

Selection of Nest Trees by Cavity-nesting Birds in the Neotropical Atlantic Forest

Kristina Cockle^{1,2,3,6}, Kathy Martin^{1,4}, and Karen Wiebe⁵

¹ Center for Applied Conservation Research, Faculty of Forestry, University of British Columbia, 2424 Main Mall, Vancouver, British Columbia, V6T 1Z4, Canada

² Proyecto Selva de Pino Paraná, Vélez Sarsfield y San Jurjo S/N, San Pedro, Misiones, CP 3352, Argentina

³ Fundación de Historia Natural Félix de Azara, Departamento de Ciencias Naturales y Antropología, Universidad Maimónides, Valentín Virasoro 732, Buenos Aires (C1405BDB), Argentina

⁴ Environment Canada, 5421 Robertson Road, RR1, Delta, British Columbia, V4K 3N2, Canada

⁵ Department of Biology, University of Saskatchewan, 112 Science Place, Saskatoon, Saskatchewan, S7N 5E2, Canada

Abstract

One of the five most important global biodiversity hotspots, the Neotropical Atlantic forest supports a diverse community of birds that nest in tree cavities. Cavity-nesting birds may be particularly sensitive to forestry and agricultural practices that remove potential nest trees; however, there have been few efforts to determine what constitutes a potential nest tree in Neotropical forests. We aimed to determine the characteristics of trees and cavities used in nesting by excavators (species that excavate their own nest cavity) and secondary cavity-nesters (species that rely on existing cavities), and to identify the characteristics of trees most likely to contain suitable cavities in the Atlantic forest of Argentina. We used univariate analyses and conditional logistic regression models to compare characteristics of nest trees paired with unused trees found over three breeding seasons (2006–2008). Excavators selected dead or unhealthy trees. Secondary cavity-nesters primarily selected cavities that were deep and high on the tree, using live and dead cavity-bearing trees in proportion to their availability. Nonexcavated cavities suitable for birds occurred primarily in live trees. They were most likely to develop in large-diameter trees, especially grapia *Apuleia leiocarpa* and trees in co-dominant or suppressed crown classes. To conserve cavity-nesting birds of the Atlantic forest, we recommend a combination of policies, economic assistance, environmental education, and technical support for forest managers and small-scale farmers, to maintain large healthy and unhealthy trees in commercial logging operations and on farms.

Abstract in Spanish is available at <http://www.blackwell-synergy.com/loi/btp>.

Key words: logging; nest-site selection; parrot; secondary cavity-nester; South America; subtropical forest; tree cavity; tree hollow.

MANY FOREST VERTEBRATES DEPEND ON TREE CAVITIES for their reproduction. Some species, the excavators, create their own cavities, while others, the secondary cavity-nesters, rely on cavities created by excavators and decay processes (Martin & Eadie 1999). Populations of these species are often limited by the density of suitable nest sites (Newton 1998), making them especially sensitive to some kinds of anthropogenic disturbance (*e.g.*, Imbeau *et al.* 2001). Logged forests and agricultural areas often support fewer cavities (Newton 1994, Pattanavibool & Edge 1996) and cavity-nesters (Haapanen 1965, Monterrubio-Rico *et al.* 2009) than mature forests, and hence logging and conversion to agricultural lands are considered the key threats to many cavity-nesting birds and mammals (Lindenmayer *et al.* 1990a, Wiley *et al.* 2004).

Most studies of cavity-nesting birds have occurred in temperate forests of Europe, North America, and Australia, where timber extraction and agriculture are primarily large scale and commercial; little is known about cavity-nesters in tropical and subtropical moist forests where forest harvesting is mostly by high-grade selective logging, and agriculture is often still conducted on a small scale. In the tropics and subtropics, native trees and forest patches remain on many farms, although high-grade logging removes some of the largest trees—possibly the same trees required by cavity-nesting birds (Rudolph & Conner 1991, Brightsmith 2005). Stands subject

to selective logging in subtropical moist forests appear to support fewer cavities and fewer cavity-nesting birds (Cornelius *et al.* 2008). Managers might conserve the diverse cavity-nester assemblage if they choose selective logging methods that retain trees currently suitable for nesting and trees that will become suitable in the future. Several studies in the tropics and subtropics have shown that even agricultural areas can provide important habitat for native forest wildlife (Terborgh & Weske 1969, Manning *et al.* 2006, Rangathan *et al.* 2008), including breeding habitat for cavity-nesting birds (Seixas & Mourão 2002, Cockle *et al.* 2005). To conserve cavity-nesting birds, such landscapes must support foraging habitat and suitable cavities over the long term. Currently, however, little is known about which trees provide suitable cavities.

The Atlantic forest is one of the two most important centers of endemism for Neotropical birds (Stotz *et al.* 1996), and one of the five most important biodiversity hotspots globally (Myers *et al.* 2000). More than 90 percent of the forest has been replaced by agricultural and urban areas (Morellato & Haddad 2000); remaining forest is mostly in small fragments (Ribeiro *et al.* 2009) and has a history of logging (Câmara 2003). Defining target trees for conservation is of particular concern in this forest, which supports over 60 species of cavity-nesting birds at a given location, about 22 percent of the avifauna (K. Cockle & A. Bodrati, unpubl. data). Guix *et al.* (1999) suggested that parrots (secondary cavity-nesters) in the Atlantic forest depend heavily on woodpeckers for excavating nest cavities, and may be limited by the density of both woodpeckers and standing dead

Received 5 September 2009; revision accepted 8 April 2010.

⁶Corresponding author; e-mail: kristinacockle@gmail.com

trees. If so, current logging practices may reduce the number of cavities below a critical threshold for the persistence of cavity-nesting bird populations. To determine how logging practices need to change, we first need to know what characteristics make a tree suitable for excavation by woodpeckers or a cavity suitable for occupation by secondary cavity-nesters, and which trees are likely to contain cavities.

When selecting a nest tree or cavity, birds need to balance several requirements and risks. Minimally, a cavity must be sufficiently large to contain a brood of nearly fledged nestlings (Martin *et al.* 2004). Risks to nests of cavity-nesting birds include flooding (Wesołowski *et al.* 2002), usurpation (Deng & Gao 2005), predation (Wesołowski 2002), and blowdown (Vaughan *et al.* 2003). If nest-site selection is adaptive, birds should choose nest sites to balance space for nestlings, ease of acquisition, thermal properties, risk of flooding or tree collapse, and risk from terrestrial, scansorial, and volant predators and competitors. Birds might choose cavities high above the ground to avoid terrestrial predators such as snakes and rodents (Nilsson 1984, Fisher & Wiebe 2006), and in stands where the crowns of trees are isolated from other trees to avoid scansorial predators such as possums, monkeys, and arboreal snakes (Snow 1976, Brightsmith 2005). Birds might choose cavities with good visibility, to observe the approach of predators and competitors in time to defend or leave their cavity (White *et al.* 2006). Entrance orientation may affect exposure to weather and thus risk of flooding (Wesołowski *et al.* 2002, White *et al.* 2006). Cavities pointing north toward the equator may be warmer, and those in live wood may be better insulated (Wiebe 2001). Those in dead branches or dead trees may be more susceptible to predation (Wesołowski 2002) and more likely to collapse during the breeding season (Vaughan *et al.* 2003). Our preliminary study based on 1 yr of data from the Atlantic forest suggested that secondary cavity-nesting birds may select deep cavities with small entrances, which would restrict access by larger predators (Cockle *et al.* 2008). Here, we expand on this work to examine other variables associated with nest-site selection.

To inform management practices, it is important to know which trees are likely to contain cavities suitable for fauna. There are two basic modes of cavity formation. Excavating birds provide one source of cavities, available to secondary cavity-nesters after they are first used by the excavators. Natural decay processes provide a second source of cavities formed by fungal decay, insects, and abiotic processes. In some regions, characteristics associated with the formation of cavities suitable for fauna included the size, age, decay class, species, growth rate, and crown class of trees (Carey 1983, Whitford 2002, Whitford & Williams 2002, Wormington *et al.* 2003, Martin *et al.* 2004, Bai *et al.* 2005, Eyre 2005, Holloway *et al.* 2007, Koch *et al.* 2008b, Fox *et al.* 2009). In the Neotropics, cavities made by the Hoffmann's woodpecker *Melanerpes hoffmannii* were more likely to occur in larger diameter snags with less canopy cover (Sandoval & Barrantes 2006), and cavities made by the Magellanic woodpecker *Campephilus magellanicus* were more likely to occur in trees with crown dieback (Ojeda *et al.* 2007). To our knowledge, however, no studies in the Neotropics have examined the characteristics associated with cavity formation by decay.

The present study had three objectives. First, we determine the characteristics of Atlantic forest trees associated with their selection for nesting by excavators. Second, we determine the characteristics

of trees and cavities associated with their selection for nesting by secondary cavity-nesters. Third, we determine the characteristics of trees associated with the formation of suitable nest cavities by natural decay processes (nonexcavated cavities).

METHODS

STUDY AREA.—We studied cavity-nesting birds in the Sierra Central (central highlands) of Misiones, Argentina. The primary study area was the mosaic landscape of forest and small farms from San Pedro (26°38' S, 54°07' W) to Tobuna (26°27' S, 53°54' W), Department of San Pedro, but two nests were also monitored at Parque Provincial (PP) Caá Yari (26°52' S, 54°14' W; Yaboty Biosphere Reserve, Guaraní department). The vegetation is classified as subtropical semi-deciduous Atlantic mixed forest with laurels *Nectandra* and *Ocotea* spp., guatambú *Balfourodendron riedelianum*, and Paraná pine *Araucaria angustifolia* (Cabrera 1976). Elevation is 520–700 m asl and annual rainfall 1200–2400 mm distributed evenly throughout the year. Most effort was spent in primary forest at PP Cruce Caballero (26°31' S, 53°59' W), the only 400 ha of uncut laurel, guatambú and Paraná pine forest remaining in the region.

FIELD METHODS.—We used a stratified case-control design to compare nest trees and unused trees. The case-control design allowed us to ensure that our sample contained enough nest trees (Keating & Cherry 2004). Over three breeding seasons (August–December) from 2006 to 2008, we found and monitored as many active cavity nests as possible. The authors and field assistants searched for nests mostly from pre-existing trails. We stopped frequently to observe the behavior of adult birds and to look for evidence of recent wear around cavity entrances. We also asked farmers to show us nests on their farms. We suspected a nest if we saw an adult bird repeatedly visit the same tree, fly out of a tree suddenly, or disappear from view for long periods. Where we suspected a nest, we searched for a cavity. We saw birds cling to cavity entrances, perch near cavities, and enter and exit cavities. We inspected these cavities using 1.5–5 cm diam video cameras either mounted on a 15-m telescoping fiberglass pole or carried up to the cavity using single-rope climbing techniques. When nests could not be accessed with a camera (*i.e.*, cavities > 15 m in dead trees), we observed the activities of adult birds from the ground. Cavities were considered active nests if they contained eggs and/or chicks, or if the behavior of adult birds indicated nesting (*e.g.*, adult carrying food into cavity; female parrot leaving cavity to be fed by male and returning immediately to cavity).

We measured the following: (1) trees with cavities used by excavators, (2) trees with cavities used by secondary cavity-nesters, (3) trees with cavities not known to be used during the study (birds never seen entering or leaving the cavity), and (4) trees without cavities. For each tree used by an excavator (1), we selected a tree without a cavity (4) at a random distance (10–50 m), in a random direction, in the same habitat type (primary forest, logged forest, or open farmland). For each cavity used by a secondary cavity-nester (2), we found the nearest unused cavity (3) that was in a different tree and in the same habitat type. To determine the tree characteristics associated with the formation of suitable cavities through

decay in live trees, we compared each live tree with a nonexcavated cavity used by a secondary cavity-nester (2) with two live trees without cavities (4) at random distances (6–30 m), in random directions, in the same habitat type. For each tree, we recorded the following variables: tree species, height of tree, diameter at breast height (dbh), decay class (1 = live healthy tree, 2 = live unhealthy tree, 3 = recently dead tree with branches intact, 4 = long dead tree with only stubs of large branches or no branches remaining), crown class (dominant, co-dominant, or intermediate/understory), and proportion of crown touching another tree. For each cavity, we measured cavity height, branch order (main stem or branch), diameter of branch at cavity height, distance to next branch, distance to any vegetation, cavity formation process (excavated or decay/damage), number of entrances to cavity, compass direction of lowest cavity entrance (degrees, measured from center of tree), vertical and horizontal diameter of each entrance to cavity, vertical and horizontal depth of cavity, angle of each cavity entrance (upward, downward, or side), and distance from the lowest cavity entrance to a major visual obstruction (*e.g.*, foliage) in each of four 45° quadrats that formed a 180° angle in front of the cavity entrance.

We measured tree height (m) using a laser rangefinder. We used a 10-m ladder or single-rope climbing to obtain measurements of cavities. We measured dbh and diameter of the branch at cavity height using a diameter tape, and one of us (KC) estimated the proportion of the crown touching other trees. Cavity depth was considered the maximum depth of the cavity, whether this was horizontal or vertical. For entrance diameter, we used the minimum distance across the largest entrance to the cavity. This would determine the maximum body size of an animal able to enter the cavity. Cavity height was measured using a 50-m measuring tape from the forest floor to the lower lip of the lowest cavity entrance. Cavity formation process (excavated, decay) was determined by observing excavating birds or by the shape of the cavity entrance and interior. Cavities with round or oval entrances and regular interiors were considered excavated cavities, and those with irregular entrances and interiors were considered formed by decay. Compass direction of the cavity entrance was measured using a compass. We measured the distance to visual obstructions from the lowest cavity entrance using a laser rangefinder and compass, then took the mean distance to obstructions over the four 45° quadrats in front of the cavity as a measure of visibility from the cavity.

Where we could not climb to the cavities but could access them with the pole-mounted camera (cavities 8–15 m high in dead trees), we measured the diameter of the branch and the cavity entrances using an electronic dendrometer and cavity height using the telescoping pole. In these cases, we estimated the horizontal and vertical depth of the cavity using the camera and a calibration on the ground. We climbed to a similar height on a safe tree, stood on the ladder below the cavity, or stood on the ground to estimate the distance from the cavity to visual obstructions.

ANALYSIS.—We determined the characteristics of nest trees selected by excavators using univariate analyses, and trees and cavities selected by secondary cavity-nesters using both univariate analyses and an information theoretic approach. All analyses were per-

formed separately for excavators and secondary cavity-nesters using R version 2.9.2 (R Development Core Team 2009), except one univariate analysis (compass direction of the cavity) that was calculated by hand following Zar (1999). Individual cavities used by both excavators and secondary cavity-nesters were included in both analyses, but within a given analysis, each cavity was included only once, even if it was used multiple times.

First, for univariate analyses, we constructed simple correlation matrices to determine which independent variables were correlated with one another. We compared variables for used vs. unused trees for excavators and used vs. unused cavities for secondary cavity-nesters using McNemar's χ^2 tests for frequency data, paired *t*-tests for normally distributed continuous variables, paired Wilcoxon signed rank tests for nonnormally distributed continuous variables, and paired Hotelling test for compass direction of the cavity.

Second, we compared conditional logistic regression models within two sets to determine which variables increased the odds that (1) a cavity-bearing tree would be used by a secondary cavity-nester and (2) a nonexcavated (decay) cavity would occur in a live tree. Case-control studies should be analyzed using conditional logistic regression because the ratio of controls to cases in the sample is not the same as the ratio of controls to cases in the population (Keating & Cherry 2004). We did not compare models for excavators because models including decay stage failed to converge, presumably because of our small sample size and the nearly complete separation of the data by this highly influential class variable (14 excavator nest trees but only two unused trees were dead, and no matched pairs included a dead nest tree and a live unused tree; McNemar's test, $P = 0.001$). We used the *clogit* command in the *survival* package in R (Therneau & Lumley 2009) to build two sets of competing models that represented different biological hypotheses to be compared within each set using an information theoretic approach (Table 1; Burnham & Anderson 2002). All candidate models were matched case-control conditional logistic regression models in which cases were nest trees and controls were (1) trees with unused cavities (for nest site selection by secondary cavity-nesters; 1:1 matching) or (2) noncavity trees (for occurrence of nonexcavated cavities in live trees; 1:2 matching). *Clogit* uses cox proportional hazard regression to estimate a logistic regression model by maximizing the exact conditional likelihood (R Development Core Team 2009). The estimated parameter for each predictor variable is the natural logarithm of its associated odds ratio. Each conditional logistic regression model included a different set of continuous and discrete explanatory variables. We standardized cavity entrance diameter and depth to each have a mean of zero so that their interaction term could be interpreted.

We used the *ROCR* package (Sing *et al.* 2005) to calculate the area under the curve of the receiver operating characteristic (AUC), a measure of binary classifier performance (proportion of true positives and false positives) independent of cutoff values. An AUC value of 1 indicates perfect classifier performance (all cases correctly classified), values > 0.8 indicate good classifier performance, and a value of 0.5 indicates a classifier performance similar to random.

For each model, we calculated Akaike's information criterion corrected for small sample sizes (AICc) and Akaike weight (*w*; Burnham & Anderson 2002). To evaluate the strength of support

TABLE 1. Ranking of conditional logistic regression models to compare (A) cavities used by secondary cavity-nesters to cavities not used by any birds and (B) live trees with nonexcavated (decay) cavities (used by secondary cavity-nesters) to live trees without any cavities. Within each set, models are arranged according to fit, from highest to lowest weighted, with top models in bold. *k*, Number of parameters; AICc, Akaike's information criterion corrected for small sample size; Δ AICc, difference in AICc between this model and the minimum AICc model; *w*, Akaike weight; AUC, area under the curve of the receiver operating characteristic. Sample size: (A) 45 used cavities (cases) and 45 unused cavities (controls); (B) 36 cavity trees (cases) and 72 noncavity trees (controls). We were restricted by our small sample size to examine only *grapia* vs. all other trees.

Model	Variables included	<i>k</i>	AICc	Δ AICc	<i>w</i>	AUC
A. Selection of cavities by secondary cavity-nesters						
5	Depth, entrance diameter, cavity height	3	21.5	0.0	0.84	0.98
7	Depth, entrance diameter, visibility, percentage of crown touching other trees	4	24.8	3.3	0.16	0.98
2	Tree height, decay stage (live healthy, live unhealthy, or dead), ^a dbh, percentage of crown touching other trees	5	36.3	14.8	0.00	0.96
6	Depth, entrance diameter, visibility	3	36.4	14.9	0.00	0.93
4	Branch diameter, entrance diameter, depth, any upward entrance	4	37.4	15.9	0.00	0.95
1	Branch diameter, depth, entrance diameter, depth \times entrance diameter	4	37.6	16.1	0.00	0.95
3	Depth, entrance diameter, tree height, dbh	4	39.1	17.6	0.00	0.94
B. Occurrence of nonexcavated (decay) cavities in live trees						
5	dbh, height, decay class (healthy vs. unhealthy), species (<i>grapia</i> vs. <i>Apuleia leiocarpa</i> vs. all other species), crown class (dominant, codominant, or intermediate/understory)	6	38.8	0.0	0.89	0.96
3	dbh, species (<i>grapia</i> vs. all other species)	2	44.9	6.1	0.04	0.91
2	dbh, decay class (healthy vs. unhealthy)	2	45.7	6.8	0.03	0.91
1	dbh, height	2	46.5	7.7	0.02	0.90
4	dbh crown class (dominant, codominant, or intermediate/understory)	3	46.7	7.9	0.02	0.92

^aDecay classes 3 and 4 combined.

for each model, we compared the models within a set based on Δ AICc (difference between the AICc of a given model and the lowest AICc model in the set) and Akaike weight (a measure of the support for a given model relative to the other models in the set; Burnham & Anderson 2002). We considered a model to be well supported by the data if it had a Δ AICc < 2 and Akaike weight > 0.8. We used a *t*-test for each parameter in the top model to determine whether its 95% confidence interval (CI) included zero (Tabachnick & Fidell 2001). Variables in the top models were considered to be important in nest-site selection or cavity occurrence if (1) the 95% CIs on their parameters did not include zero and (2) the 95% CIs on their odds ratios did not include one.

RESULTS

We documented 120 nesting attempts of 7 species of excavator and 22 species of secondary cavity-nester in 78 cavities (Table S1).

EXCAVATORS.—Excavators made nests in live or dead trees that ranged from 16 to 94 cm dbh. Univariate analyses suggested that decay class and the percent of the crown touching other trees differed between used and unused trees (Table 2). Used trees were more likely to be dead, and had less of their crown touching other trees. Decay class was negatively correlated with dbh ($r = -0.32$), tree height ($r = -0.41$),

and the percent of the crown touching other trees ($r = -0.58$). Dead trees had often lost their tops and bark, so were shorter, had smaller diameters, and were more isolated from other trees.

SECONDARY CAVITY-NESTERS.—Secondary cavity-nesters selected nesting cavities 2.5–27 m high in live or dead trees 21–163 cm dbh. Their cavities were 12–346 cm deep with entrance diameter 3–49 cm. Univariate analyses suggested that the following variables differed between used and unused cavities: cavity depth (used cavities were 38 cm deeper), cavity height (used cavities were 5.7 m higher), percent of crown touching other trees (used cavities: 21%, unused cavities: 53%), tree dbh (used cavities were 15 cm larger in dbh), tree height (used cavity trees were 4 m taller), and visibility (used cavities had more than three times the visibility; Table 3). Cavity height was positively correlated with both dbh ($r = 0.47$) and tree height ($r = 0.70$).

The model that best explained selection of nest sites by secondary cavity-nesters was Model 5 (cavity depth, entrance diameter, and height on tree; $w_5 = 0.84$), with limited support for Model 7 (cavity depth, entrance diameter, visibility, and percentage of crown touching other trees; Δ AICc < 4, $w_7 = 0.16$; Table 1). A cavity was 1.1 times as likely to be used by a secondary cavity-nester if it was 1 cm deeper (odds ratio = 1.11, 95% CI for odds ratio = 1.02–1.21) and 1.6 times as likely to be used if it was 1 m higher on the tree (odds ratio = 1.63, 95% CI for odds ratio = 1.13–2.35; Table 3).

TABLE 2. *Univariate analyses for variables compared between (A) trees used and not used by excavators (n = 22 matched pairs) and (B) cavities used and not used by secondary cavity-nesters (n = 45 matched pairs). Significant variables are shown in bold. For variables that differed significantly between used and unused trees, the characteristics selected by birds are shown in square brackets.*

Variable	Test	Test statistic	P
A. Excavators			
Decay class (live healthy, live unhealthy, or dead) [dead]	McNemar's	$\chi^2 = 16$	0.001
Percentage of crown touching other trees [less]	Paired t-test	$t = 2.98$	0.007
Diameter at breast height (dbh)	Paired t-test	$t = -1.34$	0.20
Tree height	Paired t-test	$t = 1.11$	0.28
B. Secondary cavity-nesters			
Depth [deeper]	Paired Wilcoxon	$V = 71$	< 0.001
Cavity height [higher]	Paired t-test	$t = -6.20$	< 0.001
Percentage of crown touching other trees [less]	Paired t-test	$t = 5.76$	< 0.001
dbh [larger]	Paired t-test	$t = -3.54$	< 0.001
Tree height [taller]	Paired t-test	$t = -2.99$	0.005
Visibility [more visibility]	Paired Wilcoxon	$V = 318.5$	0.025
Substrate	McNemar's	$\chi^2 = 0.94$	0.33
Branch order (trunk or branch)	McNemar's	$\chi^2 = 0.76$	0.38
Any upward entrance	McNemar's	$\chi^2 = 0.70$	0.40
Number of entrances	Paired Wilcoxon	$V = 89$	0.55
Branch diameter	Paired Wilcoxon	$V = 569$	0.57
Compass direction of entrance (0–360°)	Paired Hotelling	$F = 0.395$	> 0.25
Decay class (live healthy, live unhealthy, or dead)	McNemar's	$\chi^2 = 1.07$	0.78
Branch distance	Paired Wilcoxon	$V = 502$	0.94
Cavity formation process (excavated or nonexcavated)	McNemar's	$\chi^2 = 0$	1
Entrance diameter	Paired Wilcoxon	$V = 496$	1
Tree species (grapia <i>Apuleia leiocarpa</i> , Paraná pine <i>Araucaria angustifolia</i> , or other)	Seven nest trees in grapia, two in Paraná pine, no random cavities in either of these tree species		

FORMATION OF NONEXCAVATED CAVITIES.—Thirty-six of 38 (95%) nonexcavated nest cavities were in live trees. Twenty-two (61%) of these were in healthy trees and 14 (39%) in unhealthy trees. Thirty-two (80%) were in a living section of the tree. They occurred in the trunk, first-, second-, and third-order branches 21–83 cm diam at the height of the cavity. The occurrence of nonexcavated cavities was best explained by Model 5 (tree dbh, tree height, decay class, tree species, and crown class; $w_5 = 0.89$; Table 1). Based on the 95% CIs on odds ratios and parameter estimates, cavities were more likely in grapias *Apuleia leiocarpa*, trees with larger dbh, and those in the lower crown classes (not dominant), although the confidence intervals on the odds ratios of the categorical explanatory variables were large (Table 3). Although 11 nest cavities (31%) were in grapias, these made up only three (4%) of the noncavity trees measured. The mean dbh of live trees with used nonexcavated cavities was 77 cm, with 86 percent of these cavities occurring in trees > 50 cm dbh (range: 30–163 cm dbh).

DISCUSSION

NEST-TREE SELECTION AND CAVITY FORMATION.—Excavators selected dead and unhealthy trees to make their nest holes, similar to other excavators in temperate (Li & Martin 1991, Martin *et al.* 2004,

Remm *et al.* 2006, Mahon *et al.* 2007) and tropical forest (Sandoval & Barrantes 2006). As in a study of the Magellanic woodpecker in temperate Patagonian forest (Ojeda *et al.* 2007), tree diameter was a poor predictor of tree use by excavators in our study.

Secondary cavity-nesters selected deep, high cavities in relatively isolated trees with good visibility, perhaps reducing their risk of predation. Although cavity height was positively correlated with both dbh and tree height, cavity height seems more likely to be the characteristic that birds selected directly. Similarly, deeper cavities were selected and reused more often by a wide variety of cavity-nesters in temperate and subtropical forests (Gibbons *et al.* 2002, Aitken & Martin 2004, Berkunsky & Rebores 2008, Koch *et al.* 2008a, Cockle & Bodrati 2009, Politi *et al.* 2009). Higher cavities were also selected preferentially by secondary cavity-nesters in subtropical forest in the Andes (Politi *et al.* 2009) and Australia (Cameron 2006), and temperate forest in Europe (Wesołowski & Rowiński 2004). Several studies have shown that nest success is greater in cavities higher above the ground, with larger internal volume (Nilsson 1984, Li & Martin 1991, Wiebe & Swift 2001, Mahon & Martin 2006, Sanz 2008). In Puerto Rico, snakes *Epicrates inornatus* preferentially used trees with crowns that touched neighboring trees, and in Jamaica, black-billed parrots *Amazona agilis* suffered higher nest predation at the chick stage when nesting in such trees (Koenig *et al.*

TABLE 3. Parameter estimates (natural logarithms of odds ratios) and odds ratios for top conditional logistic regression models to compare (A) cavities used by secondary cavity-nesters to cavities not used by any birds and (B) live trees with nonexcavated (decay) cavities (used by secondary cavity-nesters) to live trees without any cavities, in the Atlantic forest, Argentina. t , Parameter estimate/SE. Parameters where $|t| > 1.96$ have 95% CIs that do not include 0 (in bold).

Parameter	Estimate	SE	t	Odds ratio (95% CI)
A. Selection of cavities by secondary cavity-nesters				
Cavity height (m)	0.489	0.186	2.63	1.63 (1.13–2.35)
Cavity depth (cm)	0.106	0.0442	2.39	1.11 (1.02–1.2)
Cavity entrance diameter (cm)	–0.206	0.118	–1.76	0.81 (0.65–1.02)
B. Occurrence of nonexcavated (decay) cavities in live trees				
Diameter at breast height (cm)	0.15	0.05	2.86	1.17 (1.05–1.30)
Grapia <i>Apuleia leiocarpa</i>	4.85	1.94	2.50	128 (2.9–5736)
Crown class (dominant)	–4.61	2.26	–2.04	0.010 (0.0001–0.84)
Decay class (unhealthy)	2.03	1.08	1.89	7.62 (0.93–62.8)
Tree height (m)	–0.18	0.11	–1.61	0.83 (0.67–1.04)
Crown class (codominant)	1.94	1.35	1.44	7.00 (0.49–99.4)

2007). As observed in Canada (Aitken & Martin 2007), secondary cavity-nesters in the Atlantic forest used cavities excavated by woodpeckers in proportion to their availability. In contrast, birds in Europe (Remm *et al.* 2006, Wesolowski 2007) and Asia (Bai *et al.* 2005) avoided cavities excavated by woodpeckers.

In the scant literature on cavity-nesting birds of the Neotropics, many authors assume that dead trees (snags) are a key resource for these species, a resource considered to be less abundant in tropical than in temperate forests (Gibbs *et al.* 1993). However, the density of dead trees in our Atlantic forest study area (Ríos 2006) is similar to the densities reported for temperate forests by Gibbs *et al.* (1993). Although our study area had an abundance of dead trees that were an important substrate for excavators, the critical resource for secondary cavity-nesters was large live trees with nonexcavated (decay) cavities. In Canadian temperate forest, Martin *et al.* (2004) found 55% of nests of secondary cavity-nesters in live trees, 10 percent healthy and 45 percent unhealthy with visible signs of decay. In the Atlantic forest, however, many of our nest trees had no visible signs of decay other than the presence of a cavity. Indeed, live trunks or branches were the substrate for more than two-thirds of the nests of large-bodied secondary cavity-nesters, the group most likely to be nest-site limited. Thus, although snags were important for excavators, we caution against focusing on snags for the conservation of secondary cavity-nesters in humid tropical and subtropical forests.

Both excavators and secondary cavity-nesters ultimately depend on fungi to create the conditions for cavity formation. Parasitic heart rot (in living trees) and later saprobe fungi (in dead trees)

generate chemical and structural changes in wood that facilitate the creation of cavities by vertebrates, insects, or abiotic processes (Robledo & Urcelay 2009). Most woodpeckers appear to select nest sites where fungi (often *Phellinus* spp.) have softened the heartwood (Hart & Hart 2001, Jackson & Jackson 2004, Ojeda *et al.* 2007, Pasinelli 2007). Future research should attempt to identify the species and genera of fungi that facilitate cavity production in the Atlantic forest, so that trees infected with these fungi can be targeted for conservation.

Four caveats should be considered when interpreting our results. First, we pooled data from several years and several habitats, but other studies have shown variation in nest-site selection over time and across habitats (Rudolph & Conner 1991, Cornelius 2008, Koch *et al.* 2008a, Norris & Martin 2008). Unfortunately, our small sample size meant that we could not model nest-tree selection by habitat. Second, potentially important variables were not measured in this study. Cavity-nesting birds select their nest trees based not only on cavity- and tree-level variables but also on plot-level variables and larger scale context, such as surrounding vegetation and distance to forest edge (Aitken & Martin 2004, Mahon *et al.* 2007, Cornelius 2008, Koch *et al.* 2008a, Politi *et al.* 2009). Third, used cavities may vary widely in quality. Future studies should examine which cavity characteristics affect nesting success. Finally, our main results reflect the breadth of many cavity-nesting species (about half the species present)—a breadth that is necessary if we wish to accommodate the needs of cavity-nesting communities. Different species, however, selected cavities and trees with different characteristics, as reported in other studies (Nilsson 1984, Lindenmayer *et al.* 1990b, Aitken & Martin 2004). Some nest-tree characteristics might be important to one or two species, but would not have been identified in our community-level study. Species-specific studies of nest-site selection are a research priority, especially for endangered species like the Vinaceous parrot *Amazona vinacea* (Cockle *et al.* 2007).

MANAGEMENT RECOMMENDATIONS.—No large tracts of laurel, guatambú, and Paraná pine forest remain in Argentina; however, there are still large tracts of other mixed Atlantic forest types. As the Atlantic forest is already highly fragmented, we recommend implementing strategies that conserve, in a variety of habitats, the key features selected by cavity-nesting birds. Dead and unhealthy trees should be retained for excavators. Large-diameter trees, especially grapias, should be retained for secondary cavity-nesters. The strategy should aim to conserve all trees > 100 cm dbh and a number of trees > 60 cm dbh in all forests and on farms.

In the 2500-km² Yaboty Biosphere Reserve, most landowners practice selective logging of the native forest. Current forestry policies impose minimum diameters on harvested trees, encouraging landowners to harvest the trees most likely to provide nest sites for secondary cavity-nesters. We recommend guidelines that stipulate maximum diameters for tree harvest and minimum densities of large trees for retention. Policies should also promote the recruitment of new trees through reduced-impact logging to avoid destruction of nontarget trees during logging operations (Bulfe *et al.* 2009). Landowners who retain native forest and large live trees

should be rewarded through subsidies or premium prices for sustainably harvested native trees.

The laurel, guatambú, and Paraná pine forest remains in Argentina only in small fragments and as isolated trees, mostly on small farms. These farms still support relatively well-connected forest patches with the full complement of nongame forest bird species, including the only large breeding population of the endangered Vinaceous parrot in Argentina (Cockle *et al.* 2007; A. Bodrati & K. Cockle, unpubl. data). Although not all cavity-nester species will use isolated trees on farms, these rural trees allow some species to persist in anthropogenically altered habitat. To conserve a supply of mature trees over the long term in agricultural areas, models suggest keeping mortality of existing trees below 0.5 percent/yr, and recruiting new trees at a rate higher than the number of existing trees and at a frequency of about 15 percent of the maximum life expectancy of trees (Gibbons *et al.* 2008). Studies of the demography of Atlantic forest trees (lifespan, mortality, and recruitment) are needed, however, to determine appropriate targets for rural tree conservation.

The small-holder farmers in our study area in Argentina are stewards of lands among the richest in biodiversity. They urgently need technical assistance, economic incentives, and policies that promote sustainable practices in forestry and agriculture. Critically endangered Paraná pines are protected by law and are found on farms throughout our study area; however, because harvest of adult Paraná pines is not permitted, many farmers eliminate 'nuisance' seedlings from their pastures. A better policy would be to use subsidies to encourage farmers to (1) conserve native forest, (2) establish Paraná pine plantations, and (3) retain natural Paraná pine seedlings and saplings. Education programs in our area have been successful in reducing some threats to endangered birds (Fariña *et al.* in press), and these programs should be expanded to include the conservation of large trees throughout the Atlantic forest of Argentina. In another biodiversity hotspot, the Western Ghats (India), perceiving benefits from forest on farms has been key to preserving a mixed landscape of forest patches and agricultural crops that, even after 2000 yr of cultivation, supports 86 percent of the bird species found in large intact forest (Ranganathan *et al.* 2008). Conserving native trees and tropical forest patches on farms in the Ghats and elsewhere, however, is a complex undertaking requiring a good understanding of the needs and motivations of rural stakeholders (Garcia *et al.* 2009). In the Atlantic forest of Argentina, we strongly encourage policy-makers and nongovernmental organizations to start seeking farmers' input on strategies to conserve remnant cavity-nester habitat in rural areas.

ACKNOWLEDGMENTS

We are especially grateful to the farmers of Tobuna and Santa Rosa (Misiones, Argentina) who helped us find and study nests on their property, and to D. W. Cockle who designed, built, and maintained the cameras that were essential for checking nests. A. Bodrati, J. M. Segovia, N. D. Fariña, E. Jordan, A. Fernández, M. Debarba, and many volunteers, especially from the Carrera de Guardaparques Provinciales de Misiones, helped find and monitor

nests. M. C. Drever, A. R. Norris, A. G. Pietrek, G. Robledo, D. Irwin, M. Lammertink, and two anonymous reviewers provided excellent comments on analysis and drafts. 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, Conservar La Argentina Grant from Aves Argentinas/BirdLife International, Natural Sciences and Engineering Research Council of Canada (NSERC, Canada Graduate Scholarship to KC, Discovery Grants to KM and KW), Killam Foundation, and Donald S. McPhee Fellowship and Namkoong Family Fellowship in Forest Sciences from the University of British Columbia. The Area de Manejo Integral de la Reserva de la Biósfera Yaboty, Environment Canada, RF-Links, and Idea Wild loaned or donated equipment. The Ministerio de Ecología, RNR y Turismo of the Province of Misiones authorized the study.

SUPPORTING INFORMATION

Additional Supporting Information may be found in the online version of this article:

TABLE S1. *Characteristics of trees and cavities used for nesting by 29 bird species in the Atlantic forest, Misiones province, Argentina.*

Please note: Wiley-Blackwell is not responsible for the content or functionality of any supporting materials supplied by the authors. Any queries (other than missing material) should be directed to the corresponding author for the article.

LITERATURE CITED

- AITKEN, K. E. H., AND K. MARTIN. 2004. Nest cavity availability and selection in aspen-conifer groves in a grassland landscape. *Can. J. For. Res.* 34: 2099–2109.
- AITKEN, K. E. H., AND K. MARTIN. 2007. The importance of excavators in hole-nesting communities: Availability and use of natural tree holes in old mixed forests of western Canada. *J. Ornithol.* 148 (Suppl): S425–S434.
- BAI, M., F. WICHMANN, AND M. MÜHLENBERG. 2005. Nest-site characteristics of hole-nesting birds in a primeval boreal forest of Mongolia. *Acta Ornithol.* 40: 1–14.
- BERKUNSKY, I., AND J. C. REBORDA. 2008. Nest-site fidelity and cavity reoccupation by Blue-fronted Parrots *Amazona aestiva* in the dry Chaco of Argentina. *Ibis* 151: 145–150.
- BRIGHTSMITH, D. J. 2005. Parrot nesting in southeastern Peru: Seasonal patterns and keystone trees. *Wilson Bull.* 117: 296–305.
- BULFE, N. M. L., F. GALVÃO, A. F. FILHO, AND P. MAC DONAGH. 2009. Efeitos da exploração convencional e de impacto reduzido em uma floresta estacional semidecidual na província de Misiones, nordeste da Argentina. *Floresta* 39: 365–379.
- BURNHAM, K. P., AND D. R. ANDERSON. 2002. Model selection and multi-model inference: A practical information-theoretic approach (2nd edition). Springer-Verlag, New York.
- CABRERA, A. L. 1976. *Enciclopedia Argentina de agricultura y jardinería*, Tomo II. Fascículo I. Regiones fitogeográficas Argentinas (2nd edition). Editorial Acme S. A. C. I., Buenos Aires, Argentina.
- CÂMARA, I. G. 2003. Brief history of conservation in the Atlantic forest. *In* C. Galindo-Leal and I. G. Câmara (Eds.). *The Atlantic forest of South*

- America: Biodiversity status, threats, and outlook, pp. 31–42. Island Press, Washington, DC.
- CAMERON, M. 2006. Nesting habitat of the glossy black-cockatoo in central New South Wales. *Biol. Conserv.* 127: 402–410.
- CAREY, A. B. 1983. Cavities in trees in hardwood forests. In Proceedings of the Snag Habitat Management Symposium, Flagstaff, Arizona, 7–9 June 1983, Forest Service General Technical Report RM-99, pp. 167–184.
- COCKLE, K., AND A. BODRATI. 2009. Nesting of the Planalto Woodcreeper (*Dendrocolaptes platyrostris*). *Wilson J. Ornithol.* 121: 789–795.
- COCKLE, K., G. CAPUZZI, A. BODRATI, R. CLAY, H. DEL CASTILLO, M. VELÁZQUEZ, J. I. ARETA, N. FARIÑA, AND R. FARIÑA. 2007. Distribution, abundance, and conservation of Vinaceous Amazons (*Amazona vinacea*) in Argentina and Paraguay. *J. Field Ornithol.* 78: 21–39.
- COCKLE, K. L., M. L. LEONARD, AND A. A. BODRATI. 2005. Presence and abundance of birds in an Atlantic forest reserve and adjacent plantation of shade-grown yerba mate, in Paraguay. *Biodiversity Conserv.* 14: 3265–3288.
- COCKLE, K., K. MARTIN, AND K. WIEBE. 2008. Availability of cavities for nesting birds in the Atlantic forest, Argentina. *Ornithol. Neotrop.* 19 (Suppl): 269–278.
- CORNELIUS, C. 2008. Spatial variation in nest-site selection by a secondary cavity-nesting bird in a human-altered landscape. *Condor* 110: 615–626.
- CORNELIUS, C., K. COCKLE, N. POLITI, I. BERKUNSKY, L. SANDOVAL, V. OJEDA, L. RIVERA, M. HUNTER JR., AND M. MARTIN. 2008. Cavity-nesting birds in Neotropical forests: Cavities as a potentially limiting resource. *Ornithol. Neotrop.* 19 (Suppl): 253–268.
- DENG, W., AND W. GAO. 2005. Edge effects on nesting success of cavity-nesting birds in fragmented forests. *Biol. Conserv.* 126: 363–370.
- EYRE, T. J. 2005. Hollow-bearing trees in large glider habitat in south-east Queensland, Australia: Abundance, spatial distribution and management. *Pac. Conserv. Biol.* 11: 23–37.
- FARIÑA, R., K. COCKLE, E. MÉRIDA, J. M. SEGOVIA, AND A. BODRATI. In press. Aplicando educación ambiental para la conservación de especies amenazadas en un ambiente antropizado: la selva Atlántica en Misiones, Argentina. Libro de Resúmenes del VI Congreso Iberoamericano de Educación Ambiental: Enriqueciendo las propuestas educativo-ambientales para la acción colectiva.
- FISHER, R. J., AND K. L. WIEBE. 2006. Nest site attributes and temporal patterns of northern flicker nest loss: Effects of predation and competition. *Oecologia* 147: 744–753.
- FOX, J. C., F. HAMILTON, AND S. OCCHIPINTI. 2009. Tree hollow incidence in Victorian state forests. *Aust. For.* 72: 39–48.
- GARCIA, C. A., S. A. BHAGWAT, J. GHAZOUL, C. D. NATH, K. M. NANAYA, C. G. KUSHALAPPA, Y. RAGHURAMULU, R. NASI, AND P. VAAST. 2009. Biodiversity conservation in agricultural landscapes: Challenges and opportunities of coffee agroforests in the Western Ghats, India. *Conserv. Biol.* 24: 479–488.
- GIBBONS, P., D. B. LINDENMAYER, S. C. BARRY, AND M. T. TANTON. 2002. Hollow selection by vertebrate fauna in forests of southeastern Australia and implications for forest management. *Biol. Conserv.* 103: 1–12.
- GIBBONS, P., D. B. LINDENMAYER, J. FISCHER, A. D. MANNING, A. WEINBERG, J. SEDDON, P. RYAN, AND G. BARRETT. 2008. The future of scattered trees in agricultural landscapes. *Conserv. Biol.* 22: 1309–1319.
- GIBBS, J. P., M. L. HUNTER JR., AND S. M. MELVIN. 1993. Snag availability and communities of cavity nesting birds in tropical versus temperate forests. *Biotropica* 25: 236–241.
- GUIX, J. C., M. MARTÍN, AND S. MAÑOSA. 1999. Conservation status of parrot populations in an Atlantic rainforest area of southeastern Brazil. *Biodiversity Conserv.* 8: 1079–1088.
- HAAPANEN, A. 1965. Bird fauna of the Finnish forests in relation to forest succession. I. *Ann. Zool. Fenn.* 2: 153–196.
- HART, J. H., AND D. L. HART. 2001. Heartrot fungi's role in creating picid nesting sites in living aspen. USDA Forest Service Proceedings RMRS-P-18, pp. 207–214.
- HOLLOWAY, G. L., J. P. CASPERSEN, M. C. VANDERWEL, AND B. J. NAYLOR. 2007. Cavity tree occurrence in hardwood forests of central Ontario. *For. Ecol. Manage.* 239: 191–199.
- IMBEAU, L., M. MÖNKKÖNEN, AND A. DESROCHERS. 2001. Long-term effects of forestry on birds of the Eastern Canadian Boreal Forests: A comparison with Fennoscandia. *Conserv. Biol.* 15: 1151–1162.
- JACKSON, J. A., AND B. J. S. JACKSON. 2004. Ecological relationships between fungi and woodpecker cavity sites. *Condor* 106: 37–49.
- KEATING, K. A., AND S. CHERRY. 2004. Use and interpretation of logistic regression in habitat-selection studies. *J. Wildl. Manage.* 68: 774–789.
- KOCH, A., S. MUNKS, AND D. DRISCOLL. 2008a. The use of hollow-bearing trees by vertebrate fauna in wet and dry *Eucalyptus obliqua* forest, Tasmania. *Wildl. Res.* 35: 727–746.
- KOCH, A. J., S. A. MUNKS, D. DRISCOLL, AND J. B. KIRKPATRICK. 2008b. Does hollow occurrence vary with forest type? A case study in wet and dry *Eucalyptus obliqua* forest. *For. Ecol. Manage.* 255: 3938–3951.
- KOENIG, S. E., J. M. WUNDERLE JR., AND E. C. ENKERLIN-HOEFLICH. 2007. Vines and canopy contact: A route for snake predation on parrot nests. *Bird Conserv. Int.* 17: 79–91.
- LI, P., AND T. E. MARTIN. 1991. Nest-site selection and nesting success of cavity-nesting birds in high elevation forest drainages. *Auk* 108: 405–418.
- LINDENMAYER, D. B., R. B. CUNNINGHAM, M. T. TANTON, AND A. P. SMITH. 1990a. The conservation of arboreal marsupials in the montane ash forests of the central highlands of Victoria, South-East Australia: II. The loss of trees with hollows and its implications for the conservation of Leadbeater's Possum *Gymnobelideus leadbeateri* McCoy (Marsupialia: Petauridae). *Biol. Conserv.* 54: 133–145.
- LINDENMAYER, D. B., R. B. CUNNINGHAM, M. T. TANTON, A. P. SMITH, AND H. A. NIX. 1990b. The conservation of arboreal marsupials in the montane ash forests of the central highlands of Victoria, South-east Australia: I. Factors influencing the occupancy of trees with hollows. *Biol. Conserv.* 54: 111–131.
- MAHON, C. L., AND K. MARTIN. 2006. Nest survival of chickadees in managed forests: Habitat, predator, and year effects. *J. Wildl. Manage.* 70: 1257–1265.
- MAHON, C. L., K. MARTIN, AND J. D. STEVENTON. 2007. Habitat attributes and chestnut-backed chickadee nest site selection in uncut and partial-cut forests. *Can. J. For. Res.* 37: 1272–1285.
- MANNING, A. D., J. FISCHER, AND D. B. LINDENMAYER. 2006. Scattered trees are keystone structures—implications for conservation. *Biol. Conserv.* 132: 311–321.
- MARTIN, K., K. E. H. AITKEN, AND K. L. WIEBE. 2004. Nest sites and nest webs for cavity-nesting communities in interior British Columbia, Canada: Nest characteristics and niche partitioning. *Condor* 106: 5–19.
- MARTIN, K., AND J. M. EADIE. 1999. Nest webs: A community-wide approach to the management and conservation of cavity-nesting forest birds. *For. Ecol. Manage.* 115: 243–257.
- MONTECUBIO-RICO, T. C., J. M. ORTEGA-RODRÍGUEZ, M. C. MARÍN-TOGO, AND A. SALINAS-MELGOZA. 2009. Nesting habitat of the lilac-crowned parrot in a modified landscape in Mexico. *Biotropica* 41: 361–368.
- MORELLATO, L. P. C., AND C. F. B. HADDAD. 2000. Introduction: The Brazilian Atlantic forest. *Biotropica* 32: 786–792.
- MYERS, N., R. A. MITTERMEIER, C. G. MITTERMEIER, G. A. B. DA FONSECA, AND J. KENT. 2000. Biodiversity hotspots for conservation priorities. *Nature* 403: 853–858.
- 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.
- NILSSON, S. G. 1984. The evolution of nest-site selection among hole-nesting birds: The importance of nest predation and competition. *Ornis Scand.* 15: 167–175.
- NORRIS, A. R., AND K. MARTIN. 2008. Mountain pine beetle presence affects nest patch choice of red-breasted nuthatches. *J. Wildl. Manage.* 72: 733–737.

- OJEDA, V. S., M. L. SUAREZ, AND T. KITZBERGER. 2007. Crown dieback events as key processes creating cavity habitat for Magellanic woodpeckers. *Aust. Ecol.* 32: 436–445.
- PASINELLI, G. 2007. Nest site selection in middle and great spotted woodpeckers *Dendrocopos medius* & *D. major*: Implications for forest management and conservation. *Biodiversity Conserv.* 16: 1283–1298.
- PATTANAVIBOOL, A., AND W. D. EDGE. 1996. Single-tree selection silviculture affects cavity resources in mixed deciduous forests in Thailand. *J. Wildl. Manage.* 60: 67–73.
- POLITI, N., M. HUNTER JR., AND L. RIVERA. 2009. Nest selection by cavity-nesting birds in subtropical montane forests of the Andes: Implications for sustainable forest management. *Biotropica* 41: 354–360.
- R DEVELOPMENT CORE TEAM. 2009. R: A language and environment for statistical computing. ISBN 3–900051-07-0. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. Available at <http://www.R-project.org> (accessed 24 August 2009).
- RANGANATHAN, J., R. J. RANJIT DANIELS, M. D. SUBASH CHANDRAN, P. R. EHRlich, AND G. C. DAILY. 2008. Sustaining biodiversity in ancient tropical countryside. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 105: 17852–17854.
- REMM, J., A. LÖHMUS, AND K. REMM. 2006. Tree cavities in riverine forests: What determines their occurrence and use by hole-nesting passerines? *For. Ecol. Manage.* 221: 267–277.
- RIBEIRO, M. C., J. P. METZGER, A. CAMARGO MARTENSEN, F. J. PONZONI, AND M. M. HIROTA. 2009. The Brazilian Atlantic forest: How much is left, and how is the remaining forest distributed? Implications for conservation. *Biol. Conserv.* 142: 1141–1153.
- RÍOS, R. C. 2006. Caracterización florística e fitosociológica da vegetação arbórea em três unidades pedológicas do Parque Provincial Cruce Caballero, Misiones, Argentina. Diss. Mestre em Ciências Florestais, Univ. Federal do Paraná, Curitiba, Brazil.
- ROBLEDI, G., AND C. URCELAY. 2009. Hongos de la madera en árboles nativos del centro de Argentina. Editorial Universitaria, Universidad Nacional de Córdoba, Córdoba, Argentina.
- RUDOLPH, D. C., AND R. N. CONNER. 1991. Cavity tree selection by red-cockaded woodpeckers in relation to tree age. *Wilson Bull.* 103: 458–467.
- SANDOVAL, L., AND G. BARRANTES. 2006. Selección de árboles muertos por el carpintero de Hoffman (*Melanerpes hoffmannii*) para la construcción de nidos. *Ornitol. Neotrop.* 17: 295–300.
- SANZ, V. 2008. Análisis multiescalar y multivariado para evaluar la susceptibilidad de los nidos de psitácidos a la depredación: un ejemplo con la cotorra cabeciamarilla (*Amazona barbadensis*). *Ornitol. Neotrop.* 19 (Suppl): 123–134.
- SEIXAS, G. H. F., AND G. DE M. MOURÃO. 2002. Nesting success and hatching survival of the Blue-fronted Amazon (*Amazona aestiva*) in the Pantanal of Mato Grosso do Sul, Brazil. *J. Field Ornithol.* 73: 399–409.
- SING, T., O. SANDER, N. BEERENWINKEL, AND T. LENGAUER. 2005. ROCR: Visualizing classifier performance in R. *Bioinformatics* 21: 3940–3941.
- SNOW, D. W. 1976. The web of adaptation: Birds studies in the American tropics. Cornell University Press, Ithaca, New York.
- STOTZ, D. F., J. W. FITZPATRICK, T. A. PARKER III, AND D. K. MOSKOVITS. 1996. Neotropical birds: Ecology and conservation. University of Chicago Press, Chicago, Illinois.
- TABACHNICK, B. G., AND L. S. FIDELL. 2001. Using multivariate statistics (4th edition). Allyn & Bacon, Boston, Massachusetts.
- TERBORGH, J., AND J. S. WESKE. 1969. Colonization of secondary habitats by Peruvian birds. *Ecology* 50: 765–782.
- THERNEAU, T., and original R port by Lumley T. 2009. Survival: Survival analysis, including penalized likelihood. R Package Version 2.35-4. Available at <http://CRAN.R-project.org/package=survival> (accessed 23 December 2009).
- VAUGHAN, C., N. NEMETH, AND L. MARINEROS. 2003. Ecology and management of natural and artificial Scarlet Macaw (*Ara macao*) nest cavities in Costa Rica. *Ornitol. Neotrop.* 14: 381–396.
- WESOŁOWSKI, T. 2002. Anti-predator adaptations in nesting Marsh Tits *Parus palustris*: The role of nest-site security. *Ibis* 144: 593–601.
- WESOŁOWSKI, T. 2007. Lessons from long-term hole-nester studies in a primeval temperate forest. *J. Ornithol.* 148 (Suppl 2): S395–S405.
- WESOŁOWSKI, T., D. CZESZCZEWIK, P. ROWIŃSKI, AND W. WALANKIEWICZ. 2002. Nest soaking in natural holes—a serious cause of breeding failure? *Ornis Fenn.* 79: 132–138.
- WESOŁOWSKI, T., AND P. ROWIŃSKI. 2004. Breeding behaviour of Nuthatch *Sitta europaea* in relation to natural hole attributes in a primeval forest. *Bird Study* 51: 143–155.
- WHITFORD, K. R. 2002. Hollows in jarrah (*Eucalyptus marginata*) and marri (*Corymbia calophylla*) trees: I. Hollow sizes, tree attributes and ages. *For. Ecol. Manage.* 160: 201–214.
- WHITFORD, K. R., AND M. R. WILLIAMS. 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.
- WHITE, T. H. JR., G. G. BROWN, AND J. A. COLLAZO. 2006. Artificial cavities and nest site selection by Puerto Rican Parrots: A multiscale assessment. *Avian Conserv. Ecol.* 1: 5.
- WIEBE, K. L. 2001. Microclimate of tree cavity nests: Is it important for reproductive success in Northern Flickers? *Auk* 118: 412–421.
- WIEBE, K. L., AND T. L. SWIFT. 2001. Clutch size relative to tree cavity size in Northern Flickers. *J. Avian Biol.* 32: 167–173.
- WILEY, J. W., R. S. GNAM, S. E. KOENIG, A. DORNELLY, X. GALVEZ, P. E. BRADLEY, T. WHITE, M. ZAMORE, P. R. REILLO, AND D. ANTHONY. 2004. Status and conservation of the family Psittacidae in the West Indies. *J. Caribb. Ornithol* (Special issue) 17: 94–154.
- WORMINGTON, K. R., D. LAMB, H. I. MCCALLUM, AND D. J. MOLONEY. 2003. The characteristics of six species of living hollow-bearing trees and their importance for arboreal marsupials in the dry sclerophyll forests of southeast Queensland, Australia. *For. Ecol. Manage.* 182: 75–92.
- ZAR, J. H. 1999. Biostatistical analysis (4th edition). Prentice Hall, Upper Saddle River, New Jersey.

TABLE S1. Characteristics of trees and cavities used for nesting by 29 bird species in the Atlantic forest, Misiones province, Argentina. All nests in natural cavities reported by Cockle et al. (2008) and Cockle and Bodrati (2009) are also listed here, with more accurate measurements and more details. Means are reported for: (1) excavators; (2) small secondary cavity-nesters (13–60 g); and (3) large secondary cavity-nesters (61–500 g), counting each cavity only once in each of these three groups, even if it was used by more than one species of bird within the group. ^aHabitat where nest was found: PF = Primary Forest, LF = Logged Forest, CI = cleared area, pasture, annual crop. ^bMean \pm SE. ^cMode.

Species	N Nests	N Cavities	Habitat ^a	dbh (cm) ^b	Decay class ^c	% crown touching other trees ^b	% in live substrate	Depth (cm) ^b	Entrance diam. (cm) ^b	Cavity height (m) ^b
<i>1. Excavators</i>	25	23		57 \pm 7	4	12 \pm 5	4	35 \pm 4	8 \pm 0.4	10 \pm 1
Surucua Trogon (<i>Trogon surrucura</i>)	6	5	PF, LF, CI	93 \pm 18	1	35 \pm 9	0	15 \pm 1	9 \pm 0.6	14 \pm 2
White-spotted Woodpecker (<i>Veniliornis spilogaster</i>)	2	2	PF, LF	43 \pm 6	2,3	1 \pm 1	0	20	6 \pm 0.3	14 \pm 5
Yellow-fronted Woodpecker (<i>Melanerpes flavifrons</i>)	1	1	PF	57	3	20	0		10	21
Green-barred Woodpecker (<i>Colaptes melanochloros</i>)	8	7	PF, LF, CI	43 \pm 10	4	21 \pm 13	14	46 \pm 10	7 \pm 0.5	7 \pm 1
Campo Flicker (<i>Colaptes campestris</i>)	4	4	CI	30 \pm 7	4	0 \pm 0	0	34 \pm 7	7 \pm 0.2	2 \pm 0.7
Lineated Woodpecker (<i>Dryocopus lineatus</i>)	2	2	PF	77 \pm 17	2,4	20 \pm 20	0	47 \pm 17	10 \pm 3.2	10 \pm 0.7
Robust Woodpecker (<i>Campephilus robustus</i>)	2	2	PF, CI	58 \pm 18	4	0 \pm 0	0	38 \pm 4	9 \pm 0.7	15 \pm 8
<i>2. Small Secondary Cavity-nesters</i>	13	11		52 \pm 6	2	20 \pm 9	18	25 \pm 3	7 \pm 0.9	10 \pm 2
Buff-browed Foliage-gleaner (<i>Syndactyla rufosuperciliata</i>)	2	1	LF	70	1	40	100	14	4	16
Olivaceous Woodcreeper (<i>Sittasomus griseicapillus</i>)	1	1	LF	62	2	80	0	25	3	16
Long-tailed Tyrant (<i>Colonia colonus</i>)	1	1	PF edge	65	2	0	0		10	20
Streaked Flycatcher (<i>Myiodynastes maculatus</i>)	1	1	LF	55	2	0	0	16	11	12

Swainson's Flycatcher (<i>Myiarchus swainsoni</i>)	4	4	CI	48 ± 14	2	25 ± 17	25	33 ± 3	7 ± 1.1	4 ± 2
Black-crowned Tityra (<i>Tityra inquisitor</i>)	3	2	CI	47 ± 17	3	0 ± 0	0	24 ± 12	8 ± 3.0	9 ± 1
House Wren (<i>Troglodytes aedon</i>)	1	1	CI	36	3	0	0	20	6	9
3. Large Secondary Cavity-nesters	82	50		76 ± 4	1	27 ± 4	68	68 ± 8	10 ± 1	13 ± 1
American Kestrel (<i>Falco sparverius</i>)	1	1	CI	64	4	0.0	0	15	9	10
White-eyed Parakeet (<i>Aratinga leucophthalma</i>)	5	5	PF	84 ± 13	1	29 ± 11	100	118 ± 58	5 ± 0.2	15 ± 2
Maroon-bellied Parakeet (<i>Pyrrhura frontalis</i>)	21	14	PF, LF, CI	77 ± 11	1	44 ± 9	93	61 ± 7	6 ± 0.9	12 ± 2
Red-capped Parrot (<i>Pionopsitta pileata</i>)	2	2	PF, LF	68 ± 18	1	28 ± 23	100	70 ± 19	9 ± 1.8	18 ± 2
Scaly-headed Parrot (<i>Pionus maximiliani</i>)	12	9	PF, LF, CI	67 ± 11	2	26 ± 6	56	57 ± 7	9 ± 1.0	14 ± 2
Vinaceous Parrot (<i>Amazona vinacea</i>)	10	8	LF, CI	79 ± 7	2	22 ± 9	63	84 ± 31	16 ± 1.9	16 ± 2
Barn Owl (<i>Tyto alba</i>)	1	1	CI	104	2	10	0	110	49	8
Tropical Screech-Owl (<i>Megascops choliba</i>)	2	2	LF, CI	74 ± 30	1,4	0 ± 0	50	26 ± 5	17 ± 7.0	12 ± 2
Ferruginous Pygmy-Owl (<i>Glaucidium brasilianum</i>)	2	1	PF	60	1	0	100	32	5	9
Red-breasted Toucan (<i>Ramphastos dicolorus</i>)	11	7	PF, LF, CI	61 ± 7	3	29 ± 5	71	91 ± 30	9 ± 1.5	13 ± 2
Chestnut-eared Aracari (<i>Pteroglossus castanotis</i>)	4	3	PF, LF, CI	100 ± 33	1	17 ± 9	100	50 ± 1	9 ± 2.9	19 ± 4
White-throated Woodcreeper (<i>Xiphocolaptes albicollis</i>)	3	2	PF, LF	49 ± 19	1,2	55 ± 15	100	75 ± 29	7 ± 1.6	11 ± 6
Planalto Woodcreeper (<i>Dendrocolaptes platyrostris</i>)	3	3	PF, LF, CI	48 ± 16	2	33 ± 20	67	61 ± 15	6 ± 0.7	8 ± 4
Black-tailed Tityra (<i>Tityra cayana</i>)	4	4	PF, CI	78 ± 10	3	8 ± 5	0	41 ± 4	13 ± 2.5	17 ± 2
Chopi Blackbird (<i>Gnorimopsar chopi</i>)	1	1	CI	83	2	0	0	21	9	10

LAS AVES QUE NIDIFICAN EN HUECOS NECESITAN ÁRBOLES GRANDES VIVOS

Selección de árboles-nido por las aves que anidan en huecos en la selva Atlántica

Kristina Cockle^{1,2,3,6}, Kathy Martin^{1,4}, & Karen Wiebe⁵

1 Center for Applied Conservation Research, Faculty of Forestry, University of British Columbia, 2424 Main Mall, Vancouver, British Columbia, V6T 1Z4, Canada

2 Proyecto Selva de Pino Paraná, Vélez Sarsfield y San Jurjo S/N, San Pedro, Misiones, CP 3352, Argentina

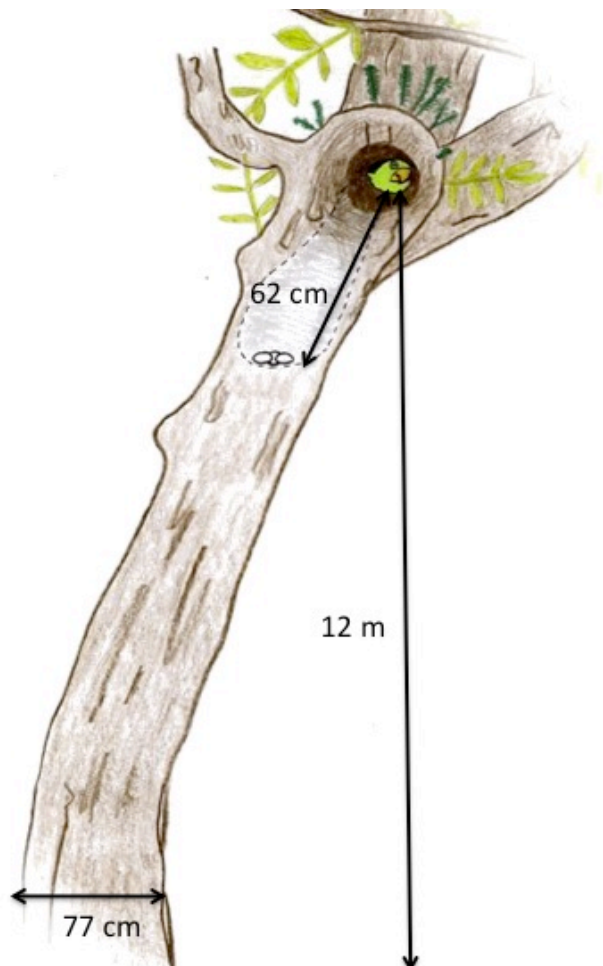
3 Fundación de Historia Natural Félix de Azara, Departamento de Ciencias Naturales y Antropología, Universidad Maimónides, Valentín Virasoro 732, Buenos Aires (C1405BDB), Argentina

4 Environment Canada, 5421 Robertson Road, RR1, Delta, British Columbia, V4K 3N2, Canada 5 Department of Biology, University of Saskatchewan, 112 Science Place, Saskatoon, Saskatchewan, S7N 5E2, Canada

Correspondencia: kristinacockle@gmail.com

Traducción de: Cockle K, Martin K, Wiebe K. 2011. Selection of nest trees by cavity-nesting birds in the Neotropical Atlantic forest. *Biotropica* 43:228–236

RESUMEN.---Uno de los centros de biodiversidad más importantes para la conservación a nivel mundial, la selva Atlántica Neotropical alberga una comunidad diversa de aves que anidan en huecos de árboles. Las aves que anidan en huecos pueden ser especialmente sensibles a prácticas forestales y de agricultura/ganadería que eliminan árboles-nidos potenciales; sin embargo, pocos estudios han intentado determinar qué constituye un árbol-nido potencial en bosques Neotropicales. Nuestros objetivos fueron determinar las características de huecos y árboles importantes en la selección de sitios para nidos por los excavadores (especies que excavan su propio hueco) y adoptadores de huecos (especies que dependen de huecos existentes), e identificar las características de los árboles que forman huecos aptos en la selva Atlántica de Argentina. Usamos análisis univariados y modelos logísticos condicionales para comparar las características de árboles con nidos y árboles no utilizados, encontrados durante tres temporadas de nidificación (2006-2008). Los excavadores (carpinteros y trogones) eligieron árboles muertos o enfermos. Los adoptadores de huecos principalmente seleccionaron huecos profundos y altos, usando huecos en árboles vivos y muertos en proporción a su disponibilidad. Los huecos no-excavados, aptos para las aves, ocurrieron principalmente en árboles vivos. Tenían mayor probabilidad de formarse en árboles de gran diámetro, especialmente grapia *Apuleia leiocarpa* y árboles que formaban parte del dosel o sub-dosel. Para conservar las aves que anidan en huecos en la selva Atlántica, recomendamos una combinación de políticas, ayuda económica, educación ambiental, y apoyo técnico para los encargados del manejo forestal y para los pequeños productores, para **mantener árboles grandes, saludables y no-saludables, tanto en la selva bajo aprovechamiento forestal como en las chacras.**



MUCHOS VERTEBRADOS DE LOS BOSQUES DEPENDEN DE LOS HUECOS EN ÁRBOLES para reproducirse. Algunas especies, las excavadoras, crean sus propios huecos, mientras otras, las adoptadoras de huecos, dependen de huecos creados por las excavadoras y los procesos de degradación (Martin & Eadie 1999). Las poblaciones de estas especies frecuentemente están limitadas por la densidad de sitios adecuados para anidar (Newton 1998), lo que las vuelve especialmente sensibles a algunos tipos de disturbios antrópicos (*e.j.*, Imbeau *et al.* 2001). Los bosques donde se extrajo madera y las áreas de agricultura frecuentemente tienen menos huecos (Newton 1994, Pattanavibool & Edge 1996) y las aves que anidan en huecos (Haapanen 1965, Monterrubio-Rico *et al.* 2009) que en bosques maduros, y entonces la tala de árboles y la conversión a la agricultura son consideradas las principales amenazas para muchas especies de aves y mamíferos que anidan en huecos (Lindenmayer *et al.* 1990a, Wiley *et al.* 2004).

La mayoría de los estudios de las aves que anidan en huecos se han realizado en bosques templados de Europa, Norteamérica, y Australia, donde la producción de madera y la agricultura son principalmente operaciones comerciales a gran escala; y se sabe poco de las aves que anidan en huecos en selvas húmedas tropicales y subtropicales, donde la madera se aprovecha principalmente de manera selectiva, y la agricultura aún se practica frecuentemente a pequeña escala. En zonas tropicales y subtropicales, hay árboles nativos y parches de selva que permanecen en muchas chacras (áreas rurales), aunque el aprovechamiento forestal remueve los árboles de mayor porte—posiblemente los mismos árboles requeridos por las aves que anidan en huecos (Rudolph & Conner 1991, Brightsmith 2005). Los bosques sujetos a tala selectiva en bosques húmedos subtropicales parecen mantener menos huecos y menos aves que anidan en huecos (Cornelius *et al.* 2008). Las personas que manejan estas selvas podrían conservar el ensamble diverso de aves que anidan en huecos si eligieran métodos de tala selectiva que retengan los árboles actualmente adecuados para la nidificación, y árboles que

en el futuro se volverán adecuados. Varios estudios en zonas tropicales y subtropicales han demostrado que aún las áreas de agricultura pueden proveer hábitat importante para fauna nativa de los bosques (Terborgh & Weske 1969, Manning *et al.* 2006, Ranganathan *et al.* 2008), inclusive hábitat de nidificación para las aves que anidan en huecos (Seixas & Mourão 2002, Cockle *et al.* 2005). Para conservar las aves que anidan en huecos, estos paisajes deben contener hábitat de forrajeo y huecos adecuados en el largo plazo. Actualmente, sin embargo, se sabe muy poco sobre cuáles son los árboles proveen huecos adecuados.

La selva Atlántica es uno de los dos centros más importantes de endemismos de las aves Neotropicales (Stotz *et al.* 1996), y uno de los cinco puntos más importantes del mundo para la conservación de la biodiversidad (Myers *et al.* 2000). Más del 90% del bosque ha sido reemplazado por áreas urbanas y de agricultura (Morellato & Haddad 2000); la selva que permanece es mayormente en pequeños fragmentos (Ribeiro *et al.* 2009) y tiene una historia de tala selectiva (Câmara 2003). Definir los árboles para conservar es de preocupación particular en este bosque, que contiene más de 60 especies de aves que anidan en huecos en una sola localidad, aproximadamente 22% de la avifauna (K. Cockle & A. Bodrati, datos no publicados). Guix *et al.* (1999) sugieren que los loros (adoptadores de huecos) en la selva Atlántica dependen fuertemente de los pájaros carpinteros (Picidae) para excavar sus huecos, y pueden ser limitados por la densidad de los pájaros carpinteros y los árboles muertos en pie. Si es así, prácticas actuales de tala selectiva quizás reduzcan el número de huecos por debajo de un umbral crítico para la persistencia de las poblaciones de aves que anidan en huecos. Para determinar como las prácticas de tala deben modificarse, primero necesitamos conocer qué características hacen a un árbol adecuado para la excavación por pájaros carpinteros o un hueco adecuado para la ocupación de adoptadores, y qué árboles tienen alta probabilidad de contener huecos.

Cuando eligen un árbol o hueco para anidar, las aves tienen que evaluar varios requisitos y riesgos. Como mínimo, un hueco

debe ser suficientemente grande para contener una nidada de pichones casi volantes (Martin *et al.* 2004). Los riesgos que enfrentan las aves que anidan en huecos incluyen la inundación del nido (Wesołowski *et al.* 2002), usurpación (Deng & Gao 2005), predación (Wesołowski 2002), y caída del árbol con el hueco (Vaughan *et al.* 2003). Si la selección de nidos es adaptivo, las aves deberían elegir sitios que hacen un balance entre el espacio para los pichones, la facilidad de adquisición, las propiedades térmicas, el riesgo de la inundación, la caída del nido, y el riesgo de los depredadores y competidores terrestres (predadores que trepan y vuelan). Las aves podrían elegir huecos de gran altura para evitar predadores terrestres como serpientes y roedores (Nilsson 1984, Fisher & Wiebe 2006), y en bosques donde las copas de los árboles son aisladas de otros árboles para evitar predadores escansoriales (trepadores) como las comadrejas, los monos y las serpientes arborícolas (Snow 1976, Brightsmith 2005). Las aves podrían elegir huecos con buena visibilidad, para observar el acercamiento de predadores y competidores con tiempo para defender o escapar del hueco (White *et al.* 2006). La orientación de la entrada podría afectar la exposición a la intemperie y entonces el riesgo de la inundación (Wesołowski *et al.* 2002, White *et al.* 2006). Los huecos que apuntan hacia el norte y el ecuador podrían ser más calurosos (mayor exposición solar), y los que están en madera viva podrían estar mejor aislados (Wiebe 2001). Los que están en ramas o árboles muertos podrían ser más susceptibles a la predación (Wesołowski 2002) y tener más probabilidad de caerse durante la época reproductiva (Vaughan *et al.* 2003). Nuestro estudio preliminar basado en 1 año de datos de la selva Atlántica sugirió que las aves adoptadoras de huecos seleccionan huecos profundos con pequeñas entradas, lo que restringirían el acceso de predadores grandes (Cockle *et al.* 2008). Aquí desarrollamos mejor este trabajo para examinar otras variables asociadas con la selección de sitios para anidar.

Para generar prácticas de manejo, es importante saber cuáles árboles tienen alta probabilidad de contener huecos adecuados

para la fauna. Hay dos maneras básicas de formación de huecos. Las aves excavadoras proveen una fuente de huecos, disponibles para las adoptadoras luego de ser usados por estas aves. Procesos naturales de degradación proveen una segunda fuente de huecos formados por degradación fúngica, insectos y procesos abióticos. En algunas regiones, las características asociadas con la formación de huecos adecuados para la fauna incluyen el tamaño, edad, clase de degradación, especie, velocidad de crecimiento, y clase de copa de los árboles (Carey 1983, Whitford 2002, Whitford & Williams 2002, Wormington *et al.* 2003, Martin *et al.* 2004, Bai *et al.* 2005, Eyre 2005, Holloway *et al.* 2007, Koch *et al.* 2008b, Fox *et al.* 2009). En el Neotrópico, los huecos creados por Carpintero de Hoffmann (*Melanerpes hoffmannii*) eran más probables en árboles muertos de mayor diámetro, con menos cobertura de dosel (Sandoval & Barrantes 2006), y huecos creados por Carpintero Gigante (*Campephilus magellanicus*) eran más probables en árboles con copas chicas y enfermas (Ojeda *et al.* 2007). En nuestro conocimiento, sin embargo, ningún estudio en el Neotrópico ha examinado las características asociadas con la formación de huecos por procesos de degradación.

El presente estudio tenía tres objetivos. Primero, determinamos las características de los árboles de la selva Atlántica asociadas con su selección como nidos por las excavadoras. Segundo, determinamos las características de los árboles y los huecos asociadas con su selección para anidar por las aves adoptadoras. Tercero, determinamos las características de los árboles asociadas con la formación de huecos adecuados para anidar, por procesos naturales de degradación (huecos no-excavados).

MÉTODOS

AREA DE ESTUDIO.—Estudiamos las aves que anidan en huecos en la Sierra Central de Misiones, Argentina. El área de estudio principal era el paisaje mosaico de selva y pequeñas chacras desde San Pedro (26°38' S, 54°07' O) hasta Tobuna (26°27' S, 53°54' O), departamento de San Pedro, pero dos nidos

también hicimos monitoreos en Parque Provincial (PP) Caá Yará (26°52' S, 54°14' O; Reserva de Biosfera Yaboty, departamento Guaraní). La vegetación es clasificada como selva mixta de laurel, guatambú y pino paraná (Cabrera 1976). La elevación es 520-700 msnm y la precipitación anual es 1200-2400 mm, distribuida a lo largo de todo el año. El mayor esfuerzo se hizo en la selva primaria de PP Cruce Caballero (26°31' S, 53°59' O), las únicas 400 ha de selva mixta de laurel, guatambú y pino que permanece en estado prístino en la región.

MÉTODOS DE CAMPO. —Usamos un diseño estratificado de caso-control, para comparar árboles nidos con árboles no usados. El diseño de caso-control nos permitió asegurar que nuestro muestreo contenía suficientes árboles-nidos (Keating & Cherry 2004). Durante tres épocas reproductivas (agosto-diciembre) de 2006 a 2008, encontramos y monitoreamos la mayor cantidad de nidos activos en huecos que pudimos encontrar. Los autores y ayudantes de campo buscaron nidos mayormente desde senderos pre-existentes. Paramos frecuentemente para observar el comportamiento de las aves adultas y para buscar evidencia de gastado alrededor de las entradas de los huecos. También les pedimos a los chacreros (colonos) que nos muestren nidos en sus chacras. Sospechamos que se trataba de un nido si vimos un ave adulta visitar repetidamente el mismo árbol, volar repentinamente de un árbol, o desaparecer de vista durante largos períodos. Donde sospechamos un nido, buscamos un hueco. Vimos a las aves agarrarse de las entradas de los huecos, posarse cerca de los huecos, y entrar y salir de huecos. Inspeccionamos estos huecos con cámaras de video de 1,5-5 cm de diámetro, montadas en un poste de 15 m o subimos hasta el hueco usando técnicas de escala con sogas. Cuando los nidos no pudieron ser accedidos con las cámaras (*i.e.*, huecos > 15 m en árboles muertos), observamos las actividades de las aves adultas desde el suelo. Los huecos se consideraron nidos activos si contenían huevos y/o pichones, o si el comportamiento de las aves adultas indicó nidificación (*e.j.*, adulto entrando al hueco con alimento; hembra de

loro saliendo del hueco para ser alimentada por el macho y regresando inmediatamente al hueco).

Medimos: (1) árboles con huecos usados por excavadores, (2) árboles con huecos usados por adoptadores, (3) árboles con huecos que no parecían ser usados por las aves durante del estudio (nunca se vió un ave entrar o salir del hueco), y (4) árboles sin huecos. Para cada árbol usado por un excavador [1], seleccionamos un árbol sin hueco [4] a una distancia al azar (10-50 m) en una dirección al azar, en el mismo tipo de hábitat (selva primaria, selva talada, o campo abierto). Para cada hueco usado por un adoptador [2] encontramos el hueco más cercano no utilizado [3] que estaba en un árbol diferente y en el mismo tipo de hábitat. Para determinar las características de los árboles asociadas con la formación de huecos aptos a través de la degradación en árboles vivos, comparamos cada árbol vivo con un hueco no-excavado usado por un adoptador [2] con dos árboles vivos sin huecos [4] a distancias al azar (6-30 m) en direcciones al azar, en el mismo tipo de hábitat. Para cada árbol registramos las siguientes variables: especie de árbol, altura del árbol, diámetro a la altura del pecho (DAP), clase de degradación (1 = vivo y saludable, 2 = vivo y no saludable, 3 = recientemente muerto con ramas intactas, 4 = muerto sin ramas o solo con la base de las ramas grandes), clase de copa (dominante, co-dominante, o intermedio/sotobosque), y la proporción de la copa que toca otro árbol. Para cada hueco, medimos la altura, orden de rama (tronco principal o rama), diámetro de la rama o tronco a la altura del hueco, distancia a la rama más próxima, distancia a otra vegetación, proceso que formó el hueco (excavado vs degradación), número de entradas al hueco, dirección de brújula de la entrada más baja del hueco (grados, medido desde el centro del árbol), diámetro vertical y horizontal de cada entrada al hueco, profundidad vertical y horizontal del hueco, ángulo de cada entrada del hueco (hacia arriba, abajo, o costado), y distancia desde la entrada más baja hasta una obstrucción importante visual (*e.j.* follaje) en cada una de

cuatro sectores de 45° que formaban un ángulo de 180° en frente de la entrada.

Medimos la altura del árbol (m) usando un medidor laser. Usamos una escalera de 10 m o subidas con sogas para obtener las medidas de los huecos. Medimos DAP y diámetro de la rama a la altura del hueco usando una cinta diamétrica, y el primer autor (KC) estimó la proporción de la copa que tocaba otros árboles. La profundidad del hueco fue considerada la profundidad máxima, si ésta era horizontal o vertical. Para el diámetro de la entrada, usamos la distancia mínima para cruzar la entrada mayor del hueco. Esto determinaría el máximo tamaño de un animal que podría entrar al hueco. La altura del hueco fue medida usando una cinta de 50 m desde el suelo del bosque hasta la parte inferior de la entrada más baja del hueco. El proceso que formó el hueco (excavación, degradación) fue determinado por observar las aves excavando o por la forma de la entrada e interior del hueco. Los huecos con entradas redondas u ovaladas e interiores regulares fueron considerados formados por degradación. La dirección de la entrada del hueco fue medido usando una brújula. Medimos la distancia a las obstrucciones visuales desde la entrada más baja del hueco usando un medidor laser y una brújula, y luego tomamos el promedio de las distancias a obstrucciones de los cuatro sectores de 45° en frente del hueco como una medida de la visibilidad desde el hueco.

Donde no pudimos subir a los huecos pero pudimos accederlos con la cámara montada en el poste (huecos a 8-15 m de altura en árboles muertos), medimos el diámetro de la rama y las entradas del hueco usando un dendrómetro electrónico y la altura del hueco usando el poste. En estos casos, estimamos la profundidad horizontal y vertical usando la cámara y una calibración en el piso. Subimos a una altura similar en un árbol seguro cercano, nos paramos sobre la escalera abajo del hueco, o nos paramos en el piso para estimar la distancia del hueco a las obstrucciones visuales.

ANÁLISIS.— Determinamos las características de los árboles con nidos seleccionados por los excavadores usando análisis univariados, y

los árboles y huecos seleccionados por adoptadores usando análisis univariados y teoría de la información. Todos los análisis fueron hechos por separado para los excavadores y los adoptadores de huecos, usando R versión 2.9.2 (R Development Core Team 2009), excepto un análisis univariado (dirección de brújula del hueco) que fue calculado a mano siguiendo Zar (1999). Cuando el mismo hueco fue usado por un excavador y un adoptador apareció en los dos análisis, pero dentro de un mismo análisis cada hueco fue incluido solamente una vez, aún si fuese usado múltiples veces.

Primero, para las análisis univariados, construimos matrices de correlación simple para determinar cuáles de las variables independientes estaban correlacionadas entre sí. Comparamos variables para árboles usados y no-usados para excavadores y huecos usados y no-usados para adoptadores usando tests de X^2 de McNemar para datos de frecuencia, tests de t en pareja para variables continuas con distribución normal, tests de Wilcoxon signed rank para variables continuas con distribución no normal, y test de Hotelling en pareja para la dirección de brújula del hueco.

Segundo, comparamos modelos de regresión logística condicional dentro de dos grupos para determinar qué variables incrementaron los “odds” (~probabilidad) de que (1) un árbol con hueco sea usado por un adoptador y (2) un hueco no-excavado ocurra en un árbol vivo. Estudios de caso-control deben ser analizados por regresión logística condicional porque el número de controles para cada caso en el muestreo no es el mismo que el número de controles por cada caso en la población (Keating & Cherry 2004). No comparamos modelos para excavadores porque los modelos que incluían la clase de degradación de los árboles no llegaron a convergir, presuntamente por nuestro pequeño tamaño de muestreo y la separación casi completa de los datos por este variable de clase con mucha influencia (14 árboles nidos pero solo dos árboles no-usados estaban muertos, y ninguno de los pares caso-control incluía un árbol nido muerto y un árbol no-usado vivo; test de McNemar, $P = 0.001$). Usamos el orden clogit en el paquete

‘survival’ en R (Therneau & Lumley 2009) para construir dos grupos de modelos. Cada grupo contenía diferentes modelos que representaban diferentes hipótesis biológicas que competían entre sí (Tabla 1). Comparamos los modelos dentro de un grupo usando un método de teoría de la información (Burnham & Anderson 2002). Todos los modelos candidatos eran modelos de regresión logística condicional en pareja de caso-control, en los cuales los casos eran árboles nidos y los controles eran (1) árboles con huecos no-usados (para selección de nidos por parte de los adoptadores; 1:1) o (2) árboles sin huecos (para ocurrencia de huecos no-excavados en árboles vivos; 1:2). Clogit usa regresión de Cox Proportional Hazard para estimar un modelo de regresión logística maximizando la ‘exact conditional likelihood’ (R Development Core Team 2009). El parámetro estimado para cada variable predictora es el logaritmo natural (ln) de su ‘odds ratio’ asociado. Cada modelo de regresión logística condicional incluía una serie diferente de variables explicatorias continuas y/o discretas. Estandarizamos el diámetro y la profundidad de los huecos para tener un promedio de cero para pueda interpretar sus términos de interacción.

Usamos el paquete ROCR (Sing *et al.* 2005) para calcular el área por debajo de la curva de la ‘receiver operating characteristic’ (AUC), una medida de la performance de un clasificador binario (proporción de positivos verdaderos y falsos) independiente del valor del umbral elegido. Un valor de AUC de 1 indica performance perfecto del clasificador (todos los casos fueron clasificados correctamente), valores > 0.8 indican buen performance, y un valor de 0.5 indica performance similar a azar.

Para cada modelo calculamos el criterio de información de Akaike corregido para pequeños tamaños de muestreo (AICc) y peso Akaike (w ; Burnham & Anderson 2002). Para evaluar el apoyo para cada modelo, comparamos los modelos dentro de un grupo basado en ΔAICc (diferencia entre el AICc de un modelo y el del modelo con menor AICc en el grupo) y peso Akaike (una medida del apoyo al modelo relativo a todos los otros modelos en el grupo; Burnham & Anderson

2002). Consideramos que un modelo estaba apoyado por los datos si tenía un $\Delta\text{AICc} < 2$ y un peso Akaike > 0.8 . Usamos un test de t para cada parámetro en el mejor modelo para determinar si su intervalo de confianza de 95% (CI) incluía cero (Tabachnick & Fidell 2001). Variables en los mejores modelos se consideraron importantes en la selección de nidos u ocurrencia de huecos si (1) el 95% CI en sus parámetros no incluía cero y (2) el 95% CI en sus ‘odds ratios’ no incluía uno.

RESULTADOS

Documentamos 120 nidos de 7 especies de excavadores y 22 especies de adoptadores de huecos en 78 huecos (Tabla S1).

EXCAVADORES.—Los excavadores hicieron sus nidos en árboles vivos o muertos que eran de 16 a 94 cm en dap. Análisis univariadas sugerían que la clase de degradación y el porcentaje de la copa tocando otros árboles difería entre los árboles usados y no-usados (Tabla 2). Los árboles usados eran con mayor frecuencia muertos y tenían menos de su copa tocando otros árboles. La clase de degradación estaba negativamente correlacionada con el DAP ($r = -0.32$), altura del árbol ($r = -0.41$), y el porcentaje de la copa que toca otros árboles ($r = -0.58$). Los árboles muertos frecuentemente habían perdido sus ramas y corteza, entonces eran más bajos, tenían menor diámetro y eran más aislados de otros árboles.

ADOPTADORES.—Los adoptadores de huecos eligieron huecos a 2.5–27 m de altura en árboles vivos o muertos de 21–163 cm de dap. Sus huecos medían 12–346 cm de profundidad con diámetro de entrada de 3–49 cm. Análisis univariadas sugerían que las siguientes variables diferían entre huecos usados y no-usados: profundidad del hueco (huecos usados eran 38 cm más profundos), altura del hueco (huecos usados eran 5.7 m más altos), porcentaje de la copa tocando otros árboles (huecos usados: 21%, huecos no-usados: 53%), dap del árbol (árboles usados tenían 15 cm mayor dap), altura del árbol (árboles usados eran 4 m más altos), y visibilidad (huecos usados tenían tres veces

mayor visibilidad; Tabla 3). Altura del hueco estaba correlacionada positivamente con el DAP ($r = 0.47$) y altura del árbol ($r = 0.70$).

El modelo que mejor explicó la selección de sitios nidos por los adoptadores de huecos fue el Modelo 5 (profundidad del hueco, diámetro de la entrada, y altura en el árbol; $w_5 = 0.84$), con apoyo limitado para Modelo 7 (profundidad del hueco, diámetro de la entrada, visibilidad, y porcentaje de la copa tocando otros árboles; $\Delta AICc < 4$, $w_7 = 0.16$; Tabla 1). Un hueco era 1.1 veces más probable de ser usado por un adoptador si era 1 cm más profundo (odds ratio = 1.11, 95% CI de odds ratio = 1.02–1.21) y 1.6 veces más probable de ser usado si era 1 m más alto en el árbol (odds ratio = 1.63, 95% CI de odds ratio = 1.13–2.35; Tabla 3).

FORMACIÓN DE HUECOS NO-EXCAVADOS.— Treinta-y-seis de 38 (95%) de los huecos-nidos no-excavados estaban en árboles vivos. En 22 (61%) de estos estaban en árboles saludables y 14 (39%) en árboles enfermos. En 32 (80%) estaban en una sección viva del árbol. Ocurrían en el tronco, y en ramas de primero, segundo, y tercer orden, 21–83 cm en diámetro a la altura del hueco. La ocurrencia de los huecos no-excavados fue mejor explicada por el Modelo 5 (DAP del árbol, altura del árbol, clase de degradación, especie de árbol, y clase de copa; $w_5 = 0.89$; Tabla 1). Basado en los 95% CIs de los odds ratios y estimaciones de los parámetros, los huecos fueron más probables en grapias (*Apuleia leiocarpa*), árboles con mayor DAP, y árboles en las clases de copa menores (no dominantes), aunque los intervalos de confianza en los odds ratios de las variables categóricas eran grandes (Tabla 3). Aunque 11 huecos nidos (31%) estaban en grapias, estos componían solo tres (4%) de los árboles sin huecos. El promedio de DAP de los árboles vivos con huecos no-excavados usados por adoptadores era 77 cm, con 86% de estos huecos ocurriendo en árboles > 50 cm DAP (rango: 30–163 cm DAP).

DISCUSIÓN

SELECCIÓN DE ÁRBOLES NIDOS Y FORMACIÓN DE LOS HUECOS. — Los excavadores

seleccionaron árboles muertos o enfermos para realizar sus huecos nidos, similar a otros excavadores en bosques templados (Li & Martin 1991, Martin *et al.* 2004, Remm *et al.* 2006, Mahon *et al.* 2007) y tropicales (Sandoval & Barrantes 2006). Tal como en un estudio de *Campephilus magellanicus* en un bosque templado de la Patagonia (Ojeda *et al.* 2007), el diámetro del árbol no fue un buen predictor del uso de un árbol por los excavadores en nuestro estudio.

Los adoptadores de huecos eligieron huecos profundos y altos en árboles relativamente aislados con buena visibilidad, quizás reduciendo el riesgo de la depredación. Aunque la altura del hueco fue positivamente correlacionada con el DAP y la altura de los árboles, parece más probable que la altura del hueco fue la característica elegida por las aves directamente. Similarmente, los huecos más profundos fueron elegidos y reutilizados más frecuentemente por una gran variedad de vertebrados que anidan en huecos en bosques templados y subtropicales (Gibbons *et al.* 2002, Aitken & Martin 2004, Berkunsky & Reboreda 2008, Koch *et al.* 2008a, Cockle & Bodrati 2009, Politi *et al.* 2009). Los huecos más altos también se seleccionaron preferencialmente por los adoptadores de huecos en bosque subtropical de los Andes (Politi *et al.* 2009) y Australia (Cameron 2006) y bosque templado de Europa (Wesołowski & Rowiński 2004). Varios estudios han demostrado que el éxito de los nidos es mayor en huecos a mayor altura del suelo, con mayor volumen interno (Nilsson 1984, Li & Martin 1991, Wiebe & Swift 2001, Mahon & Martin 2006, Sanz 2008). En Puerto Rico, las serpientes *Epicrates inornatus* usaron preferencialmente los árboles con copas que se tocaban con árboles adyacentes, y en Jamaica los loros *Amazona agilis* sufrían mayor depredación de nidos en la etapa de pichones cuando nidificaban en esos árboles (Koenig *et al.* 2007). Como fue observado en Canada (Aitken & Martin 2007), los adoptadores de huecos en la selva Atlántica usaron huecos excavados por pájaros carpinteros en proporción a su disponibilidad. En contraste, las aves en Europa (Remm *et al.* 2006, Wesołowski

2007) y Asia (Bai *et al.* 2005) evitaron huecos excavados por pájaros carpinteros.

En la escasa literatura sobre las aves que anidan en huecos en el Neotrópico, muchos autores suponen que los árboles muertos en pie son un recurso clave para estas especies, un recurso que se considera menos abundante en bosques tropicales que en bosques templados (Gibbs *et al.* 1993). Sin embargo, la densidad de árboles muertos en nuestro área de estudio de la selva Atlántica (Ríos 2006) es similar a las densidades reportadas para bosques templados por Gibbs *et al.* (1993). Aunque nuestra área de estudio tenía una abundancia de árboles muertos que eran un sustrato importante para los excavadores, el recurso crítico para los adoptadores era los árboles grandes vivos con huecos no-excavados. En bosque templado de Canadá, Martin *et al.* (2004) encontraron el 55% de los nidos de adoptadores en árboles vivos, 10% saludables y 45% no-saludables con señales visibles de degradación. En la selva Atlántica, sin embargo, muchos de nuestros árboles nidos no tenían ninguna señal visible de degradación excepto la presencia de un hueco. De hecho, ramas o troncos vivos fueron el sustrato para más de 2/3 de los nidos de los adoptadores de tamaño corporal grande, el grupo que tiene mayor probabilidad de ser limitado por la cantidad de huecos disponibles. Entonces, aunque los árboles muertos fueron importantes para los excavadores, sugerimos que no se enfoque principalmente en los árboles muertos para conservar a especies adoptadoras de huecos en bosques húmedos tropicales y subtropicales.

Tanto los excavadores como los adoptadores de huecos dependen finalmente de los hongos para crear las condiciones que permiten la formación de huecos. Hongos parásitos del duramen (en árboles vivos) y luego hongos saprofitos (en árboles muertos) generan cambios químicos y estructurales en la madera que facilitan la creación de huecos por vertebrados, insectos, y otros procesos abióticos (Robledo & Urcelay 2009). La mayoría de los pájaros carpinteros parecen seleccionar sitios de nidos donde los hongos (frecuentemente *Phellinus* spp.) han ablandado el duramen (Hart & Hart 2001,

Jackson & Jackson 2004, Ojeda *et al.* 2007, Pasinelli 2007). Investigaciones a futuro deberían intentar identificar las especies y géneros de hongos que facilitan la formación de huecos en la selva Atlántica, para que los árboles infectados por estos hongos puedan ser elegidos para la conservación.

Se deberían considerar cuatro acotaciones en la interpretación de nuestros resultados. Primero, juntamos datos de diferentes años y hábitats, cuando otros estudios han revelado variación en la selección de nidos en el tiempo y en diferentes hábitats (Rudolph & Conner 1991, Cornelius 2008, Koch *et al.* 2008a, Norris & Martin 2008). Desafortunadamente, nuestro pequeño tamaño de muestreo significó que no pudimos modelar la selección de árboles-nidos por hábitat. Segundo, variables potencialmente importantes no fueron medidas en este estudio. Las aves que anidan en huecos seleccionan sus árboles nidos basado no solamente en variables a nivel de árbol y hueco, sino también en el contexto, como la vegetación circundante y la distancia al borde del bosque (Aitken & Martin 2004, Mahon *et al.* 2007, Cornelius 2008, Koch *et al.* 2008a, Politi *et al.* 2009). Tercero, los huecos usados pueden variar mucho en calidad. Estudios a futuro deberían examinar qué características afectan el éxito de los nidos. Finalmente, nuestros resultados principales reflejan la amplitud de muchas especies de aves que anidan en huecos (aproximadamente la mitad de las especies presentes) – un amplitud que es necesario si queremos acomodar las necesidades de comunidades de aves que anidan en huecos. Sin embargo, diferentes especies seleccionaron huecos con diferentes características, como fue reportado en otros estudios (Nilsson 1984, Lindenmayer *et al.* 1990b, Aitken & Martin 2004). Algunas características de árboles con nidos podrían ser importantes para una o dos especies, pero no hubiesen sido identificados en nuestro estudio a nivel comunidad. Estudios específicos de selección de nidos son una prioridad para la investigación, especialmente para especies amenazadas como el loro vinoso *Amazona vinacea* (Cockle *et al.* 2007).

RECOMENDACIONES DE MANEJO. —Grandes extensiones de selva de laurel, guatambú y pino Paraná han sido eliminadas en la Argentina; sin embargo, aún hay grandes tractos de otros tipos de selva Atlántica. Cómo la selva Atlántica está altamente fragmentada, recomendamos que se implementan estrategias que conserven, en una variedad de hábitats, los elementos claves elegidos por las aves que anidan en huecos. Árboles muertos y poco saludables deben ser retenidos para las especies excavadoras. Árboles de gran diámetro, especialmente las grapias, deben ser mantenidas para las especies adoptadoras de huecos. La estrategia debería apuntar a conservar todos los árboles > 100 cm dap y varios > 60 cm dap en todos los remanentes de selva y en las chacras (zonas rurales).

En la Reserva de Biosfera Yaboty, la mayoría de los dueños de tierras practican la explotación selectiva de la madera nativa. Políticas actuales de manejo forestal imponen diámetros mínimos en los árboles que pueden ser talados, incentivando a los dueños a cosechar justamente los árboles que tienen el mayor potencial de proveer huecos para las aves adoptadoras. Recomendamos políticas que estipulan diámetros máximos de árboles que pueden ser talados y densidades mínimas de árboles grandes que deben ser retenidos en la selva. Estas políticas también deberían promocionar el reclutamiento de árboles nuevos a través del manejo forestal de bajo impacto, para evitar la destrucción de árboles remanentes durante las operaciones forestales (Bulfe *et al.* 2009). Los dueños que retienen selva nativa y árboles grandes vivos deberían ser recompensados a través de subsidios o mejores precios por árboles nativos cosechados sustentablemente.

La selva de laurel, guatambú y pino Paraná queda en Argentina solo en pequeños fragmentos y como árboles aislados, mayormente en pequeñas chacras. Estas chacras aún mantienen parches relativamente bien conectadas con casi todas las especies de aves que se encuentran en los parques, exceptuando las especies que son cazadas para el consumo de su carne, e incluyendo la única población grande y nidificante del loro vinoso en Argentina (Cockle *et al.* 2007; A.

Bodrati & K. Cockle, datos no publicados). Aunque no todas las especies de aves que anidan en huecos usan árboles aislados en las chacras, estos árboles en áreas rurales permiten a algunas especies persistir en hábitats antrópicos. Para conservar los árboles maduros suficientes en áreas de agricultura durante el largo plazo, los modelos sugieren que es necesario mantener la mortalidad de árboles existentes por debajo de 0,5% por año, y reclutar nuevos árboles a un número mayor del número de árboles existentes y una frecuencia de ~15% la expectativa de vida máxima de los árboles (Gibbons *et al.* 2008). Estudios sobre la demografía de los árboles de la selva Atlántica (expectativa de vida, mortalidad, y reclutamiento) son necesarios, sin embargo, para determinar el número de árboles que hay que reclutar para conservar suficientes árboles en zonas rurales.

Los chacreros de nuestra área de estudio en Argentina manejan tierras que están entre las más ricas del mundo en cuanto a la biodiversidad. Ellos precisan con urgencia ayuda técnica, incentivos económicos, y políticas que promocionen prácticas sustentables en manejo forestal y agricultura. El críticamente amenazado pino Paraná es protegido por ley, y se encuentran en las chacras en nuestra área de estudio. Sin embargo, como está prohibido talar los pinos adultos, muchos chacreros consideran a los renovales como malezas y los eliminan de sus potreros. Una política mejor sería incentivar a los chacreros (1) conservar selva nativa, (2) establecer plantaciones de pino Paraná, y (3) retener renovales naturales de pino Paraná. Campañas de educación en nuestra área han sido exitosas en reducir algunas amenazas hacia las aves amenazadas (Fariña *et al.* en prensa), y estos programas deberían expandirse para incluir la conservación de los árboles grandes en toda la selva Atlántica de Argentina. En otro hotspot de biodiversidad, los Ghats del Oeste (India), el percibir beneficios del bosque nativo en las chacras ha sido la clave para preservar un paisaje mixto de parches de bosque y cultivos que, aún después de 2000 años de cultivos mantiene el 86% de las aves que se encuentran en grandes tractos de bosque (Ranganathan *et al.* 2008). Conservar árboles nativos y parches de selva

tropical en chacras en los Ghats y en otros lugares, sin embargo, es complejo y requiere un buen entendimiento de las necesidades y motivaciones de la gente rural (García *et al.* 2009). En la selva Atlántica de Argentina, recomendamos fuertemente que las ONGs y personas que determinan políticas de estado comiencen a consultar a las personas de las áreas rurales sobre estrategias para conservar el hábitat remanente de las aves que anidan en huecos en esas áreas.

AGRADECIMIENTOS

Agradecemos especialmente a los colonos de Tobuna y Santa Rosa (Misiones, Argentina) quienes nos ayudaron a encontrar y estudiar nidos en sus propiedades, y a D. W. Cockle quien diseño, construyó, y mantiene las cámaras que precisamos para ver el contenido de los nidos. A. Bodrati, J. M. Segovia, N. D. Fariña, E. Jordan, A. Fernández, M. Debarba, y muchos voluntarios, especialmente de la Carrera de Guardaparques Provinciales de Misiones, nos ayudaron a encontrar y monitorear los nidos. M. C. Drever, A. R. Norris, A. G. Pietrek, G. Robledo, D. Irwin, M. Lammertink, y dos revisores anónimos proveyeron comentarios excelentes en el análisis y manuscrito. Los fondos fueron provistos por 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, Beca Conservar La Argentina de Aves Argentinas/BirdLife International, Natural Sciences and Engineering Research Council of Canada (NSERC, Canada Graduate Scholarship a KC, Discovery Grants a KM y KW), Killam Foundation, y Donald S McPhee Fellowship y Namkoong Family Fellowship in Forest Sciences de la University of British Columbia. El Área de Manejo Integral de la Reserva de Biosfera Yaboty (AMIRBY), Environment Canada, RF-Links, e Idea Wild nos prestaron o donaron equipos. El Ministerio de Ecología, RNR y Turismo de la Provincia de Misiones autorizó el estudio.

LITERATURA CITADA

- AITKEN, K. E. H., AND K. MARTIN. 2004. Nest cavity availability and selection in aspen-conifer groves in a grassland landscape. *Can. J. For. Res.* 34: 2099–2109.
- AITKEN, K. E. H., AND K. MARTIN. 2007. The importance of excavators in hole-nesting communities: availability and use of natural tree holes in old mixed forests of western Canada. *J. Ornithol.* 148 (Suppl.): S425–S434.
- BAI, M., F. WICHMANN, AND M. MÜHLENBERG. 2005. Nest-site characteristics of hole-nesting birds in a primeval boreal forest of Mongolia. *Acta Ornithol.* 40: 1–14.
- BERKUNSKY, I., AND J. C. REBORDA. 2008. Nest-site fidelity and cavity reoccupation by Blue-fronted Parrots *Amazona aestiva* in the dry Chaco of Argentina. *Ibis* 151: 145–150.
- BRIGHTSMITH, D. J. 2005. Parrot nesting in southeastern Peru: seasonal patterns and keystone trees. *Wilson Bull.* 117: 296–305.
- BULFE, N. M. L., F. GALVÃO, A. F. FILHO, AND P. MAC DONAGH. 2009. Efeitos da exploração convencional e de impacto reduzido em uma floresta estacional semidecidual na província de Misiones, nordeste da Argentina. *Floresta* 39: 365–379.
- BURNHAM, K. P., AND D. R. ANDERSON. 2002. Model selection and multi-model inference: a practical information-theoretic approach. <<http://www.mylibrary.com>> (Accessed 14 April 2009).
- CABRERA, A. L. 1976. Enciclopedia Argentina de agricultura y jardinería. 2nd ed. Tomo II. Fascículo I. Regiones fitogeográficas Argentinas. Editorial Acme S. A. C. I., Buenos Aires, Argentina.
- CÂMARA, I. G. 2003. Brief history of conservation in the Atlantic forest. In Galindo-Leal, C., and I. G. Câmara (Eds.) *The Atlantic forest of South America: biodiversity status, threats, and outlook*, pp. 31–42, Island Press, Washington, DC, USA.
- CAMERON, M. 2006. Nesting habitat of the glossy black-cockatoo in central New South Wales. *Biol. Conserv.* 127: 402–410.
- CAREY, A. B. 1983. Cavities in trees in hardwood forests. Pp. 167–184 in

- Proceedings of the Snag Habitat Management Symposium. Flagstaff, Arizona, 7-9 June 1983. Forest Service General Technical Report RM-99.
- COCKLE, K., AND A. BODRATI. 2009. Nesting of the Planalto Woodcreeper (*Dendrocolaptes platyrostris*). Wilson J. Ornithol. 121: 789–795.
- COCKLE, K., G. CAPUZZI, A. BODRATI, R. CLAY, H. DEL CASTILLO, M. VELÁZQUEZ, J. I. ARETA, N. FARIÑA, AND R. FARIÑA. 2007. Distribution, abundance, and conservation of Vinaceous Amazons (*Amazona vinacea*) in Argentina and Paraguay. J. Field Ornithol. 78: 21–39.
- COCKLE, K. L., M. L. LEONARD, AND A. A. BODRATI. 2005. Presence and abundance of birds in an Atlantic forest reserve and adjacent plantation of shade-grown yerba mate, in Paraguay. Biodiv. Conserv. 14: 3265–3288.
- COCKLE, K., K. MARTIN, AND K. WIEBE. 2008. Availability of cavities for nesting birds in the Atlantic forest, Argentina. Ornitol. Neotrop. 19 (Suppl.): 269–278.
- CORNELIUS, C. 2008. Spatial variation in nest-site selection by a secondary cavity-nesting bird in a human-altered landscape. Condor 110: 615–626.
- CORNELIUS, C., K. COCKLE, N. POLITI, I. BERKUNSKY, L. SANDOVAL, V. OJEDA, L. RIVERA, M. HUNTER, JR., AND K. MARTIN. 2008. Cavity-nesting birds in Neotropical forests: cavities as a potentially limiting resource. Ornitol. Neotrop. 19 (Suppl.): 253–268.
- DENG, W., AND W. GAO. 2005. Edge effects on nesting success of cavity-nesting birds in fragmented forests. Biol. Conserv. 126: 363–370.
- EYRE, T. J. 2005. Hollow-bearing trees in large glider habitat in south-east Queensland, Australia: abundance, spatial distribution and management. Pac. Conservat. Biol. 11: 23–37.
- FARIÑA R., K. COCKLE, E. MÉRIDA, J. M. SEGOVIA, AND A. BODRATI. In press. Aplicando educación ambiental para la conservación de especies amenazadas en un ambiente antropizado: la selva Atlántica en Misiones, Argentina. Libro de Resúmenes del VI Congreso Iberoamericano de Educación Ambiental: Enriqueciendo las propuestas educativo-ambientales para la acción colectiva.
- FISHER, R. J., AND K. L. WIEBE. 2006. Nest site attributes and temporal patterns of northern flicker nest loss: effects of predation and competition. Oecologia 147: 744–753.
- FOX, J. C., F. HAMILTON, AND S. OCCHIPINTI. 2009. Tree hollow incidence in Victorian state forests. Australian Forestry 72: 39–48.
- GARCIA, C. A., S. A. BHAGWAT, J. GHAZOU, C. D. NATH. K. M. NANAYA, C. G. KUSHALAPPA, Y. RAGHURAMULU, R. NASI, AND P. VAAST. 2009. Conserv. Biol. 24: 479–488.
- GIBBONS, P., D. B. LINDENMAYER, S. C. BARRY, AND M. T. TANTON. 2002. Hollow selection by vertebrate fauna in forests of southeastern Australia and implications for forest management. Biol. Conserv. 103: 1–12.
- GIBBONS, P., D. B. LINDENMAYER, J. FISCHER, A. D. MANNING, A. WEINBERG, J. SEDDON, P. RYAN, AND G. BARRETT. 2008. The future of scattered trees in agricultural landscapes. Conserv. Biol. 22: 1309–1319.
- GIBBS, J. P., M. L. HUNTER, JR., AND S. M. MELVIN. 1993. Snag availability and communities of cavity nesting birds in tropical versus temperate forests. Biotropica 25: 236–241.
- GUIX, J. C., M. MARTÍN, AND S. MAÑOSA. 1999. Conservation status of parrot populations in an Atlantic rainforest area of southeastern Brazil. Biodiv. Conserv. 8: 1079–1088.
- HAAPANEN, A. 1965. Bird fauna of the Finnish forests in relation to forest succession. I. Ann. Zool. Fenn. 2: 153–196.
- HART, J. H., AND D. L. HART. 2001. Heartrot fungi's role in creating picid nesting sites in living aspen. USDA Forest Service Proceedings RMRS-P-18: 207–214.
- HOLLOWAY, G. L., J. P. CASPERSEN, M. C. VANDERWEL, AND B. J. NAYLOR. 2007. Cavity tree occurrence in hardwood forests of central Ontario. For. Ecol. Manage. 239: 191–199.
- IMBEAU, L., M. MÖNKKÖNEN, AND A. DESROCHERS. 2001. Long-term effects of forestry on birds of the Eastern Canadian

- Boreal Forests: a comparison with Fennoscandia. *Conserv. Biol.* 15: 1151–1162.
- JACKSON, J. A., AND B. J. S. JACKSON. 2004. Ecological relationships between fungi and woodpecker cavity sites. *Condor* 106: 37–49.
- KEATING, K. A., AND S. CHERRY. 2004. Use and interpretation of logistic regression in habitat-selection studies. *J. Wildl. Manage.* 68: 774–789.
- KOCH, A., S. MUNKS, AND D. DRISCOLL. 2008a. The use of hollow-bearing trees by vertebrate fauna in wet and dry *Eucalyptus obliqua* forest, Tasmania. *Wildl. Res.* 35: 727–746.
- KOCH, A. J., S. A. MUNKS, D. DRISCOLL, AND J. B. KIRKPATRICK. 2008b. Does hollow occurrence vary with forest type? A case study in wet and dry *Eucalyptus obliqua* forest. *For. Ecol. Manage.* 255: 3938–3951.
- KOENIG, S. E., J. M. WUNDERLE, JR., AND E. C. ENKERLIN-HOEFLICH. 2007. Vines and canopy contact: a route for snake predation on parrot nests. *Bird Conserv. Int.* 17: 79–91.
- LI, P., AND T. E. MARTIN. 1991. Nest-site selection and nesting success of cavity-nesting birds in high elevation forest drainages. *Auk* 108: 405–418.
- LINDENMAYER, D. B., R. B. CUNNINGHAM, M. T. TANTON, AND A. P. SMITH. 1990a. The conservation of arboreal marsupials in the Montane Ash forests of the central highlands of Victoria, South-East Australia: II. The loss of trees with hollows and its implications for the conservation of Leadbeater's Possum *Gymnobelideus leadbeateri* McCoy (Marsupialia: Petauridae). *Biol. Conserv.* 54: 133–145.
- LINDENMAYER, D. B., R. B. CUNNINGHAM, M. T. TANTON, A. P. SMITH, AND H. A. NIX. 1990b. The conservation of arboreal marsupials in the montane ash forests of the central highlands of Victoria, South-east Australia: I. Factors influencing the occupancy of trees with hollows. *Biol. Conserv.* 54: 111–131.
- MAHON, C. L., AND K. MARTIN. 2006. Nest survival of chickadees in managed forests: habitat, predator, and year effects. *J. Wildl. Manage.* 70: 1257–1265.
- MAHON, C. L., K. MARTIN, AND J. D. STEVENTON. 2007. Habitat attributes and chestnut-backed chickadee nest site selection in uncut and partial-cut forests. *Can. J. For. Res.* 37: 1272–1285.
- MANNING, A. D., J. FISCHER, AND D. B. LINDENMAYER. 2006. Scattered trees are keystone structures – implications for conservation. *Biol. Conserv.* 132: 311–321.
- MARTIN, K., AND J. M. EADIE. 1999. Nest webs: a community-wide approach to the management and conservation of cavity-nesting forest birds. *For. Ecol. Manage.* 115: 243–257.
- MARTIN, K., K. E. H. AITKEN, AND K. L. WIEBE. 2004. Nest sites and nest webs for cavity-nesting communities in interior British Columbia, Canada: nest characteristics and niche partitioning. *Condor* 106: 5–19.
- MONTERRUBIO-RICO, T. C., J. M. ORTEGA-RODRÍGUEZ, M. C. MARÍN-TOGO, AND A. SALINAS-MELGOZA. 2009. Nesting habitat of the lilac-crowned parrot in a modified landscape in Mexico. *Biotropica* 41: 361–368.
- MORELLATO, L. P. C., AND C. F. B. HADDAD. 2000. Introduction: the Brazilian Atlantic forest. *Biotropica* 32: 786–792.
- MYERS, N., R. A. MITTERMEIER, C. G. MITTERMEIER, G. A. B. DA FONSECA, AND J. KENT. 2000. Biodiversity hotspots for conservation priorities. *Nature* 403: 853–858.
- 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.
- NILSSON, S. G. 1984. The evolution of nest-site selection among hole-nesting birds: the importance of nest predation and competition. *Ornis Scand.* 15: 167–175.
- NORRIS, A. R., AND K. MARTIN. 2008. Mountain Pine Beetle presence affects nest patch choice of Red-breasted Nuthatches. *J. Wildl. Manage.* 72: 733–737.
- OJEDA, V. S., M. L. SUAREZ, AND T. KITZBERGER. 2007. Crown dieback events as key processes creating cavity habitat for Magellanic Woodpeckers. *Austral Ecology* 32: 436–445.

- PASINELLI, G. 2007. Nest site selection in Middle and Great Spotted Woodpeckers *Dendrocopus medius* & *D. major*: implications for forest management and conservation. *Biodivers. Conserv.* 16: 1283–1298.
- PATTANAVIBOOL, A., AND W. D. EDGE. 1996. Single-tree selection silviculture affects cavity resources in mixed deciduous forests in Thailand. *J. Wildl. Manage.* 60: 67–73.
- POLITI, N., M. HUNTER, JR., AND L. RIVERA. 2009. Nest selection by cavity-nesting birds in subtropical montane forests of the Andes: implications for sustainable forest management. *Biotropica* 41: 354–360.
- 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>>.
- RANGANATHAN, J., R. J. RANJIT DANIELS, M. D. SUBASH CHANDRAN, P. R. EHRLICH, AND G. C. DAILY. 2008. Sustaining biodiversity in ancient tropical countryside. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 105: 17852–17854.
- REMM, J., A. LÖHMUS, AND K. REMM. 2006. Tree cavities in riverine forests: What determines their occurrence and use by hole-nesting passerines? *For. Ecol. Manage.* 221: 267–277.
- RIBEIRO, M. C., J. P. METZGER, A. CAMARGO MARTENSEN, F. J. PONZONI, AND M. M. HIROTA. 2009. The Brazilian Atlantic forest: how much is left, and how is the remaining forest distributed? Implications for conservation. *Biol. Conserv.* 142: 1141–1153.
- RÍOS, R. C. 2006. Caracterización florística e fitosociológica da vegetação arbórea em três unidades pedológicas do Parque Provincial Cruce Caballero, Misiones, Argentina. Diss. Mestre em Ciências Florestais, Univ. Federal do Paraná, Curitiba, Brazil.
- ROBLEDO G., AND C. URCELAY. 2009. Hongos de la madera en árboles nativos del centro de Argentina. Editorial Universitaria, Universidad Nacional de Córdoba, Córdoba, Argentina.
- RUDOLPH, D. C., AND R. N. CONNER. 1991. Cavity tree selection by Red-Cockaded Woodpeckers in relation to tree age. *Wilson Bull.* 103: 458–467.
- SANDOVAL, L., AND G. BARRANTES. 2006. Selección de árboles muertos por el carpintero de Hoffman (*Melanerpes hoffmannii*) para la construcción de nidos. *Ornitol. Neotrop.* 17: 295–300.
- SANZ, V. 2008. Analisis multiescalar y multivariado para evaluar la susceptibilidad de los nidos de psitácidos a la depredación: un ejemplo con la cotorra cabeciamarilla (*Amazona barbadensis*). *Ornitol. Neotrop.* 19 (Suppl.): 123–134.
- SEIXAS, G. H. F., AND G. DE M. MOURÃO. 2002. Nesting success and hatching survival of the Blue-fronted Amazon (*Amazona aestiva*) in the Pantanal of Mato Grosso do Sul, Brazil. *J. Field Ornithol.* 73: 399–409.
- SING, T., O. SANDER, N. BEERENWINKEL, AND T. LENGAUER. 2005. ROCR: visualizing classifier performance in R. *Bioinformatics* 21: 3940–3941.
- SNOW, D. W. 1976. The web of adaptation: birds studies in the American tropics. Cornell University Press, Ithaca and London.
- STOTZ, D. F., J. W. FITZPATRICK, T. A. PARKER III, AND D. K. MOSKOVITS. 1996. Neotropical birds: ecology and conservation. University of Chicago Press, Chicago.
- TABACHNICK, B. G., AND L. S. FIDELL. 2001. Using multivariate statistics, 4th ed. Allyn & Bacon, Boston.
- TERBORGH, J., AND J. S. WESKE. 1969. Colonization of secondary habitats by Peruvian birds. *Ecology* 50: 765–782.
- THERNEAU, T., AND ORIGINAL R PORT BY T. LUMLEY. 2009. Survival: survival analysis, including penalized likelihood. R Package Version 2.35-4. <<http://CRAN.R-project.org/package=survival>>
- VAUGHAN, C., N. NEMETH, AND L. MARINEROS. 2003. Ecology and management of natural and artificial Scarlet Macaw (*Ara macao*) nest cavities in Costa Rica. *Ornitol. Neotrop.* 14: 381–396.
- WESOŁOWSKI, T. 2002. Anti-predator adaptations in nesting Marsh Tits *Parus palustris*: the role of nest-site security. *Ibis* 144: 593–601.
- WESOŁOWSKI, T. 2007. Lessons from long-term hole-nester studies in a primeval temperate forest. *J. Ornithol.* 148 (Suppl 2): S395–S405.

- WESOŁOWSKI, T., D. CZESZCZEWIK, P. ROWIŃSKI, AND W. WALANKIEWICZ. 2002. Nest soaking in natural holes—a serious cause of breeding failure? *Ornis Fennica* 79: 132–138.
- WESOŁOWSKI, T., AND P. ROWIŃSKI. 2004. Breeding behaviour of Nuthatch *Sitta europaea* in relation to natural hole attributes in a primeval forest. *Bird Study* 51: 143–155.
- WHITFORD, K. R. 2002. Hollows in jarrah (*Eucalyptus marginata*) and marri (*Corymbia calophylla*) trees. I. Hollow sizes, tree attributes and ages. *For. Ecol. Manage.* 160: 201–214.
- WHITFORD, K. R., AND M. R. WILLIAMS. 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.
- WHITE, T. H., JR., G. G. BROWN, AND J. A. COLLAZO. 2006. Artificial cavities and nest site selection by Puerto Rican Parrots: a multiscale assessment. *Avian Conservation and Ecology* 1: 5 <<http://www.ace-eco.org>>
- WIEBE, K. L. 2001. Microclimate of tree cavity nests: is it important for reproductive success in Northern Flickers? *Auk* 118: 412–421.
- WIEBE, K. L., AND T. L. SWIFT. 2001. Clutch size relative to tree cavity size in Northern Flickers. *J. Avian Biol.* 32: 167–173.
- WILEY, J. W., R. S. GNAM, S. E. KOENIG, A. DORNELLY, X. GALVEZ, P. E. BRADLEY, T. WHITE, M. ZAMORE, P. R. REILLO, AND D. ANTHONY. 2004. Status and conservation of the family Psittacidae in the West Indies. *Journal of Caribbean Ornithology (Special Issue)*: 94–154.
- WORMINGTON, K. R., D. LAMB, H. I. MCCALLUM, AND D. J. MOLONEY. 2003. The characteristics of six species of living hollow-bearing trees and their importance for arboreal marsupials in the dry sclerophyll forests of southeast Queensland, Australia. *For. Ecol. Manage.* 182: 75–92.
- ZAR, J. H. 1999. *Biostatistical Analysis*, Fourth Edition. Prentice Hall, Upper Saddle River, New Jersey.

TABLA 1. Ranking de modelos de regresión logística condicional para comparar (A) huecos usados por adoptadoras con huecos no usados por ningún ave; y (B) árboles vivos con huecos no-excavados (generados por degradación y usados por aves adoptadoras de huecos) con árboles vivos que no contenían huecos. Dentro de cada grupo, los modelos están organizados según el apoyo de los datos, con los mejores modelos en negrita. k = número de parámetros, $AICc$ = Akaike's Information Criterion corregido para pequeño tamaño de muestreo, $\Delta AICc$ = diferencia de $AICc$ entre este modelo y el modelo de $AICc$ mínimo, w = peso Akaike, AUC = Area under the curve of the receiver operating characteristic. Tamaño de muestreo: (A) 45 huecos usados (casos) y 45 huecos no usados (controles); (B) 36 árboles con huecos usados (casos) y 72 árboles sin huecos (controles).

Modelo	VARIABLES INCLUIDOS	k	AICc	$\Delta AICc$	w	AUC
<i>A. Selección de Huecos por Adoptadoras de Huecos</i>						
5	Profundidad, diámetro de entrada, altura del hueco	3	21.5	0.0	0.84	0.98
7	Profundidad, diámetro de entrada, visibilidad, porcentaje de la copa tocando otros árboles	4	24.8	3.3	0.16	0.98
2	Altura del árbol, clase de degradación (vivo saludable, vivo no saludable, o muerto) ^a , DAP, porcentaje de la copa tocando otros árboles	5	36.3	14.8	0.00	0.96
6	Profundidad, diámetro de entrada, visibilidad	3	36.4	14.9	0.00	0.93
4	Diámetro de rama, diámetro de entrada, profundidad, entrada apuntando arriba (sí o no)	4	37.4	15.9	0.00	0.95
1	Diámetro de rama, profundidad, diámetro de entrada, profundidad x diámetro de entrada	4	37.6	16.1	0.00	0.95
3	Profundidad, diámetro de entrada, altura de árbol, DAP	4	39.1	17.6	0.00	0.94
<i>B. Occurrencia de Huecos No-excavados en Árboles Vivos</i>						
5	DAP, altura, clase de degradación (saludable o no saludable), especie (grapia <i>Apuleia leiocarpa</i> vs otras especies), clase de copa (dominante, co-dominante, o intermedio/sotobosque)	6	38.8	0.0	0.89	0.96
3	DAP, especie (grapia vs otras especies)	2	44.9	6.1	0.04	0.91
2	DAP, clase de degradación (saludable o no saludable)	2	45.7	6.8	0.03	0.91
1	DAP, altura	2	46.5	7.7	0.02	0.90
4	DAP, clase de copa (dominante, co-dominante, o intermedio/sotobosque)	3	46.7	7.9	0.02	0.92

^aClases 3 y 4 combinados. ^bAntes del estudio los colonos sugirieron que las grapias contienen muchos de los huecos usados por las aves. Fuimos restringidos por nuestro pequeño tamaño de muestreo para examinar solamente grapia vs todas las otras especies.

TABLA 2. Análisis univariados para variables comparados entre (A) árboles usados y no usados por excavadoras ($n = 22$ pares de árboles); y (B) huecos usados y no usados por ($n = 45$ pares de huecos). Variables significativas están destacadas en negrita. Para las variables que diferían significativamente entre árboles/huecos usados y no usados, las características seleccionadas por las aves están mostradas entre paréntesis cuadrados.

Variable	Test	Estadística	P
<i>A. Excavadoras</i>			
Clase de degradación (vivo saludable, vivo no saludable, o muerto) [muerto]	McNemar's	$\chi^2 = 16$	0.001
Porcentaje de copa tocando otros árboles [menos]	Paired t-test	$t = 2.98$	0.007
Diametro a altura de pecho (DAP)	Paired t-test	$t = -1.34$	0.20
Altura de árbol	Paired t-test	$t = 1.11$	0.28
<i>B. Adoptadoras de huecos</i>			
Profundidad [más profundo]	Paired Wilcoxon	V = 71	<0.001
Altura de hueco [más alto]	Paired t-test	$t = -6.20$	<0.001
Porcentaje de copa tocando otros árboles [menos]	Paired t-test	$t = 5.76$	<0.001
DAP [mayor]	Paired t-test	$t = -3.54$	<0.001
Altura de árbol [más alto]	Paired t-test	$t = -2.99$	0.005
Visibilidad [mayor visibilidad]	Paired Wilcoxon	V = 318.5	0.025
Sustrato	McNemar's	$\chi^2 = 0.94$	0.33
Orden de rama (tronco o rama)	McNemar's	$\chi^2 = 0.76$	0.38
Entrada apuntaba arriba (sí o no)	McNemar's	$\chi^2 = 0.70$	0.40
Número de entradas	Paired Wilcoxon	V = 89	0.55
Diámetro de rama	Paired Wilcoxon	V = 569	0.57
Dirección de entrada (0-360°)	Paired Hotelling	$F = 0.395$	>0.25
Clase de degradación (vivo saludable, vivo no saludable, o muerto)	McNemar's	$\chi^2 = 1.07$	0.78
Distancia a la rama próxima	Paired Wilcoxon	V = 502	0.94
Proceso de formación del hueco (excavado o no excavado)	McNemar's	$\chi^2 = 0$	1
Diámetro de entrada	Paired Wilcoxon	V = 496	1
Especie de árbol (grapia <i>Apuleia leiocarpa</i> , pino Paraná <i>Araucaria angustifolia</i> , u otro)	7 nidos en grapia, 2 en pino Paraná, ningún hueco al azar ocurrió en grapia o pino Paraná		

TABLA 3. Estimaciones de parámetros (logaritmos naturales de los odds ratios) y odds ratios para los mejores modelos de regresión logística condicional para comparar (A) huecos usados por aves adoptadoras vs huecos no usados por aves; y (B) árboles vivos con huecos no excavados (usados por adoptadoras) vs árboles vivos sin huecos, en la selva Atlántica, Argentina. t = estimación de parámetro/SE. Parámetros donde $|t| > 1.96$ tienen intervalos de confianza de 95% que no incluyen 0 (en negrita).

Parametro	Estimación	SE	t	Odds ratio (95%CI)
<i>A. Selección de Huecos por Adoptadoras</i>				
Altura de hueco (m)	0.489	0.186	2.63	1.63 (1.13-2.35)
Profundidad de hueco (cm)	0.106	0.0442	2.39	1.11 (1.02-1.2)
Diámetro de entrada de hueco (cm)	-0.206	0.118	-1.76	0.81 (0.65-1.02)
<i>B. Ocurrencia de Huecos No Excavados en Arboles Vivos</i>				
DAP (cm)	0.15	0.05	2.86	1.17 (1.05-1.30)
Grapia <i>Apuleia leiocarpa</i>	4.85	1.94	2.50	128 (2.9-5736)
Clase de copa (dominante)	-4.61	2.26	-2.04	0.010 (0.0001-0.84)
Clase de degradación (no saludable)	2.03	1.08	1.89	7.62 (0.93-62.8)
Altura de árbol (m)	-0.18	0.11	-1.61	0.83 (0.67-1.04)
Clase de copa (codominante)	1.94	1.35	1.44	7.00 (0.49-99.4)

TABLA S1. Características de árboles y huecos usados para nidificar 29 especies de aves en la selva Atlántica, Misiones, Argentina. Todos los nidos en huecos naturales reportados por Cockle et al. (2008) y Cockle & Bodrati (2009) también están incluidos aquí, con medidas más exactas y con más detalles. Los promedios son reportados para (1) excavadoras; (2) pequeñas adoptadoras (13-60 g); y (3) grandes adoptadoras (61-500 g), contando cada hueco solamente una vez dentro de cada uno de estos grupos, aún si fue usado por más de una especie dentro del grupo.

Especie	Número de Nidos	Número de Huecos	Hábitat ^a	DAP (cm) ^b	Clase de degradación ^c	% copa tocando otros árboles ^b	% en sustrato vivo	Profundidad (cm) ^b	Diámetro de entrada (cm) ^b	Altura de hueco (m) ^b
1. Excavadoras	25	23		57 ± 7	4	12 ± 5	4	35 ± 4	8 ± 0.4	10 ± 1
Surucúa (<i>Trogon surrucura</i>)	6	5	SP, SD, Ab	93 ± 18	1	35 ± 9	0	15 ± 1	9 ± 0.6	14 ± 2
Carpintero oliva manchado (<i>Veniliornis spilogaster</i>)	2	2	SP, SD	43 ± 6	2,3	1 ± 1	0	20	6 ± 0.3	14 ± 5
Carpintero arcoiris (<i>Melanerpes flavifrons</i>)	1	1	SP	57	3	20	0		10	21
Carpintero real (<i>Colaptes melanochloros</i>)	8	7	SP, SD, Ab	43 ± 10	4	21 ± 13	14	46 ± 10	7 ± 0.5	7 ± 1
Carpintero campestre (<i>Colaptes campestris</i>)	4	4	Ab	30 ± 7	4	0 ± 0	0	34 ± 7	7 ± 0.2	2 ± 0.7
Carpintero garganta estriada (<i>Dryocopus lineatus</i>)	2	2	SP	77 ± 17	2,4	20 ± 20	0	47 ± 17	10 ± 3.2	10 ± 0.7
Carpintero grande (<i>Campephilus robustus</i>)	2	2	SP, Ab	58 ± 18	4	0 ± 0	0	38 ± 4	9 ± 0.7	15 ± 8
2. Pequeñas adoptadoras	13	11		52 ± 6	2	20 ± 9	18	25 ± 3	7 ± 0.9	10 ± 2
Ticotico común (<i>Syndactyla rufosuperciliata</i>)	2	1	SD	70	1	40	100	14	4	16
Tarefero (<i>Sittasomus griseicapillus</i>)	1	1	SD	62	2	80	0	25	3	16
Yetapá negro (<i>Colonia colonus</i>)	1	1	SP borde	65	2	0	0		10	20
Benteveo rayado (<i>Myiodynastes maculatus</i>)	1	1	SD	55	2	0	0	16	11	12
Burlisto pico canela (<i>Myiarchus swainsoni</i>)	4	4	Ab	48 ± 14	2	25 ± 17	25	33 ± 3	7 ± 1.1	4 ± 2
Tueré chico (<i>Tityra inquisitor</i>)	3	2	Ab	47 ± 17	3	0 ± 0	0	24 ± 12	8 ± 3.0	9 ± 1
Ratona común = Tacuarita (<i>Troglodytes aedon</i>)	1	1	Ab	36	3	0	0	20	6	9
3. Grandes adoptadoras	82	50		76 ± 4	1	27 ± 4	68	68 ± 8	10 ± 1	13 ± 1
Halconcito colorado (<i>Falco sparverius</i>)	1	1	Ab	64	4	0.0	0	15	9	10
Calancate ala roja = Maracaná o Urugua-í (<i>Aratinga leucophthalma</i>)	5	5	SP	84 ± 13	1	29 ± 11	100	118 ± 58	5 ± 0.2	15 ± 2
Chiripepé = Piriquita (<i>Pyrrhura frontalis</i>)	21	14	SP, SD, Ab	77 ± 11	1	44 ± 9	93	61 ± 7	6 ± 0.9	12 ± 2
Catita Cabeza Roja = Cotorrita (<i>Pionopsitta pileata</i>)	2	2	SP, SD	68 ± 18	1	28 ± 23	100	70 ± 19	9 ± 1.8	18 ± 2

Especie	Número de Nidos	Número de Huecos	Hábitat ^a	DAP (cm) ^b	Clase de degradación ^c	% copa tocando otros árboles ^b	% en sustrato vivo	Profundidad (cm) ^b	Diámetro de entrada (cm) ^b	Altura de hueco (m) ^b
Loro choclero = Maitaca (<i>Pionus maximiliani</i>)	12	9	SP, SD, Ab	67 ± 11	2	26 ± 6	56	57 ± 7	9 ± 1.0	14 ± 2
Loro vinoso (<i>Amazona vinacea</i>)	10	8	SD, Ab	79 ± 7	2	22 ± 9	63	84 ± 31	16 ± 1.9	16 ± 2
Lechuza del campanario (<i>Tyto alba</i>)	1	1	Ab	104	2	10	0	110	49	8
Alilicucu (<i>Megascops choliba</i>)	2	2	SD, Ab	74 ± 30	1,4	0±0	50	26 ± 5	17 ± 7.0	12 ± 2
Cabure-í (<i>Glaucidium brasilianum</i>)	2	1	SP	60	1	0	100	32	5	9
Tucán pico verde (<i>Ramphastos dicolorus</i>)	11	7	SP, SD, Ab	61 ± 7	3	29 ± 5	71	91 ± 30	9 ± 1.5	13 ± 2
Arasari fajado (<i>Pteroglossus castanotis</i>)	4	3	SP, SD, Ab	100 ± 33	1	17 ± 9	100	50 ± 1	9 ± 2.9	19 ± 4
Trepador garganta blanca (<i>Xiphocolaptes albicollis</i>)	3	2	SP, SD	49 ± 19	1,2	55 ± 15	100	75 ± 29	7 ± 1.6	11 ± 6
Trepador oscuro (<i>Dendrocolaptes platyrostris</i>)	3	3	SP, SD, Ab	48 ± 16	2	33 ± 20	67	61 ± 15	6 ± 0.7	8 ± 4
Tueré grande (<i>Tityra cayana</i>)	4	4	SP, Ab	78 ± 10	3	8 ± 5	0	41 ± 4	13 ± 2.5	17 ± 2
Chopí (<i>Gnorimopsar chopi</i>)	1	1	Ab	83	2	0	0	21	9	10

^a Hábitat donde se halló el nido: SP = Selva Primaria, SD = Selva Degradada por la tala selectiva, Ab = Area abierta, potrero, cultivo anual. ^b Promedio ± SE. ^c Mode.