

# Ligando hongos, árboles y aves que usan huecos en una red Neotropical de huecos en árboles: vías de producción de huecos e implicaciones para la conservación

Kristina L. Cockle<sup>a,b,c,\*</sup>, Kathy Martin<sup>a,d</sup>, Gerardo Robledo<sup>e</sup>

a Center for Applied Conservation Research, Department of Forest Sciences, University of British Columbia, 2424 Main Mall, Vancouver, BC, Canada V6T 1Z4

b Proyecto Selva de Pino Paraná, Fundación de Historia Natural Félix de Azara, Depto. de Ciencias Naturales y Antropología, CEBBAD, Universidad Maimónides, Hidalgo 775, Ciudad Autónoma de Buenos Aires 1405, Argentina

c CICyTTP-CONICET, Materi y España S/N, Diamante, Entre Ríos (3105), Argentina

d Environment Canada, 5421 Robertson Road, RR1, Delta, BC, Canada V4K 3N2

e Laboratorio de Micología, IMBIV, CONICET, Universidad Nacional de Córdoba, CC 495, CP 5000 Córdoba, Argentina

\*kristinacockle@gmail.com

Traducción de:

Cockle KL, Martin K, Robledo G. 2012. Linking fungi, trees, and hole-using birds in a Neotropical tree-cavity network: Pathways of cavity production and implications for conservation. *Forest Ecology and Management* 264: 210-219.

## RESUMEN

En bosques y savanas tropicales en todo el mundo, cientos de especies de vertebrados para anidar y pernoctar dependen del el recurso limitado de los huecos en los árboles. Estos huecos son producidos por aves excavadoras y por procesos de degradación en árboles infectados por hongos degradadores de duramen. La conservación de las comunidades de animales que anidan en huecos requiere un entendimiento sólido de cómo se producen y se usan los huecos; sin embargo, ningún estudio ha examinado las interacciones entre productores y consumidores de huecos en bosques tropicales. Además, el rol de los hongos en producir huecos para los vertebrados no ha sido estudiado a nivel de comunidad en ningún lugar del mundo. Nosotros estudiamos una “red de nidos”, o red jerárquica de interacciones interespecíficas, en la selva Atlántica, un “hotspot” de biodiversidad tropical de alta importancia para la conservación en Sudamérica. Buscamos nidos activos en huecos de árboles entre 2006 y 2010, identificamos las especies de árboles, hongos degradadores de duramen, y aves excavadoras que produjeron los huecos y las especies de aves no-excavadoras (adoptadoras de huecos) que los usaron. Identificamos dos principales mecanismos que produjeron los huecos usados por los no-excavadores. Treinta-y-tres por ciento de los nidos de passeriformes (pajaritos) y 9% de los nidos de no-passeriformes (otras aves) estaban en huecos producidos por aves excavadoras; la mayoría de los nidos (83% en total) estaban en huecos producidos directamente por procesos de degradación, que incluían daños mecánicos, daños de invertebrados, y degradación por hongos (huecos no-excavados). Árboles con huecos producidos por excavadores tenían 2/3 el diámetro de los que tenían huecos no-excavados, tenían 8 veces más probabilidad (“odds”) de estar muerto, y 37 veces más probabilidad (“odds”) de ser colonizado por hongos en la familia Polyporaceae s.l. (vs. Hymenochaetaeaceae que dominaban en árboles con huecos no-excavados). En contraste con redes de nidos en Norteamérica, la red de nidos de la selva Atlántica se caracterizó por una alta diversidad y equitatividad de interacciones, en donde las especies de aves no-excavadoras no dependían de ninguna especie en particular de árbol, hongo, o excavador, para la producción de los huecos. La comunidad entonces debería ser relativamente robusta a las extinciones de especies que producen huecos. Sin embargo, la continua destrucción de los árboles grandes vivos con huecos no-excavados probablemente interrumpe el principal modo de producción de huecos, y podría resultar en un cambio hacia mayor dependencia en huecos excavados en árboles muertos, de menor porte, infectados por Polyporaceae y ocupados mayormente por passeriformes. Para conservar las comunidades que utilizan huecos en selvas tropicales, los gobiernos y agencias de certificación deberían implementar políticas que resultan en la retención de varios árboles grandes vivos por hectárea.

## 1. Introducción

En todo el mundo, más de 1000 especies de aves y mamíferos requieren huecos en árboles para su reproducción y pernocte. La mayoría de estas especies son no-excavadoras que dependen de otros organismos para la producción de huecos, un recurso crítico que puede limitar sus poblaciones (Newton, 1998). La mayor diversidad de estos vertebrados se encuentra en selvas tropicales, de las cuales muchas áreas están afectadas por pérdida, degradación de hábitat y empobrecimiento de especies. La conservación de estas comunidades podría depender críticamente de la comprensión de las interacciones entre especies y de destacar las relaciones claves entre productores y utilizadores del recurso de los huecos (Cockle et al., 2011a; Cornelius et al., 2008).

La formación de los huecos en árboles generalmente comienza con hongos parásitos degradadores de duramen, especialmente los políporos (Basidiomycota). Las actividades de estos hongos modifican las propiedades químicas y físicas de las células de la madera, ablandando el duramen en el centro del árbol (Robledo y Urcelay, 2009). Luego del ataque de los hongos, un hueco puede ser producido relativamente rápidamente cuando aves excavadoras penetran la albura exterior del árbol y remueven el duramen blando (huecos excavados; Conner y Locke, 1982; Jackson y Jackson, 2004), o más lentamente cuando daños físicos o de insectos en la albura exponen el duramen blando a la colonización por hongos saprobios y a la remoción por insectos, fuego, viento, agua, o vertebrados (huecos no-excavados; Gibbons y Lindenmayer, 2002).

Las pocas especies de aves que excavan huecos en árboles pueden controlar la cantidad de huecos y entonces afectar directamente la abundancia y la diversidad de especies no-excavadoras, entonces en algunos casos la conservación de una comunidad entera de aves que anidan en huecos puede depender fuertemente en el manejo de una o dos especies de excavadores (Daily et al., 1993; Martin e Eadie, 1999; Martin et al., 2004). Las aves excavadoras más fuertes son los pájaros carpinteros (Picidae), que tienen adaptaciones morfológicas en sus picos, cráneos, colas, musculatura del cuello, costillas y patas que les permiten cincelar huecos en sustratos duros arbóreos (Burt, 1930; Kirby, 1980; Spring, 1965). En comunidades bien estudiadas de Norteamérica, una o dos especies de pájaros carpinteros pueden producir hasta el 90% de los huecos usados por las aves no-excavadoras, a veces en sólo una o dos especies de árboles, de modo que estas especies de aves y árboles ejercen efectos desproporcionados, de abajo hacia arriba, en el resto de la comunidad (Blanc y Walters, 2008; Martin et al., 2004). Por ejemplo, un incremento reciente en la producción de huecos por *Picoides pubescens* fue asociado a un incremento en la abundancia de *Sitta canadensis* en sitios de British Columbia, Canadá (Norris y Martin, 2010). Las políticas de bosque pueden conservar estas comunidades efectivamente si aseguran que las operaciones forestales mantengan en el paisaje, los árboles y las aves excavadoras que producen huecos (Drever y Martin, 2010).

En las Américas tropicales y subtropicales, las prácticas actuales de manejo forestal parecen ser insuficientes para mantener una cantidad adecuada de huecos para las aves no-excavadoras. Datos preliminares sugieren que las no-excavadoras en bosques sudamericanos dependen principalmente de huecos no-excavados producidos directamente por degradación de la madera, en vez de huecos excavados producidos por pájaros carpinteros, no porque evitan los huecos hechos por carpinteros sino porque los huecos no-excavados son más abundantes (Cockle et al., 2011a,b; Cornelius et al., 2008). Una mayor dependencia sobre los huecos no-excavados podría explicar por qué dos estudios recientes no demostraron correlaciones en la abundancia o riqueza de pájaros carpinteros y las aves no-excavadoras en las Américas tropicales (Sandoval y Barrantes, 2009; Siqueira Pereira et al., 2009). Los huecos no-excavados llevan más tiempo formarse, y conservarlos en los bosques donde se explota la madera puede ser un desafío más grande que conservar los pájaros carpinteros y sus huecos. En dos sitios del norte de la Argentina, el bosque donde se sacó madera tenía 2-9 veces menos huecos en árboles y 17 veces menos nidos que el bosque primario o maduro, sugiriendo que los manejos actuales serían inadecuados para mantener poblaciones y comunidades de aves que anidan en huecos (Cockle et al., 2010; Politi et al., 2010).

Para mejorar las decisiones de manejo para las aves que anidan en huecos en las Américas tropicales y subtropicales, hace falta identificar las especies y procesos responsables por la formación de huecos. Hacia este objetivo, Brightsmith (2005) destacó los árboles emergentes *Dipteryx micrantha* como claves para la provisión de huecos para los guacamayos en el Amazonas de Perú, y Politi et al. (2009) demostraron que tres especies de árboles (*Calycophyllum multiflorum*, *Blepharocalyx gigantea*, y *Podocarpus parlatorei*) fueron importantes para las comunidades que anidan en huecos en bosques montanos de los Andes. Poco más se sabe con respecto a las especies y procesos responsables por producir los huecos en árboles en las Américas tropicales y subtropicales. Aquí identificamos las vías claves de producción de huecos en la selva Atlántica de Sudamérica, uno de los bosques más diversos y amenazados del mundo. Lo hacemos construyendo una red de nidos, una red interespecífica que liga jerárquicamente los productores de huecos (especies de árboles, hongos, y aves excavadoras) y los utilizadores de huecos (especies de aves no-excavadoras). Discutimos las implicaciones de nuestros resultados para la elasticidad de las comunidades de bosques tropicales frente a la pérdida y degradación de hábitat.

## 2. Métodos

Estudiamos las aves que anidan en huecos, árboles nidos y hongos degradadores de madera en la selva Atlántica de la Sierra Central, provincia de Misiones, nordeste de la Argentina. Aunque partes de la selva Atlántica están ubicadas al sur del trópico de Capricornio, incluso toda la provincia de Misiones, la florística y fisionomía unen estas selvas sureñas con la selva Atlántica de más al norte, y entonces las incluimos dentro de la categoría general de bosques tropicales húmedos (Negrelle, 2002; Oliveira-Filho y Fontes, 2000). La selva Atlántica está entre los cinco lugares del mundo con mayor diversidad y mayor nivel de amenaza, caracterizada por altos niveles de endemismos, pérdida de hábitat, y extirpaciones locales de aves, con altos números de especies globalmente amenazadas y cercanas a la amenaza (Myers et al., 2000; Ribeiro et al., 2009; Ribon et al., 2003; BirdLife International, 2011). Nuestra área de estudio era un paisaje mosaico de selva primaria, selva degradada por la tala selectiva, parques, y pequeñas chacras entre San Pedro (26°38'S, 54°07'O) a Parque Provincial (PP) Cruce Caballero (26°31'S, 53°59'O) y Tobuna (26°27'S, 53°54'O), departamento San Pedro, y PP Caá Yará (26°52'S, 54°14'O), departamento Guaraní. La vegetación es clasificada como bosque mixto semidecídúo con laureles (*Nectandra* y *Ocotea* spp.), guatambú (*Balfourodendron riedelianum*) y pino Paraná (*Araucaria angustifolia*; Cabrera 1976). La altura es 520-700 m snm y la lluvia es de 1200 a 2400 mm distribuida en todo el año.

Monitoreamos todos los nidos en huecos que encontramos durante cinco épocas reproductivas (agosto-enero 2007; agosto 2007-enero 2008; septiembre-diciembre 2008; octubre-diciembre 2009; octubre-diciembre 2010). Cada año, buscamos nidos principalmente desde senderos existentes, cubriendo un total de aproximadamente 60 ha. Paramos frecuentemente para observar el comportamiento de aves adultas y buscar evidencia de uso reciente en los huecos (bordes de huecos gastados), y ocasionalmente pedimos a los chacareros que nos muestren árboles nidos en sus propiedades. Si vimos un ave adulta visitar repetidamente el mismo árbol, salir de un árbol de repente, desaparecer durante largos períodos, agarrarse de un hueco, posarse cerca de un hueco, entrar a un hueco o salir de un hueco, inspeccionamos el hueco con unas cámaras de video de 1,5-5 cm de diámetro, montadas en un poste telescópico que llegaba a los 15 m de altura, o subimos al árbol con equipo de escalar. Cuando no pudimos acceder a los nidos con una cámara (15 huecos que estaban arriba de los 15 m en árboles que no tenían una horqueta segura), observamos las actividades de las aves adultas desde el suelo. Los huecos fueron considerados nidos activos si tenían huecos y/o pichones, o si el comportamiento de las aves adultas indicaba nidificación (e.j., adulto que entraba al hueco con alimento; hembra de loro saliendo del hueco para ser alimentada por el macho y regresando inmediatamente al hueco). El pernocte fue inferido cuando un ave diurna entró a un hueco vacío al atardecer y no emergía antes del anochecer, o una lechuza fue encontrada en un hueco vacío durante el día. El proceso que formó el hueco (por excavación o por degradación) fue determinado al observar la actividad de las aves excavando, o por la forma de la entrada e interior del hueco. Huecos con entradas redondas u ovaladas, e interiores regulares, fueron

considerados huecos excavados, y los que tenían entradas e interiores irregulares fueron considerados huecos no-excavados (Cockle et al., 2011b).

Usamos una cinta métrica para medir el diámetro a la altura del pecho (DAP en cm) de todos los árboles nidos. Los árboles nidos fueron identificados hasta especie con la ayuda de López et al. (1987) y expertos locales. Colectamos muestras de cuerpos fructíferos de hongos políporos desde adentro de los huecos, la misma rama del hueco, o el tronco principal debajo del hueco en octubre de 2009, abril de 2010, y septiembre-diciembre 2010 (Fig. 1). Las muestras de hongos fueron identificadas hasta especie por GR y depositadas en el Herbario (CORD), Museo Botánico, Universidad Nacional de Córdoba, Argentina.



**Fig. 1. (A) Carpintero Real Verdoso (*Colaptes melanochloros*) excava un hueco para anidar, debajo un cuerpo fructífero de *Fomes fasciatus* (Polyporaceae s.l.) y (B) Cockle estudia un cuerpo fructífero de *Pyrofomes perlevis* (Polyporaceae s.l.) debajo de un nido de Cabure-í (*Glaucidium brasilianum*). Flechas indican las entradas del hueco y la línea de puntos indica la ubicación del hueco dentro del árbol. Fotos: G. Robledo.**

Construimos redes de nidos jerárquicas (sensu Martin e Eadie, 1999) para caracterizar como estaba dividida la frecuencia total de interacciones entre diferentes especies de plantas (árboles y palmeras), facilitadores o agentes que formaban huecos (hongos y aves excavadoras) y aves no-excavadoras. Una red de nidos es una red interespecífica cuantitativa que liga las especies que crean huecos con las especies que los usan. Lazos en la red son líneas que conectan a las especies que interactúan entre si alrededor del recurso de los huecos para anidar. Para dos especies A y B, donde A es un productor de huecos y B es un usuario de huecos, una interacción ocurre cuando un individuo de Especie B utiliza un hueco producido por un individuo de Especie A. La frecuencia de las interacciones es el número de veces que Especie B fue encontrada usando un hueco producido por Especie A. Como las aves no estaban anilladas, no pudimos saber si la re-utilización de un hueco por una misma especie de no-excavador involucraba el mismo individuo u otro individuo. Entonces para evitar contar dos veces las interacciones entre los mismos individuos (lo que inflaría la frecuencia de interacciones entre estas dos especies) elegimos contar solamente el primer intento de nido si la misma especie de ave usó el mismo hueco más de una vez. Calculamos dominancia y

equitatividad de la red para caracterizar la diversidad de interacciones entre especies de plantas y aves. La dominancia se calculaba como el número total de interacciones entre las dos especies que más interactuaban, dividido por el número total de interacciones entre todas las especies (Berger y Parker, 1970; Sabatino et al., 2010). Calculamos el PIE de Hurlbert (Probability of Interspecific Encounter) como índice de equitatividad entre los diferentes lazos:

$$PIE = \sum_{i=1}^S \left( \frac{N_i}{N} \right) \left( \frac{N - N_i}{N - 1} \right)$$

donde  $S$  es el número total de lazos en la red,  $N$  es el número total de interacciones en la red, y  $N_i$  es la frecuencia de interacciones para el lazo  $i$ . Valores de PIE cerca de 0 indican un sólo lazo dominante (casi todas las interacciones ocurren entre un par de especies), y un valor cerca de 1 indica división igualitaria de las frecuencias de interacciones entre los diferentes lazos en la red (cada par de especies interactúa el mismo número de veces que cada otra par de especies; Hurlbert, 1971; Sabatino et al., 2010).

Se realizaron todos los análisis estadísticos usando R versión 2.12.1 (R Development Core Team, 2010). Para determinar cuánto la red estaba dividida por la taxonomía de los no-excavadores, usamos el origen del hueco (excavado vs. no-excavado) para predecir si el hueco sería usado secundariamente por un passeriforme o un no-passeriforme. Para hacer eso, construimos un modelo generalizado lineal mixto con cada nido de no-excavador como replicado, orden de ave (passeriformes vs no-passeriformes) como el variable binario de respuesta, origen del hueco como efecto fijo categórico, y la identidad del hueco como un efecto azar (regresión logística). En la regresión logística, los coeficientes,  $b$ , son el logaritmo natural de las cocientes de probabilidades (Tabachnick y Fidell, 2001). Usando la identidad del hueco como un efecto azar nos permitió incluir varios nidos dentro del mismo hueco mientras evitamos la pseudoreplicación.

Para determinar hasta qué punto las características de los árboles influenciaban el origen del hueco, usamos teoría de la información (Burnham y Anderson, 2002) para comparar modelos de regresión logística que predecían el origen del hueco (excavado vs. no-excavado) como función de la sanidad del árbol (vivo vs. muerto), DAP, y/o sanidad del sustrato (hueco en una parte viva vs. muerta del árbol). Evaluamos la performance de los modelos usando el paquete ROCR (Sing et al., 2005) para calcular el área debajo de la curva del 'receiver operating characteristic' (AUC). AUC es una medida de performance de un clasificador binario, que es independiente del valor que uno elige para el punto de corte. Un valor de 1 indica performance perfecto del clasificador, >0,8 buen performance, y 0,5 performance similar al azar. Modelos dentro de un grupo fueron comparados en base al  $\Delta AICc$  (diferencia entre el AICc de un modelo y el menor AICc para los modelos del grupo) y peso Akaike (una medida del apoyo para un modelo específico, relativo a los otros modelos en el grupo; Burnham y Anderson, 2002). Usamos un test de  $z$  para cada estimación de parámetro en el mejor modelo para determinar si su intervalo de confianza de 95% (CI) incluía cero (Tabachnick y Fidell, 2001).

### 3. Resultados

Encontramos 132 nidos y 5 pernoctes de 35 especies de aves en 100 huecos de árboles (Apéndice A). Diecisiete por ciento de los 98 nidos y pernoctes de no-excavadores estaban en huecos producidos por pájaros carpinteros, y 83% estaban en huecos no-excavados (Fig. 2). Las aves no-excavadoras no usaron ninguno de los siete huecos producidos por trogones (Trogonidae). Los huecos para anidar ocurrieron en por lo menos 27 especies de árboles y una palmera, de 25 géneros en 15 familias (Apéndice A). La especie de árbol más común entre los que fueron usados para nidos fue la grapia (*Apuleia leiocarpa*, Fabaceae) con 17 huecos (20% de los árboles que pudieron ser identificados), seguido por el laurel amarillo (*Nectandra lanceolata*, Lauraceae) con 9 huecos (10%). De 108 interacciones entre aves que anidaban o pernoctaban y árboles de especie conocida, las interacciones más frecuentes fueron entre las grapias y las piriqitas o chiripepés (*Pyrrhura frontalis*; 3 interacciones) y entre las grapias y los tueré grande (*Tityra cayana*; 3

interacciones). La dominancia de la red fuea baja (0.028) y la equitatividad (PIE de Hurlbert) alta (0.997).

Tanto los passeriformes como los no-passeriformes dependieron principalmente de los huecos no-excavados (67% de nidos de passeriformes y 91% de los nidos de no-passeriformes; Fig. 2). Los nidos de passeriformes tuvieron seis veces más la probabilidad (odds) que los nidos de no-passeriformes de ocurrir en huecos excavados (Modelo Generalizado Lineal Mixto:  $b_{\text{origen(excavado)}} = 1.80$ , SE = 0.59,  $z = 3.07$ ,  $p = 0.0021$ ,  $n = 98$  nidos, cociente de probabilidades = 6.05). El modo de producción de los huecos (excavado o no-excavado) fue mejor predicho por un modelo que incluía la sanidad del sustrato del hueco (tronco/rama vivo o muerto) y la del árbol (árbol vivo o muerto; Tabla 1). Huecos excavados tenían 53 veces más probabilidad (odds) de los huecos no-excavados de ocurrir en ramas muertas, y 8 veces la probabilidad (odds) de ocurrir en árboles muertos ( $b_{\text{sustrato(muerto)}} = 3.94$ , SE = 1.10,  $z = 3.59$ ,  $p = 0.0003$ , cociente de probabilidades = 52.63;  $b_{\text{árbol(muerto)}} = 2.12$ , SE = 0.74,  $z = 2.86$ ,  $p = 0.004$ , cociente de probabilidades = 8.33). Aunque el DAP del árbol no se incluía en el mejor modelo, los huecos excavados estaban en árboles de menor tamaño que los huecos no-excavados (promedio  $\pm$  Error Standard DAP<sub>Excavado</sub> =  $55.1 \pm 3.8$  cm, DAP<sub>No-excavado</sub> =  $73.4 \pm 3.6$  cm; Wilcoxon Rank Sum Test  $W = 738$ ,  $P = 0.0006$ ,  $n = 100$ ).

Treinta y cuatro huecos tenían cuerpos fructíferos de hongos políporos degradadores de madera que pudieron ser identificados hasta género, todos productores de pudrición blanca. Estos incluían por lo menos seis especies en dos géneros en la familia Hymenochaetaceae y seis especies en cinco géneros en la familia Polyporaceae s.l. (Fig. 3, Apéndice A). Los árboles con cuerpos fructíferos de Polyporaceae s.l. tenían 37 veces la probabilidad (odds) de los que tenían Hymenochaetaceae, de tener un hueco excavado (vs. no-excavado; test de  $\chi^2$  con corrección de Yates para continuidad:  $X^2 = 12.17$ ,  $p = 0.0005$ ,  $n = 34$  huecos; cociente de probabilidades = 37.4; Fig. 3).

**Tabla 1. Siete Modelos Lineales Generalizados (regresión logística) que predicen el modo de producción de los huecos (excavado vs. no-excavado) como función del sustrato del hueco (rama/tronco muerto vs. vivo), sanidad del árbol (árbol muerto vs. vivo), y DAP (diámetro a la altura del pecho). Los modelos se muestran según el apoyo que reciben, de mayor a menor peso, con el mejor modelo en negrita. LL, log-likelihood;  $k$ , número de parámetros;  $n$ , número de huecos; AICc, Akaike's Information Criterion corregido para pequeño tamaño de muestreo;  $\Delta$ AICc, diferencia en AICc entre este modelo y el modelo con AICc mínimo;  $w$ , peso Akaike; AUC, area debajo de la curva del receiver operating characteristic.**

VARIABLES PREDICTORES	LL	$k$	$n$	AICc	$\Delta$ AICc	$w$	AUC
<b>Sustrato, sanidad del árbol</b>	<b>-28.98</b>	<b>3</b>	<b>99</b>	<b>66.21</b>	<b>0.00</b>	<b>0.67</b>	<b>0.93</b>
Sustrato, sanidad del árbol, DAP	-29.76	4	99	67.95	1.73	0.28	0.91
Sustrato, DAP	-33.20	3	99	72.65	6.43	0.03	0.91
Sustrato	-34.85	2	99	73.82	7.61	0.02	0.87
Sanidad del árbol	-42.80	2	99	89.73	23.51	0.00	0.82
Sanidad del árbol, DAP	-42.57	3	99	91.39	25.18	0.00	0.84
DAP	-62.39	2	99	128.92	62.70	0.00	0.69

## Cavity users (non-excavators)

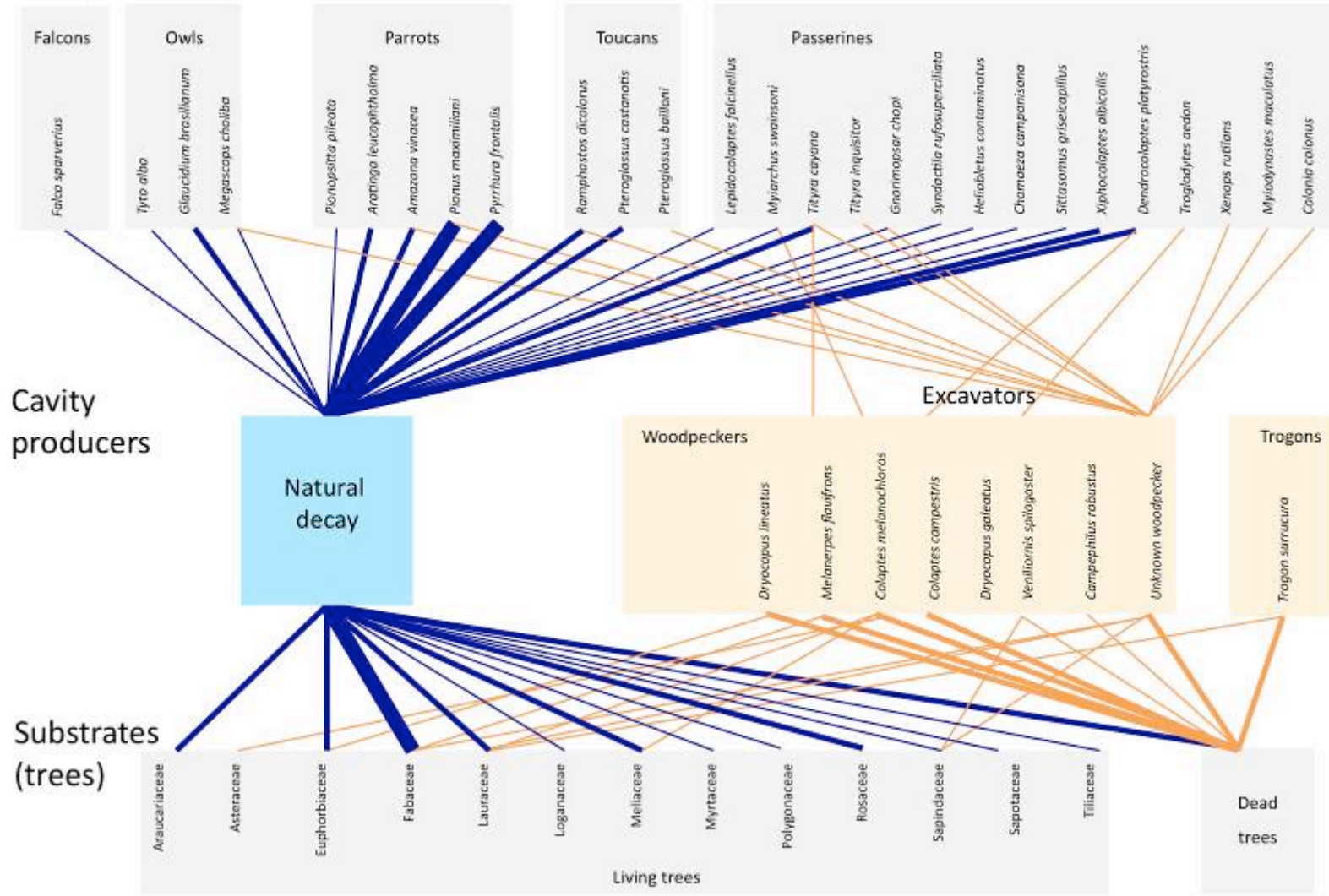


Fig. 2. Red de nidos mostrando los lazos entre árboles, productores de huecos (excavadores, naranja; o degradación, azul) y usuarios de huecos (no-excavadores) en la selva Atlántica de Argentina. Ancho de las líneas indica la frecuencia de las interacciones (el número de veces que una interacción ocurrió: líneas finas, 1-2 veces; líneas medias, 3-9; líneas gruesas, 10-10).

## Cavities

## Excavated

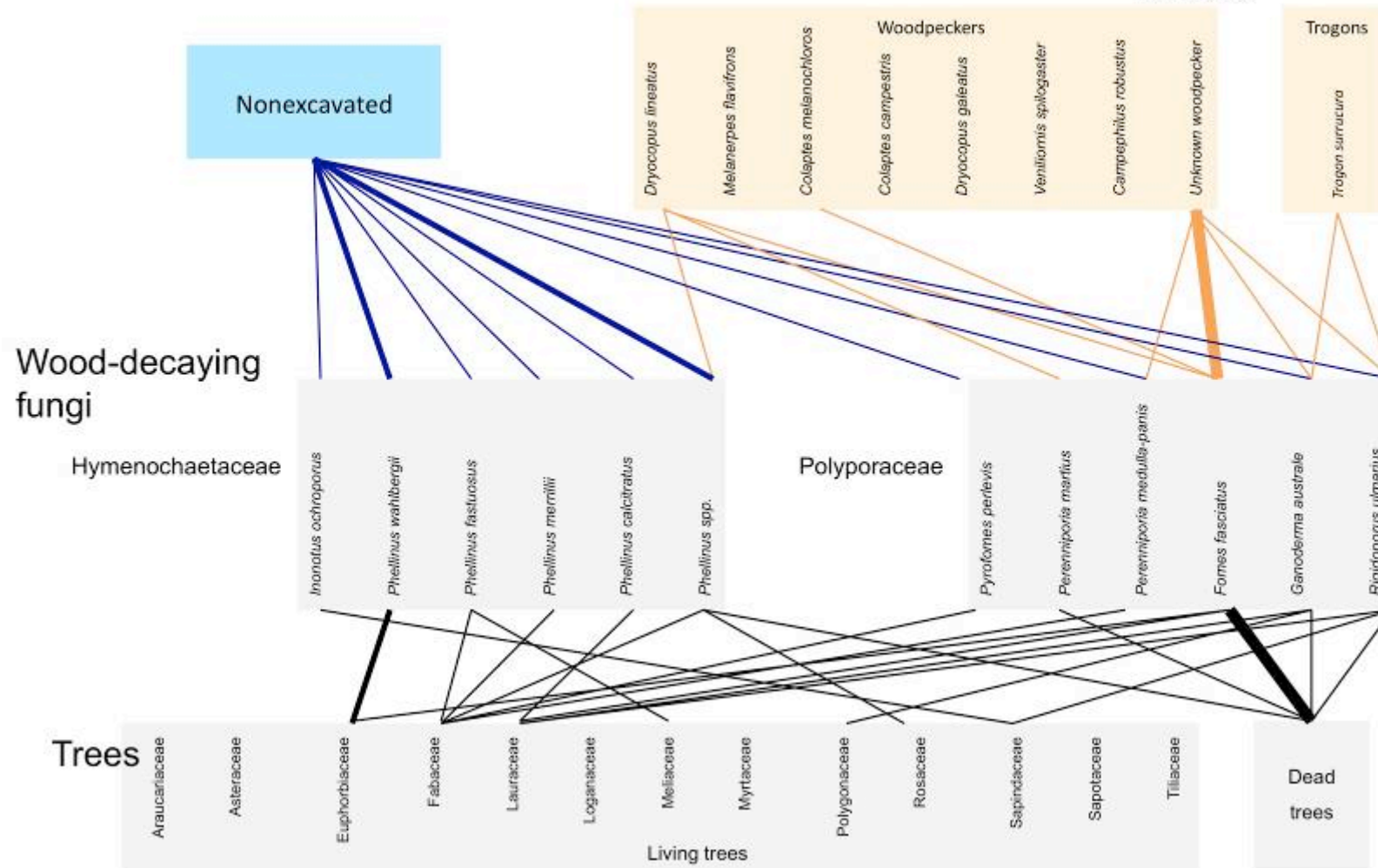


Fig. 3. Red de nidos mostrando lazos entre árboles, hongos degradadores de madera, y producción de huecos por las aves excavadoras (naranja) o la degradación (azul). El ancho de las líneas indica la frecuencia de las interacciones (el número de veces que ocurrió la interacción: líneas finas, 1-2; medias, 3-4; gruesas, 5-6).

#### 4. Discusión

La red de nidos para aves, árboles y hongos políporos en la selva Atlántica se caracteriza por alta diversidad y equitatividad de interacciones. Muchas especies de árboles, hongos y pájaros carpinteros proveen cada uno una pequeña porción de los huecos usados por la comunidad diversa de aves no-excavadoras. Entonces, la red de nidos consiste en muchos lazos débiles entre productores y usuarios de huecos. Las aves excavadoras producen sólo una pequeña porción de los huecos, usados mayormente por los passeriformes, quizás porque la mayoría de los huecos excavados en la selva Atlántica serían demasiado pequeños para los no-passeriformes de mayor tamaño. Nuestros resultados sugieren un alto nivel de equivalencia funcional entre sustratos (especies de árboles) y facilitadores (especies de aves excavadoras y hongos) de huecos en la selva Atlántica, contrastando fuertemente con comunidades en Norteamérica donde una o dos interacciones claves entre especies de árboles y especies de excavadoras generan índices de dominancia un orden de magnitud mayor (selva Atlántica: 0.028; bosque templado mixto de British Columbia: 0.24 calculado de Martin et al. (2004); bosque de pino y latifoliados de Florida: 0.43 calculado de Blanc y Walters (2008)).

Nuestro estudio parece ser el primero en examinar los hongos degradadores de madera que están asociados con la formación de huecos en un bosque tropical. Los hongos degradadores se podían dividir claramente entre huecos excavados y no-excavados, en base a su taxonomía, con las Hymenochaetaceae facilitando huecos no-excavados y las Polyporaceae s.l. facilitando huecos excavados. Es importante notar que los árboles con huecos que no tenían cuerpos fructíferos de hongos seguramente también tenían hongos degradadores de duramen; estos hongos pueden persistir durante muchos años sin fructificar. Además, la presencia y abundancia de cuerpos fructíferos de una especie de hongo no necesariamente correlacionan con la biomasa y actividad de los micelios vegetativos. Sin embargo, la presencia de cuerpos fructíferos es considerada un indicador confiable de la abundancia de políporos en comunidades naturales, y los hongos que colectamos son conocidos como degradadores de duramen (Niemrlä et al., 1995; Urcelay y Robledo, 2004). En Norteamérica, los pájaros carpinteros frecuentemente excavan nidos en árboles infectados por hongos del género *Phellinus* (Conner et al., 1976; Conner y Locke, 1982; Hart y Hart, 2001; Kilham, 1971; Losin et al., 2006; Parsons et al., 2003; Runde y Capen, 1987). En Sudamérica, los *Phellinus* spp. son importantes parásitos en los árboles vivos (Gilbert et al., 2002; Robledo et al., 2006); sin embargo, en contraste con Norteamérica, encontramos sus cuerpos fructíferos casi siempre en asociación con huecos no-excavados, en vez de huecos excavados. Además de los hongos degradadores, los insectos que taladran la madera, como las termitas y los escarabajos, podrían tener un rol importante en la producción de huecos, un rol aún no estudiado en Sudamérica.

Las redes de interacción pueden ser utilizadas para predecir los efectos de los disturbios en las comunidades, y nuestra red de nidos para la selva Atlántica nos puede ayudar a entender y predecir cambios en la función de la comunidad con la pérdida y degradación de los bosques tropicales. Mientras las comunidades de aves que anidan en huecos en Norteamérica podrían responder rápidamente a cambios en la abundancia o comportamiento de las aves excavadoras o competidoras (Aitken y Martin, 2008; Martin et al., 2004; Norris y Martin, 2010) los lazos débiles en la red de nidos de la selva Atlántica sugieren que las perturbaciones que afectan una población de un sólo excavador probablemente no generarían grandes repercusiones para las aves no-excavadoras. En contraste, una reducción en la abundancia de los árboles grandes, muchas veces los árboles más viejos y con mayor probabilidad de tener estados avanzados de pudrición del duramen y huecos no-excavados, dramáticamente reduce la densidad de nidos de las aves no-excavadoras (Cockle et al., 2010, 2011b).

En la selva Atlántica y otros bosques tropicales de Sudamérica, continua la explotación no-sustentable de los árboles grandes viejos, pero las políticas forestales no reconocen la importancia de estos árboles vivos para los vertebrados que anidan en huecos. En un experimento reciente de agregar recursos, demostramos evidencia de que la cantidad de huecos en árboles limita la densidad de nidos de las aves que anidan en huecos en la selva Atlántica (en selva primaria y en selva donde se sacó madera), sugiriendo que la conservación de los huecos en los árboles debería ser un objetivo clave de manejo (Cockle et al., 2010). Algunas políticas empiezan a incluir recomendaciones para dejar en pie árboles muertos para que los excaven los pájaros carpinteros, pero en la selva Atlántica los huecos de los pájaros carpinteros caen 12 veces más rápidamente que los huecos no-excavados, durando sólo 2 años en promedio y entonces proveyendo solamente un recurso efímero para las aves no-excavadoras (Cockle et al. 2011a). Una pregunta clave es si los pájaros carpinteros, con su capacidad para producir huecos aptos pero de corta duración en árboles de menor porte y menor edad, pueden compensar por la pérdida de los árboles grandes vivos y proveer a las aves no-excavadoras suficientes huecos para que la mayoría de las especies persistan. Bajo dichas circunstancias, sospechamos que los passeriformes podrían mantenerse mejor que los no-passeriformes, ya que los no-passeriformes raramente utilizaron huecos excavados. Para conservar las comunidades de animales que usan huecos en las selvas tropicales, los gobiernos y agencias de certificación deberían implementar políticas que resultan en la retención de varios árboles grandes vivos por hectárea.

## Agradecimientos

Agradecemos a A. Bodrati, J. Segovia, N. Fariña, E. Jordan, A. Fernández, M. Debarba, guardaparques provinciales y muchos voluntarios por ayuda con los nidos; D. Cockle por construir las cámaras para inspeccionar los nidos; R. Ríos, R. Villalba y C. Maders por identificar las especies difíciles de árboles; R. Elnor, D. Irwin, A.R. Norris, K. Wiebe, M. Drever, M. Sabatino, P. Marshall, dos revisores anónimos, y profesores de la São Paulo School on Ecological Networks por comentarios útiles sobre el estudio, análisis y/o manuscrito; y NSERC, Killam Foundation, CONICET, Columbus Zoo and Aquarium, Rufford Foundation, British Ornithologists' Union, Oregon Zoo, Lindbergh Foundation, Cleveland Zoo, Explorers' Club, Aves Argentinas/BirdLife International, Neotropical Bird Club, Donald S. McPhee Fellowship, Namkoong Family Fellowship, AMIRBY, Environment Canada, RF-Links, Cornell Lab of Ornithology, y Idea Wild por apoyo financiero o de equipos; Ministerio de Ecología y RNR por autorizar el trabajo de campo.

## Referencias

- Aitken, K.E.H., Martin, K., 2008. Resource selection plasticity and community responses to experimental reduction of a critical resource. *Ecology* 89, 971–980.
- Berger, W.H., Parker, F.L., 1970. Diversity of planktonic foraminifera in deep-sea sediments. *Science* 169, 1345–1347.
- BirdLife International, 2011. IUCN Red List for birds. <http://www.birdlife.org> (Accessed 1 October 2011).
- Blanc, L., Walters, J.R., 2008. Cavity excavation and enlargement as mechanisms for indirect interactions in an avian community. *Ecology* 89, 506–514.
- Brightsmith, D.J., 2005. Parrot nesting in southeastern Peru: seasonal patterns and keystone trees. *Wilson Bull.* 117, 296–305.
- Burnham, K.P., Anderson, D.R., 2002. Model selection and multi-model inference: a practical information-theoretic approach. <http://www.myilibrary.com> (accessed 15 February 2011).
- Burt, W.H., 1930. Adaptive modifications in the woodpeckers. *University of California Publications in Zoology* 32, 455–524.

- Cabrera, A.L., 1976. Enciclopedia Argentina de agricultura y jardinería, second edition. Tomo II. Fascículo I. Regiones fitogeográficas Argentinas. Editorial Acme S. A. C. I., Buenos Aires.
- Cockle, K.L., Martin, K., Drever, M.C. 2010. Supply of tree-holes limits nest density of cavity-nesting birds in primary and logged subtropical Atlantic forest. *Biol. Conserv.* 143, 2851–2857.
- Cockle, K.L., Martin, K., Wesołowski, T., 2011a. Woodpeckers, decay, and the future of cavity-nesting vertebrate communities worldwide. *Front. Ecol. Environ.* 9, 377–382.
- Cockle, K., Martin, K., Wiebe, K., 2011b. Selection of nest trees by cavity-nesting birds in the Neotropical Atlantic forest. *Biotropica* 43, 228–236.
- Conner, R.N., Locke, B.A., 1982. Fungi and Red-cockaded Woodpecker cavity trees. *Wilson Bull.* 94, 64–70.
- Conner, R.N., Miller, O.K., Jr., Adkisson, C.S., 1976. Woodpecker dependence on trees infected by fungal heart rots. *Wilson Bull.* 88, 575–581.
- Cornelius, C., Cockle, K., Politi, N., Berkunsky, I., Sandoval, L., Ojeda, V., Rivera, L., Hunter, M., Jr., Martin, K., 2008. Cavity-nesting birds in Neotropical forests: cavities as a potentially limiting resource. *Ornitol. Neotrop.* 19 (Suppl.), 253–268.
- Daily, G.C., Ehrlich, P.R., Haddad, N.M., 1993. Double keystone bird in a keystone species complex. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 90, 592–594.
- Drever, M.C., Martin, K., 2010. Response of woodpeckers to changes in forest health and harvest: implications for conservation of avian biodiversity. *For. Ecol. Manage.* 259, 958–966.
- Gibbons, P., Lindenmayer, D., 2002. Tree hollows and wildlife conservation in Australia. CSIRO Publishing, Collingwood, Victoria.
- Gilbert, G.S., Ferrer, A., Carranza, J. 2002. Polypore fungal diversity and host density in a moist tropical forest. *Biodiv. Conserv.* 11, 947–957.
- Hart, J.H., Hart, D.L., 2001. Heartrot fungi's role in creating Piced nesting sites in living aspen. *USDA Forest Service Proceedings RMRS-P-18*, 207–213.
- Hurlbert, S.H., 1971. The nonconcept of species diversity: a critique and alternative parameters. *Ecology* 52, 577–586.
- Jackson, J.A., Jackson, B.J.S., 2004. Ecological relationships between fungi and woodpecker cavity sites. *Condor* 106, 37–49.
- Kilham, L., 1971. Reproductive behavior of Yellow-bellied Sapsuckers I. Preference for nesting in *Fomes*-infected aspens and nest hole interrelations with Flying Squirrels, Raccoons, and other animals. *Wilson Bull.* 83, 159–171.
- Kirby, V.C., 1980. An adaptive modification in the ribs of woodpeckers and piculets (Picidae). *Auk* 97, 521–532.
- López, J.A., Little, E.L., Jr., Ritz, G.F., Rombold, J.S., Hahn, W.J., 1987. Árboles comunes del Paraguay. Ñande yvyra mata kuera. Cuerpo de Paz, Asunción.
- Losin, N., Floyd, C.H., Schiweitzer, T.E., Keller, S.J., 2006. Relationship between aspen heartwood rot and the location of cavity excavation by a primary cavity-nester, the Red-naped Sapsucker. *Condor* 108, 706–710.
- Martin, K., Eadie, J.M., 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., Aitken, K.E.H., Wiebe, K.L., 2004. Nest sites and nest webs for cavity-nesting communities in interior British Columbia, Canada: nest characteristics and niche partitioning. *Condor* 106, 5–19.
- Myers, N., Mittermeier, R.A., Mittermeier, C.G., da Fonseca, G.A.B., Kent, J., 2000. Biodiversity hotspots for conservation priorities. *Nature* 403, 853–858.
- Negrelle, R.R.B., 2002. The Atlantic forest in the Volta Velha Reserve: a tropical rain forest site outside the tropics. *Biodiversity Conserv.* 11, 887–919.
- Newton, I., 1998. Population limitation in birds. Academic Press, San Diego.
- Niemelä, T., Renvall, P., Penttillä, R., 1995. Interactions of fungi at late stages of wood decomposition. *Annales Botanici Fennici* 32, 141–152.

- Norris, A.R., Martin, K., 2010. The perils of plasticity: dual resource pulses increase facilitation but destabilize populations of small-bodied cavity-nesters. *Oikos* 119, 1126–1135.
- Oliveira-Filho, A.T., Fontes, M.A.L., 2000. Patterns of floristic differentiation among Atlantic forests in southeastern Brazil and the influence of climate. *Biotropica* 32, 793–810.
- Parsons, S., Lewis, K.J., Psyllakis, J.M., 2003. Relationships between roosting habitat of bats and decay of aspen in the sub-boreal forests of British Columbia. *For. Ecol. Manage.* 177, 559–570.
- Politi, N., Hunter, Jr., M., Rivera, L., 2009. Nest selection by cavity-nesting birds in subtropical montane forests of the Andes: implications for sustainable forest management. *Biotropica* 41, 354–360.
- Politi, N., Hunter, Jr., M., Rivera, L., 2010. Availability of cavities for avian cavity nesters in selectively logged subtropical montane forests of the Andes. *For. Ecol. Manage.* 260, 893–906.
- R Development Core Team, 2010. R: a language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing. ISBN 3–900051-07-0. <http://www.R-project.org> (Accessed 23 February 2011)
- Ribeiro, M.C., Metzger, J.P., Camargo Martensen, A., Ponzoni, F.J., Hirota, M.M., 2009. The Brazilian Atlantic forest: how much is left, and how is the remaining forest distributed? Implications for conservation. *Biol. Conserv.* 142, 1141–1153.
- Ribon, R., Simon, J.E.J., de Mattos, G.T., 2003. Bird extinction in Atlantic forest fragments of the Viçosa region, Southeastern Brazil. *Conserv. Biol.* 17, 1827–1839.
- Robledo, G., Urcelay, C., 2009. Hongos de la madera en árboles nativos del centro de Argentina. Editorial Universitaria, Univ. Nacional de Córdoba, Córdoba.
- Robledo, G., Urcelay, C., Domínguez, L., Rajchenberg, M., 2006. Taxonomy, ecology, and biogeography of polypores (Basidiomycetes) from Argentinian *Polylepis* woodlands. – *Can. J. Bot.* 84, 1561–1572.
- Runde, D.E., Capen, D.E., 1987. Characteristics of northern hardwood trees used by cavity-nesting birds. *J. Wildl. Manage.* 51, 217–223.
- Sabatino, M., Maceira, N., Aizen, M.A., 2010. Direct effects of habitat area on interaction diversity in pollination webs. *Ecol. Appl.* 20, 1491–1497.
- Sandoval, L., Barrantes, G., 2009. Relationship between species richness of excavator birds and cavity-adopters in seven tropical forests in Costa Rica. *Wilson J. Ornithol.* 121, 75–81.
- Sing, T., Sander, O., Beerwinkler, N., Lengauer, T., 2005. ROCRC: visualizing classifier performance in R. *Bioinformatics* 21, 3940–3941.
- Siqueira Pereira, H., Hasui, E., Reis Menezes, G., Batista Ferreira, E., 2009. Efeitos diretos e indiretos da fragmentação sobre as redes de nidificação. *Ornitol. Neotrop.* 20, 431–444.
- Spring, L.W., 1965. Climbing and pecking adaptations in some North American woodpeckers. *Condor* 67, 457–488.
- Tabachnick, B.G., Fidell, L.S., 2001. Using multivariate statistics, fourth ed. Allyn & Bacon, Boston.
- Urcelay, C., Robledo, G., 2004. Community structure of polypores (Basidiomycota) in Andean alder wood in Argentina: functional groups among wood-decay fungi? *Austral Ecology* 29, 471–476.

## Apéndice A

Lista de los huecos en árboles estudiados en la selva Atlántica, Argentina, mostrando el modo de producción del hueco (excavado o no-excavado), especie de árbol, especie de hongo degradador de durámen encontrado en el árbol, y especies de aves excavadoras y no-excavadoras que usaron el hueco para anidar.

	Modo de producción del hueco	Sanidad del árbol	Especie de árbol	Familia de árbol	Especie de hongo	Especie de excavador	Utilizadores secundarios (aves no-excavadoras y re-utilización por excavadoras)
1	excavado	muerto	<i>Araucaria angustifolia</i>	Araucariaceae		<i>Campephilus robustus</i>	
2	excavado	muerto	<i>Araucaria angustifolia</i>	Araucariaceae	<i>Ganoderma australe</i>		<i>Tityra cayana</i>
3	excavado	muerto	<i>Araucaria angustifolia</i>	Araucariaceae	<i>Ganoderma australe</i>	<i>Trogon surrucura</i>	
4	excavado	muerto	<i>Enterolobium contortisiliquum</i>	Fabaceae		<i>Colaptes melanochloros</i>	
5	excavado	muerto	<i>Apuleia leiocarpa</i>	Fabaceae		<i>Melanerpes flavifrons</i>	<i>Tityra cayana</i>
6	excavado	muerto	<i>Apuleia leiocarpa</i>	Fabaceae		<i>Colaptes melanochloros</i>	
7	excavado	muerto	<i>Apuleia leiocarpa</i>	Fabaceae	<i>Fomes fasciatus</i>	<i>Melanerpes flavifrons</i>	
8	excavado	muerto	<i>Apuleia leiocarpa</i>	Fabaceae	<i>Fomes fasciatus</i>	<i>Melanerpes flavifrons</i>	
9	excavado	muerto	<i>Apuleia leiocarpa</i>	Fabaceae	<i>Fomes fasciatus</i>	<i>Colaptes melanochloros</i>	
10	excavado	muerto	<i>Casearia silvestris</i>	Flacourtiaceae			<i>Xenops rutilans</i>
11	excavado	muerto	<i>Nectandra lanceolata</i>	Lauraceae			<i>Amazona vinacea</i> , <i>Tityra inquisitor</i> , <i>Tityra cayana</i>
12	excavado	muerto		Lauraceae	<i>Fomes fasciatus</i>	<i>Colaptes melanochloros</i>	
13	excavado	muerto	<i>Nectandra lanceolata</i>	Lauraceae	<i>Rigidoporus ulmarius</i>		<i>Megascops choliba</i>
14	excavado	muerto	<i>Nectandra lanceolata</i>	Lauraceae		<i>Trogon surrucura</i>	
15	excavado	muerto		Lauraceae	<i>Rigidoporus ulmarius</i>	<i>Trogon surrucura</i>	
16	excavado	muerto	<i>Cedrela fissilis</i>	Meliaceae		<i>Dryocopus lineatus</i>	
17	excavado	muerto	<i>Melia azedarach</i>	Meliaceae			<i>Tityra inquisitor</i>
18	excavado	muerto	<i>Syagrus romanzoffiana</i>	Palmae			<i>Pionus maximiliani</i> , <i>Pteroglossus baillonii</i>

	<b>Modo de producción del hueco</b>	<b>Sanidad del árbol</b>	<b>Especie de árbol</b>	<b>Familia de árbol</b>	<b>Especie de hongo</b>	<b>Especie de excavador</b>	<b>Utilizadores secundarios (aves no-excavadoras y re-utilización por excavadoras)</b>
19	excavado	muerto	<i>Syagrus romanzoffiana</i>	Palmae		<i>Dryocopus lineatus</i>	
20	excavado	muerto	<i>Syagrus romanzoffiana</i>	Palmae		<i>Colaptes melanochloros</i>	
21	excavado	muerto				<i>Veniliornis spilogaster</i>	<i>Troglodytes aedon</i>
22	excavado	muerto				<i>Colaptes campestris</i>	<i>Dendrocolaptes platyrostris</i>
23	excavado	muerto				<i>Campephilus robustus</i>	
24	excavado	muerto				<i>Colaptes campestris</i>	
25	excavado	muerto				<i>Colaptes campestris</i>	
26	excavado	muerto				<i>Colaptes melanochloros</i>	
27	excavado	muerto			<i>Phellinus</i> sp.	<i>Dryocopus lineatus</i>	<i>Colaptes melanochloros</i>
28	excavado	muerto			<i>Fomes fasciatus</i>	<i>Colaptes melanochloros</i>	
29	excavado	muerto			<i>Fomes fasciatus</i>	<i>Trogon surrucura</i>	
30	excavado	muerto			<i>Ganoderma australe</i>	<i>Trogon surrucura</i>	
31	excavado	muerto			<i>Perenniporia martius</i>	<i>Dryocopus lineatus</i>	
32	excavado	vivo	<i>Gotchnactia polymorpha</i>	Asteraceae		<i>Colaptes melanochloros</i>	
33	excavado	vivo	<i>Alchornea triplinervia</i>	Euphorbiaceae	<i>Fomes fasciatus</i>	<i>Dryocopus lineatus</i>	
34	excavado	vivo	<i>Apuleia leiocarpa</i>	Fabaceae	<i>Perenniporia medulla-panis</i>		<i>Gnorimopsar chopi</i>
35	excavado	vivo	<i>Apuleia leiocarpa</i>	Fabaceae		<i>Melanerpes flavifrons</i>	
36	excavado	vivo	<i>Nectandra lanceolata</i>	Lauraceae	<i>Fomes fasciatus</i>	<i>Colaptes melanochloros</i>	<i>Colaptes melanochloros</i>
37	excavado	vivo	<i>Ocotea puberula</i>	Lauraceae		<i>Trogon surrucura</i>	
38	excavado	vivo	<i>Nectandra lanceolata</i>	Lauraceae			<i>Colonia colonus</i>
39	excavado	vivo	<i>Nectandra lanceolata</i>	Lauraceae	<i>Rigidoporus ulmarius</i>	<i>Trogon surrucura</i>	

	<b>Modo de producción del hueco</b>	<b>Sanidad del árbol</b>	<b>Especie de árbol</b>	<b>Familia de árbol</b>	<b>Especie de hongo</b>	<b>Especie de excavador</b>	<b>Utilizadores secundarios (aves no-excavadoras y re-utilización por excavadoras)</b>
40	excavado	vivo	<i>Melia azedarach</i>	Meliaceae		<i>Colaptes melanochloros</i>	<i>Myiarchus swainsonii</i>
41	excavado	vivo	<i>Cedrela fissilis</i>	Meliaceae		<i>Colaptes melanochloros</i>	
42	excavado	vivo	<i>Matayba eleagnoides</i>	Sapindaceae	<i>Rigidoporus ulmarius</i>		<i>Myiodynastes maculatus</i>
43	excavado	vivo	<i>Diatenopteryx sorbifolia</i>	Sapindaceae		<i>Veniliornis spilogaster</i>	
44	excavado	vivo	<i>Chrysophyllum marginatum</i>	Sapotaceae			<i>Ramphastos dicolorus</i>
45	no-excavado	muerto	<i>Apuleia leiocarpa</i>	Fabaceae			<i>Tityra cayana</i>
46	no-excavado	muerto					<i>Pyrrhura frontalis</i> , <i>Ramphastos dicolorus</i> , <i>Pionus maximiliani</i> , <i>Gnorimopsar chopi</i>
47	no-excavado	muerto					<i>Falco sparverius</i>
48	no-excavado	vivo	<i>Araucaria angustifolia</i>	Araucariaceae			<i>Pyrrhura frontalis</i>
49	no-excavado	vivo	<i>Araucaria angustifolia</i>	Araucariaceae			<i>Amazona vinacea</i>
50	no-excavado	vivo	<i>Araucaria angustifolia</i>	Araucariaceae			<i>Aratinga leucophthalma</i>
51	no-excavado	vivo	<i>Alchornea triplinervia</i>	Euphorbiaceae			<i>Pyrrhura frontalis</i>
52	no-excavado	vivo	<i>Alchornea triplinervia</i>	Euphorbiaceae	<i>Phellinus wahlbergii</i>		<i>Pyrrhura frontalis</i> , <i>Xiphocolaptes albicollis</i>
53	no-excavado	vivo	<i>Alchornea triplinervia</i>	Euphorbiaceae	<i>Phellinus wahlbergii</i>		<i>Chamaeza campanisona</i>
54	no-excavado	vivo	<i>Alchornea triplinervia</i>	Euphorbiaceae	<i>Phellinus wahlbergii</i>		<i>Pionus maximiliani</i>
55	no-excavado	vivo	<i>Apuleia leiocarpa</i>	Fabaceae			<i>Pteroglossus castanotis</i> , <i>Pyrrhura frontalis</i> , <i>Xiphocolaptes albicollis</i>
56	no-excavado	vivo	<i>Peltophorum dubium</i>	Fabaceae	<i>Phellinus</i> sp.		<i>Pionus maximiliani</i>
57	no-excavado	vivo	<i>Myrocarpus frondosus</i>	Fabaceae	<i>Pyrofomes perlevis</i>		<i>Pyrrhura frontalis</i> , <i>Xiphocolaptes albicollis</i> , <i>Glaucidium brasilianum</i>
58	no-excavado	vivo	<i>Apuleia leiocarpa</i>	Fabaceae	<i>Phellinus merrilli</i>		<i>Pyrrhura frontalis</i>
59	no-excavado	vivo	<i>Apuleia leiocarpa</i>	Fabaceae			<i>Pyrrhura frontalis</i> , <i>Pteroglossus castanotis</i>

	Modo de producción del hueco	Sanidad del árbol	Especie de árbol	Familia de árbol	Especie de hongo	Especie de excavador	Utilizadores secundarios (aves no-excavadoras y re-utilización por excavadoras)
60	no-excavado	vivo	<i>Ateleia glazioveana</i>	Fabaceae			<i>Pionopsitta pileata</i>
61	no-excavado	vivo	<i>Ateleia glazioveana</i>	Fabaceae			<i>Pyrrhura frontalis</i> , <i>Pionopsitta pileata</i> , <i>Pteroglossus castanotis</i>
62	no-excavado	vivo	<i>Parapiptadenia rigida</i>	Fabaceae			<i>Syndactyla rufosuperciliata</i>
63	no-excavado	vivo	<i>Apuleia leiocarpa</i>	Fabaceae			<i>Amazona vinacea</i> , <i>Tityra cayana</i>
64	no-excavado	vivo	<i>Parapiptadenia rigida</i>	Fabaceae			<i>Amazona vinacea</i> , <i>Ramphastos dicolorus</i>
65	no-excavado	vivo	<i>Apuleia leiocarpa</i>	Fabaceae		<i>Perenniporia medulla-panis</i>	<i>Pionus maximiliani</i>
66	no-excavado	vivo	<i>Parapiptadenia rigida</i>	Fabaceae			<i>Pionus maximiliani</i> , <i>Dryocopus lineatus</i>
67	no-excavado	vivo	<i>Apuleia leiocarpa</i>	Fabaceae			<i>Ramphastos dicolorus</i>
68	no-excavado	vivo	<i>Parapiptadenia rigida</i>	Fabaceae		<i>Phellinus fastuosus</i>	<i>Tityra cayana</i>
69	no-excavado	vivo	<i>Apuleia leiocarpa</i>	Fabaceae			<i>Aratinga leucophthalma</i>
70	no-excavado	vivo	<i>Apuleia leiocarpa</i>	Fabaceae			<i>Aratinga leucophthalma</i> , <i>Dryocopus galeatus</i> , <i>Xiphocolaptes albicollis</i>
71	no-excavado	vivo	<i>Apuleia leiocarpa</i>	Fabaceae			<i>Tityra cayana</i>
72	no-excavado	vivo	<i>Ateleia glazioveana</i>	Fabaceae			<i>Xiphocolaptes albicollis</i>
73	no-excavado	vivo	<i>Ocotea pulchella</i>	Lauraceae			<i>Pionus maximiliani</i>
74	no-excavado	vivo	<i>Ocotea pulchella</i>	Lauraceae			<i>Amazona vinacea</i> , <i>Ramphastos dicolorus</i>
75	no-excavado	vivo	<i>Ocotea diosperifolia</i>	Lauraceae			<i>Megascops choliba</i>
76	no-excavado	vivo	<i>Nectandra lanceolata</i>	Lauraceae		<i>Ganoderma australe</i>	<i>Amazona vinacea</i>
77	no-excavado	vivo	<i>Nectandra lanceolata</i>	Lauraceae		<i>Rigidoporus ulmarius</i>	<i>Sittasomus griseicapillus</i>
78	no-excavado	vivo	<i>Ocotea lancifolia</i>	Lauraceae		<i>Phellinus calcitratus</i>	<i>Pionus maximiliani</i> , <i>Ramphastos dicolorus</i>
79	no-excavado	vivo	<i>Nectandra lanceolata</i>	Lauraceae			<i>Syndactyla rufosuperciliata</i>
80	no-excavado	vivo	<i>Strichnos brasiliensis</i>	Loganeaceae			<i>Myiarchus swainsonii</i>

	<b>Modo de producción del hueco</b>	<b>Sanidad del árbol</b>	<b>Especie de árbol</b>	<b>Familia de árbol</b>	<b>Especie de hongo</b>	<b>Especie de excavador</b>	<b>Utilizadores secundarios (aves no-excavadoras y re-utilización por excavadoras)</b>
81	no-excavado	vivo	<i>Cedrela fissilis</i>	Meliaceae			<i>Pionus maximiliani</i> , <i>Aratinga leucophthalma</i> , <i>Ramphastos dicolorus</i>
82	no-excavado	vivo	<i>Cabrlea canjerana</i>	Meliaceae			<i>Pyrrhura frontalis</i>
83	no-excavado	vivo	<i>Cabrlea canjerana</i>	Meliaceae			<i>Aratinga leucophthalma</i> , <i>Glaucidium brasilianum</i>
84	no-excavado	vivo	<i>Melia azedarach</i>	Meliaceae			<i>Myiarchus swainsonii</i>
85	no-excavado	vivo	<i>Cedrela fissilis</i>	Meliaceae	<i>Phellinus fastuosus</i>		<i>Pionus maximiliani</i> , <i>Ramphastos dicolorus</i>
86	no-excavado	vivo	<i>Cabrlea canjerana</i>	Meliaceae			<i>Pyrrhura frontalis</i>
87	no-excavado	vivo	<i>Cedrela fissilis</i>	Meliaceae			<i>Lepidocolaptes falcinellus</i>
88	no-excavado	vivo	<i>Cabrlea canjerana</i>	Meliaceae			<i>Amazona vinacea</i>
89	no-excavado	vivo	<i>Myrciaria rivularis</i>	Myrtaceae			<i>Pyrrhura frontalis</i> , <i>Dendrocolaptes platyrostris</i> , <i>Xiphocolaptes albicollis</i>
90	no-excavado	vivo	<i>Ruprechtia laxiflora</i>	Polygonaceae	<i>Ganoderma australe</i>		<i>Tyto alba</i>
91	no-excavado	vivo	<i>Ruprechtia laxiflora</i>	Polygonaceae			<i>Amazona vinacea</i>
92	no-excavado	vivo	<i>Prunus myrtiflorus</i>	Rosaceae	<i>Phellinus</i> spp.		<i>Glaucidium brasilianum</i> , <i>Dendrocolaptes platyrostris</i>
93	no-excavado	vivo	<i>Prunus myrtiflorus</i>	Rosaceae			<i>Amazona vinacea</i>
94	no-excavado	vivo	<i>Prunus myrtiflorus</i>	Rosaceae			<i>Megascops choliba</i>
95	no-excavado	vivo	<i>Prunus myrtiflorus</i>	Rosaceae	<i>Phellinus</i> sp.		<i>Pyrrhura frontalis</i>
96	no-excavado	vivo	<i>Cupania vernalis</i>	Sapindaceae			<i>Pyrrhura frontalis</i> , <i>Dendrocolaptes platyrostris</i>
97	no-excavado	vivo	<i>Diatenopteryx sorbifolia</i>	Sapindaceae	<i>Inonotus ochroporus</i>		<i>Dendrocolaptes platyrostris</i>
98	no-excavado	vivo	<i>Chrysophyllum marginatum</i>	Sapotaceae			<i>Aratinga leucophthalma</i> , <i>Ramphastos dicolorus</i>
99	no-excavado	vivo	<i>Chrysophyllum marginatum</i>	Sapotaceae			<i>Pionus maximiliani</i>
100	no-excavado	vivo	<i>Luehea divaricata</i>	Tiliaceae			<i>Heliobletus contaminatus</i>