudios con búhos solo existe uno que fue

realizado durante el año 2012. En ese estudio se abordó la abundancia, ocupación y dieta de cinco especies de búhos (Fernández-Martínez 2013).

Durante los meses de enero a abril y de junio a septiembre de 2012, Fernández-Martínez (2013) registró cinco especies de búhos en Piedra Canteada, de las cuales, *P. flammeolus*, *B. virginianus* y *A. acadicus* fueron comunes (i.e. de acuerdo a Enríquez 1995: abundancia relativa mayor a 0.1 individuos/km y menor a 0.85 ind/km), mientras que *T. alba* y *M. kennicottii* fueron raras (i.e. abundancia relativa menor a 0.1 ind/km). Además, la abundancia de dos especies varió significativamente entre temporadas, ya que *P. flammeolus* fue más abundante en secas (enero-abril) y *A. acadicus* en lluvias (junio-septiembre). Con respecto a la ocupación de las especies, Fernández-Martínez (2013) encontró que *A. acadicus*, *B. virginianus* y *P. flammeolus* presentaron los mayores valores de ocupación. Finalmente, la dieta de los búhos de Piedra Canteada se conformó por invertebrados, reptiles, aves y mamíferos (Fernández-Martínez 2013).

Cada tipo de bosque en Piedra Canteada presenta características fisiográficas y estructurales diferentes, y la presencia de las especies de búhos puede estar relacionada con una selección de hábitat. En ese estudio, las cinco especies de búhos fueron registradas en solo tres de los diferentes bosques presentes en Piedra Canteada (Fernández Martínez 2013). Por una parte, en el bosque de pino-encino se registraron las cinco especies de búhos, mientras que en bosque de oyamel solo se registraron tres (*T. alba*, *P. flammeolus* y *A. acadicus*) al igual que en el bosque de encino (*P. flammeolus*, *B. virginianus* y *A. acadicus*). Durante ese estudio, no se registró actividad de ninguna especie en el bosque de ciprés ni en las zonas de pastizales inducidos (Fernández-Martínez 2013).

Hipótesis

Los patrones de ocupación y probabilidad de detección de las especies de búhos pequeñas (*Psilosops flammeolus*, *Megascops kennicottii* y *Aegolius acadicus*) estarán influenciados por la ocupación de las especies grandes (*Tyto alba* y *Bubo virginianus*).

De acuerdo con la variación previamente observada en el uso de los tipos de vegetación de las especies, *Aegolius acadicus* usará tres o más tipos de bosques (tipos de vegetación) en Piedra Canteada, mientras que *Psilosops flammeolus* y *Bubo virginianus* usarán al menos dos tipos de bosque. Por su parte, *Tyto alba* y *Megascops kennicottii* usarán dos tipos de bosque o menos en el área de estudio.

La actividad vocal de los búhos variará por diferentes factores como son las temporadas climáticas (secas y lluvias), las horas de la noche, condiciones ambientales (e.g. la iluminación, el viento, la lluvia, la cobertura de nubes, el ciclo lunar entre otras) y la presencia de otras especies de búhos.

4. Métodos

4.1 Área de estudio

El área de estudio se encuentra en el Área Natural Protegida del Bicentenario Piedra Canteada (en adelante Piedra Canteada) en el municipio de Nanacamilpa de Mariano Arista, Tlaxcala, México (19° 26' 53.9", 19° 27' 57.6 LN y 98° 34' 48.32", 98° 37' 45.8" LO, Figura 1). Piedra Canteada tiene 632 has con una elevación que varía entre los 2753 y 3322 metros sobre el nivel del mar. El clima es templado sub húmedo, con una temperatura media anual entre 12 y 18° C, y la precipitación media anual fluctúa entre 700 y 1000mm (INEGI 2011). La vegetación dominante se compone por bosques de oyamel, encino y pino-encino, y presenta en menor proporción bosque de ciprés y áreas de pastizal inducido (INEGI 2011, Ramírez-Albores *et al.* 2014).

4.2 Ocupación

4.2.1 Historial de detección

Para estimar la ocupación, se elaboraron matrices de detección (1) y no detección (0) de las especies de búhos presentes en Piedra Canteada. Para ello se recorrieron tres trayectos lineales de aproximadamente 3km cada uno, donde se utilizó el método de llamados espontáneos (Enríquez y Rangel-Salazar 2001, Figura 1). Cada trayecto se dividió en diez estaciones o puntos separados cada 300m y se recorrieron caminando uno por noche y dos veces por mes en diferentes horarios (el primer horario fue de 8:00 pm a 12:00 am y el segundo horario de 12:00 am a 4:00 am) durante seis meses. Los meses de muestreo fueron febrero-abril, junio, agosto y noviembre de 2015.

El método de llamados espontáneos consiste en permanecer por diez minutos en cada estación o punto para registrar todos los individuos y especies de búhos que vocalicen o que sean vistas (Fuller y Mosher 1987). Para evitar contar a un individuo en más de una ocasión se estimó su ubicación aproximada por triangulación (Enríquez y Rangel-Salazar 2001). La triangulación se realizó con dos brújulas en dos puntos separados solamente para estimar la ubicación aproximada de los individuos. El tiempo de traslado entre estaciones fue de quince minutos aproximadamente. Los datos de campo se anotaron en hojas de registro (Anexo 1.1).

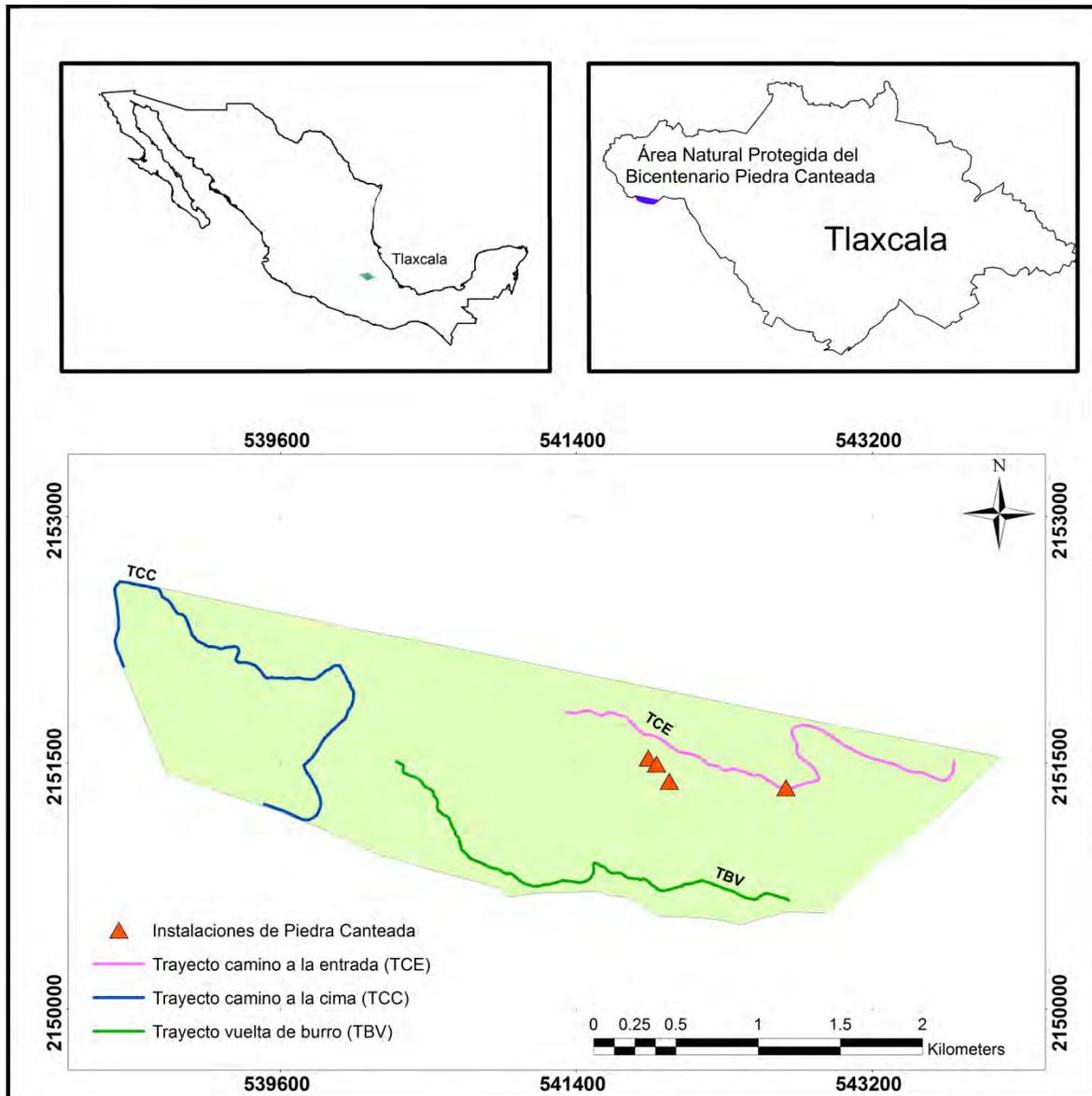


Figura 1. Polígono del Área Natural Protegida del Bicentenario Piedra Canteada en el Municipio de Nanacamilpa de Mariano Arista en el estado de Tlaxcala, México. Se muestran los tres trayectos establecidos en este estudio.

4.2.2 Índices de ocupación y probabilidades de detección

Para el cálculo de los índices de ocupación (Ψ) y probabilidad de detección (p) se usaron las matrices de detección y no detección (Mackenzie y Nichols 2004). La ocupación se consideró como la historia de detecciones o encuentros por especie por punto de muestreo y se calculó con el programa PRESENCE 5.5 con el modelo *single-species, single-season* [$\Psi(\cdot), p(\cdot)$], (modelo P constante) y con el modelo *single-species, single-season* [$\Psi(\cdot), p(t)$]

que estima la probabilidad de detección en cada repetición del muestreo (modelo P específica, Hines 2006). Para calcular si existe relación entre los índices de ocupación de cada modelo y de la probabilidad de detección del modelo P específica entre las especies de búhos, los índices se evaluaron con un modelo lineal generalizado (MLG) de la familia Gaussiana (Dobson 2002, R Core Team y contribuidores 2016a). Los detalles de las familias usadas en los MLG y los criterios para usarlas de acuerdo a la distribución de los datos se encuentran en el Anexo 1.2.

4.3 Uso de hábitat

Los hábitats disponibles se consideraron como los diferentes tipos de cobertura terrestre destinados para la conservación en Piedra Canteada (Enríquez y Rangel-Salazar 2007). Por tanto, para estimar el uso de hábitat, se realizó una comparación entre la frecuencia de la presencia de las especies de búhos en las diferentes coberturas terrestres presentes en el área de estudio con respecto a la disponibilidad de estas (Lane *et al.* 2001, Vázquez-Pérez *et al.* 2011). El tamaño del área de cada hábitat se estimó con un sistema de información geográfica (SIG/ARC GIS 10.2.1; ESRI 2011) y se diferenció de los otros por medio de cada tipo de cobertura vegetal presente en Piedra Canteada. Para delimitar los diferentes tipos de cobertura vegetal, se analizaron imágenes satelitales del 2014 de la vegetación del área de estudio (Digital Globe *et al.* 2016). Cada polígono de cobertura se diferenció analizando el color, la textura de la imagen satelital y complementándola con información colectada en campo. Considerando que cada tipo de cobertura de vegetación contiene recursos bióticos y abióticos diferentes para la adecuación de las especies, algunos autores consideran que la cobertura de vegetación es equiparable y representativa de un hábitat (Garshelis 2000). Por tanto, en este estudio se consideró al hábitat como cada tipo de cobertura vegetal presente en Piedra Canteada. Finalmente, la relación entre los hábitats disponibles y los lugares ocupados por cada especie de búho se estimará por medio de un análisis de Chi cuadrada (χ^2) con límites de Bonferroni del 95% realizado programa HABUSE (Byers *et al.* 1984).

4.3.1 Variables de la vegetación de los sitios ocupados

En cada sitio ocupado por un individuo de cada especie se midieron las variables de la vegetación dentro de parcelas cuadradas de 22x22m (tamaño determinado para vegetación de bosque, Ramírez 2006). Las parcelas estuvieron orientadas al norte magnético y el centro de cada parcela fue la ubicación aproximada del búho que se registró en ese lugar. En cada parcela se midieron variables estructurales de la vegetación, variables fisiográficas y del paisaje (Hays *et al.* 1981, Mosher *et al.* 1987, Enríquez y Rangel-Salazar 2007, Vázquez-Pérez *et al.* 2011, Rivera-Rivera *et al.* 2012; Tabla 4.1, Anexo 1.1). Además, para representar la magnitud de cada variable medida se realizó un resumen de los datos obtenidos en todas las parcelas, donde se muestra el promedio, la desviación estándar, y los valores máximos y mínimos. No obstante, para las variables binomiales (i.e. presencia [1], ausencia [0]), no se calculó el promedio, sino la proporción de las presencias (1) en todas las parcelas establecidas.

Tabla 4.1. Variables fisiográficas, estructurales y del paisaje medidas en los sitios ocupados por individuos de cada especie de búho en el Área Natural Protegida del Bicentenario Piedra Canteada (febrero-abril, junio, agosto y noviembre 2015).

VARIABLES	UNIDADES
Estructurales	
Promedio ¹ del diámetro a la altura del pecho (DAP) de los árboles*.	cm
Presencia de árboles* con un DAP > 30 cm	Presencia (1,0)
Presencia de árboles* con un DAP > 60 cm	Presencia (1,0)
Promedio ¹ de la altura de los árboles*.	m
Proporción de árboles vivos respecto al total de árboles* en la parcela.	-
Tipos de árboles	Pino, oyamel, encino, ciprés, madroño, otro
Proporción de cada tipo de árbol* con respecto al total de árboles en la parcela	-
Presencia de cada tipo de árbol (al menos un individuo) en la parcela	Presencia (1,0)
Número de árboles jóvenes (DAP< 30cm)	-
Número de árboles maduros (DAP>30cm)	-
Porcentaje de cobertura de dosel de cinco puntos.	%
Altura máxima del dosel	m
Promedio ² de tres valores de profundidad del mantillo	cm
Tipo de disturbio	0: No hay disturbio, 1: evidencia de incendio, 2: evidencia de tala, 3:evidencia de cultivos 4: evidencia de pastoreo
Fisiográficas	
Altitud con respecto al nivel del mar	msnm
Promedio ¹¹ de tres valores de la inclinación de la pendiente	°
Del Paisaje	
Distancia al camino frecuentemente transitado más cercano	m
Distancia a la fuente de agua más cercana	m
Distancia al área abierta más cercana	m
Distancia al asentamiento humano más cercano ³	m
Distancia al ecotono	m
Distancia al borde del bosque más cercano	m
Distancia a la parcelas de cultivo más cercana	m

*: Solo se consideró la vegetación arbórea (i.e. árboles con un DAP ≥ 10 cm, Ramírez 2006) 1: Promedio aritmético o recortado dependiendo de la naturaleza de los datos, 11: Promedio aritmético, 3: Se consideró asentamiento humano los sitios dentro y fuera de Piedra Canteada que tuvieran cuando menos una construcción y actividad humana frecuente.

Todos los registros de presencia de individuos de búhos en los puntos conformaron el total de datos de vegetación, donde la presencia de la especie de interés fue 1 donde fue registrada y 0 donde estuvo ausente pero otra especie pudo ser registrada. La relación entre

las variables de la vegetación y la presencia de las especies se analizó con un MLG de la familia Quasibinomial (R Core Team y contribuidores 2016a; Anexo 1.2).

4.4 Actividad vocal

En cada muestreo, se realizó un registro de la actividad vocal para cada una de las especies de búhos que vocalizaron en los dos horarios (primero: de 8:00 pm a 12:00 am y segundo: de 12:00 am a 4:00 am en horario de invierno). Cada lapso de tiempo de muestreo de 10 minutos en cada estación o punto de muestreo se consideró como un *momento de muestreo*. Para cada especie, en cada momento de muestreo se registró la hora en que vocalizó, la frecuencia de vocalización (0: no hubo vocalización, 1: esporádica [vocalizó en una o dos ocasiones y no volvió a vocalizar en por lo menos 10 minutos] ó 2: constante [vocalizó varias veces en un lapso de 10 minutos]; Anexo 1.1), y las distancias aproximadas desde los sitios de vocalización de cada búho (donde presentaron actividad vocal) hacia los individuos más cercanos de la misma especie y/o diferente especie, detectados en el mes correspondiente de muestreo. Esto permite evaluar la actividad vocal a lo largo de la noche madrugada y durante los meses de muestreo.

Para determinar si existe diferencia en las vocalizaciones (frecuencia de vocalización) de cada especie entre horarios y entre temporadas (secas: febrero-abril, lluvias: junio, agosto, noviembre), se realizó una prueba de Wilcoxon Rank-Sum (Wilcoxon 1945, Mann y Whitney 1947). Además, para evaluar si las vocalizaciones de cada especie presentaban variaciones entre meses, se realizó una prueba de Kruskal-Wallis (Kruskal y Wallis 1952). Por otro lado, la relación de la frecuencia de vocalización de una especie con la frecuencia de vocalización de otras especies se determinó con un MLG de la familia Quasipoisson para cada especie (Dobsin 2002). Además, la relación de las distancias aproximadas entre individuos y especies detectadas en el mes de muestreo se evaluó para cada especie con un MLG de la familia Quasibinomial (Dobsin 2002; Anexo 1.2).

4.4.1 Variables ambientales

En cada sitio o estación de muestreo se midieron nueve variables ambientales y un factor de origen antrópico (ruido e iluminación, Enríquez 1995; Tabla 4.2). Estas variables se midieron al inicio de cada momento de muestreo o a la mitad dependiendo de las condiciones ambientales (e.g. no siempre se pudo medir la posición de la luna en el horizonte al inicio cuando la nubosidad era densa). Finalmente para determinar si las variables ambientales influyeron en los patrones de la actividad vocal de las especies, se analizaron con un MLG de familia Quasipoisson o Poisson dependiendo de la distribución de los datos.

Tabla 4.2. Variables ambientales medidas en cada momento de muestreo en el Área Natural Protegida del Bicentenario Piedra Canteada (febrero-abril, junio, agosto y noviembre 2015).

VARIABLES AMBIENTALES	UNIDADES
Hora	Hora, minutos
Fase lunar	1: nueva 2: creciente 3:llena 4: menguante
Posición de la luna en el horizonte (PLH)	°
Iluminación nocturna	0: oscuridad total 1: se distinguen siluetas opacas 2: se distinguen características y pocos detalles 3: se ve con mucha claridad
Nubosidad	%
Precipitación	0: nada 1: baja 2: media 3: alta
Ruido ocasionado por el viento	0: no hay ruido, 1: sonido poco distinguible, 2: sonido claramente distinguible, 3: sonido fuerte con ruido ocasionado por el movimiento de la vegetación
Temperatura promedio en todo el trayecto	°C
Tiempo transcurrido desde la puesta del sol al momento de muestreo*	minutos
Tiempo restante para la salida del sol desde el momento de muestreo**	minutos
Ruido e iluminación de origen antrópico	0: Ausente 1: ruido y luces distantes provenientes de asentamientos humanos o transportes 2: ruido de vehículos y luces cercanas al trayecto 3: ruido y luces de vehículos estacionados o campamentos cercanos 4: evento turístico en las instalaciones de Piedra Canteada

*: Minutos que han transcurrido desde la hora de la puesta del sol hasta el momento en que un búho vocalizó.

** : Minutos que faltan para la hora de la salida del sol desde el momento en que un búho vocalizó.

Todos los MLG calculados fueron ajustados con un análisis de devianza de tipo II para determinar la existencia de interacciones entre las variables(R Core Team y contribuidores 2016b). El ajuste del MLG reporta los resultados de la prueba con una distribución de

Fisher o de χ^2 con valores positivos independientemente de si la relación entre variables es negativa, por lo que se indicó la naturaleza de la relación (positiva o negativa) cuando fue significativa. Además, se le denomina “relación”, cuando la probabilidad del análisis del MLG entre variables era ≤ 0.05 , y se le denominó “tendencia” o “tendencia no significativa” cuando la probabilidad era ($0.1 \geq P > 0.05$). En todos los demás análisis estadísticos solo las probabilidades ≤ 0.05 fueron consideradas significativas. Los análisis estadísticos se realizaron en el programa STATA 11.0 (StataCorp 2009) y el paquete estadístico R Commander 2.2-3 (Fox 2005).

5. Resultados

Durante los meses de febrero a abril, junio, agosto y noviembre de 2015 se realizaron 282 momentos de muestreo durante 28 noches en Piedra Canteada. En este periodo se detectaron cinco especies: *Tyto alba*, *Psiloscopus flammeolus*, *Megascops kennicottii*, *Bubo virginianus* y *Aegolius acadicus* de las cuales su detección varió a lo largo del periodo de muestreo (temporal) y en los diferentes puntos de conteo (espacial).

5.1 Ocupación

Considerando todas las detecciones observadas para cada especie de búhos en el Área Natural Protegida del Bicentenario Piedra Canteada, se encontró que algunas especies fueron más abundantes que otras (Figura 5.1). Por un lado, *T. alba*, *P. flammeolus*, *B. virginianus* y *A. acadicus* vocalizaron frecuentemente a lo largo de los tres trayectos durante las noches de muestreo, por lo que se consideraron como especies comunes. Por otro lado *M. kennicottii* fue rara, ya que no vocalizó con frecuencia en este estudio y sus detecciones se limitaron a un solo trayecto en pocos sitios.

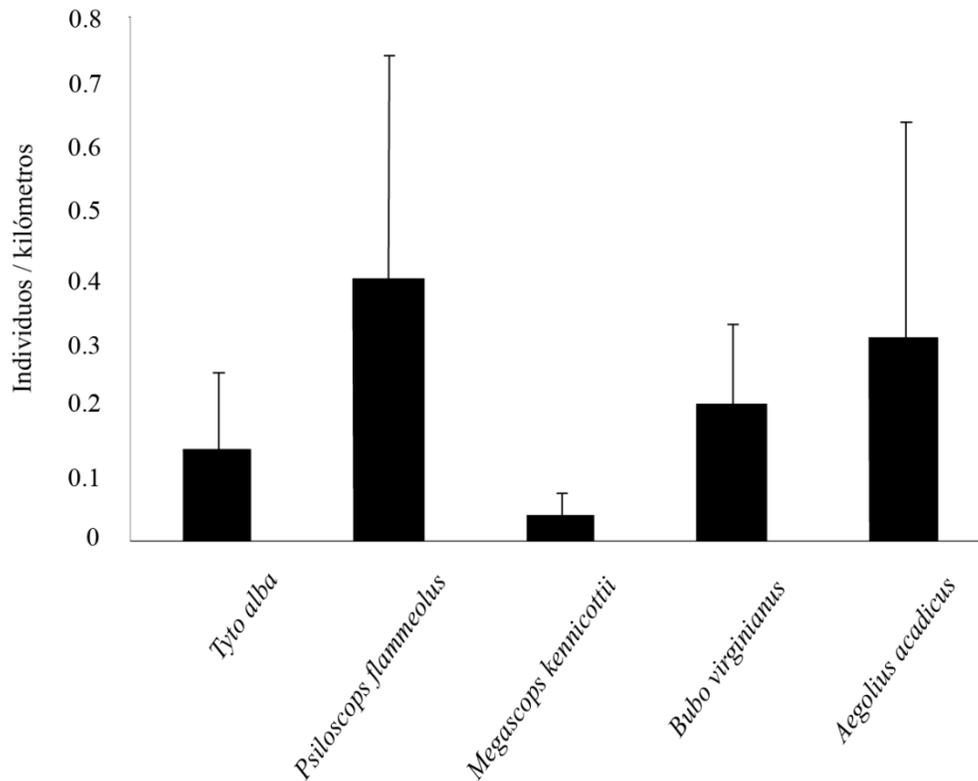


Figura 5.1. Abundancia relativa de cinco especies de búhos (individuos / kilómetro) en el Área Natural Protegida del Bicentenario Piedra Canteada (febrero-abril, junio, agosto y noviembre 2015). Las barras delgadas representan la desviación estándar.

En este estudio las especies con mayor abundancia también presentaron mayores valores de ocupación (valor de ocupación total en todo el estudio). Específicamente, *P. flammeolus*, *A. acadicus*, *B. virginianus* y *T. alba* fueron las especies con mayor ocupación, mientras que *M. kennicottii* tuvo el menor valor de ocupación (Tabla 5.1). En lo que respecta a la probabilidad de detección, los valores estimados fueron diferentes para cada especie. Por un lado, con el modelo P constante se estimó la probabilidad de detección total en todo el estudio para cada especie y se observó que las especies con mayor ocupación también presentaron una mayor probabilidad de detección (Tabla 5.1). Por otro lado, con el modelo P específica la probabilidad de detección varió en todas las especies en cada repetición del muestreo y esta no fue constante a lo largo del estudio (Tabla 5.2).

Tabla 5.1. Índices de ocupación (Ψ) y probabilidad de detección (p) de cinco especies de búhos estimados con un modelo de ocupación *single-species, single-season* [$\Psi(\cdot), p(\cdot)$] (modelo P constante) en el Área Natural Protegida del Bicentenario Piedra Canteada, Tlaxcala, México (febrero-abril, junio, agosto y noviembre 2015).

Especie	Ψ	$p \pm ES$
<i>Tyto alba</i>	0.36	0.05 \pm 0.02
<i>Psiloscoops flammeolus</i>	0.73	0.12 \pm 0.01
<i>Megascops kennicottii</i>	0.06	0.007 \pm 0.005
<i>Bubo virginianus</i>	0.46	0.08 \pm 0.02
<i>Aegolius acadicus</i>	0.63	0.11 \pm 0.02

ES: Error estándar

Tabla 5.2. Índices de ocupación (Ψ) y probabilidad de detección (p) en cada repetición del muestreo de cinco especies de búhos estimados con un modelo de ocupación *single-species, single-season* [$\Psi(\cdot), p(t)$] (modelo P específica) en el Área Natural Protegida del Bicentenario Piedra Canteada, Tlaxcala, México (febrero-abril, junio, agosto y noviembre 2015).

Ocupación y probabilidad de detección	Especies				
	TA	PF	MK	BV	AA
Ψ	0.36	0.73	0.06	0.46	0.63
$p1 \pm ES$	0 \pm 0	0.05 \pm 0.04	0 \pm 0	0.11 \pm 0.08	0.05 \pm 0.05
$p2 \pm ES$	-	-	-	-	-
$p3 \pm ES$	0 \pm 0	0.14 \pm 0.07	0 \pm 0	0.17 \pm 0.09	0 \pm 0
$p4 \pm ES$	0.24 \pm 0.14	0.2 \pm 0.09	0 \pm 0	0.11 \pm 0.08	0.1 \pm 0.07
$p5 \pm ES$	0 \pm 0	0.2 \pm 0.08	0 \pm 0	0.07 \pm 0.05	0 \pm 0
$p6 \pm ES$	0.05 \pm 0.05	0.27 \pm 0.1	1 \pm 7.2	0.03 \pm 0.04	0.05 \pm 0.05
$p7 \pm ES$	0.04 \pm 0.04	0 \pm 0	0.43 \pm 1.82	0.11 \pm 0.07	0.03 \pm 0.03
$p8 \pm ES$	0.08 \pm 0.06	0 \pm 0	0 \pm 0	0.03 \pm 0.04	0.07 \pm 0.05
$p9 \pm ES$	0 \pm 0	0 \pm 0	0 \pm 0	0.11 \pm 0.08	0.27 \pm 0.11
$p10 \pm ES$	0 \pm 0	0 \pm 0	0 \pm 0	0 \pm 0	0.19 \pm 0.1
$p11 \pm ES$	0.16 \pm 0.1	0.16 \pm 0.07	0 \pm 0	0.07 \pm 0.05	0.3 \pm 0.3
$p12 \pm ES$	0.08 \pm 0.06	0.3 \pm 0.09	0 \pm 0	0.03 \pm 0.04	0.22 \pm 0.09

TA: *Tyto alba*, PF: *Psiloscops flammeolus*, MK: *Megascops kennicottii*, BV: *Bubo virginianus*, AA: *Aegolius acadicus*, ES: Error estándar, p: probabilidad de detección en cada repetición del muestreo.

5.1.1 Relación entre los índices de ocupación

Cada modelo de ocupación estimó un conjunto de índices de ocupación (valores derivados de la ocupación para cada uno de los puntos de conteo) para cada especie de búho. Esto permitió conocer un valor estimado de ocupación puntual en cada punto de conteo en el

área de estudio. Por una parte, con el modelo P constante, se analizó la relación entre los índices de ocupación de tres especies (*T. alba*, *B. virginianus* y *A. Acadicus*) y solamente los índices de ocupación de *B. virginianus* y *A. acadicus* mostraron una relación positiva de ambas partes (Tabla 5.3, Anexo 2.1); esto es que los sitios donde una especie presenta mayor ocupación, la otra también. Por otro lado, el análisis de la relación de los índices de ocupación para las especies *P. flammeolus* y *M. kennicottii* no se realizó, ya el modelo de ocupación P constante estimó índices homogéneos en cada punto de conteo para estas especies. Esto es que la ocupación fue igual en cada punto de conteo, por lo que no existió variación. Finalmente, el análisis de la relación entre los índices de ocupación de las especies estimados con el modelo P específica solo mostró una relación positiva de ambas partes entre *B. virginianus* y *A. acadicus* (Tabla 5.4, Anexo 2.1).

Tabla 5.3. Relación entre los índices de ocupación (modelo P constante) para cinco especies de búhos en el Área Natural Protegida del Bicentenario Piedra Canteada, Tlaxcala, México (febrero-abril, junio, agosto y noviembre 2015).

Especie	TA	BV	AA
		TA-BV	TA-AA
<i>Tyto alba</i> (TA)		$\chi^2_1 = 0.002$ P= 0.96	$\chi^2_1 = 0.0004$ P=0.98
	BV-TA		BV-AA*
<i>Bubo virginianus</i> (BV)	$F_{1,28} = 0.9$ P= 0.34		$F_{1,28} = 14.67$ P= 0.0006
	AA-TA	AA-BV*	
<i>Aegolius acadicus</i> (AA)	$F_{1,28} = 0.17$ P=0.67	$F_{1,28} = 14.67$ P= 0.0006	

F: Modelo lineal generalizado (de la familia Gaussiana, y ajustado con un análisis de devianza), χ^2 : Modelo lineal generalizado (de la familia Poisson, y ajustado con un análisis de devianza), P: Probabilidad, *: Relación positiva significativa.

Tabla 5.4. Relación entre los índices de ocupación (modelo P específica) de cinco especies de búhos en el Área Natural Protegida del Bicentenario Piedra Canteada, Tlaxcala, México (febrero-abril, junio, agosto y noviembre 2015).

Especie	TA	PF	MK	BV	AA
<i>Tyto alba</i> (TA)		TA-PF $\chi^2_{1}= 0.00005$ P=0.99	TA-MK $\chi^2_{1}= 0.04$ P=0.83	TA-BV $\chi^2_{1}= 0.02$ P=0.87	TA-AA $\chi^2_{1}= 0.88$ P=0.91
	<i>Psiloscops flammeolus</i> (PF)	PF-TA $\chi^2_{1}= 0.0000008$ P=0.99		PF-MK $\chi^2_{1}= 0.0002$ P=0.99	PF-BV $\chi^2_{1}= 0.0001$ P=0.98
<i>Megascops kennicottii</i> (MK)		MK-TA $F_{1,28}= 4.17$ P=0.06	MK-PF $F_{1,28}= 1.41$ P=0.24		MK-BV $F_{1,28}= 3.07$ P=0.09
	<i>Bubo virginianus</i> (BV)	BV-TA $F_{1,28}= 1$ P=0.3	BV-PF $F_{1,28}= 0.48$ P=0.49	BV-MK $F_{1,28}= 3.07$ P=0.09	
<i>Aegolius acadicus</i> (AA)		AA-TA $F_{1,28}= 0.1$ P=0.16	AA-PF $F_{1,28}= 0.14$ P=0.7	AA-MK $F_{1,28}= 1.35$ P=0.25	AA-BV* $F_{1,28}= 13.22$ P=0.001

F: Modelo lineal generalizado (de la familia Gaussiana, y ajustado con un análisis de devianza), χ^2 : Modelo lineal generalizado (de la familia Poisson, y ajustado con un análisis de devianza), P: Probabilidad, *: Relación positiva significativa.

5.1.2 Relación entre las probabilidades de detección de las especies

El modelo P específica estimó un valor de probabilidad de detección para cada especie y cada repetición del muestreo (N=11), por lo que fue usado para estimar la relación existente entre las probabilidades de detección de cada especie. No obstante, ninguna especie presentó relación entre sus índices de probabilidad de detección (Tabla 5.5). Esto indica que la probabilidad de detección estimada de cualquiera de las especies de búhos no presenta influencia sobre la probabilidad de otras.

Tabla 5.5 Relación entre las probabilidades de detección (modelo P específica) de cinco especies de búhos en el Área Natural Protegida del Bicentenario Piedra Canteada, Tlaxcala, México (febrero-abril, junio, agosto y noviembre 2015).

Especies	TA	PF	MK	BV	AA
<i>Tyto alba</i> (TA)		TA-PF F _{1,10} =1.49 P=0.25	TA-MK F _{1,9} =0.02 P=0.87	TA-BV F _{1,9} =0.001 P=0.97	TA-AA F _{1,9} =0.86 P=0.37
<i>Psiloscoptes flammeolus</i> (PF)	PF-TA F _{1,10} =1.49 P=0.25		PF-MK F _{1,9} =0.71 P=0.41	PF-BV F _{1,9} =0.07 P=0.78	PF-AA F _{1,9} =0.004 P=0.94
<i>Megascops kennicottii</i> (MK)	MK-TA $\chi^2_1=0.37$ P=0.53	MK-PF $\chi^2_1=1.05$ P=0.30		MK-BV $\chi^2_1=0.32$ P=0.56	MK-AA F _{1,9} =0.9 P=0.36
<i>Bubo virginianus</i> (BV)	BV-TA $\chi^2_1=0.54$ P=0.45	BV-PF $\chi^2_1=0.39$ P=0.53	BV-MK $\chi^2_1=0.13$ P=0.70		BV-AA $\chi^2_1=0.29$ P=0.58
<i>Aegolius acadicus</i> (AA)	AA-TA F _{1,9} =0.86 P=0.37	AA-PF F _{1,9} =0.004 P=0.94	AA-MK F _{1,9} =0.9 P=0.36	AA-BV F _{1,9} =1.04 P=0.33	

F: Modelo lineal generalizado (de la familia Gaussiana, y ajustado con un análisis de devianza), χ^2 : Modelo lineal generalizado (de la familia Poisson, y ajustado con un análisis de devianza), P: Probabilidad.

5.2 Uso de hábitat de las especies de búhos

5.2.1 Presencia de los búhos en los diferentes hábitats

En Piedra Canteada se diferenciaron cinco hábitats (tipos de cobertura vegetal, Figura 5.2). Cada hábitat presenta variación en el tamaño de área y por lo tanto en proporción. Específicamente el bosque de encino abarca aproximadamente el 44.45% de Piedra Canteada; el de oyamel el 31.96%; el de pino-encino el 19.68%; el de ciprés el 3.03% y los pastizales inducidos el 0.88%. Sin embargo, no todas las especies de búhos utilizaron todos los hábitats disponibles.

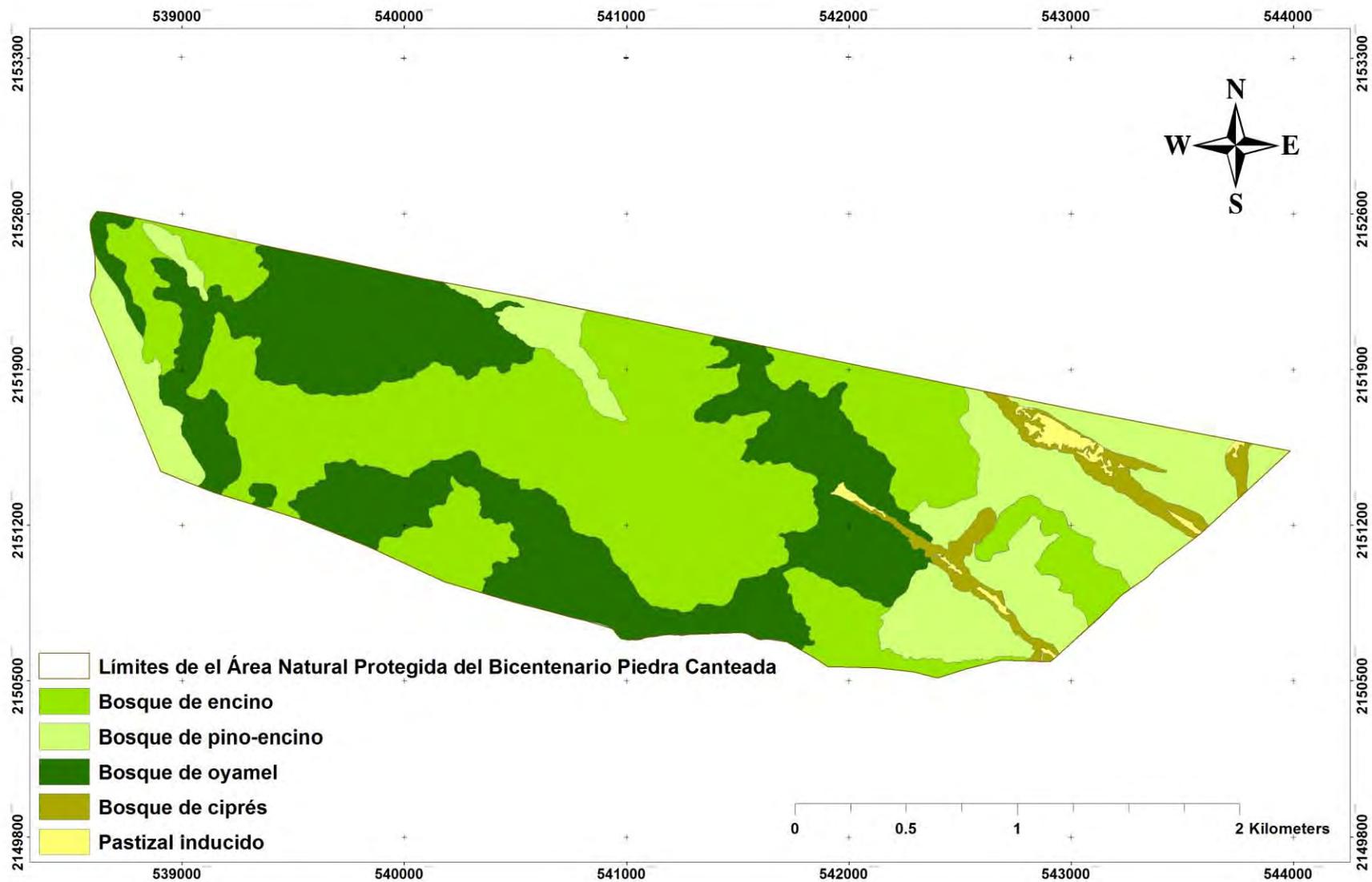


Figura 5.2 Tipos de cobertura vegetal en el Área Natural Protegida del Bicentenario Piedra Canteada, Municipio de Nanacamilpa de Mariano Arista, Tlaxcala, México.

Las especies que usaron un mayor número de hábitats fueron *B. virginianus* y *A. acadicus*, las cuales se registraron en cuatro de los cinco tipos de hábitat (bosques de encino, pino-encino, oyamel y ciprés). Por otro lado, *T. alba* y *P. flammeolus* usaron tres hábitats, que fueron bosque de encino, pino-encino y oyamel. *Megascops kennicottii* solamente usó el bosque de encino. El pastizal inducido no fue utilizado por ninguna de estas especies.

5.2.2.1 Uso de hábitat de las especies de búhos

El uso de hábitat de las especies de búhos varió en este estudio. *Tyto alba* y *P. flammeolus* usaron en menor proporción el bosque de encino, y en igual proporción a lo disponible el bosque de pino-encino y el de oyamel (Tabla 5.6). Así mismo, *M. kennicottii* solo usó el bosque de encino en la misma proporción a su disponibilidad. Por otro lado, *B. virginianus* y *A. acadicus* usaron el bosque de ciprés en mayor proporción a lo disponible, mientras que en los hábitats de bosque de encino y de oyamel el uso fue menor a los disponible. No obstante, ambas especies también usaron el bosque de pino-encino, pero *B. virginianus* lo usó en mayor proporción a lo disponible mientras que *A. acadicus* en menor proporción.

Tabla 5.6. Proporción del uso de hábitat de cinco especies de búhos en el Área Natural Protegida del Bicentenario Piedra Canteada, Tlaxcala, México (febrero-abril, junio, agosto y noviembre 2015).

Hábitats disponibles en:	Proporción del hábitat disponible	Proporción del hábitat usado por las especies				
		TA	PF	MK	BV	AA
Bosque de encino	0.44	0.13 ⁽⁻⁾	0.27 ⁽⁻⁾	1.00 ⁽⁼⁾	0.20 ⁽⁻⁾	0.28 ⁽⁻⁾
	IC	(0.00-0.43)	(0.03-0.52)	(1.00-1.00)	(0.00-0.53)	(0.01-0.55)
Bosque de oyamel	0.32	0.38 ⁽⁼⁾	0.50 ⁽⁼⁾	0	0.10 ⁽⁻⁾	0.22 ⁽⁻⁾
	IC	(0.00-0.82)	(0.23-0.78)	(0.00-0.03)	(0.00-0.34)	(0.00-0.48)
Bosque de pino-encino	0.20	0.50 ⁽⁼⁾	0.23 ⁽⁼⁾	0	0.60⁽⁺⁾	0.11 ⁽⁻⁾
	IC	(0.05-0.96)	(0.00-0.46)	(0.00-0.03)	(0.20-0.99)	(0.00-0.30)
Bosque de ciprés	0.03	0	0	0	0.10⁽⁺⁾	0.39⁽⁺⁾
	IC	(0.00-0.01)	(0.00-0.01)	(0.00-0.03)	(0.00-0.34)	(0.09-0.67)
Pastizal inducido	0.01	0	0	0	0.00	0.00
	IC	(0.00-0.01)	(0.00-0.01)	(0.00-0.03)	(0.00-0.01)	(0.00-0.01)
χ^2		5.94	4.64	1.25	12.82	79.77
P		0.2	0.32	0.86	0.01	<0.0001

TA: *Tyto alba*, PF: *Psiloscops flammeolus*, MK: *Megascops kennicottii*, BV: *Bubo virginianus*, AA: *Aegolius acadicus*, IC: Intervalos de confianza con límites de Bonferroni del 95%, χ^2 : Estadístico de prueba, P: Probabilidad, (+): Uso de hábitat mayor a lo disponible, (=): Uso de hábitat igual a lo disponible, (-): Uso de hábitat menor a lo disponible.

5.2.2.2 Uso de hábitat de las especies de búhos en la temporada de secas y lluvias

El análisis del uso de hábitat de las especies en cada temporada (secas, lluvias), mostró que el uso fue similar en algunos hábitats, mientras que en otros varió entre especies y temporadas. Por un lado, cada especie (excepto *M. kennicottii*) usó por lo menos un hábitat en cada temporada en menor o igual proporción a lo disponible (Tabla 5.7), mientras que solo dos especies usaron un hábitat en mayor proporción en la temporada de lluvias. Específicamente en la temporada de lluvias *B. virginianus* usó en mayor proporción a lo disponible el bosque de pino-encino y *A. acadicus* el de ciprés.

Tabla 5.7. Proporción del uso de hábitat en dos temporadas (secas: febrero-abril y lluvias: junio, agosto y noviembre) de cinco especies de búhos en el Área Natural Protegida del Bicentenario Piedra Canteada, Tlaxcala, México 2015.

Hábitats disponibles en :	Proporción del hábitat disponible	Proporción del hábitat usado por las especies					
		TA	PF	MK	BV	AA	
Temporada de secas							
Bosque de encino	0.44		0	0.23 ⁽⁻⁾	--	0.40 ⁽⁻⁾	1.00 ⁽⁼⁾
		IC	(0.00-0.01)	(0.00-0.53)	--	(0.00-0.96)	(1.00-1.00)
Bosque de oyamel	0.32		0.25 ⁽⁻⁾	0.46 ⁽⁼⁾	--	0	0
		IC	(0.00-0.80)	(0.11-0.82)	--	(0.00-0.01)	(0.00-0.03)
Bosque de pino-encino	0.20		0.75 ⁽⁼⁾	0.31 ⁽⁼⁾	--	0.40 ⁽⁼⁾	0
		IC	(0.19-1.31)	(0.00-0.64)	--	(0.00-0.96)	(0.00-0.03)
Bosque de ciprés	0.03		0	0	--	0.20 ⁽⁼⁾	0
		IC	(0.00-0.01)	(0.00-0.01)	--	(0.00-0.66)	(0.00-0.03)
Pastizal inducido	0.01		0	0	--	0	0
		IC	(0.00-0.01)	(0.00-0.01)	--	(0.00-0.01)	(0.00-0.03)
χ^2			8.2	4.64	--	7.52	1.25
P			0.08	0.32	--	0.1	0.86
Temporada de lluvias							
Bosque de encino	0.44		0.25 ⁽⁻⁾	0.33 ⁽⁻⁾	1.00 ⁽⁼⁾	0.00	0.24 ⁽⁻⁾
		IC	(0.00-0.81)	(0.00-0.74)	(1.00-1.00)	(0.00-0.01)	(0.00-0.50)
Bosque de oyamel	0.32		0.50 ⁽⁼⁾	0.56 ⁽⁼⁾	0	0.20 ⁽⁻⁾	0.24 ⁽⁻⁾
		IC	(0.00-1.14)	(0.13-0.98)	(0.00-0.03)	(0.00-0.66)	(0.00-0.50)
Bosque de pino-encino	0.20		0.25 ⁽⁼⁾	0.11 ⁽⁻⁾	0	0.80⁽⁺⁾	0.12 ⁽⁻⁾
		IC	(0.00-0.81)	(0.00-0.38)	(0.00-0.03)	(0.34-1.26)	(0.00-0.32)
Bosque de ciprés	0.03		0	0	0	0	0.41⁽⁺⁾
		IC	(0.00-0.01)	(0.00-0.01)	(0.00-0.03)	(0.00-0.01)	(0.10-0.72)
Pastizal inducido	0.01		0	0	0	0	0
		IC	(0.00-0.01)	(0.00-0.01)	(0.00-0.03)	(0.00-0.01)	(0.00-0.01)
χ^2			0.95	2.49	1.25	11.86	85.33
P			0.91	0.64	0.86	0.01	<0.0001

TA: *Tyto alba*, PF: *Psiloscops flammeolus*, MK: *Megascops kennicottii*, BV: *Bubo virginianus*, AA: *Aegolius acadicus*, IC: Intervalos de confianza con límites de Bonferroni del 95%, χ^2 : Estadístico de prueba, P: Probabilidad, (+): Uso de hábitat mayor a lo disponible, (=): Uso de hábitat igual a lo disponible, (-): Uso de hábitat menor a lo disponible.

5.3 Variables de la vegetación de los sitios donde se registraron los individuos

En total se establecieron 53 parcelas para medir vegetación en los sitios donde se registraron los individuos de las especies de búho. Las parcelas se ubicaron en cuatro tipos de cobertura vegetal, las cuales fueron bosque de encino, bosque de pino-encino, bosque de oyamel y bosque de ciprés. Asimismo, en Piedra Canteada se registraron cinco grupos de árboles comunes (madroños [*Arbutus xalapensis*], pinos [*Pinus sp.*], encinos [*Quercus sp.*], oyameles [*Abies sp.*] y cipreses [*Juniperus sp.*]), aunque la presencia de cada grupo no siempre se registró en todas las parcelas. Finalmente con la información de todas las parcela se calculó el resumen de 22 variables estructurales, 2 fisiográficas y 7 del paisaje (Tabla 5.8). Pero la variable de la presencia de árboles con un diámetro a la altura del pecho (DAP) $\geq 30\text{cm}$ en la parcela no se consideró para los análisis de relación con la presencia de los búhos, ya que estos árboles se encontraron en todas las parcelas establecidas.

Tabla 5.8. Variables estructurales, fisiográficas de la vegetación y del paisaje de 53 parcelas de 22x22 m en el Área Natural Protegida del Bicentenario Piedra Canteada.

Variablen	Promedio	DS	Valor máximo	Valor mínimo	N
Estructurales					
Diámetro a la altura del pecho (DAP)	24.34	±7.93	50.85	13.39	53
Presencia de árboles con un DAP ≥ 60cm (B)	0.70 ^b	-	1.00	0.00	53
Promedio de la altura de los árboles	20.07	±8.59	42.13	6.11	53
Proporción de árboles vivos en la parcela	0.98	±0.03	1.00	0.85	53
<u>Proporción en la parcela de:</u>					
Madroño	0.01	±0.04	0.21	0.00	53
Encino	0.34	±0.31	0.95	0.00	53
Pino	0.26	±0.31	1.00	0.00	53
Oyamel	0.22	±0.31	0.96	0.00	53
Ciprés	0.12	±0.30	1.00	0.00	53
<u>Presencia en la parcela de(B):</u>					
Madroño	0.16 ^b	-	1.00	0.00	53
Encino	0.71 ^b	-	1.00	0.00	53
Pino	0.81 ^b	-	1.00	0.00	53
Oyamel	0.45 ^b	-	1.00	0.00	53
Ciprés	0.22 ^b	-	1.00	0.00	53
Número de árboles jóvenes	32.58	±20.69	99.00	4.00	53
Número de árboles maduros	5.17	±3.20	15.00	1.00	53
Proporción de árboles vivos en la parcela	0.99	±0.03	1.00	0.85	53
Altura máxima del dosel	44.17	±17.45	86.58	7.51	53
Cobertura del dosel	69.83	±16.68	93.20	26.40	53

DS: Desviación estándar, N: Número de observaciones. (B): Variable binomial, b: Proporción de la presencia (1) de la variable en las parcelas medidas.

Tabla 5.8. Continuación

VARIABLES	Promedio	DS	Valor máximo	Valor mínimo	N
Tipo de disturbio	2.18	±0.89	4	0.00	53
Promedio de la profundidad del mantillo	7.22	±3.61	20	1.3	53
Fisiográficas					
Altitud	2904.64	±155.18	3311	2753	53
Promedio de la inclinación de la pendiente	15.82	±7.28	31	1.73	53
Del paisaje					
Distancia al camino frecuentemente transitado más cercano	117.21	±161.38	1026.72	0.00	53
Distancia a la fuente de agua más cercana	746.96	±734.99	2902.41	76.22	53
Distancia al área abierta más cercana	157.68	±133.58	528.55	0.00	53
Distancia al asentamiento humano más cercano	813.27	±806.04	2815.56	16.19	53
Distancia al ecotono	50.13	±48.13	202.79	1.13	53
Distancia al borde del bosque más cercano	1780.78	±974.96	3777.03	481.15	53
Distancia a la parcela de cultivo más cercana	1700.36	±939.00	3495	194.82	53

DS: Desviación estándar, N: Número de observaciones.

Los análisis de las variables estructurales de la vegetación mostraron que la presencia de tres especies de búhos se relacionó con al menos dos variables estructurales de la vegetación. Por una parte, la presencia de *P. flammeolus* fue mayor en aquellos sitios con un dosel más alto, más cerrado y con menor disturbio en la cobertura vegetal (Tabla 5.9, Anexo 2.2). Por otro lado, la presencia de *B. virginianus* estuvo asociada a los sitios con menor cantidad de árboles maduros y que en promedio tienen menor DAP. Así mismo, la presencia de *A. acadicus* estuvo asociada a los sitios que tienen menor cantidad de árboles juveniles, menor cobertura de dosel y poca profundidad del mantillo. Finalmente, para *M.*

kennicottii solo se pudieron medir variables de la vegetación en una sola parcela, por lo que no se consideró para este análisis.

Tabla 5.9. Relación entre la presencia de cuatro especies de búhos con las variables estructurales de la vegetación en el Área Natural Protegida del Bicentenario Piedra Canteada, Tlaxcala, México.

Variables estructurales de la vegetación	Especies de búhos			
	TA	PF	BV	AA
Promedio del diámetro a la altura del pecho (DAP)	F _{1,51} = 0.75 P= 0.24 X̄=26.73±12.7	F _{1,51} = 0.29 P= 0.59 X̄=25.07±6.5	F_{1,51}= 4.37** P= 0.04 X̄=20.11±5.5	F _{1,51} = 0.16 P= 0.68 X̄=25.09±8.5
Presencia de árboles con un DAP≥60cm	F _{1,51} = 1.54 P= 0.21 Proporción (Prop) = 0.87	F _{1,51} = 0.15 P= 0.69 Prop= 0.66	F _{1,51} = 0.32 P= 0.56 Prop= 0.77	F _{1,51} = 0.26 P= 0.61 Prop= 0.64
Promedio de la altura de los árboles	F _{1,51} = 1.29 P= 0.26 X̄=23.37±10.5	F _{1,51} = 3.09 ⁺ P= 0.08 X̄=22.64±8.1	F_{1,51}= 9.84** P= 0.002 X̄=13.63±5.1	F _{1,51} = 0.31 P= 0.57 X̄=18.97±8.5
Número de árboles juveniles	F _{1,51} = 0.46 P= 0.5 X̄=28.12±17.0	F _{1,51} = 2.71 P= 0.1 X̄=38.42±19.9	F _{1,51} = 0.62 P= 0.43 X̄=37.77±31.0	F_{1,51}= 5.28** P= 0.02 X̄=22.78±12.7
Número de árboles maduros	F _{1,51} = 0.16 P= 0.68 X̄=4.75±3.2	F _{1,51} = 1.81 P= 0.18 X̄=5.90±2.7	F_{1,51}= 5.57** P= 0.02 X̄=3.22±1.7	F _{1,51} = 0.83 P= 0.36 X̄=5.85±4.1
Proporción de árboles vivos	F _{1,51} = 1.86 P= 0.17 Prop = 0.99	F _{1,51} = 1.7 P= 0.19 Prop= 0.97	F _{1,51} = 0.94 P= 0.33 Prop= 0.97	F _{1,51} = 2.64 P= 0.11 Prop= 0.97
Altura máxima del dosel	F _{1,51} = 0.07 P= 0.78 X̄=42.61±13.4	F_{1,51}= 4.03* P= 0.04 X̄=50.02±15.45	F _{1,51} = 0.3 P= 0.58 X̄=41.21±20.9	F _{1,51} = 1.42 P= 0.23 X̄=39.37±19.33
Porcentaje de la cobertura del dosel	F _{1,51} = 0.04 P= 0.84 X̄=68.72±15.0	F_{1,51}= 6.7* P= 0.01 X̄=76.82±13.4	F _{1,51} = 0.4 P= 0.52 X̄=66.53±18.0	F_{1,51}= 4.53** P= 0.03 X̄=61.46±18.6

TA: *Tyto alba*, PF: *Psilosops flammeolus*, MK: *Megascops kennicottii*, BV: *Bubo virginianus*, AA: *Aegolius acadicus*, F: Estadístico de prueba de un modelo lineal generalizado (de la familia Quasibinominal, y ajustado con un análisis de devianza), P: Probabilidad, *: Relación positiva significativa, **: Relación negativa significativa, X̄= Promedio de los valores registrados para cada variable por especie con (±) su desviación estándar.

Tabla 5.9. Continuación.

Variables estructurales de la vegetación	Especies de búhos			
	TA	PF	BV	AA
Promedio de la profundidad del mantillo	$F_{1,51} = 0.37$	$F_{1,51} = 3.23$	$F_{1,51} = 2.38$	$F_{1,51} = 10.93^{**}$
	$P = 0.54$	$P = 0.07$	$P = 0.12$	$P = 0.001$
	$\bar{X} = 6.52 \pm 2.54$	$\bar{X} = 8.32 \pm 3.9$	$\bar{X} = 9.0 \pm 3.80$	$\bar{X} = 4.77 \pm 2.29$
Tipo de disturbio en la cobertura vegetal y uso de suelo.	$F_{1,51} = 0.01$	$F_{1,51} = 6.97^{**}$	$F_{1,51} = 0.64$	$F_{1,51} = 3.23$
	$P = 0.89$	$P = 0.01$	$P = 0.42$	$P = 0.07$
	$\bar{X} = 2.25 \pm 0.70$	$\bar{X} = 1.80 \pm 0.87$	$\bar{X} = 2.44 \pm 0.88$	$\bar{X} = 2.57 \pm 0.93$

TA: *Tyto alba*, PF: *Psilosops flammeolus*, MK: *Megascops kennicottii*, BV: *Bubo virginianus*, AA: *Aegolius acadicus*, F: Estadístico de prueba de un modelo lineal generalizado (de la familia Quasibinominal, y ajustado con un análisis de devianza), P: Probabilidad, *: Relación positiva significativa, **: Relación negativa significativa, \bar{X} = Promedio de los valores registrados para cada variable por especie con (\pm) su desviación estándar.

5.3. 2 Presencia y proporción de los diferentes grupos de árboles presentes en los sitios de presencia de búhos

La información del análisis de relación de la presencia (por lo menos un individuo en la parcela) y proporción de los grupos de árboles en la parcela con la presencia de los búhos mostró que tres especies se relacionaron con cuatro grupo de árboles. En el caso de *P. flammeolus* su presenciase encontró asociada a los sitios (i.e. parcelas) donde había árboles de encino, pero así mismo evitó los sitios con presencia de cipreses (Tabla 5.10, Anexo 2.3). Por otro lado, la presencia de *B. virginianus* estuvo asociada a los sitios sin presencia de madroños y con poca o nula cantidad de oyameles. Finalmente la presencia de *A. acadicus* se asoció a los lugares con una mayor cantidad de cipreses (i.e. bosque de ciprés), y con una menor cantidad de encinos.

Tabla 5.10. Relación entre la presencia de cuatro especies de búhos con la presencia y proporción de los diferentes grupos de árboles en las parcelas establecidas en el Área Natural Protegida del Bicentenario Piedra Canteada, Tlaxcala, México.

Variables estructurales de la vegetación				
	TA	PF	BV	AA
Presencia en la parcela de:				
Madroño	F _{1,51} = 0.13 P= 0.71 Prop=0.13	F _{1,51} = 1.08 P= 0.3 Prop=0.24	F_{1,51}= 4.29** P= 0.04 Prop=0.0	F _{1,51} = 0.24 P= 0.62 Prop=0.21
Encino	F _{1,51} = 0.36 P= 0.55 Prop=0.63	F_{1,51}= 6.46* P= 0.01 Prop=0.90	F _{1,51} = 0.12 P= 0.72 Prop=0.67	F_{1,51}= 4** P= 0.05 Prop=0.50
Pino	F _{1,51} = 0.26 P= 0.61 Prop=0.89	F _{1,51} = 0.00007 P= 0.97 Prop=0.81	F _{1,51} = 0.45 P= 0.5 Prop=0.89	F _{1,51} = 1.05 P= 0.3 Prop=0.71
Oyamel	F _{1,51} = 0.22 P= 0.63 Prop=0.38	F_{1,51}= 9.47* P= 0.003 Prop=0.71	F _{1,51} = 2.37 P= 0.12 Prop=0.23	F _{1,51} = 2.12 P= 0.15 Prop=0.29
Ciprés	F _{1,51} = 0.59 P= 0.44 Prop=0.13	F_{1,51}= 17.86** P= 0.00009 Prop=0.0	F _{1,51} = 0.63 P= 0.42 Prop=0.34	F_{1,51}= 7.14* P= 0.01 Prop=0.50
Proporción en la parcela de:				
Madroño	F _{1,51} = 1.14 P= 0.28 $\bar{X}=0.003\pm 0.008$	F _{1,51} = 1.13 P= 0.29 $\bar{X}=0.02\pm 0.05$	F_{1,51}= 4.29** P= 0.04 $\bar{X}=0.0\pm 0.0$	F _{1,51} = 0.28 P= 0.59 $\bar{X}=0.02\pm 0.05$
Encino	F _{1,51} = 0.8 P= 0.37 $\bar{X}=0.26\pm 0.33$	F _{1,51} = 3.45 P= 0.06 $\bar{X}=0.45\pm 0.29$	F _{1,51} = 0.1 P= 0.74 $\bar{X}=0.32\pm 0.31$	F _{1,51} = 1.29 P= 0.26 $\bar{X}=0.27\pm 0.36$
Pino	F _{1,51} = 1.6 P= 0.21 $\bar{X}=0.40\pm 0.43$	F _{1,51} = 1.06 P= 0.3 $\bar{X}=0.21\pm 0.31$	F _{1,51} = 1.18 P= 0.28 $\bar{X}=0.37\pm 0.24$	F _{1,51} = 1.21 P= 0.27 $\bar{X}=0.19\pm 0.28$
Oyamel	F _{1,51} = 0.35 P= 0.55 $\bar{X}=0.29\pm 0.41$	F _{1,51} = 3.13 P= 0.08 $\bar{X}=0.32\pm 0.30$	F_{1,51}= 7.08** P= 0.01 $\bar{X}=0.03\pm 0.07$	F _{1,51} = 0.54 P= 0.36 $\bar{X}=0.18\pm 0.34$
Ciprés	F _{1,51} = 3.03 P= 0.08 $\bar{X}=0.007\pm 0.02$	F_{1,51}= 17.86** P= 0.00009 $\bar{X}=0.0\pm 0.0$	F _{1,51} = 0.47 P= 0.51 $\bar{X}=0.20\pm 0.36$	F_{1,51}= 8.94* P= 0.004 $\bar{X}=0.35\pm 0.44$

TA: *Tyto alba*, PF: *Psiloscops flammeolus*, MK: *Megascops kennicottii*, BV: *Bubo virginianus*, AA: *Aegolius acadicus*, F: Modelo lineal generalizado (de la familia Quasibinomial, y ajustado con un análisis de devianza), P: Probabilidad, *: Relación positiva significativa, **: Relación negativa significativa, Prop: Proporción de la presencia (1) de cada grupo de árbol de las parcelas donde se registró la especie, \bar{X} = Promedio de los valores registrados de la proporción del grupo de árbol en las parcelas donde se registró la especie \pm :desviación estándar del promedio.

5.3.3 Variables fisiográficas de la vegetación

Con respecto a las variables fisiográficas, estas tuvieron influencia con al menos dos variables sobre la presencia de tres especies de búhos. Por una parte, la presencia de *P. flammeolus* se asoció a los sitios más altos y con una pendiente más pronunciada en Piedra Canteada (Tabla 5.11, Anexo 2.4). Pero también se asoció a los sitios más alejados del borde del bosque y de las áreas de cultivo. Para *B. virginianus* su presencia suele estar asociada a los sitios con menor altitud y más cercanos al borde del bosque y áreas de cultivo. Por otro lado, la presencia de *A. acadicus* se encontró asociada a los sitios más cercanos a los cultivos.

Tabla 5.11. Relación entre la presencia de cuatro especies de búhos con las variables fisiográficas de la vegetación y del paisaje en el Área Natural Protegida del Bicentenario Piedra Canteada, Tlaxcala, México.

VARIABLES	TA	PF	BV	AA
Fisiográficas				
Altitud	F _{1,51} = 1.07 P= 0.3 X̄=2960.50±186.75	F _{1,51} = 5.21* P= 0.02 X̄= 2964.76±172.88	F _{1,51} = 8.7** P= 0.004 X̄= 2811.77±37.20	F _{1,51} = 2.87 P= 0.09 X̄=2849.35±113.68
Promedio de la inclinación de la pendiente	F _{1,51} = 2.94 P= 0.09 X̄=11.84±7.4	F _{1,51} = 5.16* P= 0.02 X̄= 18.59±6.6	F _{1,51} = 0.07 P= 0.78 X̄=16.44±6.0	F _{1,51} = 1.72 P= 0.19 X̄=13.62±8.16
Del paisaje				
Distancia al camino transitado más cercano	F _{1,51} = 0.54 P= 0.46 X̄=159.89±123.33	F _{1,51} = 0.57 P= 0.45 X̄=138.39±214.54	F _{1,51} = 1.62 P= 0.2 X̄=68.69±64.43	F _{1,51} = 0.22 P= 0.63 X̄=100.33±133.60
Distancia a la fuente de agua más cercana	F _{1,51} = 0.77 P= 0.38 X̄=972.85±989.50	F _{1,51} = 1.58 P= 0.21 X̄=906.57±887.01	F _{1,51} = 2.4 P= 0.12 X̄=458.58±229.19	F _{1,51} = 1.06 P= 0.3 X̄=582.49±475.79
Distancia al área abierta más cercana	F _{1,51} = 0.77 P= 0.38 X̄=197.50±152.04	F _{1,51} = 0.12 P= 0.72 X̄=149.65±115.37	F _{1,51} = 0.06 P= 0.8 X̄=167.91±111.52	F _{1,51} = 0.01 P= 0.7 X̄=146.10±170.30
Distancia al asentamiento humano más cercano	F _{1,51} = 1.08 P= 0.3 X̄=1102.62±986.95	F _{1,51} = 1.56 P= 0.21 X̄=987.31±973.34	F _{1,51} = 2.7 P= 0.1 X̄=472.12±130.21	F _{1,51} = 0.75 P= 0.38 X̄=656.82±600.24
Distancia al ecotono más cercano	F _{1,51} = 3.1 P= 0.08 X̄=79.87±64.43	F _{1,51} = 0.0003 P= 0.98 X̄=50.28±48.79	F _{1,51} = 0.02 P= 0.87 X̄=52.54±46.88	F _{1,51} = 2.3 P= 0.13 X̄=34.46±32.58
Distancia al borde del bosque más cercano	F _{1,51} = 1.11 P= 0.29 X̄=2126.29±1106.82	F _{1,51} = 6.82* P= 0.01 X̄= 2208.37±945.71	F _{1,51} = 5.47** P= 0.02 X̄= 1193.41±490.39	F _{1,51} = 3.68 P= 0.06 X̄=1363.29±891.97
Distancia a la parcela de cultivo más cercana	F _{1,51} = 1.32 P= 0.25 X̄=2062.28±1074.44	F _{1,51} = 7.85* P= 0.007 X̄= 2138.12±855.68	F _{1,51} = 7.09** P= 0.01 X̄= 1074.42±417.60	F _{1,51} = 4.02** P= 0.05 X̄= 1277.30±891.94

TA: *Tyto alba*, PF: *Psiloscops flammeolus*, MK: *Megascops kennicottii*, BV: *Bubo virginianus*, AA: *Aegolius acadicus*, F: Modelo lineal generalizado (de la familia Quasibinomial, y ajustado con un análisis de devianza), P: Probabilidad, *: Relación positiva significativa, **: Relación negativa significativa, X̄= Promedio de los valores registrados para cada variable por especie con (±) su desviación estándar.

5.4 Comportamiento vocal

5.4.1 Frecuencia de vocalización

En 103 momentos de muestreo (de 282 realizados) se registró la actividad vocal (frecuencia de vocalización) de cinco especies de búhos. De estos registros, 38 fueron de *P. flammeolus*, 30 de *A. acadicus*, 20 de *B. virginianus*, 12 de *T. alba* y dos de *M. kennicottii*.

Sin embargo, al comparar la actividad vocal entre los dos horarios de muestreo, solamente *T. alba* presentó mayor actividad en el primer horario (de 8:00 pm a 12:00 am, $Z= 1.97$, $P=0.04$) mientras que *B. virginianus* vocalizó con más frecuencia en el segundo horario (de 12:00 am a 4:00 am, $Z= -2.16$, $P=0.03$, Figura 5.3). Las otras especies, *P. flammeolus* y *A. acadicus* variaron en su actividad vocal entre temporadas. *P. flammeolus* presentó mayor frecuencia de vocalización en la temporada de secas ($Z= 2.12$, $P=0.03$, Figura 3), mientras que *A. acadicus* en lluvias ($Z= -5.21$, $P<0.0001$, Figura 5.4). Ambas especies vocalizaron más durante el mes de abril y agosto respectivamente ($\chi^2_5=21.38$, $P=0.0007$, y $\chi^2_5=29.11$, $P=0.0001$, Figura 5.5).

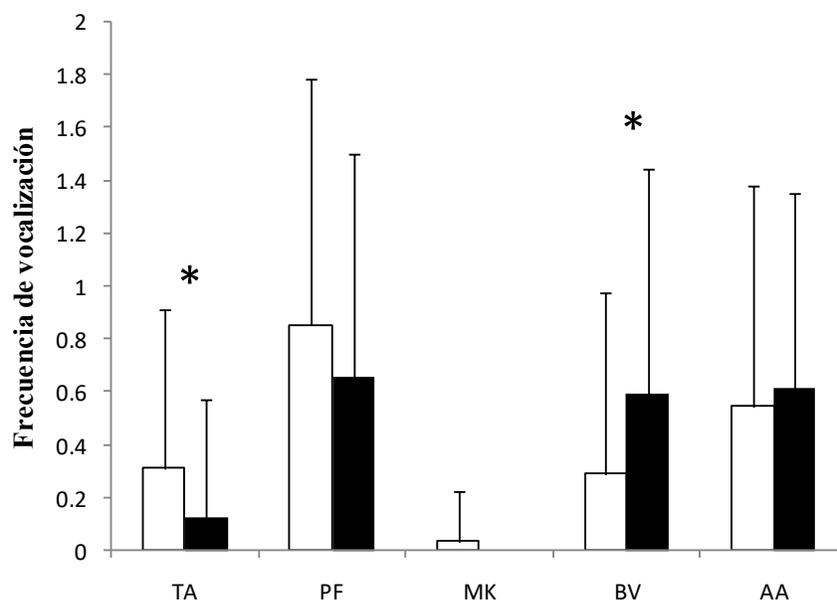


Figura 5.3. Promedio de la frecuencia de vocalización de cinco especies de búhos (i.e. TA: *Tyto alba*, PF: *Psiloscops flammeolus*, MK: *Megascops kennicottii*, BV: *Bubo virginianus* y AA: *Aegolius acadicus*) en dos horarios de muestreo (horario de 8:00 pm a 12:00 am barras blancas, horario de 12:00 am a 4:00 am barras negras) en el Área Natural Protegida del Bicentenario Piedra Canteada (febrero-abril, junio, agosto y noviembre de 2015). Las barras delgadas representan la desviación estándar, y el asterisco diferencias significativas.

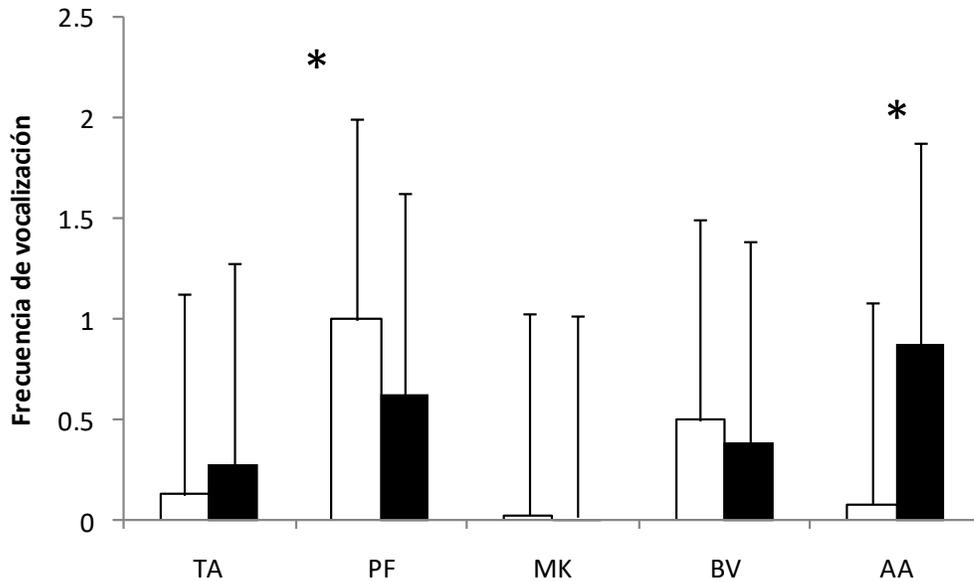


Figura 5.4. Promedios de la frecuencia de vocalización de cinco especies de búhos (i.e. TA: *Tyto alba*, PF: *Psiloscops flammeolus*, MK: *Megascops kennicottii*, BV: *Bubo virginianus* y AA: *Aegolius acadicus*) registrada en 38 momentos de muestreo durante la temporada de secas (barras blancas) y 65 momentos de muestreo en la de lluvias (barras negras) en el Área Natural Protegida del Bicentenario Piedra Canteada (febrero-abril, junio, agosto y noviembre 2015). Las barras delgadas representan la desviación estándar y el * una diferencia significativa de las vocalizaciones entre temporadas.

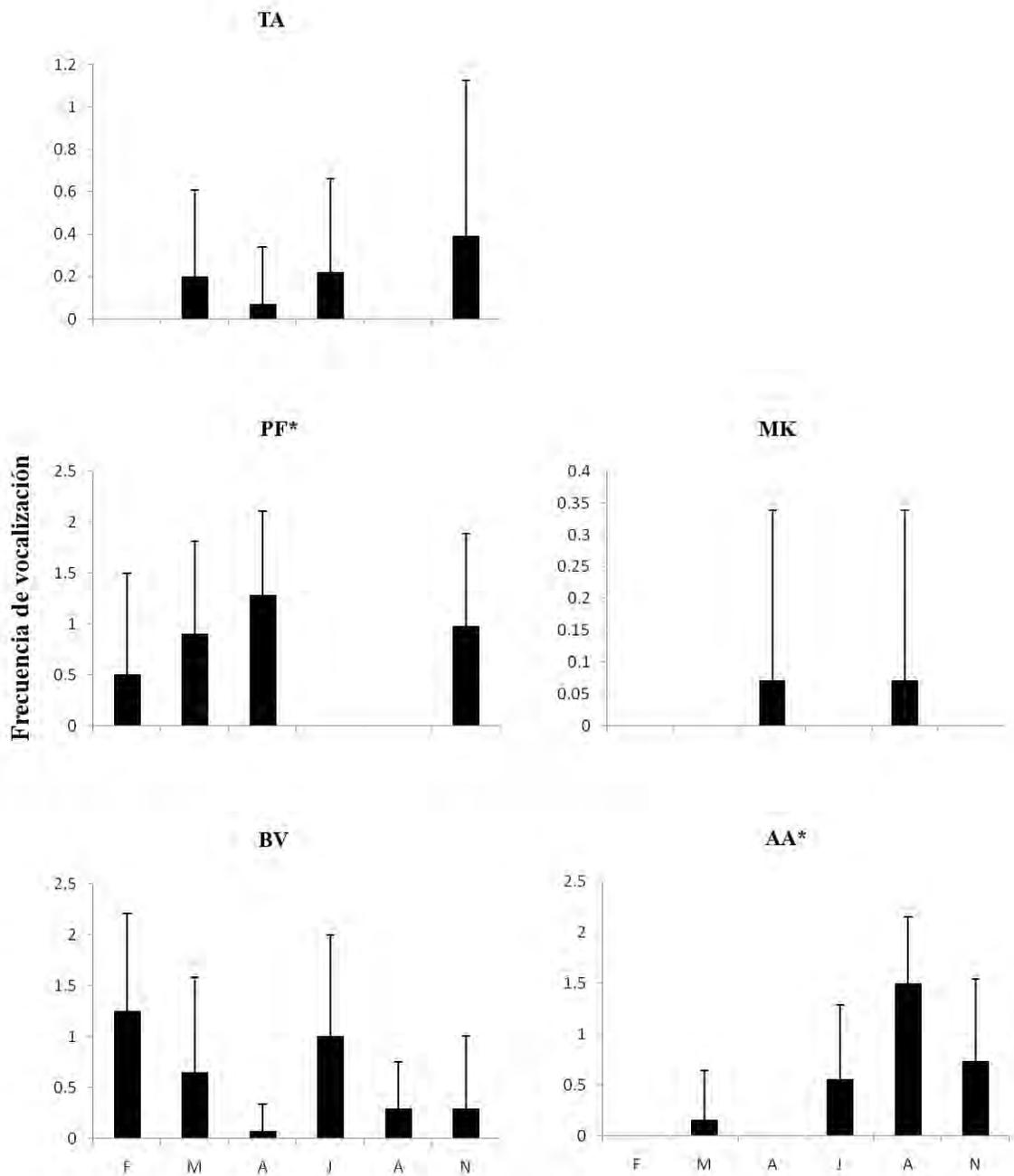


Figura 5.5. Promedios mensuales de la frecuencia de vocalización de cinco especies de búhos (i.e. TA: *Tyto alba*, PF: *Psiloscops flammeolus*, MK: *Megascops kennicottii*, BV: *Bubo virginianus* y AA: *Aegolius acadicus*) registrada en el Área Natural Protegida del Bicentenario Piedra Canteada (febrero-abril, junio, agosto y noviembre 2015). Las barras delgadas representan la desviación estándar y el asterisco una diferencia significativa de las vocalizaciones entre meses.

5.4.2 Relación de las vocalizaciones (frecuencia de vocalización) de las especies

Cuando fue el caso, en cada muestreo se identificaron las vocalizaciones emitidas de las especies mostrando o no una relación inter específica (Tabla 5.12). La mayoría de los registros fueron de vocalizaciones en solitario de una sola especie lo que representó el 77.78% del total. El 6.17% fueron registros de relaciones intra específicas (dos o más individuos de la misma especie vocalizando al mismo tiempo). El 14.81% fueron registros de relaciones inter específicas donde dos especies vocalizaron en el mismo momento de muestreo, y tan solo el 1.23% fuer de registros inter específicos con hasta tres especies diferentes vocalizando.

Se registraron tres relaciones inter específicas y dos intra específicas. Por una parte, las vocalizaciones de *P. flammeolus* con *B. virginianus* y *A. acadicus* se relacionaron de forma negativa (Tabla 5.13, Anexo 2.5), esto es que cuando la frecuencia de *B. virginianus* y *A. acadicus* era mayor, la frecuencia de *P. flammeolus* disminuyó y de forma inversa. También, la relación entre la frecuencia de vocalización de *T. alba* con *B. virginianus* fue negativa, ya que cuando una especie vocalizó, no se registró actividad vocal de la otra. Ambas especies se registraron en sitios cercanos (entre 300 y 500 m de distancia), pero no vocalizaron al mismo tiempo. Por otro lado, *P. flammeolus* y *B. virginianus* tuvieron una relación positiva intra específica en su frecuencia de vocalización. Esto es, que cuando un individuo de *P. flammeolus* incrementa su frecuencia de vocalización, otros individuos de *P. flammeolus* también lo hacen, y así mismo con *B. virginianus*.

Tabla 5.12. Porcentaje del número de vocalizaciones de una o más especies de búhos en el Área Natural Protegida del Bicentenario Piedra Canteada (febrero-abril, junio, agosto y noviembre de 2015).

	Registros de vocalización				
	TA	PF	MK	BV	AA
Registro de un individuo	8.64%	28.39%	2.46%	14.81%	23.45%
Relación intra específica (varios individuos de una especie)	0%	3.70%	0%	1.23%	1.23%
Porcentaje de vocalizaciones inter específicas					
<i>Tyto alba</i>	-	3.70%	0%	0%	2.46%
<i>Psilosops flammeolus</i>	3.70%	-	0%	1.23%	3.70%
<i>Bubo virginianus</i>	0%	1.23%	0%	-	3.70%
<i>Aegolius acadicus</i>	2.46%	3.70%	0%	3.70%	-

El porcentaje de relaciones inter específicas de hasta tres especies (PF, BV y AA) fue de 1.23%

TA: *Tyto alba*, PF: *Psilosops flammeolus*, MK: *Megascops kennicottii*, BV: *Bubo virginianus* y AA: *Aegolius acadicus*

Tabla 5.13. Relación entre las frecuencias de vocalización de cinco especies de búhos en el Área Natural Protegida del Bicentenario Piedra Canteada, Tlaxcala, México (febrero-abril, junio, agosto y noviembre 2015).

Especies	TA	PF	MK	BV	AA
<i>Tyto alba</i> (TA)	TA-TA	TA-PF	TA-MK	TA-BV**	TA-AA
	---	F _{1,100} = 0.10	F _{1,100} = 0.37	F_{1,100}= 6.36	F _{1,100} = 0.09
	---	P= 0.74	P= 0.54	P= 0.01	P= 0.76
<i>Psiloscops flammeolus</i> (PF)	PF-TA	PF-PF*	PF-MK	PF-BV**	PF-AA**
	F _{1,100} = 0.10	F_{1,100}= 13.23	F _{1,100} = 1.79	F_{1,100}= 7.27	F_{1,100}= 15.4
	P= 0.74	P= 0.0004	P= 0.18	P= 0.008	P= 0.0001
<i>Megascops kennicottii</i> (MK)	MK-TA	MK-PF	MK-MK	MK-BV	MK-AA
	χ ² ₁ = 0.006	χ ² ₁ = 0.02	---	χ ² ₁ = 0.01	χ ² ₁ = 0.02
	P= 0.93	P= 0.86	---	P=0.91	P= 0.88
<i>Bubo virginianus</i> (BV)	BV-TA**	BV-PF**	BV-MK	BV-BV*	BV-AA
	F_{1,100}= 6.73	F_{1,100}= 7.12	F _{1,100} = 0.70	F_{1,100}= 14.79	F _{1,100} = 0.2.49
	P= 0.01	P= 0.008	P= 0.4	P= 0.0002	P= 0.11
<i>Aegolius acadicus</i> (AA)	AA-TA	AA-PF**	AA-MK	AA-BV	AA-AA
	F _{1,100} = 0.09	F_{1,100}= 15.2	F _{1,100} = 1.2	F _{1,100} = 2.51	F _{1,100} = 1.45
	P= 0.76	P= 0.0001	P= 0.26	P= 0.11	P= 0.23

F: Modelo lineal generalizado (de la familia Quasipoisson, y ajustado con un análisis de devianza), χ²: Estadístico de prueba de un modelo lineal generalizado (de la familia Poisson, y ajustado con un análisis de devianza), P: Probabilidad, *: Relación positiva significativa, **: Relación negativa significativa.

5.4.3 Distancia entre los sitios de vocalización de individuos y especies

La distancia entre los sitios de vocalización (sitios donde vocalizaron en el muestreo) de individuos y especies, solo tuvo influencia en dos de ellas. Por una parte, *B. virginianus* seleccionó sitios para vocalizar en lugares alejados de los sitios seleccionados por otro conoespecífico (Tabla 5.14, Anexo 2.6). Pero, *A. acadicus* seleccionó sitios de vocalización en sitios cercanos a los sitios de vocalización de *B. virginianus* y *P. flammeolus*.

Tabla 5.14. Relación entre las distancias aproximadas desde los sitios de vocalización de cinco especies de búhos hacia los sitios de vocalización más cercanos de la misma especie y/o diferente especie, detectados en el mes correspondiente de muestreo.

Distancias	Sitios de vocalización de las especies			
	TA	PF	BV	AA
Distancia al sitio de vocalización más cercano de TA	F _{1,38} = 2.12 P= 0.15 \bar{X} =1165.13 DS±760.17	F _{1,38} = 0.25 P= 0.61 \bar{X} =853.70 DS±808.90	F _{1,38} = 0.87 P= 0.35 \bar{X} =558.40 DS±261.42	F _{1,38} = 2.93 P= 0.09 \bar{X} =485.96 DS±287.95
Distancia al sitio de vocalización más cercano de PF	F _{1,35} = 2.93 P= 0.09 \bar{X} =318.70 DS±338.83	F _{1,35} = 1.13 P= 0.29 \bar{X} =916.60 DS±406.67	F _{1,35} = 1.3 P= 0.26 \bar{X} =503 DS±808.90	F_{1,35}= 5.46** P= 0.02 \bar{X}=260.84 DS±172.34
Distancia al sitio de vocalización más cercano de BV	F _{1,45} = 0.78 P= 0.38 \bar{X} = 861.14 DS±574.83	F _{1,45} = 1.29 P= 0.26 \bar{X} =1196.75 DS±787.56	F_{1,45}= 4.58* P= 0.03 \bar{X}=1571.87 DS±779.35	F_{1,45}= 17.95** P= 0.0001 \bar{X}=477.55 DS±200.36
Distancia al sitio de vocalización más cercano de AA	F _{1,41} = 0.02 P= 0.87 \bar{X} =698.92 DS±541.52	F _{1,41} = 0.06 P= 0.79 \bar{X} = 699.13 DS±391.52	F _{1,41} = 0.004 P= 0.94 \bar{X} =669.08 DS±269.06	F _{1,41} = 0.02 P= 0.88 \bar{X} =662.86 DS±410.45

TA: *Tyto alba*, PF: *Psilosops flammeolus*, BV: *Bubo virginianus*, AA: *Aegolius acadicus*, F: Estadístico de prueba de un modelo lineal generalizado (de la familia Quasibinominal, y ajustado con un análisis de devianza), P: Probabilidad, *: Relación positiva significativa, **: Relación negativa significativa.

5.4.4 Relación de las vocalizaciones (frecuencia de vocalización) de los búhos con las variables ambientales

Los patrones de la frecuencia de vocalización de los búhos en Piedra Canteada se relacionaron con algunas variables ambientales. Específicamente, cada especie se relacionó con al menos dos variables ambientales. En el caso de *T. alba* incrementó su frecuencia de vocalización durante la noche a los 487.38±117.76 minutos previos a la salida del sol (amanecer; Figura 5.6 y 5.7) y cuando las noches eran menos frías (10.98° C±1.96;

Tabla 5.15, Anexo 2.7). Contrariamente, *B. virginianus* presentó mayor frecuencia de vocalización en momentos más cercanos al amanecer y en noches más frías ($\bar{X}=8.39^{\circ}\text{C}\pm 1.58$). Por otra parte, la frecuencia de vocalización de *P. flammeolus* se incrementó en noches con temperatura ambiental de $\bar{X}=10.18^{\circ}\text{C}\pm 2.24$ y disminuyó con el ruido y la iluminación antrópica. Así mismo, *M. kennicottii* presentó una mayor frecuencia de vocalización al anochecer a $\bar{X}=100\pm 22.62$ minutos posteriores a la puesta del sol (Figura 5.8). Finalmente, la frecuencia de vocalización de *A. acadicus* se incrementó en momentos donde el ruido e iluminación antrópica era mayor (ocasionado por ruido de vehículos y luces cercanas al trayecto) y alrededor de la luna llena.

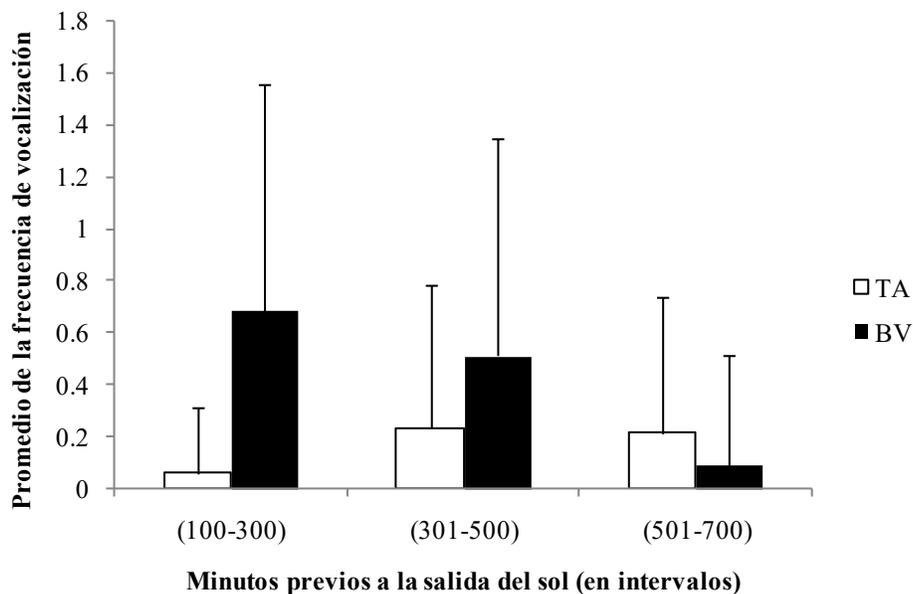


Figura 5.6. Promedios de los registros de la frecuencia de vocalización de *Tyto alba* (TA) y *Bubo virginianus* (BV) durante la noche (medida por los minutos previos a la salida del sol con respecto al momento de la actividad vocal).

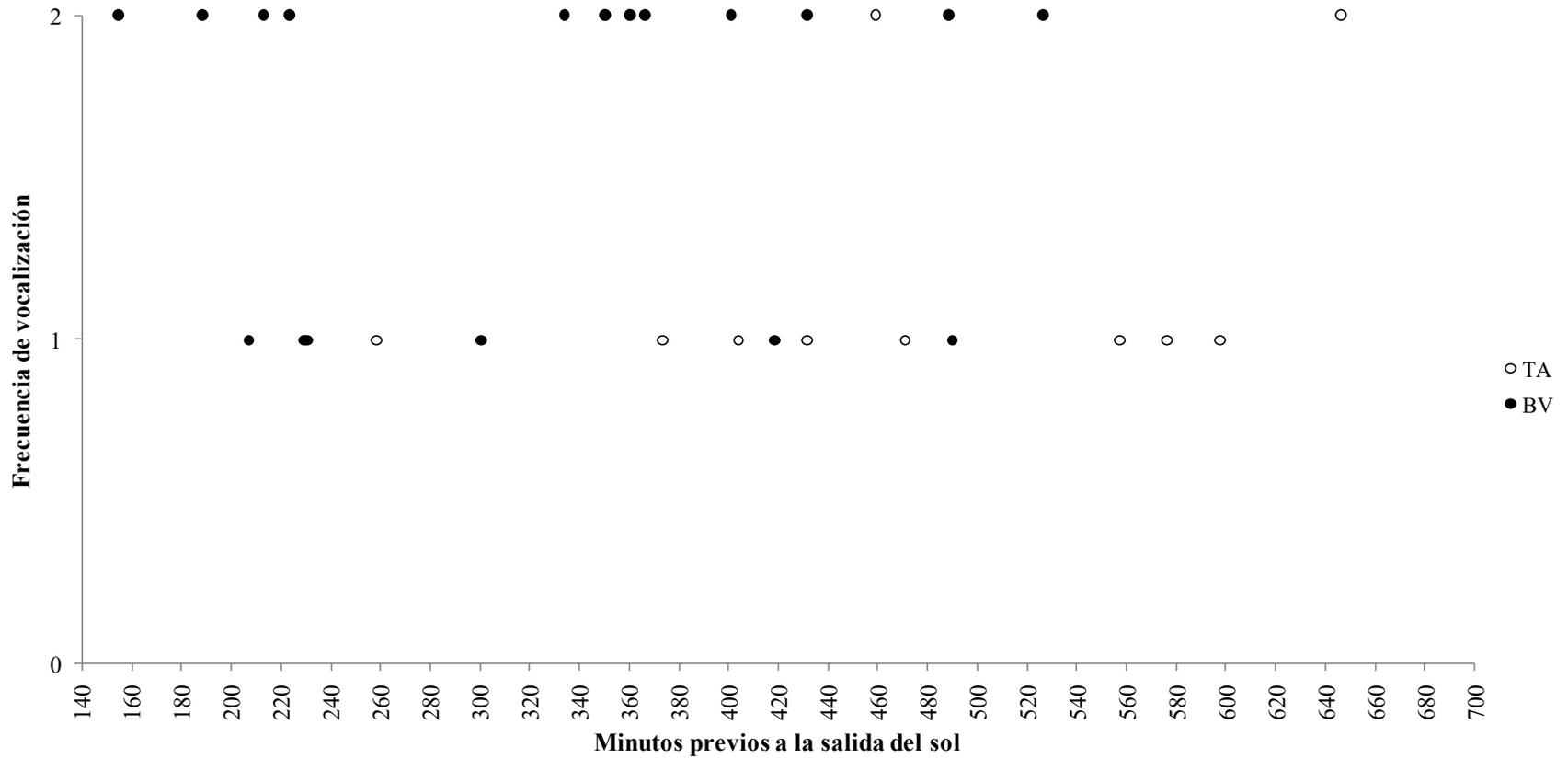


Figura 5.7. Frecuencia de vocalización de *Tyto alba* (TA) y *Bubo virginianus* (BV) a lo largo de la noche (medida en los minutos previos a la salida del sol, con respecto al momento de la actividad vocal).

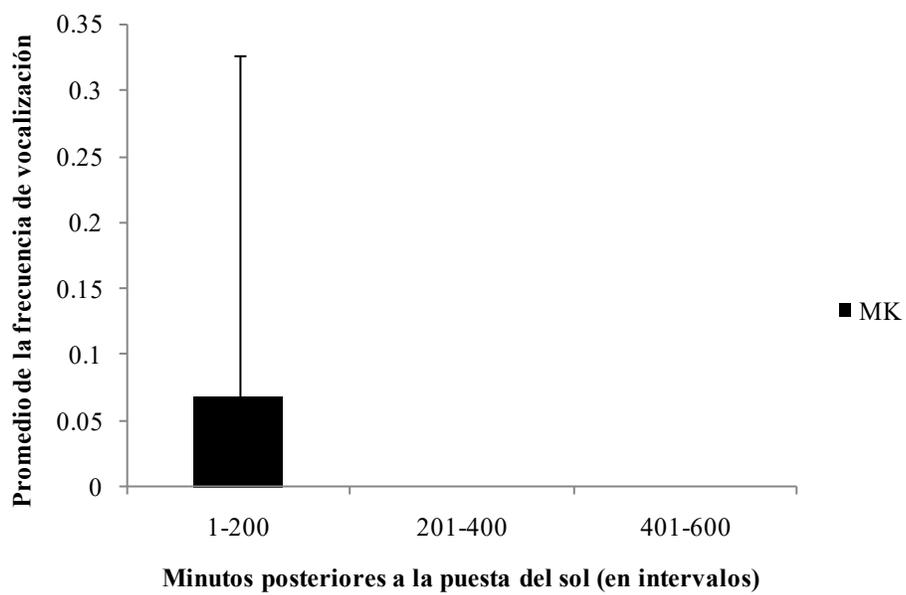


Figura 5.8. Promedios de los registros de la frecuencia de vocalización de *Megascops kennicottii* (MK) durante la noche (medida por los minutos posteriores a la puesta del sol con respecto al momento de la actividad vocal).

Tabla 5.15. Relación de las variables ambientales con las frecuencias de vocalización de cinco especies de búhos en el Área Natural Protegida del Bicentenario Piedra Canteada, Tlaxcala, México (febrero-abril, junio, agosto y noviembre 2015).

Variables ambientales	Especies				
	TA	PF	MK	BV	AA
Fase lunar	$F_{1,100}= 0.60$ P= 0.43 $\bar{X}=2.3\pm 1.28$	$F_{1,100}= 3.11$ P= 0.08 $\bar{X}=1.85\pm 0.95$	$\chi^2_1= 0.72$ P= 0.39 $\bar{X}=1.5\pm 0.70$	$F_{1,100}= 0.90$ P= 0.34 $\bar{X}=2.07\pm 1.05$	$F_{1,100}= 4.21^*$ P= 0.04 $\bar{X}=2.37\pm 1.44$
Posición de la luna en el horizonte	$F_{1,9}= 1.43$ P= 0.26 $\bar{X}=44.00\pm 0.00$	$F_{1,9}= 1.63$ P= 0.23 $\bar{X}=32.00\pm 9.56$	$\chi^2_1= 1.25$ P= 0.26 D:42.50	$F_{1,9}= 3.96$ P= 0.07 $\bar{X}=44.00\pm 0.00$	$F_{1,9}= 0.24$ P= 0.63 $\bar{X}=28.83\pm 10.20$
Iluminación nocturna	$F_{1,99}= 0.73$ P= 0.39 $\bar{X}=0.88\pm 1.11$	$F_{1,99}= 0.65$ P= 0.91 $\bar{X}=1.02\pm 0.82$	$\chi^2_1= 0.01$ P= 0.91 $\bar{X}=1\pm 0.0$	$F_{1,99}= 0.08$ P= 0.76 $\bar{X}=0.96\pm 0.72$	$F_{1,99}= 0.73$ P= 0.76 $\bar{X}=0.77\pm 0.86$
Nubosidad	$F_{1,99}= 0.004$ P= 0.94 $\bar{X}=43.52\pm 42.85$	$F_{1,99}= 0.05$ P= 0.81 $\bar{X}=40.85\pm 42.48$	$\chi^2_1= 3.10$ P= 0.07 $\bar{X}=90\pm 14.14$	$F_{1,99}= 0.003$ P= 0.95 $\bar{X}=40.19\pm 44.86$	$F_{1,99}= 0.36$ P= 0.54 $\bar{X}=34.35\pm 42.13$
Precipitación	$F_{1,99}= 0.01$ P= 0.90 $\bar{X}=0.11\pm 0.33$	$F_{1,99}= 0.43$ P= 0.51 $\bar{X}=0.02\pm 0.14$	$\chi^2_1= 0.16$ P= 0.68 $\bar{X}=0.00\pm 0.00$	$F_{1,99}= 0.02$ P= 0.87 $\bar{X}=0.03\pm 0.19$	$F_{1,99}= 0.04$ P= 0.82 $\bar{X}=0.02\pm 0.15$
Ruido ocasionado por el viento	$F_{1,100}= 1.49$ P= 0.22 $\bar{X}=0.38\pm 0.84$	$F_{1,100}= 0.30$ P= 0.58 $\bar{X}=1.85\pm 0.66$	$\chi^2_1= 1.22$ P= 0.26 $\bar{X}=0.00\pm 0.00$	$F_{1,100}= 2.26$ P= 0.13 $\bar{X}=0.19\pm 0.49$	$F_{1,100}= 0.98$ P= 0.32 $\bar{X}=0.25\pm 0.49$
Temperatura promedio en el trayecto	$F_{1,95}= 4.86^*$ P= 0.02 $\bar{X}=10.98\pm 1.96$	$F_{1,95}= 5.5^*$ P= 0.02 $\bar{X}=10.18\pm 2.24$	$\chi^2_1= 0.58$ P= 0.44 $\bar{X}=10.9\pm 1.41$	$F_{1,95}= 7.36^{**}$ P= 0.007 $\bar{X}=8.39\pm 1.58$	$F_{1,95}= 0.56$ P= 0.45 $\bar{X}=9.34\pm 1.74$
Tiempo posterior a la puesta de sol	$F_{1,100}= 1.17$ P= 0.28 $\bar{X}=269.55\pm 138.06$	$F_{1,100}= 0.68$ P= 0.4 $\bar{X}=288.44\pm 142.46$	$\chi^2_1= 4.97^{**}$ P= 0.02 $\bar{X}=100\pm 22.62$	$F_{1,100}= 5.72^*$ P= 0.01 $\bar{X}=357.92\pm 109.61$	$F_{1,100}= 0.41$ P= 0.52 $\bar{X}=296.72\pm 131.60$
Tiempo previo a la salida del sol	$F_{1,100}= 4.46^*$ P= 0.03 $\bar{X}=487.38\pm 117.76$	$F_{1,100}= 2.91$ P= 0.09 $\bar{X}=432.21\pm 136.30$	$\chi^2_1= 3.47$ P= 0.06 $\bar{X}=572.5\pm 28.99$	$F_{1,100}= 6.5^{**}$ P= 0.01 $\bar{X}=347.34\pm 111.38$	$F_{1,100}= 0.21$ P= 0.64 $\bar{X}=412.55\pm 114.54$
Ruido e iluminación antrópica	$F_{1,100}= 0.02$ P= 0.86 $\bar{X}=0.72\pm 0.57$	$F_{1,100}= 4.69^{**}$ P= 0.03 $\bar{X}=0.48\pm 0.62$	$\chi^2_1= 0.66$ P= 0.41 $\bar{X}=1\pm 1.4$	$F_{1,100}= 3.18$ P= 0.07 $\bar{X}=0.50\pm 0.76$	$F_{1,100}= 14.86^*$ P= 0.0002 $\bar{X}=0.92\pm 0.61$

TA: *Tyto alba*, PF: *Psiloscops flammeolus*, MK: *Megascops kennicottii*, BV: *Bubo virginianus*, AA: *Aegolius acadicus*, F: Modelo lineal generalizado (de la familia Quasipoisson, y ajustado con un análisis de devianza), χ^2 : Estadístico de prueba de un modelo lineal generalizado (de la familia Poisson, y ajustado con un análisis de devianza), P: Probabilidad, *: Relación positiva significativa, **: Relación negativa significativa, D: Dato único para la variable y especie.

6. Discusión

6.1 Ocupación

6.1.1 Ocupación de las especies

La ocupación de las especies permitió conocer la proporción de sitios ocupados por cada especie en el Área Natural Protegida del Bicentenario Piedra Canteada. Cuatro de estas especies (*Tyto alba*, *Psiloscops flammeolus*, *Bubo virginianus* y *Aegolius acadicus*) ocuparon más de una tercera parte de los sitios muestreados, lo que está relacionado con su abundancia. Por lo general, las especies con mayor ocupación también presentan mayor abundancia (MacKenzie *et al.* 2004), y en este estudio las cuatro especies más abundantes (*T. alba*, *P. flammeolus*, *B. virginianus* y *A. acadicus*) también fueron las de mayor ocupación. La ocupación de estas especies (excepto *T. alba*) sugiere que los diversos bosques en Piedra Canteada presentan las condiciones adecuadas (i.e. disposición de alimento, sitios de percha, refugios, entre otros recursos) para la presencia de estas especies. Si bien, estas especies (*P. flammeolus*, *B. virginianus* y *A. acadicus*) han sido reportadas como especies asociadas a los bosques (Weick 2006), también ocuparon sitios con cierto grado de perturbación en Piedra Canteada (sitios con manejo forestal, y suelo parcialmente compactado por antiguas prácticas de pastoreo). Esto está relacionado con la capacidad de las especies para adaptarse a lugares con perturbación antrópica y aprovechar los recursos disponibles para sus requerimientos ecológicos (McGarigal y Fraser 1984, Swengel 1987, Smith *et al.* 1999, Churchill *et al.* 2002).

Por otro lado, en este estudio se esperaba una baja ocupación de *T. alba* ($\psi \leq 0.1$, con respecto al valor estimado en 2012, Fernández-Martínez 2013), ya que se ha reportado que suele estar asociada a áreas abiertas y urbanas por la disposición de recursos como alimento y sitios para nidificar (Romano *et al.* 2002). Sin embargo, esta especie ocupó el 35% de los sitios muestreados en el área de estudio, lo que sugiere que *T. alba* presenta actividad relativamente constante en Piedra Canteada, aunque no necesariamente se encuentre asociada al bosque. Finalmente, *M. kennicottii* ocupó solo el 6% de los sitios muestreados en Piedra Canteada, lo que sugiere que esta especie no se encuentra asociada a estos

bosques, lo que puede estar relacionado con factores como diferentes requerimientos de hábitat o a las interacciones (Gehlbach y Stoleson 2010).

6.1.2 Probabilidad de detección

Para ninguna de las especies de búhos se estimó un valor de probabilidad de detección total (de todo el muestreo estimada con el modelo P constante) mayor a 0.12, a pesar de que algunas tuvieron un índice de ocupación mayor a 0.5. Esto sugiere que la probabilidad de detección de los búhos en Piedra Canteada es baja, independientemente de la especie. Un estudio realizado en Chiapas con rapaces diurnas y nocturnas también se observó que la probabilidad de detección de los búhos no era mayor a 0.21 (Rivera-Rivera *et al.* 2012). No obstante, las rapaces diurnas presentaron probabilidades de detección mayores (probabilidad igual a 0.83, Rivera-Rivera *et al.* 2012). Por tanto, la baja detectabilidad de las especies en Piedra Canteada puede estar relacionada con el comportamiento sigiloso de los búhos, ya que en la mayor parte del día permanecen inmóviles y durante la noche gran parte de su actividad suele ser silenciosa, lo que limita su detectabilidad (König y Weick 2008).

Con respecto a la probabilidad de detección estimada en cada repetición del muestreo, *P. flammeolus* y *B. virginianus* incrementaron su probabilidad de detección en los meses de la temporada de secas. Específicamente, el incremento de la actividad vocal y la detectabilidad de *B. virginianus* se debió a la temporada reproductiva (enero-mayo, Morrell *et al.* 1991, Winton y Leslie 2004). Para *P. flammeolus* hubo mayor probabilidad de detección durante marzo, abril y noviembre. Esta especie es migratoria neotropical en México, aunque hay poblaciones residentes (König y Weick 2008). En Piedra Canteada durante 2012, *P. flammeolus* también se registró solamente durante los meses de la migración neotropical de las aves (enero-abril; Fernández-Martínez 2013), lo que sugiere que los individuos registrados son de una población migratoria. No obstante, se requieren más estudios para determinar la escala de los movimientos de *P. flammeolus*. Por otro lado, *A. acadicus* presentó mayor probabilidad de detección en los últimos meses de muestreo de la temporada de lluvias (agosto y noviembre). Similar a lo registrado por Fernández-Martínez (2013), pero contrasta con lo observado por Clark y Anderson (1997) en

Wyoming Estados Unidos, donde registraron la mayor actividad vocal en marzo y abril. No obstante, la actividad vocal de las especies puede variar dependiendo de la región, las condiciones ambientales y las interacciones de donde se encuentren. Por tanto, una mayor probabilidad de detección de *A. acadicus* en los meses de la temporada de lluvia sugieren que las condiciones ambientales (e.g. disposición de alimento) y las posibles interacciones entre individuos y especies (e.g. competencia por recursos) influyen sobre la actividad de esta especie (Newton 1998). Por su parte, *T. alba* y *M. kennicottii* presentaron un solo pico de probabilidad de detección por cada temporada, lo que podría estar relacionado con la variación de las condiciones ambientales, temporales y las interacciones entre especies e individuos a lo largo del año (Newton 1998).

6.1.3 Interacciones y coexistencia

Los patrones de ocupación de la mayoría de las especies no parecen estar influenciados por la ocupación de las otras. No obstante, los patrones de ocupación de *A. acadicus* se relacionaron positivamente con la ocupación de *B. virginianus*, lo que significa que en los puntos de conteo donde una especie presenta más ocupación la otra también (aunque no necesariamente presentaron actividad al mismo tiempo). Esta relación entre estas especies sugiere que existen interacciones inter específicas. Por una parte, se ha registrado que *B. virginianus* tolera la presencia de *A. acadicus* dentro de sus territorios ya que ocasionalmente puede depredarlos (Swengel 1987). No obstante, la actividad de *A. acadicus* (vocalización y forrajeo) no se ve inhibida cuando *B. virginianus* ha vocalizado en la cercanía (Swengel 1987), ya que se pudo observar un individuo de *A. acadicus* cazando un ratón minutos después de que un individuo de *B. virginianus* vocalizara a menos de 670 metros. Hutchinson (1959) propuso una teoría donde dos especies en el mismo nivel trófico pueden coexistir si su diferencia en tamaño es de 1:3, ya que eso propicia una división de recursos que aminora la competencia. En este caso, *B. virginianus* es casi tres veces más grande en tamaño que *A. acadicus* (60 cm contra 19 cm, König y Weick 2008), lo que puede explicar la coexistencia de ambas especies. Por otro lado, la afinidad de *A. acadicus* de presentar mayor ocupación en los sitios donde *B. virginianus* también presenta mayor ocupación puede ser explicada por una similitud en sus requerimientos de hábitat y por interacciones inter específicas.

En el caso de las otras especies de búhos registradas en Piedra Canteada, la falta de relación entre sus índices de ocupación y probabilidad de detección no indican inexistencia de interacciones. Diversos factores como la superposición de nichos en su alimentación o en la selección de nidos pueden mostrar información sobre la interacción de las especies de búhos (Ganey y Block 2005, Kobayashi *et al.* 2014). Sin embargo, los patrones de ocupación y probabilidad de detección solo se estimaron con base en la detección visual y la actividad vocal de los búhos. Finalmente, la coexistencia de estas especies se encuentra relacionada con factores como los diferentes requerimientos de hábitat y un comportamiento diferencial en su actividad nocturna, los cuales se discuten más adelante (Hayward y Garton 1988, Ganey y Block 2005, Rivera-Rivera *et al.* 2012).

6.2 Uso de hábitat

6.2.1 Uso de hábitat de las especies de búhos en todo el estudio

Las especies de búhos en Piedra Canteada presentaron un uso diferencial de los hábitats disponibles. Esto indica que las especies realizan una selección de los hábitats dependiendo de sus requerimientos (Enríquez y Rangel-Salazar 2007, Vázquez-Pérez *et al.* 2011). En este estudio *T. alba* usó los hábitats de bosque de encino, de pino-encino y de oyamel. Esta especie selecciona el hábitat con base en la disposición de alimento y lugares para nidificar, y generalmente se encuentran en pastizales (con presencia de árboles), regiones agrícolas (cultivos y huertos) y lugares cercanos a caminos y granjas (Kasprzykowski y Golawski 2006, König y Weick 2008, Hemmera Envirochem Inc2014). Sin embargo, la presencia de esta especie en los bosques sugiere que los hábitats usados presentan condiciones que pueden ser aprovechadas por esta especie (e.g. disposición de alimento, sitios de percha, lugares para refugiarse y nidificar, Newton 1998). Un estudio realizado en un Parque Nacional en Argentina observó que *T. alba* puede habitar en los bosques templados y aprovechar recursos como la disposición de alimento, aunque su actividad de forrajeo ocasionalmente puede extenderse a sitios fuera del bosque (Trejo y Ojeda 2004). En Piedra Canteada, *T. alba* uso los hábitats en igual o menor proporción a su disponibilidad, lo que sugiere que aprovecha los recursos disponibles en estos hábitats. No obstante, la intensidad

de uso de hábitat en las regiones agrícolas en los bordes del bosque o en el pueblo de San Felipe Hidalgo es desconocida.

Por otro lado, *P. flammeolus* usó el bosque de pino-encino y de oyamel en igual proporción a su disponibilidad. En Canadá y Estados Unidos se ha reportado que esta especie está asociada a bosques maduros de pino y de oyamel, lo que concuerda con nuestros resultados (Reynolds y Linkhart 1992, Groves *et al.* 1997, COSEWEIC 2010a). Por tanto, el uso de hábitat de *P. flammeolus* sugiere que los bosques de pino-encino y oyamel en Piedra Canteada proporcionan recursos como disponibilidad de alimento (e.g. lepidópteros que suelen estar activos en las copas de los árboles), refugios y sitios de percha para la vocalización territorial (Linkhart *et al.* 1998, COSEWIC 2001). Por otra parte, *P. flammeolus* también seleccionó el bosque de encino, aunque lo usó poco a lo realmente disponible. Esta variación en el uso de hábitat está relacionada con la disponibilidad de recursos en cada hábitat.

En Estados Unidos y Canadá *M. kennicottii* suele utilizar bosques de coníferas, regiones ribereñas, bordes de bosques o regiones semiáridas (Hardy 1997, Gehlback y Stoleson 2010, Tripp y Robinson 2015). No obstante, a pesar de poder usar diversos hábitats, *M. kennicottii* solo usó el bosque de encino en Piedra Canteada. Por una parte, la temporada reproductiva influye sobre la selección de hábitat de esta especie, ya que requiere de árboles viejos solo para nidificar, pero durante el periodo no reproductivo puede seleccionar árboles maduros o incluso juveniles para forrajear y refugiarse (COSEWIC 2012, Tripp y Robinson 2015). Este comportamiento donde una especie cambia de hábitat entre temporadas se observó en Estados Unidos en *M. asio*, ya que durante la temporada reproductiva usa los hábitats de los bordes y praderas y durante la no reproductiva los hábitats del bosque (Sparks *et al.* 1994). Por otro lado, *M. kennicottii* suele evitar los lugares donde especies grandes (e.g. *Strix varia*) habitan para disminuir el riesgo a ser depredado, y cuando una especie grande vocaliza en la cercanía, *M. kennicottii* disminuye su actividad (Kissling *et al.* 2010, Tripp y Robinson 2015). Por ello, la presencia de *T. alba* y *B. virginianus* en la mayoría de los hábitats puede tener influencia sobre el uso de hábitat de *M. kennicottii*, ya que esta especie evitó usar aquellos hábitats donde las especies grandes tuvieron un uso igual o mayor a lo disponible.

Bubo virginianus es considerada una especie generalista en sus requerimientos de hábitat, ya que puede adaptarse a diversos ambientes incluyendo sitios con perturbación humana (Bennet y Bloom 2005). Además, esta especie ha sido registrada en diversos ambientes como bosques de encino, bosques abiertos, pastizales, regiones semiáridas entre otras (Bennet y Bloom 2005, König y Weick 2008). Esto concuerda con lo observado en este estudio, ya que esta especie se encontró en cuatro de los cinco diferentes tipos de hábitats. Sin embargo, *B. virginianus* usó en mayor proporción a lo disponible los bosques de pino-encino y de ciprés, en sitios medianamente abiertos (i.e. que presentan una apertura de dosel entre 40.9 y 73.4 %) y cercanos a regiones abiertas y de borde (i.e. a menos de 200 m de una región abierta). Esto es similar a lo observado por Winton y Leslie (2004) y Ganey y Block (2005) quienes reportan que en Estados Unidos *B. virginianus* usó los bosques con un dosel menor al 40%. Así mismo, Morrell y Yahner (1994) observaron que esta especie está asociada a los bordes de bosque, ya que estos pueden proveer de sitios adecuados para el forrajeo y nidificación en los Estados Unidos. Por tanto, el uso en mayor proporción de los bosques de pino-encino y ciprés (en sitios cercanos a los bordes del bosque) proporciona condiciones y recursos adecuados (e.g. sitios de percha para forrajeo, disposición de alimento).

Por otro lado *A. acadicus* usó cuatro tipos de vegetación disponibles. Esta especie es generalista en su selección de hábitat y puede estar presente en diversos hábitats (Scholer *et al.* 2014). No obstante, el uso de los hábitats fue en menor proporción a lo disponible en tres tipos de vegetación (encino, pino-encino y oyamel) y en mayor proporción en el bosque de ciprés, en lugares cercanos a los bordes del bosque y áreas abiertas. Estas regiones en los bordes y en áreas abiertas (áreas con una cobertura de dosel menor al 40%) generalmente proporcionan una mayor cantidad recursos como alimento y sitios de percha para *A. acadicus* (Hinam y St. Claire 2008, Scholer *et al.* 2014).

6.2.1 Uso de hábitat entre temporadas (secas y lluvias)

En Piedra Canteada, la temporada de secas presenta una precipitación de 8.6 mm, a diferencia de la temporada de lluvias donde la precipitación puede llegar a los 800mm con una humedad relativa del 84% (INEGI 2009). En este estudio *Bubo virginianus* y *A.*

acadicus fueron las únicas especies que el uso de hábitat fue diferente entre temporadas. Por una parte, *B. virginianus* usó los bosques de encino, pino-encino y ciprés en menor o igual proporción a lo disponible durante la temporada de secas. La temporada reproductiva de esta especie (enero-mayo) concuerda con la temporada de secas en Piedra Canteada, por lo tanto, en esta temporada los individuos son más agresivos y pueden usar y defender diferentes hábitats para satisfacer sus requerimientos (Winton y Leslie 2004). Por otro lado en la temporada de secas *A. acadicus* solo usó el bosque de encino, no obstante su actividad vocal fue casi nula en toda la temporada. En este periodo se realizó un manejo forestal en Piedra Canteada en sitios muy cercanos a los territorios registrados de *A. acadicus*, lo que pudo haber influenciado en la actividad vocal de esta especie. No obstante, el grado de influencia de estas actividades sobre las vocalizaciones de *A. acadicus* es desconocido. Durante la temporada de lluvias *B. virginianus* usó en mayor proporción el bosque de pino-encino, mientras que *A. acadicus* usó en mayor proporción el de ciprés. En esta temporada existe un incremento en la abundancia y diversidad de presas como coleópteros, anfibios y reptiles en bosques de climas templados del Eje Neovolcánico Transversal (Vega-López y Álvarez-Solórzano 1992, Cejudo-Espinosa y Deloya 2005, Pérez-Roblero 2014). Por tanto una mayor abundancia temporal de alimento en Piedra Canteada puede ocasionar un mayor uso de estos bosques por ambas especies (Bennet y Bloom 2005).

6.2.2 Variables de la vegetación de los sitios ocupados

La relación de las variables de la vegetación y la presencia de las especies de búhos a escala local, pueden evidenciar algunos requerimientos de hábitat (Vázquez-Pérez *et al.* 2011). En el caso de *T. alba* no existió relación significativa entre su presencia y las variables de la vegetación, sin embargo, se observó una tendencia (relación no significativa [$0.1 > P > 0.05$]) con dos variables, las cuales fueron seleccionar sitios con menor pendiente (i.e. pendiente de $11.84^{\circ} \pm 7.4$) y por lo general sin árboles de ciprés (en proporción $\bar{X} = 0.007 \pm 0.02$ árboles de ciprés por parcela). Diversos estudios han observado que *T. alba* suele seleccionar lugares con poca o nula pendiente como pastizales o parcelas de cultivo debido a que proporcionan una mayor disponibilidad de alimento (Kasprzykowski y Golawski 2006, COSEWIC 2010a, Hemmera Envirochem Inc 2014). Además, *T. alba* estuvo ausente en lugares con mayor proporción de cipreses (i.e. el bosque de ciprés), lo

que puede aminorar posibles interacciones negativas (i.e. competencia y depredación) con otras especies que usan esos hábitats (e.g. *B. virginianus*, Aragón *et al.* 2002, COSEWIC 2010a).

Psiloscops flammeolus es considerada una especie que suele habitar en bosques maduros de pino y oyamel (Reynolds y Linkhart 1992), lo que concordó con nuestras observaciones. En este estudio *P. flammeolus* se relacionó con más de 10 variables de la vegetación. Por un lado, *P. flammeolus* seleccionó sitios más cerrados (dosel; 40-95%) y con árboles grandes (entre 10 y 40m). Estos sitios suelen proveer mejores sitios de forrajeo y de refugio para esta especie (COSEWIC 2010). No obstante, en Estados Unidos se ha reportado que esta especie suele seleccionar sitios con una cobertura de dosel medianamente abierta (22-63%, COSEWIC 2010, Scholer *et al.* 2014), aunque la variación de los rangos de cobertura de dosel dependen del lugar de donde se encuentre. En este estudio, la cobertura de dosel cerrada de ($\bar{x}=76.82$ % de cobertura ± 13.4) puede proporcionar refugio para las condiciones ambientales adversas o depredadores como ocurre con otras especies (e.g. *A. acadicus* Shaw 2014). Por otro lado, la presencia de *P. flammeolus* también se asoció con la presencia de árboles de encino y oyamel. En Estados Unidos algunas especies de oyameles (e.g. *Pseudotsuga menziesii*) albergan una mayor diversidad de lepidópteros, los cuales son presas importantes para *P. flammeolus* (Reynolds y Linkhart 1992). Además, la presencia de estos árboles (oyamel y encino) en los sitios ocupados por esta especie proporciona refugios y perchas para vocalizar (Reynolds y Linkhart 1992, Linkhart *et al.* 1998).

Por otra parte, *P. flammeolus* también se relacionó positivamente con variables ambientales como la distancia al borde del bosque y a los cultivos, y negativamente con el tipo de disturbio antrópico y la presencia de árboles de ciprés. Esta especie se encuentra asociada con bosques maduros de pino y oyamel (Linkhart *et al.* 1998), los cuales en Piedra Canteada generalmente se encuentran en sitios alejados del borde. Además, esta especie seleccionó los sitios con menor perturbación antrópica, y sin presencia de cipreses (el bosque de ciprés se encuentra en sitios perturbados), lo que sugiere junto con la distancia a los bordes del bosque que *P. flammeolus* habita en los sitios más conservados en Piedra Canteada. No obstante, aunque se ha reportado que los ambientes de borde pueden proveer

una mayor disponibilidad de presas como ortópteros y lepidópteros (presas importantes para *P. flammeolus*, Goggans 1986), esta especie evitó dichos lugares.

La presencia de *P. flammeolus* también se relacionó positivamente con la altitud y la pendiente, similar a lo observado por Moore y Frederick (1991) en Estados Unidos. Ellos mencionan que *P. flammeolus* selecciona su hábitat en lugares donde la composición estructural, florística y de fauna puede ser benéfica para aminorar interacciones como la competencia o depredación (Moore y Frederick 1991). Por tanto la altitud (2800 a 3300 msnm) y la inclinación de la pendiente (7 a 32°) de los sitios ocupados por *P. flammeolus* pueden ofrecer ventajas que aminoran las interacciones inter específicas negativas (e.g. depredación por *B. virginianus*, especie que está asociado a altitudes más bajas).

Los búhos generalistas pueden aprovechar una gran cantidad de recursos en los sitios que habitan, y en este estudio la presencia de *B. virginianus* se asoció a sitios con árboles más jóvenes y de menor altura (altura $\bar{x}=13.63\text{m} \pm 5.1$ y con DAP $\bar{x}=20.11\text{cm} \pm 5.5$). Estos sitios presentan recursos necesarios (e.g. sitios de percha para forrajear) para *B. virginianus* por estar en áreas más abiertas (Murphy 1997, Winton y Leslie 2004). Además *B. virginianus* seleccionó sitios con la presencia de árboles de ciprés, los cuales por lo general se encuentran cercanos a áreas abiertas. Así mismo, esta especie evitó los lugares con la presencia de árboles de oyamel y madroño, ya que estos suelen estar en sitios más cerrados que son poco usados por *B. virginianus* (Ganey y Block 2005).

Por otro lado, *B. virginianus* seleccionó sitios con menor altitud cercanos al borde del bosque ya los cultivos, lo que ya había sido observado en Estados Unidos en estudios sobre la selección de hábitat de esta especie (Morrell y Yahner 1994, Smith *et al.* 1999). Los sitios de regiones de borde y cultivos proporcionan una mayor disponibilidad de alimento, lo que es un factor importante para la presencia de esta especie (Bennett y Bloom 2005).

Aegolius acadicus es una especie generalista, ya que puede encontrarse en bosques con dosel cerrados o semi abierto, no obstante, este uso puede variar de acuerdo a la región o temporada (Swengel 1987, Weick 2006, Shaw 2014, Scholer *at al.* 2014). En este estudio *A. acadicus* seleccionó los sitios con menor cobertura de dosel y mayor proporción de cipreses y generalmente sin presencia de encinos. En Piedra Canteada estos sitios (sitios

con presencia de cipreses) se encuentran cercanos a áreas abiertas, lo que proporciona condiciones adecuadas para forrajear (Scholer *et al.* 2014). Además, *A. acadicus* es una especie pequeña, y la baja profundidad del mantillo ($4.7\text{cm} \pm 2.29$) de los sitios usados puede presentar mayor disponibilidad de alimento en comparación con sitios con mayor profundidad.

Adicionalmente la presencia de *A. acadicus* se asoció a sitios más cercanos al borde del bosque, ya que proporcionan sitios de vocalización y disponibilidad de alimento (Hinam y St Claire 2008, Scholer *et al.* 2014). Por otra parte, este patrón de selección de características de la vegetación tuvo algunas similitudes con *B. virginianus*. No obstante, no se realizó una medición de superposición de nichos por lo que el grado de similitud en la selección de las características de la vegetación es desconocido. Sin embargo, esta similitud sugiere la existencia de interacciones entre ambas especies.

6.3 Comportamiento vocal

6.3.1 Frecuencia de vocalización entre horarios, meses y temporadas

En todo el estudio solo cuatro especies presentaron actividad vocal en ambos horarios de muestreo, no obstante solo *T. alba* y *B. virginianus* variaron en su frecuencia vocal. *Tyto alba* vocalizó con mayor frecuencia en el primer horario (8:00pm a 12:00am), mientras que *B. virginianus* en el segundo (12:00am a 4:00 am). Ganey y Block (2005) observaron que especies de búhos con distribución simpátrica suelen tener actividad vocal y de forrajeo en diferentes horarios lo que podría aminorar competencia o depredación.

Por otro lado todas las especies mostraron actividad vocal en ambas temporadas (aunque no en todos los meses), pero solo dos especies variaron en su frecuencia. Por una parte, *P. flammeolus* presentó una mayor frecuencia de vocalización en la temporada de secas en el mes de abril, y una frecuencia casi nula durante las lluvias, ya que solo se detectó en el último mes de esta temporada (noviembre). Esto sugiere que esta especie no está presente en Piedra Canteada durante la mayor parte de esta temporada. Previamente esta especie

tampoco se registró durante la temporada de lluvias, y se sugirió que podrían ser individuos de una población migratoria (Fernández-Martínez 2013). Por otro lado, *A. acadicus* tuvo una mayor frecuencia de vocalización durante la temporada de lluvias en el mes de agosto. *Aegolius acadicus* disminuye sus vocalizaciones durante la temporada reproductiva (desde el final del invierno hasta la primavera, McCormick 2014), por lo que es más frecuente detectarlo cuando no está en reproducción (verano-otoño). Este comportamiento ya había sido observado anteriormente en Piedra Canteada, donde *A. acadicus* también presentó mayor actividad vocal durante la temporada de lluvias (Fernández-Martínez 2013). Finalmente, las demás especies presentaron picos de actividad vocal en los meses y temporadas del estudio, pero no significativamente.

6.3.2 Relación de la frecuencia de vocalización de las especies

La actividad vocal de las especies puede estar influenciada por diversos factores como la presencia de otras especies (Lourenço *et al.* 2013). Por tanto, la relación negativa entre la frecuencia de vocalización de *P. flammeolus* y *T. alba* con la de *B. virginianus* sugiere la existencia de interacciones. Por ejemplo, las especies *B. virginianus* y *Strix varia* son potenciales depredadoras de *P. flammeolus* y *T. alba* (Cannings y van Woudenberg 2004, COSEWIC 2010a, Environment Canada 2013). Además, el riesgo de depredación en algunas especies produce que su actividad vocal disminuya para evitar ser detectadas (Zubergoitia *et al.* 2008, Lourenço *et al.* 2013). Por otro lado, la asociación negativa entre frecuencia de vocalización de *P. flammeolus* con la de *A. acadicus* también sugiere interacciones entre ambas especies. En Estados Unidos, *P. flammeolus* y *A. acadicus* tienen algunos requerimientos de hábitat similares (Marti 1997, Scholer *et al.* 2014). No obstante, estas especies suelen evitar sitios que ya se encuentra ocupados por otra especie (Marti 1997). Por tanto, la relación negativa entre la frecuencia de vocalización de estas especies puede estar asociado a evitar la competencia.

Finalmente *P. flammeolus* y *B. virginianus* presentaron una relación positiva en sus patrones de vocalización, lo que sugiere la existencia de interacciones. Ambas especies son fuertemente territoriales, y responden vocalmente ante la presencia de individuos con-específicos ajenos a su territorio (Marshall 1939, Rohner 1997). Este comportamiento fue

observado previamente en Piedra Canteada (Fernández-Martínez 2013). En ese estudio los individuos de ambas especies respondieron vocalmente a provocaciones auditivas intra específicas y se acercaron al sitio de provocación para emitir vocalizaciones territoriales (Fernández-Martínez 2013).

6.3.3 Distancia entre los sitios de vocalización (sitios donde las especies vocalizaron)

Los sitios de vocalización (i.e. sitios donde las especies de búhos fueron detectadas vocalizando) generalmente se encuentran dentro de los territorios y zonas de actividad (forrajeo y nidificación entre otras) de cada especie (König y Weick 2008). No obstante, las interacciones entre especies pueden causar que los individuos modifiquen el uso y la selección de los sitios de vocalización. En este estudio los sitios de vocalización entre individuos de *B. virginianus* se encontraron alejados entre sí (metros de separación $\bar{X}=1571.87\text{m} \pm 779.35$). *Bubo virginianus* es territorial, y se comporta muy agresivo cuando detecta la presencia de otros individuos ajenos a su territorio (Rohner 1997, Rohner *et al.* 2001, König y Weick 2008). Por tanto la distancia entre los sitios de vocalización de los individuos de *B. virginianus* en Piedra Canteada podría evitar la competencia intra específica.

Así mismo, los sitios de vocalización de *A. acadicus* se encontraron relativamente cercanos a los sitios de *P. flammeolus* ($\bar{X}=260.84\text{m} \pm 172.34$). Estas especies son de tamaño pequeño (no mayor a 20cm, König y Weick 2008), por lo que su cercanía sugiere la existencia de interacciones como la competencia. En Piedra Canteada ambas especies se alimentan de insectos (ortópteros y coleópteros) cuya disponibilidad (y selección como presa) puede variar entre temporadas (Fernández-Martínez 2013). No obstante, esta cercanía también puede ser explicada por una similitud en los requerimientos de hábitat en ambas especies y el tamaño de los territorios de ambas especies.

Por otro lado, los sitios de vocalización de *A. acadicus* se encontraron relativamente cercanos a los sitios de *B. virginianus* ($\bar{X}=477.55\text{m} \pm 200.36$). Esto sugiere que ambas especies tienen algunos requerimientos de hábitat similares, ya que en todo el estudio usaron los mismos hábitats en Piedra Canteada. En otro enfoque, *B. virginianus* es un depredador potencia de *A. acadicus*, por lo que se esperaba que la especie pequeña hubiera

seleccionado sitios alejados de *B. virginianus* (e.g. Suhonen *et al.* 2007). No obstante, *A. acadicus* no disminuyó su actividad de vocalización ni de forrajeo en sitios cercanos de *B. virginianus*. Swengel (1987) menciona que *A. acadicus* puede continuar vocalizando incluso cuando una especie grande vocaliza en la cercanía. Además, se ha reportado que *B. virginianus* tolera la presencia de *A. acadicus* en su territorio (Swengel 1987). Esto sugiere que la selección de los sitios de vocalización de *A. acadicus* en lugares cercanos a los de *B. virginianus* pueden otorgar un beneficio para la especie pequeña. Anteriormente se han registrado interacciones positivas entre aves pequeñas y rapaces diurnas (Greeny y Wethington 2009, Greeny *et al.* 2015), sin embargo, se requieren de más estudios para poder determinar si existe una interacción positiva (e.g. facilitación) entre estas especies.

6.3.4 Relación de la frecuencia de vocalización con las variables ambientales

Las variables ambientales tienen influencia en el comportamiento vocal de las especies de búhos (Enríquez y Rangel-Salazar 1997, 2001). En este estudio *T. alba* y *P. flammeolus* vocalizaron con mayor frecuencia en noches con mayor temperatura ($\bar{x}=10.98^{\circ}\text{C} \pm 1.96$ y $\bar{x}=10.18^{\circ}\text{C} \pm 2.24$). Por una parte, *T. alba* evita estar activa durante los momentos con menor temperatura de la noche, ya que fisiológicamente no es muy tolerante al frío (COSEWIC 2010a), y en el caso de *P. flammeolus* la disponibilidad de alimento (insectos) se reduce en los momentos más fríos de la noche (Furniss y Carolin 1977). Contrariamente, *B. virginianus* vocalizó con mayor frecuencia en noches más frías ($\bar{x}=8.39^{\circ}\text{C} \pm 1.58$). Takats y Holroyd (1997) observaron que varias especies de búhos (entre ellas *B. virginianus*) vocalizaban menos en las noches con menor temperatura (rango de temperatura -28° a 10°C) en Canadá. Esto es similar con nuestras observaciones, ya que *B. virginianus* presentó mayores registros vocales en noches más frías (rango de temperatura 5.9° a 10.7°C). Sin embargo, aunque las temperaturas mínimas en Piedra Canteada no fueron menores a 3.7°C , este factor si tuvo influencia sobre la actividad vocal de *B. virginianus*.

La actividad vocal de *T. alba* y *M. kennicottii* fue mayor en respectivamente a 487.38 ± 117.76 y 572.5 ± 28.99 minutos previos para el amanecer, y a 100 ± 22.62 minutos posteriores al anochecer solo para *M. kennicottii*. Este comportamiento está asociado con

los hábitos nocturnos de ambas especies (König y Weick 2008), aunque ocasionalmente *T. alba* ha sido vista en Piedra Canteada volando durante las tardes y el crepúsculo previo al anochecer (observación personal, Shawyer 2011). Por el contrario, *B. virginianus* presentó mayor frecuencia de vocalización generalmente en la madrugada después de la media noche ($\bar{x}=347.34\pm 111.38$ minutos restantes para el amanecer). Estos resultados están asociados con una mejor comunicación, ya que las condiciones ambientales de menor temperatura y viento en las madrugadas permiten que las vocalizaciones de *B. virginianus* se transmitan con mayor eficiencia (Morrell *et al.* 1991).

Aegolius acadicus vocalizó con mayor frecuencia en noches con ruido e iluminación antrópica ($\bar{x}=0.92\pm 0.61$, i.e. ruido y luz ocasionada por tráfico distante o del pueblo). En ciudades con alta perturbación auditiva, las especies de aves modifican sus vocalizaciones y su intensidad de vocalización (vocalizan durante más tiempo o incrementan el volumen) para asegurar que su mensaje llegue a otros individuos o especies (Warren *et al.* 2006, Brum y Slater 2006, Slabbekoorn y Ripmeester 2008). No obstante, el ruido en Piedra Canteada generalmente se limitaba al ruido lejano ocasionado por el sonido de aviones, tráfico o música de pueblos, mientras que la luz registrada generalmente solo se limitaba a un foco en la cabaña de los vigilantes y rara vez a los faros de un auto al pasar. Sin embargo, aunque el ruido e iluminación en Piedra Canteada era menor al presente en las ciudades o zonas rurales, este factor puede estimular a *A. acadicus* a vocalizar con mayor frecuencia para poder transmitir su mensaje a otros individuos o especies. Contrariamente, *P. flammeolus* vocalizaba con mayor frecuencia cuando el ruido e iluminación eran menores ($\bar{x}=0.48\pm 0.62$). *Psiloscops flammeolus* es sensible a la perturbación humana, y el ruido ocasionado por actividades humanas puede producir que esta especie abandone sus territorios (Environment Canada 2013). Por tanto, esta especie suele evitar los sitios con mayor ruido ambiental de origen antrópico o natural (Scholer *et al.* 2014).

Finalmente, la frecuencia de vocalización de *A. acadicus* fue mayor alrededor de la luna llena. Palmer (1987) observó que durante las noches con mayor iluminación (por causa de la luna llena) se podían detectar más individuos de *A. acadicus* en Colorado, Estados Unidos. No obstante, Speicher *et al.* (2011) observaron que la noches de luna en cuarto creciente o menguante tenían mayor influencia sobre los movimientos y vocalizaciones de

A. acadicus que las noches de luna llena o nueva en Pensilvania, Estados Unidos. Si bien, la influencia de la luna sobre *A. acadicus* puede variar dependiendo de la región, en Piedra Canteada mostró una influencia positiva en las vocalizaciones de esta especie independientemente si la luna se encontraba en el horizonte. Esto sugiere que este factor presenta mayor influencia en el comportamiento vocal de *A. acadicus* que la iluminación nocturna o la posición de la luna en el horizonte.

6.4 Coexistencia de las especies de búhos en Piedra Canteada

En general los bosques de Piedra Canteada tienen regiones perturbadas por actividades antrópicas y regiones más conservadas con poca evidencia de perturbación. Así mismo, los bosques presentaron recursos como sitios para vocalización, sitios de forrajeo, lo que permite su ocupación y uso por parte de las especies de búhos (Smith *et al.* 1999, Churchill *et al.* 2002, Enríquez y Rangel-Salazar 2007). En Piedra Canteada la mayoría de las especies (excepto *M. kennicottii*) ocuparon más del 35% de los sitios muestreados y usaron por lo menos tres bosques diferentes (Anexo 3.1). La coexistencia de las especies se asoció en parte a diferentes requerimientos de hábitat y a un comportamiento diferencial en la actividad vocal nocturna (Ganey y Block 2005, Rivera-Rivera *et al.* 2012).

Por una parte, *T. alba* y *B. virginianus* son de tamaño mediana y grande respectivamente, no obstante se ha reportado que *B. virginianus* puede depredar a *T. alba* (COSEWIC 2010a). En este estudio, ambas especies se registraron en tres tipos de bosque (Anexo 3.2a), pero no se registraron vocalizando simultáneamente, y su actividad vocal fue en diferentes condiciones. Esto es que *B. virginianus* vocalizó con mayor frecuencia en las noches más frías ($\bar{x}=8.39^{\circ} C \pm 1.58$) durante el segundo horario de muestreo, mientras que *T. alba* vocalizó en noches más cálidas ($\bar{x}=10.98^{\circ} C \pm 1.96$) y durante el primer horario. Esto sugiere que aunque ambas especies usan los mismos hábitats, existe un comportamiento diferencial en su actividad vocal, que aminora las interacciones (Ganey y Block 2005). En otro caso, *B. virginianus* también puede depredar a *P. flammeolus*. Ambas especies usaron tres tipos de bosque (Anexo 3.2b) donde se registró actividad vocal simultánea. Sin embargo, la frecuencia de vocalización de *P. flammeolus* disminuyó cuando *B. virginianus* vocalizaba con mayor frecuencia. Además, ambas especies presentaron diferentes requerimientos de

hábitat, ya que *P. flammeolus* vocalizó en los sitios de mayor altitud ($\bar{x}=2964.76$ msnm ± 172.88) y generalmente más alejados del borde de bosque y los cultivos agrícolas ($\bar{x}=2208.37\text{m} \pm 945.71$ y $\bar{x}=2138.12\text{m} \pm 855.68$) mientras que *B. virginianus* vocalizó en sitios de menor altitud ($\bar{x}=2811.77\text{msnm} \pm 37.20$) y más cercanos al borde del bosque y los cultivos ($\bar{x}=1193.41\text{m} \pm 490.39$ y $\bar{x}=1074.42\text{m} \pm 417.60$). Adicionalmente *P. flammeolus* vocalizó con mayor frecuencia en noches más cálidas ($\bar{x}=10.98^\circ \text{C} \pm 1.96$). Finalmente, aunque ambas especies usan los mismos hábitats, seleccionan sitios con características fisiográficas diferentes que aminoran las interacciones como la depredación (Moore y Frederick 1991).

La coexistencia entre dos especies potencialmente competidoras también se observó entre *P. flammeolus* y *A. acadicus*. Ambas especies usaron los mismos tres tipos de bosque (Anexo 3.2c) donde también se registraron vocalizando de forma simultánea. Sin embargo, aunque *A. acadicus* seleccionó sitios de vocalización en lugares cercanos a los de *P. flammeolus*, las características estructurales de la vegetación fueron diferentes. Por una parte, *A. acadicus* seleccionó sitios con una cobertura de dosel más abierta ($\bar{x}=61.46 \pm 18.6$), y *P. flammeolus* seleccionó sitios con un dosel más cerrado ($\bar{x}=76.82 \pm 13.4$). Además, *A. acadicus* tolera más el ruido e iluminación antrópica, mientras que *P. flammeolus* prefiere evitarlo, por lo que selecciona sitios con menor ruido. Si bien, ambas especies presentan algunos requerimientos de hábitat similares, también presentan diferencias tanto en requerimientos como en actividad vocal, lo que aminora la competencia y permiten la coexistencia (Hayward y Garton 1988).

Bubo virginianus y *A. acadicus* presentan requerimientos de hábitat similares, ya que ambas especies usaron los mismos cuatro tipos de bosques (Anexo 3.2d), y donde una especie presentaba mayor ocupación, también la otra. Además, *A. acadicus* seleccionó sitios de vocalización cercanos a los de *B. virginianus*. La coexistencia de estas especies ya ha sido observada, porque existe una tolerancia ante su presencia en los territorios en ambas especies (Swengel 1987). Finalmente, *M. kennicottii* solo usó un tipo de bosque (Anexo 3.2e) y su ocupación fue muy baja (ocupó el 6% de los sitios muestreados). La actividad vocal de esta especie fue en el primer horario, aunque solo se le registró vocalizando en dos ocasiones (y en una tercera solo se le observó perchedo en un árbol sin vocalizar) y no se le

registró vocalizando simultáneamente con alguna especie. Esto sugiere que *M. kennicottii* presenta una actividad sigilosa en Piedra Canteada, y evita usar más tipos de bosque para aminorar las interacciones (e.g. depredación, Kissling *et al.* 2010, Tripp y Robinson 2015).

7. Conclusiones

- En el interior del Área Natural Protegida de Bicentenario Piedra Canteada se registraron cinco especies de búhos (*Tyto alba*, *Psiloscops flammeolus*, *Megascops kennicottii*, *Bubo virginianus* y *Aegolius acadicus*).
- Cuatro especies ocuparon más del 35% de los sitios muestreados y solo *M. kennicottii* presentó una ocupación del 6%.
- La probabilidad de detección de todas las especies en general fue menor a 0.12.
- La variación de la probabilidad de detección por repetición de muestreo estuvo asociada a cambios ambientales, temporales y posibles interacciones; y en el caso específico de *P. flammeolus* se sugiere que podría ser parte de una población migratoria.
- Solo los índices de ocupación de *A. acadicus* se relacionaron con los de *B. virginianus*.
- Cada especie usó de forma diferente los hábitats disponibles en el interior de Piedra Canteada. *Bubo virginianus* y *A. acadicus* usaron los hábitats de bosque de oyamel, de encino, de pino-encino y de ciprés, mientras que *T. alba* y *P. flammeolus* usaron el bosque de oyamel, de encino y pino-encino y *M. kennicottii* solo usó, el bosque de encino. En todo el muestreo los hábitats que se usaron en mayor proporción a su disponibilidad fueron el bosque de pino-encino y ciprés.
- Solo *B. virginianus* y *A. acadicus* tuvieron un uso diferente de los hábitats entre temporadas.
- La presencia de cuatro especies de búhos en Piedra Canteada se asoció a once variables estructurales de la vegetación (diámetro a la altura del pecho [DAP], presencia de árboles con un DAP mayor a 60cm, altura de los árboles, número de árboles juveniles y maduros, presencia y proporción de los diferentes tipos de árboles, altura máxima del dosel, cobertura del dosel, profundidad del mantillo y tipo de disturbio), dos variables fisiográficas (altitud, inclinación de la pendiente), y

dos del paisaje (distancia al borde del bosque más cercano y distancia a la parcela de cultivo más cercana).

- Cuatro especies vocalizaron sin diferencias en ambos horarios de muestreo, y solo *T. alba* vocalizó más en el primer horario (8:00pm-12:00am), mientras que *B. virginianus* más en el segundo (12:00am-4:00am).
- Entre temporadas solo la actividad vocal de *P. flammeolus* fue mayor en secas, mientras que la de *A. acadicus* fue mayor en lluvias
- La actividad vocal de *T. alba* estuvo relacionada negativamente con la de *B. virginianus*, mientras que la de *P. flammeolus* estuvo relacionada negativamente con la de *B. virginianus* y *A. acadicus*.
- *Bubo virginianus* y *P. flammeolus* presentaron una asociación positiva en su actividad vocal con individuos conespecíficos.
- La relación de los sitios de vocalización de las especies de búhos con la distancia a los sitios de vocalización más cercanos de otro individuo o especie sugirió la presencia de interacciones intra e inter específicas. Por una parte los individuos de *B. virginianus* seleccionaron sitios de vocalización más alejados entre sí, mientras que *A. acadicus* seleccionó sitios de vocalización cercanos a los de *P. flammeolus* y *B. virginianus*.
- Todas las especies de búho en Piedra Canteada mostraron una asociación en la frecuencia de vocalización con variables ambientales. Estas variables fueron el ciclo lunar, la posición de la luna en el horizonte, la iluminación nocturna, el ruido ocasionado por el viento, la temperatura promedio en el trayecto, el tiempo previo a la salida del sol y el ruido e iluminación antrópica.

8. Literatura citada

- Alba-Zúñiga, A., P. L. Enríquez y J. L. Rangel-Salazar. 2009. Population density and habitat use of the threatened balsas screech owl in the Sierra de Huautla Biosphere Reserve, Mexico. *Endangered Species Research* 9: 61-66.
- Anderson, S. H. y K. A. Clark. 2002. Comparative habitat use by owls in a high altitude (1,700-3,000m) Rocky Mountain forest. 162-174pp. En: I. Newton, R. Kavanagh, J. Oslen y I. Taylor (Eds.). *Ecology and Conservation of Owls*. Csiro Publishing, Collingwood, Australia.
- Aragón, E. E., B. Castillo y A. Garza. 2002. Roedores en la dieta de dos aves rapaces nocturnas (*Bubo virginianus* y *Tyto alba*) en el noreste de Durango, México. *Acta Zoológica Mexicana* 86:29-50.
- Baumgartner, F. M. 1938. Courtship and nesting of the great horned owls. *The Wilson Bulletin* 50: 274-285.
- Begon, M., C. R. Townsend y J. L. Harper. 2006. *Ecology, from individuals to ecosystems*. Cuarta edición. Blackwell Publishing. Oxford, Inglaterra.
- Bennett, J. R. y P. H. Bloom. 2005. Home range and habitat use by great horned owls (*Bubo virginianus*) in Southern California. *Journal of Raptor Research* 39(2): 119-126.
- Bond, M. L., D. E. Lee, R. B. Siegel y J. P. Ward, Jr. 2009. Habitat use and selection by California spotted owls in a postfire landscape. *The Journal of Wildlife Management* 73(7): 1116-1124.
- 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(2): 176-182.
- Brum, H. y P. J. B. Slater. 2006. Ambient noise, motor fatigue, and serial redundancy in chaffinch song. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 60: 475-481.

- Byers, C.R., R.K. Steinhorst y P.R. Krausman. 1984. Clarification of a technique for analysis of utilization-availability data. *The Journal of Wildlife Management* 48:1050-1053.
- Cannings, R.J. y A.M. van Woudenberg. 2004. Flammulated Owl. En: B.C. Ministry of Water, Land and Air Protection. *Accounts and Measures for Managing Identified Wildlife. -Accounts V. 2004*, Columbia Británica, Canadá.
- Cejudo-Espinosa, E y C. Deloya. 2005. Coleoptera necrófidos del bosque de *Pinus hartwegii* del Nevado de Toluca, México. *Folia Entomológica Mexicana* 44(1): 67-74.
- Churchill, J., P.B. Wood y D. F. Brinker. 2002. Winter home range and habitat use of female northern saw-whet owls on Assateague Island, Maryland. *Wilson Bulletin* 114(3): 309-313.
- Clark, K. A. y S. H. Anderson. 1997. Temporal, climatic and lunar factors affecting owl vocalizations of Western Wyoming. *Journal of Raptor Research* 31(4):358-363.
- COSEWIC. 2001. COSEWIC assessment and update status report on the flammulated owl *Otus flammeolus* in Canada. Committee on the Status of Endangered Wildlife in Canada. Ottawa, Canada. http://www.sararegistry.gc.ca/status/status_e.cfm
- COSEWIC. 2010. COSEWIC assessment and status report on the flammulated owl *Otus flammeolus* in Canada. Committee on the Status of Endangered Wildlife in Canada. Ottawa, Canadá. http://www.sararegistry.gc.ca/status/status_e.cfm.
- COSEWIC. 2010a. COSEWIC assessment and status report on the barn owl *Tyto alba* (eastern population and western population) in Canada. Committee on the Status of Endangered Wildlife in Canada. Ottawa, Canadá. www.sararegistry.gc.ca/status/status_e.cfm.
- COSEWIC. 2012. COSEWIC assessment and status report on the western screech-owl *kennicottii* subspecies *Megascops kennicottii kennicottii* and the western screech-owl *macfarlanei* subspecies *Megascops kennicottii macfarlanei* in Canada.

Committee on the Status of Endangered Wildlife in Canada. Ottawa, Canadá.
http://www.registrellep-sararegistry.gc.ca/default_e.cfm

Davis, H. y R. Weir. 2008. Western screech-owl conservation along the Shuswap River: Final report. Artemis Wildlife, BC Hydro Fish Wildlife Bridge Coastal Restoration Program, Forest investment Account, Forest Science Program. Amstrong, Canadá.

Delfín-Alfonso, C. A. 2014. El hábitat: definición, dimensiones y escalas de evaluación para la fauna silvestre. 285-313 pp. En: S. Gallina-Tessaro y López-Gonzalez (Eds). Manual de técnicas para el estudio de la fauna. Instituto de Ecología, A.C., Universidad Autónoma de Querétaro, INE-SEMARNAT. Ciudad de México, México.

Digital Globe, Google Earth, INEGI. 2016. Foto de satélite de Piedra Canteada, Tlaxcala, México (Fecha de la imagen 29/11/2014). www.google.com/earth/. 3 de enero de 2016

Dobson, A. J. 2002. An introduction to generalized linear models. Chapman & Hall/CRC Press. Florida, Estados Unidos.

Dugger, K. M., R. G. Anthony y L. S. Andrews. 2011. Transient dynamics of invasive competition: barred owls, spotted owls, habitat, and the demons of competition present. *Ecological Applications* 21(7): 2459-2468.

Enríquez, P. L. 1995. Abundancia relativa, uso de hábitat y conocimiento popular de los Strigiformes en un bosque húmedo en Costa Rica. Tesis de Maestría. Universidad Nacional de Costa Rica. Heredia, Costa Rica.

Enríquez, P. L., K. Eisermann y H. Mikkola. 2012. Los búhos de México y Centroamérica: Necesidades en investigación y conservación. *Ornitología Neotropical* 23: 247-260.

Enríquez, P. L. y J. L. Rangel-Salazar. 1997. Intra-and interspecific calling in a tropical owl community. 525-532 pp. En: J. R. Duncan, D. H. Johnson y T.H. Nicholls (Eds). *Biology and conservation of owls of the Northern Hemisphere*. General Technical Report. NC-190. USDA Forest Service, Denver, CO, Estados Unidos.

- 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.
- Enríquez, P. L., J. L. Rangel-Salazar. 2007. The intensity of habitat use by an owl assemblage in a neotropical rain forest. 88-98 pp. En: K.L. Bildstein, D.R. Barber y A. Zimmerman (Eds.). *Neotropical Raptors*. Hawk Mountain Sanctuary, Orwigsburg, Pensilvania, Estados Unidos.
- Enríquez, P. L. y J. R. Vázquez-Pérez. 2015. Los búhos de México. 475-509pp. En: P. L. Enríquez (Ed). *Los búhos neotropicales: diversidad y conservación*. El Colegio de la Frontera Sur. Chiapas, México.
- Environment Canada. 2013. Management plan for the flammulated owl (*Otus flammeolus*) in Canada. Species at Risk Act Management Plan Series. Environment Canada. Ottawa, Canadá.
- ESRI. 2011. ArcGis Desktop: Release 10. Redlands, CA: Environmental Systems Research Institute.
- Fernández-Martínez, E. C. 2013. Abundancia, ocupación y dieta de los búhos en el Área Natural Protegida del Bicentenario Piedra Canteada, en San Felipe Hidalgo, Tlaxcala México. Tesis de licenciatura. Universidad Nacional Autónoma de México, Facultad de Estudios Superiores Zaragoza. Ciudad de México, México.
- Fernández-Martínez, E. C. 2015. Influencia del ruido ambiental sobre la actividad vocal de dos especies de *Glaucidium* (Strigidae: Strigiformes) en la Estación Biológica de Chamela, Jalisco, México. Informe de trabajo de investigación del curso Ecología de Aves (2015-2) del Posgrado en Ciencias Biológicas UNAM. Chamela, Jalisco.
- Finck, P. 1990. Seasonal variation of territory size with the little owl (*Athenenoctua*). *Oecologia* 83: 68-75.
- Fox, J. 2005. The R Commander: A basic-statistics graphical user interface to R. *Journal of Statistical Software* 14(9): 1-42.

- Fuller, M. R. y J. A. Mosher. 1987. Raptor survey techniques. 7-65 pp. En: B. A. G. Pendleton, B. A. Millsap, K. W. Cline y D. M. Bird (Eds.). Raptor Management Techniques Manual. National Wildlife Federation, Washington D. C., Estados Unidos.
- Furniss, R. L. y V. M. Carolin. 1977. Western forest insects. U. S. Department of Agriculture, Forest Service. Miscellaneous publication No. 1339. Washington D.C., Estados Unidos.
- Ganey, J. L. y W. M. Block. 2005. Dietary overlap between sympatric mexican spotted and great horned owls in Arizona. Research Paper RMRS-RP-57WWW. Fort Collins, Co: U.S. Department of Agriculture, Forest Service, Rocky Mountains Research Station. Colorado, Estados Unidos.
- Garshelis, D. L. 2000. Delusions in habitat evaluation: Measuring use, selection, and importance. 111-164 pp. En: L. Boitani y T. K. Fuller (Eds). Research techniques in animal ecology, controversies and consequences. Columbia University Press. Nueva York, Estados Unidos.
- Gehlbach, F. R. y S. H. Stoleson. 2010. Western Screech-Owl (*Megascops kennicottii*). 511-523 pp En: J. Cartron (Ed). Raptors of New Mexico. Albuquerque, NM: University of New Mexico Press. Nuevo México, Estados Unidos.
- Gerhardt, R. P. 1991. Response of mottled owls to broadcast of conspecific call. Journal of Field Ornithology 62(2): 239-244.
- Gibson, L. A., B. A. Wilson, D. M. Cachill y J. Hill. 2004. Spatial prediction of rufus bristlebird habitat in a coastal heathland: a GIS-based approach. Journal of Applied 41: 213-223.
- Goggans, R. 1986. Habitat use by flammulated owls in Northeastern Oregon. Tesis de maestría. Oregon State University. Oregon, Estados Unidos.

- Greeney, H. F. y S. M. Wethington. 2009. Proximity to active *Accipiter* nest reduces nest predation of black-chinned hummingbirds. *The Wilson Journal of Ornithology* 121(4): 809-812.
- Greeney, H. F., M. R. Meneses, C. E. Hamilton, E. Lichter-Marck, R. W. Mannan, N. Skyder, H. Snyder, S. M. Wethington y L. A. Dyer. 2015. Trait-mediated trophic cascade creates enemy-free space for nesting hummingbirds. *Science Advances* 1:doi: 10.1126/sciadv.1500310.
- Groves, C., T. Frederick, G. Frederick, E. Atkinson, M. Atkinson, J. Shepherd y G. Servheen. 1997. Density, distribution, and habitat of flammulated owls in Idaho. *Great Basin Naturalist* 57(2): 116-123.
- Hardy, P. C. 1997. Habitat selection by elf owls and western screech-owls in the Sonora Desert. Tesis de maestría. School of Renewable Natural Resources. The University of Arizona. Arizona, Estados Unidos.
- Harestad, A. S. y F. L. Bunnell. 1979. Home range and body weight: a re-evaluation. *Ecology* 60: 389-402.
- Hays, R. L., C. Summers y W. Seitz. 1981. Estimating wildlife habitat variables. Fish and Wildlife Service. U.S. Department of the Interior, Washington, D.C.
- Hayward, G. D. y E. O. Garton. 1988. Resource partitioning among forest owls in the River of No Return Wilderness, Idaho. *Oecologia* 75: 253-265.
- Hemmera Envirochem Inc. 2014. Roberts Bank terminal 2 technical data report: Terrestrial wildlife and vegetation's barn owl habitat suitability, habitat use, site occupancy and collision study. Hemmera Envirochem Inc. Columbia Británica, Canadá.
- Hinam, H. L. y C. C. St. Clair. 2008. High levels of habitat loss and fragmentation limit reproductive success by reducing home range size and provisioning rates of northern saw-whet owls. *Biological Conservation* 141: 524-535.

- Hines, J. E. 2006. PRESENCE. Software to estimate patch occupancy and related parameters. USGS-PWRC. <http://www.mbr-pwrc.usgs.gov/software/presence.html>. 15 de noviembre 2012.
- Hunt, J. W., F. W. Weckerly y J. R. Ott .2012. Reliability of occupancy and binomial mixture models for estimating abundance of golden-cheeked warblers (*Setophaga chrysoparia*). *The Auk* 129 (1): 105-114.
- Hutchinson, G. E. 1959. Homage to Santa Rosalía; or, Why are there so many kinds of Animals? *The American Naturalist* 93:145-159.
- INEGI. 2011. Mapa de climas.
<http://mapserver.inegi.org.mx/geografia/espanol/estados/tlax/clim.cfm?c=444&e=2>
5. 20 de septiembre de 2011.
- Jones, J. 2001. Habitat selection studies in avian ecology: A critical review. *The Auk* 118(2): 557-562.
- Kasprzykowski, Z. y A. Golawski. 2006. Habitat use of the barn owl *Tyto alba* and the little owl *Athene noctua* in central-eastern Poland. *Biological Letters* 43(1):33-39.
- Kissling, M. L., S. B. Lewis y G. Pendleton. 2010. Factors influencing the detectability of forest owls in Southeastern Alaska. *The Condor* 112(3): 539-548.
- Kobayashi, F., M. Toyama y I. Koizumi.2014. Potential resource competition between an invasive mammal and native birds: overlap in tree cavity preference of feral raccoons and ural owl. *Biological Invasions* 16:1453-1464.
- König, C. y F. Weick. 2008. *Owls of the world*. Second Edition.Helm. Londres, Inglaterra.
- Krausman, P. R. 1999. Some basic principles of habitat use. 85-90 pp. En: K. L. Launchbaugh, K. D. Sanders y J. C. Mosle. *Grazing behavior of livestock and wildlife*.Idaho, Estados Unidos.

- Kruskal, W. H. y W. A. Wallis. 1952. Use of ranks in one-criterion variance analysis. *Journal of the American Statistical Association* 47(260):583-621.
- Lane, W. H., D. E. Andersen y T.H. Nicholls. 2001. Distribution, abundance and habitat use of singing male boreal owls in Northeast Minnesota. *Journal of Raptor Research* 35(2):130-140.
- Linkhart, B. D., R. T. Reynolds y R. A. Ryder. 1998. Home range and habitat of breeding flammulated owls in Colorado. *The Wilson Bulletin* 110(3): 324-351.
- Lourenço, R., F. Goytre, M. Delgado, M. Thornton, J. E. Rabaça y V. Penteriani. 2013. Tawny owl vocal activity is constrained by predation risk. *Journal of Avian Biology* 44(5): 461-468.
- Lynch, J. F. y D. F. Whigham. 1984. Effects of forest fragmentation on breeding bird communities in Maryland, USA. *Biological Conservation* 28: 287-324.
- Mackenzie, D. I. 2005. Was it there? Dealing with imperfect detection for species presence/absence data. *Australian & New Zealand Journal of Statistics* 47 (1):65-74.
- Mackenzie, D. I. y J. D. Nichols. 2004. Occupancy as a surrogate for abundance estimation. *Animal Biodiversity and Conservation* 27 (1): 461-467.
- Mackenzie, D. I., J. D. Nichols, J. A. Royle, K. H. Pollock, L. L. Bailey y J. E. Hines. 2006. *Occupancy estimation and modeling, inferring patterns and dynamics of species occurrence*. Elsevier. Burlington, Estados Unidos.
- Mackenzie, D. I., L. L. Bailey y J. D. Nichols. 2004. Investigation species co-occurrence patterns when species are detected imperfectly. *Journal of Animal Ecology* 73: 546-555.
- Mann, H. B. y D. R. Whitney. 1947. On a test of whether one of two random variables is stochastically larger than the other. *Annals of Mathematical Statistics* 18: 50-60.

- Marshall, J. T. 1939. Territorial behavior of the flammulated screech owl. *The Condor* 41(2): 71-78.
- Marti, C. D. 1997. Flammulated owl (*Otus flammeolus*) breeding in deciduous forest. 236-266 pp. En: J. R. Duncan, D. H. Johnson y T.H. Nicholls (Eds). *Biology and conservation of owls of the Northern Hemisphere*. General Technical Report. NC-190. USDA Forest Service, Denver, CO, Estados Unidos.
- McCormick, J. P. 2014. Northern saw-whet owl (*Aegolius acadicus*) abundance and distribution in Southern Appalachian Mountains of Northeast Tennessee. Tesis de maestría. Faculty of the Department of Biological Sciences East Tennessee State University. Tennessee, Estados Unidos.
- McGarigal, K., J. D. Fraser. 1984. The effect of forest stand age on owl distribution in Southwestern Virginia. *The Journal of Wildlife Management* 48(4): 1393-1398.
- Moore, T. L. y G. P. Frederick. 1991. Distribution and habitat of flammulated owl (*Otus flammeolus*) in West-Central Idaho. Challenge Cost-Share Project, Payette National Forest, Wallowa-Whitman National Forest. Idaho Department of Fish and Game. Idaho, Estados Unidos.
- Morin, P. J. 2011. *Community Ecology*. Wiley-Blackwell. Oxford, Inglaterra.
- Morrell, T. E. y R. H. Yahner. 1994. Habitat characteristics of great horned owls in Southcentral Pennsylvania. *Journal of Raptor Research* 28(3): 164-170.
- Morrell, T. E., R. H. Yahner, y W. L. Harknees. 1991. Factors affecting detection of great horned owls by using broadcast vocalizations. *Wildlife Society Bulletin* 19 (4): 481-488.
- Mosher, J. A., K. Titus y M. R. Fuller. 1987. Habitat sampling measurement and evaluation. 91-97pp. En: *Raptor management techniques manual*, B. A. Pendleton, A. B. Millsap, W. K. Cline y M. D. Bird (Eds.). National Wildlife Federation. Washington, D.C.

- Murphy, R. K. 1997. Importance of prairie wetlands and avian prey to breeding great horned owls (*Bubo virginianus*) in Northwestern North Dakota. 286-298pp. En: J. R. Duncan, D. H. Johnson y T.H. Nicholls (Eds). Biology and conservation of owls of the Northern Hemisphere. General Technical Report. NC-190. USDA Forest Service, Denver, CO, Estados Unidos.
- Newton, I. 1998. Population limitation in birds. Elsevier Academic Press. San Diego, Estados Unidos.
- Odom, K. 2009. Vocalizations, vocal behaviour, and geographic variation in the calls, duets, and duetting behaviour of nonpasserine, the barred owl (*Strix varia*). Tesis de maestría. University of Windsor. Ontario, Canadá.
- Olsen, J., S. Trost y G. Hayes. 2002. Vocalizations used by southern boobooks (*Ninox novaeseelandiae*) in the Australian capital territory. 305-319 pp. En: I. Newton, R. Kavanagh, J. Oslen y I. Taylor. Ecology and conservation of owls. Csiro Publishing. Collingwood, Australia.
- Palmer, D.A. 1987. Annual, seasonal, and nightly variation in calling of boreal and northern saw-whet owls. 162-168pp. En: R.W. Nero, R. J. Clark, R. J. Knapton and R.H. Hamre (Eds). Biology and conservation of northern forest owls: symposium proceedings. USDA Forest Service. General Technical Report RM-142. Winnipeg, Canadá.
- Penteriani, V. 2002. Variation in the function of eagle owl vocal behavior: territorial defense and intra-pair communication? *Ethology Ecology and Evolution* 14:275–281.
- Pérez-Roblero, C. Y. 2014. Diversidad temporal herpetofaunística en un bosque templado de la Sierra Nevada de México. Tesis de maestría. Universidad Autónoma Metropolitana. Ciudad de México, México.

- Peterson, R. T. y E. L. Chalif. 2008. Aves de México, guía de campo, identificación de todas las especies encontradas en México, Guatemala, Belice y El Salvador. Editorial Diana. Ciudad de México, México.
- R Core Team y contribuidores. 2016a. Fitting generalized linear models. <https://stat.ethz.ch/R-manual/R-devel/library/stats/html/glm.html>. 27 de mayo de 2016.
- R Core Team y contribuidores. 2016b. Analysis of deviance for generalized linear model fits. <https://stat.ethz.ch/R-manual/R-devel/library/stats/html/anova.glm.html>. 27 de mayo de 2016.
- Ramírez, A. 2006. Ecología: Métodos de muestreo y análisis de poblaciones y comunidades. Editorial Pontificia Universidad Javeriana. Bogotá, Colombia.
- Ramírez-Albores, J. E., L. León-Panigua y A. G. Navarro-Sigüenza. 2014. Mamíferos silvestres del Parque Ecoturístico Piedra Canteada y alrededores, Tlaxcala, México; con notas sobre algunos registros notables para el área. *Revista Mexicana de Biodiversidad* 85(1):48-61.
- Ramírez-Santos, P. 2014. Distribución y actividad vocal de *Strix fulvescens* en la Reserva de la Biósfera El Triunfo, Chiapas. Tesis de licenciatura. Instituto Tecnológico del Valle de Oaxaca. Xoxocotlán, Oaxaca.
- Rangel-Salazar, J. L., P. L. Enríquez y P. Marshall. 2006. Taxonomic allocation and precision for tropical owl communities: a sampling approach. 308-323pp. En: R. Rodríguez-Estrella (Ed). *Current raptor studies in Mexico*. Centro de Investigaciones Biológicas del Noroeste, S. C. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad. Distrito Federal, México.
- Reynolds, R. T. y B. D. Linkhart. 1992. Flammulated Owls in ponderosa pine: evidence of preference for old growth. 166-169 pp. En: USDA Forest Service. *Old-growth forests in the Southwest and Rocky Mountain regions: proceedings of a workshop*.

United States Department of Agriculture Forest Service General Technical. Arizona, Estados Unidos.

- 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: 742-752.
- Rohner, C. 1997. Non-territorial floaters in great horned owl (*Bubo virginianus*). 347-362 pp. En: J. R. Duncan, D. H. Johnson y T.H. Nicholls (Eds). *Biology and conservation of owls of the Northern Hemisphere*. General Technical Report. NC-190. USDA Forest Service, Denver, CO Estados Unidos.
- Rohner, C., F. I. Doyle y J. N. Smith. 2001. Great horned owls. 339-376pp. En: C. J. Krebs, S. Boutin y A. R. Boonstra (Eds). *Ecosystem dynamics of the boreal forest: The Kluane Project*. Oxford University Press. Nueva York, Estados Unidos.
- Romano, M., R. Biasatti y L. De Santis. 2002. Dieta de *Tyto alba* en una localidad urbana y otra rural en la Región Pampeana Argentina. *Hornero* 17(1): 25-29.
- Scholer, M. N., M. Leu y J. R. Belthoff. 2014. Factors associated with flammulated owl and northern saw-whet owl occupancy in Southern Idaho. *Journal of Raptor Research* 48(2): 128-141.
- Semarnat. 2013. Informe de la situación del medio ambiente en México. Compendio de estadísticas ambientales. Indicadores clave y desempeño ambiental. Edición 2012. Distrito Federal, México.
- Sergio, F. y F. Hiraldo. 2008. Intraguild predation in raptor assemblages: a review. *Ibis* 150(Suppl. 1) 132-145.
- Sergio, F., L. Marchesi, P. Pedrini y V. Penteriani. 2007. Coexistence of generalist owl with its intraguild predator: distance-sensitive or habitat-mediated avoidance? *Animal Behavior* 74(6): 1607-1616.

- Shaw, J. 2014. Winter ecology of northern saw-whet owls (*Aegolius acadicus*) in the Sierra Nevada Foothills of California. Tesis de maestría. California State University. California, Estados Unidos.
- Shawyer, C. R. 2011. Barn owl *Tyto alba* survey methodology and techniques for use in ecological Assessment: Developing best practice in survey and reporting. Institute of Ecology and Environmental Management. Winchester, Inglaterra.
- Sheffield, S. R. 2007. Owls as biomonitors of environmental contamination. 383-398 pp. In: K. L., Bildstein, D. R. Barber and A. Zimmerman (Eds). Neotropical Raptors. Hawk Mountain Sanctuary. Pennsylvania, Estados Unidos.
- Slabbekoorn, H. y E. A. P. Ripmeester. 2008. Birdsong and anthropogenic noise: implications and applications for conservation. *Molecular Ecology* 17: 72-83.
- Smith, D. G., T. Bosakowski y A. Devine. 1999. Nest site selection by urban and rural great horned owl in the Northeast. *Journal of Field Ornithology* 70(4): 535-542.
- Sparks E. J., J. R. Belthoff y G. Ritchison. 1994. Habitat use by eastern screech-owls in Central Kentucky. *Journal of Field Ornithology* 65(1):83-95.
- Speicher, J., L. Schreffler y D. Speicher. 2011. Lunar influence on the fall migration of northern saw-whet owls. *The Wilson Journal of Ornithology* 123(1): 158-160.
- StataCorp. 2009. Stata/SE 11.0 for Windows. www.stata.com
- Suhonen, J., M. Halonen, T. Mappes y E. Korpimäki. 2007. Interspecific competition limits larders of pygmy owls *Glaucidium passerinum*. *Journal of Avian Biology* 38:630-634.
- Swengel, A. B. 1987. Detecting northern saw-whet owl (*Aegolius acadicus*). *Passenger Pigeon* 49:121-126.
- SyCAF, 2013. Sociedad de solidaridad Social "Piedra Canteada": predio particular "La fusión de dos mitades de la fracción del monte Nanacamilpa" Municipio de

- Nanacamilpa de Mariano Arista estado de Tlaxcala, documento técnico unificado de aprovechamiento forestal. Servicio y Consultoría Ambiental y Forestal S. de R. L. de C.V. Nanacamilpa, Tlaxcala.
- Takats, D. L y G. L. Holroyd. 1997. Owl broadcast surveys in the foothills model forest, Alberta, Canada. 421-431pp. En: J. R. Duncan, D. H. Johnson y T.H. Nicholls (Eds). Biology and conservation of owls of the Northern Hemisphere. General Technical Report. NC-190. USDA Forest Service, Denver, CO, Estados Unidos.
- Trejo, A. y V. Ojeda. 2004. Diet of barn owls (*Tyto alba*) in forest habitats of Northwestern Argentine Patagonia. *Ornitología Neotropical* 15: 307-311.
- Tripp, T. y J. Robinson. 2015. Coastal western screech-owl surveys and habitat assessment for Habitat Acquisition Trust Victoria, BC. Madrone Environmental Services Ltd. Western Screech Owl Report 2015. Columbia Británica, Canadá.
- Tylianakis, J. M., R. K. Didham, J. Bascompte y D. A. Wardle. 2008. Global change and species interactions in terrestrials ecosystems. *Ecology Letters* 11:1351-1363.
- Vázquez-Pérez J.R., P.L. Enríquez, J.L. Rangel-Salazar & 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.
- Vega-López, A. A. y T. Álvarez-Solórzano. 1992. La herpetofauna de los volcanes Popocatepetl e Iztaccihuatl. *Acta Zoológica Mexicana* 51:1-128.
- Warren, P. S., M. Katti, M. Ermann y A. Brazel. 2006. Urban bioacustics: it's not just noise. *Animal Behavior* 71: 491-502.
- Weick, F. 2006. Owls (Strigiformes) annotated and illustrated Checklist. Springer-Verlag. Berlin, Alemania.
- Wiens, J. D., R. G. Anthony y E. D. Forsman. 2011. Barred owl occupancy surveys within the range of the northern spotted owl. *The Journal of Wildlife Management* 75(3):531-538.

Wilcoxon, F. 1945. Individual comparisons by ranking methods. *Biometrics Bulletin* 1(6): 80-83.

Winton, B. R. y D. M. Leslie, Jr. 2004. Density and habitat associations of great horned owls in North-Central Oklahoma. *Proceedings of the Oklahoma Academy of Science* 84: 75-77.

Zuberogitia, I., J. E. Martínez, J. Zabala, J. A. Martínez, A. Azkona, I. Castillo y S. Hidalgo. 2008. Social interactions between two owl species sometimes associated with intraguild predation. *Ardea* 96(1): 109-113.

Anexo 1. Formatos de campo y criterios para determinar la familia del modelo lineal generalizado (MLG) para analizar los datos.

1.1 Formatos usados para los muestreos nocturnos y diurnos.

a) Hoja de datos para los muestreos nocturnos

Este formato se usó a manera de libreta, para registrar la información de las características ambientales en cada momento de muestreo (10 minutos en cada punto de muestreo), la actividad vocal y las direcciones con respecto al norte para estimar el punto donde los búhos vocalizaron. La hoja A se usó una vez al inicio de cada trayecto, y la hoja B se usó una en cada punto de muestreo de cada trayecto.

A)

HOJA DE DATOS PARA BÚHOS	
Nombre y número del trayecto	
Colectores: _____	
Fecha: _____	
Horario: _____	
Edo. Ciclo Lunar:	(1, 2, 3, 4)
	Creciente Menguante
Temp Max: _____	Temp Min: _____
Tempertura promedio: _____	

B)

HOJA DE DATOS PARA BÚHOS			
Estación _____			
Hora: _____	Viento: _____		
Nubosidad: _____	PLH: _____		
Iluminación: (0, 1, 2, 3)	Precipitación: (0, 1, 2, 3)		
Rui/Ilum: (0, 1, 2, 3, 4)	Tiempo am/an: _____		
Especie	Dirección A	Dirección B	Frecuencia
			(0, 1, 2)
			(0, 1, 2)
			(0, 1, 2)
			(0, 1, 2)
			(0, 1, 2)
Observaciones:			

b) Hoja de datos para la medición de las características fisiográficas y estructurales de la vegetación

Características estructurales, fisiográficas de la vegetación y de paisaje.

Este formato se usó en hojas tamaño carta (cuatro por hoja) para medir las variables estructurales, fisiográficas y de paisaje de cada sitio donde se estimó la presencia de un búho.

HOJA DE VARIABLES ESTRUCTURALES Y FISIGRÁFICAS DE LA VEGETACIÓN				
Transecto y especie : _____	Fecha y clave: _____	Altura máxima: _____		
Altitud: _____	Número de estratos: _____	Inclinación de la pendiente: _____		
Tipo de vegetación: _____	Número de árboles jóvenes: _____	Número de árboles maduros: _____		
Profundidad del mantillo: _____	Tipo de disturbio: _____			
Cobertra del dosel:	C	N	S	E
Distancia a= Disturbio: _____	Fuente de Agua: _____	Área abierta: _____	Ecotono: _____	
Ascentamiento humano: _____	Borde Bosque: _____	Parcelas de cultivo: _____		

Características estructurales de la vegetación.

Este formato se usó en hojas tamaño carta para medir las variables estructurales de cada sitio donde se estimó la presencia de un búho.

HOJA DE DATOS PARA VARIABLES ESTRUCTURALES Y FISIGRÁFICAS

Transecto y especie: _____ Fecha y Clave: _____

Árbol y colector	Circunferencia	Grados y pasos	Tipo de árbol: pino, encino, oyamel, madroño, cipres	Estado del árbol: vivo o muerto

c) Variables ambientales medidas, forma de medición y unidades.

VARIABLES AMBIENTALES	FORMA DE MEDICIÓN	UNIDADES
Hora	Reloj de pulso	Hora, minutos
Fase lunar	GPS	1: nueva 2: creciente 3:llena 4: menguante
Posición de la luna en el horizonte (PLH)	Clisímetro casero	°
Iluminación nocturna	Observación directa	0: oscuridad total 1: se distinguen siluetas opacas 2: se distinguen características y pocos detalles 3: se ve con mucha claridad
Nubosidad	Observación directa	%
Precipitación	Observación directa	0: nada 1: baja 2: media 3: alta
Ruido ocasionado por el viento	Observación directa	0: no hay ruido, 1: sonido poco distinguible, 2: sonido claramente distinguible, 3: sonido fuerte con ruido ocasionado por el movimiento de la vegetación
Temperatura promedio en todo el trayecto	Termómetro ambiental electrónico	°C
Tiempo transcurrido desde la puesta del sol al momento de muestreo*	GPS, reloj, hoja de calculo	Minutos
Tiempo restante para la salida del sol desde el momento de muestreo**	GPS, reloj, hoja de calculo	Minutos
Ruido e iluminación de origen antrópico	Observación directa	0: Ausente 1: ruido y luces distantes provenientes de asentamientos humanos o transportes 2: ruido de vehículos y luces cercanas al trayecto 3: ruido y luces de vehículos estacionados o campamentos cercanos 4: evento turístico en las instalaciones de Piedra Canteada
Dirección hacia donde vocalizó un búho.	Brújula	°
Coordenadas geográficas	GPS	UTM

VARIABLES	FORMA DE MEDICIÓN	UNIDADES
Estructurales, fisiográficas y del paisaje		
Diámetro a la altura del pecho	Cinta diamétrica	cm
Altura de los árboles	Clisímetro casero, hoja de calculo	m
Tipos de árboles	Observación directa	Pino, oyamel, encino, ciprés, madroño, otro
Número de árboles jóvenes (DAP<30cm) y maduros (DAP>30cm)	Observación directa	ind/parcela
Porcentaje de cobertura de dosel de cinco puntos.	Densiómetro casero, en cinco sitios	%
Altura máxima del dosel	Clisímetro casero	m
Profundidad del mantillo	Vara graduada en cm, tres sitios	cm
Tipo de disturbio	Observación directa	0: No hay disturbio, 1: evidencia de incendio, 2: evidencia de tala, 3:evidencia de cultivos 4: evidencia de pastoreo
Altitud con respecto al nivel del mar	GPS	msnm
Pendiente	Clisímetro casero	°
Distancia al camino, área abierta, asentamiento humano, ecotono, borde del bosque y parcela de cultivo más cercano.	GPS, SIG	m

1.2 Criterios para determinar la familia del MLG para analizar los datos.

Los criterios para seleccionar la familia del MLG para cada variable en la que se usó esta prueba se basaron en la naturaleza de los datos de las variables involucradas (Dobsin 2002, R Core Team y colaboradores 2016a).

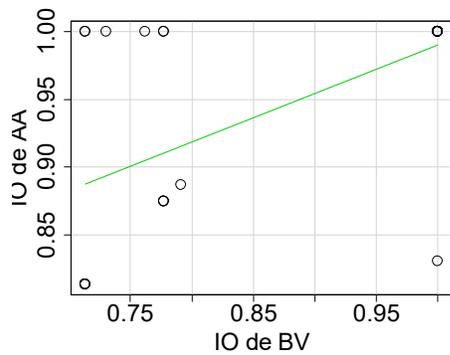
- La familia Gaussiana se usa cuando los datos de las variables son normales, o muy cercanos a ser normales.
- La familia Poisson se usa cuando los datos no siguen una distribución normal y generalmente son datos de sumas o acumulaciones (e.g. número de objetos observados), no obstante también se puede aplicar en datos continuos. Un factor importante en esta familia es que la varianza de los datos es igual o menor que la media.
- La familia Quasipoisson se usa cuando los datos no siguen una distribución normal y presentan sobre dispersión. Esto es que la varianza es mayor a la media.
- La familia Quassibinomial se usa cuando la variable dependiente presenta una distribución binomial, generalmente de presencia y ausencia. Un factor importante en esta familia es que los datos (0,1) no fueron medidos de forma continua, sino por momentos, además de tener sobre dispersión.

Anexo 2. Diagramas de dispersión.

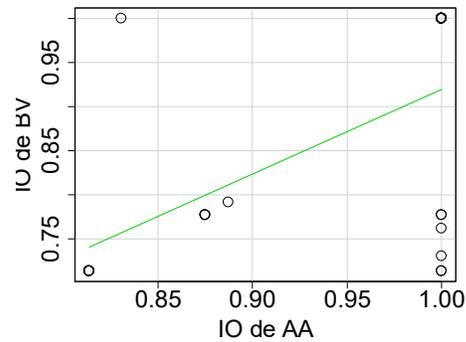
Diagramas de dispersión de los datos de ocupación, presencia y variables de la vegetación, frecuencia vocal entre especies e individuos y con variables ambientales que tuvieron una asociación significativa en el Área Natural Protegida del Bicentenario Piedra Canteada (febrero-abril, junio, agosto y noviembre 2015). Cada dispersión muestra una línea de mínimos cuadrados.

2.1. Ocupación estimada con el modelo P constante y P específica.

a) Diagramas de dispersión de la relación entre los índices de ocupación estimados con el modelo P constante (valores derivados de la ocupación para cada estación de muestreo) de *A. acadicus* (AA) y *B. virginianus* (BV). Prueba modelo lineal generalizado (MLG) de la familia Gaussiana.

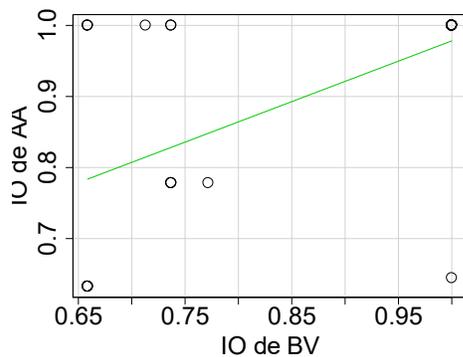


Relación de los índices de ocupación de AA con los índices de ocupación de BV.
 $F_{1,28} = 14.67, P = 0.0006$

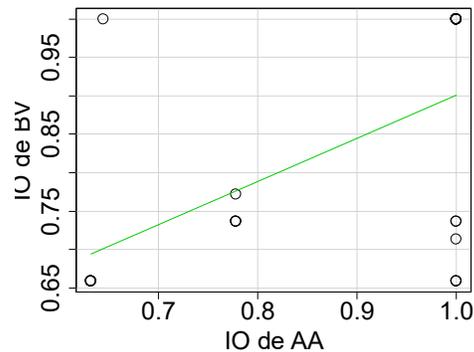


Relación de los índices de ocupación de BV con los índices de ocupación de AA.
 $F_{1,28} = 14.67, P = 0.0006$

b) Diagramas de dispersión de la relación entre los índices de ocupación estimados con el modelo P específica (IO, valores derivados de la ocupación para cada estación de muestreo) de *A. acadicus* (AA) y *B. virginianus* (BV). Prueba MLG de la familia Gaussiana.



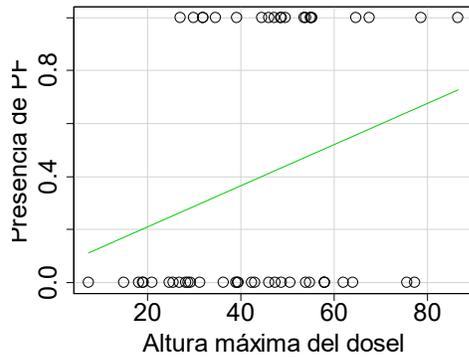
Relación de los índices de ocupación de AA con los índices de ocupación de BV.
 $F_{1,28} = 13.22, P = 0.001$



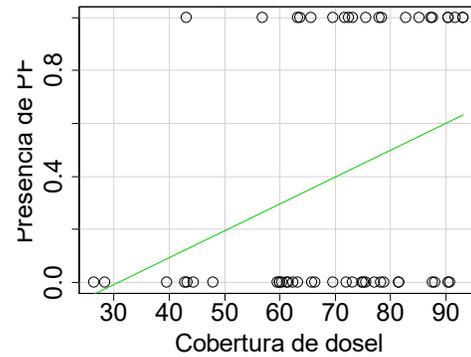
Relación de los índices de ocupación de BV con los índices de ocupación de AA.
 $F_{1,28} = 13.22, P = 0.001$

2.2. Relación con las variables estructurales de la vegetación.

a) Relación entre la presencia de *Psiloscops flammeolus* (PF) con las variables estructurales de la vegetación. Prueba MLG de familia Quasibinomial.

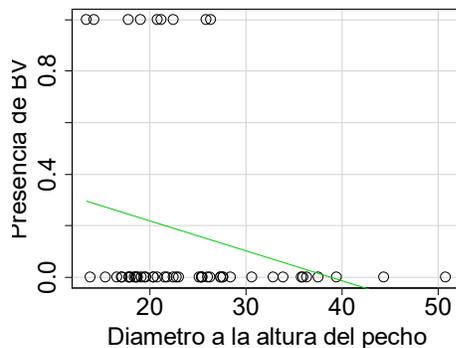


Relación de la presencia de PF con la altura (m) máxima de dosel.
 $F_{1,51} = 4.03, P = 0.04$

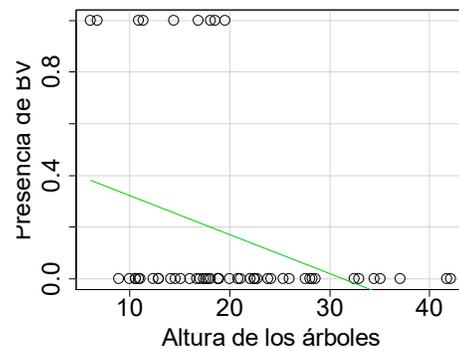


Relación de la presencia de PF con el promedio de la cobertura de dosel (%).
 $F_{1,51} = 13.22, P = 0.001$

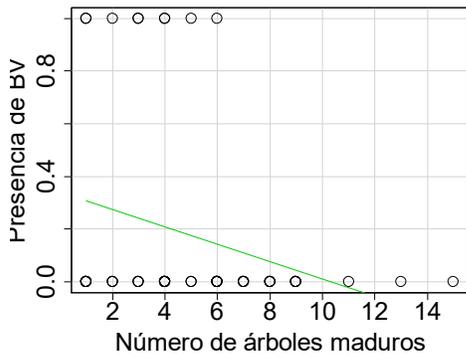
b) Relación entre la presencia de *Bubo virginianus* (BV) con las variables estructurales de la vegetación. Prueba MLG de familia Quasibinomial.



Relación de la presencia de BV con el promedio del diámetro a la altura del pecho (cm) de los árboles en la parcela.
 $F_{1,51} = 4.37, P = 0.04$

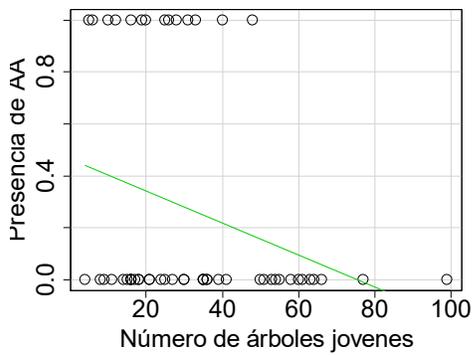


Relación de la presencia de BV con el promedio de la altura (m) de los árboles de la parcela.
 $F_{1,51} = 9.84, P = 0.002$

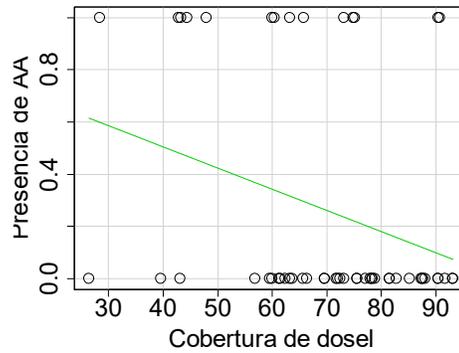


Relación de la presencia de BV con el número de árboles maduros en la parcela.
 $F_{1,51} = 45.57, P = 0.02$

c) Relación entre la presencia de *Aegolius acadicus* (AA) con las variables estructurales de la vegetación. Prueba MLG de familia Quasibinomial.



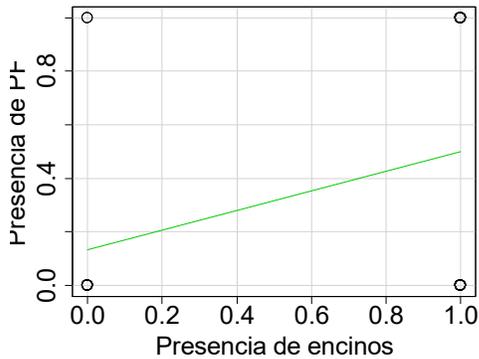
Relación de la presencia de AA con el número de árboles jóvenes en la parcela.
 $F_{1,51} = 5.28, P = 0.02$



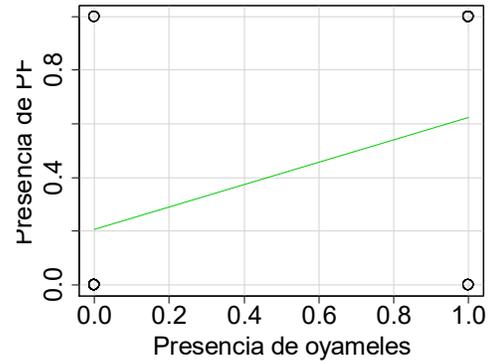
Relación de la presencia de AA con el promedio de la cobertura del dosel (%).
 $F_{1,51} = 4.53, P = 0.03$

2.3. Relación con la presencia y proporción de las diferentes especies de árboles en la parcela.

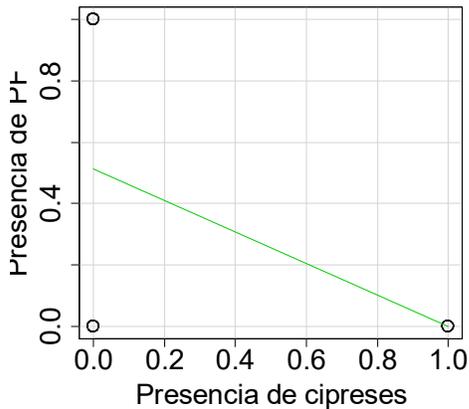
a) Relación de la presencia de *Psiloscoops flammeolus* (PF) con la presencia y proporción de los árboles. Prueba MLG de familia Quasibinomial.



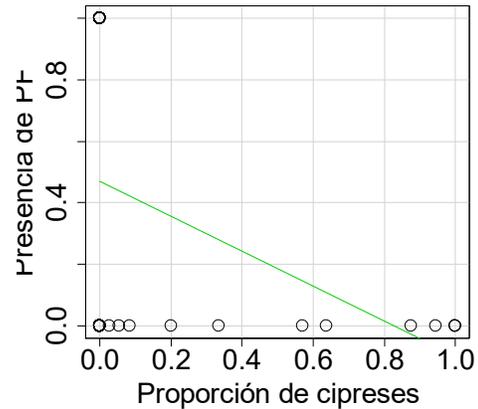
Relación de la presencia de PF con la presencia de encinos en la parcela.
 $F_{1,51} = 6.46, P = 0.01$



Relación de la presencia de PF con la presencia de oyameles en la parcela.
 $F_{1,51} = 9.47, P = 0.003$

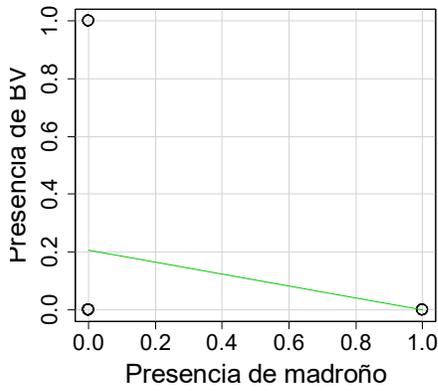


Relación de la presencia de PF con la presencia de cipreses en la parcela.
 $F_{1,51} = 17.86, P = 0.00009$

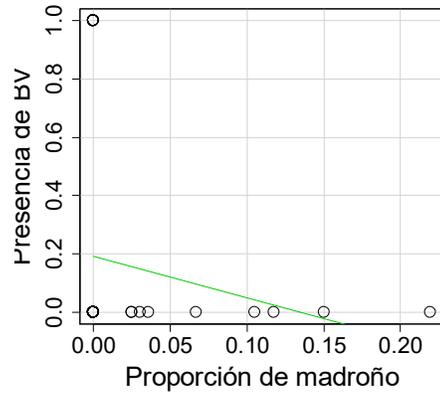


Relación de la presencia de PF con la proporción de cipreses en la parcela.
 $F_{1,51} = 17.86, P = 0.00009$

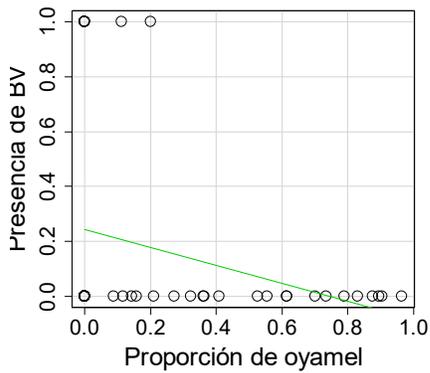
b) Relación de *Bubo virginianus* (BV) con la presencia y proporción de los árboles. Prueba MLG de familia Quasibinominal.



Relación de la presencia de BV con la presencia de madroño en la parcela.
 $F_{1,51} = 4.29, P = 0.04$

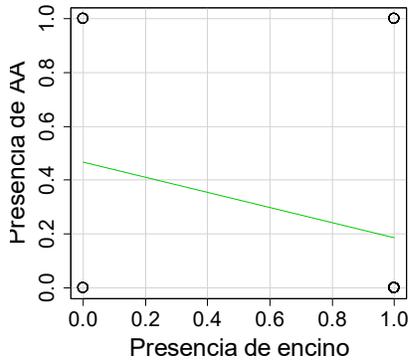


Relación de la presencia de BV con la proporción de madroño en la parcela.
 $F_{1,51} = 4.29, P = 0.04$

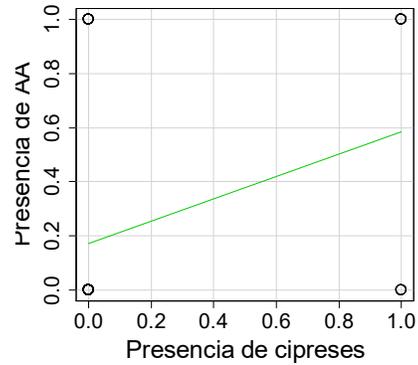


Relación de la presencia de BV con la proporción de oyamel en la parcela.
 $F_{1,51} = 7.08, P = 0.01$

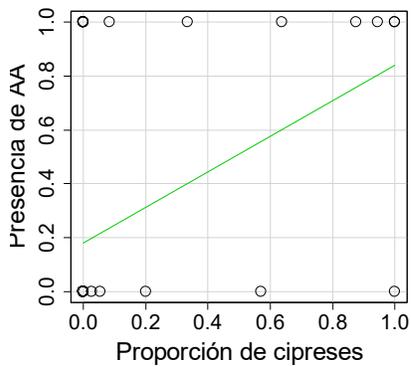
c) Relación de la presencia de *Aegolius acadicus* (AA) con la presencia y proporción de los árboles. Prueba MLG de familia Quasibinominal.



Relación de la presencia de AA con la presencia de encinos en la parcela.
 $F_{1,51} = 4, P = 0.05$



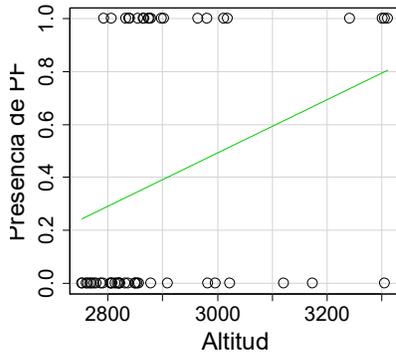
Relación de la presencia de AA con la presencia de cipreses en la parcela.
 $F_{1,51} = 7.14, P = 0.01$



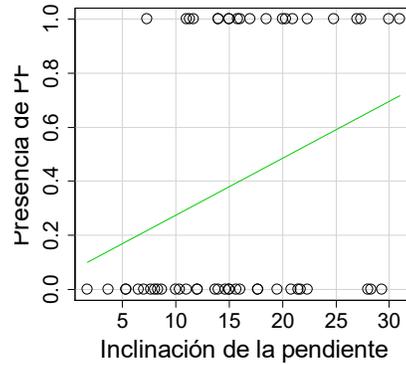
Relación de la presencia de AA con la proporción de oyamel en la parcela.
 $F_{1,51} = 8.94, P = 0.004$

2.4 Relación con las variables fisiográficas de la vegetación.

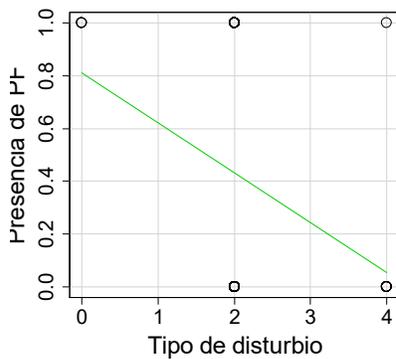
a) Relación entre la presencia de *Psiloscoops flammeolus* (PF) con las variables fisiográficas de la vegetación. Prueba MLG de familia Quasibinomial.



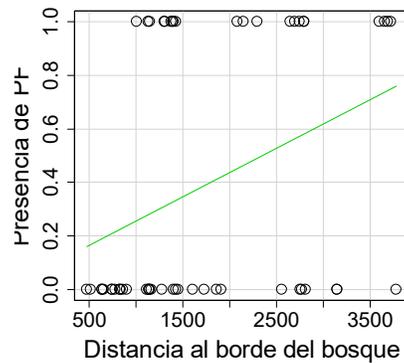
Relación de la presencia de PF con la altitud (msnm).
 $F_{1,51} = 5.21, P = 0.02$



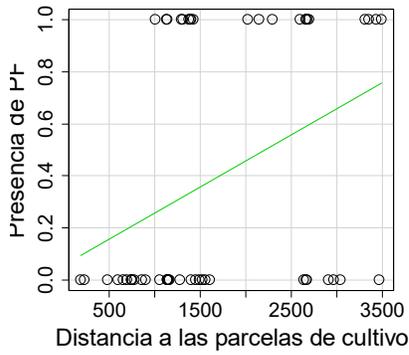
Relación de la presencia de PF con la inclinación de la pendiente (°).
 $F_{1,51} = 5.16, P = 0.02$



Relación de la presencia de PF con el tipo de disturbio.
 $F_{1,51} = 6.97, P = 0.01$

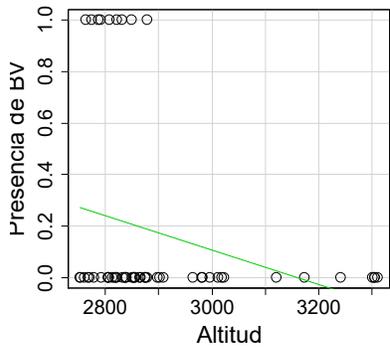


Relación de la presencia de PF con la distancia (m) al borde del bosque.
 $F_{1,51} = 6.82, P = 0.01$

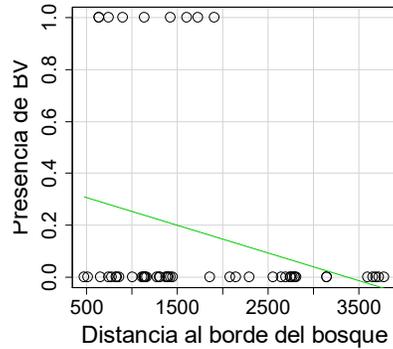


Relación de la presencia de PF con la distancia (m) a las parcelas de cultivo.
 $F_{1,51} = 7.85, P = 0.007$

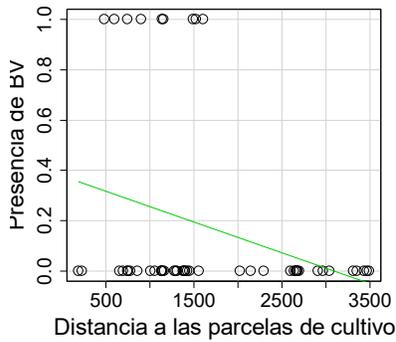
b) Relación entre la presencia de *Bubo virginianus* (BV) con las variables fisiográficas de la vegetación. Prueba MLG de familia Quasibinominal.



Relación de la presencia de BV con la altitud (msnm)
 $F_{1,51} = 8.7, P = 0.004$

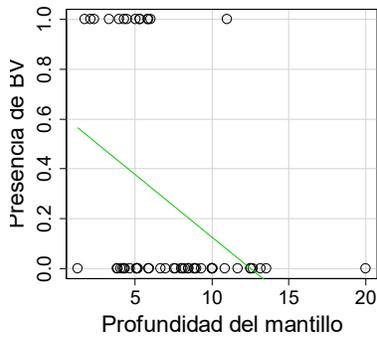


Relación de la presencia de BV con la distancia (m) al borde del bosque
 $F_{1,51} = 5.47, P = 0.02$

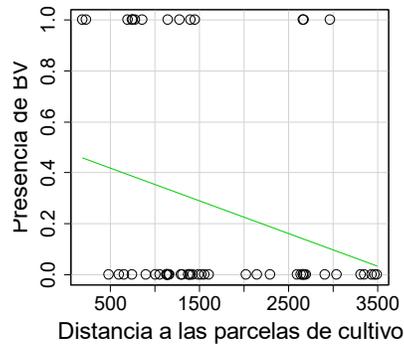


Relación de la presencia de BV con la distancia (m) a las parcelas de cultivo
 $F_{1,51} = 7.09, P = 0.01$

b) Relación entre la presencia de *Aegolius acadicus* (AA) con las variables fisiográficas de la vegetación. Prueba MLG de familia Quasibinomial.



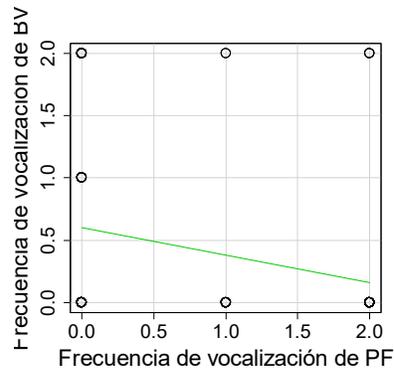
Relación de la presencia de BV con la profundidad del mantillo (cm).
 $F_{1,51} = 10.93, P = 0.001$



Relación de la presencia de BV con la distancia (m) a las parcelas de cultivo.
 $F_{1,51} = 4.02, P = 0.05$

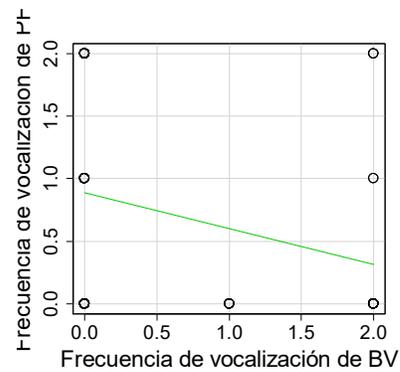
2.5 Relación de la frecuencia de vocalización de las especies.

a) Relación entre la frecuencia de vocalización inter e intra específicas de *Psiloscops flammeolus* (PF), *Bubo virginianus* (BV) y *Aegolius acadicus* (AA). Prueba MLG de familia Quasipoisson.



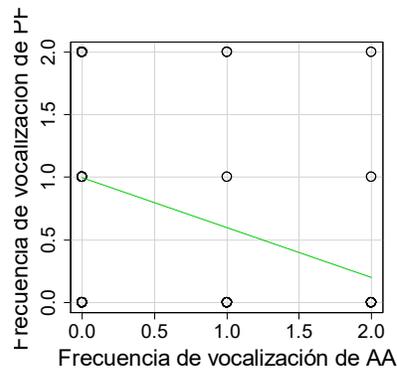
Relación de la frecuencia de vocalización de BV con la frecuencia de vocalización de PF.

$$F_{1,100} = 7.12, P = 0.008$$



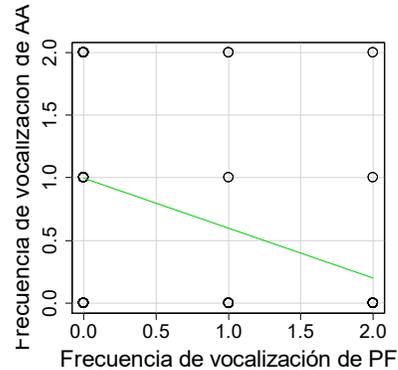
Relación de la frecuencia de vocalización de PF con la frecuencia de vocalización de BV.

$$F_{1,100} = 7.27, P = 0.008$$



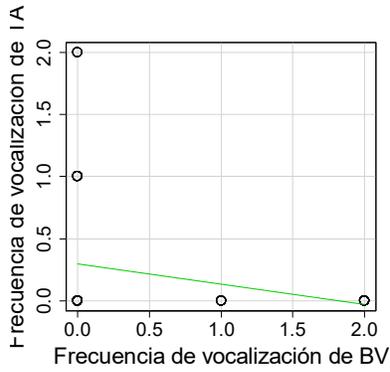
Relación de la frecuencia de vocalización de PF con la frecuencia de vocalización de AA.

$$F_{1,100} = 15.4, P = 0.0001$$

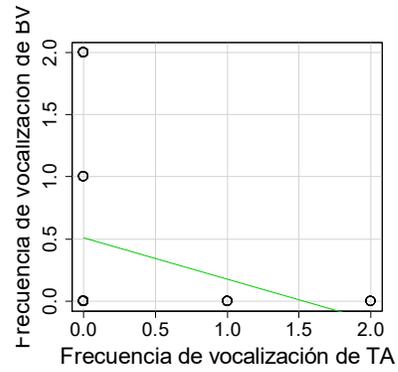


Relación de la frecuencia de vocalización de AA con la frecuencia de vocalización de PF.

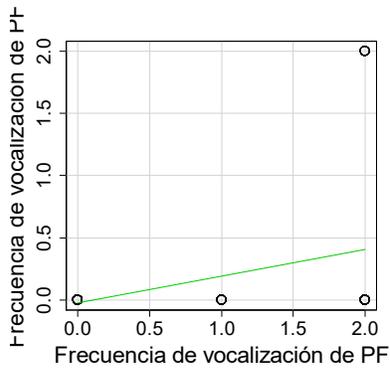
$$F_{1,100} = 15.2, P = 0.0001$$



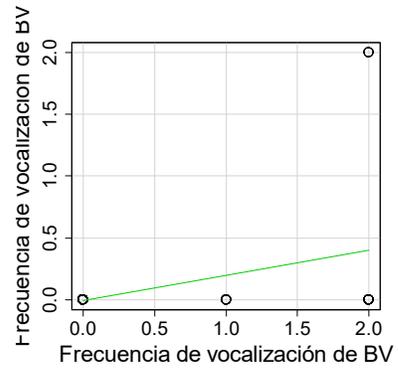
Relación de la frecuencia de vocalización de TA con la frecuencia de vocalización de BV.
 $F_{1,100} = 6.73, P = 0.01$



Relación de la frecuencia de vocalización de BV con la frecuencia de vocalización de TA.
 $F_{1,100} = 6.36, P = 0.01$



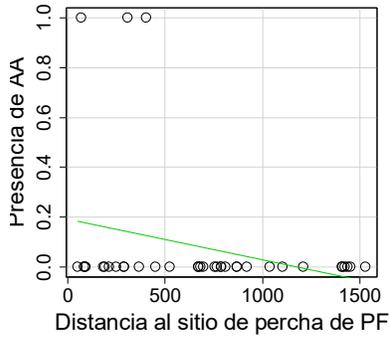
Relación de la frecuencia de vocalización entre individuos de PF.
 $F_{1,100} = 13.23, P = 0.0004$



Relación de la frecuencia de vocalización entre individuos de BV.
 $F_{1,100} = 14.79, P = 0.0002$

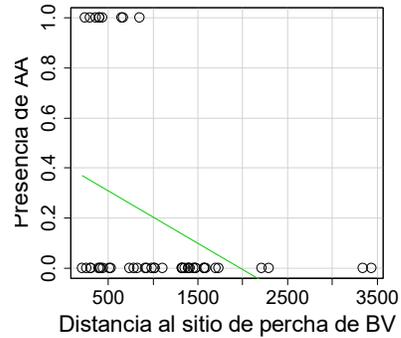
2.6 Relación entre la distancia de los sitios de vocalización de las especies de búhos.

a) Relación entre las distancias aproximadas entre especies e individuos. Prueba MLG de familia Quasibinomial.



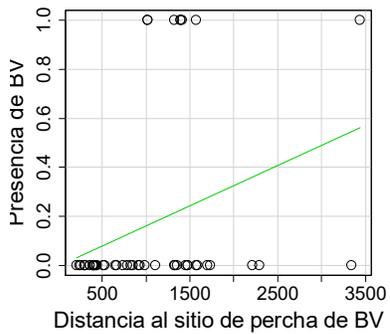
Relación de los sitios de vocalización de AA a la distancia más cercana del sitio de vocalización de PF.

$F_{1,35} = 5.46, P = 0.02$



Relación de los sitios de vocalización de AA a la distancia más cercana del sitio de vocalización de BV.

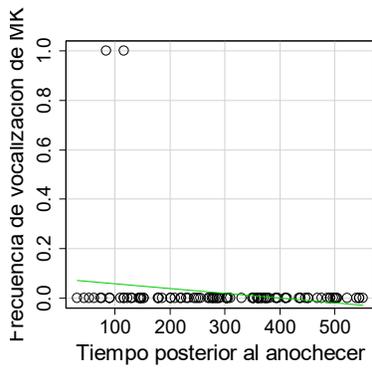
$F_{1,35} = 14.79, P = 0.0002$



Relación de los sitios de vocalización de BV a la distancia más cercana del sitio de vocalización de otro individuo de BV.

$F_{1,45} = 4.58, P = 0.03$

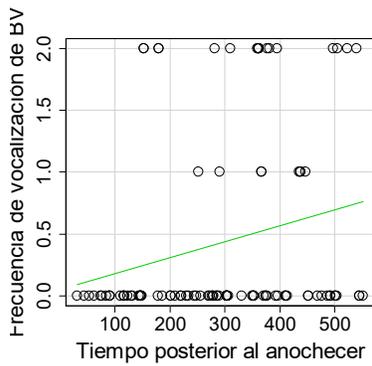
c) Relación de la frecuencia de vocalización de *Megascops kennicottii* (MK) con las variables ambientales. Prueba MLG de familia Poisson.



Relación de la frecuencia de vocalización de MK con el tiempo posterior al anochecer (minutos).

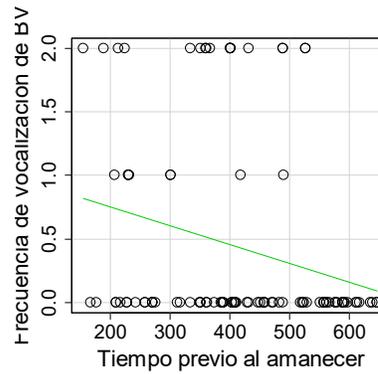
$$\chi^2_1 = 17.38, P = 0.00006$$

d) Relación de la frecuencia de vocalización de *Bubo virginianus* (BV) con las variables ambientales. Prueba MLG de familia Quasipoisson.



Relación de la frecuencia de vocalización de BV con el tiempo posterior al anochecer (minutos).

$$F_{1,100} = 5.72, P = 0.01$$



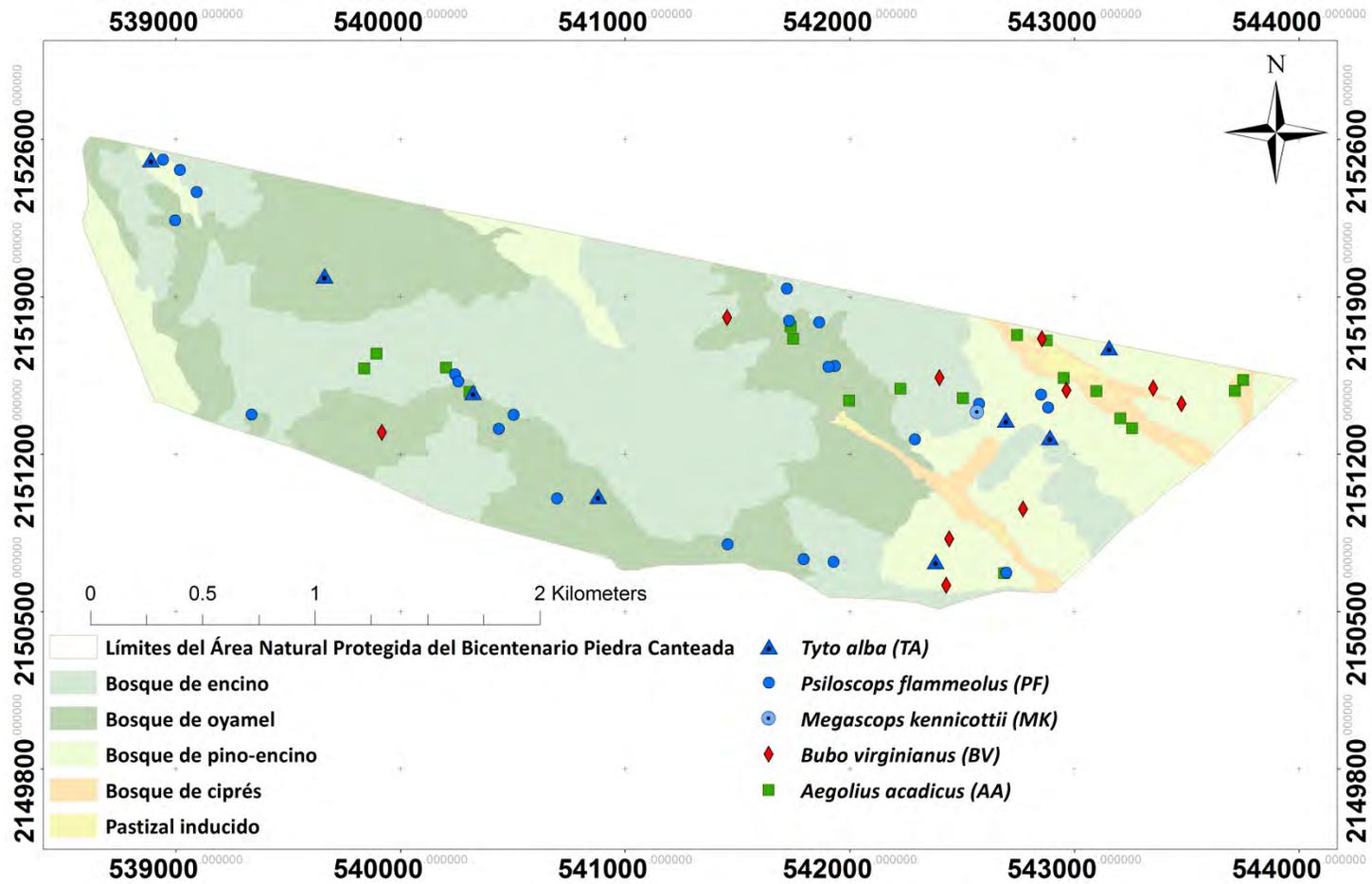
Relación de la frecuencia de vocalización de BV con el tiempo previo al amanecer (minutos).

$$F_{1,100} = 5.6, P = 0.01$$

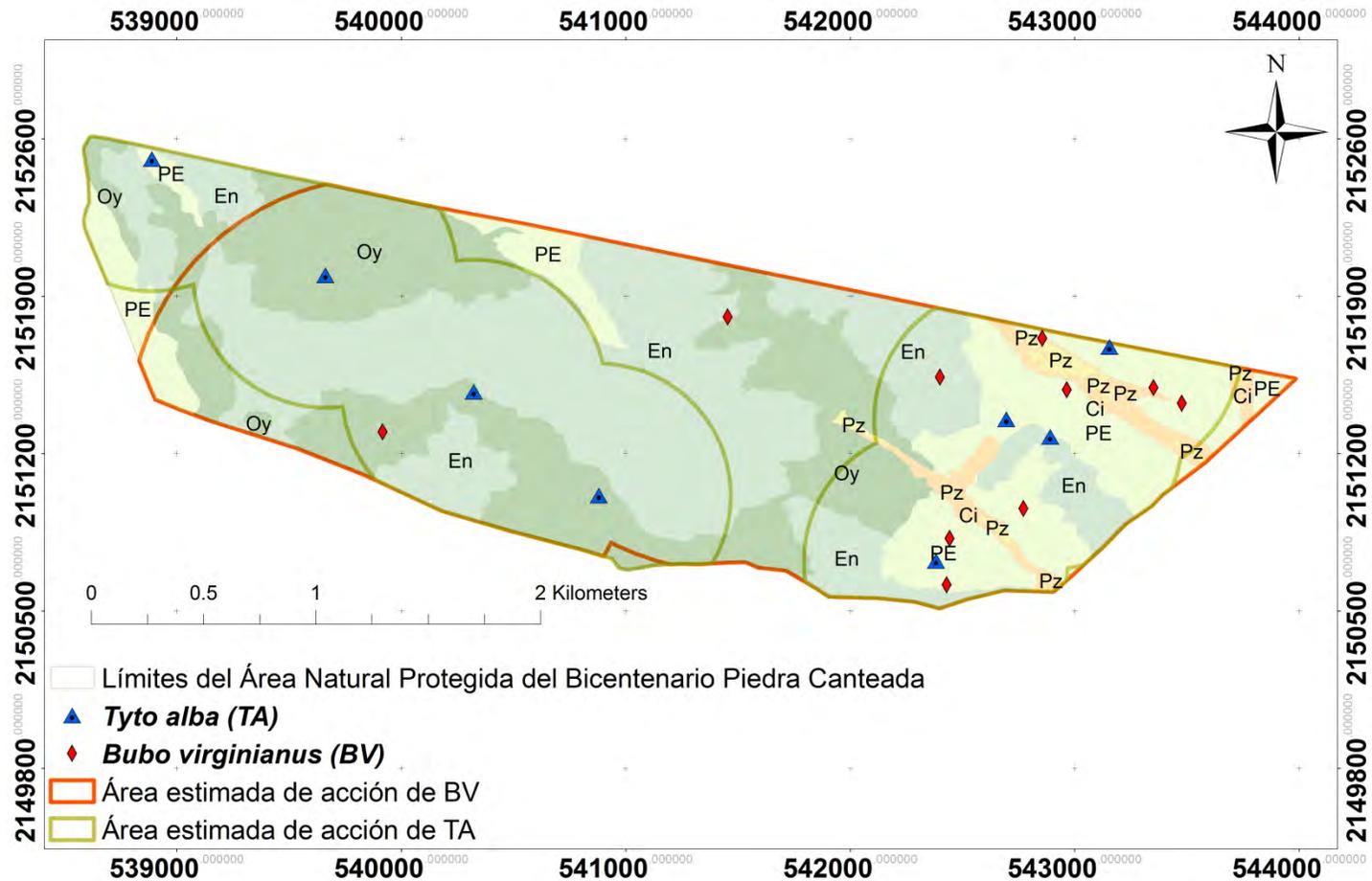
Anexo 3. Mapas de la distribución de las especies en el Área Natural Protegida del Bicentenario Piedra Canteada.

Todos los mapas presentan una proyección UTM zona 14, con un Datum: WGS 1984.

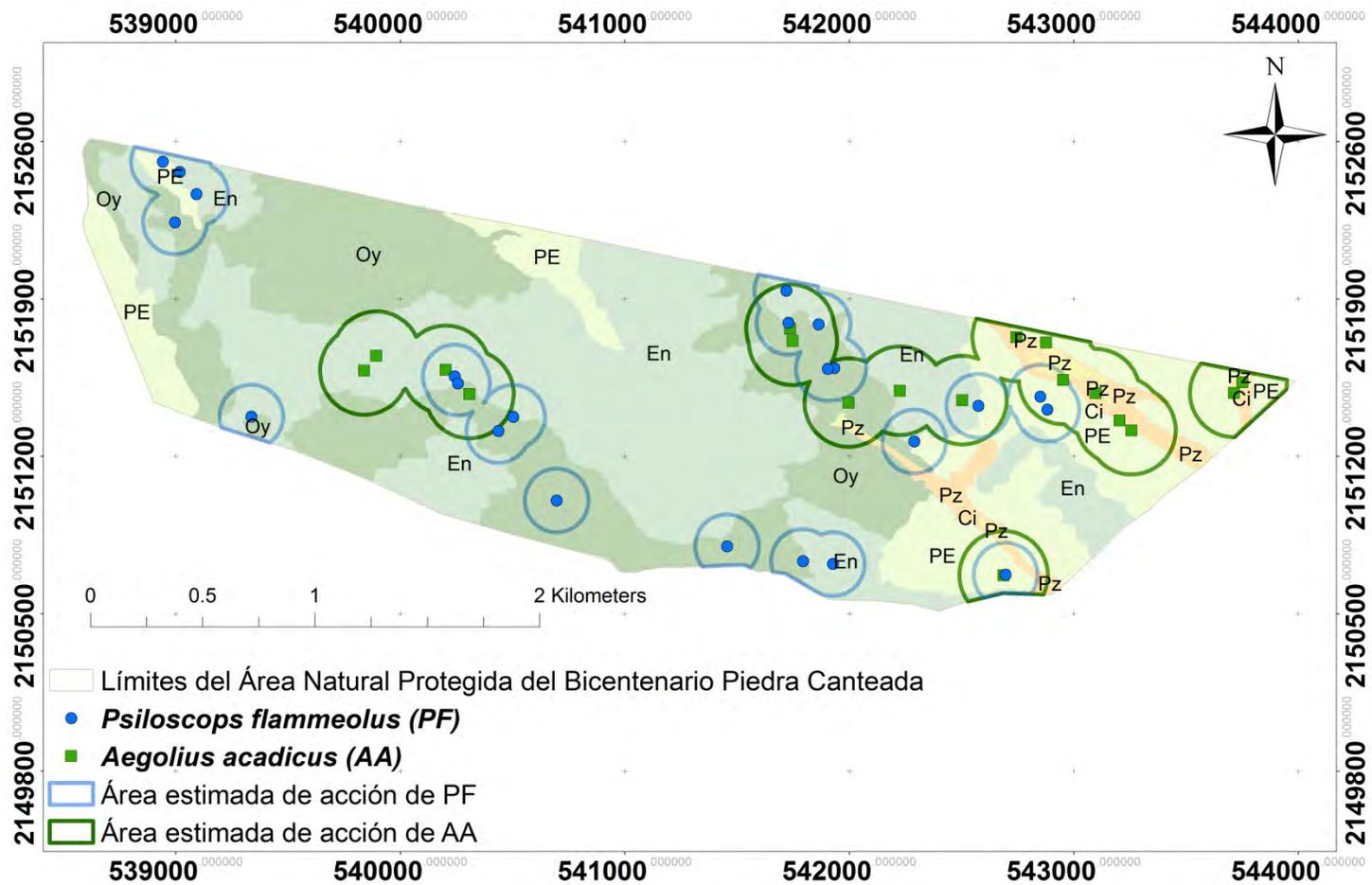
3.1 Mapa de los registros de cinco especies de búhos en los diferentes tipos de bosque en Piedra Canteada, Tlaxcala.



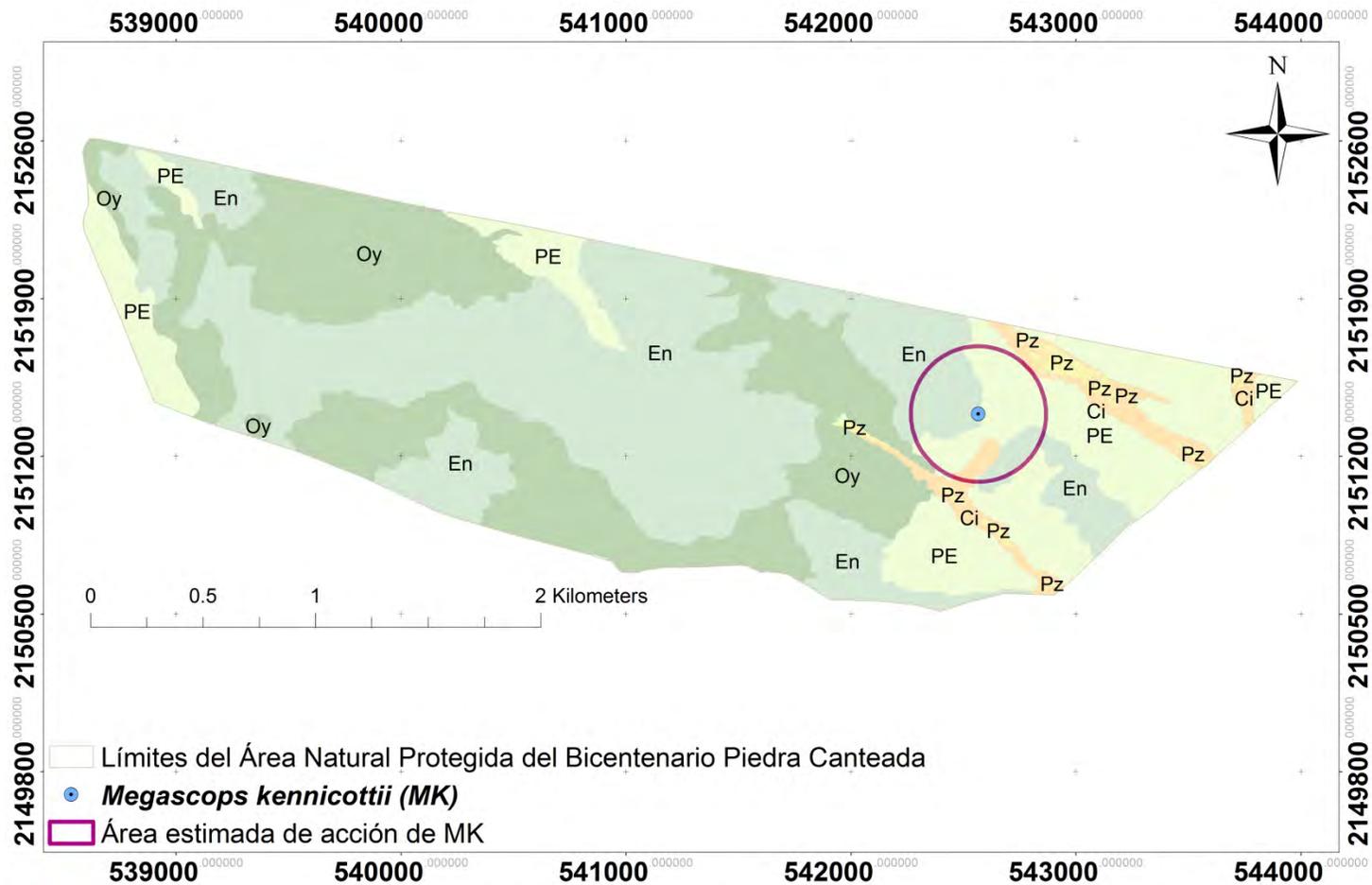
3.2 Distribución de cinco especies de búhos en Piedra Canteada, Tlaxcala febrero-abril, junio, agosto y noviembre 2015. Las áreas de acción se estimaron de acuerdo al valor del radio del área de acción o *home range* de cada registro (Harested y Bunnell 1979, Rangel-Salazar *et al.* 2006).



a) Distribución de *Tyto alba* y *Bubo virginianus*. Cada punto corresponde a un registro y estimación del área de acción. En: Bosque de encino, Oy: Bosque de oyamel, PE: Bosque de pino-encino, Ci: Bosque de ciprés, Pz: Pastizal inducido.



c) Distribución de *Psiloscopus flammeolus* y *Aegolius acadicus*. Cada punto corresponde a un registro y estimación del área de acción. En: Bosque de encino, Oy: Bosque de oyamel, PE: Bosque de pino-encino, Ci: Bosque de ciprés, Pz: Pastizal inducido.



c) Distribución de *Megascops kennicottii*. Estimación del área de acción de la especie. En: Bosque de encino, Oy: Bosque de oyamel, PE: Bosque de pino-encino, Ci: Bosque de ciprés, Pz: Pastizal inducido.

3.3 Valores de área de acción, radio y peso de cinco especies de búhos en el Área Natural Protegida del Bicentenario Piedra Canteada.

Especie	Peso promedio (g)	Área de acción (ha)	Radio (m)
<i>Tyto alba</i>	473.50	108.68	588.16
<i>Psilosops flammeolus</i>	54.00	6.32	141.87
<i>Megascops kennicottii</i>	170.00	28.40	300.68
<i>Bubo virginianus</i>	1285.00	401.92	1131.09
<i>Aegolius acadicus</i>	89.00	12.17	196.80

El área de acción de cada especie (home range) se estimó con la ecuación **Área de acción**= aW^k , donde W corresponde al peso promedio de un individuo macho y a y k son constantes (i.e. $a=0.034$, $k=1.31$ Harested y Bunnell 1979, Rangel-Salazar *et al.* 2006). El peso de cada especie se obtuvo de König y Weick (2008).