

# El Colegio de la Frontera Sur

Ocupación y abundancia de aves rapaces en la Selva El Ocote,

Chiapas, México

### **TESIS**

presentada como requisito parcial para optar al grado de Maestro en Ciencias en Recursos Naturales y Desarrollo Rural

por

Emerenciano Rivera Rivera



## El Colegio de la Frontera Sur

San Cristóbal de Las Casas, Chiapas a 18 de Noviembre del 2010.

Los abajo firmantes, miembros del jurado examinador del estudiante: Emerenciano Rivera Rivera, hacemos constar que hemos revisado y aprobado la tesis titulada: OCUPACIÓN Y ABUNDANCIA DE AVES RAPACES EN LA SELVA EL OCOTE, CHIAPAS, MÉXICO para obtener el grado de Maestro en Ciencias.

	Nombre	Firma		
Tutor	Dr. José Luis Rangel Salazar			
Asesor	Dra. Paula Lidia Enríquez Rocha			
Asesor	Dr. Alejandro Flamenco Sandoval			
Sinodal	Dr. Darío A. Navarrete Gutiérrez			
Sinodal suplente	Dr. Jorge Leonel León Cortés			

Este esfuerzo está dedicado a Sofía, mi amor, esposa y compañera de vida......

### **AGRADECIMIENTOS**

Al Dr. José Luis Rangel Salazar y Dra. Paula Lidia Enríquez Rocha por su guía, apoyo constante y consejos para mejorar y culminar esta tesis, y porque más allá de la cuestión académica me han brindado su amistad sincera a lo largo de este tiempo. Al Dr. Alejandro Flamenco Sandoval por sus observaciones, aportes y motivación para culminar el documento de tesis. A los sinodales: Dr. Darío Alejandro Navarrete por su amistad y asesoría con el análisis geográfico; y al Dr. Jorge Leonel León Cortés por sus pertinentes revisiones y comentarios. A mis compañeros de la generación 2008-2009 de la Maestría ECOSUR-SCLC. Al personal y comunidades de la Reserva de la Biosfera Selva El Ocote: Carlos Morales, Romeo Montejo y M.C. Karla Leal Aguilar por su apoyo logístico y facilidades para realizar el trabajo de campo. A los pobladores de las comunidades Carrizal (en especial a Don Manuel y Hermelindo) y pobladores de la comunidad Emilio Rabasa. Al personal de ECOSUR-SCLC: Lic. Helda Kramsky, Lic. Raymundo Mijangos y bibliotecarios del SIBE por su apoyo en cuestiones administrativas, informáticas y de búsqueda de información. Al CONACYT por la beca de manutención otorgada para realizar la Maestría en Ciencias en Ecosur-Unidad San Cristóbal de Las Casas, Chiapas. A la organización IDEAWILD por la donación de equipo de campo. Finalmente quiero agradecer de manera muy especial a mis suegros: Sr. Oscar Ovalle Arriaga y Sra. Sarahi Encinia Pérez por su motivación y apoyo para culminar esta meta personal.

## ÍNDICE

esumen6
troducción7
étodos13
esultados23
iscusión39
onclusiones53
teratura citada57
péndice 168

### RESUMEN

Los paisajes son heterogéneos a diferentes escalas espaciales. Esta heterogeneidad del paisaje es exacerbada eventualmente por la frecuencia e intensidad del disturbio antropogénico. La distribución espacial y características del hábitat óptimo (i.e., condiciones ambientales para el crecimiento, supervivencia y reproducción) en el paisaje resultante, son determinantes en los patrones de ocupación, abundancia y distribución de las especies silvestres. De febrero a agosto del 2009, se evaluó la variación espacial de los patrones de ocupación y abundancia de 20 especies de aves rapaces registradas y su relación con elementos ambientales en dos paisajes con diferente nivel de heterogeneidad (estructura y composición de ambientes) en la Reserva de la Biosfera Selva El Ocote. Se encontraron elementos ambientales a diferentes escalas que explicaron la variación espacial de los patrones de ocupación y abundancia de las especies de aves rapaces. Esta variación fue explicada por la heterogeneidad espacial (dos o más tipos de ambientes) a escala de paisaje y por las características estructurales del hábitat (altura de árboles, área basal y distancia con asentamientos humanos y áreas abiertas) a escala local. Dado que se encontraron relaciones especie-específicas con atributos de bosque tropical perennifolio y con la composición paisajística, se recomienda la promoción de un manejo diversificado y sustentable del paisaje que favorezca la presencia de ambientes con cobertura forestal poco alterada y por lo tanto, la persistencia y viabilidad de las especies de interior de bosque y amenazadas de conservación.

Palabras clave: hábitat óptimo, especies, heterogeneidad, paisaje, persistencia.

## INTRODUCCIÓN

En regiones tropicales, la deforestación extensiva y actividades humanas asociadas (e.g., incendios, ganadería, agricultura, asentamientos), promueven la creación de paisajes heterogéneos conformados por un mosaico de ambientes o "parches" con diferentes coberturas y usos del suelo (Jha y Bawa 2006). Los paisajes resultantes se caracterizan por contener fragmentos de vegetación remanente, inmersos en una matriz de áreas con vegetación secundaria (acahuales), áreas abiertas para uso agropecuario y áreas con asentamientos humanos. La conversión de paisajes forestales en paisajes heterogéneos, genera efectos sobre la diversidad biológica al modificar patrones de ocupación (i.e., proporción de sitios ocupados; Mackenzie et al. 2002), abundancia y distribución de las especies silvestres. Estas modificaciones se atribuyen generalmente, al cambio y disminución de los ambientes específicos (e.g., sitios de reproducción, descanso y alimentación) que utilizan las especies para persistir (Meffe y Carroll 1997).

La persistencia de las especies en el paisaje heterogéneo, dependerá principalmente, de la disponibilidad y arreglo espacial de los hábitats óptimos en el paisaje circundante (Douglas 1997). Paralelamente, los patrones de ocupación y abundancia de las especies, dependerán en gran medida, de sus requerimientos particulares de hábitat y de su capacidad para movilizarse y seleccionar hábitats óptimos entre los elementos del paisaje (Moilanen y Hanski 1998). Este proceso de selección de hábitat (*i.e.*, intensidad en el uso de un recurso ambiental; Johnson 1980), resulta crucial en la persistencia de una población en particular, debido al beneficio que genera la utilización de recursos específicos dentro de paisajes heterogéneos. Estos

recursos proveen las condiciones ambientales dentro del umbral de tolerancia de los organismos para sobrevivir y/o reproducirse (MacKenzie y Royle 2005). No obstante, dentro de las comunidades ecológicas que coexisten en el paisaje, el sobrelapamiento en distribución espacial, tipo de hábitat y estrategias de forrajeo, pueden incrementar las relaciones interespecíficas (*e.g.*, competencia y depredación), contribuyendo con esto a la variación en la selección de hábitat (Hakkarainen y Korpimäki, 1996; Vrezec y Tome, 2004).

Una de las reservas forestales con mayor superficie de bosque tropical perennifolio (Rzedowski 2006) y gran diversidad biológica en Mesoamérica, es la región de la Selva Zogue constituida por la selvas de los Chimalapas en Oaxaca, Uxpanapa en Veracruz y la Selva El Ocote en el estado de Chiapas (Myers et al. 2000). Particularmente, la Selva El Ocote representa uno de los últimos remanentes de bosque tropical perennifolio y tiene implicaciones importantes en la continuidad de distintos procesos naturales como captura de carbono, regulación climática y conservación de la diversidad biológica (CONANP 2001). No obstante, la permanencia de la Selva El Ocote se encuentra amenazada por distintos factores como colonización, deforestación, incendios (naturales y provocados), ganadería y agricultura, los cuales han generado en los últimos veinte años, la pérdida de más de 20,000 hectáreas de bosque tropical perennifolio (Vázquez y March 1996; Flamenco et al. 2007). Para revertir esta problemática se estableció la Reserva de la Biosfera Selva El Ocote (en adelante REBISO) con la finalidad de conservar los ambientes naturales y la diversidad biológica, además de promover un manejo y aprovechamiento sustentable de los recursos naturales (D.O.F. 2000, CONANP 2001). No obstante, la perturbación antropogénica

que se presenta en algunas zonas de la REBISO, ha favorecido la degradación y heterogeneidad de los paisajes, expresada como un mosaico espacial en donde coexisten diferentes elementos estructurales (*e.g.*, parches, matriz, corredores y bordes) con distintos arreglos espaciales. Estos paisajes varían en su composición (*i.e.*, variedad y cantidad de ambientes) y configuración (*i.e.*, estructura y arreglo espacial; Farina 2000) y por lo tanto en su efecto sobre los patrones de ocupación y abundancia de las especies. Estos efectos pueden ser positivos para aquellas especies con capacidad de utilizar una mayor variedad de ambientes y bordes (*i.e.*, generalistas) o negativos para aquellas especies dependientes de hábitats específicos o con requerimientos ecológicos particulares (*i.e.*, especialistas; Thiollay 2007).

De los grupos más amenazados por la pérdida del bosque tropical se encuentran las aves rapaces (Thiollay 1989). Este grupo es importante en la estructura y dinámica de las comunidades ecológicas debido a su función como depredadores tope en las cadenas tróficas (Sergio et al. 2008). Las aves rapaces diurnas y nocturnas, determinan patrones estructurales de la comunidad de sus presas, reciclan la materia muerta en el ambiente (e.g., familia Cathartidae) y controlan algunas plagas potenciales en cultivos o en ambientes naturales (Bildstein 2005). No obstante por ser especies poco abundantes y con necesidad de territorios amplios, son vulnerables a cambios ambientales generados por actividades humanas o fenómenos naturales (Thiollay 1989, Bildstein et al. 1998, Temple 2001). Aunque algunas especies toleran la perturbación y se benefician de los cambios ambientales (Rodríguez et al. 1998, Eduardo et al. 2007), la mayoría de las especies requieren de áreas forestales para ser utilizadas como sitios de reproducción, descanso y alimentación (Newton 1979, Thiollay 1989). Particularmente,

las especies dependientes de bosque tropical podrían presentar reducción en sus poblaciones debido al incremento en el tamaño de zonas perturbadas y la posterior disminución de áreas poco alteradas (Newton 1979, Thiollay 2007, Sodhi *et al.* 2008). Por lo anterior, se ha documentado que la respuesta de las aves rapaces a la degradación ambiental podría ser variable, contexto dependiente y especie específica (Sergio *et al.* 2008) respondiendo principalmente a sus características de historia de vida y necesidades ecológicas, siendo otro factor importante los niveles de heterogeneidad espacial (Andrén 1994, Fahrig 2003).

Estrategias efectivas para la conservación de las aves rapaces, deben considerar la controversia que existe respecto a la heterogeneidad ambiental y su influencia sobre la diversidad de especies, puntualmente la riqueza y abundancia. En paisajes tropicales, la variación espacial de ambientes inducida por el disturbio antropogénico permite la ocurrencia de un número importante de especies con diferentes requerimientos ecológicos (e.g., generalistas, especialistas). La coexistencia de estas especies en el paisaje heterogéneo genera un incremento de la diversidad local (alfa) y regional (gamma), debido a la presencia de especies asociadas con ambientes estructuralmente distintos (Jullien y Thiollay 1996, Anderson 2001, Carrete 2009). Una mayor variación horizontal de ambientes en un paisaje heterogéneo, podría explicar un incremento de la diversidad local y regional de especies debido a una mayor disposición y variedad de recursos ambientales (e.g., espacio, alimento) en hábitats específicos (Ricklefs y Schluter 1993). No obstante, algunos autores mencionan que el incremento de la diversidad local y regional podría ser explicado por la ocurrencia de una mayor cantidad de especies generalistas, las cuales presentan mayor plasticidad y tolerancia

para movilizarse entre la matriz y utilizar recursos en el paisaje circundante (Andrén 1994). En este sentido, aunque un incremento de la diversidad local y regional podría ser un indicador de conservación debido a la ocurrencia de un mayor número de especies, conforme se incrementa la intensidad del disturbio en el paisaje, la mayoría de las especies (e.g., generalistas y especialistas) no pueden compensar la mortalidad causada por los efectos negativos (i.e, deterioro y pérdida de hábitats específicos) derivados del disturbio (Connell 1978). Por lo tanto, para términos de conservación de las especies amenazadas y/o especialistas de hábitat, el enfoque de manejo y conservación del paisaje debería ser concentrado en la composición de especies y no así en la diversidad misma, que refleja solamente valores de riqueza y abundancia.

Dado que la disponibilidad, selección y utilización del hábitat óptimo produce una distribución no aleatoria de las especies en paisajes heterogéneos, resulta importante identificar la variación espacial y características de los hábitats óptimos en estos paisajes para reconocer su influencia sobre los patrones de ocupación y abundancia. La información generada podría ser útil para evaluar la respuesta especie- específica de las aves rapaces a diferentes niveles de heterogeneidad que se presentan en sitios específicos de ocurrencia. El propósito de este estudio fue evaluar la variación espacial de los patrones de ocupación, probabilidad de detección y abundancia de las especies de aves rapaces diurnas y nocturnas y su relación con atributos de hábitat y patrones del paisaje, en dos sitios con diferente nivel de heterogeneidad en la Reserva de la Biosfera Selva El Ocote. Específicamente se buscó responder: ¿Cuál es la influencia relativa de los elementos del paisaje sobre los patrones de ocupación, probabilidad de

detección y abundancia de dos comunidades de aves rapaces? y ¿Cuál es la respuesta específica de las aves rapaces a los niveles de heterogeneidad espacial?

## **MÉTODOS**

Área de estudio.- El estudio se realizó en la Reserva de la Biosfera Selva El Ocote (16°45′-17°09′ N y 93°54′-93°21′ O) localizada al noroeste del estado de Chiapas, México (Fig. 1). El clima predominante en los ambientes de la REBISO es del tipo [Am (f)] cálido húmedo con lluvias abundantes de mayo a septiembre, precipitación media anual que va desde los 1,200 a los 2,500 mm., temperatura media mensual superior a los 18° C y los meses de marzo y abril como los más secos del año. La variación altitudinal va desde los 300 msnm hasta los 1,450 msnm (CONANP 2001).

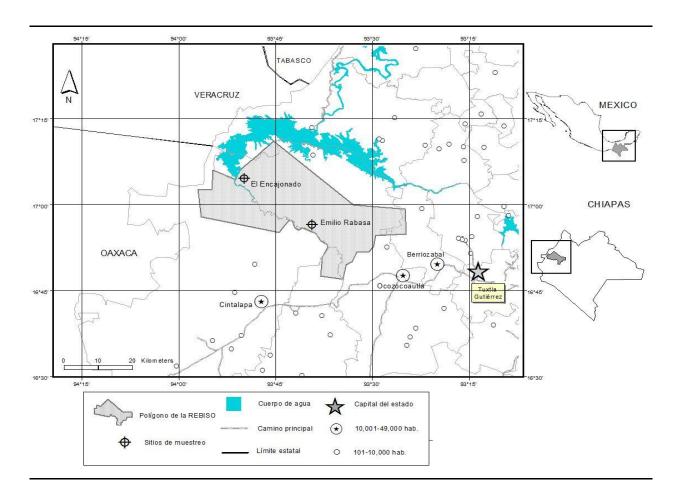


Fig. 1. Localización geográfica de la REBISO y sitios de estudio en la zona noroeste del estado de Chiapas, México. (Elaboración propia)

Sitios de estudio. - Se eligieron dos sitios de estudio: 1) Emilio Rabasa, localizado en la zona de Amortiguamiento y caracterizado por un mosaico de ambientes o parches con cobertura de bosque tropical perennifolio, vegetación secundaria, pastizal ganadero, cultivos agrícolas, extracción maderera y asentamientos humanos; 2) sitio El Encajonado, localizado en la zona Núcleo I y caracterizado por presentar ambientes con cobertura de bosque tropical perennifolio y en estado de conservación poco alterado donde las actividades humanas son mínimas. No obstante, el sitio se encuentra asociado a un cuerpo de agua (Presa Netzahualcóyotl) y colinda con la zona de amortiguamiento donde se encuentran pastizales ganaderos, cultivos agrícolas y asentamientos humanos.

Métodos de campo.- El muestreo se realizó durante seis meses de febrero a agosto del 2009 (exceptuando julio por dificultades logísticas) con un esfuerzo total de 48 días (ocho días al mes) entre ambos sitios de estudio. Para obtener los registros de ocupación y abundancia de las especies de aves rapaces diurnas se utilizaron dos puntos elevados de observación por sitio (Whitacre et al. 1992). El período de observación en los puntos elevados fue de cuatro horas (7:00 a 11:00-13:00), donde se inspeccionó el campo visual en intervalos de cinco minutos registrando a todas las especies de aves rapaces observadas. Se contabilizó el número de individuos por especie durante el lapso de observación de cuatro horas para cada día de muestreo. La abundancia relativa total por especie se estimó como la media mensual de individuos registrados por especie entre el número total de horas de observación por sitio (no.ind. / hr.obs.).

Para los registros de aves rapaces nocturnas, se establecieron tres trayectos por sitio de estudio (N=6 total) con una longitud de 2 km cada uno. Se utilizó el método de puntos de conteo apoyado de la provocación auditiva que consiste en emitir al azar, una vocalización pregrabada de la especie de interés con el fin de obtener respuesta y registrar la presencia del individuo en el punto de conteo (Fuller y Mosher 1987, Ralph et al. 1996). Se establecieron ocho puntos de conteo dentro de cada trayecto (N=48 total), separados cada 250m. Cada punto de conteo fue muestreado al anochecer durante un período de 10 minutos, donde se emitió al azar una vocalización pregrabada de las especies que podrían ocurrir en la REBISO (CONANP 2001). Se contabilizó el número de individuos registrados por especie/ noche de muestreo. La abundancia relativa total en trayectos se estimó como la media mensual de individuos registrados entre el total de kilómetros recorridos por sitio (no.ind. / km). Adicionalmente se obtuvieron las coordenadas geográficas de cada punto donde se obtuvieron los registros.

Análisis y descripción del paisaje.- se obtuvieron las coordenadas geográficas de cada punto de muestreo (elevado y trayecto lineal) para registro de las especies de aves rapaces. A partir de una imagen de satélite SPOT multiespectral de tres bandas (13 metros de resolución por pixel, año 2007, LAIGE-ECOSUR) que corresponde al área de la REBISO y utilizando el programa MultiSpec W32®, se obtuvieron dos subescenas o cuadrantes que incluyeron los puntos de muestreo para cada sitio de estudio. Con el programa ERDAS® se realizó una clasificación de cobertura y uso del suelo para cada cuadrante por sitio de estudio. Finalmente con el programa FRAGSTATS®, se

describieron y calcularon ocho variables ambientales a nivel del paisaje (Apéndice 1) dentro de cada cuadrante (Li y Reynolds 1994, McGarigal y Marks 1995, Farina 2000).

El tamaño del cuadrante seleccionado corresponde a una revisión extensa de literatura sobre el área de acción de algunas especies de aves rapaces diurnas y nocturnas (Bednarz y Dinsmore 1981, Smith y Gilbert 1984, Klein y Bierregaard 1988, Bennet y Bloom 2005, Ganey et al. 2005, Enríquez 2007, Hamer et al. 2007). No obstante, aunque el tamaño del área de acción depende de varios factores como época reproductiva, sexo y tamaño de la especie, así como de la estructura de hábitat y características del paisaje (Schoener 1968), el área del cuadrante correspondió a un intervalo que va desde el tamaño mínimo promedio del área de acción de algunas especies nocturnas (8 ha equivalente a 0.08 km²) hasta el tamaño máximo promedio del área de acción de algunas especies diurnas (2,300 ha equivalente a 23 km²; Gerdhardt et al. 1994, Roth et al. 2008). Finalmente, la elección de variables de paisaje se basó en estudios que han demostrado relaciones entre estas variables y los patrones de ocupación, abundancia y distribución de las especies de aves rapaces tanto diurnas como nocturnas (Bart 1995, Sánchez-Zapata y Calvo 1999, Anderson 2001, May y Gutiérrez 2002, Henneman 2006).

Análisis de la estructura de la vegetación.- Se describieron y evaluaron las características estructurales de la vegetación en cada trayecto lineal por sitio de estudio. Se utilizó el método de cuadrante desviado que es una variación del punto centrado en cuadrantes de Brower et al. (1990). En este método, la línea del cuadrante desviado siguió el entorno de los trayectos establecidos. Cada punto en la línea del

trayecto fue aquel árbol con un diámetro igual o mayor a 20 cm de diámetro a la altura del pecho (DAP). En cada punto se midieron ocho variables estructurales de la vegetación y tres variables fisiográficas propuestas por Hays *et al.* (1981) y Mosher *et al.* (1987).

Las variables medidas fueron: a) media de abundancia de árboles por sendero (no.ind. /km.), b) media de altura de árboles (en metros), c) media del diámetro a la altura del pecho (metros), d) media del área basal de árboles (metros), e) porcentaje cobertura dosel, f) número troncos caídos por sendero, g) número de estratos de vegetación y h) media de la altura máxima del dosel (metros). El porcentaje de cobertura del dosel se obtuvo con un densiómetro esférico. El DAP se obtuvo a partir de la medición de la circunferencia del tallo principal utilizando el siguiente modelo:

$$DAP = C/pi$$
:

en donde DAP representa el diámetro a la altura del pecho, C es la circunferencia y *pi* = 3.1416

Las tres variables fisiográficas medidas fueron: a) media de distancia a fuente de agua más cercana, c) media de distancia al claro (área abierta) más cercano y d) media de distancia al asentamiento humano más cercano (Apéndice 1). Todos los resultados se presentan como la media ± ES (Error Estándar).

## Métodos ecológicos

Ocupación y Probabilidad de detección (Marco teórico).- Se ha documentado que las especies no siempre son detectadas aún y cuando se encuentran en un punto de muestreo, lo cual se conoce como falsa ausencia (MacKenzie y Nichols 2004). Para abordar este problema de detección imperfecta, MacKenzie y Royle (2005) sugieren realizar múltiples muestreos en un período mínimo de tiempo (menos de un año) con el fin de minimizar la probabilidad de registrar falsa ausencia. De esta manera, el análisis de datos basados en la ocupación provee una alternativa para estimar la proporción de sitios de muestreo ocupados por una especie en un sitio determinado. Por lo tanto, si la distribución o tendencia en la ocupación de un sitio es de interés primario, el uso de modelos estadísticos basados en datos de presencia - no presencia pueden proveer una herramienta fundamental para el monitoreo de poblaciones de las especies de interés, en este caso las aves rapaces (MacKenzie et al. 2002). Aunque estos modelos asumen poblaciones cerradas en donde no hay cambios demográficos en los sitios de muestreo, los modelos pueden ser utilizados de manera tal que pueden obtenerse datos para un sitio en un tiempo y espacio en particular, sin que ocurra un periodo prolongado entre muestreos. En este estudio se asumieron poblaciones cerradas que no presentaron cambios durante el período de muestreo. Para lidiar con este supuesto se consideró la temporada en que no se presenta inmigración hacia los sitios de estudio por parte de individuos que arriban durante noviembre o diciembre desde Norteamérica (Bildstein 2004). Adicionalmente se consideró el período reproductivo de las aves rapaces que inicia en abril y concluye en julio en donde se presenta reclutamiento de

individuos juveniles (que en este estudio no fueron detectados durante el período de muestreo; Thorstrom *et al.* 2000, Enríquez *et al.* 1997).

Estimación de los índices de ocupación y probabilidad de detección. El índice de ocupación (ψ) se obtuvo en base a registros de presencia (1) - no presencia (0) de las especies de aves rapaces diurnas y de las especies nocturnas registradas, y se calculó como la historia de encuentros por especie en cada punto elevado (N=2) y punto de conteo (N=24) por sitio de estudio. Adicionalmente se calculó el índice de ocupación incluyendo la historia de encuentro por especie en ambos sitios de estudio. Igualmente, se calculó el índice de probabilidad de detección (ρ, probabilidad de que un individuo sea registrado, estando presente, en un punto de muestreo) de todas las especies registradas. La historia de encuentros por especie fue analizada con el programa PRESENCE (Hines 2006).

Abundancia relativa.- Se estimó el índice de abundancia relativa (Magurran 1998) expresado como el número total de individuos registrados por horas de observación / día para las especies de aves rapaces diurnas. Para las especies nocturnas, se utilizó el número total de individuos registrados por especies entre el total de kilómetros recorridos / noche por sitio. Los resultados se presentan como la media ± ES (Error Estándar) de la abundancia relativa mensual por especie.

Composición de especies.- Se evaluó el recambio en la composición de especies (diversidad beta=β) entre sitios de estudio, utilizando el número de especies registradas por sitio (diversidad alfa= α). La diversidad beta se expresó según el Índice

de complementariedad de Colwell y Coddington (1994), donde la complementariedad es de 0% cuando la composición de especies es idéntica entre sitios y de 100% cuando la composición es completamente distinta (Koleff *et al.* 2003).

### Métodos estadísticos

Se aplicaron pruebas de normalidad de Shapiro - Wilk´s (Zar 1996) y de Levene (Zar 1996) para determinar si las variables de respuesta (ocupación y abundancia) y las variables ambientales (estructurales de vegetación) tenían una distribución normal y homogeneidad de varianzas, respectivamente. Las variables que no cumplieron con los supuestos paramétricos fueron transformadas a raíz cuadrada (lineares) y arcoseno (proporciones). Para comparar la abundancia y variables ambientales entre sitios, se utilizó un Análisis de Varianza (ANDEVA) paramétrico o un análisis Kruskal Wallis (Zar 1996) dependiendo de la distribución de los datos.

La asociación entre patrones de ocupación y abundancia de las aves rapaces nocturnas y las variables estructurales de la vegetación fue estimada a través de Modelos Lineales Generalizados (en adelante MLG; Quinn y Keough 2002). No se realizó análisis de asociación entre variables de paisaje y las variables de respuesta de las especies de aves rapaces diurnas debido a la cantidad insuficiente de puntos elevados por sitio. Los análisis de asociación fueron realizados para probar la hipótesis nula que menciona que la variación espacial en los patrones de ocupación y abundancia de las especies de aves rapaces nocturnas no estuvo relacionada con atributos ambientales en ambos sitios de estudio. Para evaluar la relación entre la variable binaria de presencia - no presencia (ocupación) de las aves rapaces nocturnas y las variables estructurales de vegetación y fisiográficas se utilizó una regresión logística múltiple a través de un MLG (Zar 1996). Este modelo consideró una distribución binomial para la variable de ocupación y una función de unión contra las

variables ambientales. Para la variable abundancia relativa (variable continua), se utilizó una regresión múltiple a través de un MLG considerando una distribución de tipo Poisson y una función de unión como log. Ambos modelos incluyeron la prueba de la sobredispersión y los intervalos de confianza. En el caso de la variable de respuesta (abundancia relativa), se ponderó la proporción de la varianza para cada variable predictora (estructurales de la vegetación y fisiográficas) representada por el cuadrado del coeficiente de correlación múltiple (R²) que establece la proporción de la variable respuesta que puede ser predicha por las variables predictoras (Zar 1996).

Adicionalmente, con el uso de MLG se evaluó la interacción de niveles espaciales: sitio, sendero y punto de conteo con las variables de ocupación y abundancia de las especies de aves rapaces nocturnas registradas. Cada variable incluida en el modelo de interacción (MLG) fue analizada separadamente (forward stepwise selection) con el fin de remover las interacciones no significativas e identificar aquellas significativas. Los análisis estadísticos fueron realizados con los programas SPSS 11.5. y SAS-JMP 5.01 (Sall et al. 2005). Todas las medias se presentan con ± 1DE considerando significativas las pruebas estadísticas a un nivel de  $\alpha$  = 0.05. Finalmente, en el caso de las comparaciones múltiples entre las variables de abundancia y variables ambientales entre sitios, se aplicó el factor de corrección de Bonferroni (Pagano y Gauvreau 1993), en donde se dividió el valor de significancia (α) entre el número de pruebas o de comparaciones independientes. Este factor se aplicó para disminuir la probabilidad de incurrir en el error estadístico Tipo I (α) en donde se rechaza la *Ho* aunque esta sea verdadera. En este caso la *Ho* plantea que no hay diferencia entre las medias de las abundancias de las especies registradas.

### RESULTADOS

Especies registradas. En este estudio se registraron 20 especies de aves rapaces de las cuales 15 especies fueron Falconiformes (hábitos diurnos) y cinco especies fueron Strigiformes (hábitos nocturnos). Las especies registradas pertenecen a cuatro familias: Cathartidae (tres especies), Accipitridae (ocho especies), Falconidae (cuatro especies) y Strigidae (cinco especies) (Cuadro 1). El 50 % de estas especies (10) se encuentran bajo alguna categoría de riesgo para su conservación de acuerdo a la NOM-059-ECOL-2001 (CONANP 2001, DOF 2002). Otras cuatro especies de aves rapaces (*Falco sparverius, Bubo virginianus, Glaucidium ridgwayi* y *Tyto alba*) se registraron fuera de los trayectos recorridos, por lo que no fueron incluidas en los análisis. El sitio Emilio Rabasa presentó la mayor riqueza o diversidad alfa (α) con 17 especies, mientras que el sitio El Encajonado presentó 13 especies (Cuadro 1).

**Cuadro 1.** Especies de aves rapaces diurnas (Cathartidae, Accipitridae y Falconidae) y nocturnas (Strigidae) registradas de Febrero-Agosto del 2009 en la Reserva de la Biosfera Selva El Ocote, Chiapas, México.

Familia	Nombre científico	Nombre común
Cathartidae	Sarcoramphus papa	Zopilote rey
	Cathartes aura	Zopilote aura
	Coragyps atratus	Zopilote común
Accipitridae	Buteogallus anthracinus	Aguililla negra menor
	Buteogallus urubitinga	Aguililla negra mayor
	Buteo jamaicensis	Aguililla cola roja
	Buteo magnirostris	Aguililla caminera
	Buteo brachyurus	Aguililla cola corta
	Leucopternis albicollis	Aguililla blanca
	Chondrohierax uncinatus	Gavilán pico ganchudo
	Pandion haliaetus	Gavilán pescador
Falconidae	Herpetotheres cachinnans	Halcón guaco
	Falco rufigularis	Halcón murciélaguero
	Micrastur ruficollis	Halcón selvático barrado
	Micrastur semitorquatus	Halcón selvático de collar
Strigidae	Megascops guatemalae	Tecolote vermiculado
	Lophostrix cristata	Búho crestado
	Pulsatrix perspicillata	Búho de anteojos
	Strix virgata	Búho café
	Strix nigrolineata	Búho blanquinegro

Ocupación y Probabilidad de detección. Se presentó una variación espacial en los patrones de ocupación y probabilidad de detección de todas las especies registradas entre sitios. En Emilio Rabasa, las especies de aves rapaces diurnas que presentaron mayor índice de ocupación fueron: Coragyps atratus, Cathartes aura, Sarcoramphus papa, Buteogallus anthracinus, B. urubitinga, Buteo jamaicensis, Falco rufigularis y Herpetotheres cachinnans. En el caso de las aves rapaces nocturnas, las especies que presentaron mayores índices de ocupación fueron: Strix virgata (0.62), Lophostrix cristata (0.29) y Strix nigrolineata (0.21) (Cuadro 2). En El Encajonado, las especies de aves rapaces diurnas que presentaron un índice de ocupación igual a 1 fueron: Coragyps atratus, C. aura, B. anthracinus, L. albicollis y F. rufigularis; mientras que en este sitio, las especies nocturnas que presentaron un índice de ocupación mayor fueron: M. guatemalae (0.29), Strix virgata (0.21) y L. cristata (0.17) (Cuadro 2).

El índice de probabilidad de detección (ρ) varió desde 0.83 para las especies con mayor número de detecciones, hasta 0.006 para las especies con menor número de detecciones (Cuadro 2). En el sitio Emilio Rabasa las especies de aves rapaces diurnas que presentaron mayor índice de probabilidad de detección fueron: *C. atratus* (0.83), *C. aura* (0.83) y *B. jamaicensis* (0.50); mientras que en el caso de las aves rapaces nocturnas, las especies con mayor probabilidad de detección fueron: *S. virgata* (0.21), *L. cristata* (0.04) y *S. nigrolineata* (0.03). En el sitio El Encajonado las especies con mayor probabilidad de detección fueron: *C. aura* (0.66), *C. atratus* (0.66), *B. anthracinus* y *F. rufigularis* (0.33), *Buteo magnirostris* (0.29) y *Leucopternis albicollis* (0.25); mientras que en las aves rapaces nocturnas, las especies con mayor probabilidad de detección

fueron: *S. nigrolineata* (0.16), *M. guatemalae* (0.10) y *S. virgata* (0.03) (Cuadro 2). Se presentó una relación positiva entre la abundancia de las especies registradas con el índice de ocupación y probabilidad de detección. Esto es, que las especies que fueron más abundantes entre sitios de muestreo presentaron también mayor índice de ocupación y probabilidad de detección entre sitios, aunque en algunos casos sólo presentaron mayor índice de detectabilidad, más no de ocupación.

**Cuadro 2.** Índices de ocupación ( $\psi$  ± DE) y probabilidad de detección ( $\rho$  ± DE) de las especies de aves rapaces (diurnas y nocturnas) registradas de febrero a agosto del 2009 en cuatro puntos elevados de observación (para aves rapaces diurnas) y en 48 puntos en seis trayectos (para aves rapaces nocturnas) en dos sitios (Emilio Rabasa y El Encajonado) de la Reserva de la Biosfera Selva El Ocote (REBISO), Chiapas.

Sitios						
	Emilio Rabasa		El Encajonado		RE	BISO
Especies	ψ	ρ ± DE	ψ	ρ ± DE	ψ ± DE	ρ ± DE
Diurnas						
Coragyps atratus	1	$0.83 \pm 0.11$	1	$0.66 \pm 0.14$	1	$0.75 \pm 0.08$
Cathartes aura	1	$0.83 \pm 0.11$	1	$0.66 \pm 0.14$	1	$0.75 \pm 0.08$
Sarcoramphus papa	1	$0.33 \pm 0.14$	0	0	$0.57 \pm 0.31$	$0.29 \pm 0.15$
Buteogallus anthracinus	1	$0.41 \pm 0.14$	1	$0.33 \pm 0.14$	1	$0.37 \pm 0.09$
B. urubitinga	1	$0.33 \pm 0.14$	1	$0.08 \pm 0.07$	$0.98 \pm 0.41$	$0.21 \pm 0.11$
Buteo jamaicensis	1	$0.50 \pm 0.14$	0	0	0.51 ± 0.25	$0.49 \pm 0.15$
B. magnirostris	0.5	$0.16 \pm 0.11$	0.5	$0.29 \pm 0.21$	1	$0.16 \pm 0.07$
B. brachyurus	0.5	$0.16 \pm 0.11$	0	0	0.5	$0.08 \pm 0.05$
Leucopternis albicollis	0	0	1	$0.25 \pm 0.12$	$0.75 \pm 0.53$	$0.16 \pm 0.13$
Chondrohierax uncinatus	0.5	$0.08 \pm 0.07$	0	0	0.5	$0.04 \pm 0.04$
Pandion haliaetus	0	0	0.5	$0.08 \pm 0.07$	$0.27 \pm 0.83$	$0.04 \pm 0.04$
Falco rufigularis	1	$0.42 \pm 0.14$	1	$0.33 \pm 0.14$	1	$0.37 \pm 0.09$
Micrastur ruficollis	0.5	$0.29 \pm 0.22$	0	0	$0.1 \pm 0.09$	$0.04 \pm 0.04$
M. semitorquatus	0	0	0.5	$0.08 \pm 0.07$	$0.27 \pm 0.83$	$0.04 \pm 0.04$
Herpetotheres cachinnans	1	$0.16 \pm 0.11$	0	0	0.5	$0.08 \pm 0.05$
Nocturnas						
Megascops guatemalae	0.12	$0.02 \pm 0.01$	0.29	$0.10 \pm 0.06$	$0.30 \pm 0.12$	$0.15 \pm 0.06$
Lophostrix cristata	0.29	$0.04 \pm 0.01$	0.17	$0.02 \pm 0.01$	0.2	$0.04 \pm 0.01$
Pulsatrix perspicillata	0.04	$0.006 \pm 0.006$	0	0	0.02	$0.003 \pm 0.003$
Strix virgata	0.62	$0.21 \pm 0.05$	0.21	$0.03 \pm 0.01$	$0.68 \pm 0.15$	$0.15 \pm 0.04$
S. nigrolineata	0.21	$0.03 \pm 0.01$	0.12	0.16 ± 0.14	$0.39 \pm 0.34$	$0.06 \pm 0.05$

Abundancia de aves rapaces diurnas. En Emilio Rabasa, las especies de aves rapaces diurnas registradas en orden de mayor a menor abundancia respecto al sitio El Encajonado fueron: Coragyps atratus (0.88 ± 0.08 no. ind. /hr.obs), Cathartes aura (0.69 ± 0.09), Sarcoramphus papa, Buteo jamaicensis, Buteogallus anthracinus, B. urubitinga, Falco rufigularis, Buteo magnirostris, B. brachyurus y Herpetotheres cachinanns (Cuadro 3). Las especies raras o con pocos individuos registrados fueron *Micrastur* ruficollis  $(0.06 \pm 0.09)$  y Chondrohierax uncinatus  $(0.02 \pm 0.07)$ . En El Encajonado se registraron nueve especies, y en orden de mayor a menor abundancia relativa fueron: C. atratus (1.02  $\pm$  0.12), C. aura (0.56  $\pm$  0.13), F. rufigularis, B. anthracinus, Leucopternis albicollis y B. magnirostris. Como especies raras se registraron a Buteogallus urubitinga (0.02  $\pm$  0.07), Pandion haliaetus y Micrastur semitorquatus (0.02 ± 0.07; Cuadro 3). Tres especies, L. albicollis, P. haliaetus y M. semitorquatus, fueron exclusivas del sitio El Encajonado, seis especies Buteo jamaicensis, B. brachyurus, C. uncinatus, S. papa, H. cachinnans y M. ruficollis, del sitio Emilio Rabasa y el resto de las especies, C. atratus, C. aura, F. rufigularis, Buteogallus anthracinus, B. urubitinga y Buteo magnirostris, ocurrieron en ambos sitios de estudio. Aunque se aplicó el factor de corrección de Bonferroni, únicamente la media de la abundancia relativa de B. urubitinga difirió estadísticamente (P<0.05) entre sitios (Cuadro 3).

Abundancia de aves rapaces nocturnas. Se documentó por primera vez y de manera sistemática, la variación espacial de los patrones de abundancia de cinco especies de búhos neotropicales (Strigidae) que ocurren en la REBISO. Adicionalmente se registraron tres especies más, Glaucidium ridgwayi, Bubo virginianus y Tyto alba, fuera

de los trayectos de muestreo (localidad: Sima de las Cotorras) por lo que no fueron incluidas en el análisis de ocupación y abundancia. Las especies de aves rapaces nocturnas registradas en orden de mayor a menor abundancia relativa para Emilio Rabasa fueron: *Strix virgata* (1.13 ± 0.10), *Strix nigrolineata* (0.34 ± 0.17), *Lophostrix cristata, Megascops guatemalae y Pulsatrix perspicillata* (Cuadro 3). En el sitio El Encajonado se registraron un total de cuatro especies de aves rapaces nocturnas, donde *M. guatemalae* presentó la mayor abundancia relativa (0.28 ± 0.12), seguida de *S. virgata* (0.22 ± 0.15), *L. cristata* y *S. nigrolineata*. Solamente la media de la abundancia relativa de *Strix virgata* difirió (P<0.05) entre sitios (Cuadro 3).

Composición de especies. La diversidad beta (β) expresada según el índice de complementariedad fue de 68.7% para las especies de aves rapaces diurnas y 20% para las especies de aves rapaces nocturnas. Estos resultados indican que la composición de especies de aves rapaces diurnas difiere entre sitios de estudio. En el caso de las especies nocturnas, la diferencia en la composición de especies fue ligeramente menor entre sitios al compartir cuatro de las cinco especies registradas.

**Cuadro 3.** Medias y error estándar ( $\pm$ ES) de las abundancias relativas (no. ind. / hr. obs.) de las especies de aves rapaces diurnas y nocturnas registradas con el método de puntos elevados y puntos de conteo en trayectos lineales durante febrero-agosto del 2009 en la Reserva de La Biosfera Selva El Ocote, Chiapas. \* Listada en la NOM-059-ECOL-2001: Peligro de extinción (P), Amenazada (A), Protección especial (Pr). En negritas se muestran los valores que difirieron estadísticamente con P < 0.05. Bonferroni:  $\alpha/n=0.05/10=0.005$ 

Especies	Emilio Rabasa	El Encajonado	P
Diurnas	_		
Coragyps atratus	$0.88 \pm 0.08$	$1.02 \pm 0.12$	0.64
Cathartes aura	$0.69 \pm 0.09$	$0.56 \pm 0.13$	0.62
Sarcoramphus papa (P)	$0.12 \pm 0.08$	-	-
Buteogallus anthracinus (Pr)	$0.12 \pm 0.06$	$0.10 \pm 0.05$	0.12
<b>B. urubitinga</b> (Pr)	$0.10 \pm 0.07$	$0.02 \pm 0.07$	0.002
Buteo jamaicensis	$0.12 \pm 0.05$	-	-
B. magnirostris	$0.04 \pm 0.07$	$0.04 \pm 0.07$	0.99
B. brachyurus	$0.04 \pm 0.07$	-	-
Leucopternis albicollis (Pr)	-	$0.08 \pm 0.08$	-
Chondrohierax uncinatus (Pr)	$0.02 \pm 0.07$	-	-
Pandion haliaetus	-	$0.02 \pm 0.07$	-
Falco rufigularis	$0.08 \pm 0.06$	$0.15 \pm 0.08$	0.09
Micrastur ruficollis (Pr)	$0.06 \pm 0.09$	-	-
M. semitorquatus(Pr)	-	$0.02 \pm 0.07$	-
Herpetotheres cachinnans	$0.04 \pm 0.07$	0.04 ± 0.07 -	
Nocturnas			
Megascops guatemalae	$0.09 \pm 0.11$	$0.28 \pm 0.12$	0.1
Lophostrix cristata (A)	$0.25 \pm 0.10$	$0.19 \pm 0.14$	0.39
Pulsatrix perspicillata (A)	$0.03 \pm 0.12$ -		-
Strix virgata	1.13 ± 0.10	$0.22 \pm 0.15$	0.001
S. nigrolineata (A)	0.34 ± 0.17	0.09 ± 0.15	0.1

Descripción del paísaje. El paisaje circundante al sitio Emilio Rabasa, presentó una superficie de 683.21 hectáreas con cobertura de Bosque Tropical Perennifolio (en adelante BTP) de dosel cerrado, 585.23 ha. de BTP con dosel abierto, superficie deforestada de 647.62 ha., además de una superficie de 363.38 ha con acahuales de vegetación secundaria. Contrariamente, el paisaje circundante al sitio El Encajonado presentó mayor área de BTP con dosel cerrado: 918.12 ha, así como 562.48 ha. de cobertura de BTP con dosel abierto, una superficie de acahuales de 371.19 ha., así como menor proporción de área deforestada (110.69 ha) (Cuadro 4). Las medias del tamaño de parches de BTP, el rango de tamaño de parches de BTP y la cantidad de borde (*i.e.*, transición entre dos tipos de ambientes) fueron muy cercanas entre paisajes de estudio (Cuadro 4).

Descripción de hábitat a escala local. Dos de las variables estructurales de la vegetación fueron diferentes entre sitios de estudio. La altura media de los árboles ( $F_{1}$ ,  $_{46}$ =27.56, P<0.001) y el número de troncos caídos por trayecto ( $x^2_1$ =3.97, P<0.05) fueron significativamente mayores en el sitio El Encajonado. Dos variables fisiográficas: la distancia media al claro más cercano y la distancia media a un asentamiento humano, fueron de menor longitud en Emilio Rabasa. Cinco de las variables estructurales de la vegetación: abundancia de árboles por sendero, DAP de árboles, altura máxima árboles, área basal y el número de estratos no difirieron significativamente entre sitios (ANOVA, P>0.05; Cuadro 4).

**Cuadro 4.** Medias y desviaciones estándar (media  $\pm$  D.E.) de las variables estructurales de la vegetación, variables fisiográficas y variables de paisaje en dos sitios de la Reserva de la Biosfera Selva El Ocote, Chiapas. Los valores en negritas difirieron estadísticamente entre sí con valor de P < 0.05.

	Sitios		
	Emilio Rabasa	El Encajonado	
Variables	media ± DE	media ± DE	
Variables de vegetación	_		
Abundancia árboles	$98.66 \pm 2.05$	$83 \pm 9.53$	
DAP árboles (cm.)	$33.85 \pm 10.41$	36.85 ± 16.59	
Altura árboles (m.)	18.01 ± 4.55	22.9 ± 5.34	
Cobertura dosel (%)	$86.09 \pm 5.42$	$83.32 \pm 7.76$	
Área basal (m²)	10.13 ± 1.89	12.97 ± 3.64	
Altura máxima dosel (m.)	$28.33 \pm 2.88$	31.33 ± 1.15	
Troncos caídos	1.66 ± 1.52	9.66 ± 1.15	
Número de estratos	$2.64 \pm 0.47$	$2.98 \pm 0.12$	
Variables fisiográficas			
Distancia fuente agua (m.)	$695 \pm 6.29$	$205 \pm 9.47$	
Distancia al claro más cercano (m.)	$329 \pm 46.19$	-	
Distancia asentamiento humano (m.)	441 ± 70.75	1 266 ± 17.09	
Variables del paisaje			
Bosque tropical perennifolio con dosel cerrado (ha)	683.2	918.1	
Bosque tropical perennifolio con dosel abierto (ha)	585.2	562.4	
Total BTP	1 268.4	1 480.5	
Tamaño de área deforestada (ha)	647.62	110.69	
Tamaño de área con acahual (ha)	363.4	371.2	
Tamaño área inundada (ha)	26	330.4	
Media del tamaño de fragmentos de BTP (ha)	1.5	1.7	
Número de fragmentos de BTP	951	1 047	
Cantidad de borde (ha)	285.8	247.9	

Modelos Lineales Generalizados (Ocupación). El análisis de regresión logística múltiple a través de un MLG mostró elementos estructurales de la vegetación y variables fisiográficas que explicaron la ocupación de algunas especies de aves rapaces nocturnas en ambos sitios de estudio. El índice de ocupación de Strix virgata presentó correlación significativa con la altura de árboles y con la distancia al claro más cercano  $(\chi^2_1=11.05, P=0.001 \text{ y t}_1=-2.19, P<0.05)$ . El índice de ocupación de *Lophostrix cristata* presentó evidencia de correlación con la media de la distancia al claro más cercano (t₁=-1.99, P=0.05), aunque no presentó correlación con las variables estructurales de vegetación: área basal y media de altura de árboles ( $\chi^2_1$ =3.39, P=0.06 y  $\chi^2_1$ =3.46, P=0.06), ni la media de la distancia a una fuente de agua (y t<sub>1</sub>=-1.89, P=0.06; Cuadro 6). Al evaluar de forma independiente la interacción entre factores espaciales y los patrones de ocupación de las especies de aves rapaces nocturnas, se encontraron diferentes correlaciones que explicaron parcialmente la ocupación de las especies. Megascops guatemalae presentó evidencia significativa de interacción entre sus patrones de ocupación y diferentes niveles espaciales como sitio, sendero y punto de muestreo ( $\chi^2_1$ =4.60, P<0.05;  $\chi^2_2$ =14.42, P<0.0001; y  $\chi^2_7$ =18.82, P<0.05; respectivamente) en ambos sitios de estudio. De igual manera, el índice de ocupación de S. virgata presentó evidencia de interacción significativa con un factor espacial que fue el sitio de muestreo ( $\chi^2_1$ =18.87, P< 0.05) en Emilio Rabasa. Finalmente, la ocupación de L. cristata se explicó por su interacción con los puntos de muestreo en ambos sitios de estudio ( $\chi^2_7$ =15.71, P<0.05; Cuadro 6).

Cuadro 6. Modelos Lineales Generalizados para examinar el efecto de variables estructurales de vegetación, variables fisiográficas e interacción de factores en la REBISO sobre la presencia - no presencia (distribución Binomial) de cinco especies de aves rapaces nocturnas (Strigidae). Los resultados se presentan en orden taxonómico: Megascops guatemalae; Lophostrix cristata; Pulsatrix perspicillata; Strix virgata y Strix nigrolineata. \* Variable de interacción espacial. En negritas se presentan las asociaciones significativas.

Especies	Variables	Coeficiente	SE	D.F.	$\chi^2$	Р
M. guatemala	ae					
	DAP	-0.79	0.7	1	1.4	0.23
	Área basal	0.09	0.6	1	0.02	0.87
	Altura árboles	-0.83	0.85	1	0.94	0.33
	Cobertura dosel	0.07	5.06	1	0	0.98
	D. fuente agua	-0.44	0.01	1	-1.69	0.09
	D. asentamiento	0.45	0.01	1	1.4	0.16
	D. claro más cercano	-0.21	0.008	1	-1	0.32
	Sitio *	-1.27	0.69	1	4.6	0.03
	Sendero *	11.95	798.2	2	14.42	0.001
	Punto conteo *	-8.14	451.3	7	18.82	0.009
L. cristata						
	DAP	0.25	0.84	1	0.09	0.761
	Área basal	-1.42	0.84	1	3.39	0.06
	Altura árboles	1.59	0.91	1	3.46	0.06
	Cobertura dosel	-2.5	4.98	1	0.25	0.61
	D. fuente agua	-0.49	0.01	1	-1.89	0.06
	D. asentamiento	0.57	0.01	1	1.76	0.08
	D. claro más cercano	-0.43	0.008	1	-1.98	0.05
	Punto de conteo *	-8.05	983.6	7	15.71	0.03
P. perspicillat	ta					
	DAP	0.37	2.14	1	0.03	0.86
	Área basal	-0.99	2.15	1	0.24	0.62
	Altura árboles	0.63	2.36	1	0.07	0.78
	Cobertura dosel	-2.45	13.14	1	0.03	0.85
	D. fuente agua	0.06	0.004	1	0.24	0.81
	D. asentamiento	-0.29	0.004	1	-0.69	0.49
	D. claro más cercano	0.01	0.002	1	0.07	0.95
S. virgata						
	DAP	-1.06	0.75	1	2.11	0.14
	Área basal	-0.19	0.63	1	0.1	0.75
	Altura árboles	2.67	0.91	1	11.05	0.001
	Cobertura dosel	-0.3	4.79	1	0.004	0.95

	D. fuente agua	0.14	0.02	1	0.59	0.55
	D. asentamiento	-0.14	0.03	1	-0.48	0.63
		-0.41	0.01	1	-2.19	0.03
	D. claro más cercano					
S. nigrolineata						
	DAP	0.78	0.92	1	0.72	0.39
	Área basal	0.007	0.77	1	0.0001	0.99
	Altura árboles	0.97	0.99	1	1.06	0.3
	Cobertura dosel	-6.39	5.46	1	1.38	0.24
	D. fuente agua	0.14	0.01	1	0.52	0.6
	D. asentamiento	-0.35	0.02	1	-1.02	0.31
	D. claro más cercano	-0.08	0.01	1	-0.36	0.72

Modelos Lineales Generalizados (Abundancia relativa). El análisis de regresión lineal múltiple mostró elementos estructurales de hábitat y variables fisiográficas a escala local que explicaron la abundancia de algunas especies de aves rapaces nocturnas. De las cinco especies registradas, solamente la abundancia de S. virgata fue explicada en mayor proporción (34%) según el coeficiente de correlación (R2), el cual expresó la proporción de la varianza de la abundancia que fue explicada por la varianza conjunta de las variables predictoras (Cuadro 7). Se presentaron correlaciones significativas entre la abundancia relativa de Strix virgata con la media de altura de árboles en senderos de muestreo y con la media de la distancia al claro más cercano respectivamente ( $\chi^2_1$ =10.95, P<0.001 y t=-2.19, g.l.=1, P<0.05). Igualmente, la abundancia relativa de *Pulsatrix perspicillata* presentó correlación significativa con la media de la altura de árboles en senderos de muestreo ( $\chi^2_1$ =4.76, P<0.05). Finalmente, la abundancia relativa de Lophostrix cristata presentó evidencia de correlación entre la media de la distancia al claro más cercano (t<sub>1</sub>=-1.98, P=0.05), aunque no fue así para la media de la distancia a fuente de agua y media de la distancia a un asentamiento humano con su abundancia relativa ( $t_1$ =-1.89, P=0.65 y  $t_1$ =1.76, P=0.85) (Cuadro 7). Adicionalmente se presentó evidencia significativa de interacción entre el sitio de estudio y senderos de muestreo con la abundancia relativa de S. virgata y Megascops guatemalae ( $\chi^2_1$ =14.92, P=0.001 y  $\chi^2_2$ =13.25, P<0.05, respectivamente).

**Cuadro 7**. Modelos Lineales Generalizados para examinar el efecto de variables estructurales de vegetación, variables fisiográficas e interacción de factores espaciales en la REBISO sobre la abundancia relativa (distribución Poisson) de cinco especies de aves rapaces nocturnas (Strigidae). Los resultados se presentan en orden taxonómico: *Megascops guatemalae*; *Lophostrix cristata*; *Pulsatrix perspicillata*; *Strix virgata* y *Strix nigrolineata*. R²= proporción de la varianza explicada o cuadrado del coeficiente de correlación múltiple. \* Variable de interacción espacial. En negritas se presentan las asociaciones significativas.

Especies	Variables	Coeficiente	SE	D.F.	χ <sup>2</sup>	Р			
M. guatemalae	$(R^2 = 0.17; F_{7,40} = 1.24, P = 0.31)$								
	DAP	0.75	0.49	1	2.34	0.12			
	Área basal	-0.26	0.45	1	0.32	0.57			
	Altura árboles	0.6	0.72	1	0.69	0.40			
	Cobertura dosel	1.6	4.22	1	0.14	0.70			
	D. fuente agua	-0.43	0.01	1	-1.69	0.09			
	D. asentamiento	0.45	0.01	1	1.4	0.17			
	D. claro más cercano	-0.21	0.008	1	-1	0.32			
	Sendero *	-11.48	1318	2	13.26	0.001			
L. cristata	$(R^2 = 0.18; F_{7,40} = 1.21, P = 0.32)$								
	DAP	-0.39	0.68	1	0.32	0.57			
	Área basal	0.8	0.65	1	1.67	0.19			
	Altura árboles	-0.79	0.73	1	1.23	0.26			
	Cobertura dosel	1.83	4.02	1	0.2	0.65			
	D. fuente agua	-0.49	0.01	1	-1.89	0.06			
	D. asentamiento	0.57	0.01	1	1.76	0.08			
	D. claro más cercano	-0.42	0.009	1	-1.98	0.05			
P. perspicillata	$(R^2 = 0.05; F_{7,40} = 0.33, P = 0.93)$								
	DAP	0.18	2.01	1	0.008	0.93			
	Área basal	-1.9	1.77	1	1.09	0.29			
	Altura árboles	-5.78	3.88	1	4.76	0.02			
	Cobertura dosel	-4.15	10.24	1	0.17	0.68			
	D. fuente agua	0.06	0.004	1	0.24	0.81			
	D. asentamiento	-0.24	0.004	1	-0.69	0.49			
	D. claro más cercano	0.01	0.002	1	0.06	0.95			
S. virgata	$(R^2 = 0.34; F_{7,40} = 3.04, P = 0.01)$								
	DAP	0.35	0.56	1	0.39	0.53			
						37			

	Área basal	-0.05	0.43	1	0.01	0.9
	Altura árboles	-1.76	0.59	1	10.96	0.001
	Cobertura dosel	-2.28	2.9	1	0.63	0.43
	D. fuente agua	0.13	0.02	1	0.59	0.55
	D. asentamiento	-0.14	0.03	1	-0.48	0.63
	D. claro más cercano	-0.42	0.01	1	-2.19	0.03
	Sitio *	-0.87	0.28	1	14.93	0.0001
S. nigrolineata	$(R^2 = 0.09; F_{7,40} = 0.61, P = 0.7)$	3)				
	DAP	-0.27	0.87	1	0.09	0.75
	Área basal	0.44	0.79	1	0.33	0.56
	Altura árboles	-0.91	0.93	1	1.05	0.30
	Cobertura dosel	1.62	5.05	1	0.1	0.75
	D. fuente agua	0.14	0.02	1	0.52	0.60
	D. asentamiento	-0.34	0.02	1	-1.03	0.31
	D. claro más cercano	-0.08	0.01	1	-0.36	0.72

## DISCUSIÓN

Actualmente es crucial entender como la distribución espacial y proporción de hábitats óptimos en paisajes heterogéneos influyen sobre los patrones de ocupación, abundancia y distribución de las especies silvestres. El hecho de que la estructura espacial y elementos del paisaje contribuyan en la conformación de las comunidades silvestres, nos remite a investigar sobre los factores que determinan la ocurrencia o ausencia de las especies de interés en el paisaje. Lo anterior toma relevancia en paisajes sujetos a diferentes dinámicas socioeconómicas y ambientales donde los cambios derivados del disturbio antropogénico generan modificaciones drásticas en la composición y configuración de los paisajes forestales. Entre los aspectos relevantes encontrados en este estudio y que a continuación se discuten están los efectos relativos de los elementos del paisaje sobre los patrones de ocupación, abundancia y composición de las comunidades de aves rapaces diurnas y nocturnas y la influencia de la heterogeneidad espacial sobre la variación de la riqueza y composición de las mismas. Posteriormente se discuten algunas consecuencias negativas derivadas del incremento de la heterogeneidad y sus implicaciones para generar estrategias de conservación de las aves rapaces en el contexto de la REBISO.

Ocupación y probabilidad de detección de aves rapaces diurnas. De acuerdo con la predicción, se presentó una variación espacial en los patrones de ocupación y probabilidad de detección de todas las especies registradas entre sitios. Durante el período de muestreo, especies dependientes de bosque tropical (e.g., Chondrohierax uncinatus y Micrastur ruficollis; Bildstein et al. 1998) presentaron mayores índices de ocupación y probabilidad de detección en un paisaje más heterogéneo como el de Emilio Rabasa. Posiblemente, la capacidad de las especies para movilizarse entre el paisaje circundante derivó en una mayor detectabilidad durante el período de muestreo generando un mayor índice de ocupación. Esta capacidad de dispersión puede ser importante para mitigar o atenuar los efectos adversos que se pueden presentar en una matriz con áreas abiertas y/o degradadas (Moilanen y Hanski 1998). No obstante, dado que los cambios de cobertura forestal implican pérdida de hábitat y recursos específicos, un amplio rango de movimiento o área de acción de las especies de bosque podría estar respondiendo a la segregación espacial de recursos específicos en el paisaje. En este sentido, la modificación de los patrones de forrajeo de las especies registradas podría generar una mayor exposición a matrices agropecuarias y asentamientos humanos donde no existen suficientes sitios de refugio. Por lo anterior, la promoción de la continuidad y conectividad de los ambientes de bosque tropical en paisajes heterogéneos podría asegurar la persistencia y viabilidad poblacional de las especies de interior de bosque que presentaron mayores índices de ocupación y probabilidad de detección en Emilio Rabasa (Thiollay 1989).

Otras especies (Buteo magnirostris, B. jamaicensis, B. brachyurus, Herpetotheres cachinnans, Coragyps atratus, Cathartes aura; Bildstein et al. 1998) asociadas a sitios abiertos y de borde, presentaron mayores índices de ocupación y probabilidad de detección en Emilio Rabasa. Posiblemente, estas especies consideradas como generalistas de hábitat, se han beneficiado de la fragmentación (i.e., reducción de un hábitat continuo en fragmentos de diferentes tamaños) del bosque, al encontrar y utilizar una mayor variedad de recursos específicos (e.g. alimento, posaderos) en sitios abiertos y de borde. Dado que estas especies requieren de más de un tipo de hábitat para cumplir con sus requerimientos ecológicos, el incremento en la heterogeneidad podría tener un efecto positivo en su abundancia y persistencia a largo plazo (Fahrig y Nutlle 2005). En el sitio El Encajonado, la presencia de ambientes poco perturbados con cobertura forestal explicó mayores índices de ocupación y probabilidad de detección de especies dependientes de bosque como Buteogallus anthracinus, Leucopternis albicollis y Micrastur semitorquatus (Bildstein et al. 1998). A escala local y de territorio, la disponibilidad de ambientes con mayor complejidad estructural y atributos de hábitat específicos (e.g., presencia de árboles grandes para percha y anidación) podría explicar la ocurrencia de estas especies (Whitacre et al. 1992, Shodi et al. 2008). A escala de paisaje, una mayor proporción de cobertura y continuidad del paisaje forestal, pudieron influenciar el proceso de selección y ocupación de hábitat de las especies registradas (Jenkins 1994, Anderson 2001, Henneman 2006).

Ocupación y probabilidad de detección de aves rapaces nocturnas. Se presentó una variación entre los índices de ocupación y probabilidad de detección estimados. La

variación entre la probabilidad de detección de todas las especies registradas enfatiza la importancia de la estimación de este parámetro al comparar cuantitativamente la ocupación entre especies. Esto es, que las especies con mayor índice de ocupación presentaron también mayor índice de probabilidad de detección, lo cual podría ser influenciado por una mayor abundancia poblacional. En el sitio El Encajonado, M. quatemalae presentó mayor índice de ocupación y probabilidad de detección en ambientes poco perturbados y acahuales donde la presencia de estratos intermedios con denso follaje puede proveer sitios para refugio (König et al., 1999). El resto de las especies, S. virgata, L. cristata y S. nigrolineata, presentaron mayores índices de ocupación y probabilidad de detección en Emilio Rabasa. En particular, fue S. virgata quien presentó mayor abundancia y por lo tanto mayor índice de ocupación y probabilidad de detección. Esta especie fue registrada con mayor frecuencia en sitios de borde donde probablemente encuentra una mayor cantidad de alimento (e.g., pequeños roedores) debido a la presencia de cultivos agrícolas (Gerhardt et al., 1994a). Tres especies, L. cristata, S. nigrolineata y P. perspicillata fueron registradas con mayor frecuencia en ambientes de bosque donde pueden encontrar árboles maduros y plantas epífitas que utilizan para refugio y anidación (Gerhardt et al., 1994b, Enríquez y Rangel Salazar, 2001). Finalmente, *M. quatemalae* fue observada en la mayoría de los hábitats que se pueden identificar en Emilio Rabasa registrándose principalmente en acahuales, cafetales y sitios con árboles perennifolios.

Abundancia de aves rapaces diurnas. Al igual que en otros estudios realizados con aves rapaces neotropicales, pocas especies fueron muy abundantes y algunas fueron raras o escasas (Anderson 2001, Thiollay 2007, Carrete et al. 2009). Esto puede ser explicado por las características de vida de la mayoría de las especies de aves rapaces que presentan bajas tasas reproductivas y alta sobrevivencia (Bennett y Owens 2002). Durante el presente estudio (febrero - agosto 2009) se registraron 15 de las16 especies registradas en 2003 (Vázquez et al. 2009), exceptuando la aquililla gris (Buteo nitidus). Del número total de especies registradas en este estudio, dos especies fueron exclusivas del sitio El Encajonado donde destacó la ocurrencia de Leucopternis albicollis, indicadora de bosques poco perturbados (Jullien y Thiollay 1996, Anderson 2001) y de *Micrastur semitorquatus*, especie dependiente de bosque tropical (Thorstrom et al. 2000). En Emilio Rabasa, las especies Buteogallus urubitinga, Sarcoramphus papa, Micrastur ruficollis y Buteo jamaicensis fueron más abundantes respecto al sitio El Encajonado. A excepción de *B. jamaicensis*, el resto de las especies se consideran como especialistas de bosque tropical (Thiollay 1996) aunque también ocurren en áreas abiertas y de borde (Bildstein et al. 1998). Un caso particular fue el S. papa que se registró únicamente en Emilio Rabasa y que presentó una abundancia similar a la reportada en estudios previos (Vázquez et al. 2009). No obstante que durante este estudio se observaron algunos individuos de S. papa planeando sobre pastizales, se ha sugerido que esta especie selecciona sitios con mayor proporción de bosque tropical donde encuentra árboles grandes como sustrato de anidación y posaderos (Reyes Martínez 2008).

Posiblemente, las especies dependientes de bosque tropical registradas en Emilio Rabasa pueden ocurrir en el sitio debido a la disponibilidad de fragmentos con vegetación poco perturbada. La cercanía con poblaciones fuente (i.e., área o reservorio que es fuente de dispersión de individuos) en áreas extensas de bosque tropical dentro del paisaje heterogéneo, podría estar incrementando la riqueza y abundancia de las especies de interior de bosque que ocurren en sitios abiertos. En este sentido, el mantenimiento de la continuidad del paisaje podría ser necesario para asegurar la dispersión o flujo de individuos desde una población local a otra, evitando con ello, el riesgo de extinción local de las especies en áreas inconexas de bosque (Simberloff 1994). No obstante, la presencia de áreas forestales inmersas en matrices agropecuarias, no debería ser subestimada en tanto que podrían proporcionar sitios de refugio y descanso para las especies de bosque que ocurren eventualmente en áreas abiertas. Particularmente en el contexto de la REBISO, la evaluación de patrones de dispersión, áreas de acción y éxito reproductivo de las especies de interior de bosque que ocurren en Emilio Rabasa, podría ser importante para asegurar si estas poblaciones son fuente o vertedero (i.e., área o reservorio que absorbe o recibe individuos; Pulliam 1988)

Abundancia de aves rapaces nocturnas. Solamente la abundancia de Strix virgata difirió entre sitios siendo mayor para Emilio Rabasa. Este sitio presenta mayor variación horizontal de ambientes y por lo tanto mayor efecto de borde asociado con la fragmentación del bosque tropical. La heterogeneidad espacial podría estar incrementando la disponibilidad de recursos utilizados por las especies que ahí ocurren

(Ricklefs y Schluter 1993). Posiblemente, un incremento en la abundancia de presas potenciales (e.g., mamíferos pequeños e insectos) asociadas con cultivos y mayor visibilidad en sitios de borde, podría estar incrementado la abundancia de algunas especies de búhos como *Strix virgata* (Gerhardt et al. 1994a, 1994b). En el caso de las otras especies registradas *Lophostrix cristata, S. nigrolineata* y *Pulsatrix perspicillata* que son especialistas de bosque (König et al. 1999), la altura del dosel y una mayor distancia con asentamientos humanos y áreas abiertas explicaron su ocurrencia en áreas de bosque tropical en Emilio Rabasa.

Distribución y coexistencia de las especies. La distribución espacial y ocurrencia de las especies en ambientes estructuralmente diferentes sugiere una segregación espacial de los ensambles de aves rapaces en los sitios de estudio. Diferentes mecanismos como la competencia y depredación podrían estar influenciando los patrones de distribución, ocupación y abundancia de las especies registradas (Hakkarainen y Korpimäki 1996, Newton 1998, Vrezec 2004). No obstante, aunque en este estudio se identificaron patrones de ocupación evidentes en ambientes estructuralmente diferentes, se observó interacción y coexistencia entre las especies registradas. En el caso de las aves rapaces diurnas, fue posible observar individuos dependientes de bosque (e.g. Chondrohierax uncinatus, Buteogallus anthracinus) planeando con especies de áreas abiertas (e.g., Cathartes aura y Coragyps atratus). En el caso de las aves rapaces nocturnas, se observó segregación espacial entre las especies de búhos, donde la utilización de diferentes estratos de la vegetación (e.g., sotobosque, sub-dosel y dosel) para posarse y vocalizar, sugirió un uso diferencial del hábitat, lo cual podría

estar reduciendo la competencia interespecífica. Durante el presente estudio, no se encontraron elementos de soporte para establecer a la competencia y depredación como principales mecanismos de estructuración de los ensambles de aves rapaces. Contrariamente, los resultados sugieren que los recursos ambientales podrían ser muy abundantes debido a la heterogeneidad del paisaje, lo cual estaría evitando o reduciendo la competencia y permitiendo así, la coexistencia entre las especies registradas. En contextos de heterogeneidad, es relevante conducir más estudios sobre interacciones intra e interespecíficas con el fin de tener un mejor entendimiento sobre como estas relaciones determinan la estructura y organización de los ensambles de aves rapaces en los sitios de estudio.

Relaciones ocupación y abundancia. Un índice de ocupación mayor, bajo el contexto de la REBISO, representó la ocupación constante de un punto de muestreo y no así de todos los puntos por sitio de muestreo. Posiblemente, algunas especies ocuparon de manera frecuente sitios donde seleccionan y utilizan una mayor variedad de recursos específicos para su persistencia. Dado el comportamiento territorial de la mayoría de las especies de aves rapaces, la ocupación de hábitats adecuados puede ser necesaria para asegurar el éxito reproductivo y posibilidades de sobrevivencia en los sitios de ocurrencia. En este sentido, la presencia de hábitats óptimos en paisajes heterogéneos podría estar influyendo positivamente en la abundancia y persistencia de algunas especies registradas, derivando con ello, en un mayor índice de ocupación y probabilidad de detección de las especies. En diferentes comunidades de aves, se han documentado relaciones directas entre los patrones de ocupación y abundancia, de

manera tal que al presentarse un incremento o decremento en la abundancia de una población, se presenta también un incremento o decremento en el número de sitios ocupados (Gaston *et al.* 2000).

Para fines de conservación, es importante tener en claro el significado biológicoecológico de la relación ocupación-abundancia. Por ejemplo, en especies de distribución geográfica amplia, ocupación de hábitat alta y abundancia local reducida (especies comunes y generalistas), se incrementa la probabilidad de un efecto adverso debido a la ocurrencia de fenómenos estocásticos y/o poco frecuentes. No obstante, en especies con distribución geográfica restringida, especificidad y ocupación de hábitat alta, así como localmente abundantes (especies raras y especialistas), se incrementa la probabilidad de un efecto adverso debido a la ocurrencia de cambios ambientales drásticos como la deforestación y fragmentación (Rey Benayas 2009). En este sentido, es importante identificar a aquellas especies que cumplan con los parámetros establecidos para definirlas como raras o especialistas, ya que estas podrían considerarse como potencialmente amenazadas debido a la pérdida y degradación de sus hábitats específicos. Particularmente, las estrategias de conservación de las especies de bosque registradas durante este estudio (S. papa, B. anthracinus, L. albicollis, C. uncinatus, Micrastur ruficollis, M. semitorquatus, L. cristata, P. perspicillata y S. nigrolineata), deben considerar la relación ocupación-abundancia, además de sus características de historia de vida y necesidades ecológicas (generalistas vs. especialistas).

Heterogeneidad del paisaje. En Emilio Rabasa donde se ejerce mayor presión antropogénica, se generan modificaciones constantes sobre la estructura y distribución de los fragmentos de bosque tropical. Lo anterior se pudo constatar con el área de superficie de bosque tropical perennifolio que fue menor en comparación al área que ocupa este tipo de cobertura en El Encajonado. Adicionalmente, como resultado de incendios naturales y provocados, además del abandono de tierras agrícolas y ganaderas, se presentan acahuales en diferentes etapas de sucesión vegetal. La presencia de este tipo de vegetación en Emilio Rabasa podría ser relevante para la diversidad de especies que ocurre en el sitio, debido a que ambientes con este tipo de cobertura podrían utilizarse eventualmente como hábitats subóptimos (Law y Dickman 1998). Se ha sugerido que algunas especies de aves rapaces utilizan estos hábitats (e.g., bosque secundario) para cumplir con ciertos requerimientos ecológicos durante sus actividades diarias (Sberze et al. 2010). No obstante la disponibilidad de sitios conservados y aledaños a hábitats subóptimos podría ser útil para compensar la falta de recursos en estos últimos (Barlow et al. 2007). Contrariamente, el paisaje circundante al sitio El Encajonado no ha sido tan afectado por actividades humanas debido al grado de aislamiento y estatus de protección legal en que se encuentra (CONANP 2001).

Consecuencias negativas de la heterogeneidad. Aunque un incremento en la superficie de áreas abiertas y de borde podría incrementar la abundancia de algunas especies generalistas (e.g., Coragyps atratus, Cathartes aura y Strix virgata, otras), conforme se incrementa la heterogeneidad espacial se pueden generar efectos negativos derivados

de la pérdida y fragmentación del bosque tropical. Por ejemplo, el acceso de especies de áreas abiertas hacia fragmentos de bosque podría incrementar la coexistencia e interacciones negativas (e.g., competencia por espacio y alimento, depredación) entre especies generalistas y especies de interior de bosque (Hakkarainen y Körpimaki 1996, Vrezec y Tome 2004). Igualmente, el incremento en la abundancia de algunas especies observado durante este estudio (e.g., Coragyps atratus, Cathartes aura), puede favorecer la depredación de nidos en áreas abiertas y de borde o en sitios específicos utilizados por aves rapaces especialistas (e.g., Falco deiroleucus, que anida principalmente en riscos; Berry et al. 2010). Adicionalmente, el sobrelapamiento en distribución espacial y tipo de hábitat entre especies generalistas y especies de interior de bosque observado durante este estudio, además de incrementar la competencia y posible exclusión de algunas especies hacia ambientes subóptimos, podría generar como consecuencia la declinación poblacional de aquellas especies menos dominantes (Fretwell y Lucas 1970, Newton 1998). En contextos de heterogeneidad del paisaje, los factores mencionados podrían intervenir en la variación de selección de hábitat, persistencia de las especies y finalmente en la regulación de las poblaciones y estructuración de las comunidades ecológicas. Los efectos de las interacciones negativas podrían ser más drásticos para aquellas especies poco abundantes, especialistas de hábitat y sensibles a la perturbación humana.

Heterogeneidad y composición de especies. En el sitio Emilio Rabasa, se registraron especies de interior de bosque (Sarcoramphus papa, Buteogallus anthracinus, B. urubitinga, Chondrohierax uncinatus, Micrastur ruficollis, Falco rufigularis, Lophostrix

cristata, Strix nigrolineata y Pulsatrix perspicillata; Thiollay, 1991, Bildstein et al. 1998, König et al. 1999, Ferguson-Lees y Christie 2001) y especies asociadas a sitios abiertos y de borde (Coragyps atratus, Cathartes aura, Buteo magnirostris, B. brachyurus, B. jamaicensis, Herpetotheres cachinnans, Strix virgata y Megascops guatemalae; Bildstein et al., 1998, König et al. 1999, Ferguson-Lees y Christie 2001). En el sitio El Encajonado se registraron especies de interior de bosque (Buteogallus anthracinus, B. urubitinga, L. albicollis, M. semitorquatus, F. rufigularis, L. cristata y S. nigrolineata; Thiollay 1984, Bildstein et al. 1998, König et al. 1999), especies de áreas abiertas o semi-abiertas (C. atratus, Cathartes aura, B. magnirostris, S. virgata y M. guatemalae) y una especie (Pandion haliaetus) asociada a cuerpos de agua (Bildstein et al. 1998, König et al. 1999).

Heterogeneidad y riqueza de especies. El número de especies de aves rapaces, así como sus patrones de ocupación y abundancia, se podrían explicar por la heterogeneidad espacial (e.g., dos o más tipos de ambientes) a escala de paisaje y por las características estructurales de hábitat (e.g., altura árboles, distancia a sitios abiertos y distancia a un asentamiento humano) a escala local (Wightman y Fuller 2006, Thiollay 2007). Actualmente, la heterogeneidad espacial generada por la pérdida de cobertura forestal en Emilio Rabasa y promovida por la cercanía del sitio El Encajonado a la zona de amortiguamiento, podría estar afectando de manera diferencial la composición de especies en ambos sitios de estudio (Jullien y Thiollay 1996, Rodríguez et al. 1998, Anderson 2001). Lo anterior se puede reflejar en la ocurrencia de especies de interior de bosque, especies de áreas abiertas, especies de borde y especies

asociadas a cuerpos de agua. Anteriormente, se ha demostrado en comunidades de aves rapaces neotropicales una relación significativa entre el aumento en la diversidad de especies y el incremento en la heterogeneidad ambiental a diferentes escalas espaciales (Jullien y Thiollay 1996, Anderson 2001, Thiollay 2007, Carrete *et al.* 2009). Ricklefs y Schluter (1993) mencionan que la riqueza y abundancia de especies tenderá a incrementarse debido a una mayor disponibilidad de recursos generados por una mayor variación de ambientes. No obstante, aunque el incremento de recursos específicos podría ser benéfico para algunas especies, conforme se modifica la estructura y composición del paisaje, las especies con mayor sensibilidad al disturbio y especialistas a un tipo de hábitat son las primeras en desaparecer (Newton 1979, Eduardo *et al.* 2007).

La hipótesis del disturbio intermedio (Connell 1978), explica la relación entre la declinación de la diversidad de especies y el incremento en la heterogeneidad ambiental atribuida al disturbio antropogénico. La hipótesis menciona que aunque algunas especies incrementan su abundancia en un nivel intermedio de disturbio, conforme se incrementa la intensidad y frecuencia del mismo, la mayoría de las especies no pueden compensar la disminución de su abundancia generando como respuesta la declinación de sus poblaciones. En paisajes tropicales, al igual que en el contexto de la REBISO, disturbios de gran magnitud como la deforestación y fragmentación agregan una cantidad excesiva de perturbación a la ya originada de manera natural. Por lo tanto, aunque una mayor riqueza y abundancia de especies podría ser un indicativo para mantener las características de un paisaje heterogéneo y aunque diversos regímenes de disturbio intermedio soportan esta diversidad, una

magnitud excesiva y duración prolongada de la perturbación podría generar modificaciones en la estructura y composición del paisaje y por lo tanto en los patrones de ocupación y abundancia de las especies que ocurren en estos. En términos de la respuesta especie-específica a la degradación y fragmentación del paisaje, se podría esperar un proceso de homogenización donde pocas especies generalistas (e.g., Cathartes aura, Coragyps atratus, Buteo magnirostris, Strix virgata) podrían incrementar su población, mientras que otras especies (e.g., Leucopternis albicollis, Micrastur ruficollis, M. semitorquatus, Sarcoramphus papa, Strix nigrolineata, Lophostrix cristata) con poca flexibilidad para ocupar ambientes subóptimos, podrían declinar en sus poblaciones.

### CONCLUSIONES

Se registraron 20 especies de aves rapaces en ambos sitios de estudio. Los índices de ocupación, abundancia y probabilidad de detección de las especies registradas variaron entre sitios. La variación fue explicada por la heterogeneidad espacial, inherente a la estructura y composición del paisaje y por las características estructurales de hábitat a escala local. En el caso particular de Strix virgata, el coeficiente de correlación múltiple estimado explicó parcialmente su abundancia en los sitios de estudio. Este coeficiente fue menor para el resto de las especies registradas. La heterogeneidad del paisaje en ambos sitios permitió la presencia de especies de aves rapaces con diferentes requerimientos ecológicos (e.g., especies de interior de bosque, especies de áreas abiertas y semi-abiertas, especies de borde y especies asociadas a cuerpos de agua). La composición de especies de aves rapaces varió espacialmente siendo diferente para las especies diurnas, mientras que para las especies nocturnas fue similar entre sitios al compartir cuatro de las cinco especies registradas. La deforestación y actividades humanas asociadas pueden generar posibles modificaciones en la composición de especies de aves rapaces al beneficiar a pocas especies generalistas y generar efectos negativos en la ocupación y abundancia de las especies de interior de bosque. La conservación de áreas extensas de bosque tropical podría ser útil para asegurar la persistencia y viabilidad poblacional de las especies de bosque y de otros grupos de fauna que ocurren en ambientes poco perturbados. Estrategias de conservación a diferentes escalas espaciales que consideren requerimientos ecológicos particulares de las especies podrían ser relevantes para mantener diferentes comunidades de aves rapaces que ocurren en el contexto de la REBISO.

Recomendaciones para el manejo del paisaje y la conservación de las especies. Para conservar a las comunidades de aves rapaces que ocurren en la REBISO se debe considerar un manejo diversificado y sustentable del paisaje. Los resultados sugieren que la heterogeneidad del paisaje derivada de niveles intermedios de disturbio permite la presencia de diferentes tipos de ambientes que favorecen la ocurrencia de especies con diferentes requerimientos ecológicos. No obstante, la promoción de estrategias productivas (e.g., agroecológicas) compatibles con el medio natural y la restricción de actividades agropecuarias intensivas podrían generar un incremento de la superficie forestal en Emilio Rabasa. Desde esta perspectiva, una mayor proporción de área de bosque en paisajes heterogéneos, además de reducir posibles interacciones negativas entre especies generalistas y especialistas, podría asegurar a largo plazo la persistencia de las especies dependientes de bosque. Adicionalmente, la implementación de acciones de restauración de áreas degradadas que promuevan la regeneración natural utilizando especies nativas podría promover la presencia de ambientes con vegetación de estadios sucesionales avanzados. Finalmente, la mejora y restauración de potreros utilizando cercos vivos y plantaciones de árboles nativos, podría ser útil para promover una matriz susceptible de ser utilizada por las comunidades de aves rapaces y otros grupos de aves, favoreciendo con ello la dispersión de individuos y persistencia de las poblaciones en paisajes discontinuos.

Prioridades de investigación para la conservación de las aves rapaces en la REBISO. Trabajos futuros en el contexto de la REBISO, deben considerar la implementación de estudios de investigación y estrategias de monitoreo a largo plazo que documenten las respuestas especie-específicas al disturbio antropogénico. Con la evaluación de parámetros demográficos, relaciones de hábitat, interacciones intra e interespecíficas, ocupación multianual, entre otros, se podría tener un mejor entendimiento sobre el umbral de tolerancia de la diversidad de especies que ocurren en paisajes sujetos a cambios ambientales drásticos. No obstante, la información generada en este estudio, establece un precedente para implementar acciones de manejo y conservación que podrían contribuir a minimizar la probabilidad de extinción de las especies amenazadas que ocurren en paisajes sujetos a diferentes dinámicas socio-económicas y ambientales.

Limitaciones metodológicas y preguntas adicionales. Los resultados alcanzados fueron interpretados en el contexto de los sitios de estudio elegidos. Dado que se presentaron condiciones ambientales específicas en los sitios de trabajo, el diseño de muestreo fue establecido para estimar parámetros de interés específicos, esperando alcanzar con ello los objetivos planteados. No obstante, se presentaron algunas limitaciones de los métodos de muestreo que fueron influenciadas posiblemente, por el tipo y características de los organismos estudiados (e.g., crípticos y poco abundantes en algunas especies), por las condiciones de los sitios (e.g., tamaño del área se estudio, complejidad estructural y heterogeneidad) y por el diseño espacial y métodos de muestreo empleados (e.g., cantidad de puntos elevados de observación). En relación a lo anterior, se pueden presentar factores externos que pueden influenciar la

detectabilidad, abundancia y por lo tanto ocupación de los organismos en los sitios muestreo. Entre estos factores se pueden mencionar la habilidad sensorial (auditiva y visual) y la distancia al observador, el comportamiento vocal y territorial de los organismos, la estructura y características del hábitat muestreado y las condiciones ambientales (Iluvia, viento, luminosidad) desde su efecto en la respuesta de los organismos. Por lo anterior y para tener una mejor aproximación y certidumbre de los datos, sugiero identificar aquellas fuentes de variación que podrían influenciar los datos esperados, además de utilizar métodos de muestreo que permitan obtener estimaciones precisas sobre los parámetros de interés. Por ejemplo, el uso de la provocación auditiva en especies de aves rapaces diurnas de interior de bosque podría incrementar la detectabilidad de estas especies generando datos diferentes a los obtenidos en este estudio.

Finalmente, surgen algunas interrogantes generadas por las características del área de estudio y por el diseño de muestreo utilizado. Las preguntas están enfocadas hacia un mejor entendimiento de los procesos que influencian los parámetros estimados y hacia como perfeccionar el diseño de muestreo. Por ejemplo: ¿los datos obtenidos referentes a la ocupación, abundancia y composición de especies tendrían una misma tendencia en paisajes dominados por áreas deforestadas o mayormente degradados?, ¿cuáles serían las tendencias demográficas de las especies en ausencia de conectividad y continuidad estructural del paisaje forestal?, ¿cuál es el tamaño de área de acción de las especies de interior de bosque?, ¿cómo influyen las características estructurales del hábitat y patrones del paisaje en el proceso de selección y uso de hábitat por estas especies?.

### LITERATURA CITADA

- Anderson, D. 2001. Landscape heterogeneity and diurnal raptor diversity in Honduras: the role of indigenous shifting cultivation. *Biotropica* 33: 511-519.
- Andrén, H. 1994. Effects of habitat fragmentation on birds and mammals in landscapes with different proportions of suitable habitat: a review. *Oikos* 71: 355-366.
- Barlow, J., L.A. Mestre, T.A. Gardner y C.A. Peres. 2007. The value of primary, secondary and plantation forests for Amazonian birds. *Biol. Conserv.* 136: 212-231.
- Bart, J. 1995. Amount of suitable habitat and viability of northern spotted owls. *Conservation Biology* 9: 943-946.
- Bednarz, J. C. y J. J. Dinsmore. 1981. Status, habitat use, and management of red shouldered hawks in Iowa. *Journal of Wildlife Management*. 45: 236-241.
- Bennett, P.M. y I.P. Owens. 2002. Evolutionary ecology of birds: life histories, mating systems, and extinction. Oxford Univ. Press, Oxford, Inglaterra.
- Bennet, 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: 119-126.
- Berry, R. B., C. W. Benkman, A. Muela, Y. Seminario y M. Curti. 2010. Isolation and decline of a population of the orange-breasted falcon. The Condor 112: 479-489.
- Bibby, C. J., N. D. Burgess, D.A. Hill y S. H. Mustoe. 2000. Bird census techniques, 2da ed. Academic Press, Londres, Inglaterra.
- Bierregaard, R.O. 1998. Conservation status of birds of prey in South American tropics. *Journal of Raptor Research* 32: 19-27.
- Bildstein, K., W. Schelsky y J. Zalles. 1998. Conservation status of tropical raptors. *Journal of Raptor Research* 32: 3-18.
- Bildstein, K. 2004. Raptor migration in the neotropics: patterns, processes, and consequences. *Ornitología Neotropical* 15: 83-99.

- Bildstein, K. 2005. Why migratory birds of prey make great biological indicators. Hawk Mountain Sanctuary. Kempton Pennsylvania, E.U.A.
- Brower, J., J. Zar y C. von Ende. 1990. Field and laboratory methods for general ecology. Wm.C. Brown Pub., Dubuque, IA. E.U.A. 237p.
- Burkey, T. V. 1993. Edge effects in seed and egg predation at two Neotropical rainforest sites. *Biological Conservation* 66: 139–143.
- 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.
- Colwell, R.K. y J.A. Coddington. 1994. Estimating terrestrial biodiversity through extrapolation. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London,* Series B 345: 101-118.
- CONANP/SEMARNAT. 2001. Programa de Manejo de la Reserva de la Biosfera Selva el Ocote, Chiapas, México.
- Conell, M.L. 1978. Diversity in tropical rain forests and coral reefs. *Science*. Washington, D.C. EUA. 199: 1302-1310.
- Cooch, E., y G. White. 2004. Program MARK: A Gentle Introduction. Disponible en internet en la página http://www.phidot.org/software/mark/docs/book.
- Diario Oficial de la Federación. 2000. Decreto por el que se declara como área natural protegida con carácter de Reserva de la Biosfera la región conocida como Selva El Ocote, Chiapas. 27 de Noviembre de 2000. Gobierno de los Estados Unidos Mexicanos. México, D.F.
- Diario Oficial de la Federación (DOF 2002). Norma Oficial Mexicana NOM-059-2001.

  Norma Oficial Mexicana que determina las especies y subespecies de flora y fauna silvestres en peligro de extinción, amenazadas, raras y sujetas a protección especial y que establece las especificaciones para su protección. 6 de Marzo de 2002.

  Gobierno de los Estados Unidos Mexicanos. México, D.F.

- Douglas, J.W. 1997. Conservation reserves in heterogeneous landscapes. Pp. 305-343. En: G.K Meffe y C.R. Caroll (Eds.), Principles of Conservation Biology. Sinauer Associates, Inc.Publishers, Massachusetts, E.U.A.
- Eduardo, C., A. Carvalho y M. Marini. 2007. Distribution patterns of diurnal raptors in open and forested habitats in south-eastern Brazil and the effects of urbanization. *Bird Conservation International* 17: 367-380.
- Enríquez, P.L. 2007. Ecology of the Bearded Screech Owl (*Megascops barbarus*) in the central highlands of Chiapas, Mexico. Tesis doctoral. University of British Columbia. Canada.
- Enríquez, P. L., J. L. Rangel Salazar y J.T. Marshall. 1997. First nest record of the Bare shanked Screech Owl (*Otus clarkii*). *Journal of Raptor Research* 31: 276-279.
- 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 rainforest. Pp. 88-98. En: Bildstein K.L., D.R. Barber y A. Zimmerman (Eds.), Neotropical raptors. Hawk Mountain Sanctuary, Orwigsburg, Pennsylvania, E.U.A.
- Enríquez, P.L., y K.M. Cheng. 2008. Natural history of the threatened bearded screech owl (*Megascops barbarus*) in Chiapas, Mexico. *Journal of Raptor Research* 42: 180-187.
- Fahrig, L. 2003. Effects of habitat fragmentation on biodiversity. *Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst.* 34: 487-515.
- Fahrig, L y W.K. Nutlle. 2005. Population ecology in spatially heterogeneous environments. Pp 95-118. En: Lovett G.M., C.G. Jones, M.G. Turner y K.C. Weathers (Eds.), Ecosystem function in heterogeneous landscapes. Springer-Verlag, New York.
- Farina, A. 2000. Landscape Ecology in Action. Kluwer Academic Publishers, Londres, Inglaterra.

- Ferguson-Lees, J. y D. A. Christie. 2001. Raptors of the world. Houghton Mifflin, Boston, MA. E.U.A.
- Flamenco, A., M. Martínez y R. Masera. 2007. Assessing implications of land-use and land-cover change dynamics for conservation of a highly diverse tropical rain forest. *Biological Conservation* 138: 131-145.

### Forman

- Franklin, A.B., D.R. Anderson, R.J.Gutierrez, y K.P. Burnham. 2000. Climate, habitat quality and fitness in Northern Spotted Owl populations in north western California. *Ecol.Monogr.* 70: 539-59.
- Fretwell, S.D. y H.L. Lucas. 1970. On territorial behavior and other factors influencing distribution in birds. *Acta Biotheoretica* 19: 16–36.
- Fuller, M.R. y J.A. Mosher. 1987. Raptor survey techniques. Pp. 39-46. En: B.A. Pendleton, A.B. Millsap, W.K.Cline, y M.D. Bird. (Eds), Raptor Management Techniques Manual. National Wildlife Federation. Washington, D.C. E.U.A.
- Ganey, J.L. 2004. Thermal regimes of Mexican Spotted Owls nest stands. *Southwestern Naturalist* 49: 478-486.
- Ganey, J.L. y R. Balda. 1994. Habitat selection by Mexican Spotted Owls in northern Arizona. *The Auk* 111: 162-169.
- Ganey, J.L., Block W., J. P. Ward, y B. E. Strohmeyer. 2005. Home range, habitat use, survival, and fecundity of Mexican spotted owls in the Sacramento Mountains, New Mexico. *The Southwestern Naturalist* 3: 323-333.
- Gaston, K., T. M. Blackburn, J.J. Greenwood, R.D. Gregory, R.M. Quinn y J.H. Lawton. 2000. Abundance-Occupancy Relationships. *Journal of Applied Ecology* 37: 39-59.
- Gerhardt, R. P. 1991. Response of the Mottled Owl (*Ciccaba virgata*) to broadcast of conspecific call. *Journal of Field Ornithology* 62: 239-264.

- Gerhardt, R.P., N. Bonilla, D.M. Gerhardt y C.J. Flaten. 1994a. The foods habits of sympatric *Ciccaba* owls in northern Guatemala. *Journal of Field Ornithology* 65: 258-264.
- Gerhardt, R.P., D.M. Gerhardt, C.J. Flaten y N. Bonilla. 1994b. Breeding biology and home range of two Ciccaba owls. *Wilson Bulletin* 106: 629-639.
- Hakkarainen, H y E. Korpimäki. 1996. Competitive and predatory interactions among raptors: an observational and experimental study. *Ecology* 77:1134-1142.
- Hamer, T.E., E. Forsman y E. Glenn. 2007. Home range attributes and habitat selection of barred owls and spotted owls in an area of sympatry. *The Condor* 109: 750-768.
- Hanski, I y D. Simberloff. 1997. The Metapopulation approach, its history, conceptual domain, and application to conservation. Pp. 5-26. En: I. Hanski y M. Gilpin (Eds.), Metapopulation biology. Ecology, Genetics and Evolution. Academic Press, San Diego, E.U.A.
- Hardy, P.C. y M.L. Morrison. 2000. Factors affecting the detection of elf owls and western screech owls. *Wildlife Society Bulletin* 28: 333-342.
- Hays, R.L., C. Summers y W. Seitz. 1981. Estimating wildlife habitat variables. Fish and Wildlife Service. U.S. Department of the Interior. Washington DC, E.U.A.
- Henneman, C. 2006. Habitat associations of red shouldered hawks in Central Minnesota landscapes. Tesis de Maestría. University of Minnesota, E.U.A.
- Hines, J.E. 2006. PRESENCE2: Software to estimate patch occupancy and related parameters. USGS-PWRC. http://www.mbrpwrc.usgs.gov/software.html. Fecha de consulta: 27/10/2010.
- Howell, N. G. y S. Webb. 1995. A guide to the birds of Mexico and northern Central America. Oxford University Press, Oxford, United Kingdom.
- Jenkins, A.R. 1994. The influence of habitat on the distribution and abundance of peregrine and lanner falcons in South Africa. *Ostrich* 65: 281-290.

- Jha, S. y K.S. Bawa. 2006. Population growth, human development, and deforestation in biodiversity hotspots. *Conservation Biology* 20: 906-912.
- Johnson, D.H. 1980. The comparison of usage and availability measurements for evaluating resource preference. *Ecology* 61:65-71.
- Jullien, M. y J.M. Thiollay. 1996. Effects of rainforest disturbance and fragmentation: comparative changes of the raptor community along natural and human-made gradients in French Guiana. *Journal of Biogeography* 23: 7-25.
- Klein, B. C. y R. O. Bierregaard 1988. Movement and calling behavior of the Lined Forest- Falcon (*Micrastur gilvicollis*) in the Brazilian Amazon. *The Condor* 90: 497-499.
- Koleff, P., K. Gaston y J. Lennon. 2003. Measuring beta diversity for presence—absence data. *Journal of Animal Ecology* 72: 367-382.
- König, C., F. Weick y J.H. Becking. 1999. Owls: a guide to owls of the world. Yale Univ. Press, New Haven, CT, E.U.A.
- Law, B.S. y C.R. Dickman. 1998. The use of habitat mosaic by terrestrial vertebrate fauna: implications for conservation and management. *Biodiversity and Conservation* 7: 323-333.
- Lawton, J.H. 1993. Range, population abundance and conservation. Trends in Ecology and Evolution 8: 409:413.
- Li, H. y J. F. Reynolds. 1994. A simulation experiment to quantify spatial heterogeneity in categorical maps. *Ecology* 75: 2446-2455.
- Lloyd, H. 2003. Population densities of some nocturnal raptor species (*Strigidae*) in southeastern Peru. *Journal of Field Ornithology* 74: 376-380.
- McGarigal, K. y B. J. Marks. 1995. FRAGSTATS spatial pattern analysis program for quantifying landscape structure. Version 2.0. Forest Science Department, Oregon State University, Corvallis, Oregon, E.U.A.

- MacKenzie, D. I., J.D. Nichols, G.B. Lachman, S. Droege, J.A. Royle y C. A. Langtimm. 2002. Estimating site occupancy rates when detection probabilities are less than one. *Ecology* 83: 2248-2255.
- MacKenzie, D. I. y J. D. Nichols. 2004. Occupancy as a surrogate for abundance estimation. *Animal Biodiversity and Conservation* 27: 461-467.
- MacKenzie, D.I. y J.A. Royle. 2005. Designing occupancy studies: general advice and allocating survey effort. *Journal of Applied Ecology* 42: 1105-1114.
- Magurran, A. 1988. Ecological diversity and its measurement. Princeton University Press, Nueva Jersey, E.U.A.
- May, C. y R.J. Gutiérrez. 2002. Habitat associations of Mexican spotted owl nest and roost sites in Central Arizona. *Wilson Bull.* 114: 457-466.
- Meffe, G. K. y C. R. Carroll. 1997. *Principles of Conservation Biology*. Sinauer Associates, Inc, Sunderland, MA. E.U.A.
- Moilanen, A. y I. Hanski 1998. Metapopulation dynamics: effects of habitat quality and landscape structure. *Ecology* 79: 2503-2515.
- Mosher, J.A., K. Titus y M.R. Fuller. 1987. Habitat sampling measurement and evaluation. Pp. 91-97. En: B.A. Pendleton, A.B. Millsap, W.K.Cline, y M.D. Bird. (Eds), Raptor Management Techniques Manual. National Wildlife Federation. Washington, D.C. E.U.A.
- Myers, N., R.A. Mittermeier, C.G. Mittermeier, A.B. da Fonseca y J. Kent, 2000. Biodiversity hotspots for conservation priorities. *Nature* 403: 853-858.
- Newton, I.1979. Population Ecology of Raptors. Poyser, Berkhamsted.
- Newton, I. 1998. Population limitation in birds. Academic Press. Londres, Inglaterra.
- Pagano, M. y K. Gauvreau. 1993. Principles of biostatistics. Duxbury Press. Belmont, California
- Pulliam, H. R. 1988. Sources, sinks, and population regulation. American Naturalist 132: 652 661

- Quinn, G. P., y M. J. Keough. 2002. Experimental Design and Data Analysis for Biologists. Cambridge University Press, New York, E.U.A. 537p.
- Ralph, C.J., G.R. Geupel, P. Pyle, T.E. Martin, D.F. DeSante, y B. Millán. 1996. Manual de métodos de campo para el monitoreo de aves terrestres. General Technical Report. PSW GTR-159. Department of Agriculture, Forest Service, Pacific Southwest Research Station. Albany, California, E.U.A.
- Reyes Martínez, Y.P. 2008. Caracterización a múltiples escalas espaciales de dormideros del zopilote rey, *Sarcoramphus papa*, en el sur de la península de Yucatán. Tesis de Maestría. El Colegio de la Frontera Sur. 35 p.
- Rey Benayas, J.M. 2009. La rareza de las especies. *Investigación y Ciencia*. Alcalá, España.
- Ricklefs, R, y D. Schluter. 1993. Species diversity in ecological communities (Historical and Geographical perspectives). Edit. The University of Chicago. Chicago. 416 p.
- Rodríguez, R., J.A. Donazar, y F. Hiraldo. 1998. Raptors as indicators of environmental change in the scrub habitat of Baja California Sur, México. *Conservation Biology* 12: 921-925.
- Röhe, F. y A. Pinassi. 2008. Barred forest falcon (*Micrastur ruficollis*) predation on relatively large prey. *The Wilson Journal of Ornithology* 120: 228–230.
- Rhodes, J., J. Callaghan, C. McAlpine y C. de Jong. 2008. Regional variation in habitat–occupancy thresholds: a warning for conservation planning. *Journal of Applied Ecology 45*: 549-557.
- Roth, T., W. Veeter y S. Lima. 2008. Spatial ecology of wintering Accipiter hawks: home range, habitat use, and the influence of bird feeders. *The Condor* 110: 260-268.
- Rzedowski, J. 2006. Vegetación de México. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad. México, D.F., México.

- Sall, J., L. Creighton y A. Lehman. 2005. JMP Start Statistics: A Guide to Statistics and Data Analysis Using JMP and JMP IN Software, 3era edición. Thompson Learning, Belmont, Ca.
- Sánchez Zapata, J.A. y J.F. Calvo. 1999. Raptor distribution in relation to landscape composition in semi-arid Mediterranean habitats. *Journal of Applied Ecology* 36: 254-262.
- 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.
- Schoener, T.W. 1968. Sizes of feeding territories among birds. *Ecology* 49: 123-141.
- Sergio, F. y I. Newton. 2003. Occupancy as a measure of territory quality. *Journal of Animal Ecology* 72: 857-865.
- Sergio, F., T. Caro, D. Brown, B. Clucas, J. Hunter, J.Ketchum, K. McHugh y F. Hiraldo. 2008. Top predators as conservation tools: ecological rationale, assumptions, and efficacy. *Annual Review of Ecology Evolution and Systematics* 39: 1-19.
- Simberloff, D. 1994. Habitat fragmentation and population extinction of birds. *Ibis* 127: 105-111.
- Smith, D.G. y R. Gilbert. 1984. Eastern Screech Owl home range and use of suburban habitats in southern Connecticut. *Journal of Field Ornithologist* 55: 322-329.
- Sodhi, N. S., M.C. Posa, M. Lee y N. Warkentin. 2008. Effects of disturbance or loss of tropical rainforest on birds. *The Auk* 125: 511-519.
- Temple, S. 2001. Studies on raptor populations: contributions to theory and conservation. En: D.R. McCullough y R.H. Barrett (Eds.), Wildlife Populations. Elsevier Science Publishers. Ltd. Londres, Inglaterra.
- Thiollay, J.M. 1984. Raptor community structure of a primary rain forest in French Guiana and effect of human hunting pressure. *Journal of Raptor Research* 18: 117-122.

- Thiollay, J. M. 1989. Area requirements for the conservation of rainforest raptors and game birds in French Guiana. *Conservation Biology* 31: 128-137.
- Thiollay, J.M. 1996. Distributional patterns of raptors along altitudinal gradients in the northern Andes and effects of forest fragmentation. *Journal of Tropical Ecology* 12: 535-560.
- Thiollay, J.M. 1997. Disturbance, selective logging and bird diversity: a Neotropical forest study. *Biodiversity and Conservation* 6: 1155-1173.
- Thiollay, J.M. 2007. Raptor communities in French Guiana: distribution, habitat selection, and conservation. *Journal of Raptor Research* 41: 90-105.
- Thorstrom R., J. Ramos y J. Castillo.2000. Breeding biology and behavior of the collared forest falcon (*Micrastur semitorquatus*) in Guatemala. *Ornitología Neotropical* 11:1-12.
- Vázquez, J.R., P.L. Enríquez y J.L. Rangel Salazar. 2009. Diversidad de aves rapaces diurnas en la Reserva de la Biosfera Selva el Ocote, Chiapas, México. *Revista Mexicana de Biodiversidad* 80: 203-209.
- Vásquez, M. A., y I. March. 1996. Conservación y Desarrollo Sustentable en la Selva El Ocote, Chiapas. Pp. 421 ECOSUR, San Cristóbal de las Casas, Chiapas. México. Publicaciones ECOSUR.
- Vrezec, A y D. Tome. 2004. Altitudinal segregation between Ural owl *Strix uralensis* and Tawny owl *Strix aluco*: evidence for competitive exclusion in raptorial birds. *Bird Study* 51: 264-269.
- Whitacre, D., L. Jones y J. Sutter. 1992. Censos de aves rapaces y de otras aves en el bosque tropical: Mejoras hechas a la metodología. Pp. 43-56. En: Reporte de avance V. 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. D. Whitacre y R. Thorstrom (Eds.).The Peregrine Fund, Inc., E.U.A.

- Wiens, J.A. 2000. Ecological heterogeneity: an ontogeny of concepts and approaches Pp: 9-31. En: M.J. Hutchings, E.A. John y A.J. Stewart (Eds.), The ecological consequences of environmental heterogeneity. British Ecological Society. Blackwell Science, Inglaterra.
- Wightman, C. y M. Fuller. 2006. Influence of habitat heterogeneity on distribution, occupancy patterns, and productivity of breeding peregrine falcons in Central West Greenland. *The Condor* 108: 270-281.
- Zar, J.H. 1996. Biostatistical analysis. 3era. Edición. Editorial Prentice Hall, Nueva Jersey. E.U.A.

# APÉNDICE 1.-

Descripción de variables del paisaje (en hectáreas) dentro del cuadrante:

BTPdc- Tamaño del Bosque Tropical Perennifolio con dosel cerrado

BTPda.- Tamaño Bosque Tropical Perennifolio con dosel abierto

TAD.- Tamaño Área Deforestada dentro del cuadrante

TAA.- Tamaño Área de Acahual dentro del cuadrante

TAI.- Tamaño Áreas Inundadas dentro del cuadrante

Patrones de Bosque Tropical Perennifolio (BTP):

METP.- Media del tamaño de parches de BTP dentro del cuadrante (ha).

NUMP.- Número de parches de BTP dentro del cuadrante.

BORDE.- Densidad del borde (la cantidad de borde entre parches de BTP y otros tipos de ambientes dividido entre el área total de BTP dentro del cuadrante.