

Los pájaros carpinteros, la degradación natural de la madera, y el futuro de las comunidades de vertebrados que anidan en huecos

Kristina L Cockle, Kathy Martin, y Tomasz Wesolowski

Traducción de: Cockle, KL, K Martin, y T Wesolowski. 2011. Woodpeckers, decay, and the future of cavity-nesting vertebrate communities worldwide. Frontiers in Ecology and the Environment. doi: 10.1890/110013. www.frontiersinecology.org

Resumen

En los bosques del mundo, 10-40% de las especies de aves y mamíferos requieren huecos en árboles para anidar o pernoctar, y la cantidad de estas cavidades puede limitar sus poblaciones. Los esfuerzos para conservar las comunidades que usan huecos han enfocado frecuentemente en los pájaros carpinteros porque se presume que como excavadores ellos controlan la fuente de huecos. Nosotros demostramos que las aves excavadoras son los principales productores de huecos en Norteamérica (77% de los huecos usados para anidar), pero no en otros continentes (26% en Eurasia y Sudamérica; 0% en Australasia). Estudiamos la persistencia de 2805 huecos usados para anidar, y encontramos una persistencia similar entre los huecos creados por pájaros carpinteros y los creados por degradación natural en Canada, pero baja persistencia o durabilidad de los huecos excavados por carpinteros en Polonia y Argentina. El hecho de que los huecos de pájaros carpinteros sean tan efímeros fuera de Norteamérica genera que la mayoría de los vertebrados que usan huecos dependan críticamente en la lenta formación de huecos por daños y degradación. El futuro de la mayoría de las comunidades que usan huecos entonces dependerá en que cambiemos las políticas forestales para reducir la actual pérdida de árboles viejos.

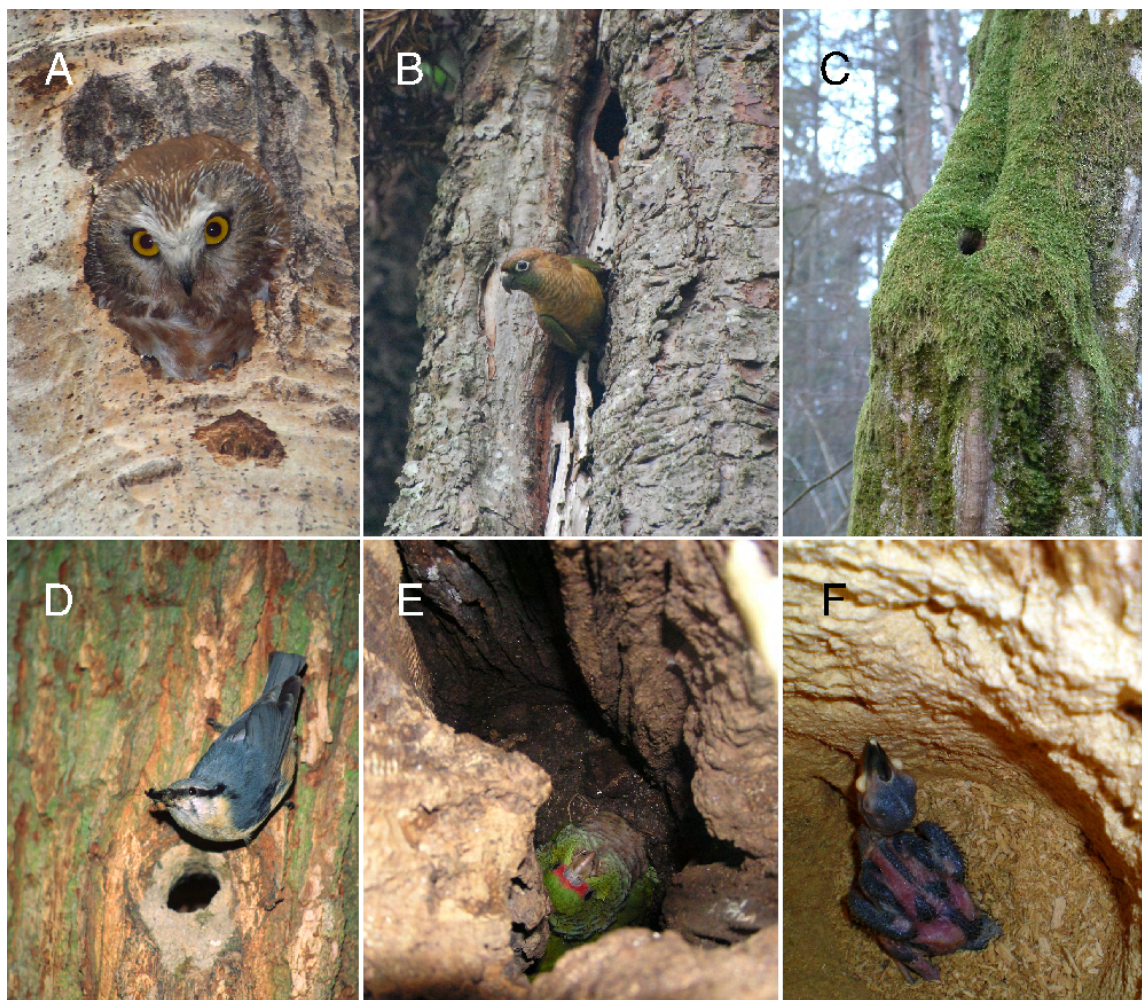


Figura 1. Variación en los huecos excavados y no-excavados usados para nidificar. (a) *Aegolius acadicus* en un hueco excavado por *Colaptes auratus* en Riske Creek, Canadá (A Adams). (b) *Piriquita* (*Pyrrhura frontalis*) en una grieta en el tronco de un pino paraná (*Araucaria angustifolia*) viva, Misiones, Argentina (G Robledo). (c) Hueco no-excavado usado por *Ficedula albicollis* en Parque Nacional Bialowieza, Polonia. (d) *Sitta europaea* en hueco no-excavado, con entrada reducida por material (F Fabijanski) (e) *Pichón de loro vinoso* (*Amazona vinacea*) en un hueco no-excavado en Misiones, Argentina (N Fariña). (f) *Pichón de Carpintero Gigante* (*Campephilus magellanicus*) en un hueco excavado en la Patagonia, Argentina (L Chazarreta)

La formación y la persistencia de los huecos en árboles son procesos ecológicos claves que influyen en la abundancia, la diversidad, y la conservación de los vertebrados que anidan y pernoctan en huecos en bosques y savanas en todo el mundo (von Haartman 1957; Lindenmayer et al. 1990; Evelyn y Stiles 2003; Marsden y Pilgrim 2003). Como la mayoría de los usuarios de huecos no pueden crear sus propios huecos, sus poblaciones pueden ser limitadas por la disponibilidad de huecos existentes (Newton 1998). Las aves que producen los huecos en los árboles (“excavadoras”) entonces son consideradas una alta prioridad para la conservación de las comunidades que usan huecos, porque pueden afectar directamente la abundancia y diversidad de los vertebrados que requieren huecos

pero que no pueden crearlos (“no excavadores”) (Daily et al. 1993; Jones et al. 1994; Mikusinski et al. 2001; Martin et al. 2004; Aitken y Martin 2007; Blanc y Walters 2008; Drever et al. 2008). Sin embargo, los huecos en árboles pueden ser creados durante muchos años por la degradación de los hongos e insectos, como también por daños mecánicos de fuego y viento (Gibbons and Lindenmayer 2002; Figura 1). Donde estos procesos de degradación proveen una fuente importante de huecos para anidar, las políticas de conservación para las aves que anidan en huecos deberían apuntar explícitamente a los requisitos para la formación de huecos no-excavados. Aquí examinamos, a nivel global, el rol de las aves excavadoras vs. procesos de degradación en la formación de huecos en árboles, y testeamos la hipótesis sobre las diferencias en la persistencia entre los dos tipos de huecos que puedan explicar las diferencias geográficas en el uso de los dos tipos de huecos para anidar.

Métodos

Proporción de huecos excavados vs no-excavados, usados por las aves no excavadoras

Compilamos datos sobre la proporción de nidos de aves no excavadoras que se encontraron en huecos creados por aves excavadoras vs. aquellos formados solo por daños y degradación, revisando cuidadosamente todos los estudios publicados sobre comunidades enteras de aves no excavadoras y contactando a nuestros colegas para obtener datos no publicados. No comparamos datos sobre las proporciones de huecos disponibles entre diferentes bosques, porque muy pocos estudios han determinado la aptitud de los huecos no excavados. También, las definiciones de lo que constituye un hueco varían entre estudios, dependiendo de las especies de aves o tipos de degradación presentes en la comunidad.

Abundancia y persistencia de huecos

Estudiamos huecos usados para anidar entre 1995 y 2010 en bosque templado mixto maduro y sujeto a tala, cerca de William’s Lake, British Columbia, Canadá (51°52’N, 122°21’W; $n = 779$ huecos excavados y $n = 39$ huecos no-excavados); de 1979 a 2004 en bosque mixto templado primario en Parque Nacional Białowieża, Polonia (52°41’N, 23°52’E; $n = 539$ huecos excavados y $n = 1368$ huecos no-excavados); y de 2004 a 2010 en bosque Atlántico mixto subtropical primario y sujeto a tala, cerca de San Pedro, Misiones, Argentina (26°38’S, 54°07’W; $n = 34$ huecos excavados y $n = 46$ huecos no-excavados). Las aves conocidas como excavadoras de huecos en estos sitios incluyen siete especies de pájaros carpinteros y dos especies de passeriformes en Canadá (Martin et al. 2004); siete especies de pájaros carpinteros y dos especies de passeriformes en Polonia (Wesołowski 2007); y 10 especies de pájaros carpinteros y dos especies de trogones (*Trogon* spp) en Argentina (Cockle 2010) (Tabla 1). (Para más detalles sobre las áreas de estudio, ver: Martin et al. [2004]; Wesołowski [2007]; Cockle [2010].) Para encontrar nidos en huecos, seguimos a las aves adultas; escuchamos pichones pidiendo

alimento; buscamos aves entrando o saliendo de los huecos; y observamos el contenido de los huecos usando escaleras, espejos, cámaras de video montado en postes, y trepando los árboles. Una vez localizados, los huecos fueron revisados cada año para determinar si aún las aves los podrían usar; consideramos que el hueco ya no era útil cuando (1) el árbol se había caído; (2) la rama que tenía el hueco se había caído del árbol, (3) las paredes del hueco habían colapsado, (4) la corteza había crecido y cerrado la entrada del hueco.

Table 1. Especies de aves conocidas como excavadoras en los sitios de estudio en Canadá, Polonia, y Argentina		
Canadá	Polonia	Argentina
Woodpeckers <i>Sphyrapicus nuchalis</i> <i>Picooides pubescens</i> <i>Picooides villosus</i> <i>Picooides dorsalis</i> <i>Picooides arcticus</i> <i>Colaptes auratus</i> <i>Dryocopus pileatus</i>	<i>Picus canus</i> <i>Dryocopus martius</i> <i>Dendrocopos major</i> <i>Dendrocopos medius</i> <i>Dendrocopos leucotos</i> <i>Dendrocopos minor</i> <i>Picooides tridactylus</i>	<i>Picumnus temminckii</i> <i>Melanerpes candidus</i> <i>Melanerpes flavifrons</i> <i>Veniliornis spilogaster</i> <i>Piculus aurulentus</i> <i>Colaptes melanochloros</i> <i>Colaptes campestris</i> <i>Dryocopus galeatus</i> <i>Dryocopus lineatus</i> <i>Campephilus robustus</i>
Otras excavadoras <i>Poecile atricapillus</i> <i>Sitta canadensis</i>	<i>Parus montanus</i> <i>Parus cristatus</i>	<i>Trogon surrucura</i> <i>Trogon rufus</i>

Análisis estadísticos

Calculamos cuánto tiempo el hueco estuvo disponible para la utilización de las aves (vida útil del hueco), desde el año en que encontramos el hueco hasta el año en que ya no era útil (0-23 años). Como no siempre encontramos los huecos en su primer año de uso, nuestros cálculos de la vida útil del hueco deberían considerarse estimaciones mínimas. Usamos el paquete “Survival” (Therneau y Lumley 2009) en R versión 9.2.2 (R Development Core Team 2009) para crear un modelo Cox’s Proportional Hazard que predice los odds de pérdida del hueco basado en las siguientes variables explicatorias: (1) sitio (país), (2) proceso que formó el hueco (excavado o no excavado), y (3) interacción entre sitio y proceso que formó el hueco. El método de Cox’s Proportional Hazard modela la probabilidad de fracaso (pérdida del hueco) como una función log-lineal de los co-variables, en donde los coeficientes de la regresión β son el logaritmo natural de los odds de fracaso. Este método nos permitió incluir los huecos que aún eran útiles al final del estudio (Tabachnick y Fidell 2001; Crawley 2007). Encontramos una interacción significativa entre sitio y proceso de formación, entonces luego construimos un modelo diferente para cada sitio, con el proceso de formación como la única variable explicatoria.

Resultados y discusión

Los excavadores produjeron el 77% de los huecos usados por aves no excavadoras en Norteamérica (rango: 50-99%; $n = 7$ sitios), pero solo el 25% en Sudamérica (20-30%; $n = 2$), 27% en Eurasia (10-69%; $n = 5$) y 0% en Australia y Nueva Zelanda (donde no hay aves excavadoras; Figura 2). No encontramos ningún estudio publicado de una

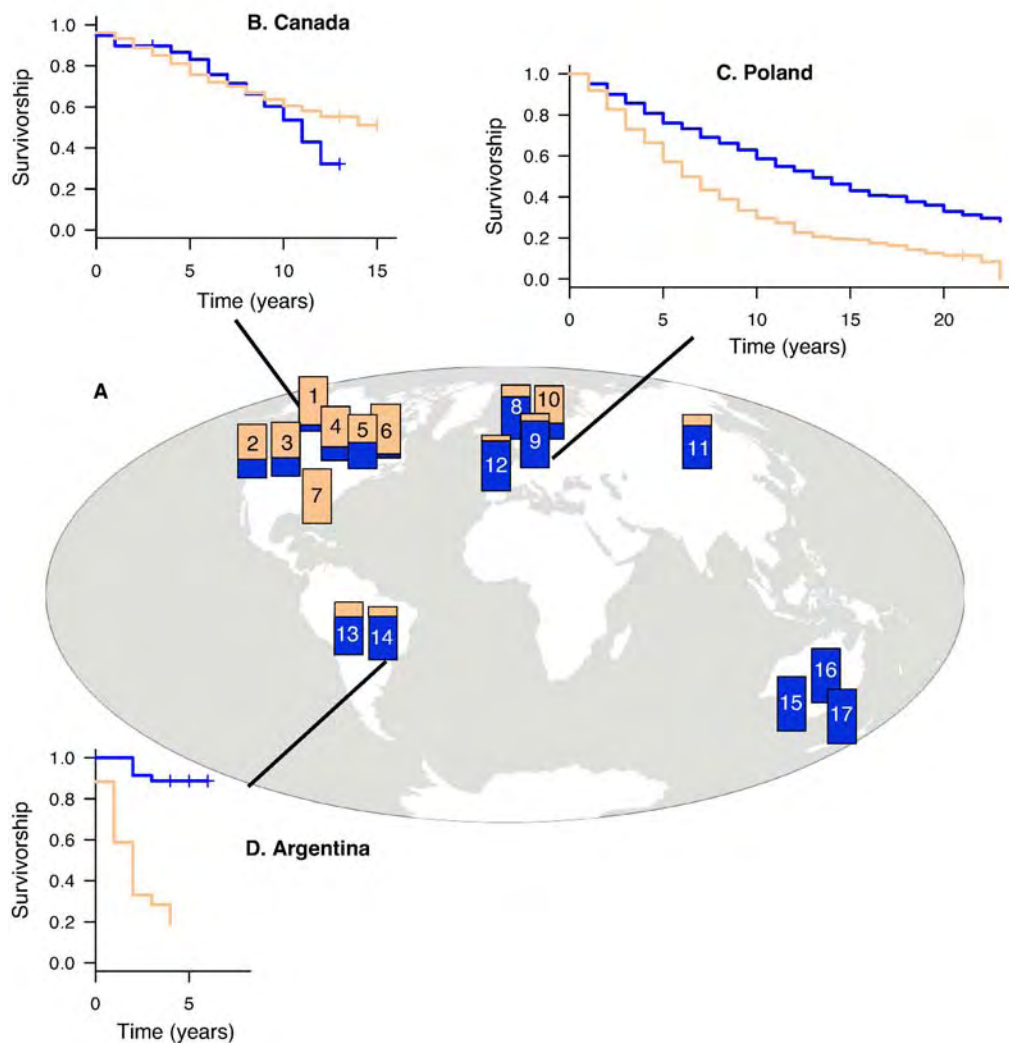


Figura 2. (a) Proporción de nidos de aves en huecos excavados (naranja) vs. no-excavados (azul) en 17 estudios de comunidades alrededor del mundo: (1) Aitken y Martin (2007); (2) Waters (1988); (3) Raphael y White (1984); (4) Stauffer y Best (1982); (5) Bavrlic (2008); (6) Drapeau (pers comm); (7) Blanc y Walters (2008); (8) Carlson et al. (1998); (9) Wesolowski (2007); (10) Remm (pers comm); (11) Bai et al. (2003); (12) Robles (pers comm); (13) Politi en Cornelius et al. (2008); (14) Cockle (2010); (15) Koch et al. (2008b); (16) Gibbons y Lindenmayer (2002); (17) Blakely et al. (2008). (b-d) Supervivencia de huecos excavados y no-excavados en sitios de Canadá, Polonia y Argentina. Cruces en las líneas indican censoreo en los datos (ej huecos que aún eran útiles al final del período de observación).

comunidad entera que reportó el uso de las aves de huecos excavados vs no excavados en ningún lugar de África, sur o sudeste de Asia, o norte de Sudamérica, entonces recomendamos estudios de campo en estas regiones – especialmente en bosques estrictamente tropicales – para determinar si el patrón que encontramos es robusto. Hay tres razones potenciales que explicarían las diferencias regionales que encontramos. Es posible que en Norteamérica haya mayor producción de huecos excavados, que estos huecos sobrevivan más tiempo en el ambiente, o que sean seleccionados preferencialmente por los no excavadores. Hay evidencia que las aves no excavadoras podrían evitar los huecos excavados en algunas partes de Europa (Remm et al. 2006; Wesołowski 2007; pero ver Robles et al. 2011) pero no parecen evitarlos ni seleccionarlos en Norteamérica o Sudamérica (Aitken y Martin 2007; Cockle et al. 2011). La tasa de producción de los huecos podría diferir entre regiones por diferencias biogeográficas en las características de las especies de árboles o en la abundancia, riqueza, o comportamiento de las especies de aves excavadoras. La tasa de persistencia de los huecos podría diferir entre regiones por diferencias en las características de los huecos, especies de árboles, clima, colonización por parte de hongos, y otros procesos de degradación. No hay diferencias claras biogeográficas en las especies de aves excavadoras que explicarían el mayor uso de huecos excavados por las aves en Norteamérica (excepto los continentes que no tienen excavadores; Tabla 2; Figura 2).

Tabla 2. Riqueza de especies de aves excavadoras y no-excavadoras, densidad de huecos, y persistencia (tiempo de vida) mediana estimada para huecos excavados y no-excavados en sitios de Canadá, Polonia y Argentina

	Riqueza de especies		Densidad de huecos (número por ha)		% de nidos de no-excavadoras en huecos excavados	Persistencia de huecos (años)	
	Excavadoras	No-excavadoras	Excavados	No-excavados		Excavado	No-excavado
Canadá	9	22	11,2	1,1	90	14	14
Polonia	9	22	5	>11	16	6	13
Argentina	12	57	0,5	4,0	20	2	25

Para evaluar la hipótesis de la persistencia de los huecos, comparamos la tasa de persistencia entre huecos excavados y huecos formados por degradación en Canadá, Polonia y Argentina. El modelo global que predecía la pérdida de los huecos mostró una interacción significativa entre el sitio y el tipo de hueco ($b_{\text{excavado}*\text{Canada}} = -2.83$, SE = 0.57, $P < 0.0001$; $b_{\text{excavado}*\text{Polonia}} = -1.95$, SE = 0.50, $P < 0.0001$). Los odds anuales de pérdida de hueco eran similares entre los dos tipos de huecos en Canadá ($b_{\text{excavado}} = -0.143$, SE = 0.28, $P = 0.60$, $\text{AIC}_{\text{modelo}} > \text{AIC}_{\text{nulo}}$), pero mucho mayores para los huecos excavados que para huecos formados por degradación en Polonia (2.1 veces mayores, 95% CI: 1.8-2.4; $b_{\text{excavado}} = 0.75$, SE = 0.070, $P < 0.0001$) y Argentina (12.7 veces mayores; 95% CI: 4.7-34.0; $b_{\text{excavado}} = 2.54$, SE = 0.50, $P < 0.0001$; Tabla 2; Figura 2). Las aves excavadoras en Canadá crearon aproximadamente 55% de sus huecos en árboles vivos (casi siempre en el tronco) que permanecían intactos y disponibles para otras especies durante más de una década (Martin et al. 2004; Tabla 2; Figura 3). En contraste, las excavadoras en Polonia y Argentina principalmente crearon sus huecos en ramas muertas o árboles muertos que caían o se desintegraban rápidamente, proveyendo solamente un recurso efímero para la nidificación de otras especies (Wesołowski 2007; Cockle et al. 2011; Tabla 2; Figura 3).



Figura 3. Con el paso del tiempo, huecos excavados por dos especies de carpinteros del mismo género, *Colaptes auratus* en Canadá (a-c) y *Colaptes melanochloros* en la Argentina (d-f). (a) Huevo nuevamente excavado (A Adams). (b) Huevo de 2 años, aún útil (A Edworthy). (c) Huevo que tiene un mínimo de 13 años y aún es útil; ocupado por lo menos tres veces por *Colaptes auratus* y una vez por ardillas (*Tamiasciurus hudsonicus*) (A Edworthy). (d) *Colaptes melanochloros* en su hueco parcialmente excavado (S Vitale). (e) Huevo de un año, aún útil. (f) Huevo que dejó de ser útil porque la rama cayó dentro de los 6 meses, después de que fue excavado.

Aunque se ha prestado mucha atención al rol de los pájaros carpinteros como productores de huecos, encontramos que fuera de Norteamérica la mayoría de los no excavadores dependen de los huecos formados por daños y degradación, procesos que actúan durante muchos años para crear huecos principalmente en árboles grandes y viejos (Lindenmayer et al. 1993; Gibbons y Lindenmayer 2002; Cockle et al. 2011). En Australia, por ejemplo, los eucaliptos (*Eucalyptus* spp) pueden empezar a formar huecos no-excavados alrededor de los 100 años de edad, pero los huecos grandes son raros en los árboles con menos de 220 años (Gibbons y Lindenmayer 2002; Koch et al. 2008a). En Norteamérica, los pájaros carpinteros podrían mitigar los impactos de la pérdida o disturbio del bosque al excavar huecos aptos para la nidificación en árboles relativamente más jóvenes, decídúos, que tienen menos probabilidad de ser cosechados (Drever y Martin 2010). Fuera de Norteamérica, sin embargo, hay mucha competencia por los recursos entre las industrias forestales (e.j., industria maderera) y los vertebrados que

requieren huecos (Gibbons y Lindenmayer 2002; Cockle et al. 2010; Politi et al. 2010). Este conflicto puede ser especialmente problemático en los bosques tropicales poco estudiados que albergan la mayoría de las especies que usan huecos. Nuestro estudio destaca la necesidad urgente de detener la pérdida de árboles grandes y viejos para poder conservar los procesos de degradación que forman la mayoría de los huecos en el mundo y así mantienen comunidades excepcionalmente diversas de vertebrados.

En gran parte del mundo, las políticas forestales hacen enfoque en estipular los diámetros mínimos de los árboles que pueden ser cosechados. Estas políticas ayudan a proteger a los árboles jóvenes, pero lamentablemente promocionan la cosecha de árboles grandes viejos, exactamente los árboles indispensables para los vertebrados que anidan en huecos. En cambio de estas políticas, o en adición a ellos, los gobiernos y agencias de certificación de madera deberían requerir que las empresas madereras conserven una fuente suficiente de árboles viejos para la fauna silvestre, y que aseguren una fuente de estos árboles a largo plazo a través de un manejo cuidadoso de la estructura de edad y tamaño de árboles en el bosque. No es suficiente conservar los árboles que parecen contener huecos hoy, porque la mayoría de los huecos identificados desde el suelo (especialmente los huecos no excavados) no serían aptos para la fauna silvestre (Cockle et al. 2010), y los árboles muertos con muchos huecos obvios frecuentemente indican disponibilidad del recurso en el pasado y no en la actualidad o en el futuro (Aitken y Martin 2004). En el oeste de Canadá, hay políticas que apuntan a conservar algunos árboles para la fauna silvestre, enfocando en mantener una variedad diversa de tipos de árboles y no solo árboles que contienen huecos hoy; estas políticas muestran buen potencial para mantener una comunidad diversa de animales que usan huecos, en áreas bajo explotación forestal. Recomendamos políticas similares, adaptadas a las condiciones y tipos de cavidades locales, en todos los bosques bajo manejo.

Agradecimientos

KLC y KM agradecen al Natural Sciences and Engineering Research Council of Canada (Canada Graduate Scholarship y Strategic Grant), Killam Foundation, Rufford Small Grants for Nature Conservation, Lindbergh Foundation, Columbus Zoo and Aquarium, Environment Canada, British Ornithologists' Union, Aves Argentinas/BirdLife International, Cleveland Zoo, y Oregon Zoo, por fondos y equipos. El Ministerio de Ecología y RNR (Misiones) otorgó los permisos para el trabajo de campo en la Argentina. Agradecemos a P Drapeau, J Remm, y H Robles por sus datos no publicados, y K Wiebe, A Norris, A Bodrati, R Elnor, A Edworthy, D Irwin, D Srivastava, P Marshall, S Simard, y C Krebs por comentarios útiles sobre el estudio. K Cockle y A Bodrati realizaron la traducción.

Referencias

- Aitken KEH and Martin K. 2004. Nest cavity availability and selection in aspen–conifer groves in a grassland landscape. *Can J Forest Res* **34**: 2099–2109.
- Aitken KEH and Martin K. 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(S2)**: S425–34.
- Bai M, Wichmann F, and Mühlenberg M. 2003. The abundance of tree holes and their utilization by hole-nesting birds in a primeval boreal forest of Mongolia. *Acta Ornithol* **38**: 95–102.
- Bavrljic K. 2008. The effects of partial harvesting on cavity-nesting birds in the Carolinian forests of southwestern Ontario: habitat responses and species interactions (MSc thesis). Peterborough, Canada: Trent University.
- Blakely TJ, Jellyman PG, Holdaway RJ, *et al.* 2008. The abundance, distribution and structural characteristics of tree-holes in *Nothofagus* forest, New Zealand. *Austral Ecol* **33**: 963–74.
- Blanc L and Walters JR. 2008. Cavity-nest webs in a longleaf pine ecosystem. *Condor* **110**: 80–92.
- Carlson A, Sandström U, and Olsson K. 1998. Availability and use of natural tree holes by cavity nesting birds in a Swedish deciduous forest. *Ardea* **86**: 109–19.
- Cockle K. 2010. Nesting ecology and community structure of cavity-nesting birds in the Neotropical Atlantic forest (PhD dissertation). Vancouver, Canada: University of British Columbia.
- Cockle KL, Martin K, and Drever MC. 2010. Supply of tree-holes limits nest density of cavity-nesting birds in primary and logged subtropical Atlantic forest. *Biol Conserv* **143**: 2851–57.
- Cockle K, Martin K, and Wiebe K. 2011. Selection of nest trees by cavity-nesting birds in the Neotropical Atlantic forest. *Biotropica* **43**: 228–36.
- Cornelius C, Cockle K, Politi N, *et al.* 2008. Cavity-nesting birds in Neotropical forests: cavities as a potentially limiting resource. *Ornitol Neotrop* **19(S)**: 253–68.
- Crawley MJ. 2007. The R book. Chichester, UK: John Wiley and Sons.
- Daily GC, Ehrlich PR, and Haddad NM. 1993. Double keystone bird in a keystone species complex. *P Natl Acad Sci USA* **90**: 592–94.
- Drever MC, Aitken KEH, Norris AR, and Martin K. 2008. Woodpeckers as reliable indicators of bird richness, forest health and harvest. *Biol Conserv* **141**: 624–34.
- Drever MC and Martin K. 2010. Response of woodpeckers to changes in forest health and harvest: implications for conservation of avian biodiversity. *Forest Ecol Manag* **259**: 958–66.
- Evelyn MJ and Stiles DA. 2003. Roosting requirements of two frugivorous bats (*Sturnira lilium* and *Arbiteus intermedius*) in fragmented Neotropical forest. *Biotropica* **35**: 405–18.
- Gibbons P and Lindenmayer D. 2002. Tree hollows and wildlife conservation in Australia. Collingwood, Australia: CSIRO Publishing.
- Jones CG, Lawton JH, and Shachak M. 1994. Organisms as ecosystem engineers. *Oikos* **69**: 373–86.
- Koch AJ, Munks SA, Driscoll D, and Kirkpatrick JB. 2008a. Does hollow occurrence vary with forest type? A case study in wet and dry *Eucalyptus obliqua* forest. *Forest Ecol Manag* **255**: 3938–51.
- Koch AJ, Munks SA, and Woehler EJ. 2008b. Hollow-using vertebrate fauna of Tasmania: distribution, hollow requirements and conservation status. *Aust J Zool* **56**: 323–49.
- Lindenmayer DB, Cunningham RB, Donnelly CF, *et al.* 1993. The abundance and

- development of cavities in *Eucalyptus* trees: a case study in the montane forests of Victoria, southeastern Australia. *Forest Ecol Manag* **60**: 77–104.
- Lindenmayer DB, Cunningham RB, Tanton MT, and Smith AP. 1990. 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**: 133–45.
- Marsden SJ and Pilgrim JD. 2003. Factors influencing the abundance of parrots and hornbills in pristine and disturbed forests on New Britain, PNG. *Ibis* **145**: 45–53.
- Martin K, Aitken KEH, and Wiebe KL. 2004. Nest sites and nest webs for cavity-nesting communities in interior British Columbia, Canada: nest characteristics and niche partitioning. *Condor* **106**: 5–19.
- Mikusinski G, Gromadzki M, and Chylarecki P. 2001. Woodpeckers as indicators of forest bird diversity. *Conserv Biol* **15**: 208–15.
- Newton I. 1998. Population limitation in birds. San Diego, CA: Academic Press.
- Politi N, Hunter Jr M, and Rivera L. 2010. Availability of cavities for avian cavity nesters in selectively logged subtropical montane forests of the Andes. *Forest Ecol Manag* **260**: 893–906.
- R Development Core Team. 2009. R: A language and environment for statistical computing. Vienna, Austria: R Foundation for Statistical Computing.
- Raphael MG and White M. 1984. Use of snags by cavity-nesting birds in the Sierra Nevada. *Wildlife Monogr* **86**: 3–66.
- Remm J, Löhmus A, and Remm K. 2006. Tree cavities in riverine forests: what determines their occurrence and use by hole-nesting passerines? *Forest Ecol Manag* **221**: 267–77.
- Robles H, Ciudad C, and Matthysen E. 2011. Tree-cavity occurrence, cavity occupation and reproductive performance of secondary cavity-nesting birds in oak forests: the role of traditional management practices. *Forest Ecol Manag* **261**: 1428–35.
- Stauffer DF and Best LB. 1982. Nest-site selection by cavity-nesting birds of riparian habitats in Iowa. *Wilson Bull* **94**: 329–37.
- Tabachnick BG and Fidell LS. 2001. Using multivariate statistics, 4th edn. Boston, MA: Allyn & Bacon.
- Therneau T and Lumley T. 2009. Survival: survival analysis, including penalized likelihood. R Package Version 2.35–4. <http://cran.r-project.org/web/packages/survival/index.html>. Viewed 21 Apr 2011.
- von Haartman L. 1957. Adaptation in hole-nesting birds. *Evolution* **11**: 339–47.
- Waters JR. 1988. Population and habitat characteristics of cavity-nesting birds in a California oak woodland (MSc thesis). Arcata, CA: Humboldt State University.
- Wesołowski T. 2007. Lessons from long-term hole-nester studies in a primeval temperate forest. *J Ornithol* **148(S2)**: S395–S405.