



El Colegio de la Frontera Sur

Densidad y uso de hábitat de búhos en la Selva El Ocote, Chiapas

TESIS

Presentada como requisito parcial para optar al grado de
Maestría en Ciencias en Recursos Naturales y Desarrollo Rural

Por

José Raúl Vázquez Pérez

2011

AGRADECIMIENTOS

A la Dra. Paula Enríquez y al Dr. José Luis Rangel por todo su apoyo y tiempo para culminar la tesis, pero sobre todo por brindarme su amistad durante estos años.

Al Dres. Miguel Castillo, Eduardo Naranjo y Alejandro Flamenco por su tiempo compartido y sus valiosos comentarios para mejorar la tesis.

A la Comisión Nacional de Áreas Naturales Protegidas y a la Secretaria de Medio Ambiente y Vivienda por los permisos otorgados para realizar mis muestreos en la Selva el Ocote y Laguna Bélgica. Así como a los pobladores del ejido Armando Zebadúa por permitirme recorrer sus predios y a la familia Montejo Hernández por su valiosa hospitalidad.

A José Sebastián y Rausel Vázquez Pérez por su valioso apoyo para realizar el trabajo de campo, así como a todos aquellos que en algún momento me apoyaron en los muestreos de campo: José Luis Montejo, Asunción Mediana, Kaleb Zarate, Cesar Bonifaz, Romeo Montejo, Brenda Chiu, Damián Lavalle, Estephanía Rocha, Ángel Humberto Cruz, Ruth Partida y Cristian Vázquez.

A mis amigos de la maestría por los buenos momentos que pasamos. Marcela Chiu, Ariana Román, Rodrigo Romero, Sergio Moreno, Juan Delgado, Daniel Ortiz, Laura Fernández.

Al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACYT) por la beca otorgada para realizar estudios de Maestría en El Colegio de la Frontera Sur (ECOSUR), San Cristóbal de Las Casas, Chiapas.

Por último, quiero agradecer a mis seres queridos. Ana Rosa, Cristian, Juana María, Maribel, Rausel, Ruth y Sebastián. Gracias a todos por siempre estar y apoyarme en todo momento.

ÍNDICE

RESUMEN	1
INTRODUCCIÓN	2
OBJETIVOS	6
Objetivo General.....	6
Objetivos Particulares	6
MÉTODOS	7
Área de estudio.....	7
Método de campo	9
Densidad poblacional.....	12
Uso de hábitat (tipos de vegetación).....	12
Caracterización de los sitios de presencia	14
Análisis estadísticos.....	14
RESULTADOS	16
Densidad de búhos en ambientes de selva y bosque	16
Densidad temporal (secas y lluvias) en selva y bosque	16
Uso de hábitat (tipos de vegetación).....	18
Uso del hábitat en la temporada de secas y lluvias.....	20
Características de sitios de presencia y variables ambientales.....	22
DISCUSIÓN	31
Densidad poblacional (número de individuos por km ²).....	32
Uso de hábitat (tipos de vegetación).....	35
Características de los sitios y variables ambientales.....	38
CONCLUSIONES.....	41
RECOMENDACIONES PARA LA CONSERVACIÓN DE BÚHOS	43
LITERATURA CITADA.....	44
ANEXOS	54

RESUMEN

Las modificaciones en ambientes naturales causados por fenómenos naturales y actividades humanas afectan de manera diferente la densidad y uso de hábitat de la fauna silvestre. En este estudio evaluamos la densidad, uso de hábitat y asociación de variables ambientales con la presencia de tres especies de búhos (*Megascops guatemalae*, *Glaucidium brasilianum* y *Ciccaba virgata*). El estudio se realizó de enero a agosto del 2010 en la Selva El Ocote. Se utilizaron cuatro trayectos lineales de entre 1.1 y 2.0 km en ambientes de selva mediana y bosque de encino. La caracterización del ambiente se realizó en parcelas circulares en los sitios donde se registró cada individuo de las diferentes especies. La densidad de las especies varió entre ambientes; la mayor densidad fue de *C. virgata* con 3.2 ± 0.5 (ind./km²) en la selva y la menor densidad fue de *G. brasilianum* (0.3 ± 0.2 ind./km²) en el bosque. Sin embargo, la densidad de las especies fue consistente entre las temporadas de secas y lluvias. La intensidad en el uso de los diferentes tipos de vegetación fue variable entre las especies; *M. guatemalae* usó más de lo disponible la selva mediana, *G. brasilianum* usó más la vegetación secundaria de bosque y *C. virgata* usó más la vegetación secundaria de selva. La presencia de las tres especies de búhos estuvo asociada a variables de estructura de la vegetación y del paisaje, las cuales podrían explicar su posible presencia en estos sitios. La densidad y uso del hábitat tuvieron una variación espacial en relación a las características ambientales. La presencia de los búhos estuvo asociada a la cobertura del dosel, número de árboles, altura del sotobosque, distancia a cultivos y caminos.

Palabras clave: temporadas, ambientes, vegetación, trayectos, territorialidad.

INTRODUCCIÓN

En la conservación de fauna silvestre un parámetro importante a estimar es la densidad poblacional de las especies (Thompson 2004). La densidad poblacional de las especies se refiere al número de individuos por unidad de área, la cual puede ser regulada por factores denso-dependientes y denso- independientes. Los factores denso-dependientes son principalmente la competencia intra- e inter-específicas por recursos, enfermedades, migración, entre otros; mientras que los factores denso-independientes son, el clima, los desastres naturales, y las actividades humanas. Ambos factores tienen un efecto en la limitación sobre el tamaño de las poblaciones (Newton 1998).

Generalmente los sitios con mayor densidad son aquellos que presentan las mejores condiciones para la supervivencia y reproducción de las especies, pero dicha variable tiende a disminuir conforme las condiciones son menos adecuadas para la persistencia poblacional de las especies (Andrewartha y Birch 1954, Brown 1995). La densidad poblacional absoluta se puede calcular a través del conteo de todos los individuos en un área y tiempo específico, pero esto requiere de una búsqueda intensiva en el área de estudio. Por ello, generalmente se estima la densidad poblacional aparente. La densidad aparente es la pretensión de estimar la densidad absoluta derivada de muestras repetidas y es estimada por medio de muestreos en un área (e.g., km^2 , ha), y su utilidad es entender la dinámica poblacional, y evaluar variaciones en la población en respuesta a cambios ambientales que pueden ser naturales o inducidos por actividades humanas (Fuller 1987).

Las especies suelen usar de forma diferente los distintos tipos de vegetación presentes en el paisaje, a lo que se le llama uso de hábitat, y se considera que esto

puede reflejar procesos de selección y preferencia de hábitat (Block y Brennan 1993, Jones 2001, Morrison *et al.* 2006). El uso que las especies hacen de su hábitat es variable entre ellas, depende tanto de las características ambientales como de la especificidad de la especie para aprovechar los recursos, por lo cual frecuentemente el uso de la vegetación es diferente a la disponibilidad de los mismos. Algunos tipos de vegetación son más utilizados de lo que se tiene disponible espacial y temporalmente, mientras que otros se utilizan con menor frecuencia en relación a su disponibilidad en el paisaje (Hall *et al.* 1997, Sutherland 2004, Ausden 2007).

Las variaciones espacio-temporales del ambiente son resultado de factores de origen geológico, topográfico, clima, tipos de suelo, estacionalidad de la vegetación, eventos estocásticos o aleatorios (*e.g.*, incendios naturales, inundaciones), y cambios antropogénicos, entre otros (Block y Brennan 1993, Wiens 2000, Morrison 2002). En los bosques tropicales las fluctuaciones en la precipitación entre las temporadas de secas y lluvias son un factor limitante en la disponibilidad de recursos, ya que durante la temporada seca probablemente existe una escasez de recursos lo cual tiene un efecto en los patrones de abundancia y uso de hábitat de algunas especies (Williams y Middleton 2008). Independientemente de la causa, es fundamental reconocer que el ambiente cambia constantemente en el espacio y tiempo. Debido a estas variaciones, las especies se mueven de sitios donde las perspectivas de supervivencia o de reproducción son bajas, a otros sitios donde sus perspectivas podrían incrementarse (Block y Brennan 1993, Newton 1998).

Actualmente los cambios ambientales inducidos por actividades humanas (e.g., expansión de la agricultura, ganadería y urbanización) han incrementado las alteraciones, han causado modificación y fragmentación del hábitat. Estos cambios se consideran la causa principal de que muchas especies se encuentren amenazadas o en peligro de extinción local en las zonas tropicales (Lindenmayer y Franklin 2002, Desonie 2008, Sodhi *et al.* 2008). Los cambios en el ambiente podrían no afectar de igual manera a todas las especies, ya que su efecto será más intenso para las especies raras por presentar distribuciones restringidas, poblaciones poco abundantes, especificidad y ocupación del hábitat (Norris y Pain 2002, Rey-Benayas 2009). Sin embargo, las especies comunes también podrían estar sujetas a disminuir drásticamente su tamaño poblacional, y en ocasiones, llegar a un riesgo de extinción local debido a cambios ambientales como la deforestación extensiva (Gaston y Fuller 2008).

Para el caso de las aves, el riesgo de extinción no se presenta de igual manera entre los diferentes grupos taxonómicos. Uno de los grupos más amenazados son las aves rapaces diurnas y nocturnas (búhos), por ser generalmente especies poco abundantes, que necesitan de grandes áreas de acción y son vulnerables a cambios ambientales causados por actividades humanas o fenómenos naturales (Grossman y Hamlet 1964, Thiollay 2006). Las aves rapaces participan en la estructura y dinámica de los ecosistemas debido a que tienen un efecto sobre la composición, diversidad y regulación del tamaño poblacional de sus presas. También se consideran especies “sombrija” ya que por sus requerimientos de hábitat abarcan grandes extensiones de territorio y al conservarlas a ellas, también se conservan otras especies de manera indirecta. Por su sensibilidad a las perturbaciones humanas y contaminantes

ambientales pueden ser indicadores de calidad ambiental (Menge et al. 1994, Soderquist et al. 2002, Carrete et al. 2009).

A pesar de la importancia de las aves rapaces en los ecosistemas, estas han sido poco estudiadas en la región Neotropical (e.g., Robinson 1994, Loures-Ribeiro y Anjos 2006, Thiollay 2007). Particularmente, el conocimiento biológico y ecológico de las rapaces nocturnas es aún muy limitado en esta región (e.g., Enríquez y Rangel-Salazar 1997, Lloyd 2003, Borges *et al.* 2004). El presente estudio se realizó con un ensamble de búhos en la Reserva de la Biosfera Selva El Ocote, Chiapas, México. Un ensamble es un grupo de especies relacionados taxonómicamente y con nichos ecológicos similares (Fauth *et al.* 1996).

En este estudio se plantearon la siguientes preguntas: ¿Existe variación espacial y temporal en la densidad poblacional y en los patrones de uso de hábitat de las especies de búhos en la Reserva de la Biosfera Selva El Ocote, y qué características ambientales (e.g., precipitación y características estructurales de la vegetación) están relacionadas con esta variación?. Se propuso la siguiente hipótesis; los patrones de densidad y uso del hábitat de los búhos pueden presentar una variación espacio-temporal, lo cual está relacionado con las variaciones presentes en el ambiente (Andrewartha y Birch 1954, Brown 1995, Williams y Middleton 2008).

OBJETIVOS

Objetivo General

Analizar los patrones espaciales y temporales de la densidad poblacional y uso de hábitat en un ensamble de búhos, y su relación con la estructura de la vegetación y otras variables ambientales en la Reserva de la Biosfera Selva El Ocote, Chiapas.

Objetivos Particulares

1. Analizar los patrones de densidad poblacional y uso de hábitat de tres especies de búhos en la Reserva de la Biosfera Selva El Ocote, Chiapas.
2. Comparar los patrones de densidad poblacional y uso de hábitat entre las especies durante las temporadas de secas y de lluvias.
3. Caracterizar los sitios de presencia de los búhos para identificar las variables asociadas a estos sitios que podrían explicar su uso.

MÉTODOS

Área de estudio

La Reserva de la Biosfera Selva El Ocote (REBISO) se localiza hacia la porción occidental del estado de Chiapas (16° 45' 42" y 17° 09' 00" latitud N; 93° 54' 19" y 93° 21' 20" longitud O). La Reserva se ubica entre los municipios Ocozocoautla de Espinosa, Cintalapa de Figueroa, Tecpatán de Mezcalapa y Jiquipilas. La Reserva tiene una superficie de 101,288 ha, con una elevación que varía entre 200 y 1450 metros sobre el nivel del mar (CONANP/ SEMARNAT 2000, Figura 1).

En esta reserva se han identificado 10 tipos de vegetación: selva alta perennifolia, selva mediana subperennifolia, selva baja perennifolia, selva baja caducifolia, selva baja espinosa caducifolia, sabana, bosque de pino-encino, bosque de encino, bosque de pino-encino-liquidámbar y vegetación secundaria (CONANP/ SEMARNAT 2000). A lo largo del año en esta región se presentan dos temporadas bien marcadas, una de secas y una de lluvias. La temporada de secas generalmente es de enero a abril, siendo marzo y abril los meses más secos. La temporada de lluvias está presente durante los meses de mayo a diciembre, aunque los meses de secas y lluvias pueden ser variables entre años (CONANP/ SEMARNAT 2000). La precipitación anual es de 1200 a 2500 mm, sin embargo, la reserva presenta una escasez de aguas superficiales, ya que el sustrato kárstico absorbe inmediatamente las aguas de lluvia, impidiendo la formación de cursos de agua superficiales. Al mismo tiempo, el sustrato permite la formación, recarga y circulación de las corrientes subterráneas (García-Gil *et al.* 1996, CONANP/SEMARNAT 2000).

El presente estudio se realizó en la zona sureste de amortiguamiento de la REBISO. Específicamente el área de estudio se encuentra en terrenos que pertenecen al ejido Armando Zebadúa y la zona sujeta a conservación Ecológica Laguna Bélgica (Figura 1). Los tipos de vegetación presentes en este paisaje son selva mediana subperennifolia, bosque de encino y vegetación secundaria. La altitud de esta zona varía de 800 a 1300 msnm. El clima es cálido sub-húmedo con lluvias en verano y la precipitación anual es mayor a 1400 mm (Escobar-Ocampo *et al.* 2007). Este estudio se realizó durante la temporada de secas (enero-mayo) y de lluvias (junio-agosto) de 2010. El criterio para diferenciar los periodos de la temporada de secas y lluvias fue la precipitación, la cual para este año inició en el mes de junio (CONAGUA 2010).

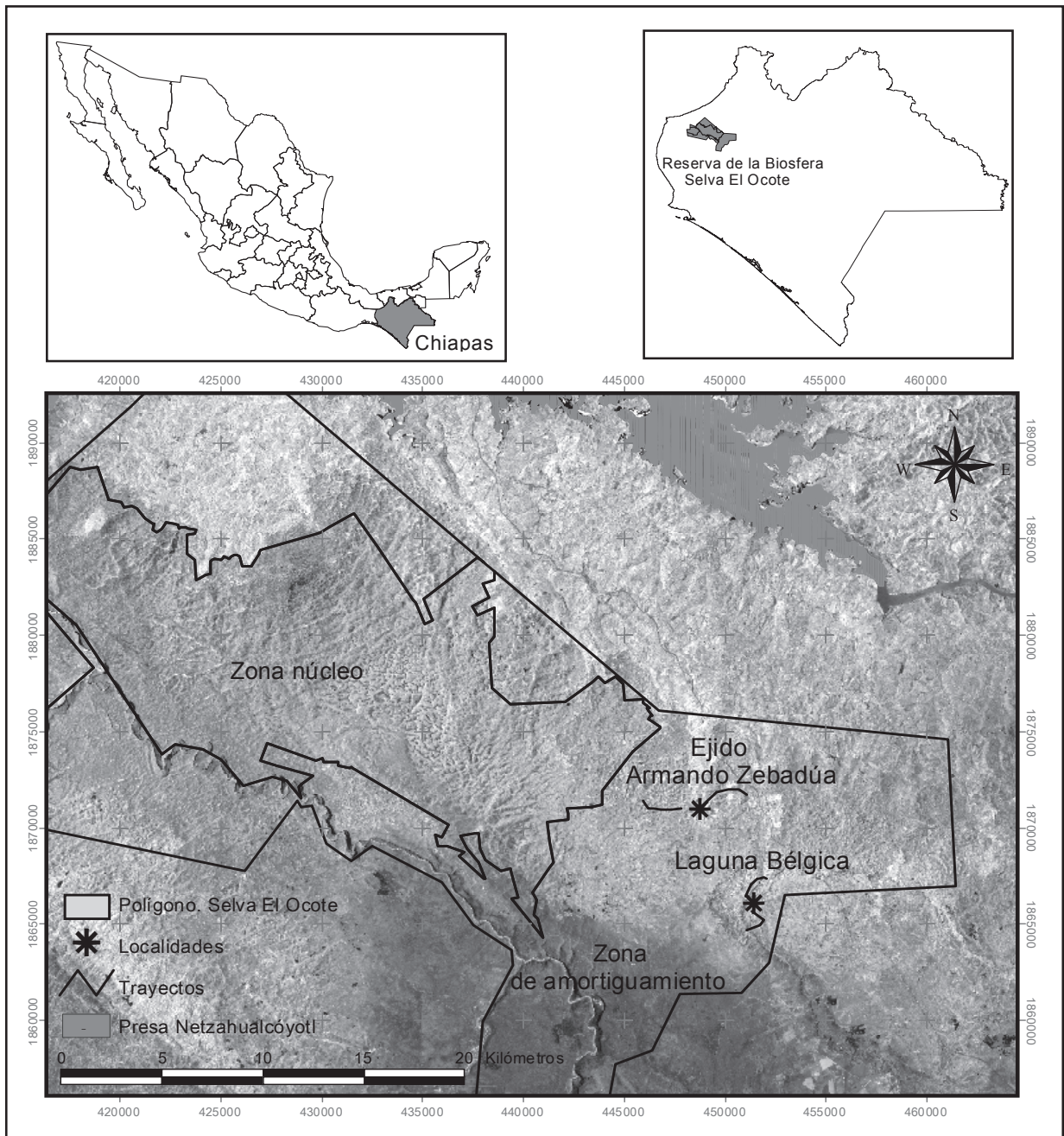


Figura 1. Localización geográfica del Ejido Armando Zebadúa y la zona sujeta a conservación Ecológica Laguna Bélgica dentro de la Reserva de la Biosfera Selva El Ocote al Noroeste del Estado de Chiapas, México.

Método de campo

Para obtener los datos de densidad y uso de hábitat de los búhos, se utilizó el método de muestreo de conteo complementario por dos observadores en trayectos lineales (Nichols et al. 2000, Gibbons y Gregory 2006). Se establecieron 4 trayectos con una longitud variable entre 1.1 y 2.0 km de longitud cada uno, y se cubrieron los diferentes tipos de vegetación presentes en el área. Dos trayectos se establecieron en el ejido Armando Zebadúa en ambientes de selva mediana y dos en laguna Bélgica en ambientes de bosque de encino. Los trayectos fueron establecidos en caminos o veredas ya establecidos y cada uno fue recorrido tres veces al mes. El trabajo de campo se realizó durante ocho meses (cinco meses durante la temporada de seca de enero a mayo y tres durante la de lluvias de junio a agosto), con una duración de 12 días de muestreo al mes. Los tres recorridos mensuales en cada trayecto se iniciaron a diferentes horarios para registrar el mayor número de individuos y especies, ya que estas pueden tener diferentes horas de actividad. Los horarios de inicio en los recorridos de cada uno de los trayectos fueron los siguientes: al anochecer (18:00-18:30), a las 22:00 horas y a las 04:00 horas.

El método de muestreo de doble conteo complementario en trayectos con reemplazamiento (Nichols *et al.* 2000) consistió en realizar una caminata a lo largo de un trayecto durante el cual se registraron las aves vistas o escuchadas. El trayecto fue recorrido a una velocidad constante de aproximadamente 0.6 km/hora (Sutherland *et al.* 2004). Cuando se registró un ave visual o auditivamente, su ubicación se determinó por triangulación entre los dos observadores separados por una distancia fija de 50 o 100 metros entre ellos, o registrando la ubicación de las coordenadas geográficas del sitio

de observación. Las coordenadas de ubicación de los búhos se realizó a través de un sistema de posicionamiento global y esto fue cuando los individuos estaban sobre el trayecto o cerca de este. Para realizar las triangulaciones se tomaron las coordenadas geográficas de la ubicación de los observadores y en estos sitios con una brújula se registró la dirección del ave con relación al norte magnético. Posteriormente, con esta información se trazaron dos vectores sobre una imagen satelital utilizando el programa Arc View 3.2, y se determinó de esta forma el sitio aproximado de la ubicación del ave y el lugar donde se realizó la caracterización de la estructura de la vegetación y variables ambientales (Ganey *et al.* 2005). En el programa Arc View 3.2 se ubicaron los trayectos y los sitios de presencia de los búhos, posteriormente se estimó las distancias perpendiculares del trayecto a cada uno de los sitios de presencia. Lo anterior disminuyó el error en las estimaciones de las distancias del trayecto al búho ya que según Kissling *et al.* (2010), la cualidad de ventriloquía que pueden tener muchas especies de búhos incrementa el error en estas estimaciones de las distancias en el campo.

La identificación visual de las aves se realizó con binoculares Eagle Optics 8x42 y guías de campo (Peterson y Chalif 1989, Howell y Webb 1995). Para la identificación auditiva se utilizó la guía para la identificación de los cantos de las aves de Chiapas (Fonoteca de las Aves de Chiapas) depositada en El Colegio de la Frontera Sur (Duncan 1993). Además de la experiencia previa de los observadores para identificar visual o auditivamente los búhos de la región.

Densidad poblacional

Para estimar la densidad poblacional de los búhos (número de individuos por km²) se utilizó el Programa Distance 6.0 (Thomas *et al.* 2009). Los supuestos que deben cumplirse durante los trayectos para la estimación de densidad con el uso de este programa son los siguientes: todos los individuos presentes en el trayecto son observados/escuchados, los organismos no se mueven antes de ser detectados por el observador, las distancias perpendiculares (*e.g.*, ortogonales) del trayecto al organismo son medidas con exactitud, cada observación es independiente, y ningún organismo se cuenta más de una vez (Buckland *et al.* 2003). Cabe mencionar que en campo se trató de cumplir con los supuestos antes mencionados, ya que cumplirlos incrementa la precisión en las estimaciones de densidad poblacional de las especies.

La densidad poblacional se estimó de forma independiente en ambientes de selva y bosque. El ambiente de selva presente en los trayectos incluyó coberturas de selva mediana, vegetación secundaria y potreros con árboles de selva mediana aislados. El ambiente de bosque incluyó bosque de encino, vegetación secundaria de encino y potreros con árboles de encino aislados. La densidad para cada una de las especies se estimó para los ocho meses de muestreo y de forma independiente para cada temporada.

Uso de hábitat (tipos de vegetación)

Para determinar los patrones de uso de hábitat, se delimitó el área de muestreo en cada uno de los trayectos según las características topográficas (valle, cañada) del área, lo cual está relacionado con la distancia a la que se pueden escuchar las vocalizaciones

de los búhos. Para lo anterior se tomó como referencia los sitios de presencia de los búhos, los cuales se ubicaron a través de coordenadas geográficas. La delimitación del área de muestreo en los trayectos se realizó en el programa Arc View 3.2. Las áreas se delimitaron con líneas ubicadas a 50 y 200 metros a ambos lados del trayecto, generando un polígono para poder calcular la superficie en hectáreas de cada trayecto. Posteriormente se calcularon las hectáreas de cada tipo de vegetación a través de una clasificación supervisada, para lo cual se utilizó el programa Erdas Imagine 9.2 (2008).

Para el análisis de clasificación supervisada se utilizaron imágenes Spot 5 del 2008 multiespectral y pancromática del área de estudio, con una resolución espacial de 10 y 2.5 metros, respectivamente. Las imágenes fueron fusionadas con el programa Erdas para obtener una imagen multiespectral con una resolución de 2.5 metros con la cual se hicieron los análisis de cobertura vegetal. Se relacionaron los porcentajes de cobertura que se obtuvieron para de cada tipo de vegetación con la presencia de las especies observadas en cada tipo de vegetación, usando el programa HABUSE (Byers *et al.* 1984). Con este programa se determinó la intensidad del uso de la vegetación por parte de los búhos por medio de límites de confianza de Bonferroni. Los valores del uso observado y esperado por los búhos en cada tipo de vegetación fueron multiplicados por 100 para convertirlos a porcentajes.

Caracterización de los sitios de presencia

Para caracterizar los sitios de presencia de los búhos, se midieron variables de la vegetación y del paisaje asociadas a los sitios donde se registraron cada uno de los individuos de cada especie a excepción de aquellos registros donde la pendiente era muy pronunciada ($> 45\%$). Se establecieron parcelas circulares de 12.5 metros de radio (490.9 m^2 o $\approx 0.05\text{ ha}$) recomendada por James y Shugart (1970) y Bibby *et al.* (2000). En cada parcela se midieron las siguientes variables de la vegetación: a) tipo de vegetación (Flores *et al.* 1971), b) diámetro a la altura del pecho de los árboles, c) área basal de los árboles, d) número de árboles, e) altura de árboles, f) número de árboles muertos, g) cobertura del dosel, h) altura de estratos de la vegetación, i) nivel de perturbación de la vegetación, y j) tipo de perturbación. Las variables del paisaje fueron: a) distancia en metros a cultivos, b) distancia a caminos, c) distancia a viviendas, d) distancia a cuerpos de agua, y e) pendiente (Withacre 1991, Enríquez y Rangel-Salazar 2007, Lee y Marsden 2008). Para las unidades de medición y como se midieron ver anexo 1.

Análisis estadísticos

Los patrones de densidad poblacional fueron evaluados a través de los diferentes ambientes (selva y bosque) y temporadas (secas y lluvias) por medio de modelos lineales generalizados (MLG). A través de los MLG se descartó la interacción de primer nivel entre ambientes y temporadas ($P > 0.05$). Para determinar si existían diferencias entre las variables de vegetación en las diferentes coberturas usadas por cada especie, se utilizaron pruebas pareadas paramétricas de t de Student o no paramétricas (χ^2), así como análisis de varianza (ANDEVA) y pruebas de Kruskal-Wallis. A los valores de las

variables ambientales se les aplicaron las pruebas estadísticas de normalidad Shapiro-Wilks (W) y de homogeneidad de varianzas de Bartlett (Gotelli y Ellison 2004). Estos últimos análisis se realizaron con el objetivo de determinar si los datos cumplían con los supuestos paramétricos. Cuando no se cumplieron estos supuestos, se aplicaron pruebas no paramétricas. La intensidad del uso de hábitat por los búhos se analizó a través de χ^2 y límites de confianza de Bonferroni (Byers *et al.* 1984).

A través del modelo de regresión logística binaria se identificaron las variables de estructura de la vegetación y del paisaje asociados a los sitios de presencia de los búhos. En este análisis la variable dependiente fue la presencia de las especies y el resto las variables se consideraron independientes (*e.g.*, altura de los árboles, cobertura del dosel). El propósito de este análisis fue determinar cómo influyen las variables independientes en la probabilidad de presencia de las especies, la cual se estimó mediante la razón de posibilidades (RP) y el coeficiente de determinación (r^2), (Tapia y Nieto 1993, Quinn y Keough 2002). Para este análisis se usaron datos de 96 sitios de presencia de tres especies de búhos. La cantidad de sitios de presencia para cada una de las especie fue diferente y el resto de los 96 sitios se consideraron como ausencias. Todas las pruebas fueron consideradas significativas con un valor de $P \leq 0.05$. Los análisis estadísticos se realizaron con el programa JMP-SAS 7.0 (Sall *et al.* 2007).

RESULTADOS

Densidad de búhos en ambientes de selva y bosque

Durante el presente estudio se registraron tres especies de búhos (*Megascops guatemalae* (n=24), *Glaucidium brasilianum* (n=10) y *Ciccaba virgata*(n=104). En la selva se registraron las tres especies: *C. virgata* presentó la mayor densidad con 3.2 ± 0.5 individuos por km^2 , seguida de *M. guatemalae* con 1 ± 0.3 individuos por km^2 y *G. brasilianum* con 0.4 ± 0.2 individuos por km^2 (Tabla1). En el bosque solo se registró a *G. brasilianum* y *C. virgata*. La primera especie fue la que presentó menor densidad con 0.3 ± 0.2 individuos por km^2 y *C. virgata* 1.9 ± 0.5 individuos por km^2 (Tabla 1). La densidad de *C. virgata* fue mayor en la selva que en el bosque (MLG, $X^2_{1,15} = 14.5$; $P < 0.001$). Por otro lado, la densidad de *G. brasilianum* fue consistente entre ambientes (MLG, $X^2_{1,15} = 0.1$; $P = 0.7$; Tabla 1).

Densidad temporal (secas y lluvias) en selva y bosque

La densidad de las tres especies de búhos en la selva y bosque fue similar entre temporadas. Para *M. guatemalae* (MLG, $X^2_{1,7} = 0.2$; $P = 0.6$), en secas y lluvias la densidad fue de 0.9 ± 0.3 y 0.99 ± 0.5 individuos por km^2 , respectivamente. *G. brasilianum* presentó una densidad de 0.5 ± 0.4 individuos por km^2 en secas y 0.2 ± 0.2 individuos por km^2 en lluvias, pero tampoco hubo variaciones temporales en sus densidades (MLG, $X^2_{1,7} = 0.2$; $P = 0.7$). *C. virgata* presentó una densidad ligeramente mayor en la temporada de lluvias (3.4 ± 0.9), pero al igual que las otras especies, las densidades se mantuvieron constantes en ambas temporadas (MLG, $X^2_{1,7} = 0.25$; $P = 0.6$; Tabla 1).

En el bosque las dos especies registradas (*G. brasilianum* y *C. virgata*) tuvieron una densidad ligeramente mayor en la temporada de lluvias (0.4 ± 0.3 y 1.9 ± 0.8 , respectivamente). Sin embargo, para ambas especies las densidades entre temporadas no variaron significativamente (MLG, $X^2_{1,7} = 0.01$; $P = 0.8$, y $X^2_{1,7} = 0.3$; $P = 0.6$; Tabla 1). Tampoco se detectaron interacciones entre el ambiente y la temporada en las densidades de *G. brasilianum* y *C. virgata* (MLG, $X^2_{1,15} = 0.01$; $P = 0.9$ y $X^2_{1,15} = 0.2$; $P = 0.7$, respectivamente). Para el caso de *M. guatemalae* no se evaluó la interacción entre ambientes-temporadas, debido a que solo estuvo presente en selva mediana.

Tabla 1. Número de individuos por km² (\pm error estándar) de tres especies de búhos en ambientes de selva y bosque de la Reserva de La Biosfera Selva El Ocote, durante la temporada de secas y lluvias del 2010.

Especies	Ambientes					
	Selva Mediana			Bosque Encino		
	Secas	Lluvias	Total	Secas	Lluvias	Total
<i>M.guatemalae</i>	0.9 \pm 0.3	0.99 \pm 0.5	1.0 \pm 0.3	-	-	-
<i>G. brasilianum</i>	0.5 \pm 0.4	0.2 \pm 0.2	0.4 \pm 0.2	0.3 \pm 0.3	0.4 \pm 0.3	0.3 \pm 0.2
<i>C. virgata</i>	3.0 \pm 0.5	3.4 \pm 0.9	3.2 \pm 0.5	1.7 \pm 0.7	1.9 \pm 0.8	1.9 \pm 0.5

Uso de hábitat (tipos de vegetación)

En el área de estudio se identificaron cuatro tipos de coberturas vegetales y un tipo de uso de suelo disponibles para los búhos. Los tipos de vegetación y uso del suelo, con sus respectivos porcentajes son: selva mediana (40.6 %), vegetación secundaria de selva (22.85 %), bosque de encinos (14.67 %), vegetación secundaria de encino (15.2 %) y potreros con árboles aislados (6.68 %).

M. guatemalae usó dos tipos de vegetación (selva mediana y vegetación secundaria de selva) de los cinco que tuvo disponibles. De éstos dos tipos, la selva fue utilizada en mayor proporción (71 vs. 41 %) respecto a su disponibilidad ($\chi^2=15.8$, $P<0.05$). *G. brasilianum* solamente usó los dos tipos de vegetación secundaria (de selva y de bosque). La vegetación secundaria de bosque fue utilizada en una mayor proporción en relación a su disponibilidad (60 vs. 15 %), mientras que la vegetación secundaria de selva fue utilizada de acuerdo a su disponibilidad ($\chi^2=20.7$, $P<0.01$; Tabla 2).

C. virgata estuvo presente en cuatro de los cinco tipos de vegetación disponibles y la intensidad de uso fue variable ($\chi^2=43.6$, $P<0.001$). La vegetación secundaria de selva fue la cobertura que esta especie utilizó en mayor proporción a lo disponible (48 vs. 23 %), mientras que usó la vegetación secundaria de bosque en la misma proporción en que estuvo disponible. El uso de la selva mediana y el bosque de encino fue menor a su respectiva disponibilidad (28 vs. 41 % y 8 vs. 15 %). El potrero con árboles aislados no fue usado por ninguna de las tres especies de búhos (Tabla 2).

Tabla 2. Uso y disponibilidad del hábitat (vegetación) de tres especies de búhos en la REBISO de enero a agosto de 2010. Donde U>D: usado más de lo disponible (en negritas), U<D: usado menos de lo disponible, U=D: usado igual a lo disponible. SM= selva mediana, VSS= vegetación secundaria de selva, BE= bosque de encino, VSB= vegetación secundaria de bosque, PT= potreros con árboles aislados. Los valores de uso observado y esperado se presentan en porcentajes.

Especie	Vegetación	Observado (usado)	Esperado (disponibilidad)	Bonferroni (P<0.05)	Resultado
<i>M. guatemalae</i>	SM	75	41	0.52- 0.98	U>D
	VSS	25	23	0.02-0.48	U=D
	BE	0.0	15	0.00-0.01	U<D
	VSB	0.0	15	0.00-0.01	U<D
	PT	0.0	6	0.00-0.01	U<D
<i>G. brasilianum</i>	SM	0.0	41	0.00-0.01	U<D
	VSS	40	23	0.00-0.80	U=D
	BE	0.0	15	0.00-0.01	U<D
	VSB	60	15	0.20-1.00	U>D
	PT	0.0	6	0.00-0.01	U<D
<i>C. virgata</i>	SM	28	41	0.17-0.39	U<D
	VSS	48	23	0.36-0.61	U>D
	BE	8	15	0.01-0.14	U<D
	VSB	16	15	0.07-0.26	U=D
	PT	0.0	6	0.00-0.003	U<D

Uso del hábitat en la temporada de secas y lluvias

M. guatemalae durante la temporada de secas usó la selva mediana en una mayor proporción a lo que tiene disponible, mientras que la vegetación secundaria en selva mediana la usó en la misma proporción a lo disponible ($\chi^2=9.5$, $P<0.05$), este mismo patrón de uso de vegetación se presentó durante la temporada de lluvias ($\chi^2=6.3$, $P>0.05$). *G. brasilianum* usó la vegetación secundaria de selva y de bosque de manera proporcional a su disponibilidad en ambas temporadas ($\chi^2=13.7$, $P<0.05$ y $\chi^2=7.2$, $P>0.05$). Asimismo *C. virgata* usó los ambientes de selva mediana y vegetación secundaria (selva y bosque) de la misma forma en ambas temporadas, mientras que el bosque de encino lo usó en una menor proporción a lo disponible (6 vs.15 %) en la temporada seca y para la temporada de lluvias el uso fue igual a su disponibilidad ($\chi^2=28.5$, $P<0.001$ y $\chi^2=15.3$, $P<0.01$; Tabla 3).

Tabla 3. Uso y disponibilidad del hábitat (vegetación) de tres especies de búhos en la temporada de secas y lluvias de la REBISO. Donde U>D: usado más de lo disponible (en negritas), U<D: usado menos de lo disponible, U=D: usado igual a lo disponible. SM= selva mediana, VSS= vegetación secundaria de selva, BE= bosque de encino, VSB= vegetación secundaria de bosque, PT= potrero con árboles aislados. Los valores de uso observado y esperado se presentan en porcentajes.

Especies	Vegetación	Observado (usado)		Esperado (disponibilidad)		Bonferroni (P<0.05)		Resultados	
		Secas	Lluvias	Secas	Lluvias	Secas	Lluvias	Secas	Lluvias
<i>M. guatemalae</i>	SM	73	78	41	41	0.44-1.03	0.42-1.13	U>D	U>D
	VSS	27	22	23	23	0.00-0.56	0.00-0.58	U=D	U=D
	BE	0	0	15	15	0.00-0.01	0.00-0.09	U<D	U<D
	VSB	0	0	15	15	0.00-0.01	0.00-0.01	U<D	U<D
	PT	0	0	6	6	0.00-0.01	0.00-0.01	U<D	U<D
<i>G. brasilianum</i>	SM	0	0	41	41	0.00-0.01	0.00-0.01	U<D	U<D
	VSS	43	33	23	23	0.00-0.91	0.00-1.03	U=D	U=D
	BE	0	0	15	15	0.00-0.01	0.00-0.02	U<D	U<D
	VSB	57	67	15	15	0.09-1.05	0.00-1.37	U=D	U=D
	PT	0	0	6	6	0.00-0.01	0.00-0.02	U<D	U<D
<i>C. virgata</i>	SM	29	27	41	41	0.14-0.43	0.09-0.45	U=D	U=D
	VSS	49	46	23	23	0.33-0.65	0.26-0.66	U>D	U>D
	BE	6	10	15	15	0.00-0.14	0.00-0.22	U<D	U=D
	VSB	16	17	15	15	0.04-0.28	0.02-0.32	U=D	U=D
	PT	0	0	6	6	0.00-0.003	0.00-0.004	U<D	U<D

Características de sitios de presencia y variables ambientales asociadas a la presencia de las especies

Los sitios de presencia de *M. guatemalae*, fueron principalmente la selva mediana y en algunas ocasiones la vegetación secundaria de selva mediana. Los sitios de selva mediana de manera general presentaron poca perturbación inducida por actividades humanas, mientras que la vegetación secundaria presentó perturbación causada por actividades humanas como aclareo del sotobosque para cultivo de café, extracción de madera, apertura de brechas corta fuego e incendios forestales. Al comparar las variables asociadas a los sitios de presencia de esta especie en selva mediana y vegetación secundaria se encontró que estas variables son similares entre ambientes, a excepción de la cobertura del dosel la cual fue mayor en la selva mediana ($\chi^2=4.8$, $P<0.05$; Tabla 4).

Tabla 4. Comparación de las medias de variables asociadas a los sitios de presencia de *M. guatemalae* en selva mediana (SM) y vegetación secundaria de selva mediana (VSS). Donde DAP= Diámetro a la altura del pecho.

Variables	Vegetación		Pruebas	P
	SM	VSS		
DAP (cm)	36±2.5	34.3±3.3	$\chi^2=1.2$	P=0.2
Área basal (m ²)	0.1±0.03	0.1± 0.03	$\chi^2=0.7$	P=0.4
Núm. de árboles (ind.)	9.3±1	8.3±1.4	$\chi^2=0.6$	P=0.4
Alt. de árboles (m)	12.1±0.4	11.6±0.7	$t_1=0.62$	P=0.54
Árboles muertos (ind.)	0.3±0.2	1.2±0.8	$\chi^2=1.37$	P=0.24
Cobertura del dosel (%)	89.4±2.6	88.5±2.2	$\chi^2=4.8$	P<0.05
Alt. del sotobosque (m)	2.4±0.2	2.3±0.2	$t_1=0.78$	P=0.45
Alt. del estrato medio (m)	7.4±0.3	7.6±0.4	$t_1=0.14,$	P=0.88
Alt. del dosel (m)	16.6±0.9	12±3.9	$\chi^2=0.17$	P=0.6
Dist. de cultivos (m)	44.4±15.8	41.7±16.6	$\chi^2=1.57$	P=0.21
Dist. de caminos (m)	41.1±13	40±10.6	$t_1=0.29$	P=0.7
Pendiente (%)	30.6± 7.9	30.3±8.1	$t_1=0.11$	P=0.9

La presencia de *M. guatemalae* estuvo explicada en un 20 % por tres de las 15 variables de vegetación y del paisaje. Las variables en el modelo generado que explicaron la presencia de esta especie fueron la cobertura del dosel, distancia a los cultivos y número de árboles muertos ($r^2=0.2$, $X^2=13.6$, $P<0.01$). La variable que más explicó la presencia de esta especie fue la cobertura del dosel. En un rango del 40 al 100 % existió una menor probabilidad de presencia (47.6 %) en sitios que tienen mayor cobertura de dosel ($X^2=4.8$, $P<0.05$; Tabla 5). La distancia a los cultivos y número de árboles muertos no fueron significativos de forma independiente, pero en el modelo explicaron lo siguiente: a mayor distancia de los cultivos (0-140 m) la probabilidad de presencia (49.5 %) de *M. guatemalae* tiende a disminuir ($X^2=2.7$, $P=0.09$, Tabla 5). Esta especie tiene una probabilidad de presencia (57 %), cuando el número de árboles muertos incrementa de 0 a 10 individuos en 0.05 ha ($X^2=1.6$, $P=0.19$; Tabla 5).

Tabla 5. Variables asociadas a los sitios de presencia de tres especies de búhos. Las variables son: CODO (Cobertura del dosel), DICU (Distancia a los cultivos), NUMU (Número de árboles muertos), NUAR (Número de árboles), DICA (Distancia a los caminos), ALSO (Altura del sotobosque), (X^2) Valor de Chi-cuadrada, P (Probabilidad), y RP (Razón de posibilidades de la presencia).

Especies	Variables	Estimación	Error estándar	X^2	P	RP (%)
<i>M. guatemalae</i>	CODO	-0.09	0.04	4.6	P<0.05	47.6
	DICU	-0.01	0.01	2.7	P=0.09	49.5
	NUMU	0.29	0.21	1.64	P=0.19	57.0
<i>G. brasilianum</i>	NUAR	1.16	0.47	6.0	P<0.01	76.3
	CODO	0.11	0.05	4.42	P<0.05	52.8
	DICA	-0.05	0.03	2.94	P=0.08	48.4
<i>C. virgata</i>	NUAR	-0.14	0.07	3.61	P=0.05	46.5
	ALSO	-0.73	0.42	2.93	P=0.08	31.1
	DICU	0.01	0.01	2.81	P=0.09	50.2

G. brasilianum estuvo presente tanto en vegetación secundaria de selva mediana como de bosque de encino. Estos tipos de vegetación secundaria presentaron una perturbación alta causada por actividades humanas. Entre las actividades que han causado las perturbaciones de estos sitios están los incendios forestales, así como las actividades agropecuarias de la región. Las variables asociadas a los sitios de presencia de esta especie entre ambientes fueron similares; únicamente se presentaron diferencias en las distancias a los caminos, siendo más cercanos a estos en la vegetación secundaria de bosque ($\chi^2=7.0$, $P<0.01$) y la pendiente del terreno ($t=-3.1$, $P<0.05$; Tabla 6).

El 70 % de la presencia de *G. brasilianum* fue explicada por tres de las 15 variables analizadas. En el modelo generado quedaron incluidas las variables número de árboles, cobertura del dosel y distancia a los caminos ($r^2=0.7$, $X^2=33.2$, $P<0.001$). La variable más explicativa en el modelo fue el número de árboles ($X^2=6.0$, $P<0.05$), donde la probabilidad de presencia fue de 76.3 %, cuando el número de árboles fue entre 5 y 10 individuos. La cobertura del dosel presentó una probabilidad de presencia de 52.8 %, cuando la cobertura fue >40 % ($X^2=4.42$, $P<0.05$). Con respecto a la distancia a los caminos (0-200 m), la probabilidad de presencia fue menor (48.4 %) a mayor distancia de éstos ($X^2=2.94$, $P=0.08$; Tabla 5).

Tabla 6. Comparación de las medias de variables asociadas a los sitios de presencia de *G. brasilianum* en vegetación secundaria de selva mediana (VSS) y vegetación secundaria de bosque (VSB). Donde DAP= Diámetro a la altura del pecho.

Variables	Vegetación		Prueba	P
	VSS	VSB		
DAP (cm)	34.3±3.3	31±2.4	t ₁ =0.8	P=0.4
Área basal (m ²)	0.1±0.02	0.08±0.01	t ₁ =1.1	P=0.3
Núm. de árboles (ind.)	4.8±1	2.3±0.6	t ₁ =2.7	P=0.09
Alt. de árboles (m)	9.9±0.3	9.2±1.7	t ₁ =0.39	P=0.71
Árboles muertos (ind.)	0.8±0.8	0±0	x ² =1.0	P=0.3
Cobertura del dosel (%)	54.6±4.2	63.3±5.2	t ₁ =1.3	P=0.2
Alt. del sotobosque (m)	1.9±0.2	2.5±0.3	x ² =0.5	P=0.4
Alt. del estrato medio (m)	8.1±0.7	6.4±0.6	t ₁ =1.9	P=0.1
Alt. del dosel (m)	3.1±3.1	0±0	x ² =1.0	P=0.3
Dist. de viviendas (m)	0±0	57.5±33.8	x ² =2.3	P=0.1
Dist. de cultivos (m)	7.5±7.5	25±25	x ² =0.001	P=1.0
Dist. de caminos (m)	92.5±4.8	22.5±10.3	x²=7.0	P<0.01
Pendiente (%)	5.6±5.6	28.6±4.6	t₁=3.1	P<0.05

La presencia de *C. virgata* fue en selva mediana, bosque de encino y vegetación secundaria tanto de selva mediana como de bosque de encino. En los sitios de presencia de selva mediana la perturbación fue mínima pero las principales causas identificadas fueron aclareo del sotobosque para cultivo de café, extracción de madera y brechas corta fuego. La vegetación secundaria de selva presenta una perturbación media y las causas son los incendios forestales, extracción de madera, aclareos de vegetación en el sotobosque y en el estrato medio. En el bosque de encino la perturbación fue mínima y las causa principales son incendios forestales y extracción ilegal de flora. El nivel de perturbación en la vegetación secundaria de encino fue media y las causas son incendios forestales, brechas cortafuego, extracción ilegal de flora y actividades agropecuarias de la región.

Para *C. virgata* varias variables de estructura de la vegetación y del paisaje fueron similares en sus sitios de presencia (Tabla 7). Sin embargo, la altura del dosel, los diámetros a la altura del pecho y el área basal fueron diferentes en sus sitios de presencia en cada tipo de vegetación. La altura del dosel fue mayor en la selva mediana que en la vegetación secundaria ($H_3=7.5$, $P=0.05$), en tanto que los diámetros a la altura del pecho y el área basal fueron mayores en el bosque de encino ($H_3\geq 11.1$, $P<0.01$; Tabla 7).

El 10 % de la presencia de *C. virgata* fue explicada por el número de árboles, altura del sotobosque y distancia a los cultivos ($r^2=0.1$, $X^2=8.93$, $P<0.05$). La variable más explicativa en el modelo fue el número de árboles, donde a mayor número de arboles (>25) en 0.05 ha la probabilidad de presencia tiende a disminuir (46.5 %)

($X^2=3.61$, $P=0.05$). En relación a la altura del sotobosque, la probabilidad de presencia (31.1 %) disminuye cuando la altura del sotobosque incrementa de 1.5 a 4 metros ($X^2=2.93$, $P=0.08$). Con respecto a la distancia a los cultivos de 0 a 140 metros, la probabilidad de presencia (50.2 %) incrementa cuando se está más lejos de los mismos ($X^2=2.81$, $P=0.09$; Tabla 5).

Tabla 7. Comparación de las medias de variables asociadas a los sitios de presencia de *C. virgata* en selva mediana (SM), vegetación secundaria de selva mediana (VSS), bosque de encino (BE) y vegetación secundaria de bosque (VSB).
Dónde: DAP= Diámetro a la altura del pecho.

Variables	Vegetación				Prueba	P
	SM	VSS	BE	VSB		
DAP (cm)	37.3±1.3	32.8±1	42.4±3	36.5±2.6	H₃=11.1	P<0.01
Área basal (m²)	0.1±0.01	0.1±0.01	0.2±0.02	0.1±0.02	H₃= 15.1	P<0.01
Núm. de árboles (ind.)	10.0±0.6	7.9±0.6	9.0±1.3	7.4±2	F ₃ =0.9	P=0.4
Alt. de árboles (ind.)	13.6±0.7	10.7±0.3	12.7±1	11.8±0.6	H ₃ =2.9	P=0.3
Árboles muertos (ind.)	1.7±0.6	0.5±0.1	3.3±1	4.0±1.2	H ₃ =4.9	P=0.1
Cobertura del dosel (%)	89.0±1.3	76.5±2.4	89.4±1.2	83.7±6.3	H ₃ =4.9	P=0.1
Alt. del sotobosque (m)	2.7±0.2	2.5±0.1	3.1±0.4	2.5±0.2	H ₃ =2.8	P=0.4
Alt. del estrato medio (m)	7.8±0.3	8.0±0.3	6.9±0.6	7.5±0.3	F ₃ =1.9	P=0.1
Alt. del dosel (m)	18.2±0.6	8.3±1.2	13.8±2.4	8.9±3.3	H₃=7.5	P=0.05
Dist. de viviendas (m)	5.0±5	24.3±9.8	0.0±0	31.4±20.4	H ₃ =4.0	P=0.2
Dist. de cultivos (m)	21.3±8.1	29.7±6	0.0±0	11.4±11.4	H ₃ =4.4	P=0.2
Dist. de caminos (m)	65.7±10.2	52.0±5	52.5±22.5	51.4±25.5	H ₃ =2.8	P=0.4
Pendiente (%)	32.8±4	30.5±3.8	24.5±5.7	15.1±3.6	H ₃ =3.8	P=0.2

DISCUSIÓN

La zona sureste de la REBISO es un paisaje heterogéneo con diferentes tipos de vegetación los cuales han sido alterados, modificados y fragmentados por diversas actividades socioeconómicas. En esta zona se analizaron tres aspectos ecológicos de un ensamble de búhos. El ensamble estudiado está compuesto por tres especies: *M. guatemalae*, *G. brasilianum* y *C. virgata*. Las densidades poblacionales de estas especies fueron variables en ambientes de selva mediana y bosque de encino, pero no entre temporadas (secas y lluvias); la intensidad en el uso de cinco tipos de vegetación fue diferente en relación a su disponibilidad en el paisaje y por último se determinó una relación de la presencia de las especies con variables ambientales.

Densidad poblacional (número de individuos por km²)

La densidad poblacional, fue diferente entre las tres especies de búhos y entre ambientes. *C. virgata* presentó una mayor densidad durante el estudio, esta es una especie que puede usar diferentes ambientes y consumir una amplia variedad de presas presentes en su área geográfica, lo que le permite aprovechar algunos cambios ambientales (Stiles y Skutch 1989, Gerhardt 1991, Gerhardt *et al.* 1994, del Hoyo *et al.* 1999, Köning *et al.* 1999). En el área de estudio estuvo presente en selva mediana y bosque de encino, ambos asociados con vegetación secundaria y potreros.

C. virgata presentó mayor densidad en el ambiente de selva mediana y menor densidad en el bosque de encino. Esta especie presentó mayor densidad en selva mediana, donde quizás tiene mayor disponibilidad de presas (*e.g.*, insectos, roedores, ranas, murciélagos), sitios de descanso, anidación, entre otros (Gerhardt *et al.* 1994). A

diferencia del presente estudio en el que se estimó la densidad poblacional de *C. virgata*, estudios previos han estimado su abundancia relativa en ambientes de selva y bosque. En otros ambientes de selva en la REBISO esta especie también fue la más abundante (1.1 ± 0.1 ind./km; Rivera 2010). En una selva perennifolia en Costa Rica, esta especie fue la tercera más abundante en el ensamble de búhos (0.71 ind./km; Enríquez 1995). En un bosque de montaña en los Altos de Chiapas, Martínez-Ortega (2010) encontró que *C. virgata* estuvo entre las especies menos abundantes (0.3 ± 0.001 ind./km). Esta variación en la densidad quizás se debe a que estos ambientes varían en su composición de flora y fauna, estructura de la vegetación y condiciones climáticas (Cueto y López 1999)

La segunda especie con mayor densidad fue *M. guatemalae*, que únicamente estuvo presente en la selva (selva mediana y vegetación secundaria), esto debido a que su distribución se restringe a ambientes de selva a través de su área geográfica (del Hoyo *et al.* 1999, König *et al.* 1999). Su presencia en la vegetación secundaria o bordes de selva puede estar relacionada con una mayor disponibilidad de alimento en estos sitios (Sberze *et al.* 2010). Otro factor a considerar por el uso de vegetación secundaria es la mayor iluminación ambiental por la escasa cobertura del dosel, lo cual puede incidir en una mayor captura de presas, al combinar la estrategia de captura auditiva y visual usada por los búhos (Marks *et al.* 1999, Barros y Cintra 2009). Esta especie ha sido reportada con una mayor abundancia relativa (0.28 ± 0.12 ind./km) en la zona núcleo de la REBISO (El Encajonado; Rivera 2010). En Costa Rica fue la segunda especie más abundante (0.89 ind./km) en la Estación Biológica La Selva (Enríquez y Rangel 2001).

G. brasilianum fue la especie con menor densidad de las tres especies y estuvo presente en la selva y el bosque, pero exclusivamente en la vegetación secundaria de ambos. Es una especie diurna y nocturna, con mayor actividad al amanecer y al atardecer; se distribuye en zonas con vegetación dispersa evitando las zonas arbóreas densas (del Hoyo *et al.* 1999, König *et al.* 1999). La baja densidad de *G. brasilianum* puede estar relacionada con la reducida disponibilidad de áreas con vegetación dispersa en la zona de estudio.

Con respecto a las diferencias en las densidades entre las temporadas de secas y lluvias, estas no fueron significativas en ninguna de las tres especies registradas. El factor que puede estar influyendo en mantener la estabilidad de la densidad de los búhos es el comportamiento territorial de las especies. La territorialidad es la capacidad de las especies para defender un espacio y aprovechar sus recursos (*e.g.*, alimentos) lo cual evita que tengan que moverse a otras áreas fuera de su territorio y de esta forma mantener la variación de la densidad temporalmente (Krebs 1994, Newton 1998). El comportamiento de territorialidad obliga a otros individuos a moverse fuera del área defendida, lo cual permite mantener estables las densidades locales de las especies (Newton 1998). Por otra parte la densidad poblacional puede ser afectada por el tamaño de los territorios, ya que suelen variar de tamaño en relación a la abundancia de recursos. Generalmente los territorios son grandes cuando los recursos son escasos y pequeños cuando el recurso es abundante, por lo cual la densidad podría incrementar con territorios pequeños (Patterson 1980). Sin embargo, hay que considerar que en las especies que defienden un territorio a largo plazo, la disponibilidad de recursos podría no afectar el tamaño de los territorios y por lo tanto mantener la densidad poblacional a

lo largo del año o entre años (Patterson 1980, Lopez-Sepulcre y Kokko 2005). Cabe mencionar que durante la época reproductiva la densidad poblacional de las especies puede incrementar por la presencia de los juveniles, pero en el presente estudio no se detectó un incremento de la densidad por este factor.

Uso de hábitat (tipos de vegetación)

Las tres especies de búhos registradas en la REBISO presentaron variación en el uso de los tipos de vegetación presentes en el paisaje. Los potreros con árboles aislados, aunque estuvieron disponibles en el paisaje, no fueron usados por ninguna de las tres especies. Lo anterior se debe a que las tres especies de búhos necesitan de estructura arbórea para sitios de descanso, anidación o captura de sus presas (Duncan 2003, Proudfoot 2006) y los potreros prácticamente carecían de árboles.

Durante este estudio *M. guatemalae* únicamente utilizó la selva mediana y la vegetación secundaria de selva. A través de su área geográfica esta especie está presente en zonas de selvas con poca perturbación humana, donde tiene disponible sitios de descanso, refugio, reproducción, entre otros (König *et al.* 1999). El que *M. guatemalae* use la selva mediana en mayor proporción a lo que tiene disponible en el paisaje, se debe a que es una especie que únicamente habita ambientes de selva, lo que explica un mayor uso de este tipo de vegetación. En cuanto a la vegetación secundaria la cual usó en la misma proporción a su disponibilidad, se ha reportado que usa esta vegetación para alimentarse y posteriormente regresa a la selva mediana, donde puede refugiarse o descansar (König *et al.* 1999, Duncan 2003).

G. brasilianum estuvo presente en ambos tipos de vegetación secundaria: selva y bosque, por ser una especie que usa zonas con vegetación poco densa en su área de distribución (del Hoyo *et al.* 1999, Proudfoot 2006), La vegetación secundaria de selva la usó en la misma proporción a su disponibilidad, este tipo de vegetación se encuentra disponible en áreas pequeñas rodeadas de selva mediana, lo cual podría estar limitando la presencia de la especie. Por el contrario, las áreas con vegetación secundaria de bosque son de mayor tamaño en la cual están inmersas áreas agrícolas. Esta vegetación es continua a lo largo del borde del bosque de encino. La disponibilidad de vegetación secundaria en el paisaje permite que *G. brasilianum* use con mayor intensidad este tipo vegetación.

C. virgata estuvo presente en cuatro de los cinco tipos de vegetación disponibles, pero la intensidad de uso fue diferente en ellos. Las diferencias en el uso de la vegetación pueden estar relacionadas con su nivel de perturbación por actividades humanas. La vegetación secundaria de selva que utilizó más de lo disponible parece presentar una perturbación intermedia, al compararla con vegetación poco perturbada (selva mediana y bosque de encinos) y zonas con mayor perturbación como la vegetación secundaria del bosque de encino. Los sitios con perturbación media suelen presentar una alta diversidad biológica ya que tienen especies de zonas abiertas y de zonas conservadas (Ricklefs y Schluter 1993, Meffe y Carroll 1994). Esta característica de sitios con perturbación media puede estar generando mayor número de presas para *C. virgata* y por lo tanto un mayor uso de la vegetación secundaria de selva mediana.

Para *C. virgata* y *M. guatemalae*, Enríquez y Rangel-Salazar (2007), también reportaron un uso diferente de la vegetación en estas especies. Ambas especies usaron más de lo disponible los cultivos de cacao abandonado y en la misma proporción a su disponibilidad usaron la vegetación secundaria y pantanos, entre otros. El uso diferencial del hábitat está relacionado con la disponibilidad de recursos y con la capacidad de las especies para poder aprovecharlos, ya que algunas de ellas pueden usar una amplia gama de recursos y en otras el uso es restringido (Rey-Benayas 2009).

Cuando el uso que hacen los búhos de un determinado tipo de vegetación es mayor a su disponibilidad en el paisaje, este puede tener un efecto negativo en la población. Es decir, la mayor presencia de las especies en un tipo de vegetación puede generar competencia por algunos recursos necesarios para su supervivencia. Esta competencia puede provocar que algunos individuos se desplacen a otros sitios que podrían tener menos recursos (sitios “sumideros”), donde las posibilidades de supervivencia sean menores (Fretwell 1970, Block y Brennan 1993, Morrison 2002).

El uso de la vegetación entre la temporada de secas y lluvias únicamente fue diferente para *C. virgata* en el bosque de encino. Durante la temporada de secas lo usó menos de lo disponible y en lluvias en la misma proporción a su disponibilidad. Esta diferencia puede tener relación con la mayor abundancia de recursos alimenticios para esta especie. Algunos grupos de insectos, anfibios y otros organismos que pueden ser alimentos potenciales para *C. virgata* suelen ser más abundantes durante la temporada de lluvias en los ambientes tropicales (Fogden 1972, Frith y Frith 1985, Williams y Middleton 2008).

Características de los sitios y variables ambientales asociadas a la presencia de las especies

Los sitios de presencia de *M. guatemalae* se ubicaron en selva mediana asociados a vegetación secundaria. Al comparar las variables ambientales medidas en los dos tipos de vegetación mencionados anteriormente, únicamente fueron diferentes en la cobertura del dosel y la perturbación inducida por actividades humanas. Esta especie durante la noche puede estar presente en sitios con poca cobertura del dosel, ya que esta característica permite mayor entrada de luz al interior de la vegetación. Una mayor iluminación en el ambiente puede facilitar a los búhos la localización y captura de sus presas (Call 1992, Marks *et al.* 1999). Durante el día a esta especie se le puede encontrar descansando en áreas con mayor cobertura de dosel, con vegetación densa y poca perturbación (König *et al.* 1999).

Las variables asociadas a los sitios de presencia de *M. guatemalae* fueron la cobertura del dosel, distancia a los cultivos y número de árboles muertos. Por ser una especie con actividad estrictamente nocturna, los sitios de presencia podrían estar asociados a la búsqueda de alimentos. Las variables antes mencionadas podrían proporcionar mayor disponibilidad de presas, mejores condiciones (iluminación) para capturar a sus presas o una combinación de ambos factores. Esto debido a que es una especie que frecuentemente caza en áreas abiertas o bordes de selva (König *et al.* 1999, Duncan 2003).

Los sitios de presencia de *G. brasilianum* en la vegetación secundaria de encino presentaron mayor presencia de caminos, esto último debido a las actividades

agropecuarias y asentamientos humanos de la región (e.g., ranchos). *G. brasilianum* es una especie asociada a vegetación arbórea dispersa, con baja sensibilidad a las perturbaciones humanas (Stotz *et al.* 1996, Duncan 2003). Sin embargo, su presencia depende de algunos elementos del ambiente como son el número de árboles y cobertura del dosel, identificados en este estudio. Cabe mencionar que modificaciones muy drásticas (e.g., potreros) en la vegetación pueden causar la declinación en el tamaño poblacional de *G. brasilianum* (Duncan 2003, Proudfoot *et al.* 2006).

Si bien *G. brasilianum* es una especie con actividad diurna y crepuscular, durante las noches quizás busca áreas abiertas con mayor iluminación ambiental (e.g., caminos), lo que incrementaría su visibilidad en la captura de sus presas, que generalmente son insectos en un 50 a 80 % de su dieta (Proudfoot y Beasom 1997). Una característica que se observa en los caminos de esta región es que presentan poco tráfico humano. Según Ingels *et al.* (1999), algunas especies de aves nocturnas (e.g., caprimúlgidos) tienden a desaparecer cuando el tráfico humano incrementa y es probable que se presente el mismo efecto para *G. brasilianum* si llegara a incrementarse el tráfico humano.

C. virgata estuvo presente en cuatro tipos de vegetación con diferentes niveles de perturbación causada por diversas actividades humanas, las cuales han modificado la estructura de la vegetación (e.g., altura del dosel, diámetros a la altura del pecho). Esta especie a través de su área geográfica puede estar presente en diferentes tipos de vegetación (König *et al.* 1999, Stotz *et al.* 1996) y a nivel local se observa este mismo comportamiento. La presencia local de esta especie en los diferentes tipos de

vegetación estuvo asociada al número de árboles, altura del sotobosque y distancia a los cultivos. La relación con las variables antes mencionadas puede deberse a que esta especie suele cazar o descansar al interior de la vegetación arbórea o en los bordes. En estos sitios utiliza árboles de baja altura, follaje denso y huecos de árboles, los cuales usa como refugio, sitios de descanso o para capturar sus presas entre las que se incluyen insectos grandes, roedores y murciélagos (Gerhardt *et al.* 1994, del Hoyo *et al.* 1999, König *et al.* 1999).

Durante el día es posible observar a *C. virgata* en sus sitios de descanso que generalmente son los huecos y sombras de los árboles con follaje denso (Duncan 2003). Por presentar una sensibilidad media a las perturbaciones, esta especie puede tolerar ciertos cambios en el ambiente e incluso beneficiarse de éstos e incrementar su abundancia. Sin embargo, la pérdida o disminución drástica de la vegetación puede disminuir el tamaño de su población y provocar su extinción local (Duncan 2003). Por último, hay que considerar que las variables ambientales asociadas a los búhos podrían incrementar la probabilidad de presencia para los sitios de alimentación, ya que durante el día suelen refugiarse en zonas con vegetación densa.

CONCLUSIONES

El ensamble de búhos en el área de estudio estuvo compuesto de tres especies (*M. guatemalae*, *G. brasilianum* y *C. virgata*). La densidad de las especies fue variable entre ambientes de selva y bosque, y esta variación se relacionó con la heterogeneidad del paisaje y con las características ecológicas de las especies. Con respecto a la variación de la densidad poblacional de las tres especies de búhos, la temporalidad (secas y lluvias) no tuvo un efecto, ya que la densidad fue constante entre temporadas.

El uso de la vegetación fue variable para cada una de las especies de búhos y todas usaron áreas arboladas (densas y semi-abiertas), evitando áreas abiertas como los potreros. El uso de los diferentes tipos de vegetación se relacionó con características ecológicas de las especies. *C. virgata* usó la mayoría de los tipos de vegetación disponible en el paisaje. Por el contrario *M. guatemalae* únicamente usó la selva mediana y vegetación secundaria de selva, mientras que *G. brasilianum* usó la vegetación secundaria de selva y de bosque. La intensidad del uso de la vegetación fue variable en cada una de las especies y los tipos de vegetación usados más de lo disponible fueron selva mediana, vegetación secundaria de bosque y de selva. Lo anterior se atribuyó a factores como el nivel de perturbación ambiental causado por actividades humanas, lo cual permitió a las especies usar la vegetación en diferentes intensidades. Las actividades humanas en la región son un factor importante que incide en los cambios ambientales y por consiguiente puede causar modificaciones en la intensidad de uso de la vegetación de los búhos.

La mayoría las variables de estructura de la vegetación y de paisaje en los sitios de presencia de cada una de las especies de búhos fueron similares. Las variables que fueron diferentes en los sitios de presencia de las especies fueron la cobertura del dosel, nivel perturbación, pendiente del suelo, presencia de caminos, altura del dosel y diámetros a la altura del pecho. Las diferencias en las variables antes mencionadas están relacionadas con la heterogeneidad ambiental presente en la zona de estudio.

La presencia de las tres especies de búhos se asociaron a variables de estructura de la vegetación y del paisaje, las cuales podrían explicar su posible presencia en estos sitios. Las variables asociadas fueron la cobertura del dosel, número de árboles, altura del sotobosque, distancia a los cultivos y la distancia a los caminos. Los cambios en el uso del suelo pueden incrementar o disminuir la probabilidad de presencia de los búhos, esto dependiendo si son especies asociadas a vegetación arbórea semi-abierta, densa con poca perturbación o a ambos tipos de vegetación.

RECOMENDACIONES PARA LA CONSERVACIÓN DE BÚHOS

La conservación de los búhos en la Reserva de la Biosfera El Ocote es un reto que implica la persistencia de las poblaciones de búhos, las cuales tienen diferentes requerimientos ecológicos y su densidad poblacional varía en relación a la heterogeneidad ambiental. Algunos puntos a considerar para la conservación de los búhos es el mantener un paisaje heterogéneo en la vegetación (e.g., vegetación secundaria, selvas, bosques). Para la vegetación secundaria únicamente mantener aquellas áreas ya existentes y evitar que se modifiquen en áreas de uso agropecuario intensivo. Para las especies que dependen de selvas prístinas es necesario mantener fragmentos extensos de esta vegetación o una conectividad que permita el movimiento de las especies entre fragmentos. Otro factor importante a considerar es que los encargados de la toma de decisiones y pobladores de la reserva conozcan la importancia o funciones ecológicas de los búhos, para que de esta forma se genere un interés en la conservación de estas especies. Algunos estudios posteriores que también aportarían información básica para la conservación de los búhos en la Selva El Ocote serían los siguientes: determinar las variables ambientales que están asociadas a sus sitios de refugio y reproducción, estimar sus áreas de acción, y conocer las actitudes de pobladores de la reserva a hacia los búhos. Disponer de información ecológica y social son elementos en la toma de decisiones para la conservación de los búhos y sus ambientes.

LITERATURA CITADA

- Andrewartha, H.G., y L.C. Birch. 1954. The distribution and abundance of animals. The University of Chicago Press, Chicago, EUA. 782 p.
- Ausden, M. 2007. Habitat management for conservation. Oxford University Press, New York. EUA. 411 p.
- Barros, O.G., y R. Cintra. 2009. The effects of forest structure on occurrence and abundance of three Owl species (Aves:Strigidae) in the central Amazon forest. *Zoologia* 26:85-96.
- Bibby, C.J., N.D. Burgess, D.A. Hill, y S. Mustoe. 2000. Bird census techniques. Academic Press, Londres, Inglaterra.302 p.
- Block, W.M., y L.A. Brennan. 1993. The habitat concept in ornithology: theory and applications. *Current Ornithology* 11:35–91.
- Borges, S.H., L.M. Henriques, y A. Carvalhaes. 2004. Density and habitat use by Owls in two Amazonian forest types. *Journal of Field Ornithology* 75:176-182.
- Buckland, S.T., D.R. Anderson., K.P. Burnham, J.L. Laake, D.L. Borchers, y L. Thomas. 2003. Advanced distance sampling. Oxford University Press, New York, EUA. 416 p.
- Brown, J.H. 1995. Macroecology. The University of Chicago Press, Chicago, EUA. 269 p.
- Byers, C.R., R.K. Steinhorst, y P.R. Krausman. 1984. Clarification of a technique for analysis of utilization-availability data. *Journal of Wildlife Management* 48:1050-1053.

- Call, D.R., R.J. Gutiérrez, y V. Jared. 1992. Foraging habitat and home-range characteristics of California spotted Owls in the Sierra Nevada. *The Condor* 94:880-888.
- Carrete, M., J.L. Tella, G. Blanco, y M. Bertellotti. 2009. Effects of habitat degradation on the abundance, richness and diversity of raptors across Neotropical biomes. *Biological Conservation* 142: 2002–2011.
- CONAGUA. 2010. Monitor de sequía de América del Norte. http://smn.cna.gob.mx/index.php?option=com_content&view=article&id=20&Itemid=23. Fecha de consulta: 20/12/2010.
- CONANP/SEMARNAT. 2000. Programa de manejo de la Reserva de la Biosfera Selva el Ocote. SEMARNAT. México. 144 p.
- Cueto, V.R., y J. Lopez. 1999. Determinants of bird species richness: role of climate and vegetation structure at a regional scale. *Journal of Biogeography* 26:487–492.
- del Hoyo, J., A. Elliott y J. Sargatal (Eds.) 1999. Handbook of the birds of the World. Barn Owls to Hummingbirds, Vol. 5. Lynx Editions. Barcelona, España. 759 p.
- Denosie, D. 2008. Biosphere: Ecosystems and biodiversity loss. Chelsea House. New York, EUA. 206 p.
- Duncan, C.D. 1993. Fonoteca de las Aves de Chiapas. Pronatura-Chiapas e Instituto para la Ornitología del Campo de Universidad de Maine, Machias. San Cristóbal de las Casas, Chiapas, México.
- Duncan, J.R. 2003. Owls of the world: Their lives, behavior and survival. Firefly, New York, EUA. 319 p.

- Enríquez, P.L. 1995. Abundancia relativa, uso de hábitat y conocimiento popular de los Strigiformes en un bosque húmedo tropical en Costa Rica. Tesis de Maestría, Universidad Nacional de Costa Rica. Heredia, Costa Rica. 81 p.
- Enríquez, P.L., y J.L Rangel-Salazar. 1997. Intra-and interspecific calling behavior in a tropical Owl community. Pp. 525-532 En: Duncan J. D.H. Johnson, y T. Nicholls (Eds.), Biology and conservation of the Northern Hemisphere. General Technical Report N.C-190. USDA Forest Service, Denver, CO.EUA.
- Enríquez, P.L., y J.L Rangel-Salazar. 2001. Owl occurrence and calling behavior in a tropical rain forest. *Journal of Raptor Research* 35:107-114.
- Enríquez, P.L., y J.L Rangel-Salazar. 2007. The intensity of habitat use by an Owl assemblage in a Neotropical rain forest. Pp. 88-98 En: Bildstein K.L., D.R. Barber., y A. Zimmerman (Eds.), *Neotropical Raptors*. Hawk mountain sanctuary, Orwigsburg, Pennsylvania, EUA.
- Escobar-Ocampo, M.C., y S. Ochoa-Gaona. 2007. Estructura y composición florística de la vegetación del Parque Educativo Laguna Bélgica, Chiapas, México. *Revista Mexicana de Biodiversidad* 78: 391- 419.
- Fauth, J. E., J. Bernardo, M. Camara, W. J. Resetarits, J. Van Buskirk, y S. A. McCollum. 1996. Simplifying the Jargon of Community Ecology: A Conceptual Approach. *The American Naturalist* 147:282-286.
- Flores, M., G. J. Jiménez, X. Madrigal, F. Moncayo y F. Takaki. 1971. Memoria del mapa de tipos de vegetación de la República Mexicana. Secretaría de Recursos Hidráulicos. México, D. F. 59 p.

- Fogden, M.P. 1972. The seasonality and population dynamics of equatorial forest birds in Sarawak. *Ibis* 114:307–343.
- Fretwell, S.D., y H.L. Lucas. 1970. On territorial behavior and other factors influencing distribution in birds. *Acta Biotheoretica* 19: 16–36.
- Frith, C.B., y D.W. Frith. 1985. Seasonality of insect abundance in an Australian upland tropical rainforest. *Australian Journal of Ecology* 10:237–248.
- Fuller, M. R., y J. A. Mosher. 1987. Raptor survey techniques. Pp.37-65 En: Pendleton B.A.G., A.B. Millsap, W.K. Cline, y M.D. Bird. (Eds.). *Raptor Management Techniques Manual National Wildlife Federation*. Washington D.C. EUA.
- Ganey, J.L., W.M. Block, J.P. Ward y B.E. Strohmeier. 2005. Home range, habitat use, survival, and fecundity of Mexican spotted Owls in the Sacramento mountains, New Mexico. *The Southwestern Naturalist* 50:323–333.
- Gaston, K.J., y R.A. Fuller. 2008. Commonness, population depletion and conservation biology. *Trends in Ecology and Evolution* 23: 14–19.
- García-Gil, G., J. García, y A. Flamenco. 1996. Reconocimiento cartográfico de la Reserva El Ocote. Pp. 27-44 En: Vásquez M.A., e I. March (Eds.), *Conservación y desarrollo sustentable en la Selva El Ocote, Chiapas*. ECOSUR, San Cristóbal de las Casas, Chiapas, México.
- Gerhardt, R. P. 1991. Response of the Mottled Owl to broadcast of conspecific call. *Journal of Field Ornithology* 62: 239-264.
- Gerhardt, R.P., N. Bonilla, D.M. Gerhardt, C.J. Flaten y N. Bonilla. 1994. The foods habits of sympatric *Ciccaba* Owls in northern Guatemala. *Journal of Field Ornithology* 65: 258-264.

- Gibbons, D.W., y R.D. Gregory. 2006. Birds. Pp.308-350 En: Sutherland W.J. (Ed.), *Ecological Census Techniques A Handbook*. Cambridge University Press, New York. EUA.
- Gotelli N.J., y A.M. Ellison. 2004. *A Primer of Ecological Statistics*. Sinauer Associates, Inc. Sunderland, Massachusetts, EUA. 479 p.
- Grossman, M., y J. Hamlet. 1964. *Birds of prey of the World*. Crown Publishers, Inc. New York. EUA. 496 p.
- Hall, L.S., P.R. Krausman, y M.L. Morrison. 1997. The habitat concept and a plea for standard terminology. *Wildlife Society Bulletin* 25:173-182.
- Howell, S.N.G., y S. Webb. 1995. *A guide to the birds of Mexico and Northern Central America*. Oxford University Press, California, CA. EUA. 851 p.
- Ingels, J., Y. Oniki., y E.O. Willis. 1999. Opportunistic adaptations to man-induced habitat changes by some South American caprimulgidae. *Revista Brasileira de Biología* 59: 563-566.
- James, F.C., y H.H. Shugart. 1970. A quantitative method of habitat description. *Audubon Field Notes* 24: 727-736.
- Jones, J. 2001. Habitat selection studies in avian ecology: A critical review. *The Auk* 118:557-562.
- Kissling, M.L., S.B. Lewis, y G. Pendleton. 2010. Factors influencing the detectability of forest Owls in Southeastern Alaska. *Condor* 112:539-548.
- Krebs, C. 1994. *Ecology: The Experimental Analysis of Distribution and Abundance*. 4^a edition. Addison-Wesley Educational Publisher. Menlo Park, CA. EUA. 753 p.

- König, C., F. Weick y J.H. Becking. 1999. *Owls: a guide to Owls of the world*. Yale Univ. Press, New Haven, CT, EUA. 512 p.
- Lee, D.C., y S.J. Marsden. 2008. Increasing the value of bird-habitat studies in tropical forests: choice of approach and habitat measures. *Bird Conservation International* 18:1–16.
- Lindenmayer, D.B., y J.F. Franklin. 2002. *Conserving Forest Biodiversity: a comprehensive multiscaled approach*. Island Editions. Washington, D.C. EUA. 493 p.
- Lloyd, H. 2003. Population densities of some nocturnal raptor species (Strigidae) in southeastern Peru. *Journal of Field Ornithology* 74:376-380.
- Lopez-Sepulcre, A., y H. Kokko. 2005. Territorial Defense, territory size, and population regulation. *The American Naturalist* 166:317-329.
- Loures-Ribeiro, A., y L.D. Anjos. 2006. Falconiformes assemblages in a fragmented landscape of the Atlantic forest in Southern Brazil. *Brazilian Archives of Biology and Technology* 49:149–162.
- Marks, J.S., R.J. Cannings y H. Mikkola. 1999. Strigidae. Pp. 34-243. En: del Hoyo, J., A. Elliott y J. Sargatal (Eds.). *Handbook of the birds of the World. Barn Owls to Hummingbirds*, Vol. 5. Lynx Editions, Barcelona, España. 749 p.
- Martínez-Ortega, J.A. 2010. *Distribución, abundancia y asociaciones ambientales de un ensamble de búhos en un bosque de montaña de los altos de Chiapas, México*. Tesis de licenciatura, Benemérita Universidad Autónoma de Puebla. Puebla, México. 47 p.

- Meffe, G., y R. Carroll. 1994. *Principles of Conservation Biology*. Edit. Sinauer Associates, Inc. Sunderland, Massachusetts. EUA. 599 p.
- Menge, B.A., E.L. Berlow, C.A. Blanchette, S.A. Navarrete, y S.B. Yamada. 1994. The keystone species concept: variation in interaction strength in a rocky intertidal habitat. *Ecological Monographs* 64:249–286.
- Morrison, M.L. 2002. *Wildlife Restoration: Techniques for Habitat Analysis and Animal Monitoring*. Island Editions. Washington, D.C. EUA. 209 p.
- Morrison, M.L., B.G. Marcot, y R.W. Mannan. 2006. *Wildlife-habitat relationships: concepts and applications*. 3^a edition. Island Editions. Washington, D.C. EUA. 493 p.
- Newton, I. 1998. *Population limitation in birds*. Population limitation in birds. Academic Press. San Diego, CA. EUA. 597 p.
- Nichols, J.D., J.E. Hines, J.R. Sauer, F.W. Fallon, J.E. Fallon, y P.J. Heglund. 2000. A double-observer approach for estimating detection probability and abundance from point counts. *Auk* 117:393-408.
- Norris, K., y D.J. Paint. 2002. *Conserving Bird Biodiversity: General principles and their application*. Cambridge University Press, New York. 337 p.
- Patterson, I.J. 1980. Territorial behavior and the limitation of population density. *Ardea* 68:53-62.
- Peterson, R., y E. Chalif. 1989. *Aves de México*. Diana, México, D.F. 473 p.
- Proudfoot G. A., y S.L. Beasom 1997. Food habits of nesting ferruginous pygmy-Owls in Southern Texas. *The Wilson Bulletin* 109:741-748

Proudfoot, G.A., R.L. Honeycutt., y R. D. Slack. 2006. Mitochondrial DNA variation and phylogeography of the ferruginous pygmy-Owl (*Glaucidium brasilianum*).

Conservation Genetics 7:1–12.

Quiin, G.P., y Keough M. 2002. Experimental design and data analysis for biologists.

Cambridge University Press, New York, EUA. 537 p.

Rey-Benayas, J.M. 2009. La rareza de las especies. Investigación y Ciencia 392:62-69.

Ricklefs, R., y D. Schluter. 1993. Species Diversity in Ecological Communities (Historical and Geographical perspectives). The University of Chicago. Chicago. EUA. 416 p.

Rivera, E. 2010. Ocupación y abundancia de aves rapaces en la Selva El Ocote, Chiapas, México. Tesis Maestría, ECOSUR, San Cristóbal de Las Casas, Chiapas. 68 p.

Robinson, S.K. 1994. Habitat selection and foraging ecology of raptors in Amazonian Peru. Biotropica 26: 443-458.

Sall, J., A. Lehman, y L. Creighton. 2007. JMP Start Statistics. 4ª edición. SAS Institute Inc. Cary, NC, EUA. 607 p.

Sberze, M., M. Cohn-Haft, y G. Ferraz. 2010. Old growth and secondary forest site occupancy by nocturnal birds in a neotropical landscape. Animal Conservation 13: 3-11.

Soderquist, T.R., K.W. Lowe, R. H. Loyn y R. Price. 2002. Habitat quality in powerful Owl (*Ninox strenua*) territories in the Box-Ironbark Forest of Victoria, Australia. Pp. 91-99 En: Newton I., R. Kavanagh, J. Olsen, y L. Taylor (eds.), Ecology and conservation of Owls. CSIRO, Australia. 363 p.

- Sodhi, N.S., M.R. Posa, T.M. Lee, y I.G. Warkentin. 2008. Perspectives in ornithology. Effects of disturbance or loss of tropical rainforest on birds. *Auk* 125: 511-519.
- Stiles, G. y A. Skutch. 1989. A guide to the birds of Costa Rica. Cornell University Press, New York. EUA. 632 p.
- Stotz, D. F., J. W. Fitzpatrick, T. A. Parker III y D. K. Moskovits. 1996. Neotropical birds: Ecology and conservation. University of Chicago Press, Chicago Illinois, EUA. 478 p.
- Sutherland, W.J., I. Newton, y R.E. Green. 2004. Bird ecology and conservation. Oxford University Press, New York. EUA. 386 p.
- Tapia, J.A., y F.J. Nieto. Razón de posibilidades: Una propuesta de traducción de la expresión odds ratio. *Salud Pública de México* 35: 419:424.
- Thiollay, J.M. 2006. The decline of raptors in West Africa: long-term assessment and the role of protected areas. *Ibis* 148: 240–254.
- Thiollay, J.M. 2007. Raptor communities in French Guiana: distribution, habitat selection, and conservation. *Journal of Raptor Research* 41: 90–105.
- Thomas, L., J.L. Laake, E. Rexstad, S. Strindberg, F.F. Marques, S.T. Buckland, D.L. Borchers, D.R. Anderson, K.P. Burnham, M.L. Burt, S.L. Hedley, J.H. Pollard, J.R.B. Bishop y T.A. Marques. 2009. Distance 6.0. Research Unit for Wildlife Population Assessment, University of St. Andrews, UK. <http://www.ruwpa.st-and.ac.uk/distance/>
- Thompson, W. 2004. Sampling rare or elusive species: concepts, designs, and techniques for estimating population parameters. Island Editions. Washington, D.C. EUA. 413 p.

- Whitacre, D.F. 1991. Métodos de análisis de la vegetación. Pp. 112-121 En: Whitacre D., W. Burnham, y P. Jenny (eds.), Reporte de avance IV. Proyecto Maya: uso de aves rapaces y otra fauna como indicadores del medio ambiente, para el diseño y manejo de áreas protegidas y para fortalecer la capacidad local para la conservación en América Latina. The Peregrine Fund, Inc.
- Wiens, J.A. 2000. Ecological heterogeneity: an ontogeny of concepts and approaches. Pp. 9-31 En: Hutchings M.J., E.A. John, y A.J.A. Stewart (eds.), The ecological consequences of environmental heterogeneity. Blackwell Science, Londres, Inglaterra. 434 p.
- Williams, S.E., y J. Middleton.2008. Climatic seasonality, resource bottlenecks, and abundance of rainforest birds: implications for global climate change. *Diversity and Distributions* 14: 69–77.

ANEXOS

Anexo 1. Variables consideradas para caracterizar los sitios de presencia de los búhos.

Donde DAP= diámetro a la altura del pecho, GPS= sistema de posicionamiento global, UTM= sistema de coordenadas universal transversal de mercator, MSNM= metros sobre el nivel del mar.²

Variables	Formas de medición	Unidades de medición
Núm. de árboles	Conteo de individuos	Individuos/ha
Altura de los árboles	Clinómetro	Metros
DAP (≥ a 20 cm)	Cinta diamétrica	Centímetros
Area basal (AB)	$AB=3.1416(DAP^2 /4)$	Metros ²
Núm. de árboles muertos	Conteos de individuos	Individuos/ha
Cobertura del dosel	Densiómetro (5 sitios al azar)	Porcentaje
Altura del sotobosque, estrato medio y dosel	Clinómetro	Metros
Tipo de perturbación en la vegetación	Observación directa	Incendios, actividades humanas, entre otros.
Nivel de perturbación	Escala semi-cuantitativa	0= Ausente, 1= Ligero, 2= Moderado, 3= Intenso
Distancia a viviendas, cultivos, caminos y cuerpos de agua.	GPS	Metros
Pendiente	Clinómetro	Porcentaje
Uso del suelo actual	Observación directa	Actividad realizada
Coordenadas Geográficas	GPS	UTM
Altitud	GPS	MSNM