



El Colegio de la Frontera Sur

Conducta de aves en la interacción presa-depredador en la Selva
El Ocote, Chiapas, México

Tesis
presentada como requisito parcial para optar al grado de
Maestro en Ciencias en Recursos Naturales y Desarrollo Rural
Con orientación en Ecología y Sistemática

Por

Pedro Ramírez Santos

2017



El Colegio de la Frontera Sur

San Cristóbal de Las Casas, Chiapas a 12 de junio de 2017.

Las personas abajo firmantes, miembros del jurado examinador de: Pedro Ramírez Santos hacemos constar que hemos revisado y aprobado la tesis titulada: “Conducta de aves en la interacción presa-depredador en la Selva El Ocote, Chiapas, México” para obtener el grado de **Maestro en Ciencias en Recursos Naturales y Desarrollo Rural**.

	Nombre	Firma
Directora	Dra. Paula Lidia Enríquez Rocha	_____
Asesor	Dr. José Luis Rangel Salazar	_____
Asesor	M.C. José Raúl Vázquez Pérez	_____
Sinodal adicional	Dr. Esteban Pineda Díez de Bonilla	_____
Sinodal adicional	Dr. Eduardo Jorge Naranjo Piñera	_____
Sinodal adicional	M.C Ruth Partida Lara	_____

ÍNDICE

AGRADECIMIENTOS	2
I. INTRODUCCIÓN	3
1.1. Interacciones en los organismos	6
1.2 Conducta animal	7
1.3 Conducta de tumultos en aves	8
1.4 Ecología del miedo	9
1.5 Aves rapaces.....	11
II: ARTÍCULO ENVIADO A LA REVISTA ACTA ETHOLOGICA	13
Abstract	13
Resumen	13
Introducción.....	14
Área de estudio y métodos.....	15
Resultados	21
Discusión.....	26
Referencias	31
III. CONCLUSIONES GENERALES	40
IV. LITERATURA CITADA	42
Bird behavior in the prey-predator interaction at Selva El Ocote, Chiapas, México ¹	51

AGRADECIMIENTOS

A la Dra. Paula Enríquez por su amistad, apoyo académico y personal, consejos y tiempo brindados a lo largo de mi desarrollo profesional. Muchas gracias

Al M.C. José Raúl Vázquez por su ayuda en el procesamiento y análisis de datos, por sus comentarios, correcciones y recomendaciones al documento.

Al Dr. José Luis Rangel por las revisiones, los cuestionamientos al documento y por las palabras de ánimo para finalizar este proceso.

A mis sinodales, Dr. Eduardo Naranjo, Dr. Esteban Pineda y la M.C. Ruth Partida, por las revisiones y valiosos comentarios para mejorar el documento.

Al equipo de monitoreo de la Reserva de la Biosfera Selva El Ocote, Audelino, Armando, Carlos Hugo, Julio César, Antonio, Noé y Enrique por su apoyo para realizar el trabajo de campo. Así como a Don Carlitos y Karla Leal por su apoyo en la logística y permisos.

A la Dra. Laura Roxana Torres Avilés por permitir integrarme a su equipo de trabajo, las revisiones conceptuales y el tiempo brindado para compartir el proyecto de tesis.

Al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología por la beca de posgrado otorgada durante el periodo 2015-2016 y otra de movilidad estudiantil.

A Milo por su apoyo, amabilidad y eficiencia en la biblioteca.

A mis amigos de Ecosur con los que compartí buenos momentos José Raúl, Ruth, Iliana, Magaly, José Daniel, Max, Alexis, Rosy, Belén, Zenia, Oscar, Ana y Stephy.

A los diferentes amigos externos a ECOSUR que compartieron su tiempo y espacio, Nadeni, Columba, Elizabeth, Miguel, Gilberto, Laura, Gala, Alejandro, Marina, Amaranta, Briss, Hugo, Lalo, Santy, Carlos, Nancin y Gaby.

A mi numerosa familia (hermanos, hermanas, cuñadas, cuñados y sobrinos), por sus consejos, apoyos y risas. A mi madre Josefa Diluvina y hermano Daniel Alejandro quienes amo y admiro.

CAPÍTULO I. INTRODUCCIÓN

Los organismos interactúan con el ambiente y se comunican con individuos de su misma especie o de otras, lo que les permite desarrollar diferentes conductas (Alcock 1998). La comunicación implica la transmisión de información (señales) de un individuo a otro. Estas señales son el intercambio de información entre un emisor (individuo) y un receptor que puede ser un individuo conespecífico o heteroespecífico (McGregor *et al.* 1992; Breed y Moore 2012; Stegmann 2013).

Existen tres tipos de reconocimiento de señales entre organismos: visual, auditiva y olfativa. Para el caso de la relación presa-depredador en las aves, este reconocimiento puede ser visual, donde identificar al depredador se puede explicar con base en experiencias previas. En cambio, el reconocimiento auditivo involucra un aprendizaje que permite detectar la presencia de los depredadores (Blumstein *et al.* 2000; Stegmann 2013). En este sentido, los organismos tienen la capacidad para discriminar señales engañosas, que se producen cuando un individuo puede aparentar que tiene buena condición física (e.g., plumaje o aspecto corporal para fines reproductivos) cuando en realidad no la tiene y las señales honestas se dan cuando el emisor y el receptor tienen el interés de un resultado benéfico (Hoeschele *et al.* 2012). Por ejemplo, los llamados de alarma en las aves se consideran una señal honesta y se utiliza para comunicar la presencia de un depredador o amenaza potencial, la cual puede ser costosa porque el organismo que emite el llamado se hace más visible y al emitir un sonido puede ser depredado (Breed y Moore 2012). Las aves se unen para protegerse de los depredadores con llamados de alarma; esta conducta en aves presa se denomina tumultos, agregaciones, acoso o mobbing (de aquí en adelante tumultos;

Altmann 1956; Chandler y Rose 1988). Entonces, el reconocimiento vocal implica interacciones entre individuos (Møller 1992; Slater y Halliday 1994; Alcock 1998).

En algunas especies de aves, la intensidad de las conductas de tumultos puede ser variable temporalmente. Por ejemplo, la conducta del papamoscas cerrojillo (*Ficedula hypoleuca*), del mirlo primavera (*Turdus migratorius*) y el pinzón mexicano (*Haemorhous mexicanus*), es más intensa durante la temporada reproductiva, porque se unen para defender su territorio, cuidar a sus crías o buscar parejas reproductivas (Curio 1975; Shedd 1982; Shedd 1983; Chandler y Rose 1988). También, los costos y beneficios de acercarse y ser miembro de un tumulto varían de acuerdo al tamaño de las aves. Las especies pequeñas pueden unirse en grupos para no ser atacadas, ya que suelen ser más consumidas por los depredadores (Rytkönen *et al.* 1998; Forsman y Mönkkönen 2001), por el contrario las aves grandes suelen vocalizar y huir ante la presencia de un depredador (Lima 1993; Forsman y Mönkkönen 2001). Sin embargo, hay más respuestas conductuales de las especies ante un depredador o amenaza como quedarse inmóvil, vigilar, huir y atacar (Hamilton 1959; Lima 1993; Colwell y Landrum 1993).

Se ha evaluado que la conducta de las especies puede influir ya sea directa o indirectamente en el tamaño poblacional a través de tres mecanismos que son: reducir el tamaño poblacional, reducir el crecimiento de la población o aumentar la tasa reproductiva (Anthony y Blumstein 2000). Por ejemplo, la conducta de infanticidio donde los adultos matan a individuos más pequeños de su propia especie, reduce la supervivencia infantil y a largo plazo podría afectar el crecimiento poblacional (Glass *et al.* 1985). La conducta de la migración en especies de aves puede afectar su tamaño

poblacional ya que están más expuestas a depredadores, son vulnerables a los cambios en los patrones de migración y del hábitat (Anthony y Blumstein 2000).

Una forma de evaluar las diferentes conductas de las aves es por medio de la emisión de vocalizaciones pregrabadas y estímulos visuales de sus depredadores potenciales (Douglas y Mennill 2010). Así, se han identificado tres factores que influyen en la disminución del tamaño poblacional en especies silvestres como las rapaces, que son la destrucción del hábitat, la persecución por el ser humano y la contaminación por productos químicos. Estos factores podrían tener efectos negativos en la interacción presa-depredador (Newton 1979). Por lo tanto, las investigaciones sobre conducta en aves son necesarias para la conservación de rapaces y la protección de las presas; tanto en cautiverio como en el medio silvestre.

De acuerdo a lo anterior, es importante realizar una evaluación de la relación en las comunidades de aves presa con sus depredadores potenciales. El objetivo principal de este estudio fue analizar la conducta de las especies de aves como posibles presas que respondieron a estímulos auditivos y visuales de un depredador nocturno (búho blanquinegro-*Ciccaba nigrolineata*) y uno diurno (halcón selvático-*Micrastur semitorquatus*) en la Reserva de la Biosfera Selva El Ocote, Chiapas. Como hipótesis se planteó que ante estímulos auditivos y visuales de un ave depredadora, las especies de aves presa presentarán diferentes conductas como respuesta (e.g., inmovilidad, huida, ataque, persecución, formación de tumultos), y estas serán diferentes entre especies. Como resultados esperábamos encontrar diferentes eventos de conductas y variación en la frecuencia respecto a los meses, temporadas y el tamaño de las aves. También se esperaba que ciertas variables de estructura de la vegetación y el paisaje influyeran en la conducta de las presas potenciales. En el documento se presenta una

revisión de los antecedentes y el marco teórico sobre las interacciones en los organismos, conducta animal, tumultos en aves, la ecología del miedo y de las aves rapaces. Posteriormente se incluye el artículo enviado a la revista "Acta ethologica". Por último se presentan las conclusiones generales.

1.1. Interacciones en los organismos

Las interacciones entre las especies influyen en diversas propiedades de los ecosistemas y procesos como los ciclos de nutrientes y las redes tróficas, que pueden variar en función de las condiciones ambientales en que se producen (Harrison y Cornell 2008; Ricklefs 2008). Los organismos pueden interactuar de forma intra o inter-específica, las interacciones intraespecíficas ocurren entre individuos de la misma especie y las interespecíficas entre dos o más especies (Lang y Benbow 2013).

Una interacción importante que influye en la abundancia y la distribución de las especies es la depredación (Newton 1998; MacNally 2009). La depredación ocurre entre diferentes especies, en la cual se requiere un individuo como depredador, para cazar y consumir a otro individuo presa (Newton 1998; Carlson 2006). Los depredadores limitan la abundancia de las presas y participan en la regulación de las poblaciones y las cadenas tróficas (Newton 1998; MacNally 2009). Sin embargo, la disponibilidad de presas puede ser un factor que regule la presencia y abundancia de los depredadores (Jaksié *et al.* 1992). Interacciones como la depredación son clave en la configuración de las comunidades porque influyen en el tamaño poblacional, la supervivencia y la reproducción de las especies (Ives y Carpenter 2007).

Las especies presa tienen un cierto número de depredadores especialistas que las consumen, aunque pueden ser atacadas ocasionalmente por organismos generalistas (Elgar 1989; Verdolin 2006). Aunque la mayoría de las aves depredadoras

son generalistas, el cambio de una especie a otra está determinada por la distribución y abundancia de las presas (Newton 1998).

En este sentido, Motta-Junior (2007) describió la conducta de la depredación de passeriformes por el tecolote bajeño (*Glaucidium brasilianum*) e identificó a las especies de aves que respondieron a la presencia del tecolote. Las aves que se perturbaron parecen ser una parte importante en la dieta de *G. brasilianum*. También se ha investigado que los organismos limitan o aumentan su actividad en ciertos sitios porque se familiarizan y aprenden a encontrar comida y refugio. Los depredadores reconocen los mejores lugares para cazar y donde aumenta la probabilidad de captura (e.g., potreros, bordes de bosque; Laundré *et al.* 2010). Generalmente, las presas pueden escapar de los depredadores en aproximadamente el 80% de los intentos de captura (Longland y Price 1991; Mech *et al.* 2001).

1.2 Conducta animal

El análisis de la conducta es un proceso riguroso que implica observar cómo reacciona un organismo en su ambiente, el resultado es el conocimiento de la conducta de los individuos (López-Rull 2014). La evolución de la conducta es el resultado de la evolución filogenética a partir de convergencias y divergencias evolutivas que las especies compartieron con funciones biológicas que favorecieron el surgimiento de distintas formas de comportamiento (Iñesta 2011). Por ejemplo, los buitres del nuevo mundo como el zopilote de cabeza roja (*Cathartes aura*) y los del viejo mundo como el quebrantahuesos (*Gypaetus barbatus*) comparten algunas características que incluyen garras no prensiles, alas largas y anchas, cabezas y cuellos desnudos y se alimentan principalmente de carroña, sus orígenes son totalmente distintos al igual que sus

características anatómicas y de comportamiento por esta razón se considera una convergencia evolutiva (Márquez *et al.* 2005).

La conducta es un rasgo fenotípico que puede estar sujeto a selección porque presenta variación individual, es heredable e involucran cambios en el éxito reproductivo y de supervivencia diferencial (Davies *et al.* 2012; López-Rull 2014). Son diversos los criterios con los que se puede comparar el comportamiento, la cuestión fundamental radica en qué es lo que se compara: la forma de la conducta, la función biológica implicada, las características de los estímulos empleados y las respuestas, entre otras (Iñesta 2011; López-Rull 2014).

Los eventos de conducta (*e.g.*, atacar, huir, vocalizar) de las presas dependen de factores ambientales y de la experiencia previa del organismo. La mayoría de las especies presentan conductas agresivas-defensivas como gestos de amenaza, posturas corporales (diferente posición del cuerpo, cabeza o alas) y ataques, o pueden mostrar conductas de sumisión como huir o permanecer inmóviles (Carlson 2006). Las conductas amenazantes son útiles para el refuerzo de la jerarquía social en grupos de organismos organizados o para mantener alejados a los intrusos del territorio (Carlson 2006). La conducta de vigilancia puede ocurrir en periodos de alimentación, limpieza de cuerpo o plumas y descanso, donde las aves observan a su alrededor para detectar algún peligro, como un depredador potencial (Elgar 1989; Beauchamp 2003).

1.3 Conducta de tumultos en aves

La conducta de unirse en grupo se considera una adaptación anti-depredador valiosa para la supervivencia y reproducción (Curio *et al.* 1978; Ostreiher 2003; Harrison *et al.* 2009). Los tumultos también se consideran una conducta reproductora y agresiva, la primera implica mecanismos utilizados para conseguir pareja, cuidado parental o para

defender el territorio y la segunda se realiza con acercamientos al depredador para distraer, confundir o atacar a través de vocalizaciones fuertes (Pavey y Smyth 1998; Deppe *et al.* 2003).

Aves congéneres y heteroespecíficas realizan tumultos ante un riesgo de depredación u otra amenaza potencial (Pavey y Smyth 1998). De esta forma, las aves pueden seguir la localización de un depredador en movimiento mediante el uso de la frecuencia e intensidad de llamadas de alarma pronunciadas por las otras aves (Gochfeld 1984; Hennessy 1986; McGregor y Dabelsteen 1996; Hurd 1996; Forsman y Mönkkönen 2001). Así, las presas se benefician con una mayor vigilancia y protección al unirse en grupos de defensa contra los depredadores, asegurando su supervivencia (Krebs y Davies 1993).

Chandler y Rose (1988), estudiaron el efecto de los estímulos visuales y auditivos que produce la conducta de tumultos en aves; utilizaron un espécimen de *Megascops asio* (tecolote oriental) con una vocalización pregrabada, y documentaron la frecuencia, intensidad y duración de la conducta de tumultos. Los autores sugieren que la presencia de un estímulo auditivo puede aumentar la probabilidad de que un depredador, pueda ser detectado por otras aves. La emisión de vocalizaciones permite determinar cómo las aves reaccionan a este estímulo y muestran diferentes conductas como respuesta (Eilam *et al.* 1999). La importancia de las señales visuales implica el reconocimiento y la respuesta de las presas ante los depredadores (Curio 1975).

1.4 Ecología del miedo

La teoría de ecología del miedo propone que las presas potenciales evitarán zonas de alta abundancia de depredadores y utilizarán espacios donde tengan menores probabilidades de encontrarse con un depredador o sitios donde dispongan de zonas

de huida (Laundré *et al.* 2001). Esta teoría combina las variaciones en el riesgo de la depredación y las respuestas de conducta de las presas para explicar patrones individuales de uso espacial del paisaje (Brown *et al.* 1999). Las presas responden al riesgo de depredación alterando su conducta (cambios en la vigilancia o en la búsqueda de alimento) o evitando zonas de alto riesgo (Laundré *et al.* 2010).

Los organismos presa tienen la capacidad de aprender y con ello responder a diferentes niveles de riesgo en la depredación (Laundré *et al.* 2010). La estrategia evolutiva de las presas es generar miedo ante la depredación en sitios donde existe una amenaza (Brown *et al.* 1999). Si un animal no tiene miedo, aumenta su probabilidad de ser depredado. El miedo se define como una emoción desagradable causada por la anticipación o consecuencia de peligro y es un elemento en la conducta para explicar la relación presa-depredador (Laundré *et al.* 2010).

Una consecuencia en las presas implica la forma en que utilizan el hábitat en una escala espacial y temporal. En este sentido, el hábitat es el espacio que reúne las condiciones y características físicas y biológicas necesarias para la supervivencia y reproducción de una especie (Hall *et al.* 1997; Storch 2003). Un hábitat adecuado poseerá varias cualidades intrínsecas, como alimento abundante, agua, material de nidificación, además de una adecuada proporción de depredadores que permita la estabilidad en la abundancia y distribución de las comunidades ecológicas (Muller *et al.* 1997). Cabe mencionar que una comunidad ecológica es un conjunto de poblaciones de al menos dos especies diferentes que interactúan directa o indirectamente dentro de un área geográfica definida (Ricklefs 2008; Brooker *et al.* 2009).

1.5 Aves rapaces

Las aves son un grupo de interés en la investigación y conservación debido a que son consumidores secundarios y terciarios (Stotz *et al.* 1996; Sergio *et al.* 2008). Las aves rapaces, tienen actividad nocturna como los búhos y diurnas como gavilanes, águilas y halcones (Palmer 1988; Urbina 1996). Aunque las aves rapaces diurnas y nocturnas son familias taxonómicamente distintas, comparten ciertas características como son la variación de tamaños entre especies, son poco abundantes, se alimentan de una variedad de especies de invertebrados y vertebrados (generalistas y especialistas), presentan vulnerabilidad a cambios ambientales y tienen requerimientos de áreas extensas (Howell y Webb 1995; König *et al.* 1999; Takats *et al.* 2001; Thiollay 2006). Asimismo, la mayoría de las especies de aves rapaces presentan una amplia distribución, ya que ocupan diferentes ambientes, desde los extensos bosques templados hasta las selvas tropicales y las regiones desérticas (Howell y Webb 1995; Urbina 1996; König *et al.* 1999; Ferguson-Lees y Christie 2001).

En México, un área natural que protege uno de los centros de diversidad biológica más importantes del país debido a sus diferentes tipos de vegetación y fauna silvestre es la Reserva de la Biosfera Selva El Ocote, Chiapas (CONANP/SEMARNAT 2001). En esta reserva, las rapaces nocturnas están representadas con nueve especies (Enríquez *et al.* 2014), de las cuales tres (*Ciccaba nigrolineata*, *Glaucidium brasilianum*, *Pulsatrix perspicillata*), se ha reportado que consumen aves (Ibáñez *et al.* 1992; Gómez de Silva *et al.* 1997; Holt *et al.* 1999). Para las rapaces diurnas se han registrado 25 especies (Enríquez *et al.* 2014) de las cuales *Micrastur semitorquatus* y *Micrastur ruficollis* (del Hoyo *et al.* 1994; Thorstrom 2012), tienen una dieta constituida principalmente por aves. No obstante, por sus hábitos alimenticios, requerimientos de

calidad de hábitat, las actividades humanas y los fenómenos naturales, las rapaces diurnas y nocturnas se han convertido en vulnerables y se encuentran bajo algún grado de amenaza (Newton y Olsen 1993; Enríquez *et al.* 2006; Enríquez *et al.* 2012). Por lo tanto, estudios sobre conducta en aves depredadoras y presa son necesarias para la intervención en su conservación en la Reserva El Ocote. Los depredadores utilizados como modelo en este estudio se seleccionaron con base en sus hábitos alimenticios (principalmente aves) y a su conducta de caza en el interior de la selva (Thorstrom 2012). Por ello, seleccionamos al búho blanquinegro (*Ciccaba nigrolineata*) y al halcón selvático de collar (*Micrastur semitorquatus*). De acuerdo a lo anterior, la interacción presa-depredador influye en la distribución y abundancia, tanto de las presas como de los depredadores, por lo que es importante realizar un análisis de la conducta de la comunidad de aves presa en respuesta a los estímulos de los depredadores modelo.

CAPITULO II: ARTÍCULO ENVIADO A LA REVISTA ACTA ETHOLOGICA

Conducta de aves en la interacción presa-depredador en la Selva el Ocote, Chiapas, México

Pedro Ramírez-Santos¹, Paula L. Enríquez¹, José Raúl Vázquez-Pérez¹ y José Luis Rangel-Salazar¹

¹Departamento de Conservación de la Biodiversidad, El Colegio de la Frontera Sur, P.O. Box 63, 29290, San Cristóbal de Las Casas, Chiapas, México.

Corresponding author: Paula L. Enríquez

E-mail: penrique@ecosur.mx

Tel: +52 967 674 9000 ext. 1314

Abstract Birds emit alarm calls, considered as honest signals because they communicate the presence of a predator or potential threat. In this study we evaluated behavioral events of birds responding to auditory and visual stimuli of a nocturnal predator (black-and-white owl *Ciccaba nigrolineata*) and diurnal (collared forest-falcon *Micrastur semitorquatus*). We analyzed variations in behavioral events monthly, seasonal (reproductive and non-breeding) and by bird size; as well as its relation with the vegetation structure and landscape. This study was during breeding (March-May) and non-breeding season (February, June and July) 2016 in La Selva El Ocote Biosphere Reserve. We used four transects with different vegetation type and land use. With the black-and-white owl's stimuli the vocal behavior was the most frequent, April and March showed more behavior events, and also the breeding season; the small species responded the most to the stimuli ($\chi^2_{2,12}=8.29, p=0.008$). For the collared forest-falcon's stimuli the main behavioral event of the birds was to vocalize, April had more behavioral events, also the breeding season, and the small bird species ($\chi^2_{2,12}=6.91, p<0.015$). Two vegetation and two landscape variables were associated in 36% of probability for the prey to respond to black-and-white owl auditory stimuli, and three variables of vegetation and one of the landscape in 37% for the collared forest-falcon's stimuli. Potential prey modifies their behavior that allows them to detect, evade, or confront a predator.

Keywords Signs, *Ciccaba nigrolineata*, *Micrastur semitorquatus*, Stimuli, Mobbing, Environmental variables

Resumen Las aves realizan llamados de alarma, considerados como señales honestas por que comunican la presencia de un depredador o amenaza potencial. En este estudio evaluamos los eventos de conducta de las aves que responden a los estímulos auditivos y visuales de un depredador nocturno (*Ciccaba nigrolineata*) y uno diurno (*Micrastur semitorquatus*). Analizamos las variaciones de los eventos de conducta de manera mensual, por temporadas (reproductiva-no reproductiva) y por tamaños de las aves; así como su relación con la estructura de la vegetación y el paisaje. El estudio se realizó durante la temporada reproductiva (marzo-mayo) y no reproductiva (febrero, junio y julio) del 2016, en la Reserva de la Biosfera Selva El Ocote, Chiapas. Utilizamos cuatro trayectos en ambientes con diferentes tipos de vegetación y uso de suelo. Con los estímulos de *C. nigrolineata* la conducta vocalizar fue la que se presentó con mayor frecuencia, se obtuvieron los mayores eventos de conducta en abril y marzo, así como en la temporada reproductiva y las especies pequeñas fueron las que más respondieron a los estímulos ($\chi^2_{2,12}=8.29 P=0.008$). Para *M. semitorquatus* los mayores eventos de conducta de las aves fueron

vocalizar, abril presentó más eventos, así como la temporada reproductiva y las especies de aves pequeñas ($\chi^2_{2,12}=6.91$ $P<0.015$). Identificamos dos variables de vegetación y dos de paisaje asociadas en 36% de probabilidad para que las presas respondan a los estímulos auditivos de *Ciccaba nigrolineata* y tres variables de vegetación y una del paisaje en 37% a *Micrastur semitorquatus*. Las presas potenciales modifican su conducta que les permite detectar, evadir o enfrentar a un depredador.

Palabras clave Señales, *Ciccaba nigrolineata*, *Micrastur semitorquatus*, estímulos, tumultos, variables ambientales.

Introducción

Las interacciones ecológicas representan los componentes básicos que estructuran y estabilizan la diversidad biológica de los ecosistemas y que son importantes en la comunicación (Alcock 1998; Bascompte et al. 2006). La comunicación implica la transmisión de información (señales) de un individuo a otro (Breed y Moore 2012). Las señales son el intercambio de información entre un emisor (individuos), que provoca la respuesta de un receptor, los cuales pueden ser conespecíficos o heteroespecíficos (McGregor et al. 1992; Breed y Moore 2012; Stegmann 2013). Existen tres tipos de reconocimiento de señales entre organismos, visual, auditiva y olfativa. En el caso de la interacción presa-depredador, el reconocimiento visual es la confirmación de la presencia de algún depredador y puede explicarse con base en una experiencia previa; mientras que el reconocimiento auditivo involucra un aprendizaje que permite detectar la presencia de los depredadores (Blumstein et al. 2000; Stegmann 2013).

Las aves son un grupo de organismos que realizan llamados de alarma, que son considerados señales honestas (*i.e.*, implica un beneficio para el emisor y/o el receptor). Estas señales se utilizan para alertar sobre la presencia de un depredador o amenaza potencial (Griffin et al. 2005; Randler 2006; Breed y Moore 2012), las cuales implican una interacción que puede ser costosa (fisiológica y ecológica), porque el ave se hace más visible y al emitir un sonido puede atraer a los depredadores (Breed y Moore 2012). La interacción presa-depredador influye en la distribución y abundancia tanto de las presas como de los depredadores. Los depredadores limitan la abundancia de las presas por que participan en la regulación de las poblaciones y cadenas tróficas (Newton 1998; MacNally 2009). Sin embargo, la disponibilidad de presas puede ser un factor que regula la presencia y abundancia de los depredadores (Jaksié et al. 1992).

Los tumultos (*i.e.* agregaciones, acoso o mobbing; Altmann 1956; Chandler y Rose 1988) son considerados una conducta en las aves para enfrentar a los depredadores. Esta conducta se lleva a cabo por aves congéneres y heteroespecíficos ante un riesgo de depredación u otra amenaza potencial que se identifica visual o auditivamente (Gochfeld 1984; Hennessy 1986; McGregor y Dabelsteen 1996; Hurd 1996; Forsman y Mönkkönen 2001). La conducta de tumultos se considera una adaptación anti-depredador valiosa para la supervivencia y reproducción (Curio et al. 1978; Ostreiher 2003; Harrison et al. 2009).

En algunas especies de aves, la intensidad de las conductas de tumultos puede variar temporalmente. Por ejemplo, la conducta del papamoscas cerrojillo (*Ficedula hypoleuca*), del mirlo primavera (*Turdus migratorius*) y del pinzón mexicano (*Haemorhous mexicanus*), es más intensa durante la temporada reproductiva, porque se unen para defender su territorio, cuidado de crías o búsqueda de parejas reproductivas (Curio 1975; Shedd 1982; Shedd 1983; Chandler y Rose 1988). También, los costos y beneficios de acercarse y ser miembro de un tumulto varían de

acuerdo al tamaño de las especies de aves. Las especies pequeñas pueden unirse para no ser atacadas, ya que suelen ser depredadas más fácilmente (Rytönen et al. 1998; Forsman y Mönkkönen 2001), por el contrario, las aves de mayor tamaño tienen menor riesgo de ser depredadas (Lima 1993; Forsman y Mönkkönen 2001).

Las conductas de respuesta (e.g. atacar, huir, vocalizar) de las presas dependen de factores ambientales y de la experiencia previa del organismo (Carlson 2006). La mayoría de las especies presentan conductas agresivas-defensivas como gestos de amenaza, posturas corporales (diferente posición del cuerpo, cabeza o alas) y ataques, o pueden mostrar conductas de evasión como huir o permanecer inmóviles (Carlson 2006). Una forma de evaluar las diferentes conductas de respuesta de las aves es por medio de la emisión de vocalizaciones pregrabadas y estímulos visuales de sus depredadores potenciales (Douglas y Mennill 2010). El uso de estímulos auditivos y visuales permite evaluar las diferentes conductas como respuesta y pueden aumentar la probabilidad de que un depredador sea detectado por otras aves (Chandler y Rose 1988; Eilam et al. 1999; Douglas y Mennill 2010).

Las presas responden al riesgo de depredación al alterar su conducta (cambios en la vigilancia o en la búsqueda de alimento) o al evitar zonas de alto riesgo (Laundré et al. 2010). Las presas pueden escapar aproximadamente en un 80% a los intentos de captura de los depredadores (Longland y Price 1991; Mech et al. 2001). Por lo cual, tienen la capacidad de aprender y con ello responder a diferentes niveles de riesgo y miedo en la depredación (Brown et al. 1999; Laundré et al. 2010). Según la teoría de la ecología o paisaje del miedo, las presas potenciales evitarán zonas de mayor abundancia de depredadores para disminuir las probabilidades de ser depredados o utilizarán sitios adecuados para huir (Laundré et al. 2001).

De acuerdo a lo anterior, es importante realizar un análisis de la comunidad de aves, en cuanto a su relación presa-depredador, para comprender estas interacciones. Los objetivos de este estudio fueron analizar la conducta de las aves que responden a estímulos auditivos y visuales de una ave de presa nocturna (*Ciccaba nigrolineata*) y una diurna (*Micrastur semitorquatus*), así como evaluar las conductas de respuestas de las aves respecto a los meses, temporadas, tamaños de las aves y su relación con la estructura de la vegetación y el paisaje, en la Reserva de la Biosfera Selva El Ocote, Chiapas, México.

Área de estudio y métodos

El estudio se realizó en la Reserva de la Biosfera Selva El Ocote (REBISO) que se localiza al sureste de México, en la porción noroeste del estado de Chiapas (16° 45' 42'' y 17° 09' 00'' latitud norte; 93° 54' 19'' y 93° 21' 20'' longitud oeste; Fig. 1). Esta reserva tiene una extensión de 101,288 ha, con altitudes que van de los 200 a 1,450 metros sobre el nivel del mar (CONANP/SEMARNAT 2001).

En la reserva El Ocote la vegetación predominante es selva mediana subperennifolia y vegetación secundaria, el clima predominante es cálido húmedo con lluvias abundantes de mayo a septiembre, y una precipitación media anual de 1,200 a los 2,500 mm., la temperatura media mensual es superior a los 18° C siendo marzo y abril los meses más secos del año. En esta reserva se localiza el ejido Emilio Rabasa (Fig. 1) ubicado en la zona de amortiguamiento y se caracteriza por un paisaje de selva mediana subperennifolia, vegetación secundaria y diferentes usos de suelo como pastizal ganadero, cultivos agrícolas y asentamientos humanos (CONANP/SEMARNAT 2001). Las veredas donde se establecieron los puntos de muestreo, estuvieron en diferentes tipos de vegetación y uso de suelo de este ejido.

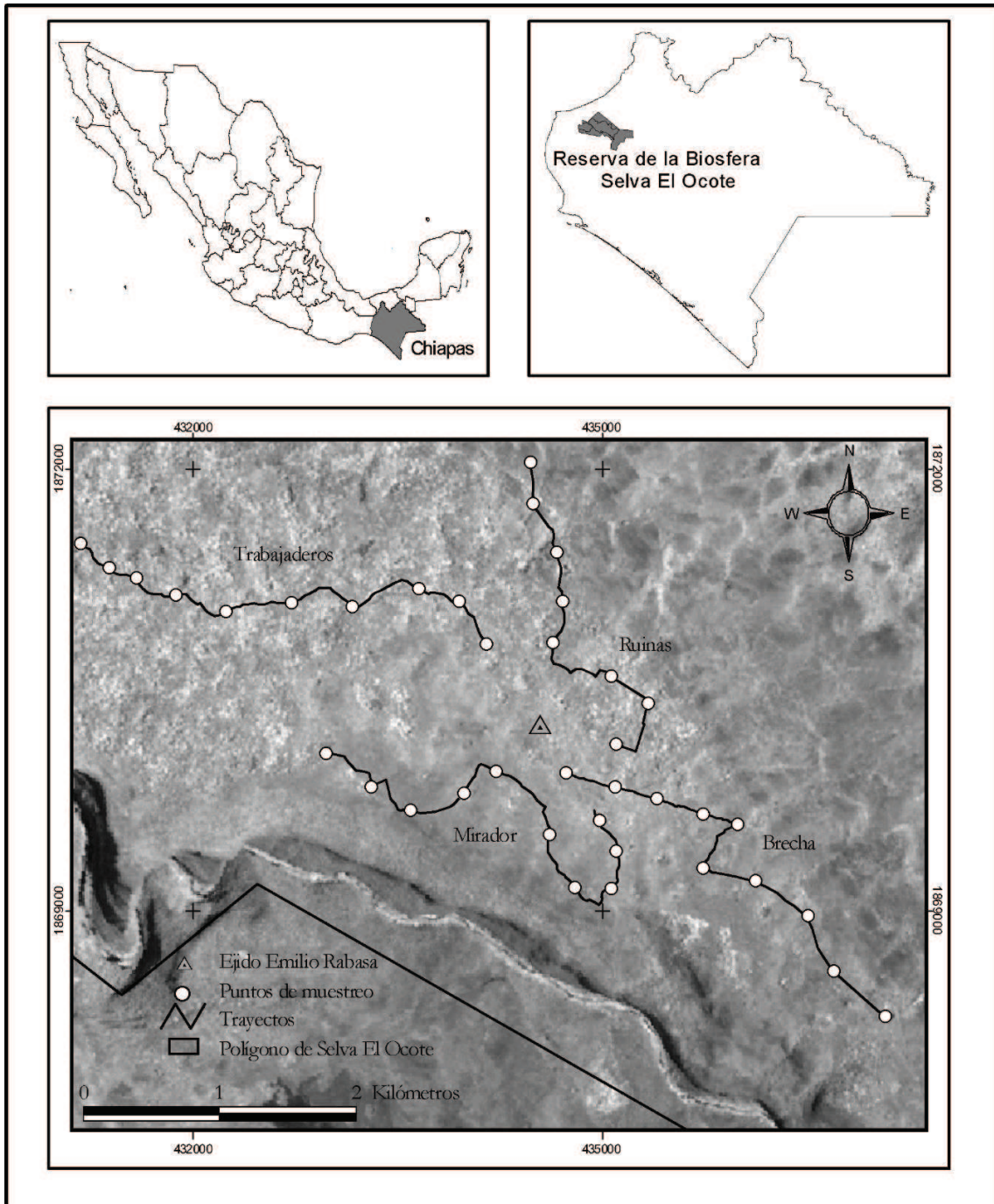


Fig. 1 Ubicación geográfica de los cuatro trayectos y puntos muestreados en la Reserva de la Biosfera Selva El Ocote, Chiapas, México

Especies depredadoras utilizadas como modelo

En la Reserva de la Biosfera Selva El Ocote, las aves rapaces nocturnas están representadas por 9 especies (Enríquez et al. 2014), de las cuales tres (*Ciccaba nigrolineata*, *Glaucidium brasilianum*, *Pulsatrix perspicillata*), se han reportado que depredan aves (Ibáñez et al. 1992; Gómez de Silva et al. 1997; Holt et al. 1999). Para las aves rapaces diurnas se han registrado 25 (Enríquez et al. 2014) de las cuales *Micrastur semitorquatus* y *Micrastur ruficollis*, se han reportado que su dieta está constituida principalmente por aves (del Hoyo et al. 1994; Thorstrom 2012). Los depredadores utilizados como modelo en este estudio se seleccionaron con base en los hábitos alimenticios (principalmente aves) y a su conducta de caza en el interior de la selva (Thorstrom 2012). Por lo que seleccionamos al búho blanquinegro (*Ciccaba nigrolineata*) y al halcón selvático de collar (*Micrastur semitorquatus*).

Descripción de los depredadores utilizados como modelo

Ciccaba nigrolineata (búho blanquinegro): Es un búho de tamaño mediano (39 cm). Presenta una distribución amplia en la región neotropical y con poblaciones aparentemente estables (BirdLife International 2012). Sin embargo, sus poblaciones pueden estar decreciendo, ya que el hábitat donde vive ha sido transformado o fragmentado. Esta especie se alimenta de pequeñas aves como *Turdus sp.* (zorzal), *Tangara cayana* (tángara monjita), *Thraupis episcopus* (tángara azulada) o *Ramphocelus carbo* (toche negro; Ibáñez et al. 1992). Además es una especie que presenta mediana sensibilidad a las perturbaciones humanas (Gerhardt et al. 1994; Stotz et al. 1996; Duncan 2013).

Micrastur semitorquatus (halcón selvático de collar): Es un halcón de tamaño mediano (55 cm) y de selva, esta especie interviene en la regulación de poblaciones de aves y pequeños mamíferos, además es considerada como especie bandera para la conservación de sus hábitats (Thorstrom 2012). Entre las especies de aves reportadas como presas incluyen *Penelope purpurascens* (pava cojolita), *Crax rubra* (hocofaisán), *Ortalis vetula* (chachalaca vetula), *Odontophorus guttatus* (codorniz moteada), *Momotus momota* (pájaro péndulo), *Ramphastos sulfuratus* (tucán), *Melanerpes aurifrons* (carpintero chejé) y *Cyanocorax morio* (chara papán; Thorstrom 2012). Además es una especie que presenta mediana sensibilidad a las perturbaciones humanas (Stotz et al. 1996).

Métodos de campo

En muestreos previos realizados en febrero y agosto del 2015 se realizó el método de registro *ad libitum*, que consistió en observaciones oportunistas de eventos de conducta, sin restricción de tiempo y sujetos (especies de aves) y de forma continua (Martín y Bateson 2007; Gaibani y Csermely 2007; López-Rull 2014). Con este método se registraron los eventos de conducta (pautas de comportamiento de duración corta que pueden expresarse como frecuencias; Martín y Bateson 2007) que realizaron algunas aves durante la emisión de estímulos auditivos de *C. nigrolineata* y *M. semitorquatus*. A partir de estas observaciones y con literatura (Hamilton 1959; Lima 1993; Colwell y Landrum 1993), se obtuvo un etograma que es la descripción de la conducta propia de una especie (Martín y Bateson 2007; Tabla 1). Con el etograma se clasificó la conducta de las aves en nueve categorías y se utilizó como base para determinar la conducta en los muestreos. Los tumultos de baja intensidad se consideraron cuando se registró la conducta de uno o más individuos/especies, en su mayoría de forma auditiva (con excepción de algunos

registros donde se observaron a las aves vigilando y/o vocalizando, pero permaneciendo en el lugar de detección). Los tumultos de alta intensidad fueron considerados de dos o más individuos/especies y cuando el registro implicó el registro visual, auditivo y que mostraran conductas de búsqueda, acercamiento y ataque.

Tabla 1 Etograma de presas potenciales de aves, en respuesta a estímulos auditivos y visuales de *Ciccaba nigrolineata* y *Micrastur semitorquatus*

Categoría de conducta	Conducta	Tipo de detección	Descripción
Respuesta silenciosa	inmóvil	visual	El individuo se encuentra sin realizar ningún movimiento, parado o en posición de descanso
Respuesta silenciosa con movimiento	vigilancia, sin vocalizar	visual	Se desplaza de un sitio a otro, utilizando las patas (suelo, ramas) y observa a sus alrededores girando cabeza y cuerpo
Respuesta silenciosa con movimiento	huir	visual	El individuo se aleja del sitio y no regresa
Respuesta con movimiento	huir-vocalizar	visual, auditiva	El individuo se aleja del sitio emitiendo una vocalización
Tumulto de baja intensidad	vigilancia-vocalizar	visual, auditiva	Se desplaza (n) de un sitio a otro, utilizando las patas (suelo, ramas) emitiendo una vocalización
Tumulto de baja intensidad	vocalizar (llamada de alarma)	auditiva	La vocalización puede ser fuerte y repetitiva o esporádica y la realizan cuando hay una señal de peligro (se hacen evidentes)
Tumulto de baja intensidad	permanece-vocalizar	auditiva	El (los) individuo (s) se encuentra (n) en un sitio y emite (n) una vocalización
Tumulto de alta intensidad	acercarse-vocalizar	visual, auditiva	Las vocalizaciones y movimientos son realizados de forma constante (búsqueda del depredador), pero no se detecta visualmente el estímulo para atacarlo
Tumulto de alta intensidad	atacar	visual, auditiva	Ataque directo, el estímulo auditivo/visual fue detectado y atacado.

Diseño de muestreo

Se utilizó un diseño experimental pareado independiente que permite medir las respuestas antes y después de aplicar un solo tratamiento (estímulo auditivo y visual), utilizando al organismo como su propio control. El estudio fue de tipo transversal en donde comparamos la conducta de distintos individuos en un periodo de tiempo determinado (Martin y Bateson 2007; López-Rull 2014). Para registrar la conducta de las aves por estímulos de los dos depredadores, se establecieron cuatro trayectos en el ejido Emilio Rabasa (Sutherland et al. 2004; Hill et al. 2005; Bird y Bildstein 2007). Tres trayectos fueron de 4 km de distancia y uno de 3.2 km. En cada trayecto se establecieron puntos de muestreo ($n=38$), separados cada 400 m de distancia.

Para determinar variaciones temporales (mensual y entre temporada reproductiva y no reproductiva) de la respuesta de las presas potenciales, el periodo de muestreo comprendió seis meses. En la región Neotropical, los periodos reproductivos varían según las especies, las condiciones climáticas, latitud y altitud (Ralph et al. 1996; Echeverry-Galvis y Córdoba-Córdoba 2008). En México, se han diferenciado temporadas reproductivas y no reproductivas para algunas especies (Howell y Webb 1995), por lo que en este estudio se consideraron marzo, abril y mayo como temporada reproductiva y junio, julio y febrero como no reproductiva.

La evaluación de la conducta de respuesta respecto al tamaño de las aves, consistió en la búsqueda, en guías de campo, de información morfométrica de las especies que respondieron a los estímulos de ambos depredadores modelo. Por lo cual, consideramos tres categorías; pequeño de 10 a 17 cm, mediano de 18 a 21 cm y grande de 22 a 55 cm (Howell y Webb 1995; Dunn y Garret 1997; König et al. 1999). Las especies migratorias latitudinales y residentes de verano, se incluyeron en los análisis por qué son parte de la comunidad neotropical que implica costos muy altos, ya que se ha reportado la mortalidad de más del 50% (por diversos factores) de los individuos que migran. Además que están expuestos a los depredadores que aprovechan el agotamiento de estas aves (Gill 1995).

Para caracterizar los 38 puntos de muestreo, se midieron variables de la vegetación y del paisaje, para posteriormente relacionarlos con los eventos de conducta (Hays et al. 1981; Mosher et al. 1987). Las variables de la vegetación medidas fueron: a) número de troncos caídos, b) número de árboles vivos, c) porcentaje de cobertura del dosel, d) altura de estratos de vegetación (sotobosque, medio, dosel), algunas variables fueron medidas con clinómetro o densiómetro y e) nivel de perturbación de la vegetación tipo de perturbación (escala semicuantitativa 0= ausente, 1= baja, 2= mediana, 3= alta). Las variables del paisaje medidas fueron: a) distancia a caminos, b) distancia a viviendas, c) presencia-ausencia de fuentes de agua, d) presencia ausencia de áreas abiertas (zona agrícola, cafetal, potrero), e) posición topográfica (cima, valle, ladera) y f) pendiente en grados (Enriquez y Rangel-Salazar 2007).

Muestreos

Las conductas se registraron por medio del muestreo focal, que consiste en realizar observaciones de un individuo o un grupo durante un tiempo determinado, en este estudio las observaciones consistieron en 9 minutos por punto de muestreo. Este tipo de muestreo permite registrar varias categorías de conducta (Martin y Bateson 2007; Davies et al. 2012; López-Rull 2014). Además, se complementó con el método de registro discreto con la variante de muestreo uno-cero (muestras de la conducta de forma periódica), en donde se registró si las aves realizaron o no cierta conducta al momento del muestreo (López-Rull 2014).

Los muestreos se realizaron en horario matutino (05:00 a 09:00 h) y vespertino (15:30 a 19:30 h). Se permaneció en cada punto de muestreo 9 min, los primeros 3 min fueron de silencio para registrar las especies presentes, en los siguientes 3 minutos se emitió la vocalización de una de las rapaces modelo y los últimos 3 minutos fueron de silencio (Johnson et al. 1981; Zuberogoitia y Campos 1998). Los eventos de conducta de las aves se registraron durante la emisión del estímulo auditivo y los últimos tres minutos. La bocina (Radio Shack modelo PowerHorn) con la que se emitieron las vocalizaciones, la portaba un observador secundario, que iba girando para que el sonido se expandiera hacia las cuatro direcciones cardinales. En cada punto de conteo se colocó un estímulo visual (Chandler y Rose 1988; Douglas y Mennill 2010), que fue un búho de plástico, parecido morfológicamente a *C. nigrolineata* y para *M. semitorquatus* se imprimieron dos fotografías a color del tamaño real de la especie, que se pegaron para que tuviera doble vista. El búho de plástico y la imagen impresa se colocaban en cada punto de muestreo a una altura de 6 m sobre el suelo apoyados con dos tubos con extensión.

En las primeras 2 h de muestreo matutino se emitieron en cuatro puntos de muestreo, vocalizaciones pregrabadas de *Ciccaba nigrolineata*, y en un punto aleatorio se emitió una vocalización diferente (esto para evitar el acostumbamiento de las especies al estímulo auditivo) pero que pudiera representar una señal de riesgo de depredación eventual (Randler 2006), por esta razón se utilizó la vocalización del búho de anteojos (*Pulsatrix*

perspicillata). Al finalizar las dos horas (cinco puntos) se realizó un recambio de especie y se comenzó a emitir la vocalización del halcón de collar (*Micrastur semitorquatus*); en uno de los cinco puntos se emitió de forma aleatoria la vocalización de su conoespecífico el halcón selvático barrado (*Micrastur ruficollis*). El muestreo vespertino se inició con la vocalización de *M. semitorquatus*, en las primeras dos horas y en las últimas dos con la vocalización de *Ciccaba nigrolineata*, siguiendo el mismo procedimiento del muestreo matutino.

Las vocalizaciones utilizadas como estímulo fueron de la Fonoteca de las Aves de Chiapas (Duncan 1993) y de xeno-canto (<http://www.xeno-canto.org/>). Se realizaron cortes de las vocalizaciones comunes de *C. nigrolineata*, *Pulsatrix perspicillata*, *M. semitorquatus* y *M. ruficollis* de tres individuos diferentes con el programa ADOBE AUDITION CS5.5. ® (Adobe Systems Inc., 2011), para evitar pseudo-repeticiones (McGregor 2000; Kroodsma et al. 2001). En cada punto de conteo se realizaron grabaciones de los cantos o llamados de las aves. Para estas grabaciones se utilizó una grabadora SONY modelo PCM-M10 con un micrófono SONY modelo ECM-MS907, y se usaron para corroborar algunos cantos. De forma complementaria se utilizó una cámara CANON modelo SX530 HS, para fotografiar y grabar la conducta que presentaban las aves durante o después de los estímulos.

Análisis estadísticos

Se utilizaron Modelos Lineales Generalizados Mixtos (GLMMs) para analizar la variación de las frecuencias de los eventos de conductas de repuesta, las temporadas y los tamaños. En los modelos mixtos se consideraron como efectos fijos los tipos de conductas, meses, temporadas y tamaños, y como efectos aleatorios los trayectos y las temporadas. Para el análisis de similitud entre meses y temporada reproductiva y no reproductiva, utilizamos el índice de Bray-Curtis como una medida para enfatizar la importancia de las especies que se tienen en común, donde 1 significa que son 100% similares y 0 que no hay ninguna semejanza (Pielou 1984); para este análisis usamos el programa EstimatesS versión 9 (Colwell 2016). Los análisis se realizaron con el programa InfoStat/E versión 2007, con enlace al programa R 3.3.2 (Di Rienzo et al. 2007).

Para determinar la relación entre las variables estructurales de vegetación y de paisaje que pueden influir en las conductas de respuesta de presas potenciales, utilizamos el modelo de regresión logística binaria. En este análisis las conductas de respuesta fueron la variable dependiente binaria (i.e. realizó vs no realizó alguna conducta) y las variables de vegetación y de paisaje se consideraron variables independientes. La selección de las variables fue a través de un método combinado de eliminación hacia atrás y selección hacia adelante, para obtener el modelo con el mejor ajuste. Utilizamos el coeficiente de determinación (r^2), para determinar el porcentaje de variables independientes que explicaron las respuestas de las especies en determinados sitios. Los resultados de la prueba de efecto de razón de verosimilitud se utilizaron para explicar el peso de cada una de las variables en el modelo. Este análisis se realizó con el programa JMP-SAS 7.0 (Sall et al. 2007). Todos los análisis estadísticos se consideraron significativos con un valor de $P \leq 0.05$.

Resultados

Especies de las que se obtuvieron conductas de respuesta

Se realizaron 596 estímulos auditivos de *Ciccaba nigrolineata* y 512 de *Micrastur semitorquatus* en un total de 528.4 km recorridos. Registramos un total de 68 especies de aves pertenecientes a 12 órdenes y 28 familias con un total de $n=574$ conductas de respuesta (Anexo 1). Las familias con mayor frecuencia de eventos de conducta fueron Ramphastidae $n=81$ (14%), seguida de Corvidae $n=74$ (13%) y Tyrannidae $n=55$ (9.5%). Otras familias fueron Tinamidae, Accipitridae y Thamnophilidae, pero solo se obtuvo una respuesta de una especie por familia. Treinta y ocho especies (56%) respondieron para ambos depredadores, pero en diferente frecuencia, por ejemplo, para *C. nigrolineata* el saltarín toledo (*Chiroxiphia linearis*) respondió seis veces mientras que para *M. semitorquatus* respondió 18 veces; el saltapared pecho blanco (*Henicorhina leucosticta*) respondió 17 veces para *C. nigrolineata* y siete para *M. semitorquatus*. Para el caso de la eufonia garganta amarilla (*Euphonia hirundinacea*), el pavito de rocas (*Basileuterus lachrymosus*), la paloma morada (*Patagioenas flavirostris*) y el carpintero pico plateado (*Campephilus guatemalensis*) se obtuvo una sola respuesta para ambos depredadores (Anexo 1).

Para los estímulos de *C. nigrolineata* respondieron 51 especies de aves pertenecientes a 10 órdenes y 25 familias. Cuatro de estas especies fueron migratorias (*Contopus cooperi*, *Catharus ustulatus*, *Setophaga magnolia*, *Piranga rubra*). La especie con mayor frecuencia de eventos de conducta fue *Ramphastos sulfuratus* $n=37$ (13.5%), seguida de *Henicorhina leucosticta* $n=17$ (6%), *Ciccaba virgata*, *Micrastur semitorquatus* y *Trogon caligatus* con $n=14$ (5%), para cada especie. Trece de las 51 especies se registraron en una sola ocasión (e.g. *Amblycercus holosericeus*, *Basileuterus lachrymosus*, *Caryothraustes polioaster*, *Euphonia hirundinacea*). Las respuestas de las especies a los estímulos fueron de forma individual, o de dos, tres y hasta 4 individuos o especies. *Henicorhina leucosticta* fue la especie con mayor frecuencia de eventos de conductas individuales ($n=17$), le siguió *Attila spadiceus* y *Momotus lessonii* ($n=11$). Se registraron 179 eventos de conductas individuales y de acuerdo al gradiente de respuesta (i.e. inmovilidad hasta atacar) fueron: 7 de inmovilidad (e.g. *Contopus cooperi*, *Habia fuscicauda*, *Henicorhina leucosticta*, *Momotus lessonii*), 16 huidas, 7 huidas con vocalizaciones, 129 vocalizaciones, 12 permanencias con vocalizaciones, 5 se acercaron con vocalizaciones y 3 atacaron (e.g. *Micrastur semitorquatus*, *Onychorhynchus coronatus*, *Vireolanius pulchellus*).

Por otro lado, *Ramphastos sulfuratus* ($n=20$) fue la especie con mayores eventos de conductas con dos individuos, seguida de *Psilorhinus morio* y de la misma especie (*C. nigrolineata*) como respuesta intraespecífica ($n=8$). Obtuvimos 70 eventos de conductas de respuesta (2 individuos), de la cuales 10 fueron huir (e.g. *Chiroxiphia linearis*, *Megarynchus pitangua*, *Psilorhinus morio*), 2 huyeron y vocalizaron, 50 vocalizaron, 4 permanecieron y vocalizaron, 2 se acercaron y vocalizaron y 2 atacaron (*Vireo flavoviridis*). Para las conductas con tres individuos obtuvimos 18 eventos; 6 fueron de huidas, tres de *Cyanerpes cyaneus* y tres de *Cyanocorax yncas* y 12 fueron vocalizaciones con tres eventos para cada una de las siguientes especies *Cyanerpes cyaneus*, *Psilorhinus morio*, *Ramphastos sulfuratus* y *Tityra semifasciata*. Con 4 individuos obtuvimos 12 eventos de conductas que fueron solo de *Ramphastos sulfuratus*, 4 huyeron y vocalizaron, 4 vocalizaron y 4 permanecieron y vocalizaron.

Referente al tumulto de alta intensidad, para *C. nigrolineata* registramos 12 eventos, las especies involucradas fueron *Ciccaba virgata*, *Ramphastos sulfuratus*, *Micrastur semitorquatus*, *Attila spadiceus*, *Megarynchus pitangua*, *Onychorhynchus coronatus*, *Vireo flavoviridis* y *Vireolanius pulchellus*. Se identificaron siete conductas de las presas potenciales de *Ciccaba nigrolineata*. La conducta de vocalizar fue la más frecuente ($\chi^2_{6,32}=53.68$, $p<0.001$; Fig. 2).

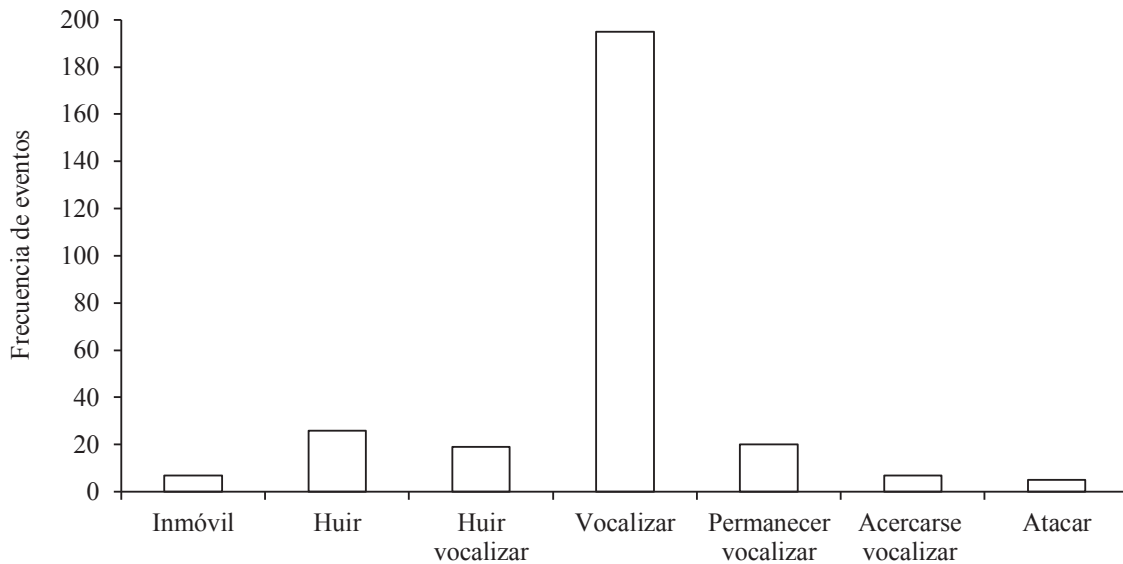


Fig. 2 Frecuencia de eventos totales registrados por cada conducta de las presas potenciales, para los estímulos auditivo y visual de *Ciccaba nigrolineata* en la Selva El Ocote, Chiapas, durante febrero-julio de 2016

Para *Micrastur semitorquatus* respondieron 55 especies pertenecientes a 11 órdenes y 27 familias. De las especies que respondieron, tres fueron migratorias (*Vireo flavoviridis*, *Catharus ustulatus*, *Piranga rubra*). Respecto al análisis general para este depredador, la especie que presentó mayores eventos de conducta de respuestas fue también *Ramphastos sulfuratus* $n=42$ (14.5%), seguida de una respuesta intraespecífica $n=26$ (9%), *Psilorhinus morio* $n=22$ (7.5%) y *Chiroxiphia linearis* $n=18$ (6%). Del total de especies reportadas, solo 21 presentaron un evento de conducta (e.g. *Basileuterus lachrymosus*, *Campephilus guatemalensis*, *Dendrocincla homochroa*, *Molothrus aeneus*, *Patagioenas flavirostris*).

En la conducta individual para *M. semitorquatus*, la respuesta intraespecífica fue la mayor representada ($n=20$), seguida de las especies *Trogon caligatus* (9), *Ramphastos sulfuratus* (8) y *Chiroxiphia linearis* y *Myiozetetes similis* con 7 cada una. Obtuvimos 150 eventos de conductas (un individuo), y de acuerdo a la intensidad de respuesta 5 fueron de inmovilidad (e.g. *Molothrus aeneus*, *Oncostoma cinereigulare*, *Trogon citreolus*), 2 de vigilancia, 13 huyeron, 6 huyeron con vocalizaciones, 107 vocalizaron, 6 permanecieron y vocalizaron, 6 se acercaron y vocalizaron y 3 atacaron (i.e. *Habia fuscicauda*, *Myiozetetes similis*).

Con dos individuos, las especies *Ramphastos sulfuratus* ($n=16$) y *Cyanocorax yncas* ($n=10$) presentaron los mayores eventos de conducta, seguida de la respuesta intraespecífica *M. semitorquatus* ($n=8$). Se presentaron 68

eventos con dos individuos, de los cuales y de acuerdo a la intensidad de respuesta, 2 fueron huidas de *Cyanocorax yncas*, 6 huyeron y vocalizaron, 46 vocalizaron, 4 permanecieron y vocalizaron, 8 se acercaron y vocalizaron y 2 atacaron (i.e. *Micrastur semitorquatus*). Con tres individuos, se presentaron 54 eventos, de los cuales 6 huyeron (e.g. *Leptotila verreauxi*, *Psilorhinus morio*), 15 huyeron y vocalizaron, 3 vigilaron y vocalizaron, 15 vocalizaron, 9 de permanecieron y vocalizaron y 6 se acercaron y vocalizaron (i.e. *Calocitta formosa*). La especie con mayores eventos de respuesta fue *Psilorhinus morio* (12) seguida de *Calocitta formosa* (9) y *Ramphastos sulfuratus* (9). Obtuvimos tres eventos de conductas con 4 individuos; *Cyanerpes cyaneus* (4), *Ortalis vetula* (4) y *Ramphastos sulfuratus* (4). En el estudio solo observamos un evento con cinco individuos de *Ramphastos sulfuratus* (huida), y una respuesta de ataque con 6 individuos de *Calocitta formosa*. Además, registramos 33 tumultos de alta intensidad, las especies mayormente involucradas fueron; *Calocitta formosa*, *Cyanocorax yncas*, *Megarynchus pitangua* y *Trogon caligatus*. En este sentido, para *Micrastur semitorquatus* se identificaron nueve conductas de respuesta, la conducta de vocalizar fue la más frecuente ($\chi^2_{8,36}=35.07, p<0.001$; Fig. 3).

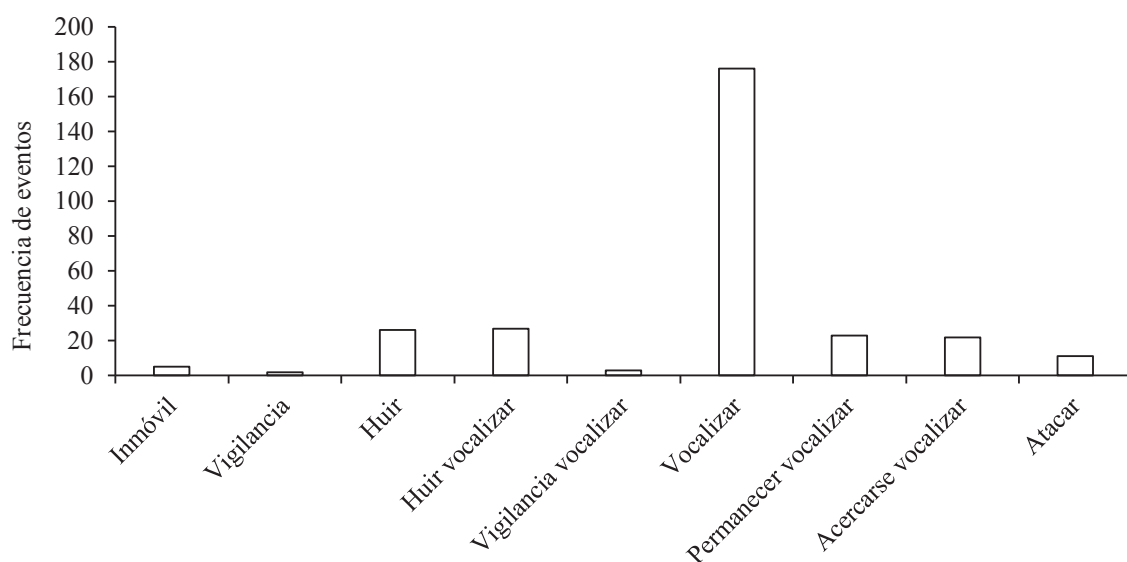


Fig. 3 Frecuencia de eventos totales por cada conducta de presas potenciales para los estímulos auditivo y visual de *Micrastur semitorquatus* en la Selva El Ocote, Chiapas, durante febrero-julio de 2016

Similitud de presas potenciales respecto a la frecuencia de conductas de respuesta y los meses

En el análisis de similitud de las presas potenciales que respondieron a los estímulos auditivo y visual de *Ciccaba nigrolineata*, se observó que marzo y abril fueron similares en un 57% y con 18 especies compartidas, en cuanto al número de especies y conductas de respuesta registradas (Fig. 4). Cabe mencionar, que en abril y mayo se presentó el mayor número de especies que respondieron a los estímulos de *C. nigrolineata* ($\chi^2_{5,24}=5.72, p<0.002$) y la mayor frecuencia de eventos de respuestas a los estímulos fue en abril y marzo ($\chi^2_{5,24}=10.29, p<0.001$).

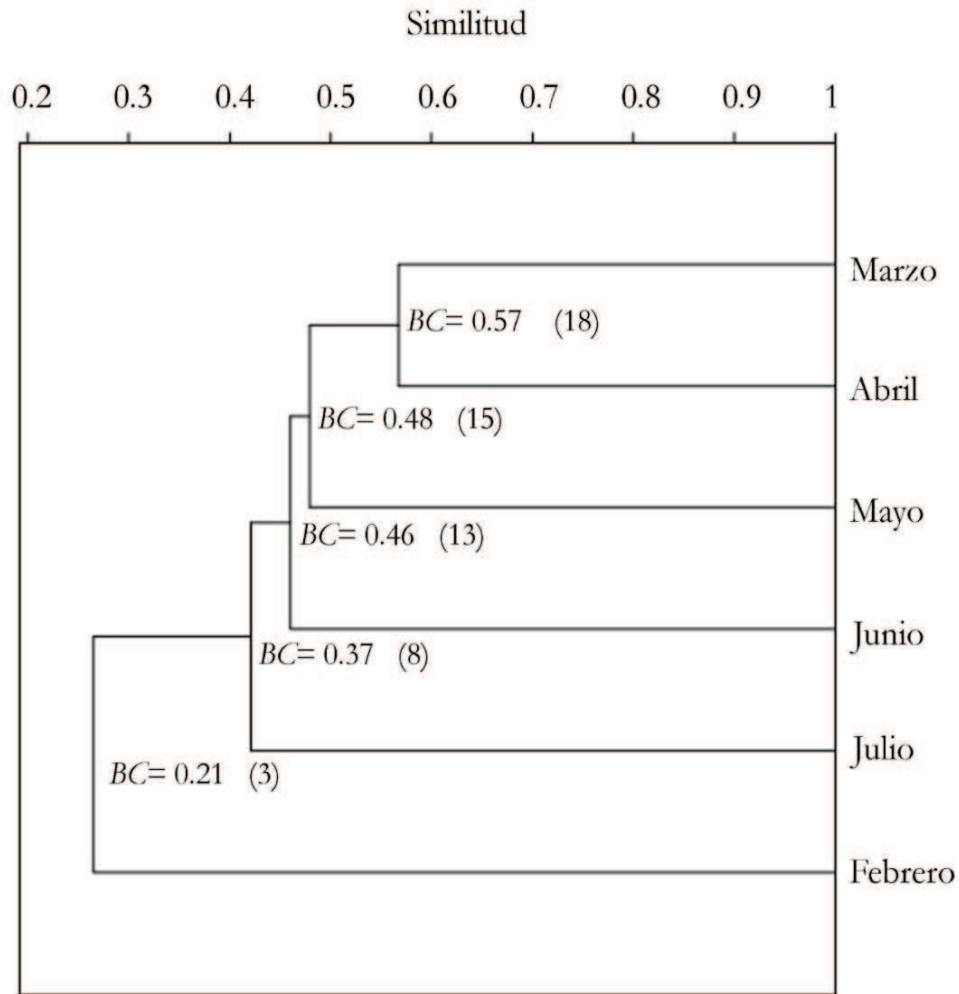


Fig. 4 Similitud de presas potenciales que respondieron a los estímulos auditivo y visual de *Ciccaba nigrolineata* entre meses de 2016, en la Selva El Ocote, Chiapas

Para *Micrastur semitorquatus*, los meses con mayor similitud de presas potenciales con relación a las conductas de respuesta fueron marzo y abril en un 45% y abril y junio en 41% (Fig. 5). En abril se presentó la mayor riqueza de especies y febrero la menor riqueza ($\chi^2_{5,24}=7.09, p<0.008$), la mayor frecuencia de eventos de conducta fue en abril ($\chi^2_{5,24}=12.06, p<0.001$).

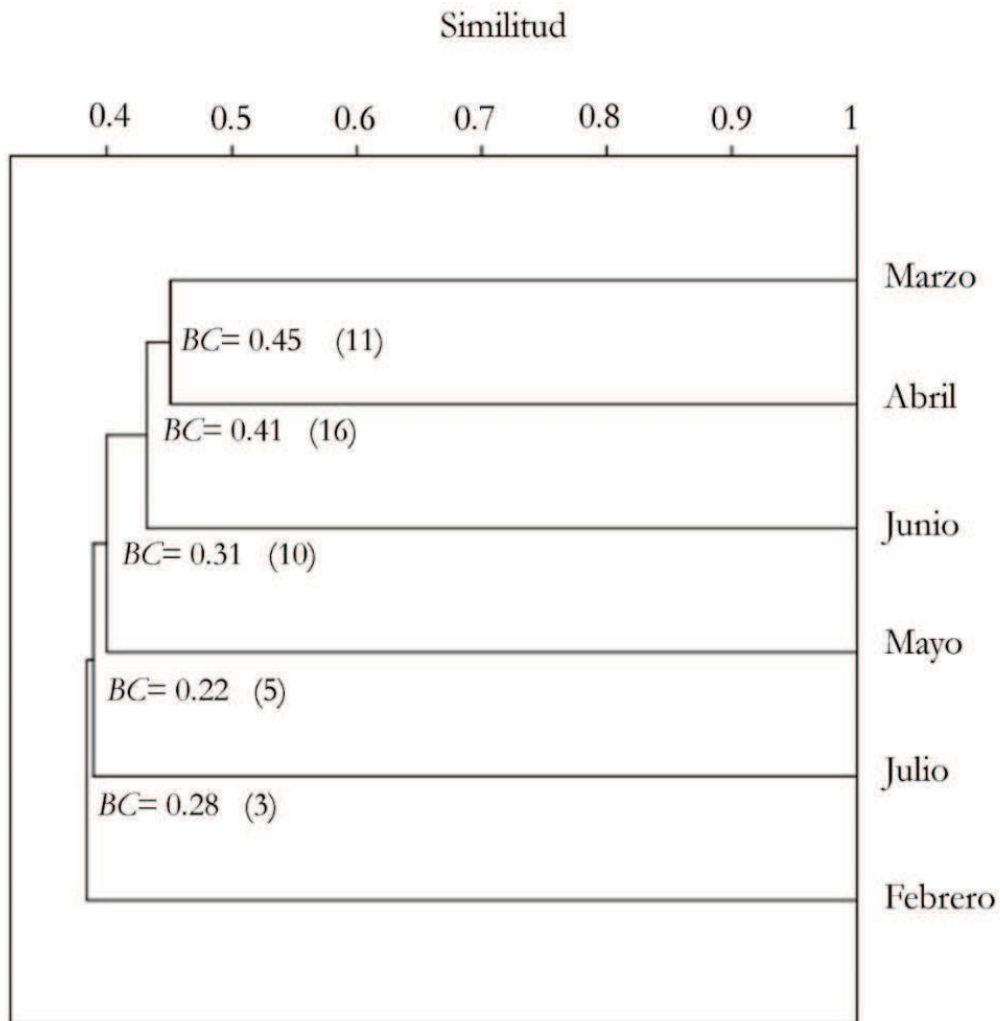


Fig. 5 Similitud de presas potenciales que respondieron a los estímulos auditivo y visual de *Micrastur semitorquatus* entre meses de 2016, en la Selva El Ocote, Chiapas

Frecuencia de eventos de conducta de respuesta con relación al tamaño de las presas potenciales

De acuerdo a los eventos de conductas de respuesta obtenidas de los estímulos auditivos y visuales de *C. nigrolineata* hubo variaciones en el tamaño de las presas potenciales ($\chi^2_{2,12}=8.29, p=0.008$). Donde las especies pequeñas (e.g. *Myiozetetes similis*, *Piranga rubra*, *Habia rubica*, *Attila spadiceus*, *Tityra semifasciata*) respondieron más frecuentemente que las grandes (e.g. *Campephilus guatemalensis*, *Dromococcyx phasianellus*, *Pteroglossus torquatus*). La frecuencia de eventos conductuales para *Micrastur semitorquatus*, respecto a los tamaños, presentó diferencias ($\chi^2_{2,12}=6.91, p\leq 0.015$) siendo también mayor en especies pequeñas (e.g. *Onychorhynchus coronatus*, *Myiozetetes similis*, *Megarynchus pitangua*).

Variables de vegetación y de paisaje asociadas a los eventos de conducta

Se identificaron dos variables de la vegetación asociadas a los eventos de conducta de *Ciccaba nigrolineata* que fueron la altura del dosel (m) y número de árboles vivos, y a nivel paisaje hubo dos variables asociadas que fueron presencia (1) o ausencia (0) de un área abierta y presencia o ausencia de una fuente de agua. Estas cuatro variables se asociaron en un 36% ($r^2 = 0.36$, $X^2 = 15.20$, $p < 0.004$) de probabilidad que las presas potenciales puedan responder a los estímulos auditivos y visuales. Es decir, en áreas abiertas y vegetación aledaña con un dosel mayor a 14 m (e.g. sitios donde la vegetación ha sido modificada para establecer apiarios o sembrar, pero alrededor se conserva la vegetación arbórea), habrá mayor probabilidad que las especies respondan. Las otras dos variables indican que entre menor sea la probabilidad de encontrar una fuente de agua o árboles vivos (sotobosque menor a 14 m de altura), habrá mayor probabilidad de respuesta (Tabla 2).

Cuatro variables explicaron un mayor evento de respuesta a los estímulos de *Micrastur semitorquatus* ($r^2 = 0.37$, $X^2 = 12.40$, $p < 0.014$). Por lo que a mayor probabilidad de vegetación secundaria, número de árboles muertos (tocones y troncos caídos), número de árboles vivos (>1 m de diámetro) y menor altura del dosel (12 m), habrá un 37% de probabilidad que las aves respondan en el punto de muestreo (Tabla 2).

Tabla 2 Variables de vegetación y de paisaje que influyeron en una mayor probabilidad de registrar conductas de respuesta de las presas potenciales para *Ciccaba nigrolineata* y *Micrastur semitorquatus*

Especies	VARIABLES	Estimación	Efecto de razón de verosimilitud
<i>Ciccaba nigrolineata</i> ($r^2 = 0.36$, $X^2 = 15.20$, $p < 0.004$)	Área abierta	5.89	$X^2 = 11.61$, $P < 0.0007$
	Altura del dosel (m)	0.27	$X^2 = 5.26$, $P < 0.02$
	Presencia o ausencia de una fuente de agua	-12.33	$X^2 = 3.14$, $P > 0.07$
	Número de árboles vivos	-0.29	$X^2 = 1.75$, $P > 0.18$
<i>Micrastur semitorquatus</i> ($r^2 = 0.37$, $X^2 = 12.40$, $p < 0.014$)	Altura del dosel	-0.35	$X^2 = 5.43$, $P < 0.02$
	Presencia o ausencia de vegetación secundaria	3.24	$X^2 = 3.99$, $P < 0.04$
	Número de árboles vivos	0.42	$X^2 = 2.92$, $P > 0.08$
	Número de árboles muertos	0.95	$X^2 = 3.04$, $P > 0.08$

Discusión

Conductas de respuesta

En este estudio, el evento de conducta vocalizar (señal de riesgo de depredación) fue la mayor respuesta de las presas potenciales para ambos depredadores. Emitir una vocalización implica costos energéticos y de exposición a depredadores (Bradbury y Vehrencamp 2011) que fluctúan de acuerdo a la duración, intensidad y frecuencia acústica. Sin embargo, algunas especies de aves, han desarrollado la capacidad de transmitir las señales vocales con mayor frecuencia, para alertar a los integrantes de la parvada sobre la presencia de una amenaza potencial (Short y

Horne 2002). La conducta vocalizar de las presas se pudo haber presentado por que la detección visual, por ejemplo, de *Micrastur semitorquatus*, es difícil, ya que este depredador está adaptado a utilizar el interior y el borde del bosque o la selva, el estrato medio superior y la vegetación secundaria, facilitando la captura de las presas (del Hoyo et al. 1994; Martínez-Morales 2001). Las señales vocales o llamados de alarma pueden ser una adaptación de las aves presa, para comunicar a más especies que un depredador está cerca.

Las especies que respondieron con mayor frecuencia a los estímulos auditivos pertenecen a las familias Ramphastidae, Corvidae y Tyrannidae. Estas especies presentan historias de vida y hábitos alimenticios las cuales, la mayoría de las veces se alimentan en el dosel y el interior del bosque, de ahí quizás la amenaza que enfrentan al percibir un depredador potencial. Estas familias, particularmente la Corvidae (*Calocitta formosa*, *Cyanocorax yncas*, *Psilorhinus morio*) y Tyrannidae (*Megarynchus pitangua*, *Myiarchus tuberculifer*) realizan la mayoría de sus actividades en grupos, que las podría hacer más evidentes aumentando encuentros con los depredadores (Howell y Webb 1995). La familia Tyrannidae, realiza conductas de vigilancia y huida, para evitar la captura de un depredador. En este sentido, registramos las conductas de ataque de las especies *Onychorhynchus coronatus* y *Myiozetetes similis* y huidas de *Megarynchus pitangua* y *Attila spadiceus*. Sobre los hábitos alimenticios y de acuerdo al forrajeo óptimo, las especie más abundantes son las más depredadas (Baack y Switzer 2000), ya que el depredador minimiza el tiempo de forrajeo y maximiza la energía obtenida (Begon et al. 2006).

La importancia de detectar y emitir señales, implica costos (ser depredados) y beneficios (aumentar la sobrevivencia para el resto de los integrantes) que influyen en la probabilidad de ser encontrado y atacado por el depredador (Lima y Dill 1990; Brumm 2013). Pero, si hay un aumento en el consumo de alimentos por parte de las presas, provoca que pocos individuos se dediquen a vigilar, y esto podría aumentar el riesgo de depredación (van der Veen 1999). En este estudio, las especies de aves como presas potenciales, utilizan las vocalizaciones para aumentar el beneficio hacia los demás individuos (huir del sitio) o para transmitir al depredador que es un organismo apto para combatir, aunque el costo de su acción sea exponerse a su depredador y ser atacado.

Respecto a los eventos de la conducta de huir, obtuvimos 45 respuestas para los estímulos de *C. nigrolineata* y 53 para *M. semitorquatus*. Se ha observado que este tipo de respuesta, en el herrerillo común (*Cyanistes caeruleus*) y el carbonero común (*Parus major*), a una amenaza potencial es moverse entre los árboles y volar hacia el dosel, respectivamente. Si el depredador se encuentra en el suelo, el movimiento vertical puede ser la opción más segura para escapar (Slagsvold et al. 2014). En este estudio, la huida de las presas potenciales consistió en detectar al ave visualmente y después de la emisión del depredador, los individuos miraban a su alrededor, algunos se movieron hacia un árbol, para después extender las alas y en modo de vigilancia (moviendo la cabeza hacia los lados) huyeron entre los árboles.

En el caso de especies como *Ortalis vetula* y *Odontophorus guttatus*, se ha reportado que huyen hacia la vegetación y vocalizan, pero también pueden utilizar la conducta de atacar; volar cerca de la vegetación para perseguirlo (Lima 1993). Por las observaciones realizadas en campo, sugerimos que especies como las chachalacas, son ruidosas por naturaleza y se pueden encontrar dos o más individuos en un sitio, y por cualquier sonido que implique amenaza responderán aumentando las vocalizaciones. Solo consideramos eventos donde identificamos la perturbación directa por las vocalizaciones de los depredadores, esto implicó moverse de sitio y movimiento de la cabeza hacia todas las direcciones, para después huir.

En el caso de las palomas *Leptotila verreauxi*, *Patagioenas flavirostris* y *Zenaida asiatica* identificamos 3 eventos de individuos huyendo, 3 eventos de vocalización y un evento donde se acercó y vocalizó. Las palomas asociadas a zonas abiertas (*P. flavirostris*, *Z. asiatica*) aparentemente utilizan la conducta de huida aérea individual o social, que involucra principalmente la velocidad. Sin embargo, también pueden buscar un refugio cuando están solas y/o presionadas por un depredador (Lima 1993). En las observaciones de este estudio, las palomas realizaron la conducta de huida con movimientos individuales entre la vegetación, a excepción de *Zenaida asiatica* que en lugar de huir se acercó al estímulo visual, y cuando estuvo cerca comenzó a vocalizar. Los registros de las vocalizaciones podrían indicar que dieron aviso a sus conespecíficos de la presencia del depredador, sin moverse de su refugio.

Para los pájaros carpinteros, se ha reportado que esquivan el ataque moviéndose al lado opuesto del tronco, en el que se alimentan, para posteriormente huir del sitio (Lima 1993). Las observaciones realizadas respecto a los pájaros carpinteros corroboraron lo antes reportado. Por ejemplo, de *Campephilus guatemalensis* obtuvimos dos eventos de conductas, uno fue de huida y el otro solo vocalizó. En este sentido, el individuo se encontraba forrajeando, mientras subía en un tronco, al escuchar la vocalización se detuvo (aproximadamente 5 segundos), después y sin vocalizar se movió a otro tronco de un árbol cercano para después huir del sitio. En cambio, para *Dryocopus lineatus* registramos tres eventos de conducta uno de permanecer en su sitio y vocalizar (registro auditivo y visual) y los otros dos fueron solo de vocalizar (registro auditivo).

Lima (1993) reportó que los integrantes de la familia Corvidae, pueden exhibir conductas de huida. En este estudio, seis individuos de *Calocitta formosa* atacaron, y fue de la siguiente forma; los individuos se encontraban forrajeando sobre la copa de los árboles, a una distancia aproximada de 20 metros, cuando detectaron la vocalización del depredador, comenzaron a vocalizar más fuerte y de forma continua. Así, se fueron acercando poco a poco hasta llegar a la bocina y al estímulo visual de *Micrastur semitorquatus*. Cabe mencionar que dentro de la parvada había un individuo que iba adelante de los demás, los otros cinco individuos repetían los movimientos, hasta que identificaron el estímulo visual comenzaron a atacar. Los individuos de *Cyanocorax yncas* y *Psilorhinus morio* pueden permanecer en su sitio y vocalizar, se acercan y vocalizan, huyen, huyen y vocalizan y atacan (Lima 1993). En este estudio, para los depredadores *C. nigrolineata* y *M. semitorquatus*, obtuvimos 59 eventos de conducta de *P. morio* y *C. yncas*, entre las cuales huyeron, huyeron y vocalizaron, vocalizaron y permanecieron y vocalizaron. Las implicaciones de los eventos de conducta de esta familia, podrían indicar que estas especies han tenido encuentros seguidos con los depredadores, debido a que en campo y cuando las especies se encontraban cerca, eran las primeras en responder, aumentando el sonido de sus vocalizaciones y moviéndose continuamente.

Las especies migratorias latitudinales y residentes de verano representaron el 8% (5) del total de las especies registradas. Estudios de conducta de aves migratorias han mostrado que numerosas especies defienden los territorios transitorios o de estancia tropical, atacando o persiguiendo a otras especies de aves (Rappole 1995). Por ejemplo, algunas especies tropicales que migran podrían enfrentar un mayor riesgo de depredación en mayo (disponibilidad de frutos en la copa de los árboles), porque probablemente para los depredadores, es más fácil capturar a sus presas en los árboles mientras se alimentan, que en suelo (Gotmark y Post 1996). La conducta anti-depredadora es la utilización de vocalizaciones por las aves presa, que en su mayoría son de alerta, estas son, vocalizaciones cortas y agudas, específicas de cada especie como *Catharus ustulatus* y *Piranga rubra* (Rappole 1995). Aunque registramos eventos de conducta como inmovilidad (e.g. *Contopus cooperi* n=1), huir (e.g. *Catharus ustulatus* n=6) y vocalizar

(e.g. *Piranga rubra* $n=3$), consideramos que es necesario un mayor esfuerzo de muestreo para comprender los distintos tipos de conducta anti-depredación de las especies migratorias en la reserva.

La depredación es un mecanismo dinámico que varía en el tiempo y espacio, en el cual los depredadores no pueden sobrevivir sin presas, y las presas pueden influir en la presencia y la distribución de los depredadores. Este principio implica que tanto presas como depredadores modifiquen su conducta o rasgos morfológicos, con el fin de adaptarse para sobrevivir. El resultado puede variar y dependiendo de la especificidad que tenga la presa con el depredador o el depredador con la presa, puede resultar en la coexistencia o declive poblacional (Newton 1998). Otro resultado sería que tanto el depredador y la presa utilicen mecanismos de búsqueda/captura o defensa, que con el tiempo podrían llegar a la divergencia de caracteres (Tokeshi 1999). La conducta vocal, de las especies de aves en la selva El Ocote, podrían modificarse a través del tiempo, implicando nuevos mecanismos en la comunicación de los individuos.

Similitud de presas potenciales respecto a la frecuencia de conductas de respuesta entre los meses y durante la temporada reproductiva y no reproductiva

Los meses en los que obtuvimos mayores eventos de conducta, para ambos depredadores fueron marzo y abril. Durante la temporada reproductiva, los machos emiten vocalizaciones con fines de cortejo que los hace más evidentes para depredadores potenciales, aunque el beneficio sea atraer a sus parejas o alejar a otros machos de sus territorios (Newton 1998; Laiolo et al. 2008; Brumm y Naguib 2009). También, en estos meses pudo haber una mayor disponibilidad del recurso alimenticio, por lo tanto, la mayoría de las aves se reproducen y para proteger y enseñar a sus crías, responden ante la presencia de un depredador (Newton 1998). En el ejido Emilio Rabasa, las especies presa mostraron variaciones que dependen de la especie, el sitio y el momento donde se detecte, por lo que la presencia de un depredador influye en las decisiones de forrajeo de las presas. Las especies pueden disminuir el tiempo de forrajeo para evitar un ataque, hacen vigilancia grupal, o controlan el tamaño del grupo y pueden asociarse con heterospecíficos (Lima y Dill 1990).

Asimismo, el mecanismo de la depredación puede causar variación en las distancias de dispersión de aves presa durante la temporada de cuidado de los polluelos. Los eventos de depredación pueden crear una ventaja selectiva para dispersarse (Powell y Frasch 2000). Las especies presa son capaces de adquirir, a través del tiempo evolutivo, distintos tipos de nichos ecológicos que están relativamente libres de la presión de depredación, para permitir su reproducción y sobrevivencia (Tokeshi 1999).

Algunas especies presa enfrentan un mayor riesgo de depredación que otras, en sitios que son utilizados por los depredadores (Gotmark y Post 1996). Sin embargo, se necesitan más estudios para comprender los cambios estacionales y con ello entender, que especies presa se enfrentan a los diferentes riesgos de depredación durante distintas épocas de la reproducción, en la reserva El Ocote.

Frecuencia de eventos de conducta de respuesta con relación al tamaño de las presas potenciales

Nuestros resultados sugieren que las especies de menor tamaño tienen mayor riesgo de depredación que las grandes, por la frecuencia de los eventos vocales reportados. Las especies de tamaño pequeño podrían ser más fáciles de capturar porque son relativamente más abundantes que las especies grandes, pero sería importante considerar la

altura de los árboles en los que se alimentan, combinado con la exposición a los depredadores, o cuando las especies se alimentan en grupo (Gotmark y Post 1996).

Si el tamaño de las presas es similar a sus depredadores, estarían en desventaja al utilizar vegetación arbórea para huir, ya que podrían tener dificultades para localizar el dosel y ser seguidas fácilmente por un depredador, que está mejor adaptado a moverse entre los árboles (Lima 1993; Thorstrom 2012). La densidad de la cobertura arbórea influye en que especies presa puedan utilizar ciertos estratos de la vegetación. Por ejemplo, el diámetro del tronco puede estar relacionado con el uso que le den las aves de acuerdo a su tamaño corporal, ya que las aves pequeñas pueden utilizar con mayor frecuencia troncos y ramas delgadas para huir (Lima 1993).

La permanencia en grupo en algunas especies pequeñas, es una estrategia que se mantiene, por ventajas importantes como el cuidado grupal de las crías (guarderías), aprendizaje social para estrategias de forrajeo, así como aumentar la protección y la posibilidad de huir de un depredador (Krause y Ruxton 2002). Sin embargo, los niveles de vigilancia individual en grupos grandes tienden a disminuir (e.g. Elgar 1989; Lima y Dill 1990; Roberts 1996). El costo de vigilar se incrementa en individuos con alta probabilidad de ser depredados, como las especies pequeñas (Gotmark y Post 1996). En este estudio, las especies de tamaño pequeño como *Habia fuscicauda*, *Tityra semifasciata* y *Megarynchus pitangua* mostraron conductas de respuesta como vigilar, acercarse y vocalizar y atacar al estímulo, esto podría indicar que son depredadas por *C. nigrolineata* y *M. semitorquatus*, por lo que deben responder para aumentar su sobrevivencia.

Variables de vegetación y paisaje asociadas a los eventos de conducta

Con respecto a la probabilidad de que una especie presa responda a los estímulos del depredador *C. nigrolineata* y *M. semitorquatus*, está relacionado con la estructura de la vegetación y el paisaje en un 36% y 37%. La vegetación arbórea podría funcionar como un refugio para las presas contra otros depredadores que pueden estar en el exterior, aunque hay depredadores como los halcones del género *Micrastur* que están adaptados para cazar dentro del bosque (Thorstrom 2012). En la vegetación densa, las presas medianas y grandes no podrían moverse rápidamente y en la vegetación secundaria encontrarían poca protección (Lima 1993). Sin embargo, se ha investigado que en territorios con vegetación densa las presas disminuyen en el uso de las señales visuales. Para *Thryophilus rufalbus* y *Trhyophilus pleurostictus*, especies que viven en ambientes boscosos densos, dependen de las señales acústicas más que las señales visuales (Hick et al. 2016).

En este sentido, la adaptación acústica sugiere que las aves utilizan sitios en donde puedan maximizar el rango de difusión de su canto, aunque se descuiden los costos energéticos del canto y el aviso de su presencia a los depredadores (Boncoraglio y Saino 2007). Las vocalizaciones podrían aumentar en ambientes con vegetación densa y en ambientes abiertos puede disminuir, considerando que la especie está expuesta a una depredación intensa, ya que los depredadores usan la audición para localizar a sus presas (Laundré et al. 2001; Boncoraglio y Saino 2007; Laundré et al. 2010).

Las especies de la familia *Trogonidae* (trogones) habitan en bosques secundarios y áreas abiertas con árboles dispersos, posan en el dosel de los árboles, son solitarios, aunque en ocasiones se forman grupos en árboles frutales (alimentación) o durante la temporada de cortejo. Sin embargo, el *Trogon caligatus* que está ampliamente distribuida y tolera cambios ambientales, que el resto de los trogones, responde a la presencia de búhos emitiendo

notas agudas y crujientes y levanta lentamente su cola por encima de la espalda (Johnsgard 2015). El depredador potencial *C. nigrolineata* también está asociado a bosques secundarios (König et al. 1999) y los atributos estructurales de la vegetación como altura del dosel y área basal de árboles que utiliza (Gotmark y Post 1996; Rivera-Rivera 2010) podría explicar el reconocimiento auditivo por parte de las presas. Comprender las conductas anti-depredadoras en aves es importante para entender la forma en que los depredadores influyen en los sistemas ecológicos. Las respuestas conductuales de aves (e.g. inmovilidad, huir, vocalizar, atacar) muestran interacción con la estructura física de su entorno, ya que el tipo de paisaje puede influir en el riesgo relativo de depredación.

Comprender la coevolución de especies que interactúan es uno de los mayores retos en el estudio de sistemas ecológicos. Las interacciones entre las presas y los depredadores, la competencia por los recursos y la dinámica de las poblaciones se deben aplicar en una escala de tiempo ecológica que debe ser comparable a la vida de los organismos (Drossel et al. 2001). La capacidad de las aves para utilizar las señales, son de utilidad para evaluar el riesgo de depredación y da la pauta para entender aspectos su conducta, pero es necesario profundizar en el conocimiento del papel ecológico y evolutivo de la detección de depredadores. Los resultados sugieren que las presas potenciales modifican su conducta, y que dependiendo de la especie, sitio donde se encuentren en ese momento, edad de los individuos, la temporada, el clima, y experiencias previas con depredadores entre otros, realizan alguna conducta que les permite detectar o evadir a un depredador. Una aplicación de nuestro estudio en el campo de la biología de la conservación y etología sería determinar la conectividad en paisajes fragmentados, utilizando como modelo la conducta de las aves presa y sus depredadores.

Agradecimientos

A Carlos Morales y Karla Leal, quienes ayudaron con la logística y permisos. A los pobladores del ejido Emilio Rabasa, por su apoyo en el trabajo de campo. Al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACYT No. 573165/565662) por la beca otorgada al primer autor para realizar estudios de Maestría en El Colegio de la Frontera Sur (ECOSUR), San Cristóbal de Las Casas, Chiapas. Gracias a la Comisión Nacional de Áreas Naturales Protegidas (CONANP; PROCER/RFSIPS/27/2015 y a ECOSUR- SCLC por el apoyo económico, con fondos fiscales, para la realización de esta investigación. Gracias a Jack Eitniear por su ayuda con la revisión en Inglés.

Referencias

- Adobe Systems INC (2011) Adobe Audition Version CS5.5. Adobe Systems Inc. San Jose, CA
- Alcock J (1998) Animal behavior: An evolutionary approach, 6th edn. Sinauer Press, Sunderland
- Altmann SA (1956) Avian mobbing behavior and predator recognition. *Condor* 58:241-253
- Baack JK, Switzer PV (2000) Alarm calls affect foraging behavior in eastern chipmunks (*Tamias striatus*, Rodentia: Sciuridae). *Ethol* 106:1057-1066
- Bascompte J, Jordano P, Olensen JM (2006) Asymmetric coevolutionary networks facilitate biodiversity maintenance. *Science* 312:431-433
- Begon M, Townsend CR, Harper J (2006) Ecology, individuals, populations, and communities, 4th edn. Blackwell Scientific Publications

- Bird DM, Bildstein KL (2007) Raptor research and management techniques. Hancock House Publishers, Surrey, British Columbia
- BirdLife International (2012) *Ciccaba nigrolineata*. The IUCN Red List of Threatened Species 2012: e.T22689133A40398027. <http://www.iucnredlist.org/pdfink.40398027>. Accessed 10 February 2016
- Blumstein DT, Daniel JC, Griffin AS, Evans CS (2000) Insular tammar wallabies (*Macropus eugenii*) respond to visual but not acoustic cues from predators. *Behav Ecol* 11:528–535
- Boncoraglio G, Saino N (2007) Habitat structure and the evolution of bird song: a meta-analysis of the evidence for the acoustic adaptation hypothesis. *Funct Ecol* 21:134-142
- Bradbury JW, Vehrencamp SL (2011) Principles of Animal Communication, 2nd edn. Sinauer Press, Sunderland
- Breed DM, Moore J (2012) Animal behavior. Academic press is an imprint of Elsevier, San Diego, California
- Brown JS, Laundré JW, Gurung M (1999) The ecology of fear: optimal foraging, game theory, and trophic interactions. *J Mammal* 80:385-399
- Brumm H (2013) Animal communication and noise. Springer Science & Business Media, Berlin Heidelberg
- Brumm HM, Naguib M (2009) Environmental acoustic and the evolution of bird song. In: Naguib M, Zuberbühler K, Clayton NS, Janik VM (eds) *Advances in the study of behavior*. Academic Amsterdam, pp 1–33
- Carlson RN (2006) Fisiología de la conducta, 8nd edn. Pearson educación, Madrid
- Chandler CR, Rose RK (1988) Comparative analysis of the effects of visual and auditory stimuli on avian mobbing behavior. *J Field Ornithol* 59:269-277
- Colwell MA, Landrum SL (1993) Nonrandom distribution and fine-scale variation in prey abundance. *Condor* 95:94-103
- Colwell RK (2016) EstimateS: Statistical estimation of species richness and shared species from samples. Version 9. Persistent URL <purl.oclc.org/estimates> Accessed 26 november 2016
- CONANP/SEMARNAT (2001) Programa de manejo de la Reserva de la Biosfera Selva El Ocote. Secretaria de Medio Ambiente y Recursos Naturales, México
- Curio E (1975) The functional organization of antipredator behavior in the Pied Flycatcher: a study of avian visual perception. *Anim Behav* 23:1-115
- Curio E, Ernst U, Vieth W (1978) Cultural transmission of enemy recognition: one function of mobbing. *Science* 202:899-901
- Davies NB, Krebs JR, West SA (2012) An introduction to behavioural ecology, 4th edn. UK: Wiley-Blackwell, Oxford
- Del Hoyo J, Elliott A, Sargatal J (1994) Handbook of the Birds of the World: New World Vultures to Guinea-fowl. Lynx Edicions, Barcelona
- Di Rienzo JA, Casanoves F, Balzarini MG, Gonzalez L, Tablada M, Robledo CW (2007) InfoStat versión 2017. Grupo InfoStat, FCA, Universidad Nacional de Córdoba, Argentina. URL <http://www.infostat.com.ar> Accessed 20 february 2017
- Douglas SB, Mennill DJ (2010) A review of acoustic playback techniques for studying avian vocal duets. *J Field Ornithol* 81:115-129

- Drossel B, Higgs PG, McKane AJ (2001) The influence of predator-prey population dynamics on the long-term evolution of food web structure. *J Theor Biol* 208:91-107
- Duncan CD (1993) *Fonoteca de las Aves de Chiapas*. Pronatura Chiapas, México
- Duncan JR (2013) *The complete book of North American owls*. Thunder bay press, San Diego, California
- Dunn J L, Garret K (1997) *A field guide to warblers of North America*. Houghton Mifflin Company, New York
- Echeverry-Galvis MA, Córdoba-Córdoba S (2008) Una visión general de la reproducción y muda de aves en el Neotrópico. *Ornitol Neotrop* 19: 197–205
- Eilam D, Dayan T, Ben-Eliyahn S, Schulman I, Shefer G, Hendrie CA (1999) Differential behavioural and hormonal responses of voles and spiny mice to owl calls. *Anim Behav* 58: 1085-1093
- Elgar MA (1989) Predator vigilance and group size in mammals and birds: a critical review of the empirical evidence. *Biol Rev* 64:13-33
- Enríquez PL, Rangel-Salazar JL (2007) The intensity of habitat use by an owl assemblage in a Neotropical rain forest. In: Bildstein KL, Barber DR, Zimmerman A (eds) *Neotropical Raptors: Hawk mountain sanctuary*, Orwigsburg, Pennsylvania EUA, pp 88-98
- Enríquez PL, Rangel-Salazar JL, Vázquez-Pérez JR, Partida-Lara R (2014) Áreas prioritarias para la conservación de las águilas Neotropicales y el zopilote rey en la Reserva de la Biosfera Selva El Ocote y su zona de influencia. Programa de Conservación de Especies en Riesgo, Comisión Nacional de Áreas Naturales Protegidas, México
- Forsman JT, Mönkkönen M (2001) Responses by breeding birds to heterospecific song and mobbing call playbacks under varying predation risk. *Anim Behav* 62:1067-1073
- Gaibani G, Csermely D (2007) Behavioral studies. In: Bird MD, Bildstein LK (eds) *Raptor research and management techniques*. Hancock house publishers. Institute for Wildlife Research, National Wildlife Federation, Washington, D.C, pp 117-128
- Gerhardt RP, González NB, Gerhardt DM, Flatten CJ (1994) Breeding biology and home range of two *Ciccaba* owls. *Wilson Bull* 4:629-639
- Gill FB (1995) *Ornithology*, 2nd edn. Freeman, New York
- Gochfeld M (1984) Antipredator behavior: aggressive and distraction displays of shorebirds. In: Burger J, Olla BL (eds) *Behavior of marine animals. Shorebirds: breeding behaviour and populations*. Plenum Press, New York, pp 289-377
- Gómez de Silva H, Pérez-Villafaña M, Santos-Moreno JA (1997) Diet of the spectacled owl (*Pulsatrix perspicillata*) during the rainy season in Northern Oaxaca, México. *J Raptor Res* 31:385-387
- Gotmark F, Post P (1996) Prey selection by Sparrowhawks, *Accipiter nisus*: Relative predation Risk for Breeding Passerine Birds in Relation to their size, ecology and behaviour. *Philos Trans R Soc Lond B Biol Sci* 351: 1559-1577
- Griffin AS, Savani RS, Hausmanis K, Lefebvre L (2005) Mixed-species aggregations in birds: zenaida doves, *Zenaida aurita*, respond to the alarm calls of carib grackles *Quiscalus lugubris*. *Anim Behav* 70:507-515
- Hamilton WJ (1959) Aggressive behavior in migrant pectoral sandpipers. *Condor* 61:161-179
- Harrison ML, Green DJ & P.G. Krannitz. 2009. Conspecifics influence the settlement decisions of male brewer's sparrows at the northern edge of their range. *Condor* 111: 722–729

- Hays RL, Summers C, Seitz W (1981) Estimating wildlife habitat variables. USDI Fish and Wildlife Service, Washington
- Hennessy DF (1986) On the deadly risk of predator harassment. *Ethol* 72: 72-74
- Hick KG, Doucet SM, Mennill DJ (2016) Tropical wrens rely more on acoustic signals than visual signals for inter- and intraspecific discrimination. *Anim Behav* 118:153-163
- Hill D, Fasham M, Tucker G, Shewry M, Shaw P (2005) Handbook of biodiversity methods: Survey, evaluation and monitoring. Cambridge University Press, New York
- Holt DW, Berkley R, Deppe C, Enríquez PL, Olsen PD, Petersen JL, Rangel-Salazar JL, Segars KP Wood KL (1999) Strigidae species accounts. In: del Hoyo J, Elliott A, Sargatal J (eds) Handbook of the birds of the world: Barn owls to hummingbirds. Lynx Editions, Barcelona, pp 152-242
- Howell S, Webb S (1995) A guide to the birds of México and Northern Central America. Oxford, California
- Hurd CR (1996) Interspecific attraction to the mobbing calls of black-capped chickadees (*Parus atricapillus*). *Behav Ecol Sociobiol* 38:287–292
- Ibáñez C, Ramo C, Busto B (1992) Notes on food habits of the black and white owl. *Condor* 94:529-531
- Jaksié FM, Jiménez JE, Castro SA, Feinsinger P (1992) Numerical and functional response of predators to a long-term decline in mammalian prey at a semi-arid Neotropical site. *Oecologia* 89:90-101
- Johnsgard AP (2015) Trogons and Quetzals of the World. Smithsonian Institution Scholarly Press, Washington
- Johnson RR, Brown BT, Height LT, Simpson JM (1981) Playback recording as a special avian censusing technique. *Stud Avian Biol* 6:68–75
- König C, Weick F, Becking JH (1999) Owls: a guide to the owls of the world. Yale University Press, London
- Krause J, Ruxton G (2002) Living in groups. Oxford University Press, Oxford
- Kroodsma DE, Byers BE, Goodale E, Johnson S, Liu WC (2001) Pseudoreplication in playback experiments, revisited a decade later. *Anim Behav* 61:1029-1033
- Laiolo P, Vogueli M, Serrano D, Tella JL (2008) Song diversity predicts the viability of fragmented bird populations. *PLoS One* 3:e1822
- Laundré JW, Hernández L, Altendorf KB (2001) Wolves, elk, and bison: reestablishing the “landscape of fear” in Yellowstone National Park, USA. *Can J Zoo* 79:1401-1409
- Laundré WJ, Hernández L, Ripple WJ (2010) The landscape of fear: Ecological implications of being afraid. *Open Ecol J* 3:1-7
- Lima SL (1993) Ecological and evolutionary perspectives on escape from predatory attack: a survey of North American birds. *Wilson Bull* 105:1-47
- Lima SL, Dill LM (1990) Behavioral decisions made under the risk of predation. *Can J Zoo* 68:619-640
- Longland WS, Price MV (1991) Direct observations of owls and heteromyid rodents, can predation risk explain microhabitat use? *Ecology* 72:2261-2273
- López-Rull I (2014) Métodos de medición de conducta en estudios de fauna silvestre. In: Martínez-Gómez M, Lucio RA, Rodríguez-Antolín J (eds) Biología del Comportamiento: Aportaciones desde la Fisiología. Universidad Autónoma de Tlaxcala, México, pp 47-60
- MacNally RC (2009) Ecological versatility and community ecology. Cambridge University Press, New York

- Martin P, Bateson P (2007) *Measuring Behaviour: An Introductory Guide*, 3rd edn. Cambridge University Press, UK
- Martínez-Morales MA (2009) Ficha técnica de *Micrastur semitorquatus*. In: Escalante-Pliego P (Ed) Fichas sobre las especies de aves incluidas en Proyecto de Norma Oficial Mexicana. Instituto de Biología, UNAM, México
- McGregor PK (2000) Playback experiments: design and analysis. *Acta Ethol* 3:3-8
- McGregor PK, Dabelsteen T (1996) Communication networks. In: Kroodsma DE, Miller EH (eds) *Ecology and Evolution of Acoustic Communication in Birds*. Cornell University Press, New York, pp 409-425
- McGregor PK, Dabelsteen T, Shepherd M, Pedersen SB (1992) The signal value of matched singing in great tits: evidence from interactive playback experiments. *Anim Behav* 43:987-998
- Mech LD, Smith DW, Murphy KM, MacNulty DR (2001) Winter severity and wolf predation on a formerly wolf-free elk herd. *J Wildl Manage* 65: 998-1003
- Mosher JA, Titus K, Fuller M.R (1987) Habitat sampling measurement and evaluation. In: Pendleton, Millsap AB, Cline WK, Bird MD (eds) *Raptor management techniques manual*. National Wildlife Federation. Washington, pp 91-97
- Newton I (1998) *Population limitation in birds*. Academic Press, London
- Ostreiher R (2003) Is mobbing altruistic or selfish behaviour. *Anim Behav* 66:145-149
- Pielou EC (1984) *The interpretation of ecological data*. Wiley, New York
- Powell LA, Frasch LL (2000) Can nest predation and predator type explain variation in dispersal of adult birds during the breeding season? *Behav Ecol* 11:437-443
- Ralph CJ, Geupel RG, Peter P, Martin TE, DeSante DF, Milá B (1996) *Manual de métodos de campo para el monitoreo de aves terrestres*. Gen. Tech. Rep. PSW-GTR-159. Albany
- Randler C (2006) Red squirrels (*Sciurus vulgaris*) respond to alarm calls of Eurasian jays (*Garrulus glandarius*). *Ethol* 112:411-446
- Rappole JH (1995) *The Ecology of migrant birds: a neotropical perspective*. Smithsonian Institution Press, Washington
- Rivera-Rivera E (2010) *Ocupación y abundancia de aves rapaces en la Selva El Ocote, Chiapas, México*. Tesis de Maestría. El Colegio de La Frontera Sur. San Cristóbal de Las Casas, Chiapas, México
- Roberts G (1996) Why individual vigilance decline as group size increases. *Anim Behav* 51:1077-1086
- Rytkönen S, Kuokkanen P, Hukkanen M, Huhtala K (1998) Prey selection by sparrowhawks *Accipiter nisus* and characteristics of vulnerable prey. *Ornis Fenn* 75: 77-87
- Sall J, Lehman A, Creighton L (2007) *JMP Start Statistics*, 4th edn. SAS Institute Inc. Cary, NC
- SEMARNAT (2010) *Norma Oficial Mexicana NOM-059-SEMARNAT-2010, Protección Ambiental-Especies Nativas de México de Flora y Fauna Silvestres-Categorías de Riesgo y Especificaciones para su Inclusión, Exclusión o Cambio-Lista de Especies en Riesgo*. Diario Oficial de la Federación, 2nd edn. Secretaría del Medio Ambiente y Recursos Naturales, México
- Shedd DH (1982) Seasonal variation and function of mobbing and related antipredator behaviors of the American Robin (*Turdus migratorius*). *Auk* 99:342-346
- Shedd DH (1983) Seasonal variation in mobbing intensity in the Black-Capped Chickadee. *Wilson Bull* 95: 343-348

- Short LL, Horne JFM (2002) Family Ramphastidae (Toucans). In: J. del Hoyo., A. Elliott, J. Sargatal (eds) Handbook of the Birds of the World: Jacamars to Woodpeckers. Lynx Editions, Barcelona, pp 220-272
- Slagsvold T, Hušek J, Whittington JD, Wiebe KL (2014) Antipredator behavior: escape flights on a landscape slope. Behav Ecol 25:378–385
- Stegmann UE (2013) Animal communication theory: information and influence. Cambridge University Press, Cambridge
- Stotz DF, Fitzpatrick JW, Parker III TA, Moskovits DK (1996) Neotropical Birds Ecology and Conservation. University of Chicago Press, Chicago
- Sutherland WJ, Newton I, Green RE (2004) Bird ecology and conservation. Oxford University Press, New York
- Thorstrom RK (2012) Collared Forest Falcon. In: Whitacre DF (ed) Neotropical birds of prey: biology and ecology of a forest raptor community. Cornell University Press, Ithaca, pp 250-264
- Tokeshi M (1999) Species coexistence: ecological and evolutionary perspectives. Blackwell Science, Oxford
- Van der Veen IT (1999) Effects of predation risk on diurnal mass dynamics and foraging routines of yellowhammers (*Emberiza citrinella*). Behav Ecol 10: 545–551
- Zuberogoitia I, Campos LF (1998) Censusing owls in large areas: A comparison between methods. Ardeola 45: 47-53

ANEXO 1 Especies de aves que presentaron respuesta ante estímulos (auditivo-visual) de un depredador potencial. La clasificación taxonómica está basada en la lista de American Ornithologist's Union (AOU), 2016

Orden	Familia	Nombre científico	Nombre en español	NOM	<i>Ciccaba nigrolineata</i> (No. de respuestas)	<i>Micrastur semitorquatus</i> (No. de respuestas)
Tinamiformes	Tinamidae	<i>Crypturellus boucardi</i>	Tinamú jamuey	A		1
Galliformes	Cracidae	<i>Ortalis vetula</i>	Chachalaca vetula	SC	3	5
Galliformes	Odontophoridae	<i>Odontophorus guttatus</i>	Codorniz bolonchaco	PR	2	1
Columbiformes	Columbidae	<i>Leptotila verreauxi</i>	Paloma arroyera	SC		3
		<i>Patagioenas flavirostris</i>	Paloma morada	SC	1	1
		<i>Zenaida asiatica</i> ***	Paloma alas blancas	SC		1
Cuculiformes	Cuculidae	<i>Dromococcyx phasianellus</i>	Cuculillo faisán	SC	2	2
Accipitriformes	Accipitridae	<i>Rupornis magnirostris</i>	Aguililla caminera	SC		1
Strigiformes	Strigidae	<i>Ciccaba nigrolineata</i>	Búho barrado albinegro	A	13	
		<i>Ciccaba virgata</i>	Búho café	SC	14	
		<i>Lophostrix cristata</i>	Búho cuernos blancos	A	11	
		<i>Megascops guatemalae</i>	Tecolote sapo	SC	4	
Trogoniformes	Trogonidae	<i>Trogon citreolus</i> **	Coa citrina	SC		1
		<i>Trogon collaris</i>	Coa de collar	PR	2	2
		<i>Trogon massena</i>	Coa cola oscura	A	2	
		<i>Trogon caligatus</i>	Coa violácea norteña	SC	14	16
Coraciiformes	Momotidae	<i>Momotus lessonii</i>	Momoto corona azul	SC	11	8
Piciformes	Ramphastidae	<i>Aulacorhynchus prasinus</i>	Tucancillo verde	PR	1	1
		<i>Pteroglossus torquatus</i>	Tucancillo collarejo	PR		
		<i>Ramphastos sulfuratus</i>	Tucán pico canoa	A	37	42
	Picidae	<i>Campephilus guatemalensis</i>	Carpintero pico plateado	PR	1	1
		<i>Dryocopus lineatus</i>	Carpintero lineado	SC	1	2
Falconiformes	Falconidae	<i>Micrastur ruficollis</i>	Halcón selvático barrado	PR	2	
		<i>Micrastur semitorquatus</i>	Halcón selvático de collar	PR	14	26

Passeriformes	Thamnophilidae	<i>Thamnophilus doliatus</i>	Batará barrado	SC	1
	Furnariidae	<i>Dendrocincla anabatina</i>	Trepatroncos sepia	PR	3
		<i>Dendrocincla homochroa</i>	Trepatroncos canelo	SC	1
		<i>Lepidocolaptes souleyetii</i>	Trepatroncos corona rayada	SC	1
		<i>Sittasomus griseicapillus</i>	Trepatroncos cabeza gris	SC	2
		<i>Xiphorhynchus flavigaster</i>	Trepatroncos bigotudo	SC	2
	Tyrannidae	<i>Attila spadiceus</i>	Mosquero atila	SC	13
		<i>Contopus cooperi</i> ***	Papamoscas boreal	SC	2
		<i>Megarynchus pitangua</i>	Luis pico grueso	SC	3
		<i>Myiarchus tuberculifer</i>	Papamoscas triste	SC	1
		<i>Myiozetetes similis</i>	Luisito común	SC	1
		<i>Oncostoma cinereigulare</i>	Mosquero pico curvo	SC	8
		<i>Onychorhynchus coronatus</i>	Mosquero real	P	3
	Tityridae	<i>Pachyrhamphus major</i>	Cabezón mexicano	SC	1
		<i>Schiffornis veraepacis</i>	Flautín cabezón mesoamericano	SC	1
		<i>Tityra semifasciata</i>	Titira puerquito	SC	3
	Cotingidae	<i>Lipaugus unirufus</i>	Pía guardabosques	SC	2
	Pipridae	<i>Chiroxiphia linearis</i>	Saltarín toledo	PR	6
	Vireonidae	<i>Cyclarhis gujanensis</i>	Vireón cejas canela	SC	1
		<i>Pachyxyhia decurtata</i>	Vireocillo cabeza gris	PR	2
		<i>Vireo flavoviridis</i>	Vireo verdeamarillo	SC	4
		<i>Vireolanius pulchellus</i>	Vireón esmeralda	A	4
	Corvidae	<i>Calocitta formosa</i>	Urraca cara blanca	SC	15
		<i>Cyanocorax yncas</i>	Chara verde	SC	9
		<i>Psilorhinus morio</i>	Chara pea	SC	11
	Troglodytidae	<i>Henicorhina leucosticta</i>	Saltapared pecho blanco	SC	17
		<i>Phegopedius maculipectus</i>	Saltapared moteado	SC	4
		<i>Thryophilus pleurostictus</i>	Saltapared barrado	SC	1
	Turdidae	<i>Catharus ustulatus</i> ***	Zorzal de anteojos	SC	6

	<i>Turdus grayi</i>	Mirlo café	SC	2	
Fringillidae	<i>Euphonia hirundinacea</i>	Eufonia garganta amarilla	SC	1	1
	<i>Basileuterus lachrymosus</i>	Pavito de rocas	SC	1	1
	<i>Setophaga magnolia</i> ***	Chipe de magnolias	SC	1	
Thraupidae	<i>Cyanerpes cyaneus</i>	Mieler patas rojas	SC	8	9
Emberizidae	<i>Aimophila rufescens</i>	Zacatonero canelo	SC		1
	<i>Arremonops rufivirgatus</i> *	Rascador oliváceo	SC	2	4
Cardinalidae	<i>Caryothraustes poliogaster</i>	Picogordo cara negra	SC	1	
	<i>Habia fuscicauda</i>	Piranga hormiguera garganta roja	SC	10	8
	<i>Habia rubica</i>	Piranga hormiguera corona roja	SC	6	5
	<i>Piranga rubra</i> ***	Tángara roja	SC	2	2
Icteridae	<i>Amblycercus holosericeus</i>	Cacique pico claro	SC	1	2
	<i>Dives dives</i>	Tordo cantor	SC		1
	<i>Molothrus aeneus</i>	Tordo ojos rojos	SC		1
	<i>Psarocolius montezuma</i>	Oropéndola de Moctezuma	PR		2
Total de especies				51	55
Total de respuestas				279	295

* Cuasiendémica, ** Endémica, *** Migratoria; SC= Sin categoría, A= Amenazada, Pr= Sujeta a protección especial. NOM-059 (SEMARNAT 2010). Las

celdas vacías indican ausencia de respuesta.

CAPITULO III. CONCLUSIONES GENERALES

Durante el estudio respondieron 51 especies a los estímulos de *Ciccaba nigrolineata* y 55 especies a *Micrastur semitorquatus*. Para *C. nigrolineata* se obtuvieron siete tipos de conductas y en orden de intensidad fueron; inmovilidad, huir, huir-vocalizar, vocalizar, permanecer-vocalizar, acercarse-vocalizar y atacar. En el caso de *M. semitorquatus* las respuestas de las aves a los estímulos fueron nueve y de acuerdo a su intensidad fueron; inmovilidad, vigilancia, huir, huir-vocalizar, vigilancia-vocalizar, vocalizar, permanecer-vocalizar, acercarse-vocalizar y atacar. La conducta de vigilar no se presentó para las presas potenciales del búho. La conducta de vocalizar fue la señal que más utilizaron las aves presa; probablemente para protegerse, huir o beneficiar a otros individuos cuando estaban en grupos o para unirse y atacar al depredador.

Para ambos depredadores (*C. nigrolineata* y *M. semitorquatus*) se observó que el mayor número de presas potenciales y la frecuencia de eventos de conducta fueron similares en marzo y abril, ya que estos meses comprenden parte de la temporada reproductiva. Durante la temporada reproductiva fue donde hubo mayor respuesta en la riqueza de especies y frecuencia de eventos de conducta, en comparación con la temporada no reproductiva. Para *Ciccaba nigrolineata* 28 especies fueron compartidas durante estas temporadas y 24 especies a *Micrastur semitorquatus*.

El número de eventos de conducta de acuerdo al tamaño de las aves (*i.e.*, pequeñas, medianas y grandes), fueron diferentes. Las especies pequeñas fueron las que presentaron mayor frecuencia de eventos, para los estímulos de ambos depredadores.

Las variables de la vegetación como la altura del dosel, el número de árboles vivos o muertos, y variables de paisaje como la presencia o ausencia de un área

abierta, una fuente de agua y de vegetación secundaria, influyeron en la respuesta de las aves a los estímulos de ambos depredadores. Las aves utilizan sitios en donde pueden maximizar el rango de difusión de sus vocalizaciones, aunque esto implique el aviso de su presencia a los depredadores. Por lo tanto, el cambio ambiental provocado por modificaciones en el uso del suelo influye en interacciones como la relación presa-depredador, para el caso de las aves en la Reserva de la Biosfera Selva El Ocote.

Recomendaciones

1.- En este estudio se utilizó la combinación de estímulos auditivos y visuales, con el fin de aumentar la frecuencia de eventos conductuales. Sin embargo, con este diseño de muestreo no se determinó a cuál estímulo respondieron con mayor frecuencia las presas potenciales. Sugerimos aplicar un diseño donde ambos estímulos sean independientes.

2.- El estudio debería realizarse en un ciclo anual o interanual, para determinar otro tipo de interacciones como varían en el tiempo y espacio, y si intervienen más especies y depredadores.

3.- Las aves, tanto las presas como los depredadores, son vulnerables a la disminución de sus tamaños poblacionales, debido a la pérdida y fragmentación del hábitat.

Estudios posteriores que pueden aportar información ecológica y etológica importante serían: determinar sitios de refugio y reproducción de aves presa y depredadores, así como estimar sus áreas de acción, para integrar las interacciones con otras especies.

4.- Estudios que combinen el campo de la biología de la conservación y la etología son necesarios, por ejemplo, para determinar conectividad entre paisajes fragmentados, y con ello realizar evaluaciones de la calidad del hábitat y el uso que le den las aves.

IV. LITERATURA CITADA

- Alcock, J. 1998. Animal behavior: An evolutionary approach. Sixth edition. Sinauer associates, Inc. Publishers. Sunderland, Massachusetts. pp. 214-332.
- Altmann, S.A. 1956. Avian mobbing behavior and predator recognition. *Condor* 58: 241-253.
- Anthony, L.L., & D.T. Blumstein. 2000. Integrating behaviour into wildlife conservation: the multiple ways that behaviour can reduce N_e . *Biological Conservation* 95: 303-315.
- Beauchamp, G. 2003. Group-size effects on vigilance: a search for mechanisms. *Behavioral Processes* 63: 111–121.
- Blumstein, D.T, J.C. Daniel, A.S Griffin & C.S. Evans. 2000. Insular tammar wallabies (*Macropus eugenii*) respond to visual but not acoustic cues from predators. *Behavioral Ecology* 11: 528–535.
- Breed, D.M., & J. Moore. 2012. Animal behavior. Academic press. San Diego, California, USA. 496 p.
- Brooker, W., R.M. Callaway, L.A. Cavieres, Z. Kikvidze, C.J. Lortie, R. Michalet, F.I. Pugnaire, A. Valiente-Banuet & T.G. Whitham. 2009. Don't diss integration: A comment on Ricklefs's disintegrating communities. *American Naturalist* 174: 919-927.
- Brown, J.S., J.W. Laundré & M. Gurung. 1999. The ecology of fear: optimal foraging, game theory, and trophic interactions. *Journal of Mammalogy* 80: 385-399.
- Carlson, R.N. 2006. Fisiología de la conducta. Octava edición. Pearson educación. Madrid, España. pp. 377-412.

- Chandler, R.C., & R.K. Rose. 1988. Comparative analysis of the effects of visual and auditory stimuli on avian mobbing behavior. *Journal Field Ornithology* 59: 269-277.
- Colwell, M.A., & S.L. Landrum. 1993. Nonrandom distribution and fine-scale variation in prey abundance. *Condor* 95: 94-103.
- CONANP/SEMARNAT. 2001. Programa de manejo de la Reserva de la Biosfera Selva El Ocote. Secretaria de Medio Ambiente y Recursos Naturales. México. 144 p.
- Curio, E. 1975. The functional organization of antipredator behavior in the Pied Flycatcher: a study of avian visual perception. *Animal Behaviour* 23: 1-115.
- Curio, E., U. Ernst & W. Vieth. 1978. Cultural transmission of enemy recognition: one function of mobbing. *Science* 202: 899-901.
- Davies, N.B., J.R. Krebs & S.A West. 2012. *An Introduction to Behavioural Ecology*. Wiley and Sons. United States of America. 506 p.
- Del Hoyo, J., A. Elliott & J. Sargatal. 1994. *Handbook of the Birds of the World*. Vol. 2 New World Vultures to Guinea-fowl. Lynx Edicions. Barcelona. 638 p.
- Deppe, C., D. Holt, J. Tewksbury, L. Broberg, J. Petersen & K. Wood. 2003. Effect of Northern Pygmy-owl (*Glaucidium gnoma*) eyespots on avian mobbing. *The Auk* 120: 765-771.
- Douglas, S.B, & D.J. Mennill. 2010. A review of acoustic playback techniques for studying avian vocal duets. *Journal Field Ornithology* 81: 115-129.
- Eilam, D., T. Dayan, S. Ben-Eliyahn, I. Schulman, G. Shefer & C.A. Hendrie. 1999: Differential behavioural and hormonal responses of voles and spiny mice to owl calls. *Animal Behaviour* 58: 1085-1093.

- Elgar, M.A. 1989. Predator vigilance and group size in mammals and birds: a critical review of the empirical evidence. *Biological Reviews* 64: 13-33.
- Enríquez, P. L., D.H. Johnson & J.L. Rangel-Salazar. 2006. Taxonomy, distribution and conservation of owls in the neotropics: a review. *En: Rodríguez-Estrella, R. (Ed.). Current raptor studies in México. Centro de Investigaciones Biológicas del Noroeste, S. C. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad. México. pp. 254-307.*
- Enríquez, P.L., J.L. Rangel-Salazar, J.R. Vázquez-Pérez & R. Partida-Lara. 2014. Áreas prioritarias para la conservación de las águilas Neotropicales y el zopilote rey en la Reserva de la Biosfera Selva El Ocote y su zona de influencia. Informe final. ECOSUR, Tierra Verde Naturaleza y Cultura A. C., Programa de Conservación de Especies en Riesgo (PROCER-2013). Comisión Nacional de Áreas Naturales Protegidas. 54 p.
- Enríquez, P.L., K. Eisermann & H. Mikkola. 2012. Los búhos de México y Centroamérica: Necesidades en investigación y conservación. *Ornitología Neotropical* 23: 247-260.
- Ferguson-Lees, J., & D.A. Christie. 2001. *Raptors of the world*. Houghton Mifflin, Boston, MA. E.U.A. 992 p.
- Forsman, J.T., & M. Mönkkönen. 2001. Responses by breeding birds to heterospecific song and mobbing call playbacks under varying predation risk. *Animal Behaviour* 62: 1067-1073.
- Glass, G.E., R.D Holt & N.A. Slade. 1985. Infanticide as an evolutionarily stable strategy. *Animal Behaviour* 33: 384-391.

- Gochfeld, M. 1984. Antipredator behavior: aggressive and distraction displays of shorebirds. *En: Burger, J. & B.L. Olla (Eds.). Behavior of marine animals. Shorebirds: breeding behaviour and populations. Vol 5. Plenum Press, New York. pp. 289-377.*
- Gómez de Silva, H., M. Pérez-Villafaña & J.A. Santos-Moreno. 1997. Diet of the spectacled owl (*Pulsatrix perspicillata*) during the rainy season in Northern Oaxaca, México. *Journal of Raptor Research* 31: 385-387.
- Hall, L.S., P.R. Krausman & M.L. Morrison. 1997. The habitat concept and a plea for standard terminology. *Wildlife Society Bulletin* 25: 173–182.
- Hamilton, W.J. 1959. Aggressive behavior in migrant pectoral sandpipers. *Condor* 61: 161-179.
- Harrison, M.L., D.J. Green & P.G. Krannitz. 2009. Conspecifics influence the settlement decisions of male brewer's sparrows at the northern edge of their range. *Condor* 111: 722–729.
- Harrison, S., & H. Cornell. 2008. Toward a better understanding of the regional causes of local community richness. *Ecology Letters* 11: 969-979.
- Hennessy, D.F. 1986. On the deadly risk of predator harassment. *Ethology* 72:72-74.
- Hoeschele, M., L.M. Guillette & C.B. Sturdy. 2012. Biological relevance of acoustic signal affects discrimination performance in a songbird. *Animal Cognition* 15: 677–688.
- Holt, D.W., R. Berkley, C. Deppe, P.L. Enríquez, P.D. Olsen, J.L. Petersen, J.L. Rangel-Salazar, K.P. Segars & K.L Wood. 1999. Strigidae species accounts. *In: del Hoyo, J., A. Elliott & J. Sargatal (Eds.). Handbook of the birds of the world. Vol. 5. Barn owls to hummingbirds. Lynx Editions. Barcelona, España. pp. 152-242.*

- Howell, S., & S. Webb. 1995. A guide to the birds of México and Northern Central America. Oxford. California, USA. 851 p.
- Hurd, C.R. 1996. Interspecific attraction to the mobbing calls of black-capped chickadees (*Parus atricapillus*). Behavioral Ecology and Sociobiology 38: 287–292.
- Ibáñez, C., C. Ramo & B. Busto. 1992. Notes on food habits of the black and white owl. Condor 94: 529-531.
- Iñesta, E.R. 2011. ¿Por qué es necesario estudiar el comportamiento animal? Suma psicológica 18: 9-15.
- Ives, A.R. & S.R. Carpenter. 2007. Stability and diversity of ecosystems. Science 317: 58-62.
- Jaksié, F.M., J.E. Jiménez, S.A. Castro & P. Feinsinger. 1992. Numerical and functional response of predators to a long-term decline in mammalian prey at a semi-arid Neotropical site. Oecologia 89: 90-101.
- König, C., F. Weick & J.H. Becking. 1999. Owls: a guide to the owls of the world. Yale University Press, New Haven and London, Reino Unido. 464 p.
- Krebs, J.R., & N.B. Davies. 1993. An Introduction to Behavioural Ecology. Third edition. Oxford: Blackwell Scientific. 420 p.
- Lang, J.M., & M.E. Benbow. 2013. Species Interactions and Competition. Nature Education Knowledge 4: 8.
- Laundré, J.W., L. Hernández & K.B. Altendorf. 2001. Wolves, elk, and bison: reestablishing the “landscape of fear” in Yellowstone National Park, USA. Canadian Journal of Zoology 79: 1401-1409.

- Laundré, W.J., L. Hernández & J.W. Ripple. 2010. The landscape of fear: Ecological implications of being afraid. *The Open Ecology Journal* 3: 1-7.
- Lima, S. 1993. Ecological and evolutionary perspectives on escape from predatory attack: a survey of North American birds. *The Wilson Bulletin* 105:1-47.
- Longland, W.S., & M.V. Price. 1991. Direct observations of owls and heteromyid rodents, can predation risk explain microhabitat use? *Ecology* 72: 2261-2273.
- López-Rull, I. 2014. Métodos de medición de conducta en estudios de fauna silvestre. *En: Martínez-Gómez M., R. A. Lucio & J. Rodríguez-Antolín (Eds.). Biología del Comportamiento. Aportaciones desde la Fisiología. Universidad Autónoma de Tlaxcala, México. pp. 4:47-60.*
- MacNally, R.C. 2009. Ecological versatility and community ecology. *Cambridge studies in ecology. New York, United States of America. pp. 109-121.*
- Márquez, C., M. Bechard, F. Gast & V.H. Vanegas. 2005. Aves rapaces diurnas de Colombia. Instituto de Investigaciones de Recursos Bióticos "Alexander von Humboldt". Bogotá, DC, Colombia. 394 p.
- McGregor, P.K., & T. Dabelsteen. 1996. Communication networks. *In: Kroodsma, D.E. & E.H. Miller (Eds.). Ecology and Evolution of Acoustic Communication in Birds, New York: Cornell University Press. pp. 409-425.*
- McGregor, P.K., T. Dabelsteen, M. Shepherd & S.B. Pedersen. 1992. The signal value of matched singing in great tits: evidence from interactive playback experiments. *Animal Behaviour* 43: 987–998.
- Mech, L.D., D.W. Smith, K.M. Murphy & D.R. MacNulty. 2001. Winter severity and wolf predation on a formerly wolf-free elk herd. *Journal of Wildlife Management* 65: 998-1003.

- Møller, A.P. 1992. Interspecific response to playback of bird song. *Ethology* 90: 315–320.
- Motta-Junior, J.C. 2007. Ferruginous Pygmy-owl (*Glaucidium brasilianum*) predation on a mobbing Fork-tailed Flycatcher (*Tyrannus savana*) in southeast Brazil. *Biota Neotropica* 7: 321-324.
- Muller, K.L., J.A. Stamps, V.V. Krishnan & N.H. Willits. 1997. The effects of conspecific attraction and habitat quality on habitat selection in territorial birds (*Troglodytes aedon*). *The American Naturalist* 150: 650-661.
- Newton, I. 1979. *Population Ecology of Raptors*. T & A.D. Poyser, Ltd. Soho Square, London, United Kingdom. pp. 263-277.
- Newton, I. 1998. *Population limitation in birds*. Academic Press, London. p. 579.
- Newton, I., & Olsen, P. 1993. *Aves de Presa*. Encuentro Ediciones. Reino Unido. 240 p.
- Ostreiher, R. 2003. Is mobbing altruistic or selfish behaviour. *Animal Behaviour* 66: 145-149.
- Palmer, R. S. 1988. *Handbook of North American birds*. Vol. 4. diurnal raptors (Part I). Yale University Press, New Haven, Connecticut. 433 p.
- Pavey, C.R., & A.K. Smyth. 1998. Effects of avian mobbing on roost use and diet of powerful owls *Ninox strenua*. *Animal Behaviour* 55: 313–318.
- Ricklefs, R.E. 2008. Disintegration of the Ecological Community. *American Naturalist* 172: 741-750.
- Rytkönen, S., P. Kuokkanen, M. Hukkanen & K. Huhtala. 1998. Prey selection by sparrowhawks *Accipiter nisus* and characteristics of vulnerable prey. *Ornis Fennica* 75: 77–87.

- SEMARNAT. 2010. Norma Oficial Mexicana NOM-059-SEMARNAT-2010, Protección Ambiental-Especies Nativas de México de Flora y Fauna Silvestres-Categorías de Riesgo y Especificaciones para su Inclusión, Exclusión o Cambio-Lista de Especies en Riesgo. Diario Oficial de la Federación. Segunda sección. Secretaría del Medio Ambiente y Recursos Naturales. México. 78 p.
- Sergio, F., T. Caro, D. Brown, B. Clucas, J. Hunter, J. Ketchum, K. McHugh & F. Hiraldo. 2008. Top predators as conservation tools: ecological rationale, assumptions, and efficacy. *Annual Review of Ecology Evolution and Systematics* 39: 1-19.
- Shedd, D.H. 1982. Seasonal variation and function of mobbing and related antipredator behaviors of the American Robin (*Turdus migratorius*). *Auk* 99: 342-346.
- Shedd, D.H. 1983. Seasonal variation in mobbing intensity in the Black-Capped Chickadee. *Wilson Bull* 95: 343-348.
- Slater, P.J.B., & T.R. Halliday. 1994. *Behaviour and evolution*. First edition. Cambridge University Press. pp. 266-302.
- Stegmann, U.E. 2013. *Animal communication theory: information and influence*. Cambridge, UK: Cambridge University Press. 472 p.
- Storch, I. 2003. Linking a multiscale habitat concept to species conservation. *In*: Bissonette, J.A. & I. Storch (Eds.). *Landscape ecology and resource management: linking theory with practice*. Island Press, Washington, D.C. pp. 303-320.
- Stotz, D.F., J.W. Fitzpatrick, T.A. Parker III & D.K. Moskovits. 1996. *Neotropical Birds Ecology and Conservation*. University of Chicago Press EUA. 478 p.

- Takats, D.L., C.M. Francis, G.L. Holroyd, J.R. Duncan, K.M. Mazur, R.J. Cannings, W. Harris & D. Holt. 2001. Guidelines for nocturnal owl monitoring in North America. Beaverhill Bird Observatory and Bird Studies Canada, Edmonton, Alberta. 32 p.
- Thiollay, J.M. 2006. The decline of raptors in West Africa: long-term assessment and the role of protected areas. *Ibis* 148: 240–254.
- Thorstrom, R.K. 2012. Collared Forest Falcon. *In*: D.F. Whitacre (Ed.). Neotropical birds of prey: biology and ecology of a forest raptor community. Cornell University Press, Ithaca, NY. pp. 250-264.
- Urbina, T.F. 1996. Aves rapaces de México. Centro de investigaciones biológicas UAEM. Cuernavaca, Morelos, México. 136 p.
- Verdolin, J.L. 2006. Meta-analysis of foraging and predation risk trade-offs in terrestrial systems. *Behavioral Ecology Sociobiology* 60: 457-46

Bird behavior in the prey-predator interaction at Selva El Ocote, Chiapas, México¹

¹Manuscrito enviado a la revista Acta ethologica

Normas editoriales

http://www.springer.com/life+sciences/behavioural/journal/10211?detailsPage=pltcj_1060306

acta ethologica

Bird behavior in the prey-predator interaction at Selva El Ocote, Chiapas, México --Manuscript Draft--

Manuscript Number:		
Full Title:	Bird behavior in the prey-predator interaction at Selva El Ocote, Chiapas, México	
Article Type:	Original Article	
Keywords:	Signs; Ciccaba nigrolineata; Micrastur semitorquatus; Stimuli; Mobbing; Environmental variables	
Corresponding Author:	Paula L. Enríquez, PhD El Colegio de La Frontera Sur San Cristóbal de Las Casas, Chiapas MEXICO	
Corresponding Author Secondary Information:		
Corresponding Author's Institution:	El Colegio de La Frontera Sur	
Corresponding Author's Secondary Institution:		
First Author:	Pedro Ramírez-Santos, MC	
First Author Secondary Information:		
Order of Authors:	Pedro Ramírez-Santos, MC Paula L. Enríquez, PhD José Raúl Vázquez-Pérez José Luis Rangel-Salazar	
Order of Authors Secondary Information:		
Funding Information:	Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (573165/565662)	MSc Pedro Ramírez-Santos
	Comisión Nacional de Areas Naturales Protegidas (PROCER/RFSIPS/27/2015)	Not applicable
	El Colegio de la Frontera Sur	Not applicable
Abstract:	<p>Birds emit alarm calls, considered as honest signals because they communicate the presence of a predator or potential threat. In this study we evaluated behavioral events of birds responding to auditory and visual stimuli of a nocturnal predator (black-and-white owl <i>Ciccaba nigrolineata</i>) and diurnal (collared forest-falcon <i>Micrastur semitorquatus</i>). We analyzed variations in behavioral events monthly, seasonal (reproductive and non-breeding) and by bird size; as well as its relation with the vegetation structure and landscape. This study was during breeding (March-May) and non-breeding season (February, June and July) 2016 in La Selva El Ocote Biosphere Reserve. We used four transects with different vegetation type and land use. With the black-and-white owl's stimuli the vocal behavior was the most frequent, April and March showed more behavior events, and also the breeding season; the small species responded the most to the stimuli ($\chi^2_{2,12}=8.29$, $p=0.008$). For the collared forest-falcon's stimuli the main behavioral event of the birds was to vocalize, April had more behavioral events, also the breeding season, and the small bird species ($\chi^2_{2,12}=6.91$, $p<0.015$). Two vegetation and two landscape variables were associated in 36% of probability for the prey to respond to black-and-white owl auditory stimuli, and three variables of vegetation and one of the landscape in 37% for the collared forest-falcon's stimuli. Potential prey modifies their behavior that allows them to detect, evade, or confront a predator.</p>	

Bird behavior in the prey-predator interaction at Selva El Ocote, Chiapas, México

Pedro Ramírez-Santos¹, Paula L. Enríquez¹, José Raúl Vázquez-Pérez¹ and José Luis Rangel-Salazar¹

¹Departamento de Conservación de la Biodiversidad, El Colegio de la Frontera Sur, P.O. Box 63, 29290, San Cristóbal de Las Casas, Chiapas, México.

Corresponding author: Paula L. Enríquez

E-mail: penrique@ecosur.mx

Tel: +52 967 674 9000 ext. 1314

Abstract Birds emit alarm calls, considered as honest signals because they communicate the presence of a predator or potential threat. In this study we evaluated behavioral events of birds responding to auditory and visual stimuli of a nocturnal predator (black-and-white owl *Ciccaba nigrolineata*) and diurnal (collared forest-falcon *Micrastur semitorquatus*). We analyzed variations in behavioral events monthly, seasonal (reproductive and non-breeding) and by bird size; as well as its relation with the vegetation structure and landscape. This study was during breeding (March-May) and non-breeding season (February, June and July) 2016 in La Selva El Ocote Biosphere Reserve. We used four transects with different vegetation type and land use. With the black-and-white owl's stimuli the vocal behavior was the most frequent, April and March showed more behavior events, and also the breeding season; the small species responded the most to the stimuli ($\chi^2_{2,12}=8.29, p=0.008$). For the collared forest-falcon's stimuli the main behavioral event of the birds was to vocalize, April had more behavioral events, also the breeding season, and the small bird species ($\chi^2_{2,12}=6.91, p<0.015$). Two vegetation and two landscape variables were associated in 36% of probability for the prey to respond to black-and-white owl auditory stimuli, and three variables of vegetation and one of the landscape in 37% for the collared forest-falcon's stimuli. Potential prey modifies their behavior that allows them to detect, evade, or confront a predator.

Keywords Signs, *Ciccaba nigrolineata*, *Micrastur semitorquatus*, Stimuli, Mobbing, Environmental variables

Introduction

Ecological interactions are the basic components that structure and stabilize the biological diversity of ecosystems and are important for communication among individuals (Alcock 1998; Bascompte et al. 2006). Communication involves the transmission of information (signals) from one individual to another (Breed and Moore 2012). Signals are the exchange of information between a sender which provokes the response of a receiver. They may be conspecific or hetero-specific (McGregor et al. 1992; Breed and Moore 2012; Stegmann 2013). There are three types of signals between individuals (visual, auditory, and olfactory). In the case of prey-predator interaction, visual recognition of a predator relies on previous experience; while auditory recognition involves learning to detect the presence of predators (Blumstein et al. 2000; Stegmann 2013).

Birds make alarm calls, which are considered to be honest signals (i.e. it implies a benefit to the sender and/or receiver). These signals are used to alert the presence of a potential predator or threat (Griffin et al. 2005; Randler 2006; Breed and Moore 2012). Predators limit the abundance of their prey populations (Newton 1998; MacNally 2009). However, prey availability may be a factor regulating the abundance of predators (Jaksíé et al. 1992).

Mobbing (i.e. aggregations or harassment; Altmann 1956; Chandler and Rose 1988) is considered a behavior in birds to deal with predators. This behavior is carried out by bird species at a risk of predation or other potential threat that is identified visually or audibly (Hurd 1996; Forsman and Mönkkönen 2001). The behavior of mobbing is considered an anti-predator adaptation for survival and reproduction (Curio et al. 1978; Ostreiher 2003). In some bird species, the intensity of mobbing behavior varies temporarily. For example, the behavior of the European pied flycatcher (*Ficedula hypoleuca*), American robin (*Turdus migratorius*) and the house finch (*Haemorhous mexicanus*), is more intense during the breeding season, because they defend their territory and share parental care (Curio 1975; Shedd 1982; Shedd 1983; Chandler and Rose 1988). Also, the costs and benefits of being a participant in mobbing vary according to the size of the bird doing the mobbing. Small species can be united to avoid being attacked, since they are often more easily depredated (Rytönen et al. 1998; Forsman and Mönkkönen 2001), on the contrary the birds of greater size are more difficult to be depredated (Lima 1993; Forsman and Mönkkönen 2001).

Response behaviors (e.g. attacking, fleeing, vocalizing) of prey are influenced by environmental factors and previous experience of the organism (Carlson 2006). Most species exhibit aggressive-defensive behaviors such as threatening gestures, body postures (different body position, of head or wings), and attacks; or may show submission behaviors such as escaping or standing still (Carlson 2006). One way to evaluate the different response behaviors of birds is through the playing of pre-recorded vocalizations and providing visual stimuli of their potential predators (Douglas and Mennill 2010). The use of auditory and visual stimuli of the predators allows for evaluating the response behavior of the potential prey (Chandler and Rose 1988; Douglas and Mennill 2010).

Prey responds to the risk of depredation by altering their behavior (changes in vigilance or in the search for food) or by avoiding high-risk areas (Laundré et al. 2010). Prey can escape approximately 80% of the time from attempts to be caught by predators (Longland and Price 1991). Therefore, they have the ability to learn and thereby respond to different levels of risk and fear of predation (Brown et al. 1999; Laundré et al. 2010). According to ecology of fear theory, the prey will avoid areas of predator abundance to reduce the probability of being depredated or they use suitable sites to rapidly escape (Laundré et al. 2001). It is important to study the prey-predator relationships in order to completely understand the interactions. The objectives of this study were to analyze the bird behaviors that respond to auditory and visual stimuli of a nocturnal raptor black-and-white owl and a diurnal collared forest-falcon, as well as evaluate the behavior of birds in six months, seasons, bird sizes and their relation to the structure of the vegetation and landscape in La Selva El Ocote Biosphere Reserve, Chiapas, Mexico.

Materials and methods

Study area

The study was carried out in La Selva El Ocote Biosphere Reserve (REBISO), located in the northwestern portion of the Chiapas state (16° 45' 42'' and 17° 09' 00'' North; 93° 54' 19'' and 93° 21' 20'' West; Fig. 1). The reserve has an extension of 101,288 ha, with altitudes from 200 to 1,450 masl (CONANP/SEMARNAT 2001). Emilio Rabasa Ejido is located in the buffer zone and is characterized by subperennifolia forest landscape, secondary vegetation and varying land uses such as pasture, agricultural crops, and human settlements (CONANP/SEMARNAT 2001). The sampling points established covered different types of vegetation and land use.

Predatory species used as a model

Nine nocturnal species of raptors have been recorded in La Selva El Ocote Biosphere Reserve (Enríquez et al. 2014), three of them (black-and-white owl, ferruginous pygmy owl; *Glaucidium brasilianum*, and spectacled owl; *Pulsatrix perspicillata*), have been reported to include birds in their diet (Ibáñez et al. 1992; Gómez de Silva et al. 1997; Holt et al. 1999). Twenty-five diurnal raptors have been recorded (Enríquez et al. 2014), of which collared forest-falcon and barred forest-falcon (*M. ruficollis*) feed mainly on birds (del Hoyo et al. 1994; Thorstrom 2012). Predators used as a model in this study were selected based on dietary habits (mainly birds) and their hunting behavior in the interior of the forest (Thorstrom 2012). We selected the black -and-white and the collared forest-falcon due to their best meeting this criterion.

Description of the Predators

Black-and-white owl: It is a medium-sized owl (39 cm). It has a wide distribution in the Neotropical region with apparently stable populations (BirdLife International 2012). However, their populations may be locally declining, because their habitat has been transformed or fragmented. This species feeds on small birds such as thrushes (*Turdus sp.*), burnished-buff tanager (*Tangara cayana*), blue-gray tanager (*Thraupis episcopus*), and the silver-beaked tanager (*Ramphocelus carbo*) (Ibáñez et al. 1992). This nocturnal raptor shows medium sensitivity to human disturbances (Gerhardt et al. 1994; Stotz et al. 1996).

Collared forest-falcon: It is a rain forest hawk of medium size (55 cm). It feeds on birds and small mammals (Thorstrom 2012). Species of birds reported as their prey include the crested guan (*Penelope purpurascens*), great curassow (*Crax rubra*), plain chachalaca (*Ortalis vetula*), spotted wood quail (*Odontophorus guttatus*), keel-billed toucan (*Ramphastus sulfuratus*), golden-fronted woodpecker (*Melanerpes aurifrons*), and brown jay (*Cyanocorax morio*) (Thorstrom 2012). This diurnal raptor shows medium sensitivity to human disturbances (Stotz et al. 1996).

Field Methods

In previous surveys during February and August of 2015, the *ad libitum* recording method was performed. It consisted of opportunistic observations of behavioral events, without time restriction and observations (bird species) on a continuous basis (Martín and Bateson 2007; López-Rull 2014). With this method, behavioral events were recorded (short -duration behavior patterns that can be expressed as frequencies; Martín and Bateson 2007) of some birds during the emission of auditory stimuli of black- and-white owl and collared forest-falcon calls. From these observations and with literature (Hamilton 1959; Lima 1993; Colwell and Landrum 1993), we obtained an ethnogram on the description species behavior (Martín and Bateson 2007; Table 1). With this ethnogram the birds' behavior was classified into nine categories. This was used as a basis for determining the behavior during the samplings. Low intensity mobbing were considered when the behavior of one or more individuals / species, mostly due to an auditory response (except for some records where the birds were observing and / or vocalizing, but remained in the place). On the other hand, high-intensity mobbing were considered from two or more individuals / species and when the recording involved visual, auditory and search, approach and attack behaviors.

Sampling Design

An independent paired experimental design was used to measure the responses before and after applying a single treatment (auditory and visual stimulus), using the organism as its own control. The study was of transversal type in which we compared the behavior of different individuals in a determined period of time (Martín and Bateson 2007; López-Rull 2014). In order to register the behavior of the birds to the two predators' stimuli, we established four transects (Sutherland et al. 2004). Three transects were of 4 km and one of 3.2 km. Sampling points were established on each route, each 400 m apart ($n=38$).

To determine temporal variations (monthly and breeding and non-breeding season) of the response of potential prey, the sampling period comprised six months. In this study March, April and May were considered as reproductive season and June, July and February as non-reproductive.

According to bird species that responded to the stimuli of both predators, we considered three categories for bird size: small from 10 to 17 cm, medium from 18 to 21 cm and large from 22 to 55 cm (Howell and Webb 1995; Dunn and Garret 1997; König et al. 1999). The latitudinal migratory bird species also were included in the analyses because they are part of the Neotropical community. In addition, they are exposed to predators that take advantage of the depletion of these birds (Gill 1995).

In order to characterize the 38 sampling points, vegetation and landscape variables were measured and then related to behavioral events (Hays et al. 1981; Mosher et al. 1987). The variables of vegetation measured were: a) number logs, b) number of live trees, c) percentage of canopy cover, d) height of vegetation strata (undergrowth, medium, canopy), and, e) disturbance level of vegetation (scale 0=absent, 1=low, 2=median, 3=high). The landscape variables measured were: a) distance to roads, b) distance to dwellings, c) presence-absence of water sources, d) presence-absence of open areas (agricultural area, coffee plantation, pastures), e) land topography (top, valley, slope) and f) slope in degrees (Enríquez and Rangel-Salazar 2007).

Sampling

All records of behaviors were realized using focal sampling (i.e. observations of an individual or a group during a determined time). The observations consisted of 9 min at point of sampling. This sampling type allows registering several categories of behavior (Martín and Bateson 2007; Davies et al. 2012). In addition, the discrete registration method was used with one-zero sampling variant (behavioral samples recorded periodically), recording whether or not the birds performed certain behaviors at the time of sampling (Davies et al. 2012; López-Rull 2014).

Sampling was done in the morning (05:00 a 09:00 h) and evening hours (15:30 a 19:30 h). In each sampling session totaled 9 min, started the first 3 min in silent to record any bird species, 3 min was emitted vocalization of a predator, and the last 3 min in silent to record any response (Johnson et al. 1981). Behavioral events of the birds were recorded during the playing of the auditory stimulus and during the last three minutes. The loudspeaker (Radio Shack Power Horn model) used was carried by a secondary observer, who directed this towards the four cardinal points. In each point we used visual stimuli (Chandler and Rose 1988; Douglas and Mennill 2010); which were a plastic owl, morphologically similar to a black-and-white owl and two color photographs of the actual size of collared forest-falcon sticking it to have double view. The plastic owl and printed image were placed at each sampling point at a height of 6 m above the ground supported by two tubes with extension.

Pre-recorded vocalizations of black-and-white owl (four sampling points) were played during the first 2 h of morning (05:00 a 07:00) sampling, and at a random point a different vocalization (spectacled owl) was played this was done to avoid the habituation of the species to the auditory stimulus (Randler 2006). After two hours of sampling the vocalization of the collared forest-falcon was started; in one point was issued randomly the vocalization of its conspecific the barred forest-falcon. The evening sampling began with collared forest-falcon vocalization (first two hours), finishing with the black-and-white owl vocalization.

Vocalizations used as stimulus were from Fonoteca de las Aves de Chiapas (Duncan 1993) and xeno-canto (<http://www.xeno-canto.org/>). We did cuts of common vocalizations from black-and-white owl, spectacled owl, collared and barred forest-falcons of three different individuals with ADOBE AUDITION CS5.5.® (Adobe Systems Inc 2011) to avoid pseudo-repetitions (McGregor 2000; Kroodsmas et al. 2001). In each sampling point we recorded the songs or calls of bird species that answered to the stimulus. Recordings were made with a SONY recorder model PCM-M10 with a SONY microphone model ECM-MS907, to identify and check some bird songs. In addition, a CANON camera model SX530 HS was used to photograph and record the birds' behavior during or after the stimuli.

Statistical Analysis

Mixed Generalized Linear Models (GLMMs) were used to analyze the frequencies variation of the behavior events, breeding and non-breeding season and bird sizes. Behavioral types, months, seasons and bird sizes were considered as fixed effects and as random effects transects and seasons were considered. For the analysis of similarity between months and breeding and non-breeding season, we used the Bray-Curtis index, where 1 means 100% similar and 0 that there is no similarity (Pielou 1984). EstimatesS version 9 was used and InfoStat/E version 2007 program, with link to the program R 3.3.2 (Di Rienzo et al. 2007; Colwell 2016).

To determine the relationship between vegetation structural variables and landscape variables that may influence in response behaviors of potential prey, we used the binary logistic regression model. In this analysis the response behaviors were the binary dependent variable (i.e. performed vs did not perform any behavior) and vegetation and landscape variables were considered independent variables. The variables selection was through a combined method of elimination backwards and forward selection, to obtain the model with the best fit. We used the coefficient of determination (r^2), to explain the responses of the species in certain sites. The results of the likelihood ratio test were used to explain the weight of each of the variables in the model. This analysis was performed with the JMP-SAS 7.0 program (Sall et al. 2007). All statistical analyzes were considered significant with a value of $p \leq 0.05$.

Results

Species that responded to stimuli

A total of 596 auditory stimuli of black-and-white owl and 512 of collared forest-falcon were performed in a total of 528.4 km. We recorded 68 bird species of 12 orders and 28 families with a total of $n=574$ response behaviors (Annex 1). Families with the highest number of responses were Ramphastidae $n=81$ (14%), Corvidae $n=74$ (13%) and Tyrannidae $n=55$ (9.5%). Other families were Tinamidae, Accipitridae and Thamnophilidae, but only one species response was obtained per family. Thirty-eight species (56%) responded for both predators, but at different frequencies. For example, the long-tailed manakin (*Chiroxiphia linearis*) responded six times to black-and-white owl whereas for collared forest-falcon it responded 18 times; the white-breasted wood wren (*Henicorhina leucosticta*) responded 17 times to black-and-white owl and seven to calls of the collared forest-falcon. For yellow-throated euphonia (*Euphonia hirundinacea*), the fan-tailed warbler (*Basileuterus lachrymosus*), the red-billed pigeon (*Patagioenas flavirostris*) and the pale-billed woodpecker (*Campephilus guatemalensis*), a single response was obtained for both predators (Annex 1).

For black-and-white owl stimuli, 51 bird species belonging to 10 orders and 25 families responded. Four of these species were migratory olive-sided flycatcher (*Contopus cooperi*), swainson's thrush (*Catharus ustulatus*), magnolia warbler (*Setophaga magnolia*), summer tanager (*Piranga rubra*). The species with the highest number of behavioral events was keel-billed toucan $n=37$ (13.5%), followed by white-breasted wood wren $n=17$ (6%), mottled owl (*Ciccaba virgata*), collared forest-falcon, and gartered trogon (*Trogon caligatus*) with $n=14$ (5%) each. Thirteen of the 51 were recorded only once (e.g. yellow-billed cacique, *Amblycercus holosericeus*; fan-tailed warbler; black-faced grosbeak, *Caryothraustes poliogaster*; yellow-throated euphonia).

The responses of bird species to the stimuli were individually, or of two, three and up to 4 individuals or species. White-breasted wood wren was the species with the highest number of individual behavioral events ($n=17$),

followed by bright-rumped attila (*Attila spadiceus*) and blue-diademed motmot (*Momotus lessonii*) ($n=11$). There were 179 events of individual behavior and according to the response gradient (i.e. still or until attack) were: 7 events of still (e.g. live-sided flycatcher, red-throated ant-tanager (*Habia fuscicauda*), white-breasted wood wren, blue-diademed motmot), 16 to escape, 7 to escape and vocalizing, 129 vocalized, 12 stayed vocalizing, 5 approached with vocalizations and 3 attacked (e.g. collared forest-falcon, royal flycatcher, *Onychorhynchus coronatus*, green shrike-vireo, *Vireolanius pulchellus*).

Keel-billed toucan was the species with the highest behavioral events ($n=20$) with two individuals, followed by brown jay (*Psilorhinus morio*) and intraspecific response ($n=8$). We obtained 70 response behavior events (2 individuals), of which 10 escape (e.g. long-tailed manakin, boat-billed flycatcher, *Megarynchus pitangua*, brown jay), 2 to escape vocalizing, 50 vocalized, 4 stayed vocalizing, 2 approached vocalizing and 2 attacked (yellow-green vireo, *Vireo flavoviridis*).

We recorded 18 behavioral events with 3 individuals; 6 were escape (3 from red-legged honeycreeper, *Cyanerpes cyaneus* and 3 from green jay, *Cyanocorax yncas*) and 12 were vocalizations with 3 events for each of the following species red-legged honeycreeper, brown jay, keel-billed toucan and masked tityra, *Tityra semifasciata*. We recorded 12 events of behavior with four individuals; all of them were from keel-billed toucan, 4 to escape and vocalizing, 4 vocalized and 4 stayed and vocalized.

High intensity mobbing recorded for black-and-white owls were 12 events, the bird species that responded were mottled owl, keel-billed toucan, collared forest-falcon, boat-billed flycatcher, bright-rumped attila, royal flycatcher, yellow-green vireo, green shrike-vireo. We identified seven different behaviors of potential prey for black-and-white owl. The vocalization behavior was the most frequent ($\chi^2_{6,32}=53.68, p<0.001$; Fig. 2).

Fifty-five bird species responded to collared forest-falcon stimuli, belonging to 11 orders and 27 families. Three of these species were migratory (yellow-green vireo, swainson's thrush, summer tanager). Keel-billed toucan was the species that had more behavior events $n=42$ (14.5%), collared forest-falcon $n=26$ (9%), brown jay $n=22$ (7.5%), and long-tailed manakin $n=18$ (6%). Of the total species recorded, only 21 had only one behavioral event (e.g. fan-tailed warbler, pale-billed woodpecker, ruddy woodcreeper (*Dendrocincla homochroa*), bronzed cowbird (*Molothrus aeneus*), red-billed pigeon).

In individual behavior for collared forest-falcon, interspecific response was the more recorded ($n=20$), followed by species gartered trogon (9), keel-billed toucan (8), long-tailed manakin (7) and social flycatcher, *Myiozetetes similis* (7). We recorded 150 events of one individual response and according to the intensity of response 5 were of still (e.g. bronzed cowbird, northern bentbill (*Oncostoma cinereigulare*), citreoline trogon (*Trogon citreolus*), two were watching, 13 to escape, 6 to escape/vocalizing, 107 vocalized, 6 stayed vocalizing, 8 approached vocalizing and 3 attacked (i.e. red-throated ant-tanager, social flycatcher). The species that responded with two individuals and had more behavior events were the keel-billed toucan ($n=16$) and green jay ($n=10$) and interspecific response (collared forest-falcon; $n=8$). Sixty-eight events were of 2 individuals, and according to the intensity of response 2 were to escape of green jay, 6 to escape and vocalizing, 46 vocalized, 4 stayed and vocalized, 8 approached and vocalized, and 2 attacked (i.e. collared forest-falcon).

With three individuals that responded to the stimuli, we recorded 54 events, of which 6 to escape (e.g. white-tipped dove, *Leptotila verreauxi*, brown jay), 15 to escape and vocalized, 3 were watching and vocalizing, 15 vocalized, 9 stayed and vocalized and 6 approached and vocalized. (i.e. white-throated magpie-jay, *Calocitta formosa*). Brown jay was the species with the highest response events (12), followed by white-throated magpie-jay (9), and keel-billed toucan (9). Three behavior events were recorded with four individuals; red-legged honeycreeper (4), plain chachalaca (4), and keel-billed toucan (4). In this study we observed only one event to escape of 5 keel-billed toucans responding to the stimuli of collared forest-falcon and one attack of 6 white-throated magpie-jays. In addition, we recorded 33 high intensity mobbing, the species most involved were white-throated magpie-jay, brown jay, boat-billed flycatcher, gartered trogon. Then, for the collared forest-falcon we identified 9 responses of behavior, the vocalization was the most frequent ($\chi^2_{8,36}=35.07, p<0.001$; Fig. 3).

Similarity of potential prey regarding the frequency of response behaviors and months

Similarity analysis showed that potential preys that responded to black-and-white owl stimuli were 57% similar in March and April, 18% number of species shared and response behaviors recorded (Fig. 4). In April and May showed the higher number of species that responded to black-and-white owl stimuli ($\chi^2_{5,24}=5.72, p<0.002$) and the highest number of behavior events were in March and April ($\chi^2_{5,24}=10.29, p<0.001$).

Months with more similarity of potential preys related to response behavior of collared forest-falcon were March and April in 45% and April and June in 41% (Fig. 5). April showed the highest species richness and February the lowest ($\chi^2_{5,24}=7.09$, $p<0.008$), the highest frequency of behavioral events was in April ($\chi^2_{5,24}=12.06$, $p<0.001$).

Frequency of response behaviors of potential preys during reproductive and non-reproductive season

Sixty-eight potential prey species responded to black-and-white owl stimuli during both seasons (reproductive and non-reproductive), of which 28 were recorded in both seasons with a similarity of 49%. In breeding season there was the highest species richness but as well as the more number of behavior events ($\chi^2_{1,6}=8.78$, $p<0.041$; $\chi^2_{1,6}=7.34$, $p=0.05$). For collared forest-falcon stimuli there was 68 potential prey species, where 24 were recorded in both seasons ($BC=0.508$). The species richness did not was different between seasons ($\chi^2_{1,6}=3.52$, $p\geq 0.134$), but there were more behavior events during breeding season ($\chi^2_{1,6}=7.24$, $p=0.05$).

Frequency of behavior events in relation to the size of potential preys

There were variations in the size of potential preys according to the response behaviors obtained from the auditory and visual stimuli of black-and-white owl ($\chi^2_{2,12}=8.29$, $p=0.008$). Small species (e.g. social flycatcher, summer tanager, red-crowned ant-tanager (*Habia rubica*), bright-rumped attila, masked tityra) showed more responses than the bigger ones greater size (e.g. pale-billed woodpecker, pheasant cuckoo, *Dromococcyx phasianellus*, collared aracari, *Pteroglossus torquatus*). For collared forest-falcon stimuli, also the number of behavior events was different between bird sizes ($\chi^2_{2,12}=6.91$, $p\leq 0.015$) being also greater in small species (e.g. royal flycatcher, social flycatcher, boat-billed flycatcher).

Vegetation and landscape variables associated to behavior events

Canopy height (m) and number of live trees were associated to behavior events, but also at the landscape level were presence (1) or absence (0) of an open area and the presence or absence of a water source. These four variables were associated in 36% of probability that potential prey can respond to the auditory and visual stimuli of black-and-white owl ($r^2=0.36$, $X^2=15.20$, $p<0.004$). Then, if there is an open area and surrounding vegetation with a canopy higher than 14 m, species will be more likely to respond. But also, if there is lower probability of finding a source of water or live trees with understory less than 14 m in height (Table 2).

Four vegetation variables explained a high response event to collared forest-falcon ($r^2=0.37$, $X^2=12.40$, $p<0.014$). As a result, a higher probability of secondary vegetation, number of dead trees (stumps and fallen logs), number of live trees (>1 m in diameter) and lower height of the canopy (12 m) there was a 37% probability that birds responded at the sampling point.

Discussion

Response behavior

In this study, vocalizing (predation risk signal) was the highest response of potential prey to both predators. Vocalization involves energy costs and exposure to predators (Bradbury and Vehrencamp 2011) that vary according to duration, intensity and acoustic frequency. However, some bird species have developed the ability to transmit vocal signals more frequently to alert members of the flock about the presence of a potential threat (Short and Horne 2002). Bird species responded frequently to auditory stimuli more than visual, for example for the collared forest-falcon, visual detection for bird species could be more difficult because it lives inside the forest and it is adapted morphologically to hunt inside and in the borders of the forest (del Hoyo et al. 1994; Martínez-Morales 2009). The vocal signals or alarm calls can be an adaptation to the prey birds, to communicate to other species that an avian predator is nearby.

Species that responded most frequently to auditory stimuli belong to the Ramphastidae, Corvidae and Tyrannidae families. Their life history traits such as eating habits (feeding in the canopy or the interior of the forest), hence perhaps the threat they face when perceiving a potential predator. Species of Corvidae family (green jay, brown jay, white-throated magpie-jay) and Tyrannidae (boat-billed flycatcher, dusky-capped flycatcher, *Myiarchus tuberculifer*) perform most of their activities in groups, which could make them more evident by increasing encounters with predators (Howell and Webb 1995). The Tyrannidae family performs behaviors such as watching and escape to avoid being captured by a predator. We recorded attack behavior of the royal flycatcher and social flycatcher, and escape from boat-billed flycatcher and bright-rumped attila. According to the food habits and optimal

foraging, species more abundant are more depredated, because the predator minimizes foraging time and maximizes the energy (Baack and Switzer 2000).

The importance of detecting and emitting signals involves costs (being depredated) and benefits (increasing survival for the rest of the group) that influence in the probability of being found and attacked by a predator (Lima and Dill 1990, Brumm 2013). But if there is an increase in food consumption by the prey, then it results in fewer individuals watching, and this could increase the risk of predation (Van der Veen 1999). In this study, bird species as potential prey used vocalizations to help to other individuals (escape from the site) or to transmit to the predator that is a suitable bird to combat, even if the cost of its action is being depredated.

Regarding the escape events, we obtained 45 responses for the black-and-white owl stimuli and 53 for the collared forest-falcon. This type of response has been observed in eurasian blue tit (*Cyanistes caeruleus*) and great tit (*Parus major*), to a potential threat is to move between the trees and fly towards the canopy, respectively. If the predator is on the ground, vertical movement may be the safest option to escape (Slagsvold et al. 2014). In this study, the escape of potential prey consisted of detecting the bird visually and after the vocal stimuli, the individuals looked around, some moved to a tree, then extend the wings and in monitoring mode (moving the head to sides to side) escaped among the trees.

In the case of plain chachalaca and spotted wood quail it has been reported that they escape into the vegetation and vocalize, but can also use the attacking behavior; fly near the vegetation to chase the predator (Lima 1993). From our observations in the field, we suggest that species such as chachalacas which are noisy by nature and 2 or more individuals can be found in one site, and for any sound that implies threat they will respond by increasing their vocalizations. We only consider events where we identify the direct disturbance for vocalization stimuli, which was to move to another site and movement of the head to all directions, then to escape.

For pigeons (white-tipped dove, red-billed pigeon and white-winged dove, *Zenaida asiatica*) we identified 3 events of individuals escaping, 3 events of vocalization and an event where one individual approached and vocalized. Pigeons associated with open areas (e.i. white-winged dove) apparently escape individually or socially by flying fast. However, they may also seek shelter when they are alone and / or under pressure from a predator (Lima 1993). In this study, pigeons performed the escape behavior with individual movements among the vegetation, except for the white-winged dove that instead of escape approached the visual stimulus, and when it was near began to vocalize. Events of vocalizations may indicate that pigeons gave notice to their conspecifics of the presence of the predator, without moving from their shelter.

For woodpeckers, they avoid the attack by moving to the opposite side of the trunk and then escape the site (Lima 1993). For example, we obtained two behavior events for the pale-billed woodpecker, one was that escape and the other only vocalized. The individual was foraging, while climbing on a trunk, hearing the stimuli vocalization stopped (about 5 seconds), then and without vocalizing moved to another trunk of a nearby tree and then escaped of the site. In contrast, we recorded for linedated woodpecker (*Dryocopus lineatus*) three behavioral events, one of staying in place and vocalizing and the other two were just vocalizing.

Corvidae family may exhibit escape behavior (Lima 1993). However, in this study, six individuals of white-throated magpie-jay attacked, they were foraging on the top of the trees, at a distance of about 20 meters from the stimuli, when they detected the vocalization of the collared forest-falcon, then they began to vocalize stronger and continuous. Thus, they gradually approached until reaching the horn and the visual stimulus of the predator. In this flock there was an individual who was ahead of the others, the other five individuals repeated the movements, until they identified the visual stimulus and began to attack. The individuals of brown jay and green jay can stay in their place, vocalize approach, and vocalize, to escape, escape and vocalize and attack (Lima 1993). In this study, for both predators we obtained 59 behavioral events brown and green jays among which they escaped, escaped and vocalized, vocalized and stayed and vocalized. In this study, if these species were close they were the first to respond, increasing the sound of their vocalizations and moving continuously.

Migratory species represented 8% (5) of the total recorded species. Behavioral studies of migratory birds have shown that numerous species defend the transitory or tropical habitat, attacking or chasing other bird species (Rappole 1995). Most of them, may face a greater risk of predation when more availability of fruit there are in the tree canopy (May), because it is probably easier for predators to catch their prey in trees while they are feeding (Gotmark and Post 1996). The anti-predatory behavior is the use of vocalizations by prey birds, which are mostly alert calls which are short and sharp such as calls of swainson's thrush or summer tanager (Rappole 1995). Although we recorded behavioral events such as still (e.g. olive-sided flycatcher $n=1$), escaped (e.g. swainson's thrush $n=6$) and vocalized (e.g. summer tanager $n=3$), we consider a greater sampling effort to understand the different types of anti-predation behavior of migratory species.

Predation is a dynamic mechanism that varies in time and space, in which predators need prey, and preys can influence the presence and distribution of predators. This principle implies that both prey and predator modify their behavior or morphological features, in order to adapt to survive. The result will depend on the specificity of the prey with the predator or the predator with the prey, and may result in population coexistence or decline (Newton 1998). Another result would be that predator and prey use search / capture or defense mechanisms, which over time could lead to divergence of characters (Tokeshi 1999). The vocal behavior of bird species in the El Ocote forest could be modified over time, implying new mechanisms in the communication of individuals.

Similarity of potential prey regarding the frequency of response behaviors temporal

March and April were the months with major behavioral events, for both predators. During the breeding season, males emit vocalizations for courtship purposes that make them more apparent to potential predators, although the benefit is to attract their mates or alienate other males from their territories (Newton 1998; Laiolo et al. 2008; Brumm and Naguib 2009). Also, in these months could be a greater availability of food resource, therefore, most birds breed and to protect and teach their offspring, respond to the presence of a predator (Newton 1998). In Emilio Rabasa Ejido, prey species showed variations in the species responses, the site and the moment where it was detected, so that the presence of a predator influences in foraging decisions of the preys. Species may reduce foraging time to avoid an attack, perform group observation, control group size and may be associated with heterospecific (Lima and Dill 1990).

Predation mechanism can cause variation in dispersal distances of prey birds during the chicks care season. Predation events can create a selective advantage for dispersal (Powell and Frasch 2000). Prey species could to acquire, through evolutionary time, different types of ecological niches that are relatively free of predation pressure, to allow their reproduction and survival (Tokeshi 1999). Some prey species face a higher risk of predation than others, for instance at sites that are used by predators (Gotmark and Post 1996). However, more studies are needed to understand how prey species face risks of predation during different times and seasons in the year.

Frequency of response behavior events in relation to the size of potential preys

Our results suggest that smaller species are at greater risk of predation than large ones, because of the frequency of reported vocal events. Small-sized bird species may be easier to capture because they are relatively more abundant than large species. However, it would be important to consider as well the height of the trees in which they feed, combined with exposure to predators, or when species feed in a group (Gotmark and Post 1996).

If the size of the prey is similar to their predators, preys would be at a disadvantage when using the vegetation to escape, because they may have difficulty locating the canopy and could be easily followed by a predator, which is better adapted to move between trees (Lima 1993; Thorstrom 2012). The cover density of vegetation influences in which prey species can use certain strata of the vegetation. For example, small birds can use more often medium strata and thin branches to escape (Lima 1993).

Small groups are keeping as a strategy and important advantages such as group child care, social learning for foraging strategies, as well as increase protection and the possibility of escaping from a predator (Krause and Ruxton 2002). However, individual observation levels in large groups tend to decrease (e.g. Elgar 1989; Lima and Dill 1990; Roberts 1996). The cost of monitoring increases in individuals with a high probability of being depredated, such as small species (Gotmark and Post 1996). In this study, small-sized species such as red-throated ant-tanager, masked tityra, and boat-billed flycatcher showed behaviors such as monitoring, approaching and vocalizing and attacking the stimulus, this could indicate that they are depredated by black-and-white owl and collared forest-falcon, and responded to the stimuli to increase their survival.

Vegetation and landscape variables associated with behavioral events

Probability that a prey species responded to the stimuli of black-and-white owl and collared forest-falcon was related to the vegetation structure (canopy height, number of live trees, number of dead trees) and landscape (presence or absence of a water source, open area and secondary vegetation) in 36% and 37% respectively. The arboreal vegetation could function as a shelter for prey against predators that may be outside, although there are predators such as the *Micrastur* species that are adapted to hunt within the forest (Thorstrom 2012). In dense vegetation, medium and large preys could not move quickly and in secondary forest they would find little protection (Lima 1993). However, it has been investigated that in territories with dense vegetation, preys decrease in the use of the

visual signals. For rufous-and-white wren (*Trhyophilus rufalbus*) and banded wren (*T. pleurostictus*), species living in dense forest depend on acoustic rather than visual signals (Hick et al. 2016).

Acoustic adaptation suggests that birds use sites where they can maximize the diffusion range of their song, although the energy costs of singing and the warning of their presence to the predators are neglected (Boncoraglio and Saino 2007). Vocalizations may increase in environments with dense vegetation while in open environments it may decrease. In the first situation species could be more exposed to intense predation, since predators use hearing to locate their prey (Laundré et al. 2001; Bancoraglio and Saino 2007; Laundré et al. 2010).

Trogonidae family live in secondary forests and open areas with scattered trees, they perching in the canopy of the trees, they are solitary, although sometimes they form groups for feeding in fruit trees or during the courtship season. However, gartered trogon is widely distributed in Southern Mexico and Central America and tolerates environmental changes that the rest of the trogons, it respond to the presence of owls emitting sharp and crisp notes and slowly raise its tail above the back (Johnsgard 2015). Black-and-white owl as potential predator is also associated with secondary forests (König et al. 1999) and the vegetation attributes such as canopy height and basal area of trees (Gotmark and Post 1996) might explain auditory recognition by prey. Understanding anti-predatory behavior in birds is important to know how predators influence in ecological systems. Behavioral responses of birds to predation (e.g. still, escaping, vocalizing, attacking) could be related with the physical structure of the environment, then the type of landscape may influence of risk of predation.

Understanding the coevolution of interacting species is one of the major challenges in the study of ecological systems. Interactions between prey and predators, competition for resources and population dynamics should be applied on an ecological time scale that should be comparable to the life of organisms (Drossel et al. 2001). The ability of birds to use signals is useful for assessing the risk of predation and provides guidelines for understanding bird behavior, but it is important as well to study the ecological and evolutionary role of predator detection by prey. Results suggest that potential prey modify their behavior depending on the species, where they are at that moment, age of individuals, season, climate, previous experiences with predators, and then allow detect or evade a predator. One application of our study in the field of conservation biology and ethology would be to determine connectivity in fragmented landscapes, using as a model the behavior of prey birds and their predators.

Acknowledgments We would like to thanks to Carlos Morales and Karla Leal for the permissions and logistic help during the field work. People in Emilio Rabasa ejido help us during field work. To Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACYT No. 573165/565662) for the scholarship for the first author for study his Master in Science in El Colegio de la Frontera Sur (ECOSUR), San Cristobal de Las Casas, Chiapas. Thanks to Comisión Nacional de Areas Naturales Protegidas (CONANP) project PROCER/RFSIPS/27/2015, and ECOSUR for the financial support through fiscal funds for doing this research. To Jack Eitnrear who help us with the English revision.

Compliance with ethical standards

The authors declare that they have no conflict of interest. Compliance of ethical standards: Our study included field auditory and visual detection of 68 bird species in response to 3-minute playback of predator vocalizations. This methodology was only to collect data for the purposes of this study, and we are aware of the consequences of the reproduction or welfare of the birds. Our research did not require the approval of any Local Ethics Committee in Chiapas, but rather of the Ethics Committee for Research of Ecosur. The study was carried out in accordance with Mexican legislation and the authorizations given by administrative personal of Selva El Ocote Reserve (National Commission of Natural Protected Areas) and inhabitants of the Emilio Rabasa ejido. Data sets analyzed during the present study are available, upon reasonable request to the corresponding author.

References

- Adobe Systems INC (2011) Adobe Audition Version CS5.5. Adobe Systems Inc. San Jose, CA
- Alcock J (1998) Animal behavior: An evolutionary approach, 6th edn. Sinauer Press, Sunderland
- Altmann SA (1956) Avian mobbing behavior and predator recognition. Condor 58:241-253
- Baack JK, Switzer PV (2000) Alarm calls affect foraging behavior in eastern chipmunks (*Tamias striatus*, Rodentia: Sciuridae). Ethol 106:1057-1066
- Bascompte J, Jordano P, Olensen JM (2006) Asymmetric coevolutionary networks facilitate biodiversity maintenance. Science 312:431-433
- BirdLife International (2012) *Ciccaba nigrolineata*. The IUCN Red List of Threatened Species 2012: e.T22689133A40398027. <http://www.iucnredlist.org/pdf/link.40398027>. Accessed 10 February 2016

- Blumstein DT, Daniel JC, Griffin AS, Evans CS (2000) Insular tammar wallabies (*Macropus eugenii*) respond to visual but not acoustic cues from predators. *Behav Ecol* 11:528–535
- Boncoraglio G, Saino N (2007) Habitat structure and the evolution of bird song: a meta-analysis of the evidence for the acoustic adaptation hypothesis. *Funct Ecol* 21:134-142
- Bradbury JW, Vehrencamp SL (2011) Principles of Animal Communication, 2nd edn. Sinauer Press, Sunderland
- Breed DM, Moore J (2012) Animal behavior. Academic press is an imprint of Elsevier, San Diego, California
- Brown JS, Laundré JW, Gurung M (1999) The ecology of fear: optimal foraging, game theory, and trophic interactions. *J Mammal* 80:385-399
- Brumm H (2013) Animal communication and noise. Springer Science & Business Media, Berlin Heidelberg
- Brumm HM, Naguib M (2009) Environmental acoustic and the evolution of bird song. In: Naguib M, Zuberbühler K, Clayton NS, Janik VM (eds) *Advances in the study of behavior*. Academic Amsterdam, pp 1–33
- Carlson RN (2006) Fisiología de la conducta, 8nd edn. Pearson educación, Madrid
- Chandler CR, Rose RK (1988) Comparative analysis of the effects of visual and auditory stimuli on avian mobbing behavior. *J Field Ornithol* 59:269-277
- Colwell MA, Landrum SL (1993) Nonrandom distribution and fine-scale variation in prey abundance. *Condor* 95:94-103
- Colwell RK (2016) EstimateS: Statistical estimation of species richness and shared species from samples. Version 9. Persistent URL<purl.oclc.org/estimates> Accessed 26 november 2016
- CONANP/SEMARNAT (2001) Programa de manejo de la Reserva de la Biosfera Selva El Ocote. Secretaria de Medio Ambiente y Recursos Naturales, México
- Curio E (1975) The functional organization of antipredator behavior in the Pied Flycatcher: a study of avian visual perception. *Anim Behav* 23:1-115
- Curio E, Ernst U, Vieth W (1978) Cultural transmission of enemy recognition: one function of mobbing. *Science* 202:899-901
- Davies NB, Krebs JR, West SA (2012) An introduction to behavioural ecology, 4th edn. UK: Wiley-Blackwell, Oxford
- Del Hoyo J, Elliott A, Sargatal J (1994) Handbook of the Birds of the World: New World Vultures to Guineaowl. Lynx Edicions, Barcelona
- Di Rienzo JA, Casanoves F, Balzarini MG, Gonzalez L, Tablada M, Robledo CW (2007) InfoStat versión 2017. Grupo InfoStat, FCA, Universidad Nacional de Córdoba, Argentina. URL <http://www.infostat.com.ar> Accessed 20 february 2017
- Douglas SB, Mennill DJ (2010) A review of acoustic playback techniques for studying avian vocal duets. *J Field Ornithol* 81:115-129
- Drossel B, Higgs PG, McKane AJ (2001) The influence of predator-prey population dynamics on the long-term evolution of food web structure. *J Theor Biol* 208:91-107
- Duncan CD (1993) Fonoteca de las Aves de Chiapas. Pronatura Chiapas, México
- Dunn J L, Garret K (1997) A field guide to warblers of North America. Houghton Mifflin Company, New York
- Elgar MA (1989) Predator vigilance and group size in mammals and birds: a critical review of the empirical evidence. *Biol Rev* 64:13-33
- Enríquez PL, Rangel-Salazar JL (2007) The intensity of habitat use by an owl assemblage in a Neotropical rain forest. In: Bildstein KL, Barber DR, Zimmerman A (eds) *Neotropical Raptors: Hawk mountain sanctuary*, Orwigsburg, Pennsylvania
- Enríquez PL, Rangel-Salazar JL, Vázquez-Pérez JR, Partida-Lara R (2014) Áreas prioritarias para la conservación de las águilas Neotropicales y el zopilote rey en la Reserva de la Biosfera Selva El Ocote y su zona de influencia. Programa de Conservación de Especies en Riesgo, Comisión Nacional de Áreas Naturales Protegidas, México
- Forsman JT, Mönkkönen M (2001) Responses by breeding birds to heterospecific song and mobbing call playbacks under varying predation risk. *Anim Behav* 62:1067-1073
- Gerhardt RP, González NB, Gerhardt DM, Flatten CJ (1994) Breeding biology and home range of two *Ciccaba* owls. *Wilson Bull* 4:629-639
- Gill FB (1995) Ornithology, 2nd edn. Freeman, New York
- Gómez de Silva H, Pérez-Villafañá M, Santos-Moreno JA (1997) Diet of the spectacled owl (*Pulsatrix perspicillata*) during the rainy season in Northern Oaxaca, México. *J Raptor Res* 31:385-387
- Gotmark F, Post P (1996) Prey selection by Sparrowhawks, *Accipiter nisus*: Relative predation Risk for Breeding Passerine Birds in Relation to their size, ecology and behaviour. *Philos Trans R Soc Lond B Biol Sci* 351: 1559-1577

- Griffin AS, Savani RS, Hausmanis K, Lefebvre L (2005) Mixed-species aggregations in birds: zenaida doves, *Zenaida aurita*, respond to the alarm calls of carib grackles *Quiscalus lugubris*. *Anim Behav* 70:507-515
- Hamilton WJ (1959) Aggressive behavior in migrant pectoral sandpipers. *Condor* 61:161-179
- Hays RL, Summers C, Seitz W (1981) Estimating wildlife habitat variables. USDI Fish and Wildlife Service, Washington
- Hick KG, Doucet SM, Mennill DJ (2016) Tropical wrens rely more on acoustic signals than visual signals for inter- and intraspecific discrimination. *Anim Behav* 118:153-163
- Holt DW, Berkley R, Deppe C, Enríquez PL, Olsen PD, Petersen JL, Rangel-Salazar JL, Segars KP Wood KL (1999) Strigidae species accounts. In: del Hoyo J, Elliott A, Sargatal J (eds) *Handbook of the birds of the world: Barn owls to hummingbirds*. Lynx Editions, Barcelona, pp 152-242
- Howell S, Webb S (1995) *A guide to the birds of México and Northern Central America*. Oxford, California
- Hurd CR (1996) Interspecific attraction to the mobbing calls of black-capped chickadees (*Parus atricapillus*). *Behav Ecol Sociobiol* 38:287-292
- Ibáñez C, Ramo C, Busto B (1992) Notes on food habits of the black and white owl. *Condor* 94:529-531
- Jaksié FM, Jiménez JE, Castro SA, Feinsinger P (1992) Numerical and functional response of predators to a long-term decline in mammalian prey at a semi-arid Neotropical site. *Oecologia* 89:90-101
- Johnsgard AP (2015) *Trogons and Quetzals of the World*. Smithsonian Institution Scholarly Press, Washington
- Johnson RR, Brown BT, Height LT, Simpson JM (1981) Playback recording as a special avian censusing technique. *Stud Avian Biol* 6:68-75
- König C, Weick J, Becking JH (1999) *Owls: a guide to the owls of the world*. Yale University Press, London
- Krause J, Ruxton G (2002) *Living in groups*. Oxford University Press, Oxford
- Kroodsma DE, Byers BE, Goodale E, Johnson S, Liu WC (2001) Pseudoreplication in playback experiments, revisited a decade later. *Anim Behav* 61:1029-1033
- Laiolo P, Vogueli M, Serrano D, Tella JL (2008) Song diversity predicts the viability of fragmented bird populations. *PLoS One* 3:e1822
- Laundré JW, Hernández L, Altendorf KB (2001) Wolves, elk, and bison: reestablishing the “landscape of fear” in Yellowstone National Park, USA. *Can J Zoo* 79:1401-1409
- Laundré WJ, Hernández L, Ripple WJ (2010) The landscape of fear: Ecological implications of being afraid. *Open Ecol J* 3:1-7
- Lima SL (1993) Ecological and evolutionary perspectives on escape from predatory attack: a survey of North American birds. *Wilson Bull* 105:1-47
- Lima SL, Dill LM (1990) Behavioral decisions made under the risk of predation. *Can J Zoo* 68:619-640
- Longland WS, Price MV (1991) Direct observations of owls and heteromyid rodents, can predation risk explain microhabitat use? *Ecology* 72:2261-2273
- López-Rull I (2014) Métodos de medición de conducta en estudios de fauna silvestre. In: Martínez-Gómez M, Lucio RA, Rodríguez-Antolín J (eds) *Biología del Comportamiento: Aportaciones desde la Fisiología*. Universidad Autónoma de Tlaxcala, México, pp 47-60
- MacNally RC (2009) *Ecological versality and community ecology*. Cambridge University Press, New York
- Martin P, Bateson P (2007) *Measuring Behaviour: An Introductory Guide*, 3rd edn. Cambridge University Press, UK
- Martínez-Morales MA (2009) Ficha técnica de *Micrastur semitorquatus*. In: Escalante-Pliego P (Ed) *Fichas sobre las especies de aves incluidas en Proyecto de Norma Oficial Mexicana*. Instituto de Biología, UNAM, México
- McGregor PK (2000) Playback experiments: design and analysis. *Acta Ethol* 3:3-8
- McGregor PK, Dabelsteen T, Shepherd M, Pedersen SB (1992) The signal value of matched singing in great tits: evidence from interactive playback experiments. *Anim Behav* 43:987-998
- Mosher JA, Titus K, Fuller M.R (1987) Habitat sampling measurement and evaluation. In: Pendleton, Millsap AB, Cline WK, Bird MD (eds) *Raptor management techniques manual*. National Wildlife Federation. Washington, pp 91-97
- Newton I (1998) *Population limitation in birds*. Academic Press, London
- Ostreiher R (2003) Is mobbing altruistic or selfish behaviour. *Anim Behav* 66:145-149
- Pielou EC (1984) *The interpretation of ecological data*. Wiley, New York
- Powell LA, Frasch LL (2000) Can nest predation and predator type explain variation in dispersal of adult birds during the breeding season? *Behav Ecol* 11:437-443
- Randler C (2006) Red squirrels (*Sciurus vulgaris*) respond to alarm calls of Eurasian jays (*Garrulus glandarius*). *Ethol* 112:411-446
- Rappole JH (1995) *The Ecology of migrant birds: a neotropical perspective*. Smithsonian Institution Press, Washington

- Roberts G (1996) Why individual vigilance decline as group size increases. *Anim Behav* 51:1077-1086
- Rytkönen S, Kuokkanen P, Hukkanen M, Huhtala K (1998) Prey selection by sparrowhawks *Accipiter nisus* and characteristics of vulnerable prey. *Ornis Fenn* 75: 77–87
- Sall J, Lehman A, Creighton L (2007) JMP Start Statistics, 4th edn. SAS Institute Inc. Cary, NC
- SEMARNAT (2010) Norma Oficial Mexicana NOM-059-SEMARNAT-2010, Protección Ambiental-Especies Nativas de México de Flora y Fauna Silvestres-Categorías de Riesgo y Especificaciones para su Inclusión, Exclusión o Cambio-Lista de Especies en Riesgo. Diario Oficial de la Federación, 2nd edn. Secretaría del Medio Ambiente y Recursos Naturales, México
- Shedd DH (1982) Seasonal variation and function of mobbing and related antipredator behaviors of the American Robin (*Turdus migratorius*). *Auk* 99:342-346
- Shedd DH (1983) Seasonal variation in mobbing intensity in the Black-Capped Chickadee. *Wilson Bull* 95: 343-348
- Short LL, Horne JFM (2002) Family Ramphastidae (Toucans). In: J. del Hoyo., A. Elliott, J. Sargatal (eds) *Handbook of the Birds of the World: Jacamars to Woodpeckers*. Lynx Editions, Barcelona, pp 220-272
- Slagsvold T, Hušek J, Whittington JD, Wiebe KL (2014) Antipredator behavior: escape flights on a landscape slope. *Behav Ecol* 25:378–385
- Stegmann U.E (2013) *Animal communication theory: information and influence*. Cambridge University Press, Cambridge
- Stotz DF, Fitzpatrick JW, Parker III TA, Moskovits DK (1996) *Neotropical Birds Ecology and Conservation*. University of Chicago Press, Chicago
- Sutherland WJ, Newton I, Green RE (2004) *Bird ecology and conservation*. Oxford University Press, New York
- Thorstrom RK (2012) Collared Forest Falcon. In: Whitacre DF (ed) *Neotropical birds of prey: biology and ecology of a forest raptor community*. Cornell University Press, Ithaca, pp 250-264
- Tokeshi M (1999) *Species coexistence: ecological and evolutionary perspectives*. Blackwell Science, Oxford
- Van der Veen IT (1999) Effects of predation risk on diurnal mass dynamics and foraging routines of yellowhammers (*Emberiza citrinella*). *Behav Ecol* 10: 545–551

Table 1 Ethnogram of potential prey, in response to auditory and visual stimuli of black-and-white owl and collared-forest falcon.

Behavior category	Behavior	Detection type	Description
Silent answer	still	Visual	Individual is without any movement, standing or in rest position
Silent response with movement	vigilance, without vocalizing	Visual	It moves from one place to another, using the legs (soil, branches) and observes its surroundings turning head and body
Silent response with movement	escape	Visual	Individual moves away from the site and does not return
Response with movement	escape - vocalizing	visual, auditory	Individual moves away from the site vocalizing
Low intensity mobbing	vigilance-vocalizing	visual, auditory	It moves from one place to another, using the legs (soil, branches)vocalizing
Low intensity mobbing	vocalize (alarm call)	Auditory	Vocalization can be loud and repetitive or sporadic and performed when there is a danger signal (they are shown)
Low intensity mobbing	stay-vocalizing	Auditory	Individual (s) is on a site and vocalizing
High intensity mobbing	approach-vocalizing	visual, auditory	Vocalizations and movements are constant (they look for the predator), but they do not detect it visually to attack it
High intensity mobbing	attack	visual, auditory	Direct attack, the auditory / visual stimulus was detected and attacked.

Table 2 Vegetation and landscape variables that influenced a higher probability of recording response behaviors of birds as potential prey for black-and-white owl and collared-forest falcon.

Species	Variables	Estimate	Effect of likelihood ratio
Black-and-white Owl <i>Ciccaba nigrolineata</i> ($r^2=0.36$, $X^2=15.20$, $p<0.004$)	Open area	5.89	$X^2=11.61$, $p<0.0007$
	Canopy height (m)	0.27	$X^2=5.26$, $p<0.02$
	Presence or absence of a water source	-12.33	$X^2=3.14$, $p>0.07$
	Number of live trees	-0.29	$X^2=1.75$, $p>0.18$
Collared- forest Falcon <i>Micrastur semitorquatus</i> ($r^2=0.37$, $X^2=12.40$, $p<0.014$)	Canopy height (m)	-0.35	$X^2=5.43$, $p<0.02$
	Presence or absence of secondary vegetation	3.24	$X^2=3.99$, $p<0.04$
	Number of live trees	0.42	$X^2=2.92$, $p>0.08$
	Number of dead trees	0.95	$X^2=3.04$, $p>0.08$

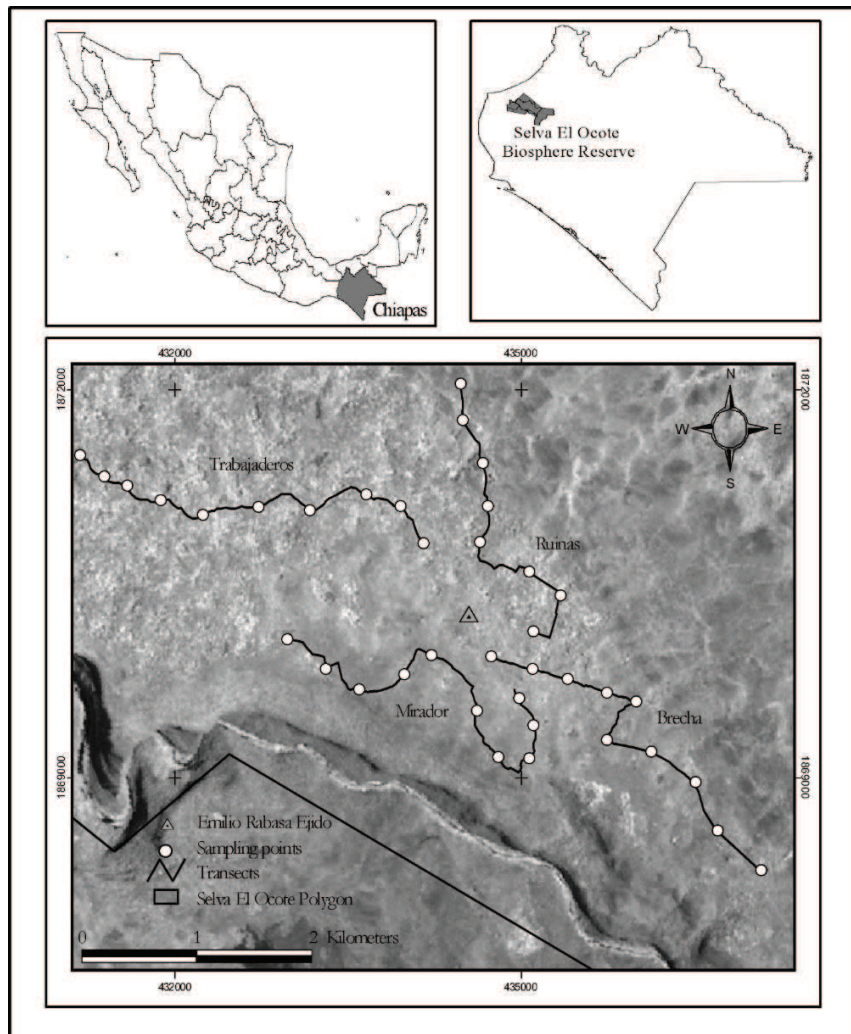


Fig. 1 Geographic location of four transects and sampled points in La Selva El Ocote Biosphere Reserve, Chiapas, Mexico

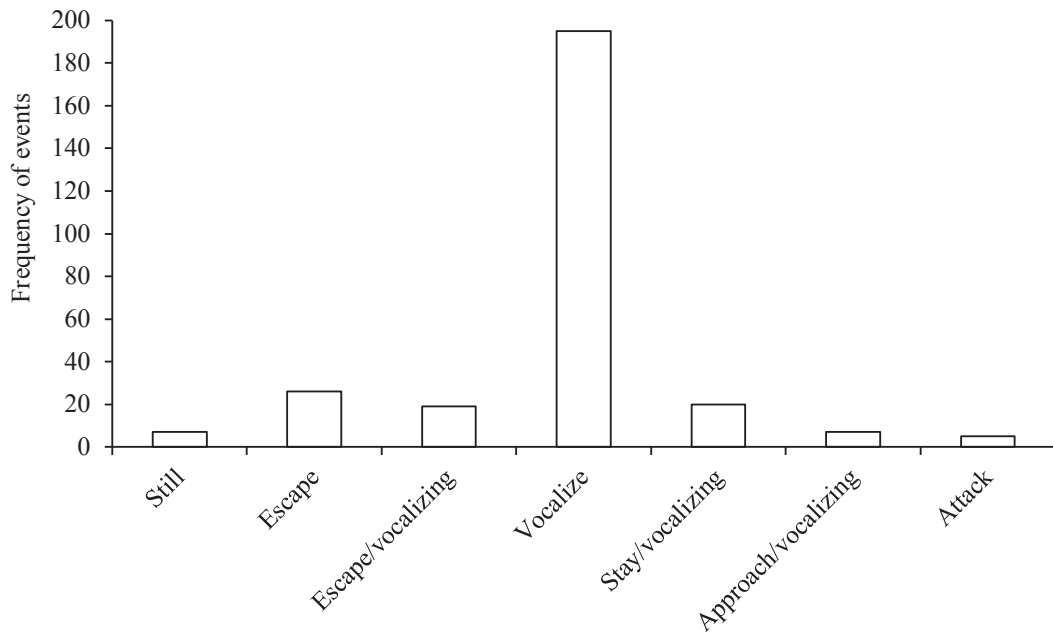


Fig. 2 Frequency of events for each behavior recorded from potential prey after a auditory and visual stimuli of *Ciccaba nigrolineata* in La Selva El Ocote, Chiapas, during February –July in 2016

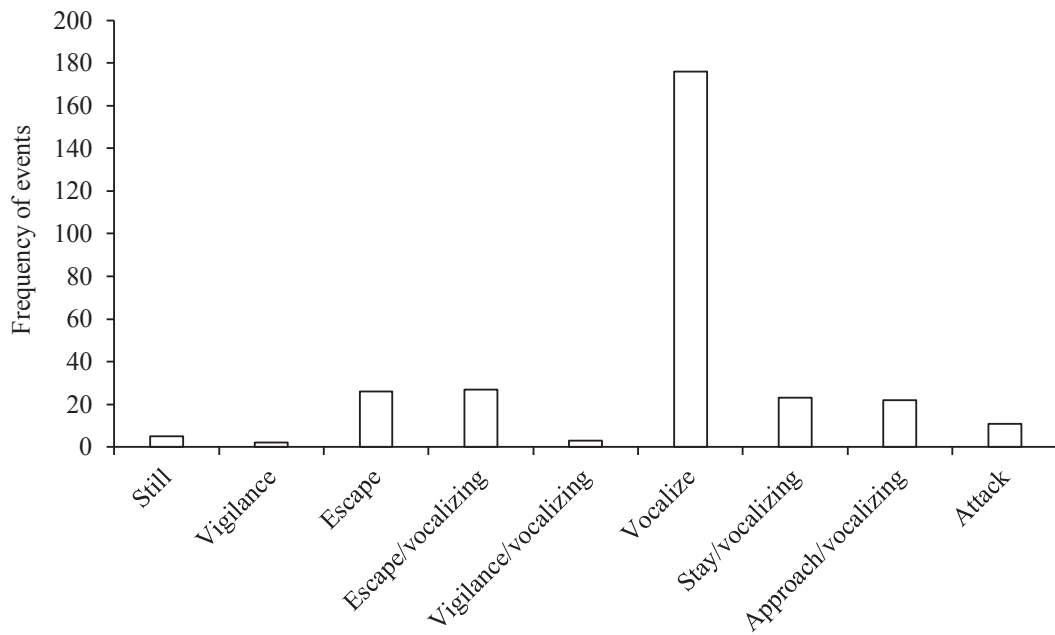


Fig. 3 Frequency of events for each behavior recorded from potential prey after a auditory and visual stimuli of *Micrastur semitorquatus* in La Selva El Ocote, Chiapas, during February –July in 2016

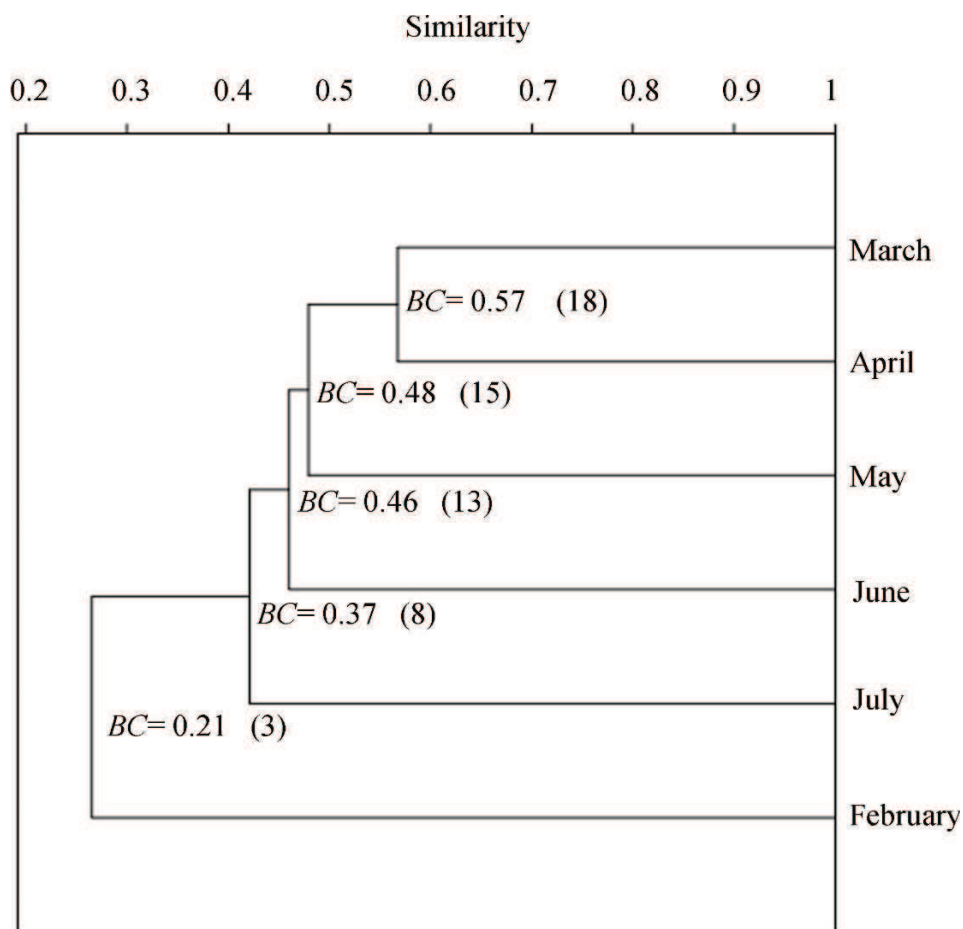


Fig. 4 Similarity of potential prey that answered to the auditory and visual stimuli of *Ciccaba nigrolineata* between months of 2016, in La Selva El Ocote, Chiapas

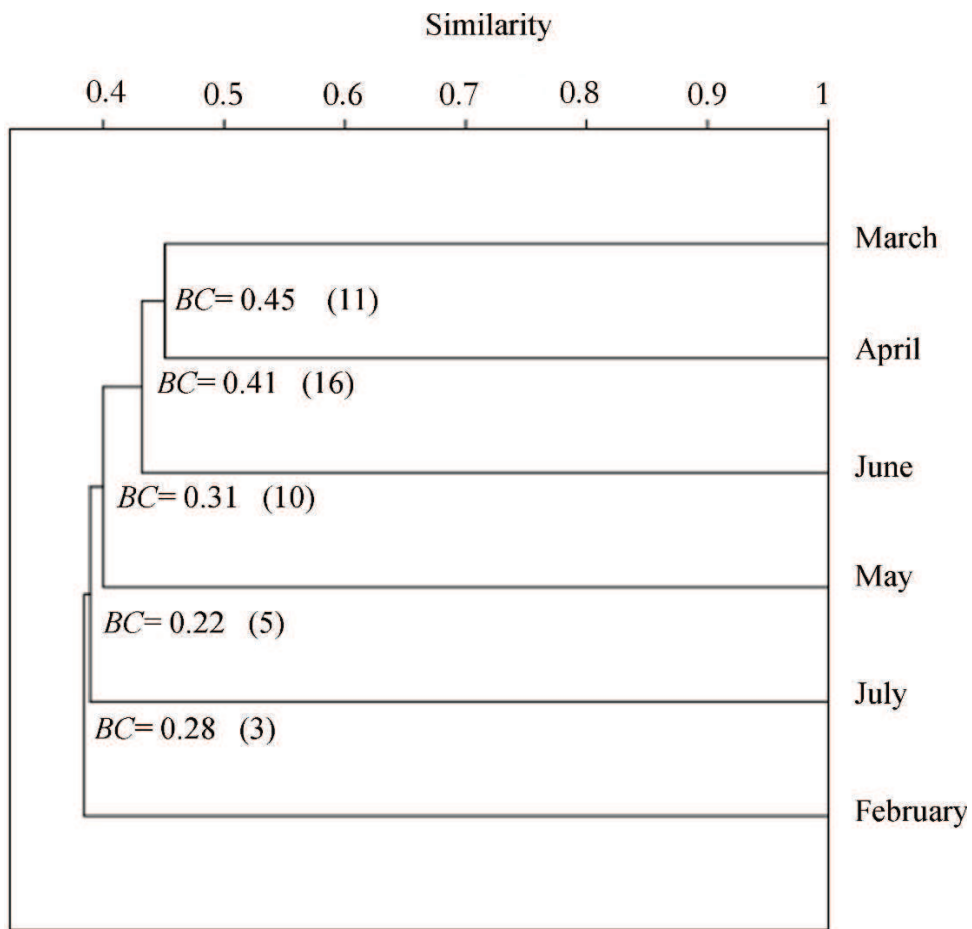


Fig. 5 Similarity of potential prey that answered to the auditory and visual stimuli of *Micrastur semitorquatus* between months of 2016, in La Selva El Ocote, Chiapas

Annex 1 Number of responses of bird species after stimuli (auditory-visual) of two potential predators. The taxonomic classification is based on the list of American Ornithologist's Union (AOU, 2016)

Order	Family	Scientific Name	English Name	NOM	<i>Ciccaba nigrolineata</i> (No. of responses)	<i>Micrastur semitorquatus</i> (No. of responses)
Tinamiformes	Tinamidae	<i>Crypturellus boucardi</i>	Slaty-breasted Tinamou	A	-	1
Galliformes	Cracidae	<i>Ortalis vetula</i>	Plain Chachalaca		3	5
Columbiformes	Odontophoridae	<i>Odontophorus guttatus</i>	Spotted Wood-Quail	PR	2	1
	Columbidae	<i>Leptotila verreauxi</i>	White-tipped Dove		-	3
		<i>Patagioenas flavirostris</i>	Red-billed Pigeon		1	1
		<i>Zenaida asiatica</i> ***	White-winged Dove		-	1
Cuculiformes	Cuculidae	<i>Dromococcyx phasianellus</i>	Pheasant Cuckoo	2	2	
Accipitriformes	Accipitridae	<i>Rupornis magnirostris</i>	Roadside Hawk		-	1
Strigiformes	Strigidae	<i>Ciccaba nigrolineata</i>	Black-and-white Owl	A	13	-
		<i>Ciccaba virgata</i>	Mottled Owl		14	-
		<i>Lophostrix cristata</i>	Crested Owl	A	11	-
		<i>Megascops guatemalae</i>	Vermiculated Screech-Owl		4	-
Trogoniformes	Trogonidae	<i>Trogon citreolus</i> **	Citreoline Trogon		-	1
		<i>Trogon collaris</i>	Collared Trogon	PR	2	2
		<i>Trogon massena</i>	Slaty-tailed Trogon	A	2	-
		<i>Trogon caligatus</i>	Gartered Trogon		14	16
		<i>Momotus lessonii</i>	Lesson's Motmot		11	8
		<i>Aulacorhynchus prasinus</i>	Emerald Toucanet	PR	1	-
Piciformes	Ramphastidae	<i>Pteroglossus torquatus</i>	Collared Aracari	PR	-	1
		<i>Ramphastos sulfuratus</i>	Keel-billed Toucan	A	37	42
Falconiformes	Falconidae	<i>Campephilus guatemalensis</i>	Pale-billed Woodpecker	PR	1	1
		<i>Dryocopus lineatus</i>	Lineated Woodpecker		1	2
		<i>Micrastur ruficollis</i>	Barred Forest-Falcon	PR	2	-
		<i>Micrastur semitorquatus</i>	Collared Forest-Falcon	PR	14	26

Passeriformes	Thamnophilidae	<i>Thamnophilus doliatus</i>	Barred Antshrike	-	1
	Furnariidae	<i>Dendrocincla anabatina</i>	Tawny-winged Woodcreeper	3	1
		<i>Dendrocincla homochroa</i>	Ruddy Woodcreeper	-	1
		<i>Lepidocolaptes souleyetii</i>	Streak-headed Woodcreeper	1	-
		<i>Sittasomus griseicapillus</i>	Olivaceous Woodcreeper	3	2
		<i>Xiphorhynchus flavigaster</i>	Ivory-billed Woodcreeper	6	2
	Tyrannidae	<i>Attila spadiceus</i>	Bright-rumped Attila	13	1
		<i>Contopus cooperi</i> ***	Olive-sided Flycatcher	2	-
		<i>Megarynchus pitangua</i>	Boat-billed Flycatcher	3	2
		<i>Myiarchus tuberculifer</i>	Dusky-capped Flycatcher	1	3
		<i>Myiozetetes similis</i>	Social Flycatcher	1	11
		<i>Oncostoma cinereigulare</i>	Northern Bentbill	8	5
		<i>Onychorhynchus coronatus</i>	Royal Flycatcher	3	2
	Tityridae	<i>Pachyrhamphus major</i>	Gray-collared Becard	-	1
		<i>Schiffornis veraepacis</i>	Northern Schiffornis	1	-
		<i>Tityra semifasciata</i>	Masked Tityra	3	6
	Cotingidae	<i>Lipaugus unirufus</i>	Rufous Piha	2	5
	Pipridae	<i>Chiroxiphia linearis</i>	Long-tailed Manakin	6	18
	Vireonidae	<i>Cyclarhis gujanensis</i>	Rufous-browed Peppershrike	-	1
		<i>Pachysylvia decurtata</i>	Lesser Greenlet	2	5
		<i>Vireo flavoviridis</i>	Yellow-green Vireo	4	1
	Corvidae	<i>Vireolanus pulchellus</i>	Green Shrike-Vireo	4	4
		<i>Catocitta formosa</i>	White-throated Magpie-Jay	-	15
		<i>Cyanocorax yncas</i>	Green Jay	9	17
		<i>Psilorhinus morio</i>	Brown Jay	11	22
	Troglodytidae	<i>Henicorhina leucosticta</i>	White-breasted Wood-Wren	17	7
		<i>Pheugopedius maculipectus</i>	Spot-breasted Wren	-	4
		<i>Thryophilus pleurostictus</i>	Banded Wren	-	1
	Turdidae	<i>Catharus ustulatus</i> ***	Swainson's Thrush	6	6

	<i>Turdus grayi</i>	Clay-colored Thrush	2	-
Fringillidae	<i>Euphonia hirundinacea</i>	Yellow-throated Euphonia	1	1
Parulidae	<i>Basileuterus lachrymosus</i>	Fan-tailed Warbler	1	1
	<i>Setophaga magnolia</i> ***	Magnolia Warbler	1	-
Thraupidae	<i>Cyanerpes cyaneus</i>	Red-legged Honeycreeper	8	9
Emberizidae	<i>Aimophila rufescens</i>	Rusty Sparrow	-	1
	<i>Arremonops rufivirgatus</i> *	Olive Sparrow	2	4
Cardinalidae	<i>Caryothraustes poliogaster</i>	Black-faced Grosbeak	1	-
	<i>Habia fuscicauda</i>	Red-throated Ant-Tanager	10	8
Icteridae	<i>Habia rubica</i>	Red-crowned Ant-Tanager	6	5
	<i>Piranga rubra</i> ***	Summer Tanager	2	2
	<i>Amblycercus holosericeus</i>	Yellow-billed Cacique	1	2
	<i>Dives dives</i>	Melodious Blackbird	-	1
	<i>Molothrus aeneus</i>	Bronzed Cowbird	-	1
	<i>Psarocolius montezuma</i>	Montezuma Oropendola	PR	2
	Total of species		51	55
	Total of responses		279	295

* Quasiendemic, ** Endemic, *** Migratory; A= Endangered, Pr= Special Protection, blank= no category. – No records