



**INSTITUTO POLITÉCNICO NACIONAL**

**Centro Interdisciplinario de Investigación para el Desarrollo  
Integral Regional, Unidad Oaxaca**

---

---

**Maestría en Ciencias en Conservación y  
Aprovechamiento de Recursos Naturales  
(Biodiversidad Del Neotrópico)**

**Monitoreo acústico y presencia de la chara enana (*Cyanolyca nana*): el  
papel de reservas comunales en la conservación de la biodiversidad**

**T E S I S  
QUE PARA OBTENER EL GRADO DE:  
MAESTRO EN CIENCIAS**

**PRESENTA:  
BIOL. ROBERTO GABRIEL BERLIO LÓPEZ**

**DIRECTORES:  
DR. JOSÉ ROBERTO SOSA LÓPEZ  
DR. JOHN NEWHALL WILLIAMS**

**Santa Cruz Xoxocotlán, Oaxaca, México enero 2018**



SIP-14-BIS

# INSTITUTO POLITÉCNICO NACIONAL SECRETARÍA DE INVESTIGACIÓN Y POSGRADO

## ACTA DE REVISIÓN DE TESIS

En la Ciudad de Oaxaca de Juárez siendo las 13:16 horas del día 07 del mes de septiembre del 2017 se reunieron los miembros de la Comisión Revisora de la Tesis, designada por el Colegio de Profesores de Estudios de Posgrado e Investigación de CIIDIR-Oxaca para examinar la tesis titulada:

Monitoreo acústico y presencia de la chara enana (*Cyanolyca nana*): el papel de reservas comunales en la conservación de la biodiversidad

Presentada por el alumno:

Berlio	López							
Apellido paterno	Apellido materno							
Nombre(s)								
Roberto Gabriel	Con registro: <table border="1" style="display: inline-table; border-collapse: collapse;"> <tr> <td style="padding: 2px 5px;">B</td> <td style="padding: 2px 5px;">1</td> <td style="padding: 2px 5px;">5</td> <td style="padding: 2px 5px;">0</td> <td style="padding: 2px 5px;">5</td> <td style="padding: 2px 5px;">2</td> <td style="padding: 2px 5px;">4</td> </tr> </table>	B	1	5	0	5	2	4
B	1	5	0	5	2	4		

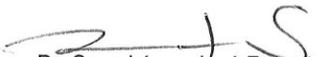
aspirante de:

Maestría en Ciencias en Conservación y Aprovechamiento de Recursos Naturales

Después de intercambiar opiniones los miembros de la Comisión manifestaron **APROBAR LA TESIS** en virtud de que satisface los requisitos señalados por las disposiciones reglamentarias vigentes.

### LA COMISIÓN REVISORA

Directores de tesis

  
Dr. Sosa López José Roberto

  
Dr. Williams Newhall John

  
Dr. Santos Moreno José Antonio

  
Dr. Ros Mattheias

  
Dr. Fernández Ramos Gabriel



PRESIDENTE DEL COLEGIO DE PROFESORES

  
Dr. Belmonte Jiménez Salvador Isidro

CENTRO INTERDISCIPLINARIO  
DE INVESTIGACIÓN PARA EL  
DESARROLLO INTEGRAL REGIONAL  
C.I.I.D.I.R.  
UNIDAD OAXACA  
I.P.N.



**INSTITUTO POLITÉCNICO NACIONAL**  
**SECRETARÍA DE INVESTIGACIÓN Y POSGRADO**

**CARTA CESIÓN DE DERECHOS**

En la Ciudad de México, D.F. el día 12 del mes de diciembre del año 2017, el (la) que suscribe BERLIO LÓPEZ ROBERTO GABRIEL alumno(a) del Programa de MAESTRÍA EN CIENCIAS EN CONSERVACIÓN Y APROVECHAMIENTO DE RECURSOS NATURALES, con número de registro B150524, adscrito(a) al **Centro Interdisciplinario de Investigación para el Desarrollo Integral Regional, Unidad Oaxaca**, manifiesto(a) que es el (la) autor(a) intelectual del presente trabajo de Tesis bajo la dirección del (de la, de los) **Dres. José Roberto Sosa López y John Newhall Williams** y cede los derechos del trabajo titulado **“Monitoreo acústico y presencia de la chara enana (*Cyanolyca nana*): el papel de reservas comunales en la conservación de la biodiversidad”**, al Instituto Politécnico Nacional para su difusión, con fines académicos y de investigación.

Los usuarios de la información no deben reproducir el contenido textual, gráficas o datos del trabajo sin el permiso expreso del (de la) autor(a) y/o director(es) del trabajo. Este puede ser obtenido escribiendo a las siguientes direcciones [posgradoox@hotmail.com](mailto:posgradoox@hotmail.com) ó [robertogblpz@gmail.com](mailto:robertogblpz@gmail.com). Si el permiso se otorga, el usuario deberá dar el agradecimiento correspondiente y citar la fuente del mismo.

BERLIO LÓPEZ ROBERTO GABRIEL

Nombre y firma del alumno(a)



CENTRO INTERDISCIPLINARIO  
DE INVESTIGACIÓN PARA EL  
DESARROLLO INTEGRAL REGIONAL  
C.I.I.D.I.R.  
UNIDAD OAXACA  
I.P.N.

## Resumen

El monitoreo de especies restringidas a ecosistemas específicos es crucial para entender la ecología, uso del hábitat y los factores que afectan la distribución de sus poblaciones. En este estudio realicé un monitoreo de una población de Chara Enana (*Cyanolyca nana*) localizada en la Reserva Comunal de San Pablo Etna en el estado de Oaxaca. La Chara Enana es endémica a la Sierra Norte y se encuentra bajo la categoría de vulnerable por la Lista Roja de Especies de la IUCN. El objetivo principal fue evaluar la ocupación de la Chara Enana en relación a las características del hábitat y patrones de co-ocurrencia con tres especies de aves de la región. Primero, exploré la asociación entre las características del hábitat y la probabilidad de ocupación de la Chara Enana. Posteriormente, analicé los patrones de co-ocurrencia de la Chara Enana con la Chara Crestada (*Cyanocitta stelleri*), la Chara de Collar (*Aphelocoma woodhouseii*) y la Matraca Barrada (*Campylorhynchus megalopterus*). Los resultados obtenidos mostraron que la Chara Enana se encuentra restringida a las zonas altas de la reserva, entre los 2800 y 3100 msnm. A estas altitudes, su ocupación aumenta en sitios donde las especies de árboles dominantes pertenecen a géneros como *Litsea*, *Arbutus*, *Abies*, *Alnus*, *Buddleja* y a otras especies no identificadas, principalmente en cañadas, con una alta densidad de bromelias, y en donde la cobertura arbórea se mantiene constante a lo largo del año. La Chara Crestada se distribuyó ampliamente a lo largo de la reserva, entre los 1949 y 3100 msnm. No obstante, su ocupación no varió en relación al hábitat. La Matraca Barrada se distribuyó ampliamente a lo largo de la reserva, entre los 1860 y 3100 msnm. No obstante, su ocupación no varió en relación al hábitat. Los resultados obtenidos mostraron que la Chara de Collar se encuentra restringida a las zonas bajas de la reserva, entre los 1860 y 2300 msnm. A estas altitudes, su ocupación aumentó en sitios caracterizados por bosque de *Quercus* y en donde la cobertura arbórea es más variable a lo largo del año. Los resultados sugieren que la Chara Enana y la Chara de Collar presentan un patrón de ocupación especialista y se distribuyeron de forma excluyente en dos intervalos altitudinales de la Reserva Comunal de San Pablo Etna. Por otro lado, la Chara Crestada y la Matraca Barrada presentan un patrón de ocupación generalista y se registraron en la mayoría de los sitios muestreados a lo largo del año. El análisis de co-ocurrencia mostró que la probabilidad de que la Chara Enana co-ocurra con la Chara Crestada o la Matraca Barrada fue media, sugiriendo una ligera tendencia al agrupamiento. Por el contrario la probabilidad de co-ocurrencia de la Chara Enana con la Chara de Collar fue nula, sugiriendo una tendencia a la evasión. Los resultados de este estudio pueden ser aplicados para mejorar las estrategias de conservación, al identificar los intervalos altitudinales y las preferencias de hábitat de especies clave como la Chara Enana, y minimizar el impacto negativo de las actividades locales sobre dichas especies. Del mismo modo, los resultados contribuyen con información que podría ayudar a identificar áreas potenciales de conservación adicionales para estas especies en otras zonas de la Sierra Norte de Oaxaca.

## Abstract

The monitoring of threatened and endangered species, as well as of those with limited ranges or restricted to specific ecosystems is crucial for understanding the ecology, habitat use, and other factors that may affect their populations. In this study, we used acoustic recorders to monitor and evaluate habitat use by a population of dwarf jay (*Cyanolyca nana*) located in the Communal Reserve of San Pablo Etla, in the state of Oaxaca. This species is endemic to the Sierra Norte and is categorized as vulnerable on the IUCN's Red List of Species. The main objective of this study was to evaluate the occupancy of the dwarf jay in relation to the habitat characteristics and patterns of co-occurrence with three species of birds of the region. First, we explored the association between habitat characteristics and the probability of occupancy by the dwarf jay using species occupancy models. Subsequently, we analyzed the patterns of co-occurrence of the dwarf jay with Steller's jay (*Cyanocitta stelleri*), Woodhouse's scrub jay (*Aphelocoma woodhouseii*) and Gray-barred wren (*Campylorhynchus megalopterus*). The results obtained showed that the dwarf jay appears to be restricted to the upper elevations of the reserve, between 2800 to 3100 meters above sea level. At these altitudes, the dwarf jay's occupancy increases in places where the dominant tree species belong to genera such as *Litsea*, *Arbutus*, *Abies*, *Alnus*, *Buddleja* and to other unidentified species, mainly in around streams and drainages with a high density of bromeliads, and where the tree cover remains constant throughout the year. The Steller's jay was widely distributed throughout the reserve, between 1949 and 3100 masl. However, its occupancy did not vary in relation to habitat variables. The Gray-barred wren was also widely distributed throughout the reserve, between 1860 and 3100 masl, and its occupancy likewise did not vary in relation to habitat variables. Our results showed that the Woodhouse's scrub jay appeared to be restricted to low-lying areas of the reserve, between 1860 and 2300 masl. At these altitudes, its occupancy increased in sites characterized by *Quercus* in forests where tree cover is more variable throughout the year because of deciduousness. The results suggest that the dwarf jay and the Woodhouse's scrub jay show patterns of occupancy consistent with habitat specialists, and that they are distributed in non-overlapping altitudinal ranges. By contrast, the Steller's jay and Gray-barred wren showed patterns of occupancy consistent with being habitat generalists with distributions that spanned the majority of the sites sampled throughout the year. The co-occurrence analysis showed that the probability of the dwarf jay co-occurring with the Steller's jay or the Gray-barred wren was intermediate, with a slight tendency toward aggregation. By contrast, the probability of co-occurrence of the dwarf jay with the Woodhouse's scrub jay was null, suggesting a tendency to avoidance. The results of this study can be applied toward improving conservation strategies by identifying the elevation ranges and habitat preferences of key species like the dwarf jay so that managers can minimize the impact of local activities that negatively impact such species. Likewise, our findings can contribute with information that could help identify additional potential conservation areas for these species in other areas of the Sierra Norte of Oaxaca.

## ÍNDICE

<b>Introducción .....</b>	<b>1</b>
<b>Antecedentes.....</b>	<b>4</b>
Monitoreo Acústico .....	4
Áreas Destinadas Voluntariamente a la Conservación .....	4
Modelos de ocupación .....	5
<b>Métodos.....</b>	<b>6</b>
Área de estudio .....	6
Especies de estudio .....	7
Monitoreo acústico .....	8
Selección de sitios de muestreo.....	10
Análisis de grabaciones.....	11
Caracterización del hábitat .....	11
Análisis estadísticos.....	14
<b>Resultados .....</b>	<b>19</b>
Modelos de ocupación.....	20
Co-ocurrencia de especies.....	30
<b>Discusión.....</b>	<b>36</b>
Modelos de ocupación.....	36
Co-ocurrencia de especies.....	39
Implicaciones de conservación y manejo.....	42
<b>Conclusiones .....</b>	<b>43</b>
<b>Bibliografía .....</b>	<b>44</b>

## ÍNDICE DE FIGURAS

<b>Figura 1.</b> Mapa de la Reserva Comunal de San Pablo Etla, Oaxaca. Para seleccionar los sitios de muestreo, el área de estudio se dividió en 107 cuadrantes de 500 m <sup>2</sup> y se eligieron 20 sitios al azar. Los cuadros en gris indican los sitios seleccionados al azar para la ubicación de las 20 grabadoras de sonido autónomas. ....	10
<b>Figura 2.</b> Ubicación altitudinal de las 20 grabadoras de sonido autónomas en los sitios seleccionados al azar en la Reserva Comunal de San Pablo Etla, Oaxaca.....	11
<b>Figura 3.</b> Ejemplo de la inspección visual y registro de anotaciones para las cuatro especies en el Programa Syrinx PC. La figura muestra un ejemplo de la configuración establecida para realizar la revisión visual y auditiva de las grabaciones. La ventana principal, al fondo de la imagen, representa el espectrograma de la grabación realizada por la grabadora 7 el mes de abril de 2017. Las cuatro ventanas ubicadas a la derecha de la imagen muestran, en orden descendente, ejemplos de las vocalizaciones tres de las cuatro especies bajo estudio y de lado izquierdo una ventana que amplifica la parte del espectrograma seleccionado. ....	12
<b>Figura 4.</b> Esquema de los sitios donde se caracterizó el hábitat. En la imagen el triángulo indica la posición de la grabadora. Los círculos indican la ubicación hipotética de las parcelas; cuatro de las cinco parcelas fueron seleccionadas al azar, excepto la parcela central. La distancia de las parcelas circundantes a la parcela central es de 30m y el radio de las parcelas es de 10 m.....	13
<b>Figura 5.</b> Simulación de la probabilidad de ocupación y error estándar (EE) asociado a la estimación para datos de la Chara Enana, la Chara Crestada, la Matraca Barrada y la Chara de Collar. Las gráficas muestran (a) la probabilidad de ocupación observada, (b) el error estándar observado, (c) la probabilidad de ocupación estimada y (d) error estándar estimado en función del número acumulado de muestreos. Los valores de estimación se calcularon mediante bootstrap con 500 repeticiones para cada uno de los 10 muestreos (Mackenzie et al. 2002).....	16
<b>Figura 6.</b> Gráfica de sedimentación generada por el PCA y componentes seleccionados (Autovalor < 1). ....	17
<b>Figura 7.</b> Detecciones de la Chara Enana, la Chara Crestada, la Matraca Barrada y la Chara de Collar en la Reserva Comunal de San Pablo Etla. Los números sobre las barras indican el número de registros por muestreo por especie. ....	19
<b>Figura 8.</b> Relación entre la probabilidad de ocupación y el Componente principal 2 para la Chara Enana. Los bigotes indican el error estándar. ....	21
<b>Figura 9.</b> Relación entre la probabilidad de ocupación y a) la altitud, b) el valor de importancia de otras especies arbóreas no identificadas, c) la densidad de bromelias y d) la diferencia de cobertura en lluvias y secas, para la Chara Enana. ....	22
<b>Figura 10.</b> Relación entre la probabilidad de ocupación y el Componente principal 2 para la Chara Crestada. Los bigotes indican el error estándar. ....	24
<b>Figura 11.</b> Relación entre la probabilidad de ocupación y a) la altitud, b) el valor de importancia de otras especies arbóreas no identificadas, c) la densidad de bromelias y d) la diferencia de cobertura en lluvias y secas, para la Chara Crestada.....	26
<b>Figura 12.</b> Relación entre la probabilidad de ocupación y a) el componente principal 1 y b) el componente principal 2, para la Chara de Collar. Los bigotes indican error estándar. ....	27

**Figura 13.** Relación entre la probabilidad de ocupación y a) el valor de importancia del género *Pinus*, b) el valor de importancia del género *Quercus* y c) la altura de los árboles, para la Chara de Collar. ....28

**Figura 14.** Relación entre la probabilidad de ocupación y el componente principal 1 para la Matraca Barrada. Los bigotes indican el error estándar. ....30

**Figura 15.** Relación entre la probabilidad de ocupación y a) Altura de árboles, b) Densidad de bromelias y c) Diferencia de cobertura, para la Chara de Collar. ....31

**Figura 16.** Distribución altitudinal de la Chara Enana, la Chara Crestada, la Chara de Collar y la Matraca Barrada en la Reserva Comunal de San Pablo Etlá. Las líneas de tendencia se presentan a manera de guía para la interpretación de la figura .....32

## ÍNDICE DE TABLAS

<b>Tabla 1.</b> Fechas, duración y número de grabadoras por muestreo. ....	9
<b>Tabla 2.</b> Matriz de correlaciones de las siete co-variables utilizadas en la modelación: altitud (msnm), V.I.=Valor de Importancia de Pinus, Quercus y Otras sp., ALTARB=altura de árboles, DBROLLU = densidad de bromelias en lluvias y DIFCOB= diferencia de la cobertura entre lluvias y secas.....	18
<b>Tabla 3.</b> Resultado del Análisis de Componentes Principales. Se muestra las cargas de los dos componentes principales que resumen las siete variables del hábitat. Los eigenvalores y el porcentaje de variación explicada son presentados para cada componente. Las cargas de las variables para cada componente son resaltadas en negritas. ....	19
<b>Tabla 4.</b> Modelos de ocupación de una temporada de la Chara Enana ( <i>Cyanolyca nana</i> ). La tabla incluye información sobre el número de parámetros del modelo (#Parámetros), el valor del Criterio de Información de Akaike (AIC), la diferencia entre el valor de AIC del mejor modelo ( $\Delta$ AIC) y valor del peso de AIC del modelo (peso de AIC).....	21
<b>Tabla 5.</b> Modelos de ocupación de una temporada de la Chara Crestada ( <i>Cyanocitta stelleri</i> ). La tabla incluye información sobre el número de parámetros del modelo (#Parámetros), el valor del Criterio de Información de Akaike (AIC), la diferencia entre el valor de AIC del mejor modelo ( $\Delta$ AIC) y valor del peso de AIC del modelo (peso de AIC). ....	23
<b>Tabla 6.</b> Modelos de ocupación de una temporada de la Chara de Collar ( <i>Aphelocoma woodhouseii</i> ). La tabla incluye información sobre el número de parámetros del modelo (#Parámetros), el valor del Criterio de Información de Akaike (AIC), la diferencia entre el valor de AIC del mejor modelo ( $\Delta$ AIC) y valor del peso de AIC del modelo (peso de AIC). ....	24
<b>Tabla 7.</b> Modelos de ocupación de una temporada de la Matraca Barrada. La tabla incluye información sobre el número de parámetros del modelo (#Parámetros), el valor del Criterio de Información de Akaike (AIC), la diferencia entre el valor de AIC del mejor modelo ( $\Delta$ AIC) y valor del peso de AIC del modelo (peso de AIC). ....	25
<b>Tabla 8.</b> Modelos de co-ocurrencia de una temporada de la Chara Enana con la Chara Crestada en la Reserva Comunal de San Pablo Etla. La tabla incluye información sobre la probabilidad de ocupación de la Chara Enana, dado que la Chara Crestada este presente ( $\Psi$ BA) o ausente ( $\Psi$ Ba) en un sitio, así como la Probabilidad de que las dos especies estén presentes en un sitio ( $\Psi$ AB).....	33
<b>Tabla 9.</b> Modelos de co-ocurrencia de una temporada de la Chara Enana con la Chara de Collar en la Reserva Comunal de San Pablo Etla. La tabla incluye información sobre la probabilidad de ocupación de la Chara Enana, dado que la Chara de Collar este presente ( $\Psi$ BA) o ausente ( $\Psi$ Ba) en un sitio, así como la Probabilidad de que las dos especies estén presentes en un sitio ( $\Psi$ AB). ....	34
<b>Tabla 10.</b> Modelos de co-ocurrencia de una temporada de la Chara Enana con la Matraca Barrada en la Reserva Comunal de San Pablo Etla. La tabla incluye información sobre la probabilidad de ocupación de la Chara Enana, dado que la Matraca Barrada este presente ( $\Psi$ BA) o ausente ( $\Psi$ Ba) en un sitio, así como la Probabilidad de que las dos especies estén presentes en un sitio ( $\Psi$ AB).....	35

## ÍNDICE DE ANEXOS

<b>Anexo 1.</b> Historias de detección de la Chara Enana ( <i>Cyanolyca nana</i> ) en la Reserva Comunal de San Pablo Etlá. Se muestran las detecciones (1) y no detecciones (0) para cada sitio de muestreo. ....	53
<b>Anexo 2.</b> Historias de detección de la Chara Crestada ( <i>Cyanocitta stelleri</i> ) en la Reserva Comunal de San Pablo Etlá. Se muestran las detecciones (1) y no detecciones (0) para cada sitio de muestreo. ....	54
<b>Anexo 3.</b> Historias de detección de la Chara de Collar ( <i>Aphelocoma woodhouseii sumichrasti</i> ) en la Reserva Comunal de San Pablo Etlá. Se muestran las detecciones (1) y no detecciones (0) para cada sitio de muestreo. ....	55
<b>Anexo 4.</b> Historias de detección de la Matraca Barrada ( <i>Campylorhynchus megalopterus</i> ) en la Reserva Comunal de San Pablo Etlá. Se muestran las detecciones (1) y no detecciones (0) para cada sitio de muestreo. ....	56
<b>Anexo 5.</b> Simulación con datos de 10 muestreos de la Chara Enana. Probabilidad de ocupación y error estándar (EE) observados y Probabilidad de ocupación y error estándar (EE) estimados a partir de 500 réplicas de bootstrap. ....	57
<b>Anexo 6.</b> Simulación con datos de 10 muestreos de la Chara Crestada. Probabilidad de ocupación y error estándar (EE) observados y Probabilidad de ocupación y error estándar (EE) estimados a partir de 500 réplicas de bootstrap. ....	58
<b>Anexo 7.</b> Simulación con datos de 10 muestreos de la Chara de Collar. Probabilidad de ocupación y error estándar (EE) observados y Probabilidad de ocupación y error estándar (EE) estimados a partir de 500 réplicas de bootstrap. ....	59
<b>Anexo 8.</b> Simulación con datos de 10 muestreos de la Matraca Barrada. Probabilidad de ocupación y error estándar (EE) observados y Probabilidad de ocupación y error estándar (EE) estimados a partir de 500 réplicas de bootstrap. ....	60
<b>Anexo 9.</b> Variables de la vegetación utilizadas para modelar la probabilidad de ocupación de la Chara Enana, la Chara Crestada, la Chara de Collar y la Matraca Barrada en la Reserva Comunal de San Pablo Etlá, V. I.=valor de importancia del género. ....	61
<b>Anexo 10.</b> Horas de muestreo por sitio utilizadas para modelar la probabilidad de detección de la Chara Enana, la Chara Crestada, la Chara de Collar y la Matraca Barrada en la Reserva Comunal de San Pablo Etlá. ....	62
<b>Anexo 11.</b> Días de lluvia por sitio utilizados para modelar la probabilidad de detección de la Chara Enana, la Chara Crestada, la Chara de Collar y la Matraca Barrada en la Reserva Comunal de San Pablo Etlá. ....	63

## **AGRADECIMIENTOS**

### **Directores:**

Dr. J. Roberto Sosa López  
Dr. John N. Williams

### **Comité:**

Dr. Matthias Rös  
Dr. J. Antonio Santos Moreno

### **Biólogos:**

Nydia Nicté Díaz Bernal  
Orlando González Trejo  
Citlali Perez Díaz  
Víctor Hugo Vargas Herrera  
Israel Gomez Diaz  
Mariela López Antonio  
Miguel Angel Crespo Gómez  
Wiliam Ku Peralta  
Daniel Ruíz Contreras

### **Financiamiento:**

Al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACYT) por la beca para realizar mis estudios de maestría durante el periodo Septiembre 2015 – Julio de 2017 y por el apoyo recibido mediante el proyecto de Ciencia Básica CONACYT-SEP número 250910 otorgado al Dr. José Roberto Sosa López. También agradezco al Instituto Politécnico Nacional por la Beca Tesis de Maestría del Periodo 2018.

### **Familia:**

A mis padres y hermanos por estar conmigo siempre

### **Amigos:**

Sebastián, Sean, Geneva, Alfonsina (Ponchis), Nydia, Orlando (Chara), Karen, Miguel, Eli, y Emily por los buenos momentos juntos

### **Especialmente:**

Lisa Runkler por tu apoyo, comprensión, tolerancia y cariño incondicional

## DEDICATORIA

*A las aves por ser mi mayor inspiración.*

“If a bird sings in the forest, but the investigator fails to detect  
it, is the forest occupied?”

—*Evan Cooch*

## Introducción

El monitoreo de vida silvestre es esencial para entender patrones de distribución, estimar abundancia, y evaluar tendencias de cambio poblacional a lo largo del tiempo y espacio (Bailey y Adams 2005, Klingbeil y Willig 2015). Sin embargo, la evaluación de la biodiversidad representa uno de los mayores retos en ecología y biología de la conservación debido al aumento de la pérdida de biodiversidad y fragmentación del hábitat durante las últimas décadas (Becker *et al.* 2005, Bredemeier *et al.* 2007, Sueur *et al.* 2008, Obrist *et al.* 2010, Depraetere *et al.* 2012). Lo que ha conducido a implementar nuevos métodos que permiten la obtención de datos precisos y de tendencia a largo plazo sobre las poblaciones silvestres (Tegeler *et al.* 2012, Sanders y Mennill 2014). La efectividad de los métodos de monitoreo influye directamente en la evaluación de las interacciones con otras especies, el impacto de la actividad humana y los cambios ambientales sobre las poblaciones silvestres (Marsh y Trenham 2008, Brandes 2008, Dirzo *et al.* 2014). La colecta de datos confiables en los métodos de monitoreo permite entender mejor el estado de conservación de las especies y gestionar las tareas más efectivas para la conservación y manejo de la biodiversidad (Frommolt *et al.* 2008, Haughland *et al.* 2010).

Una opción de un método que permite coleccionar datos precisos y de tendencia a largo plazo es el monitoreo acústico, el cual a diferencia de otros métodos como el uso de redes de niebla, no es invasivo, tiene una alta precisión de detección y es aplicable a una amplia variedad de grupos taxonómicos (Bardeli *et al.* 2010). Existen, además, otras ventajas con este método. Por ejemplo, permite realizar muestreos por largos periodos de tiempo y a través de extensas áreas geográficas de manera relativamente sencilla y eficiente, aumenta la detectabilidad de las especies en comparación con métodos tradicionales, por ejemplo puntos de conteo, y aumenta la capacidad para registrar especies raras (Acevedo y Villanueva-Rivera 2006, Bardeli *et al.* 2010, Tegeler *et al.* 2012, Furnas y Callas 2015, Campos-Cerqueira y Aide 2016). Una ventaja adicional al usar herramientas acústicas en el monitoreo de vida silvestre es la capacidad de automatizar y sincronizar múltiples grabadoras de sonidos en campo, disminuyendo la probabilidad de registrar dos veces al mismo individuo y mejorando las comparaciones entre sitios (Klingbeil y Willig 2015).

A nivel internacional, los estudios que emplean monitoreo acústico han tenido su mayor auge en aves. Estos estudios han permitido realizar evaluaciones sobre la riqueza y diversidad de especies, determinar las características ecológicas que influyen en la dinámica acústica del paisaje y sus patrones espacio temporales a diferentes escalas, y evaluar el impacto antropogénico sobre la conducta vocal de las aves (e.g., Slabbekoorn y Peet 2003, Tegeler *et al.* 2021, Towesy *et al.* 2014, Sueur *et al.* 2014). Particularmente, los estudios que describen la relación animal-hábitat a partir de la bioacústica se han enfocado en determinar la distribución de especies amenazadas y evaluar la efectividad de modelos autónomos para su detección, evaluar el efecto de la actividad

humana sobre la riqueza y ocupación de especies y su relación con características del hábitat, y evaluar la relación entre los patrones de actividad vocal de las especies con características del hábitat y comparar la efectividad del método de detección acústica (e. g., Yates y Muzika 2006, Márquez *et al* 2008, Ospina *et al.* 2013 Alvarez-Berrios *et al.* 2016., Campos-Cerqueira y Aide 2016). En México, la aplicación del monitoreo acústico se ha limitado a pocos estudios. Estos estudios se han enfocado en la evaluación de la efectividad y utilidad de sistemas de detección acústica para el monitoreo de aves y a documentar la estructura y variación espacial del repertorio vocal en especies de colibríes (González y Ornelas 2009, Celis-Murillo *et al.* 2012, Lara *et al.* 2015). Sin embargo, el uso de esta técnica para evaluar el estado de conservación de las especies de aves en zonas de importancia para la conservación mexicana ha sido especialmente escaso.

Un caso particular de una especie sobre la que es importante evaluar su estado de conservación es la Chara Enana, esta ave es endémica a México y habita en bosques montanos húmedos de *Pinus*, *Pinus-Quercus* y mesófilo de montaña. Se distribuye desde el norte de Oaxaca, centro de Veracruz y el noreste de Hidalgo y Puebla, entre los 1,400 a 3,000 msnm (AOU 1983, Howell y Webb 1995, Martínez-Morales 2009, Chesser *et al.* 2010, BirdLife International 2016 y 2017). Con una ocurrencia calculada en un área extremadamente reducida de 44,800 km<sup>2</sup>, la Chara Enana se encuentra catalogada en peligro de extinción por la norma mexicana NOM-059 (SEMARNAT 2010) y como vulnerable en la Lista Roja de Especies Amenazadas emitida por la Unión Internacional para la Conservación de la Naturaleza (IUCN, por sus siglas en inglés; BirdLife International 2016 y 2017). Esta especie es sensible a la perturbación; la pérdida y fragmentación de su hábitat producto de actividades humanas constituyen las principales amenazas que han conducido a la especie a su disminución local (Hardy 1971, Stotz *et al.* 1996, dos Anjos 2016, BirdLife International 2016 y 2017).

El único sitio protegido por la CONANP que se sobrelapa con la zona de distribución de la Chara Enana es el Parque Nacional Benito Juárez. La IUNC sugiere que este parque ofrece poca protección para la especie y recomienda el establecimiento de sitios adicionales para su conservación y la creación de un programa de monitoreo (BirdLife International 2016). Interesantemente, dentro de la zona de distribución de la Chara Enana también se encuentran varias reservas conocidas como Áreas Destinadas Voluntariamente a la Conservación, las cuales son denominadas por la Comisión Nacional de Áreas Naturales Protegidas (CONANP). Las Áreas Destinadas Voluntariamente a la Conservación representan predios propiedad de las comunidades, ejidos o particulares que tiene como objetivos la conservación de la flora y fauna (CONANP 2016). Sin embargo, y hasta donde tengo conocimiento, no existe un monitoreo sistematizado enfocado a evaluar la población de la Chara Enana en alguna de las Áreas Destinadas Voluntariamente a la Conservación.

El objetivo de este estudio fue utilizar un sistema de monitoreo acústico para evaluar el uso del hábitat de la Chara Enana (*Cyanolyca nana*) en el Área Destinada Voluntariamente a la Conservación de San Pablo ETLA. En la primera parte del estudio evalué la ocupación y probabilidad de detección de la especie. Para detectar la presencia de esta y otras especies, realicé un monitoreo periódico durante un año utilizando 20 sistemas autónomos de grabación de sonidos en un área aproximada de 3000 hectáreas. En cada uno de los sitios de muestreo colecté grabaciones de las vocalizaciones de las especies y caractericé el hábitat. Específicamente, medí seis variables: altitud, densidad, altura y diámetro a la altura del pecho de árboles (DAP), cobertura del dosel y densidad de bromelias. Para evaluar la manera en que la Chara Enana usa el hábitat disponible, analicé la asociación entre el historial de detecciones de la especie y las variables del hábitat usando modelos de ocupación. Adicionalmente, examiné los patrones de co-ocurrencia de la Chara Enana con la Chara Crestada, la Chara de Collar y la Matraca Barrada, bajo dos hipótesis: 1) que la Chara Enana podría tener preferencias de hábitat similares a las de la Chara Crestada y la Matraca Barrada, y posiblemente agruparse con estas dos especies para formar grupos de forrajeo, y por lo tanto que la Chara Crestada y la Matraca Barrada pudieran servir como especies indicadoras de la presencia de la Chara Enana (Hardy 1971, dos Anjos 2016), y 2) que la Chara Enana y la Chara de collar podrían estar compitiendo en los sitios en los que se sobrelapa su distribución, impactando negativamente a las poblaciones de la Chara Enana, debido a su desplazamiento por la Chara de Collar, y a que la porción de bosque que se encuentra en la parte más alta de la montaña podría ser reducida basados en futuros escenarios de cambio climático (Forero-Medina *et al.* 2011, White y Bennett 2015).

El monitoreo de vida silvestre es esencial para entender y mejorar el impacto de los esfuerzos locales de conservación en la diversidad y ecología de las aves, particularmente de especies de importancia para la conservación como las especies endémicas y especies indicadoras del estado de salud de los ecosistemas. Específicamente, este trabajo incrementa nuestro conocimiento sobre las características del hábitat e interacciones potenciales con otras especies que determinan la presencia de la Chara Enana. Los resultados de este estudio ayudarán a mejorar las estrategias de conservación a nivel local, permitiendo a los actores tomar decisiones informadas para el manejo de la reserva contribuyendo a la reducción de la pérdida de la diversidad. Además, contribuirá con información para identificar áreas potenciales para la conservación de estas especies en otras áreas de la Sierra Norte de Oaxaca.

## Antecedentes

### *Monitoreo Acústico*

La aplicación de la bioacústica para el monitoreo de animales que producen sonidos, representa una forma eficiente de dar seguimiento a las poblaciones silvestres para obtener estimaciones confiables de la ocurrencia de especies y, potencialmente, para estimar su abundancia (Blumstein *et al.* 2011, Potamitis *et al.* 2014). La bioacústica es una herramienta útil en el monitoreo de presencia-ausencia de especies raras y amenazadas, como es el caso de la Chara Enana, debido a que puede aumentar nuestro conocimiento sobre el verdadero estado y tendencia de las poblaciones y así facilitar la aplicación de medidas de conservación especie-sitio-específicas (Potamitis *et al.* 2014). La tecnología bioacústica, que incluye el desarrollo de sistemas autónomos de grabación, ha permitido obtener avances significativos en nuestra comprensión de las complejas interacciones entre los animales y sus hábitats (Blumstein *et al.* 2011, Frommolt y Tauchert 2014, Sebastián-González *et al.* 2015, Campos-Cerqueira y Aide 2016). Específicamente, el monitoreo acústico representa un enfoque pasivo que ha permitido aplicar esta tecnología en la detección, reconocimiento, localización y seguimiento, a través del tiempo y espacio, de las especies mediante la identificación de sus vocalizaciones o sonidos sin interferir con su comportamiento (Blumstein *et al.* 2011, Aide *et al.* 2013, Sebastián-González *et al.* 2015, Klingbeil y Willig 2015).

### *Áreas Destinadas Voluntariamente a la Conservación*

La Sierra Norte de Oaxaca forma parte de las AICA's en México, y alberga Áreas Destinadas Voluntariamente a la Conservación (CONANP 2016 y CONABIO 2015), como es el caso particular de la Reserva Comunal La Cruz-Corral de piedra, San Pablo Etla. Estas áreas también son denominadas Áreas Indígenas y Comunales de Conservación (ICCA's, por sus siglas en inglés). Las ICCA's han surgido de manera creativa en diversos contextos culturales, ecológicos e históricos, y brindan la oportunidad de evaluar la eficacia de los esfuerzos de conservación comunitaria (Borrini-Feyerabend *et al.* 2004, Borrini-Feyerabend y Kothari 2008, Martin *et al.* 2011, Elbers 2011). Las comunidades indígenas de la sierra Norte de Oaxaca se caracterizan como ICCA's por presentar un alto nivel de organización interna, autonomía política relativa, por tener instituciones colectivas y sistemas de tenencia de la tierra que contribuyen a la gestión de los recursos resilientes, y por su capacidad de respuesta a los esfuerzos de conservación y desarrollo externos (Martin *et al.* 2011, Borrini-Feyerabend y Kothari 2008). Estas características permiten que las reservas comunales sean capaces de implementar sus propios programas de protección y conservación. De manera que enfrentan los retos que imponen la conservación de la biodiversidad, los ecosistemas naturales y el manejo sustentable de los recursos y servicios que nos brindan (Maass *et al.* 2010, Porter-Bolland *et al.* 2013).

Las áreas de conservación comunales poseen elementos particulares que las caracterizan para la conservación (IUCN / CEESP 2010):

- a) Son pueblos o comunidades que poseen una relación estrecha y profunda con un sitio definido (territorio, área o hábitat).
- b) Los miembros de la comunidad son los principales actores en la toma de decisiones con respecto al sitio, y tienen la autoridad y capacidad de hacer cumplir los reglamentos que gobiernan a las comunidades.
- c) Las decisiones y esfuerzos de la comunidad conducen a la conservación de la biodiversidad, de las funciones ecológicas y los beneficios que brindan las áreas conservadas, y los valores culturales asociados a estas.

Bajo este contexto resulta importante generar información sobre el impacto de los esfuerzos de conservación local para reducir la pérdida de la diversidad de aves, particularmente de especies endémicas y en peligro de extinción como lo es la Chara Enana y la Matraca barrada. Contribuir con información para las AICA's, y en particular para las Áreas Destinadas Voluntariamente a la Conservación en la Sierra Norte de Oaxaca.

#### *Modelos de ocupación*

Los Modelos de Ocupación tienen el objetivo de resolver los problemas de detectabilidad imperfecta en estudios de monitoreo (Bailey y Adams 2005). El término detectabilidad imperfecta se refiere a que un organismo puede estar presente pero no ser detectado o detectable en un sitio de muestreo (MacKenzie *et al.* 2006). Los Modelos de Ocupación generan dos parámetros: ocupación y detectabilidad. Ocupación ( $\Psi$ ) se refiere a la probabilidad de que una especie esté presente en un área de interés (i.e., el sitio de muestreo, parche o unidad de hábitat contiene al menos un individuo de la especie); mientras que el término detectabilidad ( $p$ ) indica la probabilidad de encontrar al menos a un individuo de una especie durante un muestreo, dado que la especie está presente en el área de interés (MacKenzie *et al.* 2006). Específicamente, la ocupación se relaciona con características del sitio (variables del hábitat), mientras que la probabilidad de detección se relaciona con características del muestreo (temporada, observador, y condiciones del clima; Mackenzie *et al.* 2002, Bailey y Adams 2005, Rovero y Spitale 2016). Los Modelos de Ocupación son creados usando medidas de observaciones repetidas en cada uno de los sitios de muestreo a partir de historias de detección. Las historias de detección se refieren a la secuencia de detecciones (1) y no detecciones (0) de la especie focal en los sitios de muestreo (Bailey y Adams 2005, MacKenzie *et al.* 2006).

El Modelo de Ocupación de una-especie, una-temporada propuesto por Mackenzie *et al.* (2002), tiene un conjunto de supuestos que deben cumplirse para el diseño y análisis de estudios en ocupación: 1) el estado de la

ocupación no cambia durante la temporada de muestreo (i. e., los sitios deben mantenerse cerrados a cambios en la ocupación durante el muestreo); 2) la probabilidad de ocupación es constante a través de los sitios, o diferencias en la probabilidad de ocupación pueden ser modeladas con co-variables de sitio (i. e., la probabilidad de ocupación no varía entre los sitios de muestreo o la variación debe ser explicada por co-variables de sitio); 3) la probabilidad de detección es constante a través de todos los sitios y a través de todos los muestreos, o diferencias en la probabilidad de detección pueden ser modeladas con co-variables de muestreo (i. e., la probabilidad de detección no varía entre los sitios y temporadas de muestreo o la variación debe ser explicada por co-variables de muestreo); 4) la detección de las especies y las historias de cada sitio, son independientes.

La co-ocurrencia de especies ha sido estudiada con diferentes métodos analíticos a partir de la aplicación de Modelos nulos (Gotelli 2000), Análisis anidados (Ulrich *et al.* 2009), Análisis de redes (Thébault 2013), Gráficos de distribución (Arita *et al.* 2012), Análisis de causalidad (Sfenthourakis *et al.* 2006) y Modelos de probabilidad (Veech 2013, Mackenzie *et al.* 2004, Waddle *et al.* 2010, Richmond *et al.* 2010), entre otros. Específicamente, los Modelos de probabilidad que incorporan la detectabilidad de las especies, mejoran las estimaciones de co-ocurrencia (e. g. Mackenzie *et al.* 2004, Richmond *et al.* 2010). El análisis de co-ocurrencia de especies propuesto por Mackenzie *et al.* (2004) es un modelo que se extiende del modelo de una-especie, una-temporada (Mackenzie *et al.* 2002). Este modelo es aplicado a datos de presencia-ausencia (1,0) de una temporada para dos especies y sigue los supuestos considerados en el modelo de una-especie, una-temporada propuesto por Mackenzie *et al.* (2002).

## Métodos

### Área de estudio

El estudio se realizó en el Área Destinada Voluntariamente a la Conservación denominada “La Cruz-Corral de Piedra”. La reserva se localiza en la Sierra Norte de Oaxaca en el municipio de San Pablo Etla (96° 46' oeste, 17° 09' norte), en un intervalo altitudinal que va de los 1,500 a 3,300 msnm. La reserva cuenta con una superficie certificada de 2,335 hectáreas (CONANP 2016) y limita al norte con los municipios de San Agustín Etla y Villa de Etla; al sur con Oaxaca de Juárez, San Jacinto Amilpas y Santa María Atzompa; al oriente con San Agustín Etla; al poniente con Guadalupe Etla. Su distancia aproximada a la capital del estado es de 16 kilómetros.

De acuerdo al sistema de clasificación climática de Köppen modificado por García (2004), en el área de estudio se presentan tres climas: semicálido subhúmedo con lluvias en verano, templado subhúmedo con lluvias en verano y semifrío subhúmedo con lluvias en verano. Presenta un rango de temperatura que va de los 5 a los

22 °C y un rango de precipitación que oscila entre los 600 y 1200 milímetros anuales. Los tipos de vegetación que se encuentran en el área son Bosque de *Pinus*, Bosque de *Quercus*, Bosque de *Pinus-Quercus* y Galería Riparia (INEGI 2005, SEDATU 2014, CONANP 2016).

### *Especies de estudio*

En este estudio exploré los patrones de ocupación y co-ocurrencia de cuatro especies: Chara Enana (*Cyanolyca nana*; Du Bus de Gisignies, 1847), Chara Crestada (*Cyanocitta stelleri*; Gmelin, 1788), Chara de Collar (*Aphelocoma woodhouseii*; S. F. Baird, 1858) y Matraca Barrada (*Campylorhynchus megalopterus*; Lafresnaye, 1845). La Chara Enana es un ave pequeña (20-23 cm), de plumaje azul opaco con una máscara negra y garganta blanca azulada, de frente y angosto superciliar azul pálido. Su distribución es restringida, endémica al este de México desde el centro de Veracruz y Puebla hasta el norte de Oaxaca, con registros en el este de Querétaro y norte de Hidalgo (Martínez-Morales 2009, BirdLife International 2016). Habita bosques montanos húmedos de *Pinus*, *Pinus-Quercus*, *Quercus*, y bosque mesófilo de montaña entre los 1600 y 3200 msnm (Hardy 1971, Howell y Webb 1995, Stotz *et al.* 1996, Martínez-Morales 2004, Martínez-Morales 2009). La Chara Enana no se restringe al bosque primario, ya que también frecuenta bosques secundarios y los bordes de los bosques de *Pinus*, siempre y cuando predominen árboles viejos y la cobertura forestal sea alta (más del 70%; Hardy 1971). Esta especie muestra preferencia por el estrato medio y el dosel del bosque, en particular la parte alta del estrato medio y la parte inferior del dosel, en donde invierte el 80% del tiempo de forrajeo (Hardy 1971).

La Chara Crestada es un ave robusta (30-34 cm) de color azul y negro; de amplia distribución, desde Canadá hasta Nicaragua. Es una especie residente en México que se distribuye a lo largo del sistema montañoso de norte a sur de la república, entre los 900 y 3600 msnm (Howell y Webb 1995, Stotz *et al.* 1996). Esta especie habita bosques montanos húmedos y subhúmedos de coníferas, *Pinus-Quercus*, y en el borde de los bosques de *Quercus* (Howell y Webb 1995, Stotz *et al.* 1996). La Chara Crestada es una especie omnívora con hábitos generalistas que forrajea sobre el suelo y no muestra preferencia sobre algún estrato de vegetación y depreda incidentalmente polluelos y huevos de otras especies (Marzluff 2016). Esta especie no se encuentra sujeta bajo ninguna categoría de riesgo por la NOM-059 de SEMARNAT y es considerada como de menor preocupación por la IUCN a nivel mundial debido a que las poblaciones locales se encuentran aparentemente estables y en incremento (SEMARNAT 2010, BirdLife International 2016 y 2017).

La Chara de Collar es un ave de tamaño medio (28-30 cm) de color azul y gris. Se distribuye desde los estados de Nevada, Uta y Colorado en Estados Unidos hasta los Valles Centrales de Oaxaca. En México ocurre en las zonas bajas montañosas de los estados de Sonora, Jalisco, Guanajuato, Ciudad de México, Hidalgo, Tlaxcala,

Puebla y Oaxaca, con registros hasta los 2300 msnm en la sierra norte de Oaxaca (Delaney *et al.* 2008, Chesser *et al.* 2016). Habita bosques de *Pinus*, *Juniperus*, asociaciones de *Quercus*, bosque ribereño y matorrales secos de zonas templadas y tropicales. Es una especie que exhibe habilidades impresionantes en la localización y la selección de alimentos. La Chara de Collar no se encuentra sujeta a ninguna categoría de riesgo por la NOM-059 de SEMARNAT y no es reconocida bajo ninguna categoría por la IUCN a nivel mundial, debido a que recientemente fue reconocida como especie derivada de la división taxonómica del género *Aphelocoma* (Gowen *et al.* 2014, Curry *et al.* 2017).

La Matraca Barrada es un ave grande (17-19.5 cm) de color gris con manchas y barras negras y blancas; de distribución restringida, endémica a México, que se distribuye en el centro del país desde Jalisco al Oeste de Puebla y Veracruz, y Norte de Oaxaca. Habita bosques montanos húmedos a semiáridos de coníferas con asociaciones de *Pinus-Quercus*, dentro de un intervalo altitudinal que va de los 1,500 a los 3,200 msnm (Howell y Webb 1995, Stotz *et al.* 1996, Kroodsma y Brewer 2016). Es una especie que invierte la mayoría de su tiempo en el forrajeo de epifitas y conos de pino, donde busca principalmente insectos. La Matraca Barrada no se encuentra sujeta a ninguna categoría de riesgo por la NOM-059 SEMARNAT a nivel nacional y es considerada como de menor preocupación a nivel mundial por la IUCN, debido a que sus poblaciones no muestran evidencia de disminución o amenazas sustanciales (SEMARNAT 2010, BirdLife International 2016 y 2017).

### *Monitoreo acústico*

Para el monitoreo acústico se utilizó un sistema autónomo de grabación de sonidos conformado por 20 grabadoras (10 unidades Modelo SM3 y 10 unidades Modelo SM3BAT, Wildlife Acoustics), cada una con Sistema de Posicionamiento Global (GPS, por sus siglas en inglés). El monitoreo acústico se diseñó siguiendo las indicaciones y el método propuesto por Bailey y Adams (2005), MacKenzie *et al.* (2006), Furnas y Callas (2015) y Sebastián-González *et al.* (2015) para cumplir con los supuestos de los modelos de ocupación durante el muestreo en campo. El monitoreo consistió de 10 muestreos a lo largo de un año (de abril de 2016 a abril de 2017), realizados cada  $34.2 \pm 4.2$  días en promedio. En cada muestreo se instalaron grabadoras en 20 sitios. Los muestreos fueron planeados para que las grabadoras permanecieran encendidas desde las 6:00 am hasta las 8:00 pm por cinco días consecutivos. Sin embargo, debido a diversos problemas técnicos (e. g., descarga de las baterías, problemas con el firmware, entre otros.) la duración de los muestreos varío entre grabadoras, resultando en un promedio de  $4.6 \pm 0.30$  días de grabación por muestreo (Tabla 1). Mackenzie *et al.* (2002) sugiere la realización de al menos 10 muestreos para mejorar la exactitud en la estimación de la probabilidad de detección, lo que a su vez permite mejorar la precisión de la ocupación estimada.

El diseño de muestreo y análisis con modelos de ocupación se realizó con base en los siguientes supuestos (Mackenzie *et al.* 2002): El primer supuesto postula que los sitios de muestreo se deben mantener cerrados a cambios en la ocupación (i.e., la ocupación de un sitio no debe cambiar durante la temporada de muestreo, pero puede cambiar entre temporadas de muestreo). Para relajar este supuesto consideramos que cualquier cambio que ocurra (i. e., movimientos de entrada o salida de los organismos a los sitios de muestreo) es completamente al azar (Mackenzie *et al.* 2006). Por otro lado, para tratar de mantener los sitios cerrados a cambios en la ocupación, el monitoreo acústico se realizó durante periodos cortos de tiempo dentro de cada muestreo (Bailey *et al.* 2013). El monitoreo consistió en la grabación de sonidos por  $4.6 \pm 0.30$  días seguidos cada  $34.2 \pm 4.2$  días durante un año. El segundo y tercer supuesto consideran que la heterogeneidad en la probabilidad de ocupación y probabilidad de detección pueden ser modeladas usando las características del sitio y del muestreo, respectivamente (i. e., co-variables). El cuarto supuesto se basa en la independencia entre sitios. Para evitar violar este supuesto, coloque las grabadoras a una distancia mínima entre sí de 500 metros y los equipos fueron sincronizados usando sistemas de GPS para grabar al mismo tiempo. Las grabadoras se ubicaron a una altura aproximada de 5 metros y se evitó colocarlas cerca de árboles con troncos anchos para maximizar la recepción del sonido. Durante los días de muestreo las grabadoras realizaron registros de 30 minutos cada hora desde del amanecer y hasta la puesta de sol de acuerdo con el horario de salida y puesta de sol establecido para cada muestreo.

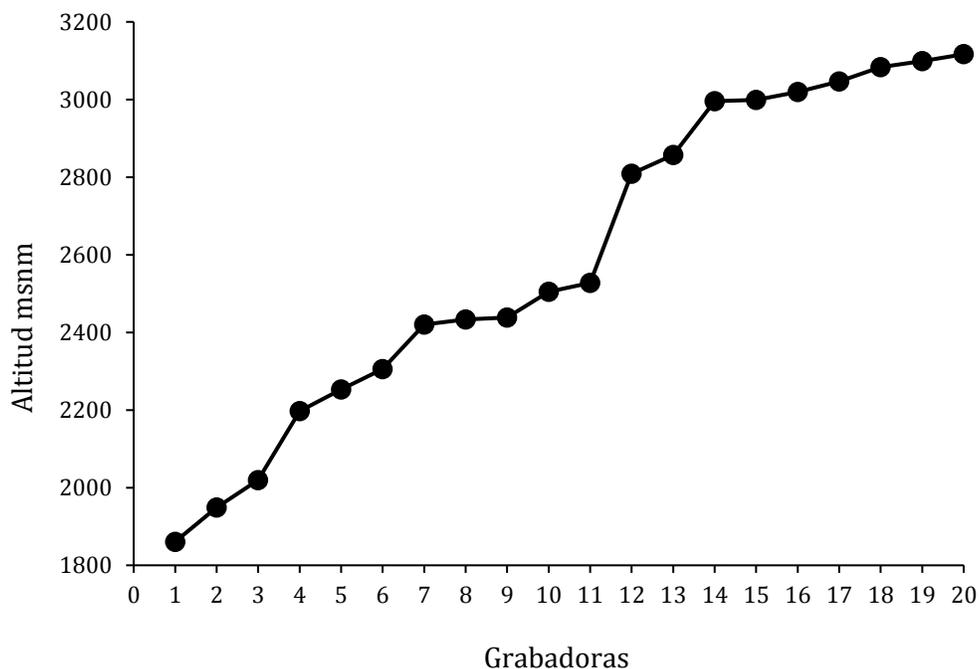
**Tabla 1.** Fechas, duración y número de grabadoras por muestreo.

Muestreo	Fecha inicio	Fecha final	Días entre muestreos	Días de muestreo (DS)	Número de grabadoras	Especies focales detectadas
1	19-abr-16	23-abr-16	NA	$4.9 \pm 0.30$	20	4
2	29-may-16	02-jun-16	35	$4.4 \pm 1.23$	19	4
3	06-jul-16	10-jul-16	33	$4.3 \pm 1.22$	20	4
4	08-ago-16	12-ago-16	28	$4.4 \pm 1.09$	20	4
5	17-sep-16	21-sep-16	35	$4.7 \pm 0.73$	20	3
6	20-oct-16	24-oct-16	28	$5.0 \pm 0.0$	20	4
7	03-dic-16	07-dic-16	39	$4.85 \pm 0.67$	20	4
8	17-ene-17	21-ene-17	40	$4.05 \pm 1.70$	20	4
9	28-feb-17	04-mar-17	37	$4.7 \pm 0.92$	20	4
10	07-abr-17	11-abr-17	33	$4.75 \pm 0.91$	20	4



### Análisis de grabaciones

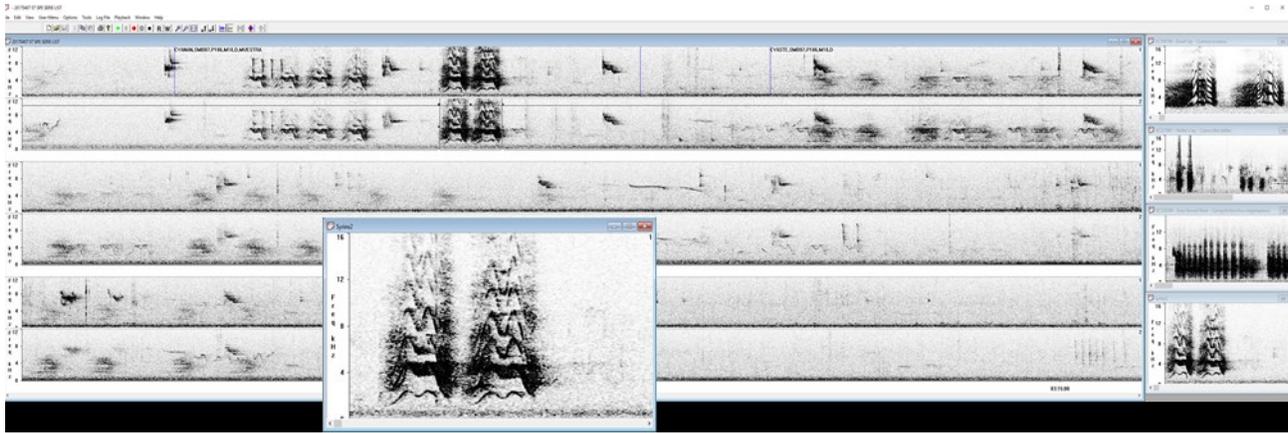
Se obtuvieron un total de 6900 horas de grabación durante el monitoreo, las cuales fueron inspeccionadas visualmente usando espectrogramas en el programa Syrinx-PC 2.6 (Burt 2006; fig. 3). Todas las grabaciones fueron validadas manualmente y se corroboró la identidad de cada una de las cuatro especies de forma visual y auditiva. Las anotaciones consistieron en identificar y seleccionar las vocalizaciones de las especies focales usando el cursor en el monitor de la computadora. Cada selección se acompañó de una serie de anotaciones con información relevante como nombre de la especie, fecha, sitio de muestreo y condiciones climáticas (e. g. despejado, lluvia, viento, ruido). Se anotaron todos los tipos de vocalizaciones emitidas por las cuatro especies (i.e., vocalizaciones o llamados). Con esta información se elaboraron las historias de detección para la Chara Enana, la Chara Crestada, la Chara de Collar y la Matraca Barrada durante los 10 muestreos realizados entre abril de 2016 y abril de 2017 (Anexos 1, 2, 3 y 4).



**Figura 2.** Ubicación altitudinal de las 20 grabadoras de sonido autónomas en los sitios seleccionados al azar en la Reserva Comunal de San Pablo Etla, Oaxaca.

### Caracterización del hábitat

La caracterización del hábitat se realizó siguiendo la propuesta de Martin *et al.* (1997), Lee y Carroll (2014) y Wood *et al.* (2015). En cada sitio de muestreo se definieron cinco parcelas con una radio de 10 m cada una. El centro de la primera parcela se ubicó en el sitio donde se instalaron las grabadoras, mientras que la ubicación de las

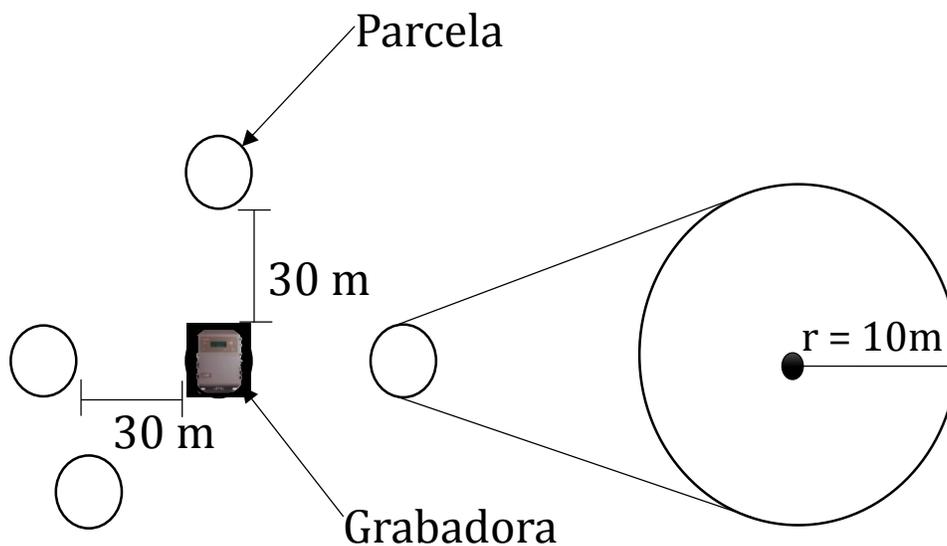


**Figura 3.** Ejemplo de la inspección visual y registro de anotaciones para las cuatro especies en el Programa Syrnix PC. La figura muestra un ejemplo de la configuración establecida para realizar la revisión visual y auditiva de las grabaciones. La ventana principal, al fondo de la imagen, representa el espectrograma de la grabación realizada por la grabadora 7 el mes de abril de 2017. Las cuatro ventanas ubicadas a la derecha de la imagen muestran, en orden descendente, ejemplos de las vocalizaciones tres de las cuatro especies bajo estudio y de lado izquierdo una ventana que amplifica la parte del espectrograma seleccionado.

restantes cuatro parcelas se eligieron aleatoriamente entre 0 y 360 grados a una distancia de 30 m de la parcela localizada en el centro (fig. 4). En cada parcela se midieron seis variables:

- (1) Altitud, definida como una medida de elevación—expresada en metros sobre el nivel del mar—a la que se encuentra un sitio. La altitud se midió al centro de cada sitio de muestreo con un GPS (Garmin Modelo GPSMAP 60CSx; Martin *et al.* 1997).
- (2) Cobertura del dosel en lluvias y secas, definida como la proyección vertical de la vegetación desde el suelo visto desde arriba. Específicamente se consideró la vegetación que cubre el suelo sobre su superficie. La cobertura del dosel se midió en 4 puntos con dirección cardinal al centro de cada parcela con un densiometro esférico cóncavo (Forestry Suppliers Modelo-C; Elzinga *et al.* 2001).
- (3) Diámetro a la altura del pecho (DAP), definido como la longitud de la recta que pasa por el centro del círculo y termina en los puntos en que toca toda la circunferencia. El DAP de los árboles se midió a una altura de 1.3 m de la superficie del suelo con una cinta diamétrica (Forestry Suppliers Modelo 283D/20F; Romahn de la Vega *et al.* 1994). Se midieron todos los árboles con un DAP  $\geq$  10 centímetros dimétricos.
- (4) Densidad de árboles, definida como el número de unidades de recuento por unidad de área. La densidad de árboles se midió a partir del conteo total de los individuos ubicados en cada sitio de muestreo (Elzinga *et al.* 2001).

- (5) Altura de los árboles, definida como la medida vertical —expresada en metros— de la base a la copa de un árbol. La altura de los árboles se midió a partir de una distancia fija de 15 metros a la base del árbol con un clinómetro (Sunnto Modelo PM-5/360PC; Mastocedo y Fredericksen 2000).
- (6) Densidad de bromelias en lluvias y secas, definida como el número de unidades de recuento por unidad de área. La densidad de bromelias se midió a partir del conteo total de los individuos ubicados en 2 árboles en cada sitio de muestreo (Elzinga *et al.* 2001). De acuerdo con Wood *et al.* (2015) las características estructurales de la vegetación se encuentran positivamente asociadas con la presencia y ocupación de aves. Para estimar la densidad de bromelias se seleccionaron al azar dos árboles por parcela y se contaron todas las bromelias mayores a 10 cm de alto por árbol bajo las siguientes categorías: debajo de 5 m, arriba de 5m, ubicada en el tronco y ubicada en rama. El número de bromelias por sitio es una variable indicadora de la disponibilidad de alimento, debido a que este tipo de epifitas albergan una alta abundancia y diversidad de especies de insectos (Stuntz 2001, Stuntz *et al.* 2002). Por último, se promediaron los valores de las características de la vegetación medidas en las 5 parcelas para representar el valor de cada sitio de muestreo.



**Figura 4.** Esquema de los sitios donde se caracterizó el hábitat. En la imagen el triángulo indica la posición de la grabadora. Los círculos indican la ubicación hipotética de las parcelas; cuatro de las cinco parcelas fueron seleccionadas al azar, excepto la parcela central. La distancia de las parcelas circundantes a la parcela central es de 30m y el radio de las parcelas es de 10 m.

Usando las variables obtenidas en campo, se derivaron las siguientes cuatro variables adicionales: diferencia de cobertura del dosel entre lluvias y secas, valor de Importancia del género *Pinus*, valor de Importancia del género *Quercus*, y valor de Importancia de otras especies de árboles no identificadas.

- (7) Diferencia de Cobertura del dosel entre lluvias y secas: se calculó restando al porcentaje de cobertura arbórea de la temporada de lluvias, el porcentaje de cobertura arbórea de la temporada de secas de cada sitio de muestreo.
- (8) Valor de Importancia del género *Pinus*: esta variable combina los valores de la dominancia, densidad y frecuencia relativas de árboles del género *Pinus* dentro de un área de bosque (Hodabalo *et al.* 2013).
- (9) Valor de Importancia del género *Quercus*: esta variable combina los valores de la dominancia, densidad y frecuencia relativas de árboles del género *Quercus* dentro de un área de bosque (Hodabalo *et al.* 2013).
- (10) Valor de Importancia de otras especies de árboles no identificadas: esta variable combina los valores de la dominancia, densidad y frecuencia relativas de especies de árboles no identificadas como parte de los géneros *Pinus* o *Quercus* dentro de un área de bosque (Hodabalo *et al.* 2013). Las especies de árboles que se incluyeron dentro de esta categoría pertenecen a los géneros *Litsea*, *Arbutus*, *Abies*, *Alnus* y *Buddleja*, además de especies pertenecientes a otros géneros no identificadas en los sitios de muestreo.

Los valores de Importancia van desde 0 a 100%, en donde 0% indica ausencia de la especie y 100% indica que la especie tiene la mayor importancia en el sitio. Los valores de importancia para un sitio entre especies de árboles son excluyentes, es decir en un mismo sitio dos o más especies no puede llegar a tener valores de importancia altos (i. e., dos especies no pueden tener valores igual a 100%), debido a que la suma de los valores de importancia de todas las especies de árboles que se encuentran presentes en el sitio debe ser igual a 100%. Los valores de importancia se calcularon a partir de los siguientes parámetros:

- a) Frecuencia relativa (FR); es la proporción de sitios en los que se encuentra presente una especie, entre el número total de sitios de muestreo.
- b) Densidad relativa (DR); es la proporción del número de individuos de una especie, entre el número total de individuos de todas las especies presentes en un sitio de muestreo.
- c) Dominancia relativa (DoR); es la proporción del área basal de una especie, entre el área basal de todas las especies presentes en un sitio de muestreo.

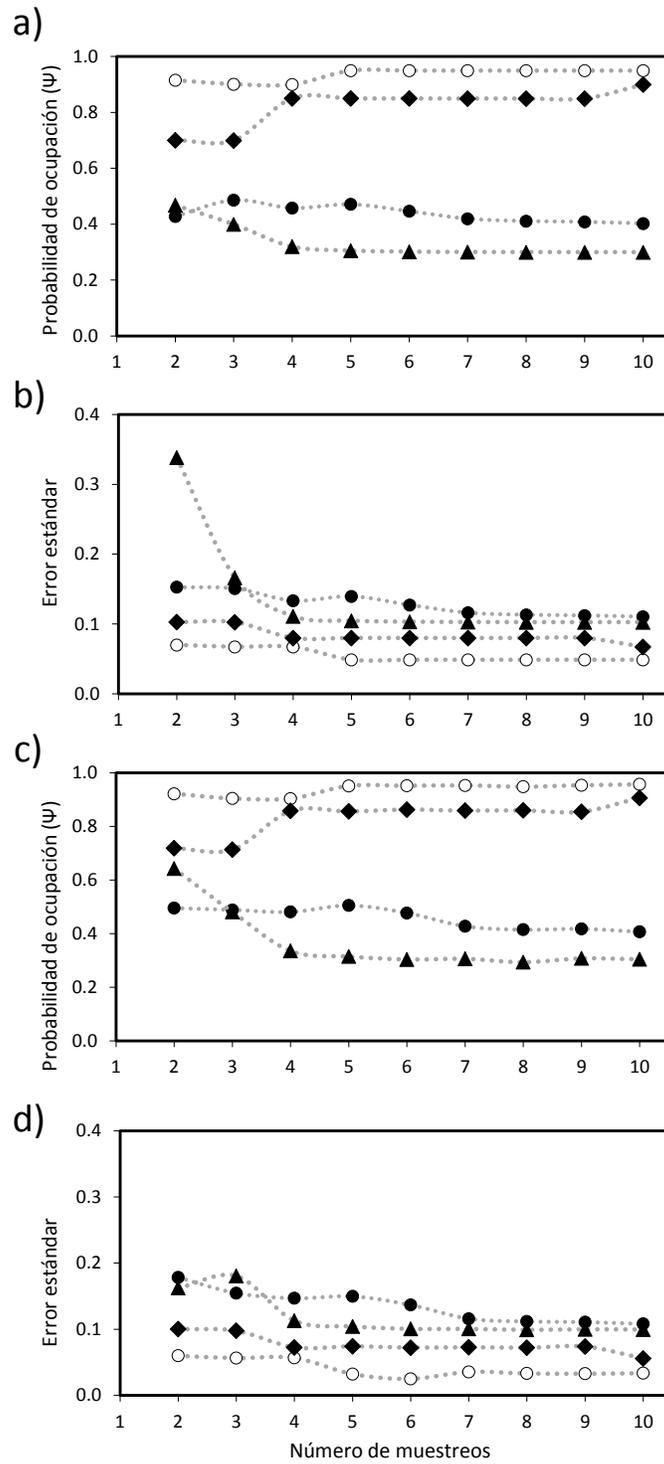
$$V.I. = FR + DR + DoR$$

### *Análisis estadísticos*

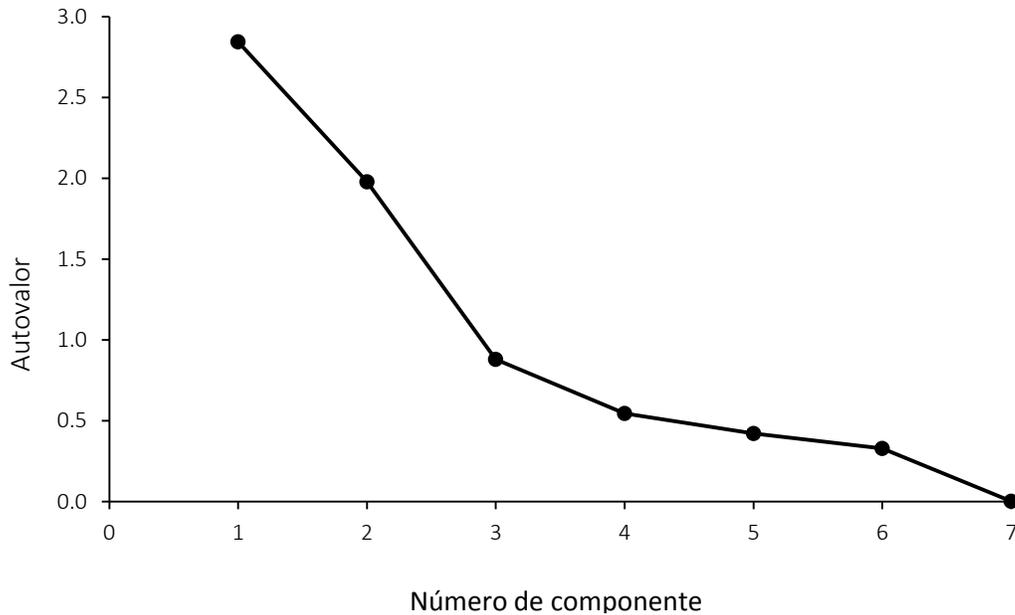
Para evaluar el número de muestreos necesarios para generar estimaciones de ocupación confiables, se realizaron simulaciones computacionales siguiendo la propuesta de Mackenzie *et al.* (2002). Primero se calculó la probabilidad de ocupación ( $\Psi$ ) con los datos obtenidos en campo a partir de un modelo nulo [ $\Psi$  (.), p (.)]. Este análisis se realizó 10 veces, un análisis por muestreo. Posteriormente, para cada conjunto de datos observados

(probabilidad ocupación observada y error estándar observado, se simuló la probabilidad ocupación y error estándar con un bootstrap de 500 réplicas en el programa GENPRES8 (Hines 2006), este análisis se realizó 9 veces, debido a que se partió del valor real de un parámetro de ocupación de un modelo conocido (i. e., modelo nulo del primer muestreo), iniciando con dos muestreos e incrementando en uno el número de muestreos en los análisis siguientes (análisis 1: muestreo 1 y 2; análisis 2: muestreo 1, 2 y 3; análisis 3: muestreos 1, 2, 3 y 4, etc.), generando probabilidades ocupación observada y error estándar observado (fig. 5). Como resultado se obtuvieron diez valores de ocupación y detección observados y nueve valores de ocupación y detección simulados. Este análisis se realizó para cada una de las cuatro especies. Los resultados de la simulación sugieren que las estimaciones de ocupación tienden a ser menos variables a partir del séptimo muestreo para la Chara Enana y del quinto muestreo para la Chara Crestada, la Chara de Collar y la Matraca Barrada. Mientras que el error estándar (EE) de estas estimaciones tiende a reducirse a partir del séptimo muestro para la Chara Enana y la Chara Crestada y del cuarto muestreo para la chara de Collar y la Matraca Barrada (fig. 5, Anexo 5, 6, 7 y 8). Los resultados de la simulación demostraron que al incrementar el número de muestreos mejora la exactitud y la precisión de las estimaciones de ocupación (Mackenzie *et al.* 2002).

Para evitar los problemas de multicolinealidad entre variables, se usó un Análisis de Componentes Principales (PCA; por sus siglas en inglés) con siete variables del hábitat: altitud, valor de importancia del género *Pinus*, valor de importancia del género *Quercus* y valor de importancia de otras especies de árboles no identificadas, altura de los árboles, densidad de bromelias en lluvias y diferencia de cobertura del dosel entre lluvias y secas (Anexo 9). El análisis se realizó usando una rotación *Varimax* (generando componentes ortogonales) y usando la matriz de correlaciones (Budaev 2010, Long *et al.* 2011, Mukaka 2012). Para elegir el número de componentes retenidos para análisis posteriores se usó el gráfico de sedimentación (fig. 6; Cattell 1966). Primero se evaluó la idoneidad del PCA, para ello se corroboró que la matriz de correlaciones mostrara que todas las variables tuvieran al menos una correlación significativa ( $p < 0.05$ ; Tabla 2 La medida de adecuación de Kaiser-Meyer-Olkin (KMO) fue de 0.40, valor clasificado como inaceptable o inapropiado (Kaiser 1974, Budaev 2010). Sin embargo, las medidas de KMO individuales mostraron valores superiores a 0.7, para la variable de altitud y diferencia de cobertura del dosel entre lluvias y secas, de 0.4 y 0.5 para las variables de densidad de bromelias en lluvias y altura de los árboles, respectivamente, KMO mayores a 0.3 para el valor de importancia del género *Pinus* y valor de importancia del género *Quercus* y KMO de 0.18 para el valor de importancia de otras especies de árboles no identificadas. Valores clasificados de "inaceptables o inapropiados" a "medios" de acuerdo con Kaiser (1974). La prueba de esfericidad de Bartlett ( $p < 0.0001$ ), indicó que las siete variables se correlacionaron con al menos una variable del conjunto analizado y por lo tanto, los datos pudieron ser factorizados en componentes (Budaev 2010).



**Figura 5.** Simulación de la probabilidad de ocupación y error estándar (EE) asociado a la estimación para datos de la Chara Enana, la Chara Crestada, la Matraca Barrada y la Chara de Collar. Las gráficas muestran (a) la probabilidad de ocupación observada, (b) el error estándar observado, (c) la probabilidad de ocupación estimada y (d) error estándar estimado en función del número acumulado de muestreos. Los valores de estimación se calcularon mediante bootstrap con 500 repeticiones para cada uno de los 10 muestreos (Mackenzie *et al.* 2002).



**Figura 6.** Gráfica de sedimentación generada por el PCA y componentes seleccionados (Autovalor < 1).

El PCA arrojó dos componentes principales con *autovalores* < 1. El componente 1 explicó el 36.44% de la variación total en los datos y se encontró asociado positivamente con el valor de importancia del género *Pinus* y la altura de los árboles, y negativamente con el valor de importancia del género *Quercus*. El componente principal 1 sugiere que sitios con un mayor importancia del género *Pinus*, son también los sitios en donde se encuentran los árboles más altos. El componente principal 2 explicó el 32.45% de la variación total en los datos y se encontró asociado positivamente con la altitud, el valor de importancia de otras especies de árboles como *Litsea*, *Arbutus*, *Abies*, *Alnus* y *Buddleja* y la densidad de bromelias, y negativamente con la diferencia de cobertura del dosel entre lluvias y secas. El Componente principal 2 sugiere que sitios a mayor altitud y con vegetación compuesta por árboles como *Litsea*, *Arbutus*, *Abies*, *Alnus* y *Buddleja*, característicos de cañadas y zonas raparías, se encuentran asociados a una mayor densidad de bromelias y donde el cambio en la cobertura arbórea entre las temporadas de lluvias y secas es mínimo. La carga y autovalores de los componentes rotados se muestran en la Tabla 3.

Se modelaron las probabilidades de ocupación ( $\Psi$ ) y detección ( $p$ ), para cada especie usando modelos de ocurrencia (MacKenzie *et al.* 2006). Para la modelación se partió de un modelo binomial nulo: [ $\Psi$  (.),  $p$  (.)] de una-especie, una-temporada. El modelo binomial nulo supone una ocupación y una probabilidad de detección constante (i.e., es un modelo en el que no se incluye ninguna variable del sitio o de muestreo; Mackenzie *et al.* 2002, Royle 2004, MacKenzie *et al.* 2006). Posteriormente, se construyeron modelos incorporando al modelo nulo las co-variables para explicar la ocupación y probabilidad de detección de las especies. Se evaluó el mejor modelo

con base en el Criterio de Información de Akaike (AIC; por sus siglas en inglés) y la ponderación de cada modelo (Burnham y Anderson 2002). El análisis de los Modelos de Ocupación se generó usando el programa PRESENCE 11.7 (Hines 2006).

**Tabla 2.** Matriz de correlaciones de las siete co-variables utilizadas en la modelación: altitud (msnm), V.I.=Valor de Importancia de *Pinus*, *Quercus* y Otras sp., ALTARB=altura de árboles, DBROLLU = densidad de bromelias en lluvias y DIFCOB= diferencia de la cobertura entre lluvias y secas.

Co-variables	Spearman ( $r_s$ )	ALTITUD	V.I. <i>Pinus</i>	V.I. <i>Quercus</i>	V.I. OTRAS sp.	ALTARB	DBROLLUV	DIFCOB
ALTITUD	$r_s$	1.00						
V.I. <i>Pinus</i>	$r_s$	0.23	1.00					
V.I. <i>Quercus</i>	$r_s$	-0.39	<b>-.878**</b>	1.00				
V.I.OTRAS sp.	$r_s$	0.28	-0.31	-0.11	1.00			
ALTARB	$r_s$	<b>.498*</b>	<b>.499*</b>	<b>-.510*</b>	0.00	1.00		
DBROLLUV	$r_s$	0.44	-0.08	-0.17	<b>.539*</b>	0.16	1.00	
DIFCOB	$r_s$	<b>-.580**</b>	-0.10	0.24	-0.38	<b>-.447*</b>	<b>-.582**</b>	1.00

\*. La correlación es significativa  $P < 0.05$

\*\* . La correlación es significativa  $P < 0.01$

La construcción de modelos se realizó aplicando el enfoque de dos pasos propuesto por Mackenzie (2006). (1) Primero, se mantuvo el parámetro de ocupación constante y se probó el efecto individual de las co-variables de detección (horas de muestreo por sitio y días de lluvia por sitio; Anexo 10 y 11) en el parámetro de probabilidad de detección. Posteriormente se seleccionó el mejor modelo de entre estos dos y se construyó un modelo aditivo con las dos co-variables. Se comparó el mejor modelo de una co-variable de detección con el modelo de dos co-variables y nuevamente se seleccionó el mejor modelo. (2) Segundo, sobre el modelo que mejor explico la variación en el parámetro de detección, se probó el efecto individual de las co-variables de ocupación (Componente 1 y Componente 2) en el parámetro de probabilidad de ocupación. Posteriormente, se seleccionó el mejor modelo de entre estos dos y se construyó un modelo aditivo con las dos co-variables (Componente 1 y 2). Se comparó el mejor modelo de una co-variable (Componente 1 o 2) con el modelo de dos co-variables (Componente 1 y 2) y nuevamente se seleccionó el mejor modelo. Finalmente, se seleccionó el modelo que mejor explico la ocupación y probabilidad de detección de cada una de las cuatro especies de acuerdo con el valor del AIC (Burnham y Anderson 2002).

**Tabla 3.** Resultado del Análisis de Componentes Principales. Se muestra las cargas de los dos componentes principales que resumen las siete variables del hábitat. Los eigenvalores y el porcentaje de variación explicada son presentados para cada componente. Las cargas de las variables para cada componente son resaltadas en negritas.

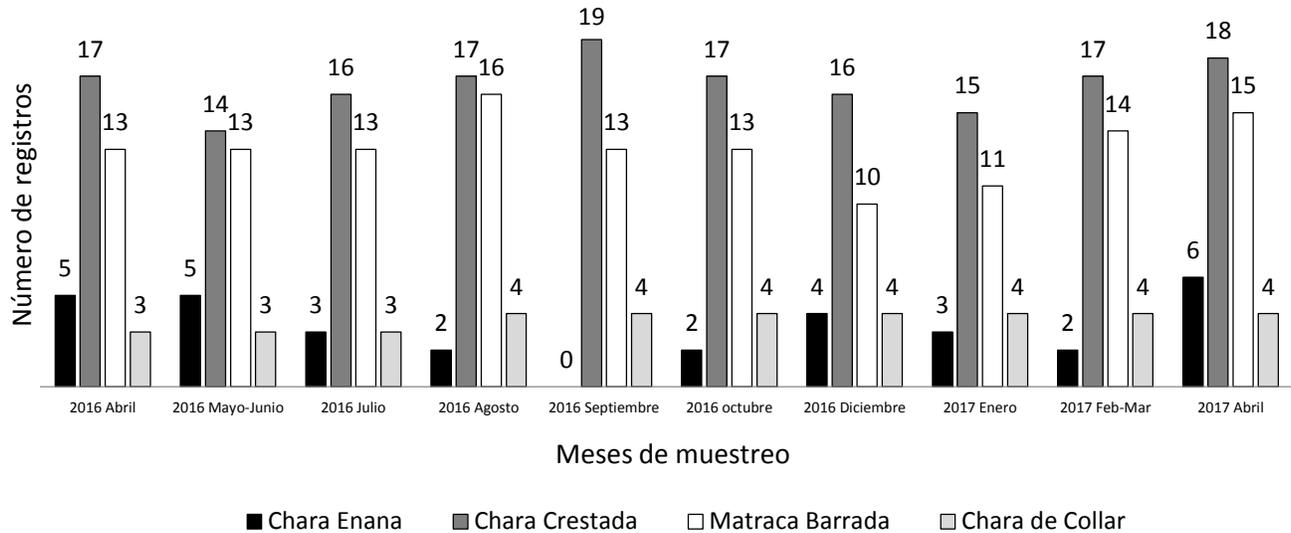
Variable	Coeficientes de componentes rotados*	
	Componente1	Componente2
Altitud	0.46	<b>0.67</b>
Valor de importancia del género <i>Pinus</i>	<b>0.92</b>	-0.24
Valor de importancia del género <i>Quercus</i>	<b>-0.89</b>	-0.12
Valor de importancia de otras especies	-0.18	<b>0.77</b>
Altura de los árboles	<b>0.76</b>	0.22
Densidad de bromelias	-0.02	<b>0.73</b>
Diferencia de cobertura arborea en lluvias y secas	-0.26	<b>-0.75</b>
Eigenvalores (< 1)	2.55	2.27
Varianza explicada (%)	36.44	32.45

\*El análisis de componentes principales fue basado sobre la matriz de correlaciones. Los componentes con Autovalores > 1 fueron extraídos. Los valores de los componentes fueron calculados con el método de regresión. La hipótesis de que todas las correlaciones en la matriz de correlación son cero fue rechazada (Bartlett's:  $X^2$ : 114.94, grados de libertad: 21,  $p < 0.0001$ ).

Para estimar la co-ocurrencia de especies se utilizó un modelo que difiere en la estructura y parametrización a lo propuesto por Mackenzie *et al.* (2004 y 2006) en tres aspectos principales: 1) los parámetros estimados (i. e., ocupación y detección) son condicionados de la especie A sobre la especie B; 2) la probabilidad de ocupación de la especie B se calcula a partir de los parámetros estimados y 3) la probabilidad de que ambas especies estén presentes en un sitio se calcula a partir de los parámetros del modelo (Richmond *et al.* 2010). La co-ocurrencia entre las especies se calculó a partir de un factor de Interacción de especies (SIF; por sus siglas en inglés). Si el valor del SIF = 1 entonces las especies ocurren independientemente; si  $SIF > 1$  la probabilidad de que ambas especies ocurran en el mismo sitio será mayor que lo esperado bajo una hipótesis de independencia (i.e., agrupación); si  $SIF < 1$ , entonces la probabilidad de que ambas especies ocurran en el mismo sitio será menor que lo esperado bajo una hipótesis de independencia (i.e., evasión; Richmond *et al.* 2010). Se modeló de forma independiente la co-ocurrencia de la Chara Enana con la Chara Crestada, la Chara de Collar y la Matraca Barrada y se consideró a la Chara Enana con la especie B en todos los casos.

## Resultados

Como resultado del monitoreo acústico se obtuvieron un total de 6900 horas de grabación, con un promedio de  $345 \pm 31.2$  horas por sitio. Se detectó la presencia de la Chara Enana en ocho de los 20 sitios (Anexo 1), a la Chara Crestada en 19 de los 20 sitios (Anexo 2), a la Chara de Collar en seis de los 20 sitios de muestreo (Anexo 3) y a la



**Figura 7.** Detecciones de la Chara Enana, la Chara Crestada, la Matraca Barrada y la Chara de Collar en la Reserva Comunal de San Pablo Etlá. Los números sobre las barras indican el número de registros por muestreo por especie.

Matraca Barrada en 18 de los 20 sitios (Anexo 4). Se acumuló un total de 366 detecciones, de las cuales 32 correspondieron a la Chara Enana, 166 a la Chara Crestada, 37 a la Chara de Collar y 131 a la Matraca Barrada. El mayor número de detecciones se presentó en el mes de abril de 2017, con un total de 43 registros, de los cuales 6 fueron de la Chara Enana, 18 de la Chara Crestada, 4 de la Chara de Collar y 15 de la Matraca Barrada. Mientras que el menor número de detecciones se presentó en el mes de enero de 2017, con un total de 33 registros, estos registros se distribuyeron de la siguiente forma: 3 fueron de la Chara Enana, 15 de la Chara Crestada, 4 de la Chara de Collar y 11 de la Matraca Barrada. Los registros asociados a los meses de muestreo sugieren un patrón temporal homogéneo para las cuatro especies (fig. 7).

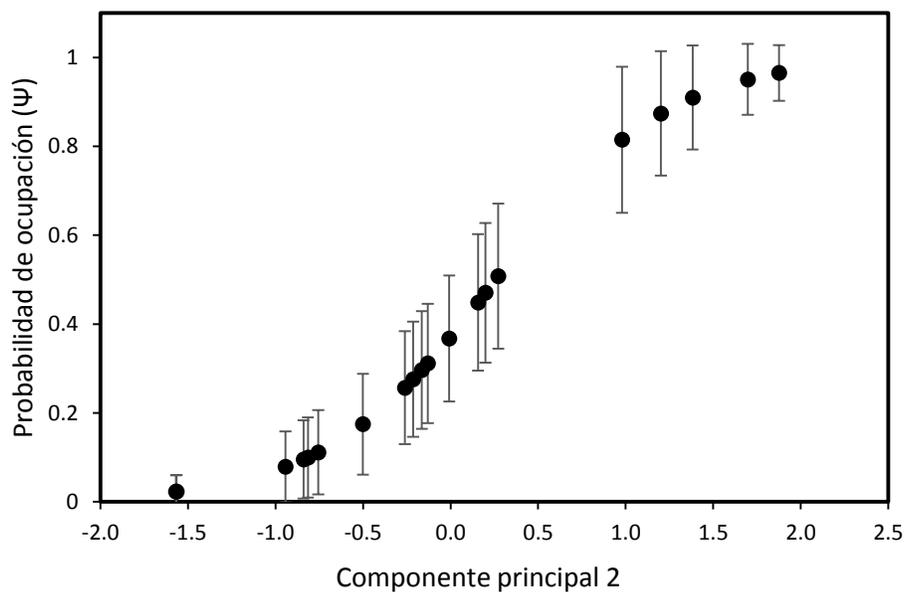
#### Modelos de ocupación

La presencia de la Chara Enana se registró en el 40% (Naive  $\Psi = 0.40$ ) de los sitios muestreados. Los resultados indican que los dos primeros modelos explican de forma similar la variación de los datos (Tabla 4). El modelo más parsimonioso, de acuerdo al valor de AIC, sugiere que la probabilidad de ocupación está asociada al componente principal 2 ( $\beta = 2.05$ , EE = 0.95; fig. 8) y la probabilidad de detección aumentó con las horas de muestreo por sitio ( $\beta = 0.47$ , EE = 0.32). Análisis posteriores usando las variables asociadas al componente principal 2 muestran que la probabilidad de ocupación de la Chara Enana incrementó con la altitud ( $\beta = 4.46$ , EE = 2.11), el valor de importancia de otras especies de árboles no identificadas ( $\beta = 0.94$ , EE = 0.56) y la densidad de bromelias en lluvias ( $\beta = 0.56$ , EE = 0.49), y disminuyó en sitios donde la diferencia de cobertura del dosel entre lluvias y secas es mayor ( $\beta = -1.60$ , EE = 0.84; fig. 9). Estos resultados sugieren que la Chara Enana es una especie que ocupa la parte más

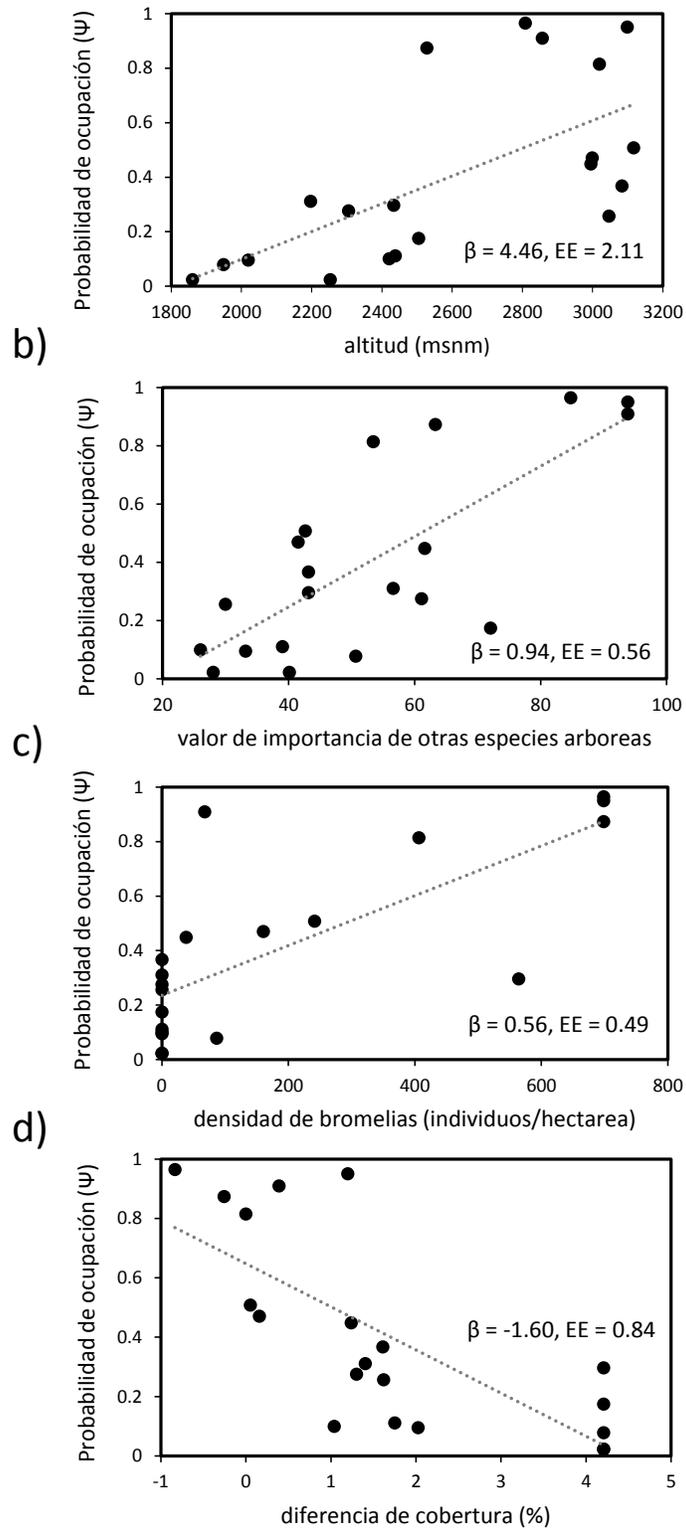
alta de las montañas, restringiendo así su distribución altitudinal entre los 2808 y los 3116 msnm en la Reserva de San Pablo Etla, y en sitios dominados por especies de árboles diferentes a *Pinus* y *Quercus*, con alta densidad de bromelias y mayor cobertura del dosel.

**Tabla 4.** Modelos de ocupación de una temporada de la Chara Enana (*Cyanolyca nana*). La tabla incluye información sobre el número de parámetros del modelo (#Parámetros), el valor del Criterio de Información de Akaike (AIC), la diferencia entre el valor de AIC del mejor modelo ( $\Delta AIC$ ) y valor del peso de AIC del modelo (peso de AIC).

Modelo	#Parámetros	AIC	$\Delta AIC$	Peso de AIC
$\Psi(CP2), p(\text{horas de muestreo})$	4	130.27	0.00	0.65
$\Psi(CP2+CP1), p(\text{horas de muestreo})$	5	131.73	1.46	0.31
$\Psi(\cdot), p(\text{horas de muestreo})$	3	137.94	7.67	0.01
$\Psi(\cdot), p(\cdot)$	2	138.5	8.23	0.01
$\Psi(\cdot), p(\text{horas de muestreo}+\text{días de lluvia})$	4	139.21	8.94	0.01
$\Psi(CP1), p(\text{horas de muestreo})$	4	139.57	9.30	0.01
$\Psi(\cdot), p(\text{días de lluvia})$	3	140.12	9.85	0.00



**Figura 8.** Relación entre la probabilidad de ocupación y el Componente principal 2 para la Chara Enana. Los bigotes indican el error estándar.



**Figura 9.** Relación entre la probabilidad de ocupación y a) la altitud, b) el valor de importancia de otras especies arbóreas no identificadas, c) la densidad de bromelias y d) la diferencia de cobertura en lluvias y secas, para la Chara Enana.

La Chara Crestada se registró en el 95% (Naive  $\Psi = 0.95$ ) de los sitios muestreados. Los resultados indican que los dos primeros modelos explican de forma similar la variación de los datos (Tabla 5). El modelo más parsimonioso, de acuerdo con el valor de AIC, sugiere que la probabilidad de ocupación está asociada al componente principal 2 ( $\beta = 16300.95$ , EE = 12.83; fig. 10), mientras que la probabilidad de detección aumentó con las horas de muestreo ( $\beta = 0.40$ , EE = 0.18) y los días de lluvia por sitio ( $\beta = 0.39$ , EE = 0.25). Sin embargo, análisis posteriores usando las variables asociadas al componente principal 2 muestran que la probabilidad de ocupación de la Chara Crestada no varió con la altitud ( $\beta = 236.95$ , EE = 8262.36), el valor de importancia de otras especies de árboles no identificadas ( $\beta = 1.00$ , EE = 1.62), la densidad de bromelias ( $\beta = 194.76$ , EE = indeterminado) y la diferencia de cobertura del dosel entre lluvias y secas ( $\beta = -23.95$ , EE = indeterminado; fig. 11). Los errores estimados por el análisis que fueron indeterminados, pudieron deberse al alto número de detecciones de la especie (Barry y Elith 2006). Estos resultados sugieren que la Chara Crestada es una especie de amplia distribución con un patrón de ocupación generalista en la Reserva Comunal de San Pablo Etla.

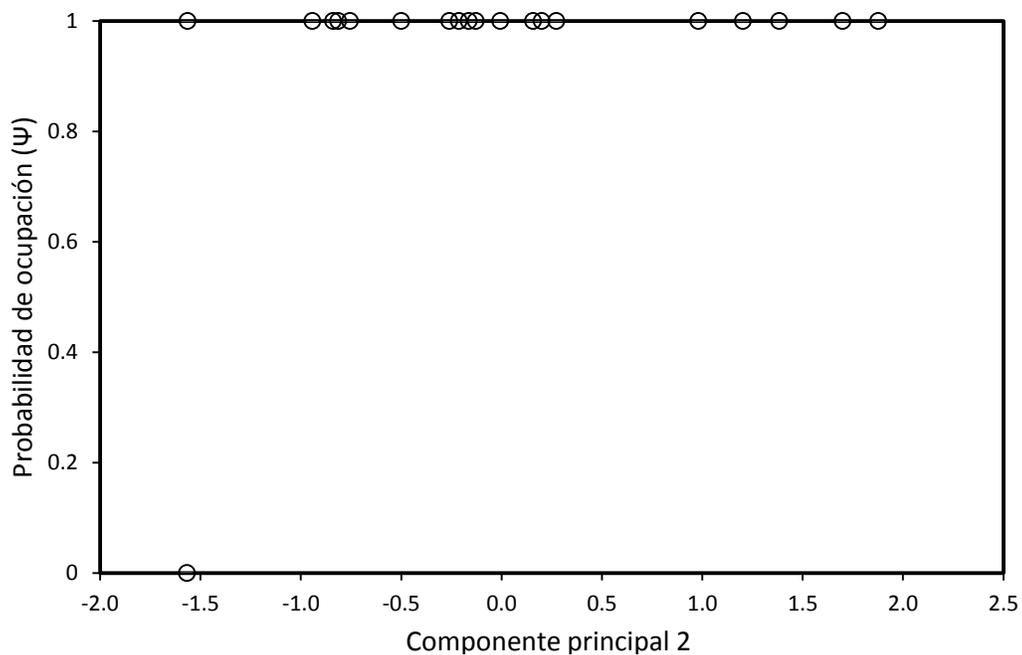
**Tabla 5.** Modelos de ocupación de una temporada de la Chara Crestada (*Cyanocitta stelleri*). La tabla incluye información sobre el número de parámetros del modelo (#Parámetros), el valor del Criterio de Información de Akaike (AIC), la diferencia entre el valor de AIC del mejor modelo ( $\Delta$ AIC) y valor del peso de AIC del modelo (peso de AIC).

Modelo	#Parámetros	AIC	$\Delta$ AIC	Peso de AIC
$\Psi(\text{CP2}), p(\text{horas de muestreo} + \text{días de lluvia})$	5	141.84	0.00	0.67
$\Psi(\text{CP2} + \text{CP1}), p(\text{horas de muestreo} + \text{días de lluvia})$	6	143.84	2.00	0.25
$\Psi(\cdot), p(\text{horas de muestreo} + \text{días de lluvia})$	4	147.78	5.94	0.03
$\Psi(\cdot), p(\text{horas de muestreo})$	3	148.44	6.60	0.02
$\Psi(\text{CP1}), p(\text{horas de muestreo} + \text{días de lluvia})$	5	149.61	7.77	0.01
$\Psi(\cdot), p(\text{días de lluvia})$	3	150.55	8.71	0.01
$\Psi(\cdot), p(\cdot)$	2	151.91	10.07	0.00

La presencia de la Chara de Collar se registró en el 30% (Naive  $\Psi = 0.30$ ) de los sitios muestreados. Los resultados indican que el primer modelo explica la variación de los datos (Tabla 6). El modelo más parsimonioso, de acuerdo con el valor de AIC, sugiere que la probabilidad de ocupación está asociada al componente principal 1 ( $\beta = -2.59$ , EE = 1.47; fig. 12) y al componente principal 2 ( $\beta = -4.15$ , EE = 2.86; fig. 12) y la probabilidad de detección aumentó con las horas de muestreo ( $\beta = -0.58$ , EE = 0.43). Análisis posteriores usando las variables asociadas al componente principal 1 y componente principal 2 muestran que la probabilidad de ocupación de la Chara de Collar

**Tabla 6.** Modelos de ocupación de una temporada de la Chara de Collar (*Aphelocoma woodhouseii*). La tabla incluye información sobre el número de parámetros del modelo (#Parámetros), el valor del Criterio de Información de Akaike (AIC), la diferencia entre el valor de AIC del mejor modelo ( $\Delta$ AIC) y valor del peso de AIC del modelo (peso de AIC).

Modelo	#Parámetros	AIC	$\Delta$ AIC	Peso de AIC
$\Psi(\text{CP2}+\text{CP1}),p(\text{horas de muestreo})$	5	94.53	0.00	0.93
$\Psi(\text{CP2}),p(\text{horas de muestreo})$	4	100.38	5.85	0.05
$\Psi(\text{CP1}),p(\text{horas de muestreo})$	4	103.24	8.71	0.01
$\Psi(\cdot),p(\text{horas de muestreo})$	3	108.06	13.53	0.00
$\Psi(\cdot),p(\cdot)$	2	108.31	13.78	0.00
$\Psi(\cdot),p(\text{horas de muestreo}+\text{días de lluvia})$	4	108.88	14.35	0.00
$\Psi(\cdot),p(\text{días de lluvia})$	3	109.99	15.46	0.00



**Figura 10.** Relación entre la probabilidad de ocupación y el Componente principal 2 para la Chara Crestada. Los bigotes indican el error estándar.

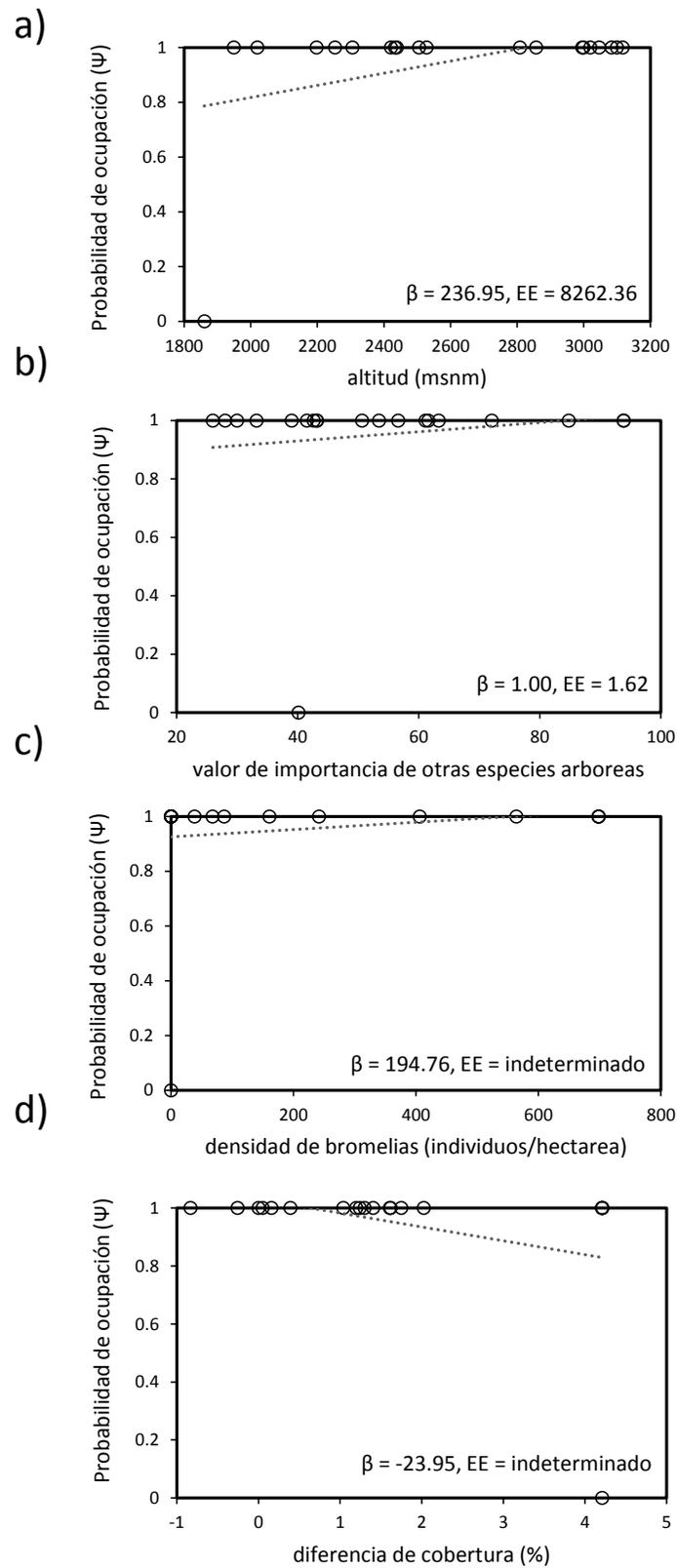
incrementó con el valor de importancia de *Quercus* ( $\beta = 1.07$ , EE = 0.61) y donde la diferencia de cobertura del dosel entre lluvias y secas es mayor ( $\beta = 1.19$ , EE = 0.60) y disminuyó en sitios de mayor altitud ( $\beta = -212.75$ , EE = indeterminado), con mayor valor de importancia del género *Pinus* ( $\beta = -0.64$ , EE = 0.54) y mayor valor de

importancia de otras especies de árboles no identificadas ( $\beta = -0.69$ , EE = 0.62), mayor altura de los árboles ( $\beta = -2.78$ , EE = 1.22) y mayor densidad de bromelias ( $\beta = -3.42$ , EE = 3.09 fig. 13). Estos resultados sugieren que la Chara de Collar es una especie que ocupa la parte más baja de la montaña, restringiendo así su distribución altitudinal entre los 1860 y los 2305 msnm en la Reserva de San Pablo Etna, y en sitios dominados por árboles del género *Quercus*, con menor cobertura del dosel.

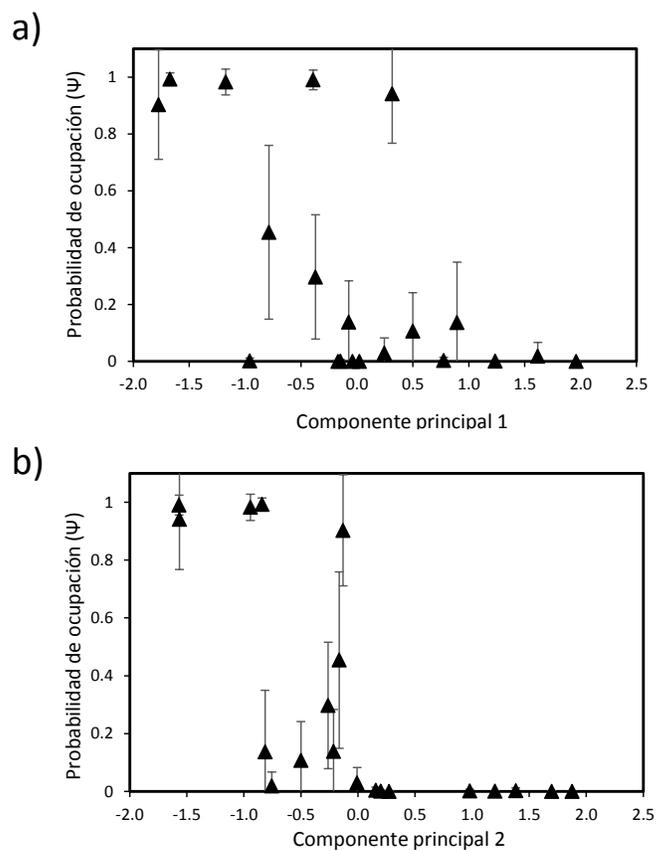
La Matraca Barrada se registró en el 90% (Naive  $\Psi = 0.90$ ) de los sitios muestreados. Los resultados indican que los dos primeros modelos explican de forma similar la variación de los datos (Tabla 7). El modelo más parsimonioso, de acuerdo al valor de AIC, sugiere que la probabilidad de ocupación está asociada al componente principal 1 ( $\beta = 106.97$ , EE = indeterminado; fig. 14) y la probabilidad de detección aumentó con el número de días de lluvia ( $\beta = 0.51$ , EE = 0.19) y las horas de muestreo ( $\beta = 0.28$ , EE = 0.16). No obstante, el error estimado por el análisis fue indeterminado, esto pudo deberse al alto número de detecciones de la especie (Barry y Elith 2006). Análisis posteriores usando las variables asociadas al componente principal 1 muestran que la probabilidad de ocupación de la Matraca Barrada no varió con el valor de importancia del género *Pinus* ( $\beta = 2.64$ , EE = 1.55), el valor de importancia del género *Quercus* ( $\beta = -63.73$ , EE = indeterminado) y la altura de los árboles ( $\beta = 11.65$ , EE = 8.32 fig. 15). Estos resultados sugieren que la Matraca Barrada es una especie de amplia distribución con un patrón de ocupación generalista en la Reserva Comunal de San Pablo Etna. De acuerdo con lo esperado, los resultados sugieren que la Chara Enana y la Chara de Collar presentan un patrón de ocupación especialista y se distribuyeron de forma excluyente en dos intervalos altitudinales de la Reserva Comunal de San Pablo Etna. Por otro lado, la Chara Crestada y la Matraca Barrada presentan un patrón de ocupación generalista y se distribuyeron en el 90% de los sitios muestreados.

**Tabla 7.** Modelos de ocupación de una temporada de la Matraca Barrada. La tabla incluye información sobre el número de parámetros del modelo (#Parámetros), el valor del Criterio de Información de Akaike (AIC), la diferencia entre el valor de AIC del mejor modelo ( $\Delta AIC$ ) y valor del peso de AIC del modelo (peso de AIC).

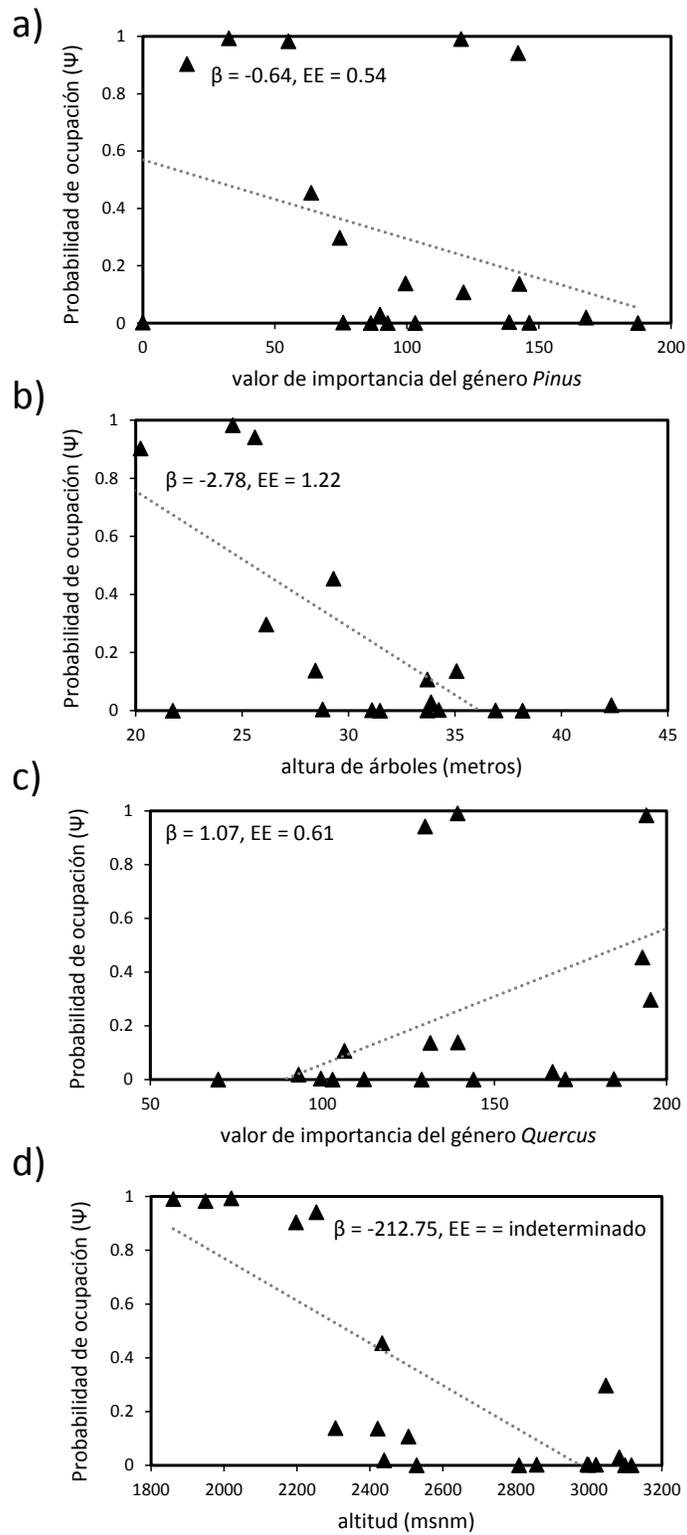
Modelo	#Parámetros	AIC	$\Delta AIC$	Peso de AIC
$\Psi(CP1), p(\text{días de lluvia} + \text{horas de muestreo})$	5	207.16	0.00	0.73
$\Psi(CP1 + CP2), p(\text{días de lluvia} + \text{horas de muestreo})$	6	209.16	2.00	0.27
$\Psi(\cdot), p(\text{días de lluvia} + \text{horas de muestreo})$	4	218.17	11.01	0.00
$\Psi(\cdot), p(\text{días de lluvia})$	3	219.1	11.94	0.00
$\Psi(CP2), p(\text{días de lluvia} + \text{horas de muestreo})$	5	219.57	12.41	0.00
$\Psi(\cdot), p(\text{horas de muestreo})$	3	223.92	16.76	0.00
$\Psi(\cdot), p(\cdot)$	2	225.15	17.99	0.00



**Figura 11.** Relación entre la probabilidad de ocupación y a) la altitud, b) el valor de importancia de otras especies arbóreas no identificadas, c) la densidad de bromelias y d) la diferencia de cobertura en lluvias y secas, para la Chara Crestada.

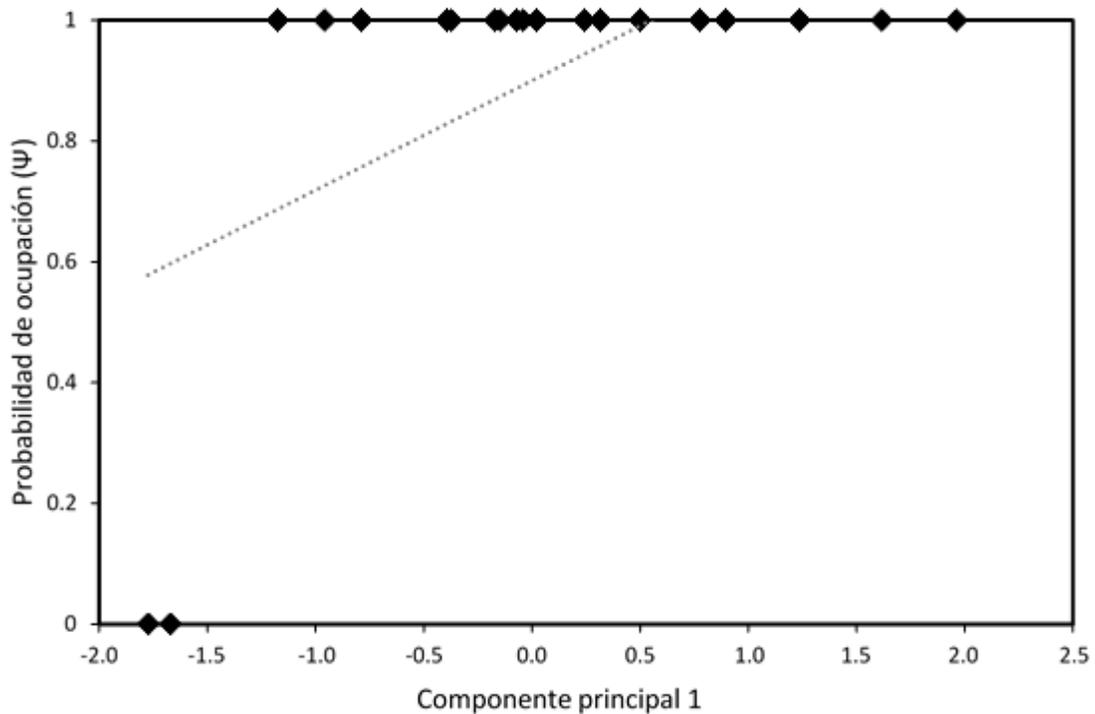


**Figura 12.** Relación entre la probabilidad de ocupación y a) el componente principal 1 y b) el componente principal 2, para la Chara de Collar. Los bigotes indican error estándar.



**Figura 13.** Relación entre la probabilidad de ocupación y a) el valor de importancia del género *Pinus*, b) el valor de importancia del género *Quercus* y c) la altura de los árboles, para la Chara de Collar.

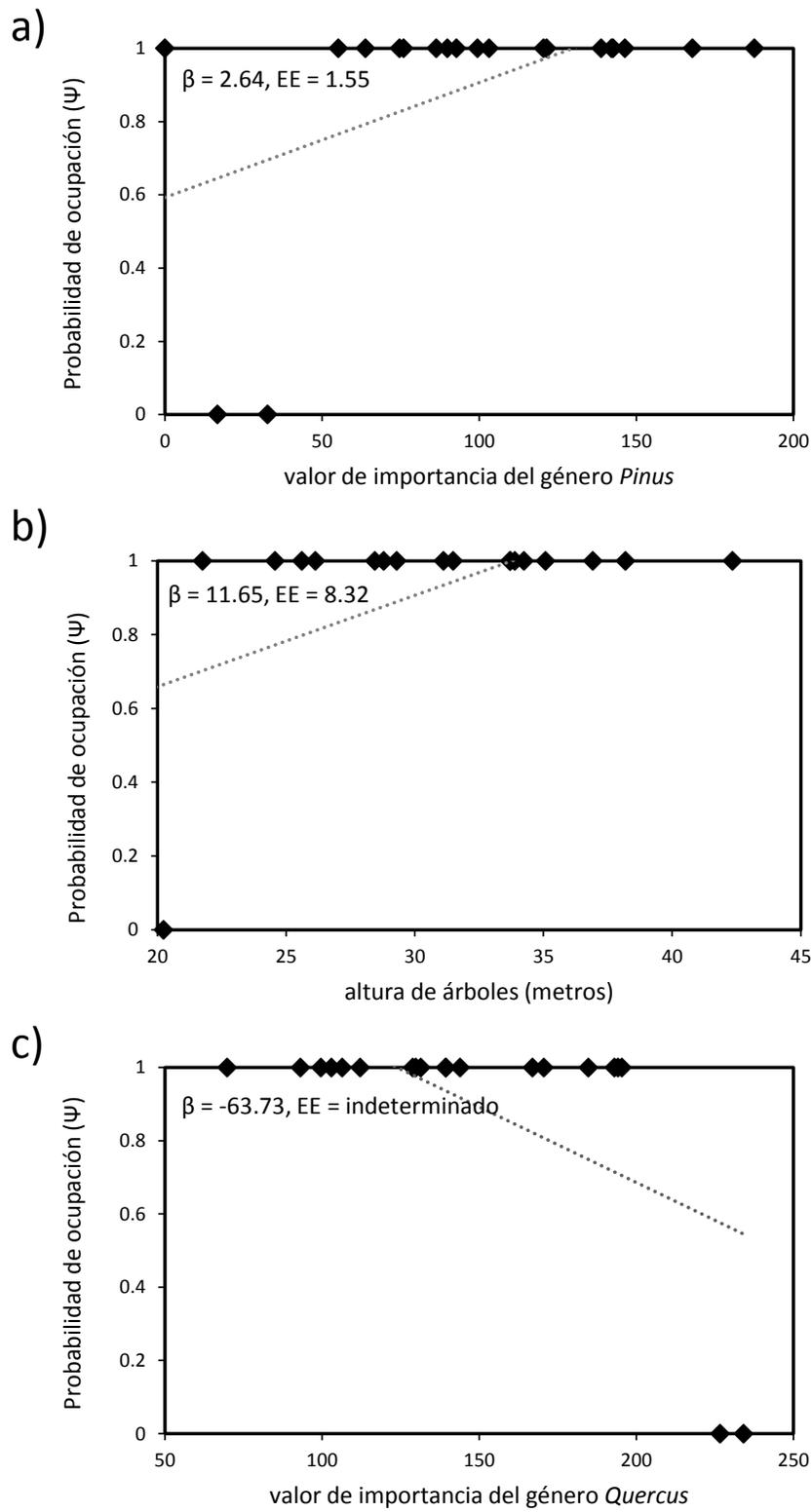




**Figura 14.** Relación entre la probabilidad de ocupación y el componente principal 1 para la Matraca Barrada. Los bigotes indican el error estándar.

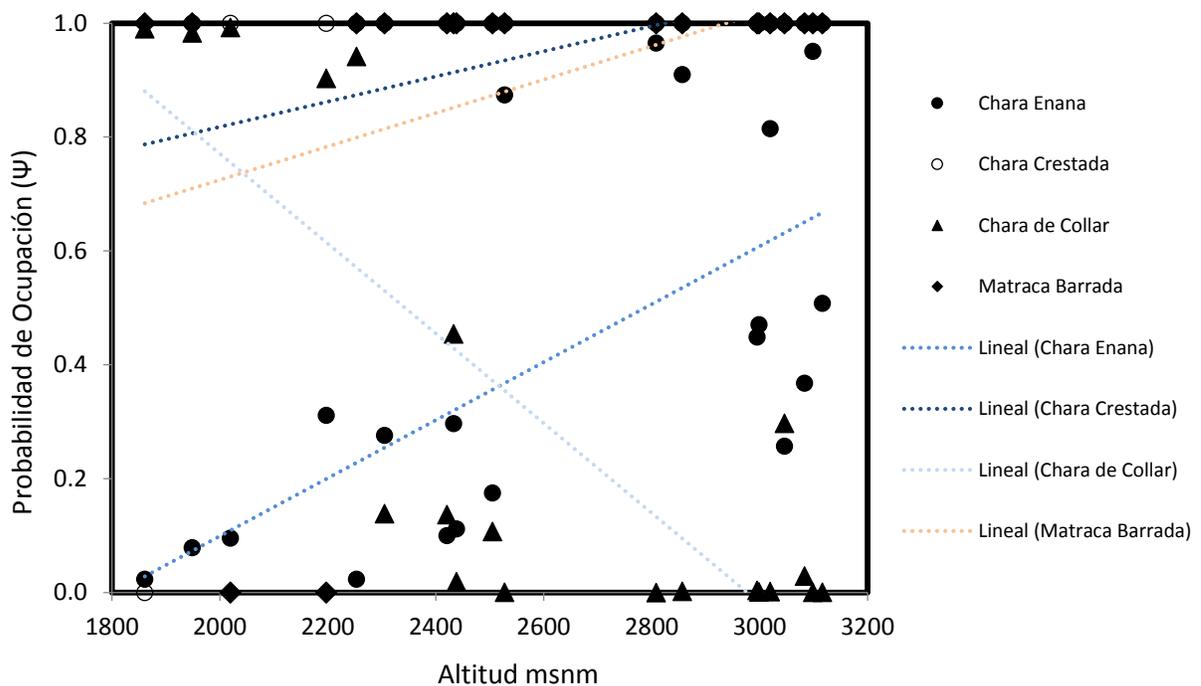
#### *Co-ocurrencia de especies*

El análisis de co-ocurrencia mostró que la probabilidad de que la Chara Enana co-ocurra con la Matraca Barrada (SIF=1.03, EE = 0.10) en el mismo sitio es mayor que lo esperado bajo un hipótesis de independencia, mientras que la probabilidad de que la Chara Enana co-ocurra con la Chara Crestada (SIF=1.05, EE = 1.63) y la Chara de Collar (SIF=0.00, EE = 0.00) en el mismo sitio es menor que lo esperado bajo una hipótesis de independencia. Aunque la Chara Enana se sobrelapa con la distribución local de la Chara Crestada y la Matraca Barrada en la parte más alta de la Reserva Comunal de San Pablo Etla, es más probable que esta especie se agrupe con la Matraca Barrada y menos probable a que se agrupe con la Chara Crestada en la parte más alta de la montaña. Por otro lado, los resultados sugieren que es más probable que la Chara Enana evite co-ocurrir con la Chara de Collar en el área de estudio, esto se explica debido a que la distribución altitudinal de estas dos especies no se sobrelapa en la Reserva Comunal de San Pablo Etla (fig. 16). Específicamente, la probabilidad de ocupación de la Chara Enana dado que la Chara Crestada ( $\Psi = 0.43$ , EE= 0.12; Tabla 8) y/o la Matraca Barrada ( $\Psi = 0.67$ , EE= 0.12; Tabla 10) estén presentes en un sitio fue media en ambos casos. En contraste, la probabilidad de ocupación de la Chara Enana dado que la Chara Crestada y/o la Matraca Barrada estén ausentes en un sitio fue nula ( $\Psi = 0.00$ , EE= 0.00) en



**Figura 15.** Relación entre la probabilidad de ocupación y a) Altura de árboles, b) Densidad de bromelias y c) Diferencia de cobertura, para la Chara de Collar.

ambos casos. Por otro lado, la probabilidad de que la Chara Enana esté presente en un sitio con la Chara Crestada ( $p=0.41$ ,  $EE=0.01$ ; Tabla 8) y/o la Matraca Barrada ( $p=0.65$ ,  $EE=0.01$ ; Tabla 10) también fue media en ambos casos. Mientras que la probabilidad de detectar a la Chara Enana ( $p=0.00$ ,  $EE=0.00$ ; Tabla 8 y Tabla 10) dado que la Chara Crestada y/o la Matraca Barrada estén presentes y no son detectadas en un sitio, fue nula para la Chara Enana en ambos casos. Estos resultados sugieren que la Chara Crestada y la Matraca Barrada pueden servir como especies indicadoras de la ocurrencia de la Chara Enana en la parte más alta de la montaña. En cuanto a la co-ocurrencia de la Chara Enana con la Chara de Collar, la probabilidad de ocupación de la Chara Enana, dado que la Chara de Collar esté presente en un sitio fue nula ( $\Psi=0.00$ ,  $EE=0.00$ ; Tabla 9). En contraste, la probabilidad de ocupación de la Chara Enana, dado que la Chara de Collar esté ausente en un sitio fue media ( $\Psi=0.58$ ,  $EE=0.13$ ). Mientras que la probabilidad de que la Chara Enana esté presente en un sitio con la Chara de Collar ( $\Psi=0.00$ ,  $EE=0.00$ ; Tabla 9) fue nula. Estos resultados sugieren que la Chara Enana no co-ocurre con la Chara de Collar en la Reserva Comunal de San Pablo Etna, debido a que estas especies se distribuyeron de forma excluyente en dos intervalos altitudinales, por lo tanto, la presencia de la Chara de Collar no es un indicador de la ausencia de la Chara Enana.



**Figura 16.** Distribución altitudinal de la Chara Enana, la Chara Crestada, la Chara de Collar y la Matraca Barrada en la Reserva Comunal de San Pablo Etna. Las líneas de tendencia se presentan a manera de guía para la interpretación de la figura.

**Tabla 8.** Modelos de co-ocurrencia de una temporada de la Chara Enana con la Chara Crestada en la Reserva Comunal de San Pablo Etla. La tabla incluye información sobre la probabilidad de ocupación de la Chara Enana, dado que la Chara Crestada este presente ( $\Psi_{BA}$ ) o ausente ( $\Psi_{Ba}$ ) en un sitio, así como la Probabilidad de que las dos especies estén presentes en un sitio ( $\Psi_{AB}$ ).

Parámetro	Especie			
	A		B	
	<i>Cyanocitta stelleri</i>		<i>Cyanolyca nana</i>	
	Estimada	Error estándar	Estimada	Error estándar
$\psi_{iA}^1$	0.95	0.05		
$\psi_{iBA}^2$			0.43	0.12
$\psi_{iBa}^3$			0.00	0.00
$\psi_{iB}^4$			0.41	0.01
$\psi_{iAB}^5$	0.41	0.01	0.41	0.01
$p_A^6$	0.79	0.04		
$p_B^7$			0.46	15101.42
$r_A^8$	0.99	0.01		
$r_{BA}^9$			0.40	0.06
$r_{Ba}^{10}$			0.00	0.00

<sup>1</sup>Probabilidad de ocupación de la especie A

<sup>2</sup>Probabilidad de ocupación de la especie B, dado que la especie A esta presente

<sup>3</sup>Probabilidad de ocupación de la especie B, dado que la especie A esta ausente

<sup>4</sup>Probabilidad de ocupación de la especie B

<sup>5</sup>Probabilidad de que ambas especies estén presentes en un sitio

<sup>6</sup>Probabilidad de detección de la especie A, dado que la especie B está ausente

<sup>7</sup>Probabilidad de detección de la especie B, dado que la especie A está ausente

<sup>8</sup>Probabilidad de detección de la especie A, dado que ambas especies están presentes

<sup>9</sup>Probabilidad de detección de la especie B, dado que ambas especies están presentes y la especie A es detectada

<sup>10</sup>Probabilidad de detección de la especie B, dado que ambas especies están presentes y la especie A no es detectada

**Tabla 9.** Modelos de co-ocurrencia de una temporada de la Chara Enana con la Chara de Collar en la Reserva Comunal de San Pablo Etla. La tabla incluye información sobre la probabilidad de ocupación de la Chara Enana, dado que la Chara de Collar este presente ( $\Psi_{BA}$ ) o ausente ( $\Psi_{Ba}$ ) en un sitio, así como la Probabilidad de que las dos especies estén presentes en un sitio ( $\Psi_{AB}$ ).

Parámetro	Especie			
	A		B	
	<i>Campylorhynchus megalopterus</i>		<i>Cyanolyca nana</i>	
	Estimada	Error estándar	Estimada	Error estándar
$\psi_{A^1}$	0.97	0.10		
$\psi_{BA^2}$			0.67	0.12
$\psi_{Ba^3}$			0.00	0.00
$\psi_{B^4}$			0.65	0.01
$\psi_{AB^5}$	0.65	0.01	0.65	0.01
$\rho_A^6$	0.15	0.07		
$\rho_B^7$			0.46	indeterminado
$r_A^8$	0.95	0.02		
$r_{BA^9}$			0.26	0.04
$r_{Ba^{10}}$			0.00	0.00

<sup>1</sup>Probabilidad de ocupación de la especie A

<sup>2</sup>Probabilidad de ocupación de la especie B, dado que la especie A esta presente

<sup>3</sup>Probabilidad de ocupación de la especie B, dado que la especie A esta ausente

<sup>4</sup>Probabilidad de ocupación de la especie B

<sup>5</sup>Probabilidad de que ambas especies estén presentes en un sitio

<sup>6</sup>Probabilidad de detección de la especie A, dado que la especie B está ausente

<sup>7</sup>Probabilidad de detección de la especie B, dado que la especie A está ausente

<sup>8</sup>Probabilidad de detección de la especie A, dado que ambas especies están presentes

<sup>9</sup>Probabilidad de detección de la especie B, dado que ambas especies están presentes y la especie A es detectada

<sup>10</sup>Probabilidad de detección de la especie B, dado que ambas especies están presentes y la especie A no es detectada

**Tabla 10.** Modelos de co-ocurrencia de una temporada de la Chara Enana con la Matraca Barrada en la Reserva Comunal de San Pablo Etla. La tabla incluye información sobre la probabilidad de ocupación de la Chara Enana, dado que la Matraca Barrada este presente ( $\Psi_{BA}$ ) o ausente ( $\Psi_{Ba}$ ) en un sitio, así como la Probabilidad de que las dos especies estén presentes en un sitio ( $\Psi_{AB}$ ).

Parámetro	Especie			
	A		B	
	<i>Aphelocoma woodhouseii</i>		<i>Cyanolyca nana</i>	
	Estimada	Error estándar	Estimada	Error estándar
$\psi_{iA}^1$	0.30	0.10		
$\psi_{iBA}^2$			0.00	0.00
$\psi_{iBa}^3$			0.58	0.13
$\psi_{iB}^4$			0.40	0.51
$\psi_{iAB}^5$	0.00	0.00	0.00	0.00
$p_A^6$	0.62	0.06		
$p_B^7$			0.40	0.06
$r_A^8$	0.29	8170.15		
$r_{BA}^9$			0.48	2.49
$r_{Ba}^{10}$			0.31	5806.03

<sup>1</sup>Probabilidad de ocupación de la especie A

<sup>2</sup>Probabilidad de ocupación de la especie B, dado que la especie A esta presente

<sup>3</sup>Probabilidad de ocupación de la especie B, dado que la especie A esta ausente

<sup>4</sup>Probabilidad de ocupación de la especie B

<sup>5</sup>Probabilidad de que ambas especies estén presentes en un sitio

<sup>6</sup>Probabilidad de detección de la especie A, dado que la especie B está ausente

<sup>7</sup>Probabilidad de detección de la especie B, dado que la especie A está ausente

<sup>8</sup>Probabilidad de detección de la especie A, dado que ambas especies están presentes

<sup>9</sup>Probabilidad de detección de la especie B, dado que ambas especies están presentes y la especie A es detectada

<sup>10</sup>Probabilidad de detección de la especie B, dado que ambas especies están presentes y la especie A no es detectada

## Discusión

En este trabajo, investigué la relación entre la probabilidad de ocupación de la Chara Enana, la Chara Crestada, la Chara de Collar y la Matraca Barrada con las características del hábitat y evalué sus patrones de co-ocurrencia. Este estudio representa el primer ejemplo reportado de monitoreo de aves utilizando sistemas autónomos de grabación y Modelos de Ocupación para evaluar la ocurrencia de especies y su relación con el hábitat en México. En este trabajo estimé la probabilidad de ocupación de cuatro especies de aves, incluyendo dos especies endémicas a México y una de ellas considerada en peligro de extinción a nivel nacional (NOM-059-SEMARNAT 2010). Los resultados revelaron que la probabilidad de ocupación de la Chara Enana incrementó en sitios localizados en la parte alta de la reserva, en donde la importancia de otras especies de árboles de géneros como *Litsea*, *Arbutus*, *Abies*, *Alnus* y *Buddleja* y la densidad de bromelias fue mayor y con una cobertura del dosel constante a lo largo del año. En el caso de la Chara Crestada los resultados revelaron que la probabilidad de ocupación de esta especie no varió con la altitud, la importancia de otras especies de árboles, la densidad de bromelias o la cobertura del dosel, lo que sugiere que la Chara Crestada presenta un patrón de distribución generalista y no muestra preferencias de hábitat a escala local. Por otro lado, el modelo más parsimonioso y que mejor explico la probabilidad de ocupación de la Chara de Collar incluyó el efecto del componente principal 1 (CP1) y el componente principal 2 (CP2). Específicamente, la probabilidad de ocupación de la Chara de Collar incrementó con la importancia de *Quercus* y la diferencia en la cobertura del dosel y disminuyó con la altitud, la importancia del género *Pinus*, la importancia de otras especies de árboles, la altura de los árboles y la densidad de bromelias, sugiriendo que esta especie prefiere sitios a menor altura con vegetación poco densa. Por último, los resultados revelaron que la probabilidad de ocupación de la Matraca Barrada no varió con la importancia de *Pinus*, la importancia de *Quercus* o la altura de los árboles, lo que sugiere que la Matraca Barrada también presenta un patrón de distribución generalista y no muestra preferencias de hábitat a escala local.

### *Modelos de ocupación*

Los resultados obtenidos en este estudio sugieren que la probabilidad de ocupación de la Chara Enana incrementa en la parte más alta de la montaña y en particular, en sitios con mayor importancia de otras especies de árboles, alta densidad de bromelias y mayor cobertura del dosel, las cuales son características típicas de cañadas y zonas húmedas en la reserva. En línea con lo reportado por Hardy (1971) la Chara Enana es más común en bosques húmedos. Sin embargo, Hardy (1971) indica una fuerte asociación de la especie a bosques de *Pinus-Quercus-Abies* en donde parece ser más abundante. Contrario a lo esperado, los resultados sugieren que la probabilidad de ocupación de la Chara Enana es mayor en sitios con otras especies de árboles de géneros como

*Litsea*, *Arbutus*, *Abies*, *Alnus* y *Buddleja*, y no en sitios con mayor importancia de *Pinus* o *Quercus*. Hardy (1971) no realizó medidas sistematizadas de la vegetación, lo que podría haber generado la discrepancia entre resultados. Es posible que la distribución de la Chara Enana podría estar determinada por otras características del hábitat como la humedad de los bosques, la cual influencia fuertemente la cantidad de epifitas disponibles (e. g. bromelias, helechos y líquenes), en donde la especie forrajea frecuentemente en busca de alimento (Hardy 1971). En línea con esta hipótesis, es sabido que sitios con mayor cobertura del dosel y mayor humedad se caracterizan por un mayor número de bromelias, las cuales albergan la mayor abundancia y diversidad de insectos (Stuntz 2001, Zotz 2016). Mis observaciones en campo sugieren que la probabilidad de encontrar a la Chara Enana es mayor en sitios con mayor abundancia de epifitas. Estudios futuros deberían enfocarse en analizar la asociación entre la humedad del bosque, densidad de epifitas, la disponibilidad de alimento de epifitas y la abundancia de la Chara Enana.

El patrón de distribución observado en este estudio para la Chara Crestada es congruente con lo reportado en varios estudios (Stewart y Shepard 1994, Stotz et al. 1996, Marzluff et al. 2004, Vigallon y Marzluff 2005, Walker et al. 2016, Marzluff et al. 2016), sugiriendo que esta especie presenta un patrón de ocupación generalista. Los resultados obtenidos mostraron que la probabilidad de ocupación de la Chara Crestada no se relacionó con la importancia de *Pinus* o *Quercus* en la Reserva Comunal de San Pablo Etna. Lo anterior pudo deberse a que, a través de su distribución, la Chara Crestada prefiere particularmente bosques fragmentados, en donde utiliza los parches y bordes del bosque (Brand y George 2001, Raphael et al. 2002, Vigallon y Marzluff 2005, Marzluff et al. 2016). Garrison et al. (2005) y Dickson et al. (2009) encontraron que la Chara Crestada es una especie que responde positivamente ante eventos de perturbación humana (e. g., fuego y tala). Y al igual que otras especies generalistas tolera la fragmentación y perturbación del paisaje (Julliard et al. 2006, Devictor et al. 2008). Esto podría ayudar a entender porque la Chara Crestada ocupa la mayor parte del área de estudio, debido a que la Reserva estuvo sujeta a eventos de perturbación como incendios en 1940 y 1996, y manejo intensivo por extracción de madera durante 4 años por la empresa “Fábrica de papel Sultepec”, lo que también pudo haber generado las condiciones apropiadas para la ocupación de esta especie a lo largo de la Reserva.

Por otro lado, la falta de asociación de la Chara Crestada con las variables del hábitat, también puede deberse a que especies generalistas pueden responder a factores de múltiples escalas espaciales, haciendo difícil evaluar su asociación con variables del hábitat a una escala en particular, por ejemplo, una especie puede tener una asociación positiva con una variable del hábitat a escala local, y una asociación negativa o no presentar asociación alguna con la misma variable a escala del paisaje, regional o biogeográfica (Wiens et al. 1987, Kilgo et al. 2002, Dettmers et al. 2002, Thogmartin y Knutson 2007, Iglesia et al. 2012). Sin embargo, los resultados

obtenidos no permiten distinguir el efecto de las variables del hábitat sobre la ocupación de la Chara Crestada a diferentes escalas. La dificultad para relacionar la ocurrencia de especies generalistas con las características del hábitat, también puede deberse a que el nivel de incertidumbre de modelos de ocurrencia aumenta con cada conjunto de características de los hábitat en los que ocurre una especie (Kilgo *et al.* 2002, Dettmers *et al.* 2002). Estudios futuros deben dirigirse a evaluar los efectos de las características ambientales a diferentes escalas sobre el patrón de distribución de esta especie. Por último, la falta de registros de ausencia (i. e., no detecciones) de la Chara Crestada a lo largo del área de estudio, también pudo haber causado errores en la modelación con co-variables, debido a que los modelos pueden verse limitados para discriminar con exactitud entre sitios ocupados y no-ocupados e identificar correctamente características de sitios adecuados para una especie (Ferrier y Watson 1997, Barry y Elith 2006).

A diferencia de las especies anteriores, la ocupación de la Chara de Collar incrementa en la parte más baja de la montaña, donde la mayor importancia es atribuida al bosque de *Quercus* y con menor cobertura del dosel. Los registros de esta especie han sido asociados particularmente a bosques de *Pinus*, *Juniperus*, asociaciones de *Quercus*, bosque ribereño y matorrales secos (Bardwell *et al.* 2001, Gowen *et al.* 2014, Chesser *et al.* 2016, Curry *et al.* 2017). En línea con lo esperado, los resultados obtenidos en este estudio mostraron que fue la importancia de *Quercus* el mejor predictor de la ocupación de la Chara de Collar. Además, los sitios en los que se registró con mayor frecuencia a la especie también se caracterizan por presentar bosque de *Juniperus*, ribereño y matorral seco (Chesser *et al.* 2016, Del Castillo *et al.* 2004). La asociación de la Chara de Collar con el bosque de *Quercus* en el área de estudio podría indicar que esta especie se ha adaptado para alimentarse del recurso específico que le brinda este tipo de bosque (i. e., bellotas), como se ha probado en otras especies del género *Aphelocoma* (e. g., Peterson 1993, Bradwell *et al.* 2001). Por otro lado, esta especie pertenece a un grupo (i. e., género *Aphelocoma*) altamente diverso que exhibe una amplia variación geográfica en ecología y comportamiento social (Peterson 1992, Peterson y Burt 1992, Bradwell *et al.* 2001, Delaney *et al.* 2008). Específicamente, Dunn y Garret (2001), Curry *et al.* (2002), Rice *et al.* (2003), Delaney *et al.* (2008) y Gowen *et al.* (2014) encontraron que la Chara de Collar y la Chara Californiana (*Aphelocoma californica*) exhiben marcadas diferencias fenotípicas, de comportamiento y vocalizaciones, y genéticas a lo largo de su distribución. Estos hallazgos contribuyeron a que la Chara de Collar fuera recientemente considerada como especie independiente a la Chara Californiana (Chesser *et al.* 2016). Debido al escaso conocimiento que se tiene sobre esta especie, es recomendable que estudios futuros se enfoquen en evaluar nuevos aspectos de la ecología de la Chara de Collar, por ejemplo, su distribución con mayor precisión, las características ambientales que la determinan, y potenciales amenazas a las que se enfrenta la especie.

Al igual que la Chara Crestada, la ocupación de la Matraca Barrada no se relacionó con las variables del hábitat mostrando un patrón de ocupación generalista. El patrón de distribución observado en este estudio para la Matraca Barrada es congruente con la información del tipo de hábitat – bosque de *Pinus-Quercus* – que esta especie frecuente (Howell y Webb 1995, Stotz *et al.* 1996, Kroodsma y Brewer 2016, BirdLife International 2016). Es probable que la Matraca Barrada se distribuya ampliamente a través de la Reserva Comunal de San Pablo Etlá debido a que ha sido descrita como una especie capaz de tolerar cierto grado de perturbación del hábitat (Stotz *et al.* 1996, Kroodsma y Brewer 2016), lo que es particularmente evidente en la parte baja de la montaña del área de estudio. Otra razón por la cual esta especie ocupa el 90% del área de estudio puede ser debido a que la disponibilidad de recursos, por ejemplo la densidad de bromelias, es un factor importante en el establecimiento y distribución de sus territorios, como se ha probado con otra especie del género *Campylorhynchus* (Wells 2016).

Interesantemente los resultados no mostraron una relación entre el número de bromelias y la ocupación de la Matraca Barrada. En un estudio reciente, Wells (2016) encontró que la densidad de bromelias se correlaciona con la distribución de la Matraca Tropical (*Campylorhynchus zonatus*), especie hermana de la Matraca Barrada, en el bosque tropical lluvioso. Una posible explicación a porque en el presente estudio no se encontró relación entre la densidad de bromelias y la ocupación de la Matraca Barrada, puede ser debido a que la evaluación de esta relación no se realizó de forma directa por observaciones focales como lo hizo Wells (2016). No obstante, el género *Campylorhynchus* ha sido descrito por Brewer (2001) y Kroodsma y Brewer (2016) como epifito-especialistas que invierte la mayor parte de su tiempo en el forrajeo de estas plantas. Además las bromelias, en comparación con el resto de las epifitas, representan la mayor disponibilidad de recursos de alta calidad, ya que albergan una alta abundancia y diversidad de insectos (Stuntz 2001, Ambruster *et al.* 2002, Stuntz *et al.* 2002, Zotz 2016). En conjunto, lo anterior sugiere que la densidad de brómelas podría estar relacionada positivamente con la ocupación de la Matraca Barrada en el área de estudio. No obstante, futuros estudios que tengan como objetivo determinar la relación entre las bromelias y la presencia de esta especie, son necesarios para entender los factores más importantes que determinan su distribución local (e. g., Wells 2016).

#### *Co-ocurrencia de especies*

Los análisis de co-ocurrencia mostraron que la Chara Enana es más probable a co-ocurrir con la Matraca Barrada y menos probable a co-ocurrir con la Chara Crestada y la Chara de Collar. Estos resultados son congruentes con la distribución altitudinal de la Chara Enana, la Matraca Barrada y la Chara de Collar (Hardy 1971, Stotz *et al.* 1996, dos Anjos 2016, Kroodsma y Brewer 2016, Curry *et al.* 2017). Sin embargo, contrastan con la distribución altitudinal de la Chara Crestada (Stotz *et al.* 1996, Marzluff 2016). Específicamente, la distribución de la Chara Enana se sobrelapa con la distribución de la Chara Crestada y la Matraca Barrada entre los 2800 y 3100 msnm,

pero no se sobrelapa con la distribución de la Chara de Collar, debido a que estas dos especies se distribuyeron de forma excluyente en dos intervalos altitudinales. El patrón de co-ocurrencia entre la Chara Enana, la Chara Crestada y la Matraca Barrada sugiere que estas dos especies pueden servir como especies indicadoras de la ocurrencia de la Chara Enana en la parte más alta de la montaña. Por otro lado, aunque la probabilidad de que la Chara Enana co-ocurra con la Chara Crestada es menor, mis observaciones en campo sugieren que la probabilidad de encontrar a estas dos especies juntas es alta en los sitios de mayor elevación en la Reserva Comunal de San Pablo Etla. El hecho de que los resultados obtenidos hayan mostrado una baja tendencia a la agrupación entre la Chara Enana y la Chara Crestada, pudo deberse a que la Chara Enana ocupa principalmente sitios en donde hay mayor importancia de otras especies de árboles y a que la Chara Crestada se asocia más a bosque de *Pinus-Quercus*, hábitat en el que co-ocurre con la Chara Enana.

Los resultados obtenidos mostraron que la Chara Enana tiende a asociarse con la Chara Crestada y la Matraca Barrada, particularmente en la parte más alta de la montaña. Esto pudo deberse a que especies de aves de menor tamaño, como la Chara Enana, se asocian menos con conoespecíficos y más con heteroespecíficos, debido a los costos competitivos asociados con estas interacciones (Farine *et al.* 2012). Leyequién y Cleef (2006) y Engelhardt *et al.* (2014) encontraron que cuanto mayor es la diferencia en la masa corporal entre pares de especies de aves, menor es la fuerza de la competencia por los recursos que comparten, lo que podría representar evidencia indirecta de la co-existencia entre especies. Lo anterior sugiere que la diferencia entre la masa corporal de la Chara Enana (40-42 g) con la Chara Crestada (100-142 g) y la Matraca Barrada (32-35 g), podría ser un factor que influye positivamente en sus patrones de co-ocurrencia. Estudios que han investigado la asociación entre especies por tamaño corporal, indican que especies con mayor tamaño, que se presentan como dominantes dentro de los grupos mixtos, tienden a asociarse con más conoespecíficos y heteroespecíficos, en comparación con especies pequeñas o sub-dominantes (French y Smith 2005, Farine *et al.* 2012). Lo anterior sugiere que la Chara Crestada y la Matraca Barrada presentan una mayor tendencia a interactuar y asociarse con especies más pequeñas como la Chara Enana formar para grupos de forrajeo mixtos, lo cual es congruente con los resultados obtenidos. En contraste, Sridhar *et al.* (2012) encontró que la similitud fenotípica entre especies, específicamente el tamaño corporal, presentan una asociación más fuerte con la ocurrencia de especies y la formación de grupos de forrajeo mixtos. Otro argumento que apoya el patrón de co-ocurrencia entre estas tres especies es que, especies conspicuas y gregarias intraespecíficas, como la Chara Crestada y la Matraca Barrada, presentan una mayor tendencia a ser gregarias interespecíficas y líderes de grupos de forrajeo mixtos, en comparación con especies crípticas y no gregarias, como la Chara Enana, que representan a las especies seguidoras dentro de estos grupos (Hope 1980, Sridhar *et al.* 2009, Goodale *et al.* 2010, Marzluff 2016, Kroodsma y Brewer 2016). Otros autores han documentado que las especies líderes de grupos de forrajeo mixtos tienden a ser más grandes, más

generalistas y criadores cooperativos, en comparación con las especies seguidoras de grupos, las cuales tienden a ser más pequeñas, más especialistas y forrajean en los estratos más altos de la vegetación (Grennberg 2000, Sridhar *et al.* 2009, Goodale *et al.* 2010). Lo anterior apoya el patrón de co-ocurrencia y formación de grupos de forrajeo entre la Chara Enana, la Chara Crestada y la Matraca Barrada en la Reserva Comunal de San Pablo Etla, y es congruente con las características de historia de vida de las tres especies (Hardy 1971, Stotz *et al.* 1996, dos Anjos 2016, Marzluff 2016, Kroodsma y Brewer 2016, Curry *et al.* 2017).

Los resultados de co-ocurrencia concuerdan con el hecho de que la Chara Enana, la Chara Crestada y la Matraca Barrada tienden a agruparse en mayor o menor medida para formar grupos de forrajeo entre sí, particularmente fuera de su temporada reproductiva, y con otras especies de aves insectívoras dentro de los bosques húmedos de *Pinus-Quercus* (Hardy 1971, Hutto 1987, Martínez-Morales 2004, dos Anjos 2016, Marzluff 2016). Además, se ha documentado que la Chara Enana y la Matraca Barrada basan su alimentación en la disponibilidad de insectos de epifitas, particularmente de bromelias, y que la Chara Crestada es una especie omnívora (Short 1961, Hardy 1971, Hutto 1987, dos Anjos 2016, Marzluff 2016, Kroodsma y Brewer 2016). Lo anterior sugiere la asociación que hay entre la formación de grupos mixtos y el gremio de forrajeo al que pertenecen las especies para dar lugar a patrones de co-ocurrencia, lo cual es particularmente evidente entre la Chara Enana y la Matraca Barrada (Sridhar *et al.* 2012). Hardy (1971) reportó que la Chara Enana invierte más del 80 % del tiempo de forrajeo en la parte alta del estrato medio y la parte inferior del dosel del bosque, este comportamiento podría explicar la tendencia de esta especie a formar grupos de forrajeo mixtos con la Chara Crestada y la Matraca Barrada, debido a que aves que invierten mayor tiempo de forrajeo en la parte alta de los árboles, presentan una mayor propensión a formar grupos mixtos, en comparación con aves que forrajean a nivel de sotobosque (Zou *et al.* 2011).

Especies cercanas podrían presentar una asociación más fuerte para formar grupos de forrajeo, debido a que son más similares respecto al uso de los recursos por los que compiten, pero también pueden asociarse en otros aspectos de su ecología, por ejemplo, por la identidad de sus depredadores (Beltrán *et al.* 2012, Sridhar *et al.* 2012). Las asociaciones entre especies similares también podrían ser causadas por clasificación espacial en función del hábitat y sus requerimientos ambientales (i. e., filtrado de hábitat; Cavender-Bares *et al.* 2006, Cavender-Bares *et al.* 2009). Lo anterior sugiere que la Chara Enana debería presentar una mayor asociación para formar grupos de forrajeo con la Chara Crestada, en comparación con la Matraca Barrada, sin embargo, los resultados obtenidos contrastan con esta tendencia debido a que la probabilidad de co-ocurrencia entre la Chara Enana y la Matraca Barrada fue mayor que con la Chara Crestada, lo cual podría estar asociado a que estas dos

especies son particularmente insectívoras (Hardy 1971, Brewer 2001, dos Anjos 2016, Kroodsma y Brewer 2016, Marzluff 2016).

La co-ocurrencia de la Chara Enana con la Chara Crestada y la Matraca Barrada también podría estar asociada a los beneficios cooperativos relacionados con la formación de grupos de forrajeo mixtos. Dentro de estos beneficios, particularmente la Chara Enana podría tomar ventaja de la información que le brindan la Chara Crestada y la Matraca Barrada (i. e., información social), para encontrar sitios con mayor disponibilidad de recursos y reducir el riesgo por depredación (Grennberg 2000, Seppänen *et al.* 2007, Goodale y Kotagama 2008, Sridhar *et al.* 2009, Goodale *et al.* 2010).

Los resultados obtenidos concuerdan con el hecho de que la Chara Enana y la Chara de Collar no compiten por los recursos en la Reserva Comunal de San Pablo Etna, debido a que el patrón de co-ocurrencia entre estas especies no se sobrelapa altitudinalmente, ya que el límite inferior de la distribución de la Chara Enana se registró a los 2800 msnm, mientras que el límite superior de la distribución de la Chara de Collar se registró a los 2300 msnm. Otro argumento que apoya este resultado es que la Chara Enana ocupa sitios con mayor importancia de otras especies de árboles en donde se alimenta particularmente de insectos en epifitas (Hardy 1971), mientras que la Chara de Collar ocupa sitios con mayor importancia de *Quercus* en donde es probable que se alimente de bellotas. Lo anterior sugiere que son especies que ocupan sitios con diferentes características y explotan diferentes recursos, por lo que es poco probable que representes especies competidoras en el área de estudio.

En este estudio el uso de modelos de ocupación permitió evaluar el patrón de co-ocurrencia entre la Chara Enana, la Chara Crestada y la Matraca Barrada, y revelar que la Chara Enana no co-ocurre con la Chara de Collar en la Reserva Comunal de San Pablo Etna. De acuerdo con Richmond *et al.* (2010), los modelos de ocupación proporcionan un método útil para hacer inferencias sobre las interacciones entre especies raras, como la Chara Enana, con otras especies, como la Chara Crestada y la Matraca Barrada, debido a que observaciones directas de estas interacciones pueden ser más difíciles de realizar. Estos modelos proporcionan una poderosa herramienta para probar hipótesis de co-ocurrencia entre especies y pueden ayudar a examinar cambios en la distribución de especies frente a cambio climático (Mackenzie *et al.* 2004, Bailey *et al.* 2009, Richmond *et al.* 2010, Farris *et al.* 2016, Estevo *et al.* 2017).

#### *Implicaciones de conservación y manejo*

Este estudio reveló que la Chara Enana ocupa sitios con características muy particulares dentro del bosque de *Pinus-Quercus* y tiene una muy restringida distribución altitudinal. La combinación de estos elementos representa un importante predictor de riesgo de extinción frente al cambio climático (Forero-Medina *et al.* 2011, White y

Bennett 2015). Estas condiciones, aunado a la pérdida y fragmentación de su hábitat y reducción de sus poblaciones (BirdLife International 2016), reflejan la importancia de desarrollar un sistema de monitoreo a largo plazo de la Chara Enana en nuevos sitios, particularmente en áreas con bosques de *Pinus-Quercus* conservados y que presentan asociaciones con otras especies de árboles, entre los 2800 y los 3100 msnm, empleando sistemas autónomos de grabación en combinación con modelos de ocupación. Basados en futuros escenarios de cambio climático, la porción de bosque que se encuentra en la parte más alta de la montaña podría ser reducida, impactando negativamente a las poblaciones de la Chara Enana. Este estudio mostro que la combinación de monitoreo acústico y Modelos de ocupación pueden ser una herramienta valorable para predecir la distribución de una especie endémica y en peligro de extinción. Desde una perspectiva de manejo práctico, esto significa que mucho tiempo y esfuerzo pueden ser ahorrados si utilizamos sistemas autónomos de grabación para dar seguimiento a esta especie en otras áreas de la Sierra Norte de Oaxaca.

## Conclusiones

El presente estudio representa un avance en el conocimiento de las características de historia de vida de la Chara Enana y su relación con el hábitat, información especialmente útil sobre la cual basar decisiones de conservación y manejo de esta especie. La presencia de esta especie de distribución restringida, representa un aspecto crítico para la priorización de áreas de conservación y enfatiza la importancia de la Reserva Comunal de San Pablo Etla y de la Sierra Norte de Oaxaca para la conservación de la diversidad de aves, particularmente de especies endémicas y en peligro de extinción como es el caso particular de la Chara Enana (SEMARNAT 2010, BirdLife International 2016). Interesantemente, dos de las especies clasificadas dentro de la variable valor de importancia de otras especies de árboles, son *Litsea glaucescens* y *Arbutus xalapensis*. Estas especies arbóreas se encuentran consideradas como en peligro de extinción nivel nacional (NOM-059) y de menor preocupación a nivel internacional, respectivamente (Luna-Vega 2003, Ramirez-Marcial y González-Espinosa 1998, SEMARNAT 2010). Esto resalta la importancia de conservación de la Chara Enana y sugiere su uso como *especie sombrilla* para ayudar a conservar simultáneamente múltiples especies, de plantas y animales, con diferentes requerimientos de hábitat (Jean-Michel y Per 2004, Breckheimer *et al.* 2014). Finalmente, la combinación de monitoreo acústico y Modelos de ocupación representan una herramienta útil para predecir la ocupación de especies con distintos patrones de distribución, por ejemplo la Chara Enana y la Chara Crestada, y evaluar su relación con las características del hábitat.

## Bibliografía

- Acevedo, M., y L. Villanueva-Rivera. 2006. Using Automated Digital Recording Systems as Effective Tools for the Monitoring of Birds and Amphibians. *Wildlife Society Bulletin*, **34**(1): 211-214.
- Ambruster, P., R. A. Hutchinson y P. Cotgreave. 2002. Factors influencing community structure in a South American tank bromeliad fauna. *Oikos*, **96**: 225-234.
- Alvarez-Berríos, N., M. Campos-Cerqueira, A. Hernández-Serna, J. M. Delgado C., Román-Dañobeyita y T. M. Aide. 2016. Impacts of small-scale gold mining on birds and anurans near the Tambopata Natural Reserve, Peru, assessed using passive acoustic monitoring. *Tropical Conservation Science*, **9**(2): 832-851.
- American Ornithologists' Union (AOU). 1982. Supplement: Thirty-Fourth Supplement to the Check-List of North American Birds. *The Auk*, **99**(3): 1-16.
- American Ornithologists' Union (AOU). 1983. Check-list of North American Birds. 7th edition. American Ornithologists' Union, Washington, D.C.
- Arita, H. T., A. Christen, P. Rodríguez y J. Soberón. 2012. The presence-absence matrix reloaded: the use and interpretation of range-diversity plots. *Global Ecology and Biogeography*, **21**: 282-292.
- Bailey, L., y M. Adams. 2005. Occupancy Models to Study Wildlife. USGS Fact Sheet.
- Bailey, L., J. A. Reid, E. D. Forsman y J. D. Nichols. 2009. Modeling co-occurrence of northern spotted and barred owls: Accounting for detection probability differences. *Biological Conservation*, **142**: 2983-2989.
- Bailey, L., D. I. Mackenzie y J. D. Nichols. Advances and applications of occupancy models. *Methods in Ecology and Evolution*, **12**(5): 1269-1279.
- Bardeli, R., D. Wolff, F. Kurth, M. Koch, K.-H. Tauchert y K.-H. Frommolt. 2010. Detecting bird sounds in a complex acoustic environment and application to bioacoustic monitoring. *Pattern Recognition Letters*. *ELSEVIER*, **31**: 1524-1534.
- Barry, S., y J. Elith. 2006. Error and uncertainty in habitat models. *Journal of Applied Ecology*, **43**: 413-423.
- Becker, C., A. Agreda, E. Astudillo, M. Costantino y P. Torres. 2005. Community-based Monitoring of Fog Capture and Biodiversity at Loma Alta, Ecuador Enhance Social Capital and Institutional Cooperation. *Biodiversity and Conservation*, **14**(11): 2695-2707.
- Beltrán, E., A. Valiente-Banuet y M. Verdu'. 2012. Trait divergence and indirect interactions allow facilitation of congeneric species. *Annals of Botany*, **110**(7): 1369-76.
- BirdLife International. 2016. *Cyanolyca nanus*. The IUCN Red List of Threatened Species 2016: e.T22705672A94029909. <http://dx.doi.org/10.2305/IUCN.UK.20163.RLTS.T22705672A94029909.en>. Downloaded on 10 October 2017.
- BirdLife International. 2016. *Cyanocitta stelleri*. The IUCN Red List of Threatened Species 2016: e.T22705614A94027487. <http://dx.doi.org/10.2305/IUCN.UK.20163.RLTS.T22705614A94027487.en>. Downloaded on 10 October 2017.
- BirdLife International. 2016. *Campylorhynchus megalopterus*. The IUCN Red List of Threatened Species 2016: e.T22711309A94288204. <http://dx.doi.org/10.2305/IUCN.UK.20163.RLTS.T22711309A94288204.en>. Downloaded on 10 October 2017.
- BirdLife International. 2017. IUCN Red List for birds. Downloaded from <http://www.birdlife.org> on 10/10/2017.

- Blumstein, D., D. Mennill, P. Clemins, L. Girod, K. Yao, G. Patricelli, J. Deppe, A. Krakauer, C. Clark, K. Cortopassi, S. Hanser, B. McCowan, A. Ali y A. Kirschel. 2011. Acoustic monitoring in terrestrial environments using microphone arrays: applications, technological considerations and prospectus. *Journal of Applied Ecology*, **48**: 758-767.
- Borrini-Feyerabend, G., y A. Kothari. 2008. Recognizing and Supporting Indigenous and Community Conservation – Ideas and Experiences from the Grassroots, IUCN CEESP Briefing Note No. 9, IUCN, Cambridge, September.
- Borrini-Feyerabend, G., A. Kothari y G. Oviedo. 2004. Indigenous and Local Communities and Protected Areas. Towards Equity and Enhanced Conservation, IUCN/WCPA Best Practice Series No. 11, IUCN, Cambridge.
- Bardwell, E., C. W. Benkman y W. R. Gould. 2001. Adaptive geographic variation in Western Scrub-Jays. *Ecology*, **82**: 2617-2627.
- Brand, L. A., y T. L. George. 2001. Response of passerine birds to forest edge in coast redwood forest fragments. *Auk*, **118**(3): 678-686.
- Brandes, S. T. 2008. Automated sound recording and analysis techniques for bird surveys and conservation. *Bird Conservation International*, **18**: 63-73.
- Breckheimer, I., N. M. Haddad, W. F. Morris, A. M. Trainor, W. R. Fields, R. T. Jobe, B. R. Hudgens, A. Moody y J. R. Walters. 2014. Defining and Evaluating the Umbrella Species Concept for Conserving and Restoring Landscape Connectivity. *Conservation Biology*, **0**(0): 1-10.
- Bredemeier, M., P. Dennis, N. Sauberer, B. Petriccione, K. Török, C. Cocciufa, G. Morabito y A. Pugnelli. 2007. Biodiversity assessment and change – the challenge of appropriate methods, in: Hester, R.E., Harrison, R.M. (Eds.), Biodiversity Under Threat. Issues in Environmental Science and Technology 25, Cambridge RSC Publishing, 217-251.
- Brewer, D. 2001. Wrens, Dippers and Thrashers. Yale University Press. 272 p.
- Budaev, S. V. 2010. Using Principal Components and Factor Analysis in Animal Behaviour Research: Caveats and Guidelines. *Ethology*, **116**: 472-480.
- Burgos, A., R. Páez, E. Carmona y H. Rivas. 2013. A systems approach to modeling Community-Based Environmental Monitoring: a case of participatory water quality monitoring in rural Mexico. *Environmental Monitoring and Assessment*, **185**(12): 10297-10316.
- Burnham, K. P., y D. R. Anderson. 2002. Model Selection and Multimodel Inference: a Practical Information-Theoretic Approach, 2nd ed. Springer, New York.
- Burt, J. 2006. SYRINX-PC Version 2.6. Real time spectrographic recording, analysis and playback of sounds.
- Campos-Cerqueira, M. y T. M. Aide. 2016. Improving distribution data of threatened species by combining acoustic monitoring and occupancy modeling. *Methods in Ecology and Evolution*, **7**: 1340–1348.
- Cattell, R. B. 1966. The scree test for the number of factors. *Multivariate Behavioral Research*, **1**: 245-276.
- Cavender-Bares, J., A. Keen y B. Miles. 2006. Phylogenetic structure of Floridian plant communities depends on taxonomic and spatial scale. *Ecology*, **87**: 109-S122.
- Cavender-Bares, J., K. H. Kozak, P. V. A. Fine y S. W. Kembel. 2009. The merging of community ecology and phylogenetic biology. *Ecology Letters*, **12**: 693-715.
- Celis-Murillo, A., J. Deppe y M. Ward. 2012. Effectiveness and utility of acoustic recordings for surveying tropical birds. *Journal of Field Ornithology*, **83**(2): 166-179.

- Chesser, R. T., R. C. Banks, F. K. Barker, C. Cicero, J. L. Dunn, A. W. Kratter, I. J. Lovette, P. C. Rasmussen, J. V. Remsen Jr., J. D. Rising, D. F. Stotz y K. Winker. 2010. Fifty-First Supplement to the American Ornithologists' Union *Check-List of North American Birds*. *The Auk*, **127**(3): 726-744.
- Chesser, R. T., K. J. Burns, C. Cicero, J. L. Dunn, A. W. Kratter, I. J. Lovette, P. C. Rasmussen, J. V. Remsen Jr., J. D. Rising, D. F. Stotz y K. Winker. 2016. Fifty-seventh Supplement to the American Ornithologists' Union *Check-list of North American Birds*. *The Auk*, **133**(3): 544-560.
- CONABIO. 2015. Áreas de Importancia para la Conseración de las Aves (AICAS). Consultado en: <http://conabioweb.conabio.gob.mx, 19> de diciembre de 2015.
- CONANP. 2016. Listado de Áreas Destinadas Voluntariamente a la Conservación. Consultado en: <http://www.conanp.gob.mx>, 20 de febrero de 2017.
- Cooch, E. G. y G. C. White (Eds.). 2017. Program MARK A Gentle Introduction. 17<sup>th</sup> edition, Cap. 11.
- Curry, R. L., A. T. Peterson y T. A. Langen. 2002. "Western Scrub-Jay (*Aphelocoma californica*)." In *The birds of North America*, No. 712, edited by A. Poole and F. Gill. Philadelphia, PA: The Birds of North America, Inc.
- Curry, R. L., A. T. Peterson, T. A. Langen, P. Pyle y M. A. Patten. 2017. Woodhouse's Scrub-Jay (*Aphelocoma woodhouseii*), *The Birds of North America* (P. G. Rodewald, Ed.). Ithaca: Cornell Lab of Ornithology; Retrieved from the Birds of North America: <https://birdsna.org/Species-Account/bna/species/wooscj2>
- Delaney, K. S., S. Zafar y R. K. Wayne. 2008. Genetic Divergence and Differentiation within The Western Scrub-Jay (*Aphelocoma californica*). *The Auk*, **125**(4): 839-849.
- Del Castillo, R. F., J. A. Pérez de la Rosa, G. V. Amado y R. R. García. 2004. Coníferas. En: A. J. García-Mendoza, M. J. Ordóñez y M. Briones-Salas (eds.), *Biodiversidad de Oaxaca*. Instituto de Biología, UNAM Fondo Oaxaqueño para la Conservación de la Naturaleza-World Wildlife Fund, México, 141-158.
- Depraetere, M., S. Pavoine, F. Jiguet, A. Gasc, S. Duvail y J. Sueur. 2012. Monitoring animal diversity using acoustic indices: Implementation in a temperate woodland. *Ecological Indicators*, **13**(1): 46-54.
- Dettmers, R., D. A. Buehler y J. G. Bartlett. 2002. A test and comparison of wildlife-habitat modelling techniques for predicting bird occurrence at a regional scale. *Predicting species occurrences: issues of accuracy and scale*. J.M. Scott, M.L. Morrison and P.J. Heglund (Ed.). Island Press, Covelo, CA, 607-615.
- Devictor, V., R. Julliard y F. Jiguet. 2008. Distribution of specialist and generalist species along spatial gradients of habitat disturbance and fragmentation. *Oikos*, **0**(0): 1-8.
- Dickson, B. G., B. R. Noon, C. H. Flather, S. Jentsch y W. M. Block. 2009. Quantifying the multi-scale response of avifauna to prescribed fire experiments in the southwest United States. *Ecological Applications*, **19**(3): 608-621.
- Dirzo, R., S. Y. Hillary, M. Galetti, G. Ceballos, N. J. B. Isacc, y B. Collen. 2014. Defaunation in the anthropocene. *Science*, **34**: 401-405.
- Donovan, T. M., y J. Hines. 2007. Exercises in occupancy modeling and estimation. Exercise 4: Single-species, single-season model with site level covariates.
- dos Anjos, L. 2016. Dwarf Jay (*Cyanolyca nanus*). In: del Hoyo, J., Elliott, A., Sargatal, J., Christie, D.A. & de Juana, E. (eds.). *Handbook of the Birds of the World Alive*. Lynx Edicions, Barcelona. (retrieved from <http://www.hbw.com/node/60705> on 2 February 2016).
- Dunn, J. L., y K. L. Garrett. 2001. Featured Photo Parapatry in Woodhouse's and California Scrub-Jays revisited. *Western Birds*, **32**: 186-187.

- Elbers, J. (Ed.). 2011. Las áreas protegidas de América Latina: Situación actual y perspectivas para el futuro. Quito, Ecuador, UICN, 227 p.
- Elzinga, C., D. Salzer, J. Willoughby and J. Gibbs. 2001. Monitoring plant and animal populations. 1st ed. Malden, Mass.: Blackwell Science.
- Engelhardt, K. A. M., E. R. Mark y J. A. Powell. 2014. Body Size Mediated Coexistence in Swans. *The Scientific World Journal*, 1-12.
- Estevo, C. A., M. B. Nagy-Reis y J. D. Nichols. 2017. When habitat matters: Habitat preferences can modulate co-occurrence patterns of similar sympatric species. *PLoS ONE*, **12**(7): 1-16.
- Farine, D. R., C. J. Garraway y B. C. Sheldon. 2012. Social network analysis of mixed-species flocks: exploring the structure and evolution of interspecific social behaviour. *Animal Behaviour*, **84**: 1271–1277.
- Farris, Z. J., M. J. Kelly, S. Karpanty y F. Ratelolahy. 2016. Patterns of spatial co-occurrence among native and exotic carnivores in north-eastern Madagascar. *Animal Conservation*, **19**: 189-198.
- Ferrier, S., y G. Watson. 1997. An evaluation of the effectiveness of environmental surrogates and modeling techniques in predicting the distribution of biological diversity. NSM National Parks and Wildlife Service. Environment Australia.
- Forero-Medina, G., J. Terborgh, S. J. Socolar y S. L. Pimm. 2011. Elevational Ranges of Birds on a Tropical Montane Gradient Lag behind Warming Temperatures. *PLoS ONE*, **6**(12): 1-5.
- Formmolt, K.-H., T. Klaus-Henry y M. Koch. 2008. Advantages and Disadvantages of Acoustic Monitoring of Birds – Realistic Scenarios for Automated Bioacoustic Monitoring in a Densely Populated Region. In Computational bioacoustics for assessing biodiversity. Karl-Heinz Formmolt, Rolf Bardeli y Michael Clausen Eds. Germany, 83-92.
- Frommolt, K.-H., y K.-H. Tauchert. 2014. Applying bioacoustic methods for long-term monitoring of a nocturnal wetland bird. *Ecological Informatics*, **21**: 4-12.
- French, A. R., y T. B. Smith. 2005. Importance of Body Size in Determining Dominance Hierarchies among Diverse Tropical Frugivores. *BIOTROPICA*, **37**(1): 96-101.
- Furnas, B., y R. Callas. 2015. Using automated recorders and occupancy models to monitor common forest birds across a large geographic region. *The Journal of Wildlife Management*, **79**(2): 325-337
- García, E. 2004. Modificaciones al sistema de clasificación climática de Köppen. Instituto de geografía Universidad Nacional Autónoma de México. Para adaptarlo a las condiciones de la República Mexicana.
- García-Mendoza, A. J., M. de J. Ordóñez-Díaz y M. Briones-Salas (Ed.). 2004. Biodiversidad de Oaxaca. Instituto de Biología, UNAM: Fondo Oaxaqueño para la Conservación de la Naturaleza : World Wildlife Fund, 605 p.
- Garrison, B. A., M. L. Triggs y R. L. Wachs. 2005. Short-term effects of group-selection timber harvest on landbirds in montane hardwood-conifer habitat in the central Sierra Nevada. *Journal of Field Ornithology*, **76**(1): 72-82.
- González, C., y J. F. Ornelas. 2009. Song variation and persistence of song neighborhoods in a lekking hummingbird. *The Condor*, **111**: 633–640.
- Goodale, E., y S. W. Kotagama. 2008. Response to conspecific and heterospecific alarm calls in mixed-species bird flocks of a Sri Lankan rainforest. *Behavioral Ecology*, **19**: 887-894.
- Goodale, E., G. Beauchamp, R. D. Magrath, J. C. Nieh y G. D. Ruxton. 2010. Interspecific information transfer influences animal community structure. *Trends in Ecology and Evolution*, **25**: 354-361.

- Gowen, F. C., J. M. Maley, C. Cicero, A. T. Peterson, B. C. Faircloth, T. C. Warr y J. E. McCormack. 2014. Speciation in Western Scrub-Jays, Haldane's rule, and genetic clines in secondary contact. *BMC Evolutionary Biology*, **14**(135): 1-15.
- Greenberg, R. 2000. Birds of many feathers: the formation and structure of mixed-species flocks of forest birds. In: Boinski, S. and Garber, P. A. (Ed.). *On the move: how and why animals travel in groups*. University of Chicago Press, 521-558.
- Hardy, J. W. 1971. Habitat and habits of the Dwarf Jay *Aphelocoma nana*. *Wilson Bulletin*, **83**: 5-30.
- Haughland, D., J. Hero, J. Schieck, J. Castley, S. Boutin, P. Sólymos, B. Lawson, G. Holloway y W. Magnusson. 2010. Planning forwards: biodiversity research and monitoring systems for better management. *Trends in Ecology y Evolution*, **25**(4): 199-200.
- Hines, J. E. 2006. PRESENCE Version 11.7. Software to Estimate Patch Occupancy and Related Parameters. USGS-PWRC.
- Hines, J. E. 2006. GENPRES8 Version 2.6. Software to Simulate Patch Occupancy and Related Parameters. USGS-PWRC.
- Hodabalo, P., K. Wala, T. Thiel-Clemen, M. P. B. Bessike, M. Zida, M. Dourma, K. Batawila y K. Akpagana. 2013. Woody species diversity and important value indices in dense dry forests in Abdoulaye Wildlife Reserve (Togo, West Africa). *International Journal of Biodiversity and Conservation*, **5**(6): 358-366.
- Hope, S. 1980. Call Form in Relation to Function in the Steller's Jay. *The American Naturalist*, **116**(6): 788-820.
- Howell, S. N. G. y Webb, S. 1995. A guide to the birds of Mexico and northern Central America. Oxford University Press, Nueva York.
- Hutto, L. R. 1987. A description of mixed-species insectivorous bird flocks in Western Mexico. *The Condor*, **89**: 282-292.
- Iglesia, M. N., J. A. Collazo y A. J. McKerow. 2012. Use of Occupancy Models to Evaluate Expert Knowledge-based Species-Habitat Relationships. *Avian Conservation and Ecology*, **7**(2): 1-13.
- INEGI. 2005. Prontuario de información geográfica municipal de los Estados Unidos Mexicanos, San Pablo Etla, Oaxaca. Clave Geoestadística 20293.
- IUCN/CEESP. 2010. Strengthening What Works – Recognising and Supporting the Conservation Achievements of Indigenous Peoples and Local Communities, Briefing Note No. 10, IUCN/CEESP, Cambridge.
- Jean-Michel, R., y A. Per. 2004. Usefulness of the Umbrella Species Concept as a Conservation Tool. *Conservation Biology*, **18**(1): 76-85.
- Julliard, R., J. Clavel, F. Jiguet y D. Couvet. 2006. Spatial segregation of specialists and generalists in bird communities. *Ecology Letters*, **9**: 1237-1244.
- Kaiser, H. F. 1974. An index of factorial simplicity. *Psychometrika*, **39**: 32-36.
- Kery, M., B. Gardner y C. Monnerat. 2010. Predicting species distributions from checklist data using site-occupancy models. *Journal of Biogeography*, **37**: 1851-1862
- Kilgo, J. C., D. L. Gartner, B. R. Chapman, J. B. Dunning Jr., K. E. Franzreb, S. A. Gauthreaux, C. H. Greenberg, D. J. Levey, K. V. Miller y S. F. Pearson. 2002. A Test of an Expert-Based Bird-Habitat Relationship Model in South Carolina. *Wildlife Society Bulletin*, **30**(3): 783-793.
- Klingbeil, B., y M. Willig. 2015. Bird biodiversity assessments in temperate forest: the value of point count versus acoustic monitoring protocols. *PeerJ*, **3**: 1-17.

- Kroodsma, D., y D. Brewer. 2016. Grey-barred Wren (*Campylorhynchus megalopterus*). In: del Hoyo, J., Elliott, A., Sargatal, J., Christie, D.A. & de Juana, E. (eds.). Handbook of the Birds of the World Alive. Lynx Edicions, Barcelona. (retrieved from <http://www.hbw.com/node/58104> on 3 February 2016).
- Lara, C., V. Martínez-García y J. F. Ornelas. 2015. Microgeographical Variation in Song Repertoire and Structure between the Leks of Green Violetears Colibri thalassinus in Central Mexico. *Acta Ornithologica*, **50**: 23-32.
- Lee, M., y J. Carrol. 2014. Relative importance of local and landscape variables on site occupancy by avian species in a pine forest, urban, and agriculture matrix. *Forest Ecology and Management*, **320**: 161-170.
- Leyequién, E., y W. F. Cleef. 2007. Influence of body size on coexistence of bird species. *Ecological Research*, **22**(5): 735-741.
- Long, R. A., T. M. Donovan, P. MacKay, W. J. Zielinski y J. S. Buzas. 2011. Predicting carnivore occurrence with noninvasive surveys and occupancy modeling. *Landscape Ecology*, **26**:327–340.
- Luna Vega, M. I. 2003. Ficha técnica de Litsea glaucescens. Taxones del bosque mesófilo de montaña de la Sierra Madre Oriental incluidos en la norma oficial mexicana. Herbario FCME, Departamento de Biología, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México. Bases de datos SNIB-CONABIO. Proyecto No. W025. México, D.F.
- Maass M., E. Jardel, A. Martínez-Yrizar, L. Calderón, J. Herrera, A. Castillo, J. Euán-Ávila y M. Equihua. 2010. Las áreas naturales protegidas y la investigación ecológica de largo plazo en México. *Ecosistemas*, **19**(2): 69-83.
- 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., J. A. Royle, J. A. Brown y J. D. Nichols. 2004. Occupancy Estimation and Modeling for Rare and Elusive Populations. In: Sampling rare or elusive species: concepts, designs, and techniques for estimating population parameters. Island Press, William L. Thompson (Ed.). 413 p.
- MacKenzie, D. I., L. L. Bailey y J. D. Nichols. 2004. Investigating species co-occurrence patterns when species are detected imperfectly. *Journal of Animal Ecology*, **73**: 546-555.
- MacKenzie, D. I. 2006. Modeling the Probability of Resource Use: The Effect of, and Dealing with, Detecting a Species Imperfectly. *The journal of Wildlife Management*, **70**: 367-374.
- MacKenzie, D. I., J. D. Nichols, J. A. Royle, K. H. Pollock, L. L. Bailey y J. E. Hines. 2006. Occupancy Estimation and Modeling: inferring patterns and dynamics of species occurrence. Academic Press, San Diego, CA., 324.
- Márquez, R., D. Llusia, J. F. Beltran, J. P. Do Amaral y R. G. Bowker. 2008. Anurans, the Group of Terrestrial Vertebrates Most Vulnerable to Climate Change: A Case Study with Acoustic Monitoring in the Iberian Peninsula. In Computational bioacoustics for assessing biodiversity. Karl-Heinz Frommolt, Rolf Bardeli y Michael Clausen Eds. Germany, 43-51
- Martin, T. E., C. Paine, C. J. Conway, W. M. Hochachka, P. Allen y W. Jenkins. 1997. Breeding Biology Research & Monitoring Database. Montana Coop. Wildlife Research. University of Montana Missoula, 64 p.
- Martin, G., C. C. Benavides, C. Del C. García, S. A. Fonseca, F. C. Mendoza y M. G. Ortíz. 2011. Indigenous and community conserved areas in Oaxaca, Mexico. *Management of Environmental Quality*, **22**(2): 250-266.
- Martínez-Morales, M. A. 2004. Nuevos registros de aves en el bosque mesófilo de montaña del noreste de Hidalgo, México. *HUITZIL*, **5**(2): 12-19

- Martínez-Morales, M. A. 2009. Ficha técnica de *Cyanolyca nana*. En: Escalante-Piego, P. (compilador). Fichas sobre las especies de aves incluidas en Proyecto de Norma Oficial Mexicana PROYNOM059ECOL2000. Parte 1. Instituto de Biología, UNAM.
- Marsh, D., y P. Trenham. 2008. Current Trends in Plant and Animal Population Monitoring. *Conservation Biology*, **22**(3): 647-655.
- Marzluff, J., J. J. Millspaugh, P. Hurvitz y M. S. Handcock. 2016. Relating Resources to a Probabilistic Measure of Space Use: Forest Fragments and Steller's Jays. *Ecology*, **85**(5): 1411-1427.
- Marzluff, J. 2016. Steller's Jay (*Cyanocitta stelleri*). In: del Hoyo, J., Elliott, A., Sargatal, J., Christie, D.A. & de Juana, E. (eds.). Handbook of the Birds of the World Alive. Lynx Edicions, Barcelona. (retrieved from <http://www.hbw.com/node/60693> on 2 February 2016).
- Morrison, M. L., B. G. Marcot y R. W. Mannan. 1992. Wildlife habitat relationships. University of Wisconsin Press.
- Morrison, M. L., W. M. Block, M. D. Strickland, B. A. Collier y M. J. Peterson. 2008. Wildlife study design (2a. ed.), Springer Series on Environmental Management, New York.
- Mostacedo, B., y T. Fredericksen. 2000. Manual de métodos básicos de muestreo y análisis en ecología vegetal. 1st ed. Santa Cruz de la Sierra, Bolivia: Proyecto de Manejo Forestal Sostenible (BOLFOS).
- Mukaka, M. M. 2012. Statistics corner: A guide to appropriate use of correlation coefficient in medical research. *Malawi Medical Journal*, **24**(3): 69-71.
- Obrist, M.K., Pavan, G., Sueur, J., Riede, K., Llusia, D., Márquez, R., 2010. Bioacoustics approaches in biodiversity inventories. In: Eymann, J., Degreef, J., Häuser, C., Monje, J.C., Samyn, Y., Vandenspiegel, Y.D. (Eds.), Manual on Field Recording Techniques and Protocols for All Taxa Biodiversity Inventories and Monitoring. ABC Taxa, vol. 8, 18–48.
- Ospina, O. E., L. J. Villanueva-Rivera, C. J. Corrada-Bravo y T. M. Aide. 2013. Variable response of anuran calling activity to daily precipitation and temperature: implications for climate change. *Ecosphere*, **4**(4): 1-12.
- Peterson, A. T. 1992. Phylogeny and rates of molecular evolution in the *Aphelocoma* jays (Corvidae). *Auk*, **109**: 133-147.
- Peterson, A. T. y D. B. Burt. 1992. Phylogenetic history of social evolution and habitat use in the *Aphelocoma* jays. *Animal Behaviour*, **44**(5): 859-866.
- Pijanowski, B., L. Villanueva-Rivera, S. Dumyahn, A. Farina, B. Krause, B. Napoletano, S. Gage y N. Pieretti. 2011. Soundscape Ecology: The Science of Sound in the Landscape. *BioScience*, **61**(3): 203-216.
- Porter-Bolland, L., I. Ruiz-Mallén, C. Camacho-Benavides y S. McCandless (Eds.). 2013. Community action for conservation. New York, NY: Springer New York. 184 p.
- Ramirez-Marcial, N., y M. González-Espinosa. 1998. *Arbutus xalapensis*. The IUCN Red List of Threatened Species 1998:e.T38918A10156114.<http://dx.doi.org/10.2305/IUCN.UK.1998.RLTS.T38918A10156114.en>. Downloaded on 25 October 2017.
- Raphael, M. G., D. E. Mack, J. M. Marzluff y J. M. Luginbuhl. 2002. Effects of forest fragmentation on populations of the Marbled Murrelet. *Studies in Avian Biology*, **25**: 221-235.
- Rice, H. N., E. Martínez y A. T. Peterson. 2003. Ecological niche differentiation in the *Aphelocoma* jays: a phylogenetic perspective. *Biological Journal of the Linnean Society*, **80**: 369-383.
- Richmond, O. M., J. E. Hines y S. R. Beissinger. 2010. Two species occupancy models: a new parameterization applied to co-occurrence of secretive rails. *Ecological Applications*, **20**(7): 2036-2046.

- Robson, J. P. 2007. Local approaches to biodiversity conservation: lessons from Oaxaca, southern Mexico. *International Journal of Sustainable Development*, **10**: 267-286.
- Romahn de la Vega, C. F., H. M. Ramírez y J. L. G. Treviño. 1994. Dendrometría. Universidad Autónoma de Chapingo. México, 353 p.
- Rota, C. T., M. A. R. Ferreira, R. W. Kays, T. D. Forrester, E. L. Kalies, W. J. McShea, A. W. Parsons y J. J. Millspaugh. 2016. A multispecies occupancy model for two or more interacting species. *Methods in Ecology and Evolution*, **7**: 1164-1173.
- Rovero, F., y D. Spitale. 2016. Presence/absence and species inventory. In: F. Rovero & F. Zimmermann (eds.), Camera Trapping for Wildlife Research. Pelagic Publishing, UK.
- Royle, J. A. 2004. N-Mixture Models for Estimating Population Size from Spatially Replicated Counts. *Biometrics*, **60**: 108-115.
- Sanders, C., y D. Mennill. 2014. Acoustic monitoring of nocturnally migrating birds accurately assesses the timing and magnitude of migration through the Great Lakes. *The Condor*, **116**(3): 371-383.
- Sebastián-González, E., J. Pang-Ching, J. Barbosa y P. Hart. 2015. Bioacoustics for species management: two case studies with a Hawaiian forest bird. *Ecology and Evolution*, **5**(20): 4696-4705.
- SEDATU, Secretaria de Desarrollo Agrario, Territorial y Urbano. 2014. Atlas de Riesgos del Municipio de San Pablo Etlá.
- SEMARNAT, Secretaría de Medio Ambiente, Recursos Naturales y Pesca. 2010. Norma Oficial Mexicana NOM-059-SEMARNAT-2010. Protección ambiental especies nativas de México de flora y fauna silvestre-categorías de riesgo y especificaciones para su inclusión, exclusión o cambio- lista de especies en riesgo. Diario Oficial de la Federación.
- Seoane J., J. Bustamante y R. Díaz-Delgado. 2004. Competing roles for landscape, vegetation, topography and climate in predictive models of bird distribution. *Ecology Model*, **171**: 209-222.
- Seppänen, J.-T., J. T. Forsman, M. Mönkkönen y R. L. Thomson. 2007. Social information use is a process across time, space, and ecology, reaching heterospecifics. *Ecology*, **88**: 1622-1633.
- Sfenthourakis, S., E. Tzanatos y S. Giokas. 2006. Species co-occurrence: the case of congeneric species and a causal approach to patterns of species association. *Global Ecology and Biogeography*, **15**: 39-49.
- Short, L. L. 1961. Interspecies Flocking of Birds of Montane Forest in Oaxaca, Mexico. *The Wilson Bulletin*, **73**(4): 341-347.
- Slabbekorn, H., y M. Peet. 2003. Ecology: Birds sing at a higher pitch in urban noise. *Nature*, **424**(267).
- Stewart, A. C., y M. G. Shepard. 1994. Steller's Jay Invasion of Southern Vancouver Island, British Columbia. *North American Bird Bander*, **19**: 90-95.
- Sridhar, H., G. Beauchamp y K. Shanker. 2009. Why do birds participate in mixed-species foraging flocks? A large-scale synthesis. *Animal Behaviour*, **78**: 337-347.
- Sridhar H., U. Srinivasan, R. A. Askins, J. C. Canales-Delgadillo, C. C. Chen, D. N. Ewert, G. A. Gale, E. Goodale, W. K. Gram y P. J. Hart. 2012. Positive relationships between association strength and phenotypic similarity characterize the assembly of mixed-species bird flocks worldwide. *The American Naturalist*, **180**: 777-790.
- Stotz, F. D., J. W. Fitzpatrick, T. A. Parker III y D. K. Moskivits. 1996. Neotropical Birds Ecology and Conservation. The University of Chicago Press, 502 p.
- Stuntz, S. C. 2001. The influence of epiphytes on arthropods in the tropical forest canopy. Würzburg. 123 p.

- Stuntz, S, C. Ziegler, U. Simon y G. Zotz. 2002. Diversity and structure of the arthropod fauna within three canopy epiphyte species in central Panama. *Journal of Tropical Ecology*, **18**: 161-176.
- Sueur, J., S. Pavoine, O. Hamerlynck, S. Duvail. 2008. Rapid acoustic survey for biodiversity appraisal. *PLoS ONE*, **3**: 1-9.
- Sueur, J., A. Farina, A. Gasc, N. Pieretti y S. Pavoine. 2014. Acoustic Indices for Biodiversity Assessment and Landscape Investigation. *Acta Acustica united with Acustica*, **100**(4): 772-781.
- Tegeler, A., M. Morrison y J. Szewczak. 2012. Using extended-duration audio recordings to survey avian species. *Wildlife Society Bulletin*, **36**(1): 21-29.
- Thogmartin W. E., J. R. Sauer y M. G. Knutson. 2004. A hierarchical spatial model of avian abundance with application to Cerulean Warblers. *Ecological Applications*, **14**(6): 1766-1779.
- Thogmartin, W. E., y M. G. Knutson. 2007. Scaling local species-habitat relations to the larger landscape with a hierarchical spatial count model. *Landscape Ecology*, **22**: 61-75.
- Towsey, M., J. Wimmer, I. Williamson y P. Roe. 2014. The use of acoustic indices to determine avian species richness in audio-recordings of the environment. *Ecological Informatics*, **21**: 110-119.
- Vigallon, S. M., y J. M. Marzluff. 2005. Abundance, Nest Sites, and Nesting Success of Steller's Jays Along a Gradient of Urbanization in Western Washington. *Northwest Science*, **79**(1): 22-27.
- Walker, L. E., P. Pyle, M. A. Patten, E. Greene, W. Davison y V. R. Muehter. 2016. Steller's Jay (*Cyanocitta stelleri*), version 2.0. In *The Birds of North America* (P. G. Rodewald, editor). Cornell Lab of Ornithology, Ithaca, New York, USA.
- Wood, E., J. Brandt, A. Pidgeon y V. Radeloff. 2015. Habitat–occupancy associations and tree-species use patterns by breeding birds in Tibetan sacred forests. *Biodiversity and Conservation*, **24**(1): 129-148.
- Wells, M. T. 2016. Bromeliad Density Correlates with Territories in a Cooperatively Breeding Wren, the Band-backed Wren (*Campylorhynchus zonatus*). *The Wilson Journal of Ornithology*, **128**(3): 642-646.
- White, R. L., y P. M. Bennett. 2015. Elevational Distribution and Extinction Risk in Birds. *PLoS ONE*, **10**(4): 1-17.
- Wiens, J. A., J. T. Rotenberry y B. V. Horne. 1987. Habitat Occupancy Patterns of North American Shrubsteppe Birds: The Effects of Spatial Scale. *Oikos*, **48**(2): 132-147.
- Wilson, T. L., y J. H. Schmidt. 2015. Scale dependence in occupancy models: implications for estimating bear den distribution and abundance. *Ecosphere*, **6**(9): 1-13.
- Yates, M. D., y R. M. Muzika. 2006. Effect of Forest Structure and Fragmentation on Site Occupancy of Bat Species in Missouri Ozark Forests. *Journal of Wildlife Management*, **70**(5): 1238-1248.
- Zotz, G. 2016. *Plants on Plants – The Biology of Vascular Epiphytes*. Springer International Publishing Switzerland.
- Zou, F., G. Chen, Q. Yang y J. R. Fellowes. 2011. Composition of mixed-species flocks and shifts in foraging location of flocking species on Hainan Island, China. *Ibis*, **153**: 269-278.

## Anexos

**Anexo 1.** Historias de detección de la Chara Enana (*Cyanolyca nana*) en la Reserva Comunal de San Pablo Etlá. Se muestran las detecciones (1) y no detecciones (0) para cada sitio de muestreo.

Grabadora ID	2016 Abril	2016 May-Jun	2016 Julio	2016 Agosto	2016 Septiembre	2016 Octubre	2016 Diciembre	2017 Enero	2017 Feb-Mar	2017 Abril
SMB_1	0	1	0	1	0	0	0	0	0	0
SM3_2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
SM3_3	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
SMB_4	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
SMB_5	1	1	0	0	0	0	1	0	0	1
SMB_6	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
SMB_7	1	1	1	1	0	1	1	0	1	1
SMB_8	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0
SMB_9	0	1	1	0	0	0	1	1	0	1
SMB_10	1	0	0	0	0	0	0	1	0	1
SMB_11	1	0	0	0	0	1	1	0	0	1
SMB_12	0	0	1	0	0	0	0	1	1	1
SM3_13	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
SM3_14	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
SM3_15	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
SM3_16	0	.	0	0	0	0	0	0	0	0
SM3_17	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
SM3_18	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
SM3_19	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
SM3_20	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0

**Anexo 2.** Historias de detección de la Chara Crestada (*Cyanocitta stelleri*) en la Reserva Comunal de San Pablo Etna. Se muestran las detecciones (1) y no detecciones (0) para cada sitio de muestreo.

Grabadora ID	2016 Abril	2016 May-Jun	2016 Julio	2016 Agosto	2016 Septiembre	2016 Octubre	2016 Diciembre	2017 Enero	2017 Feb-Mar	2017 Abril
SMB_1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
SM3_2	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
SM3_3	1	0	0	0	1	1	0	0	0	1
SMB_4	1	1	1	1	1	1	1	0	1	1
SMB_5	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
SMB_6	1	1	1	1	1	1	0	1	1	1
SMB_7	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
SMB_8	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
SMB_9	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
SMB_10	1	0	1	1	1	1	1	1	1	1
SMB_11	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
SMB_12	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
SM3_13	0	1	1	1	1	1	1	1	1	1
SM3_14	1	0	1	1	1	1	1	1	1	1
SM3_15	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0
SM3_16	1	.	1	1	1	1	1	1	1	1
SM3_17	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
SM3_18	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
SM3_19	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
SM3_20	1	1	0	1	1	0	1	0	1	1

**Anexo 3.** Historias de detección de la Chara de Collar (*Aphelocoma woodhouseii*) en la Reserva Comunal de San Pablo Etlá. Se muestran las detecciones (1) y no detecciones (0) para cada sitio de muestreo.

Grabadora ID	2016 Abril	2016 May-Jun	2016 Julio	2016 Agosto	2016 Septiembre	2016 Octubre	2016 Diciembre	2017 Enero	2017 Feb-Mar	2017 Abril
SMB_1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
SM3_2	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0
SM3_3	0	1	0	1	1	1	1	1	1	1
SMB_4	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
SMB_5	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
SMB_6	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
SMB_7	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
SMB_8	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
SMB_9	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
SMB_10	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
SMB_11	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
SMB_12	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
SM3_13	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0
SM3_14	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
SM3_15	0	1	1	1	1	1	1	1	1	1
SM3_16	0	.	0	0	0	0	0	0	0	0
SM3_17	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
SM3_18	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
SM3_19	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
SM3_20	0	0	1	1	1	1	1	1	1	1

**Anexo 4.** Historias de detección de la Matraca Barrada (*Campylorhynchus megalopterus*) en la Reserva Comunal de San Pablo Etlá. Se muestran las detecciones (1) y no detecciones (0) para cada sitio de muestreo.

Grabadora ID	2016 Abril	2016 May-Jun	2016 Julio	2016 Agosto	2016 Septiembre	2016 Octubre	2016 Diciembre	2017 Enero	2017 Feb-Mar	2017 Abril
SMB_1	1	1	1	1	1	1	1	0	1	1
SM3_2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1
SM3_3	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
SMB_4	1	1	1	1	1	1	1	0	1	1
SMB_5	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
SMB_6	1	1	1	1	1	1	0	1	1	1
SMB_7	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
SMB_8	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
SMB_9	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
SMB_10	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
SMB_11	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
SMB_12	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
SM3_13	0	0	0	1	0	0	0	1	1	1
SM3_14	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0
SM3_15	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
SM3_16	1	.	1	1	1	1	1	1	1	1
SM3_17	1	1	1	1	1	1	0	1	1	1
SM3_18	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0
SM3_19	0	1	1	1	1	1	0	0	1	1
SM3_20	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0

**Anexo 5.** Simulación con datos de 10 muestreos de la Chara Enana. Probabilidad de ocupación y error estándar (EE) observados y Probabilidad de ocupación y error estándar (EE) estimados a partir de 500 réplicas de bootstrap.

Especie	Muestreo	Estimaciones observadas		Estimaciones simuladas (500 réplicas)	
		Probabilidad de ocupación	error estándar (EE)	Probabilidad de ocupación	error estándar (EE)
<i>Cyanolyca nana</i>	2	0.428	0.153	0.495	0.178
	3	0.487	0.151	0.489	0.155
	4	0.458	0.133	0.481	0.147
	5	0.472	0.140	0.505	0.150
	6	0.447	0.127	0.477	0.137
	7	0.420	0.116	0.428	0.116
	8	0.411	0.113	0.415	0.112
	9	0.408	0.112	0.418	0.111
	10	0.403	0.110	0.407	0.108

**Anexo 6.** Simulación con datos de 10 muestreos de la Chara Crestada. Probabilidad de ocupación y error estándar (EE) observados y Probabilidad de ocupación y error estándar (EE) estimados a partir de 500 réplicas de bootstrap.

Especie	Muestreo	Estimaciones observadas		Estimaciones simuladas (500 réplicas)	
		Probabilidad de ocupación	error estándar (EE)	Probabilidad de ocupación	error estándar (EE)
<i>Cyanocitta stelleri</i>	2	0.915	0.070	0.922	0.060
	3	0.901	0.067	0.905	0.057
	4	0.900	0.067	0.904	0.057
	5	0.950	0.049	0.952	0.032
	6	0.950	0.049	0.952	0.025
	7	0.950	0.049	0.953	0.036
	8	0.950	0.049	0.948	0.033
	9	0.950	0.049	0.954	0.033
	10	0.950	0.049	0.957	0.034

**Anexo 7.** Simulación con datos de 10 muestreos de la Chara de Collar. Probabilidad de ocupación y error estándar (EE) observados y Probabilidad de ocupación y error estándar (EE) estimados a partir de 500 réplicas de bootstrap.

Especie	Muestreo	Estimaciones observadas		Estimaciones simuladas (500 réplicas)	
		Probabilidad de ocupación	error estándar (EE)	Probabilidad de ocupación	error estándar (EE)
<i>Aphelocoma woodhouseii</i>	2	0.468	0.338	0.643	0.162
	3	0.400	0.166	0.481	0.181
	4	0.320	0.111	0.336	0.113
	5	0.306	0.105	0.315	0.104
	6	0.302	0.103	0.304	0.101
	7	0.301	0.103	0.306	0.101
	8	0.300	0.103	0.294	0.099
	9	0.300	0.103	0.308	0.100
	10	0.300	0.103	0.305	0.100

**Anexo 8.** Simulación con datos de 10 muestreos de la Matraca Barrada. Probabilidad de ocupación y error estándar (EE) observados y Probabilidad de ocupación y error estándar (EE) estimados a partir de 500 réplicas de bootstrap.

Especie	Muestreo	Estimaciones observadas		Estimaciones simuladas (500 réplicas)	
		Probabilidad de ocupación	error estándar (EE)	Probabilidad de ocupación	error estándar (EE)
<i>Campylorhynchus megalopterus</i>	2	0.701	0.103	0.719	0.100
	3	0.700	0.103	0.714	0.098
	4	0.851	0.080	0.858	0.073
	5	0.850	0.080	0.856	0.074
	6	0.850	0.080	0.863	0.072
	7	0.850	0.080	0.859	0.073
	8	0.850	0.080	0.860	0.072
	9	0.850	0.080	0.855	0.074
	10	0.900	0.067	0.907	0.056

**Anexo 9.** Variables de la vegetación utilizadas para modelar la probabilidad de ocupación de la Chara Enana, la Chara Crestada, la Chara de Collar y la Matraca Barrada en la Reserva Comunal de San Pablo Etla, V. I.=valor de importancia del género.

<b>Grabadora ID</b>	<b>altitud</b>	<b>V. I. <i>Pinus</i></b>	<b>V. I. <i>Quercus</i></b>	<b>V. I. de otras especies</b>	<b>altura de árboles</b>	<b>densidad de bromelias</b>	<b>diferencia de cobertura</b>
<b>SMB_1</b>	3046.40	74.62	195.41	29.97	26.14	0.00	1.62
<b>SM3_2</b>	2253.20	142.12	129.85	28.03	25.61	0.00	4.21
<b>SM3_3</b>	2197.25	16.75	226.65	56.60	20.23	0.00	1.40
<b>SMB_4</b>	2999.00	146.38	112.11	41.51	36.92	160.43	0.16
<b>SMB_5</b>	2857.00	0.00	184.74	93.84	34.24	67.64	0.39
<b>SMB_6</b>	2527.75	92.77	143.94	63.29	33.70	698.29	-0.26
<b>SMB_7</b>	3083.20	89.87	166.97	43.17	33.88	0.00	1.61
<b>SMB_8</b>	3116.60	187.58	69.77	42.65	38.18	241.60	0.05
<b>SMB_9</b>	3099.00	103.15	103.02	93.84	21.75	698.29	1.20
<b>SMB_10</b>	3019.60	75.95	170.61	53.44	31.11	406.16	0.00
<b>SMB_11</b>	2808.40	86.36	128.86	84.79	31.48	698.29	-0.83
<b>SMB_12</b>	2995.40	138.82	99.59	61.59	28.79	38.20	1.24
<b>SM3_13</b>	2305.20	99.50	139.41	61.10	28.45	0.00	1.30
<b>SM3_14</b>	2420.60	142.60	131.42	25.98	35.08	0.00	1.04
<b>SM3_15</b>	2019.50	32.64	234.18	33.18	19.41	0.00	2.03
<b>SM3_16</b>	2433.25	63.77	193.05	43.17	29.30	564.00	4.21
<b>SM3_17</b>	2438.50	167.89	93.09	39.03	42.35	0.00	1.75
<b>SM3_18</b>	1860.80	120.53	139.34	40.13	19.90	0.00	4.21
<b>SM3_19</b>	2505.00	121.49	106.45	72.06	33.71	0.00	4.21
<b>SM3_20</b>	1949.00	55.19	194.16	50.65	24.57	86.58	4.21

**Anexo 10.** Horas de muestreo por sitio utilizadas para modelar la probabilidad de detección de la Chara Enana, la Chara Crestada, la Chara de Collar y la Matraca Barrada en la Reserva Comunal de San Pablo Etla.

<b>Grabadora ID</b>	<b>2016 Abril</b>	<b>2016 May-Jun</b>	<b>2016 Julio</b>	<b>2016 Agosto</b>	<b>2016 Septiembre</b>	<b>2016 Octubre</b>	<b>2016 Diciembre</b>	<b>2017 Enero</b>	<b>2017 Feb-Mar</b>	<b>2017 Abril</b>
<b>SMB_1</b>	34	34.5	34	33.5	35	40	40	1.5	16	42.5
<b>SM3_2</b>	35	34.5	36.5	35	35	40	40	40	40	42.5
<b>SM3_3</b>	31.5	31	32	31.5	31.5	40	40	40	40	42.5
<b>SMB_4</b>	35	35	35.5	35	35	40	40	16	40	1.5
<b>SMB_5</b>	24.5	21.5	40	24.5	24.5	40	40	40	40	42.5
<b>SMB_6</b>	35	35	40	35	34	40	16	40	40	42.5
<b>SMB_7</b>	35	35	38	22.5	22.5	39.5	40	1.5	40	42.5
<b>SMB_8</b>	35	35	36.5	35	35	40	40	40	40	42.5
<b>SMB_9</b>	35	35	34	35	35	40	40	40	40	42.5
<b>SMB_10</b>	25.5	25.5	25.5	25.5	25.5	40	40	40	40	42.5
<b>SMB_11</b>	35	33.5	35.5	34.5	35	40	40	40	40	42.5
<b>SMB_12</b>	35	35	40	35	35	40	40	40	40	39.5
<b>SM3_13</b>	35	35	36.5	35	34.5	40	40	40	40	42.5
<b>SM3_14</b>	31	4	12.5	12.5	12.5	40	40	40	40	42.5
<b>SM3_15</b>	31	23	25	25.5	31	40	40	4	40	42.5
<b>SM3_16</b>	35	0	36.5	35	34	40	40	40	40	34
<b>SM3_17</b>	35	35	7.5	35	34.5	40	40	40	40	42.5
<b>SM3_18</b>	31	23	11.5	25.5	30.5	40	40	40	40	42.5
<b>SM3_19</b>	35	35	40	35	34	40	40	2	40	42.5
<b>SM3_20</b>	35	35	36.5	35	34	40	40	40	40	42.5

**Anexo 11.** Días de lluvia por sitio utilizados para modelar la probabilidad de detección de la Chara Enana, la Chara Crestada, la Chara de Collar y la Matraca Barrada en la Reserva Comunal de San Pablo Etlá.

Grabadora ID	2016 Abril	2016 May-Jun	2016 Julio	2016 Agosto	2016 Septiembre	2016 Octubre	2016 Diciembre	2017 Enero	2017 Feb-Mar	2017 Abril
SMB_1	2	3	4	3	2	3	0	0	0	2
SM3_2	4	3	1	3	3	0	0	0	0	2
SM3_3	4	2	0	3	4	0	0	0	0	2
SMB_4	4	3	5	3	2	2	0	0	0	0
SMB_5	3	1	1	3	1	1	0	0	0	2
SMB_6	4	3	1	2	3	1	0	0	0	1
SMB_7	3	2	2	2	2	2	0	0	0	2
SMB_8	3	2	2	3	2	2	0	0	0	1
SMB_9	3	3	1	3	1	1	0	0	0	0
SMB_10	3	1	0	3	0	2	0	0	0	2
SMB_11	4	2	0	3	2	1	0	0	0	2
SMB_12	3	3	1	4	2	1	0	0	0	2
SM3_13	4	2	0	3	3	0	0	0	0	2
SM3_14	3	0	0	2	0	1	0	0	0	2
SM3_15	3	2	0	3	3	3	0	0	0	1
SM3_16	3	0	1	3	3	1	0	0	0	3
SM3_17	4	3	0	3	3	1	0	0	0	2
SM3_18	3	1	0	2	2	0	0	0	0	1
SM3_19	1	2	1	3	3	0	0	0	0	2
SM3_20	4	2	0	3	4	0	0	0	0	1