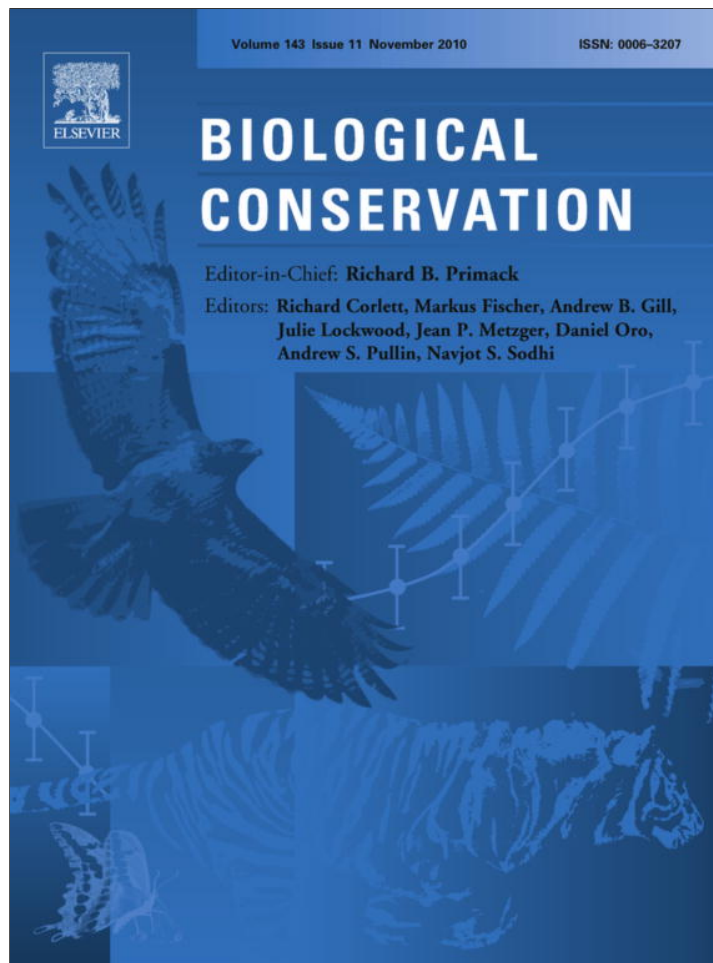


Provided for non-commercial research and education use.  
Not for reproduction, distribution or commercial use.



This article appeared in a journal published by Elsevier. The attached copy is furnished to the author for internal non-commercial research and education use, including for instruction at the authors institution and sharing with colleagues.

Other uses, including reproduction and distribution, or selling or licensing copies, or posting to personal, institutional or third party websites are prohibited.

In most cases authors are permitted to post their version of the article (e.g. in Word or Tex form) to their personal website or institutional repository. Authors requiring further information regarding Elsevier's archiving and manuscript policies are encouraged to visit:

<http://www.elsevier.com/copyright>



Contents lists available at ScienceDirect

## Biological Conservation

journal homepage: [www.elsevier.com/locate/biocon](http://www.elsevier.com/locate/biocon)

## Supply of tree-holes limits nest density of cavity-nesting birds in primary and logged subtropical Atlantic forest

Kristina L. Cockle<sup>a,b,c,\*</sup>, Kathy Martin<sup>a,d</sup>, Mark C. Drever<sup>a</sup>

<sup>a</sup> Center for Applied Conservation Research, Faculty of Forestry, University of British Columbia, 2424 Main Mall, Vancouver, BC, Canada V6T 1Z4

<sup>b</sup> Proyecto Selva de Pino Paraná, Vélez Sarsfield y San Jurjo S/N, San Pedro, Misiones, CP 3352, Argentina

<sup>c</sup> Fundación de Historia Natural Félix de Azara, Departamento de Ciencias Naturales y Antropología, Universidad Maimónides, Valentín Virasoro 732, Buenos Aires (C1405BDB), Argentina

<sup>d</sup> Environment Canada, 5421 Robertson Road, RR1, Delta, BC, Canada V4K 3N2

### ARTICLE INFO

#### Article history:

Received 20 May 2010

Received in revised form 29 July 2010

Accepted 2 August 2010

Available online 23 August 2010

#### Keywords:

Cavity-nesting bird

Logging

Neotropical

Resource limitation

Resource supplementation

Tree-hole

### ABSTRACT

Tree cavities are proposed to limit populations and structure communities of cavity-nesting birds. Although the greatest diversity of cavity-nesting birds is found in tropical and subtropical moist forests, little is known about how tropical logging affects the abundance of cavities or cavity-nesting birds. We compared the abundance of cavities and cavity nests between primary and selectively-logged subtropical moist Atlantic forest in Argentina, and conducted the first before-after controlled nest-box addition experiment to determine whether nest sites limit the breeding density of cavity-nesting birds in tropical or subtropical moist forest. Visual inspection of 86 cavities identified through ground-surveys revealed that only 19% were suitable for nesting birds, suggesting that cavity abundance may be overestimated in the literature on tropical forests. Suitable cavities were found in fewer than 1% of 1156 trees <60 cm dbh but 20% of 20 trees >100 cm dbh. Logged forest had half the basal area of primary forest, one third the density of large trees, nine times fewer cavities suitable for nesting birds, and 17 times fewer active nests. When we added nest boxes, nesting density increased on treatment plots but not on control plots in both logged and primary forest, suggesting that cavity supply can limit nest density even in relatively undisturbed forest. This is the first experiment to show how reduced cavity supply in logged tropical forest can limit breeding density of cavity-nesting birds. International initiatives such as forest certification should promote tropical timber management strategies that conserve large live cavity-bearing trees.

© 2010 Elsevier Ltd. All rights reserved.

### 1. Introduction

Secondary cavity-nesting birds require existing tree cavities for their reproduction, and as a result their populations can be limited by the supply of these cavities (Newton, 1994, 1998). Cavity-nesting birds reach peak diversity in tropical and subtropical moist and wet forests (hereafter tropical moist forests); however, we know little about the supply of tree cavities in these forests (Cornelius et al., 2008; Gibbs et al., 1993). There is evidence that cavity-nester populations are limited by cavity supply in managed temperate forests where nest-box addition experiments have led to increases in breeding density and population size of cavity-nesting birds (Brawn and Balda, 1988; Cornelius, 2006; Holt and Martin, 1997;

Newton, 1994). In contrast, there is controversy about whether cavities are limiting in mature temperate forests (Aitken, 2007; Aitken and Martin, 2008; Brawn and Balda, 1988; Waters et al., 1990) and only conflicting circumstantial evidence from tropical forests (Boyle et al., 2008; Brightsmith, 2005a; Gerhardt, 2004; Heinsohn et al., 2005; Zheng et al., 2009). In primary tropical rainforest in the Amazon, 83 of 94 apparently suitable nest cavities (cavities at least 4 cm deep vertically and 7 cm deep horizontally) below 15 m were empty, and secondary cavity-nesting birds occupied only one of these cavities, leading Brightsmith (2005a) to conclude that nest sites may not be limiting under natural conditions.

The supply of cavities available for nesting birds may be reduced by conventional selective logging in tropical moist forests. Selective logging currently affects approximately 20% of tropical moist forests (Asner et al., 2009), and is one of the few widespread economic activities to retain much of the cover and biodiversity of native forests (Johns, 1992; Nichols et al., 2007; Putz et al., 2001; Wells et al., 2007). However, conventional selective logging in tropical and subtropical forests disproportionately targets large

\* Corresponding author. Address: Center for Applied Conservation Research, Faculty of Forestry, University of British Columbia, 2424 Main Mall, Vancouver, BC, Canada V6T 1Z4. Tel.: +1 604 263 6372.

E-mail addresses: [kristinacockle@gmail.com](mailto:kristinacockle@gmail.com) (K.L. Cockle), [kathy.martin@ubc.ca](mailto:kathy.martin@ubc.ca) (K. Martin), [mdrever@interchange.ubc.ca](mailto:mdrever@interchange.ubc.ca) (M.C. Drever).

trees, trees that may be most likely to contain cavities suitable for nesting birds (Brightsmith, 2005b; Cockle et al., 2010; Felton et al., 2008; Lammertink et al., 2009; Politi et al., 2009). Felton et al. (2008) speculated that low densities of barred forest-falcon (*Micrastur ruficollis*) in logged subtropical forest in Bolivia could be explained by a paucity of suitable nest cavities. Marsden and Pilgrim (2003) reported a ratio of 10–20 parrots and hornbills per nest-hole in tropical rainforest in Papua New Guinea; logged forest had fewer potential nest cavities but similar overall abundance of parrots and hornbills compared to primary forest. Politi et al. (2010) showed that suitable nesting cavities were 2–8 times more abundant in mature than logged forest in the subtropical Andes of Argentina. Thus evidence suggests that conventional tropical logging can reduce the availability of tree cavities and could have a negative impact on populations of cavity-nesting birds if they are limited by cavity supply.

Many cavity-nesting birds play a key role in tropical forest communities as dispersers of tree seeds (Cardoso da Silva and Tabarelli, 2000; Howe, 1981). The loss of these birds can lead to lower rates of seed dispersal, depressing tree regeneration and reducing the economic and biodiversity value of the forest (Holbrook and Loisele, 2009; Kirika et al., 2008; Sethi and Howe, 2009). To conserve cavity-nesting birds and the services they provide in tropical moist forests, it is important to understand how logging affects cavity supply, and how changes in cavity supply affect the abundance of nesting birds.

The two objectives of the present study were to determine: (1) how conventional logging affects cavity availability in subtropical Atlantic moist forest in South America and (2) whether nest sites limit the breeding density of secondary cavity-nesting birds in primary or logged Atlantic forest. First, we predicted that logged forest would contain fewer cavities than primary forest. Second, we hypothesized that if logging induced nest-site limitation, adding nest boxes would lead to increases in breeding density in logged forest but not primary forest. In contrast, if cavity nest sites are generally limiting, we predicted that nesting density would increase with nest-box addition in both logged and primary forest, with a greater increase in the more cavity-limited forest type. From 2006 to 2009 we determined the availability and occupancy of naturally occurring tree cavities (hereafter 'cavities'), and used experimental nest-box addition to determine how adding nest sites affected nest density in primary and logged forest. To our knowledge, this is the first controlled experiment to test nest-site limitation in either primary or logged tropical or subtropical moist forest.

## 2. Methods

### 2.1. Study area

We studied tree cavities and nesting activities of cavity-nesting birds in primary and logged Atlantic forest in Misiones, Argentina. The Atlantic forest originally covered an area of about 1.48 million km<sup>2</sup> from 3 to 31°S along the southeast coast of Brazil and inland to Paraguay and the province of Misiones in Argentina (Ribeiro et al., 2009). Although parts of the Atlantic forest, including all of Misiones, are located south of the Tropic of Capricorn, floristics and physiognomy unite these southern forests with the northern Atlantic forests, and we therefore include them under the broader category of tropical moist forests (Negrelle, 2002; Oliveira-Filho and Fontes, 2000). About 87% of the Atlantic forest has already been cleared, and the region is among the top global priorities for biodiversity conservation (Myers et al., 2000; Ribeiro et al., 2009; Tabarelli et al., 2010). In contrast to the high levels of deforestation in Brazil and Paraguay, about 40% of the original Atlantic forest cover remains in Argentina, providing important opportuni-

ties for biodiversity conservation in large tracts of forest, most of them subject to selective logging.

Our study area comprised primary and logged forest at Parque Provincial Cruce Caballero and logged forest on surrounding farms, in the Sierra Central (central highlands) of Misiones (26°31'S 53°59'W, 600 m a.s.l.). Annual rainfall is 1200–2400 mm distributed evenly throughout the year. The vegetation is subtropical semi-deciduous mixed forest with laurel (Lauraceae), guatambú (*Balfourodendron riedelianum*), and Parana pine (*Araucaria angustifolia*; Cabrera, 1976). The only primary mixed forest with laurel, guatambú and Parana pine remaining in Argentina covers 400 ha in Parque Provincial Cruce Caballero, where it is surrounded by selectively logged forests and farms. In the present study, "primary forest" had no record or indication of logging. "Logged forest" had a history of repeated conventional logging which removed the largest trees over many years leaving small clearings (tree removal gaps) that are now dominated by bamboo (*Merostachys clausenii*, *Chusquea tenella* and *Guadua trinitii*) and young trees. Forestry policy in Misiones allows harvesting of live trees above ~60 cm diameter at breast height (dbh; exact cut-off depends on tree species). We established four 1-ha square plots in primary forest and four in logged forest, all randomly-located on red latisol soils with negligible slope (Cockle et al., 2008). Plots were within a 5 km radius, at least 100 m apart and at least 150 m from any non-forested areas.

### 2.2. Field methods

#### 2.2.1. Cavity availability

In each plot, we measured the dbh of each tree and calculated the basal area of trees  $\geq 35$  cm dbh (hereafter basal area) and the density of large trees ( $\geq 60$  cm dbh). Since conventional logging removes the largest trees, we expected lower basal area and lower density of large trees in logged forest plots than in primary forest plots.

To determine cavity availability we used binoculars to locate all potential cavities (apparent entrance hole with a diameter  $\geq 2$  cm; interior depth unknown) and a 10-m ladder or single rope climbing techniques to access these cavities. Since cavity internal depth and height above ground were the two most important characteristics for nest-site selection by secondary cavity-nesters nesting in 45 cavities outside of the plots from 2006 to 2008 (Cockle et al., 2010), we measured the height of each cavity on the tree using a 50-m measuring tape from the lower lip of the lowest entrance to the forest floor, and the interior vertical and horizontal depth of the cavity using a measuring tape. Where cavities could not be accessed by climbing (i.e., they were not accessible by ladder or located below a sturdy live fork that could be used for climbing), we used a pin-hole video camera mounted on a 15-m measuring pole and inserted into the cavity to estimate depth and measure cavity height.

We considered a cavity to be suitable for secondary cavity-nesters if it was  $\geq 13$  cm deep and  $\geq 2.5$  m high. These represent the shallowest and lowest of 45 cavities used by secondary cavity-nesting birds outside the plots (Cockle et al., 2010).

#### 2.2.2. Cavity occupancy

We inspected all natural cavities  $\geq 8$  cm deep, regardless of their height. We inspected cavities using pin-hole video cameras mounted on the 15-m pole or carried up the tree, every 3 weeks throughout the breeding seasons (from 15 September to 15 December) of 2006, 2007, and 2008. Cavities were considered to contain a nest if we saw eggs or chicks. All cavities with any sign of avian use (nest or prospecting) from 2006 to 2008 were also monitored during a reduced field season throughout October and November 2009. Some potential cavities were above 15 m on trees unsafe to climb, and thus could not be accessed with video

cameras. We watched each of these potential cavities for a total of 2–6 h each breeding season to determine evidence of nesting (adults seen feeding chicks or spending sufficient time in the cavity to be incubating eggs). We searched for new cavities during five person-hours in each plot at the beginning of each breeding season, then monitored new cavities along with the old cavities.

### 2.2.3. Resource supplementation

We added nest boxes in a before–after–control–impact design to examine how increasing cavity supply affected the nesting density of cavity-nesting birds. All eight plots were monitored without nest boxes throughout the first breeding season in 2006. In June 2007, 3 months before the second breeding season, two plots in primary forest and two plots in logged forest were selected at random for nest-box addition. To each of these treatment plots, we added 15 wooden nest boxes 20 m apart in a 3 × 5 grid. The boxes were 10 × 12 cm in entrance diameter, 60 cm deep from the entrance to the floor, and were placed 8 m high on the southeast side of live trees where they would be in the shade during the hottest part of the day. Box dimensions were chosen to replicate the dimensions of: (1) natural cavities used by vinaceous parrots (*Amazona vinacea*), a globally endangered secondary cavity-nester that breeds in our study area (Bodrati et al., 2010; Cockle et al., 2007) and (2) nest boxes selected by planalto woodcreepers (*Dendrocopates platyrostris*) in a pilot study (Cockle and Bodrati, 2009). We placed 5 cm of sawdust in the bottom of each box to simulate the conditions of natural cavities. All boxes were monitored using pole-mounted video cameras every 3 weeks through the breeding seasons of 2007, 2008 and 2009, in the same way that natural cavities were monitored.

## 2.3. Data analyses

All analyses were conducted using R version 2.9.2 (R Development Core Team, 2009).

### 2.3.1. Cavity availability

We used univariate *t* tests or Wilcoxon rank sum tests (where data were not normally distributed) to compare the basal area, density of large trees ( $\geq 60$  cm dbh), and density of cavities between primary and logged forest. We used the glm package in R to build a generalized linear model (GLM) with a poisson error structure and a log link function to determine how the availability of natural nest sites (response variable) was related to basal area (explanatory variable). Poisson models are appropriate when the response variable is a count. To determine how well the model fit the data, we calculated the log-likelihood ratio  $R^2$  analog where

$$R^2 = 1 - \frac{\log\text{-Likelihood}_{\text{Model}}}{\log\text{-Likelihood}_{\text{Null}}}$$

and  $\log\text{-Likelihood}_{\text{Null}}$  is the log-likelihood of the intercept-only model.

### 2.3.2. Resource supplementation

To determine how adding nest-boxes affected the breeding density of cavity-nesting birds we used the lmer package to build four candidate general linear mixed effects models (GLMM), to be compared using an information theoretic approach (Burnham and Anderson, 2002). We specified a poisson error structure and a log link for all models. Each candidate model included number of nests as the response variable and plot as a random effect. Fixed effects were the number of natural cavities and the treatment (box treatment or control). Including plot as a random effect accounted for the repeated observations made over time at the same locations. For each model in the suite of four we calculated Akaike's Informa-

tion Criterion corrected for small sample sizes (AICc), Akaike weight (*w*; Burnham and Anderson, 2002), and the log-likelihood ratio  $R^2$  analog. To evaluate the strength of support for each model, we compared the models based on  $\Delta\text{AICc}$  and Akaike weights (Burnham and Anderson, 2002). We used model averaging to calculate the average parameter estimates based on all models in which the parameter appeared, weighted by their Akaike weights. We used a *z* test for each parameter to determine whether its 95% confidence interval included zero (R Development Core Team, 2009). To improve the fit of other parameters we excluded year from the models to be compared, because preliminary analyses showed that: (1) including year as a random effect did not improve model fit and (2) the number of nests did not change over the study period at control sites ( $\beta_{\text{year}} = -0.08$ ,  $\text{SE} = 0.30$ ,  $P = 0.78$ , based on a GLMM including year as a fixed effect [ $\text{AICc} = 19.03$ ] that did not perform better than an intercept-only model [ $\text{AICc} = 16.03$ ]).

## 3. Results

### 3.1. Cavity availability

We identified and monitored 97 potential cavities on 8 ha. We were able to visually inspect and measure 84 of these cavities. Of the 84 cavities measured, only 16 (19%) were suitable for cavity-nesting birds ( $\geq 13$  cm deep and  $\geq 2.5$  m high) and 68 (81%) were unsuitable. Two of the 97 cavities could not be measured but were known to be suitable because birds nested in them. The remaining 11 cavities could not be inspected and no bird was ever seen entering them.

Primary forest had twice the basal area of logged forest and three times the density of trees  $\geq 60$  cm dbh (Table 1). In the 8 ha of forest, suitable cavities were found in 0.4% of the 728 trees 20–34 cm in dbh, 1.6% of the 428 trees 35–59 cm in dbh, 2.8% of the 144 trees 60–99 cm in dbh, and 20% of the 20 trees  $\geq 100$  cm in dbh. The abundance of cavities suitable for birds increased with increasing basal area (log-likelihood ratio  $R^2 = 0.41$ ;  $\beta_{\text{BasalArea}} = 0.13$ ,  $\text{SE} = 0.04$ ,  $z = 3.14$ ; Fig. 1), with at least nine times as many suitable cavities/ha in primary forest as in logged forest (Table 1).

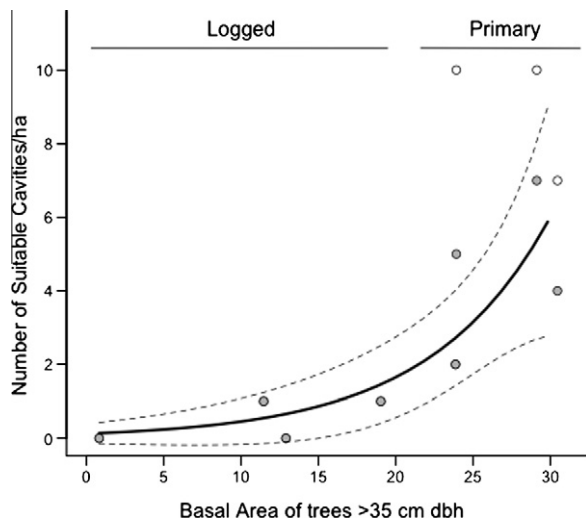
### 3.2. Cavity occupancy

Each year, nesting birds occupied 25% of the natural cavities we considered suitable and 63% of the suitable cavities in trees  $\geq 60$  cm dbh. None of the ten cavities we considered suitable in trees  $< 60$  cm dbh were used. Only one natural cavity was occupied in logged forest, and only in one of the 4 years, on a plot with nest boxes; in contrast, five cavities over 4 years were used for a total of 17 nests in primary forest, giving an occupancy rate of 17/20 or 85% for the five used cavities in primary forest. The natural cavities used were among the deepest in the plots, with a mean depth of  $66 \pm 13$  cm ( $n = 5$ ), compared to  $36 \pm 7$  cm ( $n = 13$ ) for cavities considered suitable but unused. Four of the five cavities 51–100 cm deep were occupied (all in primary forest), while only one of the 12 cavities 13–50 cm deep was occupied (in logged forest), and only in 2007, by the smallest bird (the olivaceous woodcreeper; *Sittasomus griseicapillus*; 13 g). Nine species were found nesting in natural cavities in primary forest plots: streaked flycatcher (*Myiodynastes maculatus*; 44 g), ferruginous pygmy-owl (*Glaucidium brasilianum*; 65 g), maroon-bellied parakeet (*Pyrrhura frontalis*; 83 g), red-capped parrot (*Pionopsitta pileata*; 109 g), white-throated woodcreeper (*Xiphocolaptes albicollis*; 120 g), white-eyed parakeet (*Aratinga leucophthalma*; 159 g), scaly-headed parrot (*Pionus maximiliani*, 260 g), chestnut-eared aracari (*Pteroglossus castanotis*; 220 g) and red-breasted toucan (*Ramphastos dicolorus*;

**Table 1**  
Mean ± SE and univariate statistical tests (*t* test and Wilcoxon rank sum test with continuity correction) for basal area, density of medium- and large trees, and density of cavities suitable for nesting birds in four primary and four logged Atlantic forest plots (1 ha each) in Misiones, Argentina.

	Primary forest	Logged forest	Test statistic	<i>P</i>
Basal area (m <sup>2</sup> /ha)	26.8 ± 1.7	11.1 ± 3.8	<i>t</i> = 3.79	0.018
Density of trees ≥ 60 cm dbh (trees/ha)	29.8 ± 2.0	8.8 ± 4.4	<i>t</i> = 4.32	0.011
Density of suitable cavities (cavities/ha) <sup>a</sup>	4.5 ± 1.04	0.50 ± 0.29	<i>W</i> = 16	0.028

<sup>a</sup> If the 11 inaccessible potential cavities are included (probably an overestimate of total cavity availability), the number of suitable cavities/ha rises to 7.3 ± 1.9 in primary forest but remains 0.50 ± 0.29 in logged forest.



**Fig. 1.** Density of cavities suitable for secondary cavity-nesting birds (≥13 cm deep, ≥2.5 m high on the tree) as a function of basal area of medium-sized and large trees (≥35 cm diameter at breast height). Filled circles show the total number of suitable cavities on each plot in logged and primary forest. Empty circles also include cavities that could not be accessed and may have been suitable (these were only present in primary forest and were not included in any models). The solid black line shows the predicted values of the generalized linear model of suitable cavities as a function of basal area. The broken lines show the 95% confidence interval on the predicted values. Log-likelihood ratio  $R^2 = 0.41$ ,  $\beta_{\text{BasalArea}} = 0.13$ ,  $SE = 0.04$ ,  $z = 3.14$ .

400 g). Only the olivaceous woodcreeper nested in a natural cavity in logged forest. Reuse of cavities occurred both within and between species. Four of the six used cavities were occupied by more than one species.

### 3.3. Resource supplementation

Each year, cavity-nesting birds occupied 1 or 2 of the 15 nest boxes in each treatment plot. Nest density for cavity-nesting birds was best predicted by models that included both the number of natural cavities and the experimental treatment (nest-box addition) as fixed effects (Table 2). Nest density increased with the number of natural cavities and the experimental provision of nest boxes (Table 3, Fig 2). The model that included an interaction between the number of natural cavities and the experimental treat-

**Table 2**  
Ranking of generalized linear mixed models predicting the number of active nests on 1-ha plots in the Atlantic forest, Argentina. Plot was a random effect in all models. *n* = sample size (number of plot × year combinations), *k* = number of parameters,  $-2 LL = -2 \times \log\text{-likelihood}$ , AICc = Akaike's Information Criterion corrected for small sample size,  $\Delta AICc$  = difference in AICc between this model and the minimum AICc model,  $w_i$  = Akaike weight.

Model	<i>k</i>	<i>n</i>	$-2 LL$	AICc	$\Delta AICc$	$w_i$	$R^2$
Box + natural cavities	4	32	10.52	20.00	0	0.55	0.61
Box + natural cavities + box × natural cavities	5	32	8.178	20.49	0.49	0.43	0.70
Box	3	32	20.34	27.20	7.20	0.02	0.25
Natural cavities	3	32	23.54	30.40	10.40	0.00	0.14

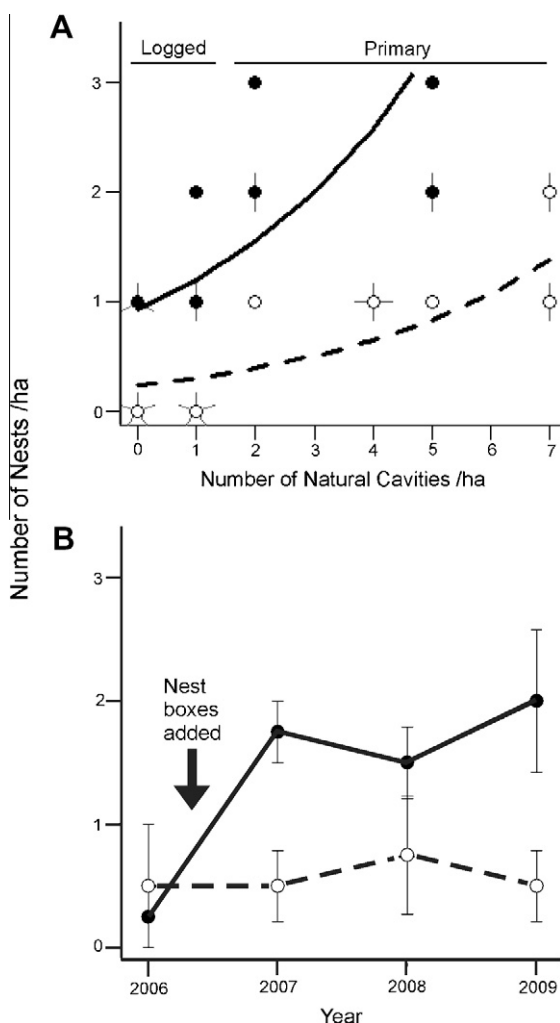
**Table 3**  
Model-averaged parameter estimates for models predicting the number of nests on 1-ha plots in the Atlantic forest, Argentina. *z* = parameter estimate/SE. Parameters where  $1.96 < |z|$  have 95% confidence intervals that do not include 0 (in bold). Higher nest density was associated with a higher number of natural cavities and the addition of nest boxes, but not an interaction between these two variables.

Parameter	Estimate	SE	<i>z</i>
<b>Box</b>	<b>1.81</b>	<b>0.58</b>	<b>3.13</b>
<b>Natural cavities</b>	<b>0.31</b>	<b>0.10</b>	<b>3.11</b>
Box × natural cavities	−0.25	0.17	−1.48

ment (box addition) had a comparable Akaike weight to the top model and the interaction term did not have a significant slope (Table 3). Therefore, we conclude there was a similar positive effect of adding nest boxes on breeding densities regardless of the number of natural cavities in the plot. Nest boxes in both primary and logged forest were occupied by white-throated woodcreeper and planalto woodcreeper (*D. platyrostris*; 63 g) but not parrots, owls or toucans. Other nest boxes were used by snakes, small marsupials, wasps and bees, while many remained unoccupied. On average, there were 1 nests/ha in primary forest plots without nest boxes, 2.3 nests/ha in primary forest plots with nest boxes, 0 nests/ha in logged forest plots without nest boxes, and 1.2 nests/ha in logged forest plots with nest boxes. Five of 60 boxes erected in 2007 were no longer useable in 2009 (four because the tree fell and one because the box rotted and fell from the tree).

## 4. Discussion

Of the potential cavities we identified from the ground, 81% were unsuitable for nesting birds. Based on ground-surveys, we previously estimated 16.8 potential cavities/ha in primary forest and 7.5/ha in logged forest (Cockle et al., 2008); however, most of those potential cavities were unsuitable for birds, and more realistic estimates of cavity availability are 4.5/ha in primary forest and 0.5/ha in logged forest. Koch (2008) suggests that ground-surveys without cavity inspection may be poor indicators of absolute cavity abundance, but may be sufficient to compare the relative abundance of cavities between sites within a forest type. However, misclassification rates are likely to vary widely between forest types or between stands of different ages. Since most studies estimate cavity abundance through ground-based surveys (e.g. Bai et al., 2003; Boyle et al., 2008; Zheng et al., 2009), we advise researchers to esti-



**Fig. 2.** (A) Sunflower plot showing the number of nests in each 1-ha plot as a function of the number of natural cavities in the plot and the presence (black dots) or absence (white dots) of nest boxes, with values of the top model predicting the number of nests/ha from the number of natural cavities in the presence (solid line) and absence (broken line) of nest boxes. The lines for predicted nest density in primary and logged forest are not parallel because we used a log link function which creates non-linearities when plotted on an absolute scale. Lines radiating from a dot indicate the number of observations at that value (i.e., accounting for hidden observations). (B) Mean number of nests in four treatment plots (two in primary and two in logged forest) where nest boxes were added (black dots with solid line) and four control plots where nest boxes were not added (white dots with broken line) over the 4 years of the study in the Atlantic forest, Argentina. Bars indicate standard error.

mate classification accuracy and be cautious when comparing cavity abundance across continents, forest types, and latitudes. Like us, [Politi et al. \(2010\)](#) inspected cavities and based their criteria for cavity suitability on previous studies of cavities used by birds. Their estimates of cavity availability for subtropical piedmont forest in Argentina (4.12 cavities/ha in mature forest and 0.51/ha in recently logged forest) are similar to our estimates for the Atlantic forest.

Although tropical moist forests are proposed to harbor abundant tree cavities ([Boyle et al., 2008](#); [Brightsmith, 2005a](#)), the density of active nests increased in our study when we added medium-sized nest boxes to the midstory, suggesting that populations of some cavity-nesting birds may be nest-site limited even in primary forest. Our experimental results are consistent with behavioral evidence that birds fight over cavities in tropical rainforest ([Heinsohn and Legge, 2003](#); [Renton, 2004](#)) and evidence that

the density of suitable cavities may be considerably lower than the density of cavity-nesting birds, preventing some individuals from breeding ([Marsden and Pilgrim, 2003](#)). Nevertheless, birds occupied only ~25% of the natural cavities we considered suitable. Some cavities may remain unoccupied because birds choose to forego breeding in a given year rather than nesting in a low-quality cavity where the risk of failure may be high. Other cavities may remain unoccupied because they are too small or low for the larger bird species ([Whitford and Williams, 2002](#)). In the present study we used a cutoff depth of 13 cm to consider a cavity “suitable” for nesting birds, but, in a parallel study outside of these study plots, 15 species of large birds (>60 g) used cavities with mean  $\pm$  SE depth of  $68 \pm 8$  cm ([Cockle et al., 2010](#)). Unfortunately, only limited anecdotal information is available regarding species-specific cavity requirements in the Atlantic forest; species-level studies of nest-site selection and quality are still needed.

There are two important caveats to our interpretation that birds are nest-site limited in primary Atlantic forest. First, little primary Atlantic forest remains, so nest sites could be limiting in remnant forest without having been limiting when the forest was large and intact. If birds nest inside primary forest but forage in an alternate habitat, nest-site limitation in remnant primary forest could be caused by an ample supply of food and diminished supply of cavities in the alternate habitat ([Marsden and Pilgrim, 2003](#)). Testing cavity-limitation in large tracts of primary forest is no longer possible in the Atlantic forest, but remains an important area for research in more intact regions of other tropical and subtropical forests, such as the Amazon. Second, we know little about the demography of Atlantic forest birds so it is not clear whether limitation of nest density translates into population limitation. An increase in nest density on plots with nest boxes could be attributed to nesting by subordinate individuals that would not otherwise have nested, or to immigration of birds from other areas. However, by adding nest boxes after clutches had been initiated in natural cavities, [Holt and Martin \(1997\)](#) showed that increases in nesting density on box-addition plots in logged temperate forest in Canada were best explained by the initiation of nests by individuals that otherwise would have been non-breeding floaters. Nevertheless, although adding nest sites led to an increase in nest density in our study, population size may not necessarily increase if, for example, a lower proportion of individuals survive.

The paucity of large trees, cavities, and nests in logged forest suggests that conventional tropical logging has a major impact on the quality of habitat for cavity-nesting birds. We did not study cavity availability on logged plots prior to logging, and the logged forest could have differed from the primary forest in other ways. However, we did attempt to control for site effects such as slope and forest type, and the most parsimonious explanation for our results is that logging reduces the supply of tree cavities. Although logged forest had half the basal area of primary forest, it had nine times fewer cavities and 17 times fewer nests. The conventional practice of harvesting the largest trees may have a strong negative effect on the number of cavities and nests. However, we found no significant interaction between nest-box addition and the availability of natural cavities, and thus adding artificial cavities did not raise breeding density in logged forest plots to the level of primary forest plots, suggesting that other factors may also limit breeding density in logged forest, or that nest boxes were unsuitable for most species and territoriality limited the density of woodcreepers once nest-site limitation was alleviated. We know of only three other studies to examine the effects of conventional selective logging on cavity supply in tropical or subtropical forests. Consistent with our results, [Pattanavibool and Edge \(1996\)](#), [Marsden and Pilgrim \(2003\)](#), and [Politi et al. \(2010\)](#) found reduced cavity densities in selectively logged stands in Thailand, Papua New Guinea, and western Argentina, respectively. Our study appears

to be the first experiment to show how reduced cavity availability in logged tropical forest can limit breeding density of cavity-nesting birds. However, longer term experiments over larger geographical areas would be needed to determine the extent to which a limited supply of cavities in tropical and subtropical forests affects population size and community structure of cavity-nesting birds.

Conservation strategies for tropical and subtropical forest birds should aim to retain high quality natural tree cavities in primary forest, logged forest and agricultural landscapes. Our results support the conclusion of Tabarelli et al. (2010) that old-growth Atlantic forest patches are crucial for retaining native species diversity, and we stress the importance of protecting primary and mature Atlantic forest within strict land reserves. In production landscapes, the supply of cavities should be sufficient to maintain viable populations of all native cavity-nesting species, including large-bodied species that require the largest cavities, and subordinate species that can be lost from the community if cavity supply is low (Aitken and Martin, 2008). Our work suggests that cavities can be maintained primarily through the conservation of large trees (in the Atlantic forest,  $\geq 100$  cm dbh), and some medium-sized trees for recruitment (Cockle et al., 2010). In contrast, current forestry policies in Misiones impose minimum diameters on harvested trees, encouraging landowners to harvest the trees most likely to provide nest sites for secondary cavity-nesters. Unfortunately, even reduced impact logging (Putz et al., 2008) can lead to reductions in the abundance of cavity-nesting birds, and regulations are needed to improve conservation of large trees in such operations (Felton et al., 2008). We recommend limiting the maximum diameter of trees for harvest and stipulating minimum densities of large trees to retain for wildlife. We believe that education of forestry workers and landowners, and economic incentives for good forest stewardship, can help improve forestry practices and generate a sustainable native forest industry in Argentina. Given the extremely high levels of species richness and endemism in the Atlantic forest, and the key role of many cavity-nesters as dispersers of tree seeds, efforts to conserve these birds are likely to have a global impact on biodiversity conservation (Cardoso da Silva and Tabarelli, 2000; Metzger, 2000; Myers et al., 2000). International conservation organizations and agencies certifying sustainable forest products should play key roles in promoting this global biodiversity initiative.

## Acknowledgments

Nest boxes were installed by A. Bodrati, N. Fariña, J.M. Segovia, N.C. Ramón and many volunteers from the Carrera de Guardaparques Provinciales de Misiones. They and A.R. Norris, E. Jordan, A. Fernández, and M. Debarba also helped install plots and monitor the natural cavities and nest boxes. D.W. Cockle built and maintained the video camera systems. Funding was provided by Rufford Small Grants for Nature Conservation, Columbus Zoo and Aquarium Conservation Fund, Oregon Zoo Future for Wildlife Program, Charles A. and Anne Morrow Lindbergh Foundation, British Ornithologists' Union, Cleveland Zoo, Explorers' Club, Aves Argentinas/BirdLife International, Natural Sciences and Engineering Research Council of Canada (Canada Graduate Scholarship to K.L.C., Discovery Grant to K.M., and Postdoctoral Fellowship to M.C.D.), Killam Foundation, and Donald S. McPhee and Namkoong Family Fellowships (University of British Columbia). Equipment was loaned or donated by the Area de Manejo Integral de la Reserva de la Biósfera Yaboty, Environment Canada, RF-links and Idea Wild. We thank M. and T. Debarba and their families for allowing us to install and monitor two plots in their forest, and for accommodation and friendship over the 4 years of the study. The study and manuscript benefited from comments by K. Wiebe, P. Marshall,

R. Elner, D. Irwin, A. Koch, A.R. Norris and A. Edworthy, and reviews by J. Walters and an anonymous referee. The Ministerio de Ecología, RNR y Turismo (Province of Misiones) granted permission for fieldwork.

## References

- Aitken, K.E.H., 2007. Resource availability and limitation for a cavity-nesting community in mature conifer forests and aspen groves in interior British Columbia. PhD Thesis. University of British Columbia, Vancouver, Canada.
- Aitken, K.E.H., Martin, K., 2008. Resource selection plasticity and community responses to experimental reduction of a critical resource. *Ecology* 89, 971–980.
- Asner, G.P., Rudel, T.K., Aide, T.M., Defries, R., Emerson, R., 2009. A contemporary assessment of change in humid tropical forests. *Conserv. Biol.* 23, 1386–1395.
- Bai, M., Wichmann, F., Mühlenberg, M., 2003. The abundance of tree holes and their utilization by hole-nesting birds in a primeval boreal forest of Mongolia. *Acta Ornithol.* 38, 95–102.
- Bodrati, A., Cockle, K., Segovia, J.M., Roesler, I., Areta, J.I., Jordan, E., 2010. La avifauna del Parque Provincial Cruce Caballero, Provincia de Misiones, Argentina. *Cotinga* 32.
- Boyle, W.A., Ganong, C.N., Clark, D.B., Hast, M.A., 2008. Density, distribution, and attributes of tree cavities in an old-growth tropical rain forest. *Biotropica* 40, 241–245.
- Brawn, J.D., Balda, R.P., 1988. Population biology of cavity nesters in northern Arizona: do nest sites limit breeding densities? *Condor* 90, 61–71.
- Brightsmith, D.J., 2005a. Competition, predation and nest niche shifts among tropical cavity nesters: ecological evidence. *J. Avian Biol.* 36, 74–83.
- Brightsmith, D.J., 2005b. Parrot nesting in southeastern Peru: seasonal patterns and keystone trees. *Wilson Bull.* 117, 296–305.
- Burnham, K.P., Anderson, D.R., 2002. Model selection and multi-model inference: a practical information-theoretic approach. <<http://www.mylibrary.com>> (accessed 17.03.10).
- Cabrera, A.L. 1976. Enciclopedia Argentina de agricultura y jardinería. Fascículo I. Regiones fitogeográficas Argentinas. second ed., vol 2. Editorial Acme S.A.C.I., Buenos Aires, Argentina.
- Cardoso da Silva, J.M., Tabarelli, M., 2000. Tree species impoverishment and the future flora of the Atlantic forest of northeast Brazil. *Nature* 404, 72–73.
- Cockle, K.L., Bodrati, A.A., 2009. Nesting of the Planalto Woodcreeper (*Dendrocolaptes platyrostris*). *Wilson J. Ornithol.* 121, 789–795.
- Cockle, K., Capuzzi, G., Bodrati, A., Clay, R., del Castillo, H., Velázquez, M., Areta, J.I., Fariña, N., Fariña, R., 2007. Distribution, abundance, and conservation of Vinaceous Amazons (*Amazona vinacea*) in Argentina and Paraguay. *J. Field Ornithol.* 78, 21–39.
- Cockle, K., Martin, K., Wiebe, K., 2008. Availability of cavities for nesting birds in the Atlantic forest, Argentina. *Ornitol. Neotrop.* 19 (suppl.), 269–278.
- Cockle, K., Martin, K., Wiebe, K., 2010. Selection of nest trees by cavity-nesting birds in the Neotropical Atlantic forest. *Biotropica*, in press. doi: 10.1111/j.1744-7429.2010.00661.x (accepted 08.04.10).
- Cornelius, C., 2006. Genetic and demographic consequences of human-driven landscape changes on bird populations: the case of *Aphrastura spinicauda* (Furnariidae) in the temperate rainforest of South America. PhD Thesis. University of Missouri-St. Louis, Saint Louis, Missouri, USA.
- Cornelius, C., Cockle, K., Politi, N., Berkunsky, I., Sandoval, L., Ojeda, V., Rivera, L., Hunter Jr., M., Martin, K., 2008. Cavity-nesting birds in Neotropical forests: cavities as a potentially limiting resource. *Ornitol. Neotrop.* 19 (suppl.), 253–268.
- Felton, A., Wood, J., Felton, A.M., Hennessey, B., Lindenmayer, D.B., 2008. Bird community responses to reduced-impact logging in a certified forestry concession in lowland Bolivia. *Biol. Conserv.* 141, 545–555.
- Gerhardt, R.P., 2004. Cavity nesting in raptors of Tikal National Park and vicinity, Petén, Guatemala. *Ornitol. Neotrop.* 15 (suppl.), 477–483.
- Gibbs, J.P., Hunter Jr., M.L., Melvin, S.M., 1993. Snag availability and communities of cavity nesting birds in tropical versus temperate forests. *Biotropica* 25, 236–241.
- Heinsohn, R., Legge, S., 2003. Breeding biology of the reverse-dichromatic, cooperative parrot *Electus roratus*. *J. Zool. (Lond.)* 259, 197–208.
- Heinsohn, R., Legge, S., Endler, J.A., 2005. Extreme reversed sexual dichromatism in a bird without sex role reversal. *Science* 309, 617–619.
- Holbrook, K., Loiselle, B., 2009. Dispersal in a Neotropical tree, *Virola flexuosa* (Myristicaceae): does hunting of large vertebrates limit seed removal? *Ecology* 90, 1449–1455.
- Holt, R.F., Martin, K., 1997. Landscape modification and patch selection: the demography of two secondary cavity nesters colonizing clearcuts. *Auk* 114, 443–455.
- Howe, H.F., 1981. Dispersal of a Neotropical nutmeg (*Virola sebifera*) by birds. *Auk* 98, 88–98.
- Johns, A.D., 1992. Vertebrate responses to selective logging: implications for the design of logging systems. *Philos. Trans. Roy. Soc. Lond. B Biol. Sci.* 335, 437–442.
- Kirika, J.M., Farwig, N., Böhning-Gaese, K., 2008. Effects of local disturbance of tropical forests on frugivores and seed removal of a small-seeded afro-tropical tree. *Conserv. Biol.* 22, 318–328.
- Koch, A.J., 2008. Errors associated with two methods of assessing tree hollow occurrence and abundance in *Eucalyptus obliqua* forest, Tasmania. *For. Ecol. Manage.* 255, 674–685.

- Lammertink, M., Prawiradilaga, D.M., Setiorini, U., Naing, T.Z., Duckworth, J.W., Menken, S.B.J., 2009. Global population decline of the Great Slaty Woodpecker (*Mulleripicus pulverulentus*). *Biol. Conserv.* 142, 166–179.
- Marsden, S.J., Pilgrim, J.D., 2003. Factors influencing the abundance of parrots and hornbills in pristine and disturbed forests on New Britain, PNG. *Ibis* 145, 45–53.
- Metzger, J.P., 2000. Tree functional group richness and landscape structure in a Brazilian tropical fragmented landscape. *Ecol. Appl.* 10, 1147–1161.
- Myers, N., Mittermeier, R.A., Mittermeier, C.G., Fonseca, G.A.B., Kent, J., 2000. Biodiversity hotspots for conservation priorities. *Nature* 403, 853–858.
- Negrelle, R.R.B., 2002. The Atlantic forest in the Volta Velha Reserve: a tropical rain forest site outside the tropics. *Biodivers. Conserv.* 11, 887–919.
- Newton, I., 1994. The role of nest sites in limiting the numbers of hole-nesting birds: a review. *Biol. Conserv.* 70, 265–276.
- Newton, I., 1998. *Population Limitation in Birds*. Academic Press, San Diego, California, USA.
- Nichols, E., Larsen, T., Spector, S., Davis, A.L., Escobar, F., Favila, M., Vulinac, K., The Scarabaeniae Research Network, 2007. Global dung beetle response to tropical forest modification and fragmentation: a quantitative literature review and meta-analysis. *Biol. Conserv.* 137, 1–19.
- Oliveira-Filho, A.T., Fontes, M.A.L., 2000. Patterns of floristic differentiation among Atlantic forests in southeastern Brazil and the influence of climate. *Biotropica* 32, 793–810.
- Pattanavibool, A., Edge, W.D., 1996. Single-tree selection silviculture affects cavity resources in mixed deciduous forests in Thailand. *J. Wildlife Manage.* 60, 67–73.
- Politi, N., Hunter Jr., M., Rivera, L., 2009. Nest selection by cavity-nesting birds in subtropical montane forests of the Andes: implications for sustainable forest management. *Biotropica* 41, 354–360.
- Politi, N., Hunter Jr., M., Rivera, L., 2010. Availability of cavities for avian cavity nesters in selectively logged subtropical montane forests of the Andes. *For. Ecol. Manage.* 260, 893–906.
- Putz, F.E., Blate, G.M., Redford, K.H., Fimbel, R., Robinson, J., 2001. Tropical forest management and conservation of biodiversity: an overview. *Conserv. Biol.* 15, 7–20.
- Putz, F.E., Sist, P., Fredricksen, T., Dykstra, D., 2008. Reduced-impact logging: challenges and opportunities. *For. Ecol. Manage.* 256, 1427–1433.
- R Development Core Team, 2009. *R: a Language and Environment for Statistical Computing*. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. ISBN 3-900051-07-0. <<http://www.R-project.org>> (accessed 07.03.10).
- Renton, K., 2004. Agonistic interactions of nesting and non-breeding macaws. *Condor* 106, 354–362.
- Ribeiro, M.C., Metzger, J.P., Camargo Martensen, A., Ponzoni, F.J., Hirota, M.M., 2009. The Brazilian Atlantic Forest: how much is left, and how is the remaining forest distributed? Implications for conservation. *Biol. Conserv.* 142, 1141–1153.
- Sethi, P., Howe, H.F., 2009. Recruitment of hornbill-dispersed trees in hunted and logged forests of the Indian Eastern Himalaya. *Conserv. Biol.* 23, 710–718.
- Tabarelli, M., Aguiar, A.V., Ribeiro, M.C., Metzger, J.P., Peres, C.A., 2010. Prospects for biodiversity conservation in the Atlantic forest: lessons from aging human-modified landscapes. *Biol. Conserv.* 143, 2328–2340.
- Waters, J.R., Noon, B.R., Verner, J., 1990. Lack of nest site limitation in a cavity-nesting bird community. *J. Wildlife Manage.* 54, 239–245.
- Wells, K., Kalko, E.K.V., Lakim, M.B., Pfeiffer, M., 2007. Effects of rain forest logging on species richness and assemblage composition of small mammals in Southeast Asia. *J. Biogeogr.* 34, 1087–1099.
- Whitford, K.R., Williams, M.R., 2002. Hollows in jarrah (*Eucalyptus marginata*) and marri (*Corymbia calophylla*) trees. II. Selecting trees to retain for hollow dependent fauna. *For. Ecol. Manage.* 160, 215–232.
- Zheng, Z., Zhang, S., Yang, G., Tang, Y., Baskin, J., Baskin, C., Yang, L., 2009. Abundance and distribution of cavity trees in an old-growth subtropical montane evergreen broadleaved forest. *Can. J. For. Res.* 39, 2234–2245.



# **La abundancia de huecos en árboles limita la densidad de nidos de aves en la selva Atlántica\***

Kristina L Cockle, Kathy Martin, Mark C Drever

\*Versión en castellano de:

*Cockle, KL, K Martin, MC Drever. 2010. Supply of tree-holes limits nest density of cavity-nesting birds in primary and logged subtropical Atlantic forest. Biological Conservation 143: 2851-2857.*

Contacto: kristinacockle@gmail.com. Proyecto Selva de Pino Paraná, Vélez Sarsfield y San Jurjo S/N, San Pedro, Misiones, Argentina, 3352.

---

## **RECOMENDACION DE MANEJO**

### **Estipular que los operadores forestales mantengan una densidad mínima de árboles grandes vivos para la fauna silvestre**

---

#### RESUMEN

Ha sido propuesto que los huecos en los árboles limitan las poblaciones y estructuran las comunidades de aves que anidan en huecos. Aunque la mayor diversidad de aves que anidan en huecos se encuentra en selvas húmedas del trópico y subtropical, se sabe poco sobre cómo la tala de madera en el trópico afecta la abundancia de los huecos y de las aves que anidan en ellos. Comparamos la abundancia de los huecos y los nidos en huecos entre selva Atlántica primaria y selva donde se había sacado parte de la madera, en Argentina, y realizamos un experimento controlado que medía la densidad de nidos antes y después de agregar cajas de anidación, el primero de su tipo en selva tropical o subtropical, para determinar si los sitios para anidar limitan la densidad reproductiva de las aves. Inspeccionar visualmente 86 huecos identificados en relevamientos desde el suelo reveló que solamente el 19% eran aptos para la nidificación de las aves, sugiriendo que la abundancia de huecos puede ser sobre-estimado en la literatura sobre selvas tropicales. Huecos aptos fueron encontrados en menos del 1% de 1156 árboles < 60 cm de DAP pero 20% de 20 árboles > 100 cm de DAP. La selva donde se sacó parte de la madera tenía la mitad del área basal de la selva primaria, 1/3 la densidad de árboles grandes, nueve veces menos huecos y 17 veces menos nidos activos. Cuando agregamos cajas nidos, la densidad de nidos aumentó en las parcelas de tratamiento pero no en las parcelas de control (sin cajas) tanto en selva primaria como en selva donde se había extraído madera, sugiriendo que la cantidad de huecos puede limitar la densidad de nidos aún en selva relativamente prístina. Este experimento es el primero en demostrar cómo la cantidad reducida de huecos en selva donde se sacó madera puede limitar la densidad de nidos de las aves. Iniciativas internacionales como la certificación de bosques deberían promover estrategias de producción que conserven árboles grandes y vivos con huecos.

---

## 1. Introducción

Las aves adoptadores de huecos requieren huecos existentes en árboles para su reproducción, y como resultado sus poblaciones pueden ser limitadas por la cantidad de estos huecos disponibles (Newton, 1994, 1998). La diversidad de las aves que anidan en huecos llega a su pico en selvas tropicales y subtropicales (ahora en adelante selvas tropicales); sin embargo, sabemos poco sobre la disponibilidad de huecos en estos bosques (Cornelius et al., 2008; Gibbs et al., 1993). Hay evidencia de que las poblaciones de aves adoptadores de huecos son limitadas por la cantidad de huecos disponibles en bosques templados bajo manejo forestal, donde experimentos de adición de cajas nidos han generado aumentos en la densidad de nidos y tamaño de población de las aves (Brawn y Balda, 1988; Cornelius, 2006; Holt y Martin, 1997; Newton, 1994). En contraste, hay controversia sobre si los huecos son limitantes en bosques templados maduros (Aitken, 2007; Aitken y Martin, 2008; Brawn y Balda, 1988; Waters et al., 1990) y solo evidencia circunstancial y conflictiva de bosques tropicales (Boyle et al., 2008; Brightsmith, 2005a; Gerhardt, 2004; Heinsohn et al., 2005; Zheng et al., 2009). En selva tropical primaria del Amazonas, 83 de 94 huecos aparentemente aptos (huecos de por lo menos 4 cm de profundidad vertical y 7 cm de profundidad horizontal) por debajo de 15 m de altura, estaban vacíos, y las aves adoptadoras ocuparon solamente uno de estos huecos, por lo cual Brightsmith (2005a) concluye que los sitios para anidar podrían no ser limitados bajo condiciones naturales.

La cantidad de huecos disponibles para la nidificación de las aves podría ser reducida por la tala selectiva convencional de la madera en selvas tropicales. La tala selectiva actualmente afecta 20% de las selvas tropicales (Asner et al., 2009) y es una de las pocas actividades económicas que retiene gran parte de la cobertura y diversidad de las selvas nativas (Johns, 1992; Nichols et al., 2007; Putz et al., 2001; Wells et al., 2007). Sin embargo, la tala selectiva en selvas tropicales apunta desproporcionalmente a los grandes árboles, árboles que son los más probables de tener huecos aptos para las aves nidificantes (Brightsmith, 2005b; Cockle et al., 2010; Felton et

al., 2008; Lammertink et al., 2009; Politi et al., 2009). Felton et al. (2008) especuló que las bajas densidades de Halcón Montés Chico (*Micrastur ruficollis*) en bosque subtropical expuesto a la tala selectiva podría explicarse por la falta de huecos aptos para anidar. Marsden y Pilgrim (2003) reportaron 10-20 loros y caláos para cada hueco-nido en selva tropical de Guinea Nueva Papua; la selva expuesta a la tala selectiva tenía menos huecos potenciales para nidos pero similares abundancias de loros y caláos comparando con selva primaria. Politi et al. (2010) demostraron que los huecos aptos para anidar eran 2-8 veces más abundantes en bosque maduro que en bosque donde se había sacado madera, en los Andes subtropicales de la Argentina. Entonces la evidencia sugiere que la tala convencional de los árboles puede reducir la disponibilidad de huecos y podría tener un impacto negativo en las poblaciones de las aves si es que son limitadas por la cantidad de huecos.

Muchas aves que anidan en huecos tienen un rol clave en las comunidades de la selva tropical, como dispersores de semillas de árboles (Cardoso da Silva y Tabarelli, 2000; Howe, 1981). La pérdida de estas aves puede generar una reducción en la dispersión de semillas, deprimiendo la regeneración de los árboles y reduciendo el valor económico y de biodiversidad de las selvas (Holbrook y Loiselle, 2009; Kirika et al., 2008; Sethi y Howe, 2009). Para conservar las aves que anidan en huecos y los servicios que ellos proveen en selvas tropicales, es importante entender cómo la tala convencional afecta la disponibilidad de huecos y como los cambios en la disponibilidad de huecos afectan la abundancia de las aves.

Los dos objetivos del presente estudio fueron determinar: (1) cómo la tala convencional afecta la disponibilidad de huecos en la selva Atlántica subtropical de Sudamérica y (2) si la cantidad de sitios para anidar limita la densidad reproductiva de las aves adoptadoras de huecos en la selva primaria o la selva donde se sacó madera. Primero, predecimos que la selva donde se había sacado madera contendría menos huecos que la selva primaria. Segundo, hipotetizamos que si la tala de los árboles inducía a la limitación de sitios para anidar, agregar cajas nidos generaría un aumento en la densidad de nidos en selva donde se había sacado madera pero no en selva primaria. En contraste, si los sitios para anidar

son limitadas generalmente, predecimos que la densidad de nidos aumentaría con la adición de cajas nidos en la selva primaria como también en la selva donde se había sacado madera, con un aumento mayor en el tipo de selva donde había mas limitación de huecos. De 2006 a 2009 determinamos la disponibilidad y ocupación de huecos naturales que ocurrían en los árboles (de ahora en adelante, 'huecos'), y usamos la adición experimental de cajas nidos para determinar cómo agregar sitios para anidar afectaba la densidad de nidos en selva primaria y selva donde se había sacado madera. Pensamos que esto es el primer experimento controlado que testea la limitación de huecos en selva tropical o subtropical.

## 2. Métodos

### 2.1 Area de estudio

Estudiamos los huecos en árboles y las actividades de anidación de las aves que anidan en huecos en selva Atlántica primaria y selva Atlántica donde se había sacado madera en Misiones, Argentina. La selva Atlántica originariamente cubría un área de aproximadamente 1,48 millones de km<sup>2</sup>, desde 3 hasta 31°S por la costa sudeste de Brasil y hacia el centro del continente por Paraguay y la provincia de Misiones en Argentina (Ribeiro et al., 2009). Aunque partes de la selva Atlántica, incluyendo toda la provincia de Misiones, están ubicados al sur del Trópico de Capricornio, la flora y la fisonomía unen estas selvas sureñas con las selvas del norte de la selva Atlántica, y entonces las incluimos bajo la categoría más amplia de selvas tropicales (Negrelle, 2002; Oliveira-Filho y Fontes, 2000). Aproximadamente 87% de la selva Atlántica ya ha sido reemplazado, y la región está entre las prioridades más importantes mundiales para la conservación de la biodiversidad (Myers et al., 2000; Ribeiro et al., 2009; Tabarelli et al., 2010). En contraste con los altos niveles de deforestación en Brasil y Paraguay, aproximadamente 40% de la cobertura de la selva Atlántica original permanece en Argentina, proveyendo importantes oportunidades para la conservación de la biodiversidad en grandes tractos de selva, la mayoría de ellos expuestos a la tala selectiva.

Nuestro área de estudio comprendió selva primaria y selva donde se había sacado madera en Parque Provincial Cruce Caballero y selva donde se había sacado madera en chacras en sus alrededores, en la Sierra Central de Misiones (26°31'S 53°59'W, 600 m a.s.l.). La precipitación anual es 1200-2400 mm distribuidas en todo el año. La vegetación es selva mixta subtropical semidecidua con laurel (Lauraceae), guatambú (*Balfourodendron riedelianum*) y pino Paraná (*Araucaria angustifolia*; Cabrera, 1976). La única selva mixta con laurel, guatambú y pino, en estado primario, que permanece en Argentina cubre 400 ha en el Parque Provincial Cruce Caballero, donde en sus alrededores tiene selvas donde se ha sacado madera y chacras. En el presente estudio, "selva primaria" no tenía ningún registro ni indicación de tala. "Selva donde se sacó madera" tenía una historia de tala convencional repetida que sacó los árboles mayores durante muchos años dejando pequeños claros que ahora son dominados por takuaras (*Merostachys clausenii*, *Chusquea tenella* y *Guadua trinii*) y renovales de árboles. La política forestal en Misiones permite que se cosechan árboles vivos arriba de ~60 cm diámetro a la altura del pecho (DAP; el valor exacto depende de la especie de árbol). Establecimos cuatro parcelas cuadradas de 1 ha en selva primaria y cuatro en selva donde se había sacado madera, todas ellas ubicadas al azar en suelos rojos latisoles con muy poca pendiente (Cockle et al., 2008). Las parcelas estaban dentro de un radio de 5 km una de la otra, por lo menos 100 m distantes entre si y 150 m de áreas sin selva.

### 2.2 Métodos de campo

#### 2.2.1 Disponibilidad de huecos

En cada parcela, medimos el DAP de cada árbol y calculamos el área basal de los árboles  $\geq 35$  cm DAP (de ahora en adelante 'área basal') y la densidad de árboles grandes ( $\geq 60$  cm DAP). Ya que la tala convencional de los árboles remueve los árboles de mayor tamaño, esperabamos que las parcelas donde se sacó madera tendrían menor área basal y densidad de árboles grandes comparadas con las parcelas en selva primaria.

Para determinar la disponibilidad de huecos ubicamos todos los huecos potenciales (apertura aparente con diámetro  $\geq 2$  cm; profundidad

interior desconocida) usando binoculares y accedimos a ellos usando una escalera de 10 m o sogas y arneses. Ya que la profundidad interna y la altura sobre el suelo fueron las dos características más importantes en la selección de huecos por las aves adoptadoras de huecos que anidaron en 45 huecos fuera de nuestras parcelas de 2006 a 2008 (Cockle et al., 2010), medimos la altura de cada hueco en el árbol usando una cinta de medir de 50 m desde el margen inferior de la entrada más baja hasta el suelo, y medimos la profundidad vertical y horizontal interior del hueco usando una cinta de medir. Donde los huecos fueron inaccesibles para usar la escalera o la soga (i.e., eran más altas que la escalera y no estaban ubicados por debajo de una horqueta firme donde se podía colocar la soga), usamos una pequeña cámara de video montada en un poste medidor de 15 m e introducida en el hueco para estimar la profundidad del hueco y medir la altura sobre el suelo.

Consideramos a un hueco como apto para las adoptadoras de huecos si tenía  $\geq 13$  cm de profundidad y estaba a  $\geq 2,5$  m del suelo. Estos representan el menos profundo y el menos alto de los 45 huecos usados por adoptadoras de huecos fuera de las parcelas (Cockle et al., 2010).

### 2.2.2. Ocupación de los huecos

Inspeccionamos todos los huecos naturales  $\geq 8$  cm de profundidad, independientemente de su altura arriba del suelo. Inspeccionamos huecos usando pequeñas cámaras de video montadas en el poste de 15 m o trepando al árbol una persona usando técnicas de escala, cada 3 semanas durante las épocas de nidificación (desde 15 septiembre hasta 15 diciembre) de 2006, 2007, y 2008. Consideramos que un hueco contenía un nido si encontramos huevos o pichones. Todos los huecos con alguna señal de uso por las aves (nido o prospección) entre 2006 a 2008, fueron monitoreados también durante una etapa de campo acotada entre octubre y noviembre de 2009. Algunos huecos potenciales estaban por sobre los 15 m en árboles a los que no se podía acceder, y entonces no pudimos estudiarlos con las cámaras de video. Observamos cada uno de estos huecos potenciales durante un total de 2–6

h cada año para determinar evidencia de nidificación (adultos vistos alimentando a pichones o pasando tiempo suficiente en el hueco para estar incubando huevos). Buscamos nuevos huecos durante 5 h en cada parcela al principio de cada etapa reproductiva, y luego monitoreamos los nuevos huecos junto con los anteriores huecos.

### 2.2.3 Adición de recursos

Agregamos cajas nidos en un diseño BACI (antes-después-control-impacto) para examinar cómo un incremento en la disponibilidad de huecos afectaría la densidad de aves anidadoras en huecos. Las ocho parcelas fueron monitoreadas sin cajas nidos en la primera etapa reproductiva en 2006. En junio de 2007, 3 meses antes de la segunda etapa reproductiva, dos parcelas en selva primaria y dos en selva donde se había sacado madera fueron seleccionadas al azar para agregar cajas nidos. A cada una de estas parcelas de tratamiento, agregamos 15 cajas nidos de madera, espaciadas 20 m entre si en un cuadrulado de 3 x 5. Las cajas tenían entradas de 10 x 12 cm, profundidad de 60 cm desde la entrada hasta el piso de la caja, y fueron colocadas a 8 m de altura en el lado sudeste de árboles vivos donde estarían a la sombra durante las horas más calurosas del día. Las dimensiones de las cajas fueron elegidas para replicar las dimensiones de: (1) huecos naturales usados por loros vinosos (*Amazona vinacea*), una especie adoptadora de huecos globalmente amenazada que anida en nuestra área de estudio (Bodrati et al., 2010; Cockle et al., 2007) y (2) cajas nidos seleccionados por trepadores oscuros (*Dendrocolaptes platyrostris*) en un estudio piloto (Cockle y Bodrati, 2009). Pusimos 5 cm de aserrín en el fondo de cada caja para simular las condiciones de huecos naturales. Todas las cajas fueron monitoreadas usando las cámaras montadas en postes cada 3 semanas durante las etapas reproductivas de 2007, 2008 y 2009, de la misma manera que monitoreamos los huecos naturales.

### 2.3 Análisis de datos

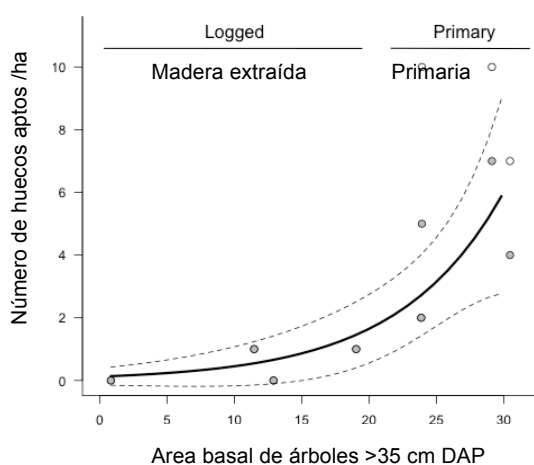
Remitimos a la versión en inglés.

**Tabla 1**

Promedio  $\pm$  SE y tests univariadas (*t* test y Wilcoxon rank sum test con corrección de continuidad) para la área basal, densidad de árboles medianos y grandes, y densidad de huecos aptos para las aves en 4 parcelas de selva primaria y 4 parcelas donde se había extraído madera (1 ha cada una) en Misiones, Argentina.

	Selva primaria	Selva con extracción de madera	Estadística	<i>P</i>
Área basal (m <sup>2</sup> /ha)	26.8 $\pm$ 1.7	11.1 $\pm$ 3.8	<i>t</i> = 3.79	0.018
Densidad de árboles $\geq$ 60 cm DAP (árboles/ha)	29.8 $\pm$ 2.0	8.8 $\pm$ 4.4	<i>t</i> = 4.32	0.011
Densidad de huecos aptos (huecos/ha) <sup>a</sup>	4.5 $\pm$ 1.04	0.50 $\pm$ 0.29	W = 16	0.028

<sup>a</sup>Si incluimos los 11 huecos potenciales inaccesibles (probablemente una sobre-estimación de la abundancia de huecos), el número de huecos aptos /ha sube a 7.3  $\pm$  1.9 en selva primaria pero permanece 0.50  $\pm$  0.29 en selva donde se extrajo madera.



**Fig. 1.** Densidad de huecos aptos para las aves adoptadoras de huecos ( $\geq$ 13 cm de profundidad,  $\geq$ 2.5 m arriba del suelo) como función del área basal de árboles medianos y grandes ( $\geq$ 35 cm DAP). Círculos rellenos muestran el número total de huecos aptos en cada parcela de selva primaria y selva donde se extrajo madera. Círculos vacíos incluyen huecos que no pudieron ser accedidos y pueden haber sido aptos (estos eran presentes solamente en selva primaria y no fueron incluidos en los modelos). La línea negra muestra los valores predichos por el modelo lineal generalizado de huecos aptos como una función de área basal. Las líneas rotas muestran el intervalo de confianza de 95% en los valores predichos. Log-likelihood ratio  $R^2 = 0.41$ ,  $\beta_{\text{BasalArea}} = 0.13$ , SE = 0.04,  $z = 3.14$ .

### 3. Resultados

#### 3.1 Disponibilidad de huecos

Identificamos y monitoreamos 97 huecos potenciales en 8 ha. Pudimos inspeccionar visualmente y medir 84 de estos huecos. De los 84 huecos medidos, solo 16 (19%) eran aptos para las aves adoptadoras de huecos ( $\geq$ 13 cm de profundidad y a  $\geq$ 2,5 m del suelo) y 68 (81%) no eran aptos. Dos de los 97 huecos potenciales no pudieron ser medidos pero sabemos que fueron aptos para las aves porque hubo aves que nidificaron en ellos. Los restantes 11 huecos no pudieron ser inspeccionados y nunca vimos un ave entrar en ellos.

Selva primaria tenía dos veces el área basal de la selva donde se sacó madera y tres veces la densidad de árboles  $\geq$  60 cm DAP (Tabla 1). En las 8 ha de selva, huecos aptos fueron encontrados en 0,4% de los 728 árboles 20–34 cm DAP, 1,6% de los 428 árboles 35–59 cm DAP, 2,8% de los 144 árboles 60–99 cm DAP, y 20% de los 20 árboles  $\geq$ 100 cm DAP. La abundancia de huecos aptos para las aves aumentó con un aumento en el área basal (log-likelihood ratio  $R^2 = 0.41$ ;  $\beta_{\text{BasalArea}} = 0.13$ , SE = 0.04,  $z = 3.14$ ; Fig. 1), con por lo menos nueve veces más huecos aptos /ha en selva primaria que en selva donde se sacó la madera (Tabla 1).

#### 3.2 Ocupación de huecos

Cada año, las aves anidaron en 25% de los huecos naturales que consideramos aptos y 63% de los huecos aptos en árboles  $\geq$  60 cm DAP. No fueron usados ninguno de los huecos que consideramos

**Tabla 2**

Ranking de modelos lineales mixtos generalizados que predicen el número de nidos activos en parcelas de 1-ha en la selva Atlántica, Argentina. Parcela fue un random effect en todos los modelos.  $n$  = tamaño de muestreo (número de combinaciones parcela\*año),  $k$  = número de parámetros,  $-2 LL = -2 \times \log\text{-likelihood}$ ,  $AICc$  = Akaike's Information Criterion corregido para pequeño tamaño de muestreo,  $\Delta AICc$  = diferencia en  $AICc$  entre este modelo y el modelo de  $AICc$  mínimo,  $w_i$  = peso Akaike.

Modelo	$k$	$n$	$-2 LL$	$AICc$	$\Delta AICc$	$w_i$	$R^2$
Cajas + huecos naturales	4	32	10.52	20.00	0	0.55	0.61
Cajas + huecos naturales + cajas*huecos naturales	5	32	8.178	20.49	0.49	0.43	0.70
Cajas	3	32	20.34	27.20	7.20	0.02	0.25
Huecos naturales	3	32	23.54	30.40	10.40	0.00	0.14

aptos en árboles  $\leq 60$  cm DAP. Un solo hueco natural fue ocupado en selva donde se había sacado la madera, y solo en uno de los 4 años, en una parcela con cajas nidos; en contraste, durante los 4 años en selva primaria cinco huecos fueron usados un total de 17 veces, dando una ocupación de 17/20 o 85% para los cinco huecos usados en selva primaria. Los huecos naturales usados estaban entre los más profundos en las parcelas, con profundidad promedio de  $66 \pm 13$  cm ( $n = 5$ ), comparado con  $36 \pm 7$  cm ( $n = 13$ ) para huecos considerados aptos pero no usados. Fueron ocupados cuatro de los cinco huecos de 51–100 cm de profundidad (todos en selva primaria), pero solo uno de los 12 huecos de 13–50 cm de profundidad (en selva donde se había sacado madera), y solo en 2007, por el ave más pequeño (tarefero; *Sittasomus griseicapillus*; 13 g). Nueve especies fueron encontradas nidificando en huecos naturales en parcelas de selva primaria: benteveo rayado (*Myiodynastes maculatus*; 44 g), cabure-í (*Glaucidium brasilianum*; 65 g), piriquita o chiripepé (*Pyrrhura frontalis*; 83 g), cotorrita o catita cabeza roja (*Pionopsitta pileata*; 109 g), trepador garganta blanca (*Xiphocolaptes albicollis*; 120 g), urugua-í o maracaná o calancate ala roja (*Aratinga leucophthalma*; 159 g), maitaca o loro choclero (*Pionus maximiliani*; 260 g), arasarí fajado (*Pteroglossus castanotis*; 220 g) y tucán pico verde (*Ramphastos dicolorus*; 400 g). Solo el tarefero nidificó en un hueco natural en selva donde se había sacado la madera. La reutilización de los huecos ocurrió entre individuos de las mismas especies y otras especies. Cuatro de los seis huecos usados fueron ocupados por más de una especie.

### 3.3. Adición de recursos

Cada año, las aves ocuparon 1 o 2 de las 15 cajas nidos en cada parcela de tratamiento. La densidad de nidos fue mejor predicho por modelos que incluían tanto el número de huecos naturales como el tratamiento experimental (con o sin cajas) como efectos fijos (Tabla 1). La densidad de nidos aumentó con el número de huecos naturales y la provisión de cajas nidos (Tabla 3, Fig 2). El modelo que incluía una interacción entre el número de huecos naturales y el tratamiento experimental (adición de cajas) tenía un peso Akaike comparable con el mejor modelo y el término de interacción no tenía un coeficiente significativo (Tabla 3). Entonces, concluimos que hubo un efecto similar positivo de la adición de las cajas en la densidad de nidos, más allá del número de huecos naturales en la parcela. Las cajas nidos en selva primaria y selva donde se sacó madera fueron ocupadas por *Xiphocolaptes albicollis* y *Dendrocolaptes platyrostris* (63 g) pero no por loros, lechuzas o tucanes. Otras cajas fueron ocupados por serpientes, pequeños marsupiales, abejas y avispas, mientras muchos quedaron sin ocuparse. En promedio, habían 1 nido/ha en parcelas de selva primaria sin cajas, 2,3 nidos/ha en selva primaria con cajas, 0 nidos/ha en selva donde se había sacado madera sin cajas, y 1,2 nidos/ha en selva donde se había sacado madera con cajas. Cinco de 60 cajas nidos colocadas en 2007 ya no servían en 2009 (cuatro porque el árbol cayó, y uno porque la caja se pudrió y se cayó del árbol).

**Tabla 3**

Estimaciones de parámetros para modelos que predicen el número de nidos en parcelas de 1 ha en la selva Atlántica, Argentina.  $z$  = estimación de parámetro/SE. Parámetros con  $|z| > 1.96$  tiene intervalos de confianza de 95% que no incluyen 0 (in negrito). Densidad mayor de nidos fue asociada con mayor cantidad de huecos naturales y la adición de cajas nidos, pero no una interacción entre esos dos variables.

Parámetro	Estimación	SE	$z$
<b>Cajas</b>	<b>1.81</b>	<b>0.58</b>	<b>3.13</b>
<b>Huecos naturales</b>	<b>0.31</b>	<b>0.10</b>	<b>3.11</b>
Cajas * huecos naturales	-0.25	0.17	-1.48

#### 4. Discusión

De los huecos potenciales que identificamos desde el suelo, 81% no eran aptos para la nidificación de las aves. Basado en relevamientos desde el suelo, previamente habíamos estimado 16,8 huecos potenciales/ha en selva primaria y 7,5/ha en selva donde se había sacado madera (Cockle et al., 2008); sin embargo, la mayoría de esos huecos potenciales no eran aptos para la nidificación de las aves, entonces estimaciones más realistas son de 4,5 huecos/ha en selva primaria y 0,5/ha en selva donde se sacó madera. Koch (2008) sugiere que los relevamientos desde el suelo sin inspeccionar los huecos pueden ser pobres como indicadores de abundancia absoluta de huecos, aunque podrían servir para comparar la abundancia relativa de huecos entre sitios dentro de un mismo tipo de bosque. Sin embargo, el porcentaje de huecos mal-clasificados probablemente varía mucho entre diferentes tipos de bosques o entre bosques de diferentes edades. Ya que la mayoría de los estudios estiman la abundancia de huecos basándose en relevamientos desde el suelo (e.g. Bai et al., 2003; Boyle et al., 2008; Zheng et al., 2009), aconsejamos a los investigadores estimar el porcentaje de sus huecos bien clasificados y ejercer cautela cuando comparan abundancia de huecos entre diferentes continentes, tipos de bosque, y latitudes. Como nosotros, Politi et al. (2010) inspeccionaron huecos y basaron sus criterios de aptitud de huecos en previos estudios de los huecos usados por las aves. Sus estimaciones de disponibilidad de huecos para el bosque subtropical pedemontano en Argentina (4,12 huecos/ha en bosque maduro y 0,51/ha en bosque donde se había sacado madera) son

similares a nuestras estimaciones para la selva Atlántica.

Aunque ha sido propuesto que las selvas tropicales contienen abundantes huecos en árboles (Boyle et al., 2008; Brightsmith, 2005a), la densidad de nidos activos aumentó en nuestro estudio cuando agregamos cajas nidos de tamaño mediano en el estrato medio, sugiriendo que las poblaciones de algunas aves adoptadoras de huecos podrían encontrarse limitadas por la cantidad de huecos aún en selva primaria. Los resultados de nuestro experimento son consistentes con la evidencia de que las aves se pelean por los huecos en selvas tropicales (Heinsohn y Legge, 2003; Renton, 2004) y evidencia de que la densidad de huecos puede ser considerablemente más baja la densidad de aves adoptadoras de huecos, prohibiendo que algunos individuos nidifiquen (Marsden y Pilgrim, 2003). Sin embargo, las aves ocuparon solo ~25% de los huecos naturales que consideramos aptos. Algunos huecos pueden quedar sin ocuparse porque las aves eligen no nidificar en vez de nidificar en un hueco de baja calidad donde el riesgo de fracaso sería alto. Otros huecos pueden permanecer sin ocuparse porque son demasiado pequeños o bajos para las aves de mayor tamaño (Whitford y Williams, 2002). En el presente estudio usamos una profundidad mínima de 13 cm para considerar apto a un hueco, pero, en un estudio paralelo fuera de las parcelas, 15 especies de aves de gran tamaño (>60 g) usaron huecos con una profundidad media  $\pm$  SE de  $68 \pm 8$  cm (Cockle et al., 2010). Desafortunadamente, solo existe información limitada y anecdótica sobre los requisitos específicos de huecos de las aves de la selva Atlántica; estudios de selección de huecos a nivel de especie aún se necesitan.

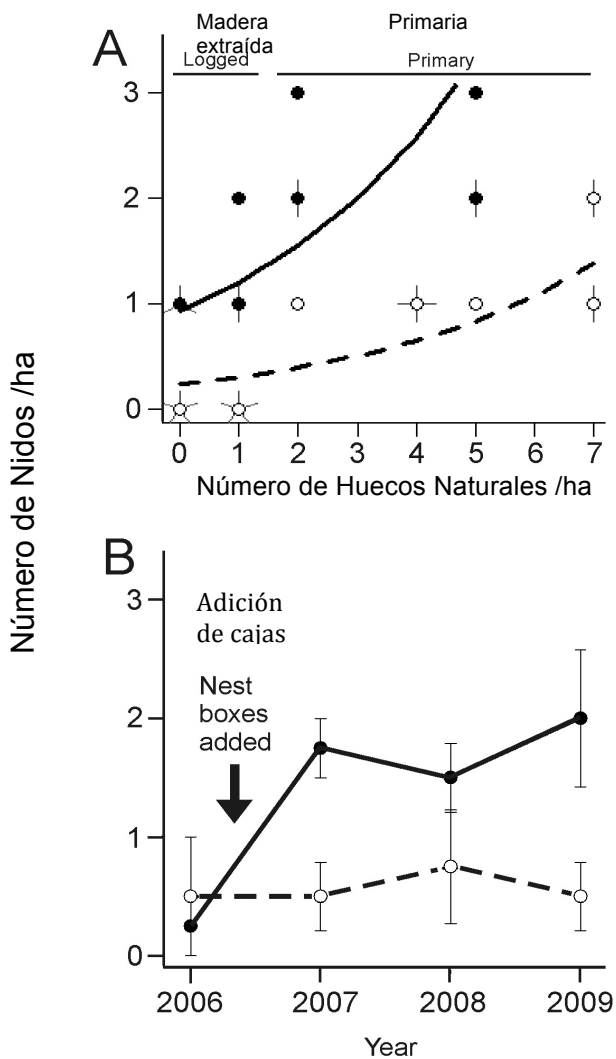


Figure 2. (A) Gráfico de girasol mostrando el número de nidos en cada parcela de 1 ha como función del número de huecos naturales en la parcela y la presencia (puntos negros) o ausencia (puntos blancos) de cajas nidos, con valores del mejor modelo prediciendo el número de nidos /ha del número de huecos naturales en la presencia (línea sólida) y ausencia (línea rota) de cajas. Las líneas para densidad de nidos predichos no son paralelos porque usamos una función log link que crea una respuesta no-lineal cuando se muestra en una escala absoluta. Las líneas que radían de un punto indican el número de observaciones en ese valor (i.e. incluye las observaciones escondidas) (B) Número promedio de nidos en 4 parcelas de tratamiento (2 en selva primaria y 2 donde se sacó madera) donde se agregaron cajas nidos (puntos negros con línea sólida) y 4 parcelas de control donde no agregamos cajas (puntos blancos con línea rota) durante los 4 años del estudio en la selva Atlántica, Argentina. Barras indican standard error.

Hay dos importantes acotaciones a nuestra interpretación que las aves están limitadas por la cantidad de huecos en la selva Atlántica primaria. Primero, queda muy poca selva Atlántica primaria entonces los sitios para anidar podrían estar limitadas en la selva remanente sin haberlo sido cuando la selva era continua e intacta. Si las aves anidan en la selva primaria pero forrajean fuera de ella, la limitación de nidos en la selva primaria remanente podría ser causada por una fuente grande de alimento y fuente disminuida de huecos en el hábitat alternativo (Marsden y Pilgrim, 2003). Testear la limitación de huecos en grandes tractos de selva primaria ya no es posible en la región de la selva Atlántica, pero sigue siendo un importante tema para estudiar en regiones más intactas de selva tropical o subtropical, como el Amazonas. Segundo, sabemos poco sobre la demografía de las aves de la selva Atlántica entonces no queda claro si la limitación de la densidad de nidos se traduce en limitación de la población. Un aumento en la densidad de nidos en las parcelas con cajas nidos podría atribuirse a la nidificación por individuos subordinados que no hubiesen hecho nidos sin las cajas, o a inmigración de aves de otras áreas. Sin embargo, al agregar cajas nidos después de la iniciación de puesta en huecos naturales, Holt y Martin (1997) demostraron que aumentos en la densidad de nidos en parcelas de tratamiento en bosque secundario Canadiense eran mejor explicados por la iniciación de nidos por individuos que, de no existir las cajas, hubiesen sido individuos no territoriales y no-nidificantes ese año. Sin embargo, aunque añadir las cajas generó un aumento en la densidad de nidos en nuestro estudio, el tamaño poblacional no necesariamente aumentará si, por ejemplo, una menor proporción de individuos sobrevive.

La escasez de árboles grandes, huecos, y nidos en la selva donde se sacó madera sugiere que la tala convencional tropical tiene un impacto importante en la calidad del hábitat para las aves que anidan en huecos. No estudiamos la disponibilidad de huecos en las parcelas antes de sacar la madera, y las parcelas donde se sacó madera podrían haberse diferido en otros aspectos (más allá de la tala o no de los árboles) de las parcelas de selva primaria. Sin embargo, intentamos controlar para efectos de sitio como pendiente y tipo de selva, y la explicación más sencilla para nuestros resultados es que la tala



convencional reduce la abundancia de huecos en los árboles. Aunque la selva donde se sacó madera tenía la mitad del área basal de selva primaria (la mitad de la madera), tenía nueve veces menos huecos y 17 veces menos nidos. La práctica convencional de sacar los árboles de mayor tamaño parece tener un fuerte efecto negativo en el número de huecos y nidos. Sin embargo, no encontramos una interacción significativa entre la adición de cajas y el número de huecos naturales, entonces agregar los huecos artificiales no levantó la densidad de nidos hasta el mismo nivel en la selva donde se había sacado madera que en la selva primaria, sugiriendo que otros factores también limitarían la densidad de nidos en la selva donde se sacó madera, o que las cajas no eran aptas para la mayoría de las especies y la territorialidad limitó la densidad de trepadores una vez que se había aliviado la limitación de huecos. Solo conocemos otros tres estudios que examinaron los efectos de la tala selectiva en la disponibilidad de huecos en bosques tropicales o subtropicales. Consistente con nuestros resultados, Pattanavibool y Edge (1996), Marsden y Pilgrim (2003), y Politi et al. (2010) encontraron densidades reducidas de huecos en bosques expuestos a la tala selectiva en Tailandia, Papua Nueva Guinea, y noroeste de Argentina, respectivamente. Nuestro estudio parece ser el primer experimento que demuestra cómo la disponibilidad reducida de huecos en selva tropical donde se sacó madera puede limitar la densidad de nidos de las aves adoptadoras de huecos. Sin embargo, experimentos de mayor plazo en mayores áreas geográficas serían necesarios para determinar cómo la cantidad limitada de huecos en la selva afecta el tamaño poblacional y la estructura de las comunidades de las aves que anidan en huecos.

Estrategias de conservación para las aves selváticas deberían apuntar a retener huecos naturales de alta calidad en los árboles en la selva primaria, selva explotada para la madera, y paisajes rurales. Nuestros resultados apoyan la conclusión de Tabarelli et al. (2010) que parches de selva Atlántica primaria son críticos para mantener la diversidad de especies nativas, y enfatizamos la importancia de proteger selva Atlántica primaria y madura dentro de reservas estrictas. En paisajes de producción, la cantidad de huecos debería ser mantenido a un nivel

suficiente para mantener poblaciones viables de todas las especies nativas que anidan en huecos, inclusive las de tamaño corporal grande que requieren huecos grandes, y las especies subordinadas que pueden perderse de la comunidad si la abundancia de huecos es baja (Aitken y Martin, 2008). Nuestro trabajo sugiere que los huecos pueden mantenerse principalmente a través de la conservación de árboles grandes (en la selva Atlántica,  $\geq 100$  cm DAP), y algunos árboles medianos para reemplazarlos cuando caigan (Cockle et al., 2010). En contraste, las políticas actuales en Misiones imponen diámetros mínimos en los árboles cosechados, instigando a los dueños de tierras a cortar precisamente los árboles con mayor potencial de proveer sitios donde pueden anidar las aves adoptadoras de huecos. Desafortunadamente, aún el sistema de tala de impacto reducido (Putz et al., 2008) puede reducir la abundancia de las aves que anidan en huecos, son necesarios regulaciones que mejoran la conservación de los árboles grandes en dichas operaciones (Felton et al., 2008). Recomendamos limitar el diámetro máximo de los árboles que puedan ser cortados y estipular densidades mínimas de árboles grandes para ser retenidas para la fauna silvestre. Creemos que es posible mejorar las prácticas forestales y crear una industria forestal nativa sostenible en la Argentina, informando a los que trabajan en la industria forestal y proveyendo incentivos económicos para el mejor cuidado de la selva. Dado los niveles extremadamente altos de riqueza y endemismo de especies en la selva Atlántica, y el rol clave de muchas aves que anidan en huecos como dispersores de semillas de árboles, es probable que los esfuerzos para conservar estas aves tengan un alto impacto global en la conservación de la biodiversidad (Cardoso da Silva y Tabarelli, 2000; Metzger, 2000; Myers et al., 2000). Los organismos internacionales conservacionistas y las agencias certificadoras deberían tomar roles claves en promover esta iniciativa global de biodiversidad.

### **Agradecimientos**

Las cajas nidos fueron instaladas por A Bodrati, N Fariña, JM Segovia, NC Ramón y muchos voluntarios de la Carrera de Guardaparques Provinciales de Misiones. Ellos y

AR Norris, E Jordan, A Fernández, y M Debarba también ayudaron a instalar las parcelas y monitorear los huecos naturales y las cajas. DW Cockle construyó y mantuvo los sistemas de cámaras de video. Financiaron este estudio Rufford Small Grants for Nature Conservation, Columbus Zoo and Aquarium Conservation Fund, Oregon Zoo Future for Wildlife Program, Charles A and Anne Morrow Lindbergh Foundation, British Ornithologists' Union, Cleveland Zoo, Explorers' Club, Aves Argentinas/BirdLife International, Natural Sciences and Engineering Research Council of Canada (Canada Graduate Scholarship a KLC, Discovery Grant a KM, y Postdoctoral Fellowship a MCD), Killam Foundation, y Donald S McPhee y Namkoong Family Fellowships (University of British Columbia). Equipos fueron prestados o donados del Area de Manejo Integral de la Reserva de la Biosfera Yaboty, Environment Canada, RF-links y Idea Wild. Agradecemos a M y T Debarba y sus familias por permitirnos instalar y monitorear dos parcelas en su selva, y por albergarnos y ofrecer su amistad durante los 4 años del estudio. El estudio y manuscrito se vieron beneficiados por los comentarios de K Wiebe, P Marshall, R Elner, D Irwin, A Koch, AR Norris y A Edworthy, y la revisión de J. Walters y un referato anónimo. El Ministerio de Ecología, RNR y Turismo (Provincia de Misiones) extendió los permisos para el trabajo de campo. Este artículo fue traducido por Kristina Cockle con la ayuda de Alejandro Bodrati, y los loritos hambrientos fueron dibujados por Rodrigo Fariña.

## Referencias

- Aitken, K.E.H., 2007. Resource availability and limitation for a cavity-nesting community in mature conifer forests and aspen groves in interior British Columbia. PhD thesis. University of British Columbia, Vancouver, Canada.
- Aitken, K.E.H., Martin, K., 2008. Resource selection plasticity and community responses to experimental reduction of a critical resource. *Ecology* 89, 971–980.
- Asner, G.P., Rudel, T.K., Aide, T.M., Defries, R., and Emerson, R., 2009. A contemporary assessment of change in humid tropical forests. *Conserv. Biol.* 23, 1386–1395.
- Bai, M., Wichmann, F., Mühlenberg, M., 2003. The abundance of tree holes and their utilization by hole-nesting birds in a primeval boreal forest of Mongolia. *Acta Ornithol.* 38, 95–102.
- Bodrati, A., Cockle, K., Segovia, J.M., Roesler, I., Areta, J. I., Jordan, E., 2010. In press. La avifauna del Parque Provincial Cruce Caballero, Provincia de Misiones, Argentina. *Cotinga*.
- Boyle, W.A., Ganong, C.N., Clark, D.B., Hast, M.A., 2008. Density, distribution, and attributes of tree cavities in an old-growth tropical rain forest. *Biotropica* 40, 241–245.
- Brawn, J.D., Balda, R.P., 1988. Population biology of cavity nesters in northern Arizona: do nest sites limit breeding densities? *Condor* 90, 61–71.
- Brightsmith, D.J., 2005a. Competition, predation and nest niche shifts among tropical cavity nesters: ecological evidence. *J. Avian Biol.* 36, 74–83.
- Brightsmith, D.J., 2005b. Parrot nesting in southeastern Peru: seasonal patterns and keystone trees. *Wilson Bull.* 117, 296–305.
- Burnham, K.P., Anderson, D.R., 2002. Model selection and multi-model inference: a practical information-theoretic approach. <<http://www.mylibrary.com>> (Accessed 17 March 2010).
- Cabrera, A.L. 1976. Enciclopedia Argentina de agricultura y jardinería, second ed. Volume 2. Fascículo I. Regiones fitogeográficas Argentinas. Editorial Acme S. A. C. I., Buenos Aires, Argentina.
- Cardoso da Silva, J.M., Tabarelli, M., 2000. Tree species impoverishment and the future flora of the Atlantic forest of northeast Brazil. *Nature* 404, 72–73.
- Cockle, K.L., Bodrati, A.A. 2009. Nesting of the Planalto Woodcreeper (*Dendrocolaptes platyrostris*). *Wilson J. Ornithol.* 121, 789–795.
- Cockle, K., Capuzzi, G., Bodrati, A., Clay, R., del Castillo, H., Velázquez, M., Areta, J.I., Fariña, N., Fariña, R., 2007. Distribution, abundance, and conservation of Vinaceous Amazons (*Amazona vinacea*) in Argentina and Paraguay. *J. Field Ornithol.* 78, 21–39.
- Cockle, K., Martin, K., Wiebe, K., 2008. Availability of cavities for nesting birds in the Atlantic forest, Argentina. *Ornithol. Neotrop.* 19(Suppl.), 269–278.
- Cockle, K., Martin, K., Wiebe, K., 2010. In press. Selection of nest trees by cavity-nesting birds in the Neotropical Atlantic forest. *Biotropica*. Accepted April 8, 2010. doi: 10.1111/j.1744-7429.2010.00661.x
- Cornelius, C., 2006. Genetic and demographic consequences of human-driven landscape changes on bird populations: the case of *Aphrastura spinicauda* (Furnariidae) in the temperate rainforest of South America. PhD thesis. University of Missouri-St. Louis, Saint Louis, Missouri, USA.
- Cornelius, C., Cockle, K., Politi, N., Berkunsky, I., Sandoval, L., Ojeda, V., Rivera, L., Hunter M., Jr., Martin, K., 2008. Cavity-nesting birds in

- Neotropical forests: cavities as a potentially limiting resource. *Ornitol. Neotrop.* 19(Suppl.), 253–268.
- Felton, A., Wood, J., Felton, A.M., Hennessey, B., Lindenmayer, D.B., 2008. Bird community responses to reduced-impact logging in a certified forestry concession in lowland Bolivia. *Biol. Conserv.* 141, 545–555.
- Gerhardt, R.P., 2004. Cavity nesting in raptors of Tikal National Park and vicinity, Petén, Guatemala. *Ornitol. Neotrop.* 15(Suppl.), 477–483.
- Gibbs, J.P., Hunter, M.L., Jr., Melvin, S.M., 1993. Snag availability and communities of cavity nesting birds in tropical versus temperate forests. *Biotropica* 25, 236–241.
- Heinsohn, R., Legge, S. 2003. Breeding biology of the reverse-dichromatic, co-operative parrot *Eclectus roratus*. *J. Zool. (Lond.)* 259, 197–208.
- Heinsohn, R., Legge, S., Endler, J.A., 2005. Extreme reversed sexual dichromatism in a bird without sex role reversal. *Science* 309, 617–619.
- Holbrook, K., Loiselle, B., 2009. Dispersal in a Neotropical tree, *Virola flexuosa* (Myristicaceae): Does hunting of large vertebrates limit seed removal? *Ecology* 90, 1449–1455.
- Holt, R.F., Martin, K., 1997. Landscape modification and patch selection: the demography of two secondary cavity nesters colonizing clearcuts. *Auk* 114, 443–455.
- Howe, H.F., 1981. Dispersal of a Neotropical nutmeg (*Virola sebifera*) by birds. *Auk* 98, 88–98.
- Johns, A.D., 1992. Vertebrate responses to selective logging: implications for the design of logging systems. *Philos. Trans. R. Soc. Lond. B Biol. Sci.* 335, 437–442.
- Kirika, J.M., Farwig, N., Böhning-Gaese, K., 2008. Effects of local disturbance of tropical forests on frugivores and seed removal of a small-seeded afro-tropical tree. *Conserv. Biol.* 22, 318–328.
- Koch, A.J., 2008. Errors associated with two methods of assessing tree hollow occurrence and abundance in *Eucalyptus obliqua* forest, Tasmania. *For. Ecol. Manage.* 255, 674–685.
- Lammertink, M., Prawiradilaga, D.M., Setiorini, U., Naing, T.Z., Duckworth, J.W., Menken, S.B.J., 2009. Global population decline of the Great Slaty Woodpecker (*Mulleripicus pulverulentus*). *Biol. Conserv.* 142, 166–179.
- Marsden, S.J., Pilgrim, J.D., 2003. Factors influencing the abundance of parrots and hornbills in pristine and disturbed forests on New Britain, PNG. *Ibis* 145, 45–53.
- Metzger, J.P., 2000. Tree functional group richness and landscape structure in a Brazilian tropical fragmented landscape. *Ecol. Appl.* 10, 1147–1161.
- Myers, N., Mittermeier, R.A., Mittermeier, C.G., Fonseca, G.A.B., Kent, J., 2000. Biodiversity hotspots for conservation priorities. *Nature* 403, 853–858.
- Negrelle, R.R.B., 2002. The Atlantic forest in the Volta Velha Reserve: a tropical rain forest site outside the tropics. *Biodiversity Conserv.* 11: 887–919.
- Newton, I., 1994. The role of nest sites in limiting the numbers of hole-nesting birds: a review. *Biol. Conserv.* 70, 265–276.
- Newton, I., 1998. Population limitation in birds. Academic Press, San Diego, California, USA.
- Nichols, E., Larsen, T., Spector, S., Davis, A.L., Escobar, F., Favila, M., Vulinec, K., The Scarabaenae Research Network, 2007. Global dung beetle response to tropical forest modification and fragmentation: a quantitative literature review and meta-analysis. *Biol. Conserv.* 137, 1–19.
- Oliveira-Filho, A.T., Fontes, M.A.L., 2000. Patterns of floristic differentiation among Atlantic forests in southeastern Brazil and the influence of climate. *Biotropica* 32, 793–810.
- Pattananavibool, A., Edge, W.D., 1996. Single-tree selection silviculture affects cavity resources in mixed deciduous forests in Thailand. *J. Wildl. Manage.* 60, 67–73.
- Politi, N., Hunter, M., Jr., Rivera, L., 2009. Nest selection by cavity-nesting birds in subtropical montane forests of the Andes: implications for sustainable forest management. *Biotropica* 41, 354–360.
- Politi, N., Hunter, M., Jr., Rivera, L., 2010. Availability of cavities for avian cavity nesters in selectively logged subtropical montane forests of the Andes. *For. Ecol. Manage.* 260, 893–906.
- Putz, F.E., Blate, G.M., Redford, K.H., Fimbel, R., Robinson, J., 2001. Tropical forest management and conservation of biodiversity: an overview. *Conserv. Biol.* 15, 7–20.
- Putz, F.E., Sist, P., Fredricksen, T., Dykstra, D., 2008. Reduced-impact logging: challenges and opportunities. *For. Ecol. Manage.* 256, 1427–1433.
- R Development Core Team, 2009. R: a language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. ISBN 3–900051–07–0. <<http://www.R-project.org>> (Accessed 7 March 2010).
- Renton, K., 2004. Agonistic interactions of nesting and non-breeding macaws. *Condor* 106, 354–362.
- Ribeiro, M.C., Metzger, J.P., Camargo Martensen, A., Ponzoni, F.J., Hirota, M.M., 2009. The Brazilian Atlantic Forest: how much is left, and how is the remaining forest distributed? Implications for conservation. *Biol. Conserv.* 142, 1141–1153.
- Sethi, P., Howe, H.F., 2009. Recruitment of hornbill-dispersed trees in hunted and logged forests of the Indian Eastern Himalaya. *Conserv. Biol.* 23, 710–718.

- Tabarelli, M., Aguiar, A.V., Ribeiro, M.C., Metzger, J.P., Peres, C.A., 2010, In press. Prospects for biodiversity conservation in the Atlantic forest: lessons from aging human-modified landscapes. *Biol. Conserv.* Accepted 8 February 2010. doi: 10.1016/j.biocon.2010.02.005
- Waters, J.R., Noon, B.R., Verner, J., 1990. Lack of nest site limitation in a cavity-nesting bird community. *J. Wildl. Manage.* 54, 239–245.
- Wells, K., Kalko, E.K.V., Lakim, M.B., Pfeiffer, M., 2007. Effects of rain forest logging on species richness and assemblage composition of small mammals in Southeast Asia. *J. Biogeogr.* 34, 1087–1099.
- Whitford, K.R., Williams, M.R., 2002. Hollows in jarrah (*Eucalyptus marginata*) and marri (*Corymbia calophylla*) trees. II. Selecting trees to retain for hollow dependent fauna. *For. Ecol. Manage.* 160, 215–232.
- Zheng, Z., Zhang, S., Yang, G., Tang, Y., Baskin, J., Baskin, C., Yang, L., 2009. Abundance and distribution of cavity trees in an old-growth subtropical montane evergreen broadleaved forest. *Can. J. For. Res.* 39, 2234–2245.

