



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO

POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

INSTITUTO DE BIOLOGÍA

ECOLOGÍA

**SELECCIÓN DE SITIOS DE ANIDACIÓN POR EL HALCÓN
SELVÁTICO DE COLLAR (*Micrastur semitorquatus*) EN EL BOSQUE**

TROPICAL SECO

TESIS

QUE PARA OPTAR POR EL GRADO DE:

MAESTRA EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

PRESENTA:

ENYA ASTRID CÓRDOBA CUEVAS

**TUTORA PRINCIPAL DE TESIS: DRA. KATHERINE RENTON
INSTITUTO DE BIOLOGÍA, UNAM**

**COMITÉ TUTOR: DR. JORGE E. SCHONDUBE FRIEDEWOLD
INSTITUTO DE INVESTIGACIONES EN ECOSISTEMAS Y SUSTENTABILIDAD,
UNAM**

**DR. LEOPOLDO DANIEL VÁZQUEZ REYES
FACULTAD DE ESTUDIOS SUPERIORES IZTACALA, UNAM**

CIUDAD UNIVERSITARIA, CD. MX.

JUNIO, 2023



Universidad Nacional
Autónoma de México



UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

Todo el material contenido en esta tesis esta protegido por la Ley Federal del Derecho de Autor (LFDA) de los Estados Unidos Mexicanos (México).

El uso de imágenes, fragmentos de videos, y demás material que sea objeto de protección de los derechos de autor, será exclusivamente para fines educativos e informativos y deberá citar la fuente donde la obtuvo mencionando el autor o autores. Cualquier uso distinto como el lucro, reproducción, edición o modificación, será perseguido y sancionado por el respectivo titular de los Derechos de Autor.



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO

POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

INSTITUTO DE BIOLOGÍA

ECOLOGÍA

**SELECCIÓN DE SITIOS DE ANIDACIÓN POR EL HALCÓN
SELVÁTICO DE COLLAR (*Micrastur semitorquatus*) EN EL BOSQUE**

TROPICAL SECO

TESIS

QUE PARA OPTAR POR EL GRADO DE:

MAESTRA EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

PRESENTA:

ENYA ASTRID CÓRDOBA CUEVAS

**TUTORA PRINCIPAL DE TESIS: DRA. KATHERINE RENTON
INSTITUTO DE BIOLOGÍA, UNAM**

**COMITÉ TUTOR: DR. JORGE E. SCHONDUBE FRIEDEWOLD
INSTITUTO DE INVESTIGACIONES EN ECOSISTEMAS Y SUSTENTABILIDAD,
UNAM**

**DR. LEOPOLDO DANIEL VÁZQUEZ REYES
FACULTAD DE ESTUDIOS SUPERIORES IZTACALA, UNAM**

CIUDAD UNIVERSITARIA, CD. MX.

JUNIO, 2023

COORDINACIÓN DEL POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

INSTITUTO DE BIOLOGÍA

OFICIO CPCB/361/2023

ASUNTO: Oficio de Jurado

M. en C. Ivonne Ramírez Wence
Directora General de Administración Escolar, UNAM
P r e s e n t e

Me permito informar a usted que el Comité Académico del Posgrado en Ciencias Biológicas, el día **13 de febrero de 2023** aprobó el siguiente jurado para el examen de grado de **MAESTRA EN CIENCIAS BIOLÓGICAS** en el campo de conocimiento de **ECOLOGÍA** de la estudiante **CÓRDOBA CUEVAS ENYA ASTRID** con número de cuenta **415095312** con la tesis titulada **“SELECCIÓN DE SITIOS DE ANIDACIÓN POR EL HALCÓN SELVÁTICO DE COLLAR (*Micrastur semitorquatus*) EN EL BOSQUE TROPICAL SECO”**, realizada bajo la dirección de la **DRA. KATHERINE RENTON**, quedando integrado de la siguiente manera:

Presidenta: DRA. MARÍA DEL CORO ARIZMENDI ARRIAGA
Vocal: DRA. BERTHA PATRICIA ESCALANTE PLIEGO
Vocal: DR. ADOLFO GERARDO NAVARRO SIGÜENZA
Vocal: DRA. LAURA ROXANA TORRES AVILÉS
Secretario: DR. LEOPOLDO DANIEL VÁZQUEZ REYES

Sin otro particular, me es grato enviarle un cordial saludo.

A T E N T A M E N T E
“POR MI RAZA HABLARÁ EL ESPÍRITU”
Ciudad Universitaria, Cd. Mx., a 26 de abril de 2023

COORDINADOR DEL PROGRAMA



DR. ADOLFO GERARDO NAVARRO SIGÜENZA



AGRADECIMIENTOS INSTITUCIONALES

Al Posgrado en Ciencias Biológicas de la Universidad Nacional Autónoma de México (UNAM) por esta oportunidad de formación académica y profesional.

Al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología CONACYT por la beca No. 793627 otorgada para la realización de mis estudios de maestría.

Al Programa de Apoyo a Proyectos de Investigación e Innovación Tecnológica (UNAM-DGAPA-PAPIIT) por el proyecto IN209120 “Influencia de la perturbación natural y antrópica sobre las aves con requerimientos específicos de anidación en cavidades” otorgado a la Dra. Katherine Renton para financiar el trabajo de campo de maestría y otorgar la beca de conclusión de mis estudios de licenciatura.

A la Dra. Katherine Renton por su apoyo y guía en el desarrollo de este proyecto y en mi formación académica.

A los miembros de mi comité tutorial, el Dr. Leopoldo Daniel Vázquez Reyes y el Dr. Jorge E. Schondube Friedewold por sus valiosas aportaciones en el desarrollo de esta tesis.

AGRADECIMIENTOS PERSONALES

A mis padres, mi eterna gratitud por su amor incondicional y por enseñarme a perseverar para alcanzar mis metas. Este trabajo es resultado de lo lejos que he llegado gracias a ustedes.

A mis queridos hermanos, Iris y Emer, por el tesoro invaluable de su compañía y cariño en este viaje llamado vida.

A todos mis amigos y seres queridos por ser parte importante de esta etapa. Gerardo, Lupita, Diana, Abelardo, Genaro, Adrián, Jhoseline, Jordi, Ulises, Mayab, Isabela, Tania Q., Marianita, Carmen, Ari, Andrea, Kenia, Tania Z., Annamari, Carlos, Claudia, José y Manolo.

A Katy, por la fortuna de recorrer la selva y conocer los secretos de la selva, los pericos y las aves. Por tu amistad, confianza y consejo, gracias infinitas.

A Dianita, Abel, Rafa, Abel V. y Canek por su apoyo en el trabajo de campo.

A Elisa Maya Elizarrarás y Luis Maya Elizarrarás por proporcionar los datos sobre disponibilidad y características de cavidades censados en 2019 en el bosque tropical seco. A Marisela, Miguel, Christian, Alejandro y Sylvia por tomarse el tiempo de registrar los nidos de halcón encontrados en sus andares.

A la Fundación Ecológica de Cuixmala A.C. por permitir el acceso a sus terrenos dentro de la Reserva de la Biosfera Chamela-Cuixmala y el apoyo logístico.

Al personal de la Estación de Investigación, Experimentación y Difusión Chamela del Instituto de Biología de la UNAM por las facilidades otorgadas para la realización del proyecto.

A Enrique por la edición de la foto de portada.



Hembra de halcón selvático de collar (*Micrastur semitorquatus*) llegando a su cavidad-nido con una iguana para alimentar a sus polluelos.
Fotografía Enya A. Córdoba Cuevas

ÍNDICE

RESUMEN	1
ABSTRACT	3
INTRODUCCIÓN	5
ANTECEDENTES	6
Cavidades como sitios de anidación de aves	6
Selección de cavidades por aves.....	9
Las aves rapaces anidadoras de cavidades	10
Halcón selvático de collar	11
OBJETIVOS	13
Objetivo general	13
Objetivos particulares	13
MÉTODOS	14
Sitio de estudio	14
Caracterización de los sitios de anidación.....	15
Caracterización de los árboles vecinos en el sitio de anidación	18
Disponibilidad de cavidades.....	18
Éxito reproductivo	19
Análisis de datos.....	19
RESULTADOS	21
Características de los sitios de anidación	21
Características de los árboles vecinos.....	23
Disponibilidad de cavidades.....	24
Selección de sitios de anidación	26
Éxito reproductivo	29
DISCUSIÓN	31
Características de los sitios de anidación	31
Disponibilidad de cavidades.....	34
Selección de sitios de anidación	36
Éxito reproductivo	38
Consideraciones para conservación	39
CONCLUSIONES	41
REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS	42

RESUMEN

Los requerimientos reproductivos y la selección de sitios de anidación por aves rapaces tropicales que anidan en cavidades son temas poco conocidos en ecología de aves. En este estudio se analizó el proceso de selección de sitios de anidación que realiza el halcón selvático de collar (*Micrastur semitorquatus*) en el bosque tropical seco de la costa de Jalisco, México. Durante dos temporadas reproductivas (2021-2022), se localizaron un total de 19 nidos de halcones y se determinaron las características de las cavidades y los árboles nidos, así como de los árboles percha y árboles vecinos más cercanos. Se compararon las características de las cavidades utilizadas como nidos por los halcones contra las características de cavidades accesibles disponibles determinados mediante transectos realizados en 2019 en un total de 4.5 ha en tres tipos de bosque: caducifolio, subcaducifolio y bosque monoespecífico de *Piranhea mexicana*. Por último, se evaluó la influencia de las características de las cavidades-nidos en el éxito reproductivo de los halcones. El halcón selvático de collar seleccionó cavidades para anidar ubicadas a mayor altura, con ancho de entrada mayor, en árboles grandes y emergentes de *Roseodendron donnell-smithii* y *Brosimum alicastrum* en el bosque subcaducifolio. La altura total del árbol y altura de la cavidad sobre el suelo fueron las características que mejor predijeron la selección como sitio de anidación por los halcones; de hecho, la probabilidad de selección aumenta 1.9 veces por cada metro que se incrementa la altura. Se encontró una baja densidad de cavidades adecuadas (1 cavidad/ha) como sitios potenciales de anidación para los halcones, las cuales se encontraron principalmente en el bosque subcaducifolio. Los halcones también seleccionaron árboles emergentes para perchar, principalmente en *R. donnell-smithii* y *Astronium graveolens*, a una distancia promedio de 12.7 ± 11.1 m del nido. De 15 intentos

reproductivos, el halcón selvático de collar tuvo un tamaño de puesta de 2.1 ± 0.57 huevos y una productividad reproductiva de 0.67 ± 1.0 volantones/pareja. Determinamos un 33% de éxito reproductivo, que no tuvo relación directa con las características de las cavidades, mientras que la depredación y la inundación de cavidades fueron las principales causas de fracaso de los nidos. En comparación con otras aves que anidan en cavidades, los halcones seleccionaron cavidades en arboles emergentes y maduros, mientras que fueron menos selectivos en las características de las cavidades. Como depredadores tope de gran tamaño, estos halcones necesitan aprovechar las pocas cavidades grandes adecuadas para contener su nidada, seleccionando arboles grandes emergentes que proporcionan puntos de vista elevados. Estos resultados destacan la importancia de conservar árboles maduros y emergentes del bosque subcaducifolio que proveen sitios de anidación para las aves rapaces de talla grande.

ABSTRACT

Breeding requirements and nest site selection by cavity-nesting tropical raptors are poorly understood topics in avian ecology. In this study, we determined the process of nest-site selection by the Collared Forest Falcon (*Micrastur semitorquatus*) in tropical dry forest on the coast of Jalisco, Mexico. During two breeding seasons (2021-2022), we located 19 Collared Forest-Falcon nests, and determined characteristics of the nest tree, cavity, perch tree and nearest-neighbor trees. We compared nest-site characteristics against the characteristics of available accessible cavities located in a survey conducted in 2019 in a total of 4.5 ha in three forest types: deciduous, semi- deciduous, and monospecific *Piranhea mexicana* forest. Finally, we evaluated the influence of cavity characteristics on the reproductive success of falcons. The Collared-Forest Falcon selected nest-cavities at a greater height, with larger entrance width, in large, emergent trees of *Roseodendron donnell-smithii* and *Brosimum alicastrum* in semi-deciduous forest. Total tree height and cavity height above the ground were the main characteristics that best predicted nest-site selection by falcons, with 1.9 greater probability of selection for each meter increase in height. We found a low density of 1 adequate cavity/ha as potential nest-sites for Collared Forest-Falcons, and these were concentrated in semi-deciduous forest. Falcons also used large, tall perch trees, mainly of *R. donnell-smithii* and *Astronium graveolens*, at 12.7 ± 11.1 m from their nests. Of 15 nesting attempts, the Collared Forest-Falcon had a reproductive output of 2.1 ± 0.57 eggs and 0.67 ± 1.0 fledglings/pair. We determined a 33% reproductive success rate, which was not directly related to nest-cavity characteristics, where predation and cavity flooding were the main causes of nest failure. Compared with other avian secondary cavity-nesters, the Collared Forest-Falcon selected cavities in large, emergent trees, being less selective of

cavity characteristics. As large-bodied, top predators, falcons need to take advantage of the few large cavities able to contain their brood, selecting large, emergent trees that provide high vantage-points. These results highlight the importance of conserving large, old cavity-bearing trees in semi-deciduous forest that provide nesting sites for large falcons.

INTRODUCCIÓN

Las aves anidadoras secundarias de cavidades dependen de cavidades preexistentes creadas por procesos de senescencia de los árboles o excavadas por pájaros carpinteros (van der Hoek et al. 2017). Sin embargo, en casos donde existe una baja disponibilidad de cavidades adecuadas para la anidación de las aves, el número de parejas reproductivas puede resultar limitado (Newton 1994, Cockle et al. 2008). Además, se ha registrado que típicamente las aves anidadoras secundarias de cavidades seleccionan sitios de anidación con características específicas de la altura de la cavidad desde el suelo, el ancho de entrada de la cavidad y la profundidad interna (Li y Martin 1991, Politi et al. 2009, Cockle et al. 2011), lo que podría reducir el riesgo de depredación de la nidada (Nilsson 1984). Cabe destacar que la mayoría de los estudios sobre la disponibilidad de cavidades y selección de sitios de anidación se han realizado para especies de aves pequeñas (Li y Martin 1991, Aitken y Martin 2004, Politi et al. 2009, Cockle et al. 2011), sin embargo, el proceso de selección que realizan especies grandes, como las aves rapaces, es poco conocido (Hardy y Morrison 2001, 2003, Kobayashi et al. 2013).

El halcón selvático de collar (*Micrastur semitorquatus*) es la especie más grande de su género y depende principalmente de cavidades para anidar (Thorstrom 2012a). Esta especie habita en bosques neotropicales húmedos y secos desde México hasta el norte de Argentina (Thorstrom 2012a). El escaso conocimiento acerca de la biología reproductiva de *M. semitorquatus* proviene de estudios realizados en Guatemala (Thorstrom et al. 2000, Thorstrom 2001), donde se ha identificado que anida en cavidades naturales de árboles maduros y altos. Los nidos se ubicaron a gran altura sobre el suelo en zonas de escaso dosel y sotobosque denso con una alta densidad de lianas y enredaderas (Thorstrom et al. 2001).

Hasta ahora, ningún estudio ha evaluado si los halcones seleccionan sitios de anidación en función de sus características o si están limitados por una baja disponibilidad de cavidades adecuadas.

En la vertiente del Pacífico mexicano, la distribución del halcón selvático de collar coincide ampliamente con la del bosque tropical seco (Howell y Webb 1995), un ecosistema altamente amenazado por las presiones antropogénicas (Miles et al. 2006). Identificar los requerimientos de anidación de los halcones es de gran relevancia para la conservación, pues permite evaluar su vulnerabilidad ante las perturbaciones de hábitat, e identificar los factores que podrían limitar su reproducción y afectar su viabilidad poblacional. Este estudio busca determinar los requerimientos de anidación del halcón selvático de collar mediante la caracterización de sus sitios de anidación. Asimismo, evaluará si los halcones seleccionan atributos de las cavidades-nido o el árbol-nido con base en la disponibilidad de cavidades adecuadas en el bosque seco. Por último, este estudio evaluará si las características de las cavidades influyen en el éxito reproductivo de los halcones.

ANTECEDENTES

Cavidades como sitios de anidación de aves

Las cavidades en árboles son un recurso fundamental para la anidación de muchas especies de aves (Monterrubio-Rico y Escalante-Pliego 2006, van der Hoek et al. 2017). Las aves anidadoras de cavidades primarias, como los carpinteros, tienen la capacidad de excavar sus propios huecos en los árboles. Otras especies de aves se consideran excavadores facultativos puesto que solo modifican hasta cierto punto sus cavidades (van der Hoek et al. 2017). No

obstante, las aves anidadoras secundarias de cavidades no tienen la capacidad de excavar sus propias cavidades, por lo que dependen de los recursos disponibles en su entorno para anidar. Por lo tanto, las cavidades en árboles pueden representar un recurso limitante para estas aves, puesto que una baja disponibilidad de cavidades puede limitar el número de parejas reproductivas (Newton 1994).

Diversos estudios han encontrado que la densidad de cavidades disponibles puede tener influencia directa en el número de parejas reproductivas en especies que dependen de cavidades para anidar (Brush 1983, Pöysä y Pöysä 2002, Cockle et al 2010). Asimismo, se ha determinado que la densidad de cavidades está relacionada con la edad del bosque (Zawadska et al. 2016), siendo por lo general más abundantes en bosques primarios que en bosques secundarios o con algún grado de perturbación (Bonaparte et al. 2020). Esto se debe a que en áreas conservadas suele haber más árboles grandes y maduros que con el paso del tiempo han desarrollado cavidades como parte de su decaimiento. De manera opuesta, la densidad de cavidades tiende a ser menor en bosques secundarios o sujetos al manejo y a la extracción de recursos maderables (Cornelius et al. 2008, Remm y Lohmus 2011, Wiebe 2011, Zawadska et al. 2016, De Labra-Hernández y Renton 2016, Andersson et al. 2017), lo que puede limitar la densidad de parejas reproductivas. En ambientes abiertos con parches de bosque pequeños las cavidades también pueden ser abundantes si hay aves excavadoras presentes (Bonaparte et al. 2020).

Se ha encontrado una alta densidad de cavidades (≥ 2 cm entrada) en las selvas tropicales. En Argentina, se encontraron 16.8 cavidades/ha en bosque húmedos (Cockle et al. 2008), mientras que en dos tipos de bosques tropicales de montaña se registraron 12.8 cavidades/ha y 13.6 cavidades/ha (Politi et al. 2010). Por otro lado, el bosque seco y de encino en Jalisco, México, presentó 6 cavidades/ha (de la Parra-Martínez et al. 2015). En contraste,

en bosque secos del centro y occidente de México se han encontrado altas densidades de cavidades que van de 25 cavidades/ha (Medina-Estrada et al. 2022) a 77 cavidades/ha (Vázquez y Renton 2015). No obstante, pocas cavidades tienen características de tamaño de entrada y dimensiones internas adecuadas para la anidación de las aves (Cockle et al. 2008). Se han registrado densidades de 3.9 a 7.5 cavidades adecuadas/ha, que representan entre el 26 y 30% del total de cavidades encontradas (Cockle et al 2010, Politi et al. 2010, Medina-Estrada et al 2022). Cabe destacar que en la región de Chamela-Cuixmala en el Pacífico Mexicano, se ha registrado una densidad de 37 cavidades adecuadas/ha para las aves, que representa el 48% del total de cavidades encontradas (Vázquez y Renton 2015).

Sin embargo, son pocos los estudios que reportan disponibilidad de cavidades por categorías de tamaño de entrada (Remm et al. 2006, Katayama et al. 2017), o bien, que evalúan disponibilidad de cavidades para especies de mayor tamaño (Medina-Estrada et al. 2022). En un bosque tropical primario en Costa Rica, Boyle et al. (2008) estimaron 28.7 cavidades/ha con área de entrada grande ($>60\text{cm}^2$), aunque no tomaron otras mediciones de las características de las cavidades como diámetro de entrada. Por otro lado, en un fragmento de bosque de *Eucalyptus* spp. en Australia, Saunders et al. (1982) reportan 16 cavidades/ha con ancho de entrada ≥ 9 cm como las cavidades utilizadas por 5 especies de cacatúas. Sin embargo, otros estudios que evalúan densidad de cavidades para especies de aves grandes que anidan en cavidades con características específicas han determinado densidades bajas, menor a 1 cavidad adecuada por hectárea. En bosque tropical secundario del Borneo Malayo, Kaur et al. (2020) encontraron una densidad de 0.1 cavidades con ancho de entrada entre 10 y 14 cm para tres especies de cálaos. En bosques templados de Wisconsin, se encontró una densidad de 0.65 cavidades adecuadas/ha con ancho de entrada ≥ 9 cm para el pato arcoíris (*Aix sponsa*) (Soulliere 1988). En bosque seco y de encino en México, se encontraron 4.7

cavidades/ha accesibles para la guacamaya verde (*Ara militaris*) con entrada >8 cm, de las cuales solo 0.7 cavidades/ha presentaron características similares a las cavidades utilizadas por las guacamayas para anidar (de la Parra Martinez et al. 2015). Asimismo, en bosques húmedos del sureste Mexicano se encontraron 2.3 cavidades/ha accesibles para el loro corona azul norteño (*Amazona farinosa*) con entrada >7 cm, de las cuales solo 1.6 cavidades/ha presentaron características adecuadas para los loros (De Labra-Hernández y Renton 2016).

Selección de cavidades por aves

Las aves anidadoras secundarias de cavidades seleccionan cavidades con dimensiones y características específicas en función de su tamaño corporal (Saunders et al. 1982, Poonswad 1995, Di Sallo y Cockle 2022, Medina-Estrada et al. 2022). De esta manera, las aves pueden seleccionar cavidades con ancho de entrada mínimo y mayor profundidad de modo que excluyan el acceso a depredadores de mayor tamaño (Newton 1994, Politi et al. 2009). Así mismo, el tamaño interno de las cavidades también se relaciona con su tamaño corporal, siendo aquellas cavidades con mayor espacio interno las que tienden a ser ocupadas mayoritariamente por las aves (Aitken y Martin 2004). Por otro lado, la altura de la cavidad desde el suelo es también una característica clave en la selección de sitios de anidación (Stauffer y Best 1982, Politi et al. 2009, Cockle et al. 2011), y suele considerarse como un factor determinante en el éxito reproductivo dado que los nidos a menor altura presentan mayor tasa de depredación (Nilsson 1984, Li y Martin 1991). No obstante, la mayoría de los estudios de selección de sitios de anidación se han realizado para aves anidadoras de cavidad pequeñas y poco se conoce sobre la selección que realizan aves grandes como psitácidos, patos, cálaos y rapaces que anidan en cavidades.

Las aves de mayor tamaño como cálaos y guacamayas seleccionan cavidades de gran tamaño presentes en árboles maduros y emergentes (Cahill 2003, Datta y Rawat 2004, de la Parra-Martínez et al. 2015). La selección de sitios de anidación también ocurre en cavidades a mayor altura (Cahill 2003, de la Parra-Martínez et al. 2015, De Labra-Hernández y Renton 2016). Algunas especies seleccionan cavidades con entradas más grandes como las guacamayas, mientras que, los cálaos seleccionan cavidades con dimensiones de entrada mínima y de forma elongada verticalmente (Cahill 2003, Datta y Rawat 2004, Girikaran et al. 2019). El pato arcoíris también selecciona cavidades con entradas más pequeñas y las excavadas por el picamaderos norteamericano (*Dryocopus pileatus*) (Yetter et al. 1999). Las guacamayas y los loros seleccionan cavidades con mayor profundidad que las cavidades disponibles, y en el caso de los loros, cavidades con mayor diámetro interno (de la Parra-Martínez et al. 2015, De Labra-Hernández y Renton 2016).

Las aves rapaces anidadoras de cavidades

Entre las aves rapaces, 204 especies de búhos y 35 especies de halcones adoptan cavidades como sitios de anidación (van der Hoek et al. 2017). Esto representa el 92% de las especies del orden Strigiformes y el 55% de las especies Falconiformes respectivamente (van der Hoek et al. 2017). La familia Strigidae, se posiciona como la segunda familia con mayor número de especies adoptadoras de cavidades, después de Psittacidae con 349 especies (van der Hoek et al. 2017). La mayoría de los estudios de selección de sitios de anidación en rapaces que anidan en cavidades se han realizado para búhos de regiones templadas (McCallum y Gehlbach 1988, Belthoff y Ritchinson 1990, Hardy y Morrison 2001, 2003).

Los búhos pueden seleccionar varios atributos de las cavidades, del árbol-nido y de la vegetación en la zona del nido, los cuales no son mutuamente excluyentes (McCallum y Gehlbach 1988, Hardy y Morrison 2001). Por ejemplo, los búhos pequeños y medianos seleccionan cavidades con un ancho de entrada mínima de acuerdo con su tamaño corporal (Belthoff y Ritchinson 1990, Hardy y Morrison 2001, 2003, Arsenault 2004). También se encontraron nidos en cavidades a mayor altura que en cavidades no utilizadas (Belthoff y Ritchinson 1990, Hardy y Morrison 2001, Severinghaus 2007, Kobayashi et al. 2013). Sin embargo, en bosques neotropicales se conoce muy poco sobre la selección de sitios de anidación que realizan las rapaces (Buechley et al. 2019).

En el caso de halcones neotropicales de los géneros *Micrastur* y *Herpetotheres*, se cuenta únicamente con algunos estudios que han descrito sus sitios de anidación. En Guatemala, se ha reportado que estos halcones anidan en cavidades naturales en árboles con diámetro de 50 a 167 cm (Thorstrom 2001, Thorstrom 2012a,b). No obstante, estos estudios son apenas descriptivos de sus nidos y no se ha evaluado la selección de cavidades naturales para anidar.

Halcón selvático de collar

El halcón selvático de collar (*Micrastur semitorquatus*) pertenece al género *Micrastur*, un género de halcones de bosques neotropicales que requieren de cavidades para anidar. Es la especie más grande del género, alcanzando una longitud total de hasta 58cm. El halcón selvático de collar se distribuye en la región del neotrópico, desde México hasta el norte de Argentina (Thorstrom 2012a). Esta especie tiene el área de distribución más grande de su

género, y habita una variedad de tipos de hábitat, desde bosques y selvas altas húmedas, hasta una variedad de ambientes estacionales, como los bosques tropicales secos.

La biología reproductiva del halcón selvático de collar se describió en localidades de Petén, Guatemala (Thorstrom 2012a), a partir de la descripción de seis nidos localizados en cavidades naturales, ubicadas en árboles maduros y de gran talla con un promedio de 167 cm de diámetro a la altura del pecho (Thorstrom 2001). Entre las especies de árboles utilizadas para anidar destacó *Cedrela odorata* (Thorstrom et al. 2000). Los nidos se ubicaron a una altura promedio de 19.9 m desde el suelo. Las cavidades tuvieron entradas amplias con dimensión promedio de 59 x 39 cm, pero con una baja profundidad de 37 ± 19 cm (Thorstrom et al. 2000). En años subsecuentes, los halcones pueden reutilizar las cavidades (Thorstrom et al. 2001). La especie presenta cierto grado de plasticidad en el uso de sustratos de anidamiento, puesto que en ausencia de cavidades pueden utilizar huecos en paredes de roca o incluso anidar en edificaciones humanas (Carvalho-Filho et al. 1998, Marreis et al. 2009, Bôlla 2018).

El periodo de incubación comienza entre mediados y el final de la temporada de secas de acuerdo con el régimen climático de cada región (Thorstrom et al. 2000, Carrara et al. 2007). El tamaño típico de puesta varía de 1 a 3 huevos (Thorstrom 2012a), con un registro único de 4 huevos en un edificio en construcción en Santa Catarina, Brasil (Bôlla 2018). La incubación tiene un periodo de 46 a 48 días y los polluelos permanecen en el nido por un periodo de 7 a 8 semanas (Thorstrom et al. 2000). Posteriormente, son alimentados por sus padres de 8 a 11 semanas fuera del nido hasta que son independientes (Thorstrom et al. 2000).

En México, gran parte de la distribución del halcón selvático de collar coincide con el bosque tropical seco en la vertiente del Pacífico mexicano. Sin embargo, se desconocen sus requerimientos de anidación en esta región y ningún estudio ha evaluado si seleccionan

características específicas de sus sitios de anidación. Por lo tanto, el objetivo de este trabajo fue determinar los requerimientos de anidación del halcón selvático de collar y evaluar si seleccionan características específicas de sus sitios de anidación, comparando las cavidades utilizadas como nidos con respecto a las cavidades disponibles en el bosque tropical seco. Además, se pretende evaluar si las características de los sitios de anidación influyen en el éxito reproductivo de los halcones. Por su gran tamaño corporal, se espera encontrar que los halcones seleccionen cavidades grandes situadas a gran altura en árboles altos y maduros. También se espera encontrar una baja densidad y disponibilidad de cavidades con características adecuadas para los halcones.

OBJETIVOS

Objetivo general

Evaluar la selección de sitios de anidación por el halcón selvático de collar en el bosque tropical seco.

Objetivos particulares

1. Caracterizar los sitios de anidación de halcón selvático de collar en el bosque tropical seco de la costa de Jalisco.
2. Determinar la disponibilidad de cavidades accesibles y adecuadas para la anidación del halcón selvático de collar con base en las características de las cavidades-nido.
3. Evaluar la selección de sitios de anidación que realizan los halcones comparando las características de las cavidades y árboles utilizados para anidar contra las cavidades disponibles y arboles vecinos.

4. Determinar el éxito reproductivo de los nidos encontrados.
5. Evaluar la influencia de las características de las cavidades y el árbol-nido en el éxito reproductivo.

MÉTODOS

Sitio de estudio

Este estudio se llevó a cabo en la Reserva de la Biósfera Chamela-Cuixmala (19°24'52''N, 104°57'38''O a 19°32'30''N, 105°03'26''O) ubicada en la costa del Pacífico en el estado de Jalisco. La reserva tiene una extensión de 13,142 ha dentro del bioma bosque tropical seco (Olson et al. 2001). La región presenta clima cálido sub-húmedo que corresponde a la categoría Aw₀ de acuerdo con la clasificación de Köppen modificado por García (1988). La temperatura media anual es de 25.6°C (1980-2015), con mínimos y máximos mensuales promedio de 16.4°C en marzo y 32.6°C en agosto respectivamente (Maass et al. 2017). La media anual de precipitación es de 800.4 mm (1983-2015) con un rango variable de 340 mm a 1239 mm entre años (Maass et al. 2017). El 86.8% de la precipitación tiene lugar de finales de junio a octubre, lo que determina la marcada estacionalidad en la región (García-Oliva et al. 2002, Maass et al. 2017). El periodo de sequía tiene lugar de noviembre a junio con lluvias ocasionales durante diciembre y enero (Bullock 1986).

La zona de estudio se caracteriza por su topografía montañosa cuya altitud varía de 20 a 520 msnm. En este paisaje, se intercalan colinas, cañadas y valles que dan lugar a un mosaico de distintos tipos de vegetación. La vegetación dominante en las laderas es el bosque tropical caducifolio, mientras que en los valles y cañadas con mayor humedad se encuentran

parches discontinuos de bosque subcaducifolio (Lott et al. 1987). Estos tipos de vegetación se diferencian en su estructura, fenología y composición de especies. El bosque caducifolio se caracteriza por presentar un dosel de 8 a 12 m de altura, cuyo follaje se pierde de 5 a 8 meses durante la época de secas (Rzedowski 2006). Algunas especies comunes de este tipo de vegetación son *Croton pseudoniveus*, *Trichilia trifolia*, *Caesalpinia eriostachys*, *Lonchocarpus* spp. y *Cordia alliodora* (Lott et al. 1987). También es posible encontrar parches monoespecíficos de *Piranhea mexicana* que pueden alcanzar hasta 25 m de altura (Martijena y Bullock 1994). En contraste, el bosque subcaducifolio preserva su follaje la mayor parte del año y presenta árboles con altura variable entre 15 y 35 m cuyo diámetro a la altura del pecho puede sobrepasar los 30 cm (Rzedowski 2006). Este tipo de vegetación cubre apenas el 2% de la cobertura vegetal en la reserva (Sánchez-Azofeifa et al. 2009). Algunas de las especies representantes del bosque subcaducifolio son *Thouinidium decandrum*, *Capparis verrucosa*, *Astronium graveolens* y *Brosimum alicastrum* (Lott et al. 1987). Después del impacto de dos huracanes en 2011 y 2015, la estructura de la vegetación cambió severamente en la región de estudio (Parker et al. 2018). Los bosques primarios con mayor altura de vegetación se vieron severamente afectados por la pérdida sustancial de dosel (Jimenez-Rodríguez et al. 2018).

Caracterización de los sitios de anidación

La búsqueda de parejas reproductivas del halcón selvático de collar tuvo lugar de abril a agosto durante las temporadas reproductivas de 2021 y 2022. La búsqueda se realizó durante los periodos de mayor actividad vocal de los halcones, los cuales ocurren desde antes del amanecer hasta media mañana, entre 06:00 y 10:00 am, y un par de horas previas a la puesta

del sol (Thorstrom 2001). Para localizar los sitios de anidación se prestó especial atención al comportamiento y vocalizaciones de las parejas territoriales (Andersen 2007). Los territorios se identificaron por la presencia recurrente de parejas vocalizando a dueto. En sus áreas de mayor actividad, se identificaron sus árboles percha y se siguieron sus movimientos hasta observarlos entrar en una cavidad.

Se localizaron en total 19 sitios de anidación del halcón selvático de collar, cuatro de los cuales se encontraron activos entre 2010 y 2018. Las cavidades se caracterizaron al finalizar la temporada reproductiva para no perturbar a la pareja reproductiva. Se utilizó un tubo de medición de árboles extensible a 15 m (Crain Enterprises, Inc.) para medir la altura total del árbol, altura a la primera ramificación, y la altura a la cavidad desde el suelo (Fig. 1A). Para medir alturas mayores a 15 m se utilizó un dendrómetro digital Criterion RD 1000. Adicionalmente, se calculó el largo de entrada de la cavidad considerando la distancia vertical desde la base de la entrada hasta el tope superior. Con la ayuda de un tubo de PVC graduado con precisión de ± 1 cm anclado a la punta del tubo extensible, se midió el ancho de entrada de la cavidad y su diámetro de soporte (Fig. 1B). La profundidad interna de la cavidad se midió utilizando un plomo que desciende hacia el interior de la cavidad por medio de un carrete de hilo de pescar anclado al tubo extensible (Fig. 1C; Vázquez y Renton 2015).



Figura 1. A) Medición de altura con tubo de medición de árboles extensible a 15 m. B) Medición de ancho de entrada de la cavidad y su diámetro de soporte con un tubo de PVC graduado. C) Medición de profundidad con un plomo. (Foto: Katherine Renton)

Se determinó el origen de la cavidad (procesos de ruptura y decaimiento, o excavada), así como su ubicación en el tronco del árbol o en una rama. Además, se determinó si la apertura de la entrada de la cavidad se ubicó en la parte superior de la cavidad o lateral en una de las paredes del tronco o rama. Para cada árbol nido, se determinó la especie del árbol, su condición (vivo o muerto), y se midió su diámetro a la altura del pecho (DAP) con una cinta diamétrica.

Caracterización de los árboles vecinos en el sitio de anidación

Se utilizó el método punto-centro-cuadrado para caracterizar los árboles vecinos en la periferia de los sitios de anidación (Mitchell 2010). Se establecieron 4 cuadrantes alrededor de cada árbol nido y se ubicó el árbol más cercano con $DAP \geq 10$ cm en cada uno de los puntos cardinales. De cada árbol vecino, se determinó su especie, DAP, altura total y la distancia al árbol nido. También se tomaron estas medidas para los árboles utilizados como percha por los halcones antes de entrar a su nido. Se calculó el grado de exposición de los nidos restando la altura de la cavidad a la altura promedio de los árboles vecinos cercanos en cada sitio (Chiavacci et al. 2014). Así mismo, se determinó el tipo de vegetación dominante y se midió la distancia desde el nido al arroyo más cercano.

Disponibilidad de cavidades

Con la finalidad de evaluar la disponibilidad de cavidades adecuadas para la anidación del halcón selvático de collar, se utilizaron datos de censos de cavidades realizados en 2019 en los tres tipos de vegetación dentro de la reserva (bosque caducifolio, subcaducifolio y parches monoespecíficos de *P. mexicana*). La búsqueda intensiva y caracterización de cavidades se realizó en 5 transectos de 100 x 25 m en cada uno de los tipos de vegetación (Vázquez y Renton 2015). Se consideraron como cavidades accesibles para el halcón selvático de collar aquellas que presentaron el diámetro de entrada mínimo de las cavidades usadas como nido. Asimismo, se definieron las cavidades adecuadas para la anidación del halcón selvático de collar con base en las características mínimas de altura desde el suelo, ancho de la entrada y profundidad registrada para los nidos de los halcones.

Éxito reproductivo

Para determinar el éxito reproductivo de los halcones se llevaron a cabo observaciones periódicas de los nidos, con al menos una visita por semana. Para determinar el tamaño de la puesta y el estado de crecimiento de los polluelos se utilizó una cámara inalámbrica (www.ibwo.org), así como una cámara endoscópica de fibra óptica (www.depstech.com) con 5 m longitud de cable y/o una GoPro 3+ anclados al extremo superior de un tubo de medición de árboles extensible de 15 m (Luneau y Noel 2010). Las visitas se continuaron hasta que los pollos salieron del nido, o bien, hasta detectar el fracaso del nido y confirmarlo mediante inspección.

Análisis de datos

Se empleó la prueba de Kolmogorov-Smirnov para determinar si los datos presentaron distribución normal. Dada la normalidad de los datos, se realizaron pruebas de t de Welch de dos muestras para comparar las características de las cavidades accesibles disponibles (diámetro de entrada >13 cm) con las de los nidos del halcón selvático de collar. Se llevó a cabo un análisis de ANOVA de una vía y pruebas post-hoc de Tukey para comparar la altura total, altura de la ramificación y DAP entre los árboles-nido, los árboles percha y los árboles vecinos más cercanos.

Se realizó una prueba exacta de Fisher de independencia para evaluar si la proporción de uso de ciertas especies de árboles donde anidan los halcones ocurrió acorde con la proporción de especies de árboles con cavidades disponibles. Dada las bajas frecuencias encontradas para algunas especies de árboles, se consideraron 5 categorías: *Roseodendron*

donnell-smithi, *B. alicastrum*, *P. mexicana*, *Vitex hemsleyi*, y Otros, donde se incluyeron las demás especies de árboles. Se utilizó el paquete *rcompanion* en R (Mangiafico 2015)

Se realizó un análisis de correlación de Pearson para evaluar colinealidad entre las seis variables cuantitativas de las cavidades y los árboles nido. Para evaluar la selección de sitios de anidación a nivel de árbol-nido, se realizaron modelos lineales generalizados (GLM) individuales con familia binomial (cavidad nido = 1, cavidad disponible = 0) para las variables predictoras altura total y DAP del árbol. No se consideró la altura a la primera ramificación dado que no se tomaron estos datos para las cavidades disponibles. Debido al alto valor de correlación entre la altura total y DAP del árbol ($r = 0.88$), se seleccionó el mejor de estos modelos con base en el AIC y el porcentaje de devianza explicada, siendo el modelo de la altura del árbol el más plausible ($dAICc = 5$). También se llevó a cabo un análisis de regresión logística múltiple para identificar si las características de las cavidades influyen sobre la selección de cavidades por los halcones. Para esto se realizó un GLM con familia binomial (cavidad nido = 1, cavidad disponible = 0) considerando las variables predictoras de altura de la cavidad, diámetro de soporte, ancho de entrada y profundidad interna.

Por último, se llevaron a cabo GLM individuales con familia binomial para evaluar la influencia de las características de las cavidades y del árbol-nido en el éxito reproductivo de los halcones (nido exitoso = 1, nido fracasado = 0). Para este análisis se consideraron las variables predictoras de altura total y DAP del árbol, altura de la cavidad, diámetro de soporte, ancho de entrada, profundidad interna, y ubicación de la entrada de la cavidad (superior o lateral). Los nidos se consideraron exitosos si lograron la sobrevivencia de al menos un volantón. Todos los análisis estadísticos se realizaron en el programa R versión 4.2.1 (R Development Core Team 2006).

RESULTADOS

Características de los sitios de anidación

Los nidos del halcón selvático de collar se ubicaron en valles y cañadas con bosque subcaducifolio. En todos los casos, los nidos se encontraron cerca de arroyos a una distancia promedio de 31.9 ± 42.6 m ($n = 18$), en un rango de 0 a 180 m de distancia a la orilla de estos. La distancia promedio entre pares de nidos cercanos activos fue de 1.59 ± 0.5 km (rango 0.33 - 2.93 km, $n = 19$ nidos). El 79% ($n = 15$) de los nidos se ubicaron en árboles vivos. Todas las cavidades se formaron por rompimiento del tronco o una rama y en su mayoría se encontraron en el tronco principal (79% de nidos). Cuatro cavidades presentaron huecos de carpintero en sus paredes, indicando que inicialmente fueron excavadas por carpinteros y el rompimiento posterior de una rama formó una entrada más grande. Los nidos se registraron en árboles maduros de las especies *R. donnell-smithii* ($n = 8$), *B. alicastrum* ($n = 4$), *P. mexicana* ($n = 2$), *V. hemsleyi* ($n = 2$), *Sideroxylon capiri* ($n = 1$), *A. graveolens* ($n = 1$) y *Tabebuia rosea* ($n = 1$). Los nidos se encontraron en árboles de gran talla, con DAP promedio de 78.6 ± 29.2 cm (rango: 41.5 - 152.8 cm, $n = 19$), altura total de 17 ± 5.2 m (rango: 8 - 25 m, $n = 19$), y altura a la primera ramificación de 8.1 ± 3.3 m (rango: 0.5 - 15 m, $n = 17$).

Los halcones utilizaron cavidades que se ubicaron a una altura promedio de 10.3 ± 2.8 m, en un rango de 6.4 m a 15 m sobre el nivel del suelo ($n = 19$). El ancho de entrada de las cavidades presentó un promedio de 23.5 ± 10 cm (rango: 13 - 45 cm, $n = 19$), con largo de entrada de 67.7 ± 61.2 cm (rango: 15 - 265 cm, $n = 18$). La profundidad interna promedio fue 86.3 ± 69.5 cm, en un rango de 20 a 268 cm ($n = 17$). Las cavidades-nido se presentaron

en ramas y troncos con diámetro de soporte promedio de 52.9 ± 22.5 cm (rango: 30 - 130 cm, $n = 19$).

Los halcones también utilizaron árboles grandes como percha en su sitio de anidación ($n = 22$), con un DAP promedio de 56.6 ± 34.7 cm (rango: 15 - 152, $n = 20$), altura total de 17.1 ± 6.2 m (rango: 8 - 28, $n = 21$), y altura a la ramificación de 6.5 ± 4.2 m (rango: 0.6 - 14.1, $n = 19$). Estos se encontraron a una distancia media de 18.7 ± 23 m del árbol nido (rango: 0.6 - 102, $n = 20$) (Fig. 2), y las especies *A. graveolens* y *R. donnell-smithii* representaron el 45% de los árboles utilizados como percha principal cerca de los nidos.



Figura 2. Pareja de halcones en árbol percha (*V. hemsleyi*) ubicado a 4.1m de distancia al árbol muerto (*B. alicastrum*) con cavidad-nido. Julio 2021. (Foto: Enya A. Córdoba Cuevas)

Características de los árboles vecinos

Se registraron en total 28 especies de árboles en los alrededores de los nidos. Los árboles cercanos más frecuentes fueron *P. mexicana* (12.5%, $n = 8$), *T. decandrum* (10.9%, $n = 7$) y *B. alicastrum* (9.3%, $n = 6$). La distancia promedio a los árboles cercanos fue de 6 ± 4.1 m, en un rango de 0.6 a 18 m ($n = 60$). Los árboles vecinos presentaron un DAP de 26.1 ± 25.9 cm (rango: 10.2 - 160 cm, $n = 60$), altura promedio de 9.7 ± 4.5 m (rango: 3 - 26 m, $n = 60$) con altura promedio a la primera ramificación de 3.4 ± 2.6 m (rango: 0.1 - 14.1 m, $n = 58$).

Los ANOVA demostraron diferencias significativas entre los árboles nido, árboles percha y los árboles vecinos cercanos en su DAP ($F_{2,49} = 12.3$, $P < 0.001$), altura total ($F_{2,49} = 13$, $P < 0.001$) y altura a la primera ramificación ($F_{2,47} = 8$, $P < 0.001$). La prueba post-hoc de Tukey mostró que en todos los casos los árboles vecinos alrededor del nido tuvieron significativamente menor DAP, altura total y altura a la primera ramificación (Fig. 3). Los nidos se encontraron en un promedio de 0.12 ± 4.5 m por encima de la altura promedio de los árboles vecinos, señalando que los nidos se encontraron expuestos por encima del dosel alrededor del nido (Chiavacci et al. 2014). Esto también indica que los nidos se encuentran en árboles emergentes.

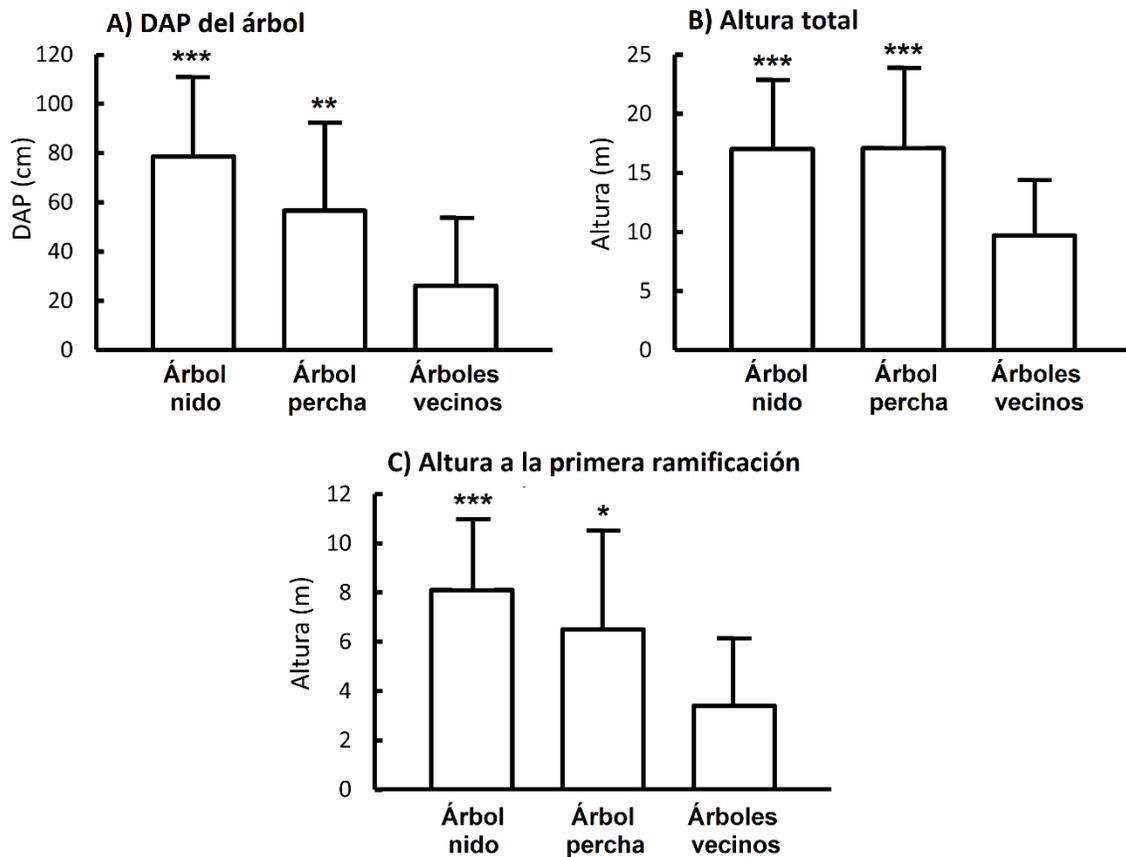


Figura 3. Promedio (\pm DS) de A) diámetro a la altura del pecho (DAP), B) altura total del árbol y C) altura a la primera ramificación de los árboles nido, árboles percha y árboles vecinos en los sitios de anidación. Símbolos arriba de barras indican diferencias significativas de árbol-nido y árbol percha con respecto a los árboles vecinos: * $P < 0.05$; ** $P < 0.01$; *** $P < 0.001$.

Disponibilidad de cavidades

Se registraron un total de 15 cavidades accesibles para los halcones (con diámetro de entrada >13 cm) en 3.75 ha de bosque subcaducifolio, caducifolio y de *P. mexicana*. Esto representa

en conjunto 4 cavidades accesibles/ha en el bosque tropical seco. El bosque subcaducifolio presentó el mayor número de 7 cavidades accesibles con una densidad de 5.6 cavidades accesibles/ha, seguido del bosque caducifolio donde se encontraron 5 cavidades en una densidad de 4 cavidades accesibles/ha (Fig. 4). El bosque de *P. mexicana* presentó la menor cantidad de 3 cavidades con una densidad de 2.4 cavidades accesibles/ha (Fig. 4). Las cavidades se formaron por causas naturales de decaimiento y ruptura del tronco o ramas en árboles vivos de 9 especies diferentes, de las cuales *P. mexicana* fue más frecuente (Fig. 5). Los árboles que presentaron cavidades accesibles para el halcón tuvieron en promedio de 8.7 ± 3 m altura total, con 41.4 ± 14.7 cm de DAP ($n = 15$). Dos terceras partes de las cavidades se presentaron en el tronco principal y el resto en ramas vivas o muertas.

Con base en las características mínimas de cavidades utilizadas para anidar por los halcones, se consideraron cavidades adecuadas para la anidación del halcón selvático de collar los que tuvieron ≥ 6 m altura desde el suelo, ≥ 13 cm ancho de entrada y ≥ 20 cm profundidad interna. Únicamente 4 cavidades presentaron estas características, dando una densidad promedio de 1 cavidad adecuada/ha en todos los tipos de vegetación. Los transectos en el bosque subcaducifolio presentaron el 50% de las cavidades adecuadas (1.6 cavidades adecuadas/ha), mientras que el bosque caducifolio y de *P. mexicana* presentaron de igual manera 0.8 cavidades adecuadas/ha (Fig. 4).

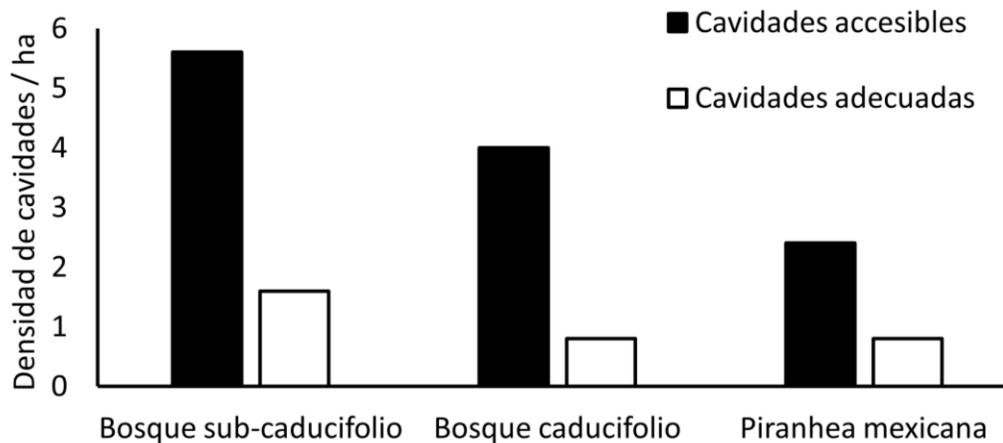


Figura 4. Densidad de cavidades accesibles y adecuadas para la anidación del halcón selvático de collar en tres tipos de vegetación.

Selección de sitios de anidación

Los nidos de halcones se presentaron en 7 especies de árboles, mientras que las cavidades disponibles se encontraron en una mayor variedad de especies de árboles (Fig. 5). La proporción de especies de árboles usados para anidar difirió significativamente de la proporción de especies con cavidades disponibles ($P = 0.007$), indicando que los halcones seleccionan cavidades en determinadas especies de árboles para anidar (Fig. 5).

Las cavidades utilizadas como nidos por los halcones se encontraron de manera significativa en árboles más altos y con mayor DAP comparado con todos los árboles que presentaron cavidades accesibles disponibles (Tabla 1). La regresión logística simple indicó que la altura total del árbol (Wald $X^2 = 2.68$, $P = 0.007$) predijo significativamente la selección de sitios de anidación por el halcón selvático de collar, seleccionando cavidades en árboles emergentes. Derivado de esto, la razón de probabilidades mostró que una cavidad es

1.9 veces más probable de ser seleccionada por cada metro que incrementa la altura total del árbol (95% CI = 1.19 – 3.06). Este modelo individual presentó un porcentaje de devianza explicada de 53.2% y un valor de criterio de información de Akaike (AIC) de 26.6.

Tabla 1. Características (promedio \pm DS) de las cavidades usadas como nidos y las cavidades disponibles con diámetro de entrada ≥ 13 cm, con sus respectivos valores de significancia de la prueba de *t* de Welch de dos muestras.

Variable	Cavidades nido (<i>n</i> = 19)	Cavidades disponibles (<i>n</i> = 15)	Valor de significancia
Altura total del árbol (m)	17 \pm 5.2	8.7 \pm 3.0	$t_{29} = 5.85, P < 0.001$
DAP árbol (cm)	78.6 \pm 29.2	41.4 \pm 8.7	$t_{27} = 4.81, P < 0.001$
Altura de la cavidad (m)	10.3 \pm 2.8	5.0 \pm 3.2	$t_{27} = 4.89, P < 0.001$
Diámetro de soporte (cm)	52.9 \pm 22.5	36 \pm 10.7	$t_{30} = 3.05, P = 0.004$
Ancho de entrada (cm)	23.5 \pm 10	18.0 \pm 3.4	$t_{23} = 2.22, P = 0.036$
Profundidad (cm)	86.3 \pm 69.5 (<i>n</i> = 17)	54.5 \pm 52.2	$t_{29} = 1.45, ns$

Por otro lado, las cavidades nido se encontraron a significativamente mayor altura del suelo, en ramas o troncos con mayor diámetro de soporte y con mayor ancho de entrada en comparación con las cavidades disponibles (Tabla 1). La profundidad de los nidos no fue significativamente diferente a las cavidades disponibles, aunque los nidos fueron ligeramente más profundos (Tabla 1). Asimismo, el modelo de regresión logística múltiple con las características de las cavidades indicó que la altura de la cavidad fue la única variable predic-

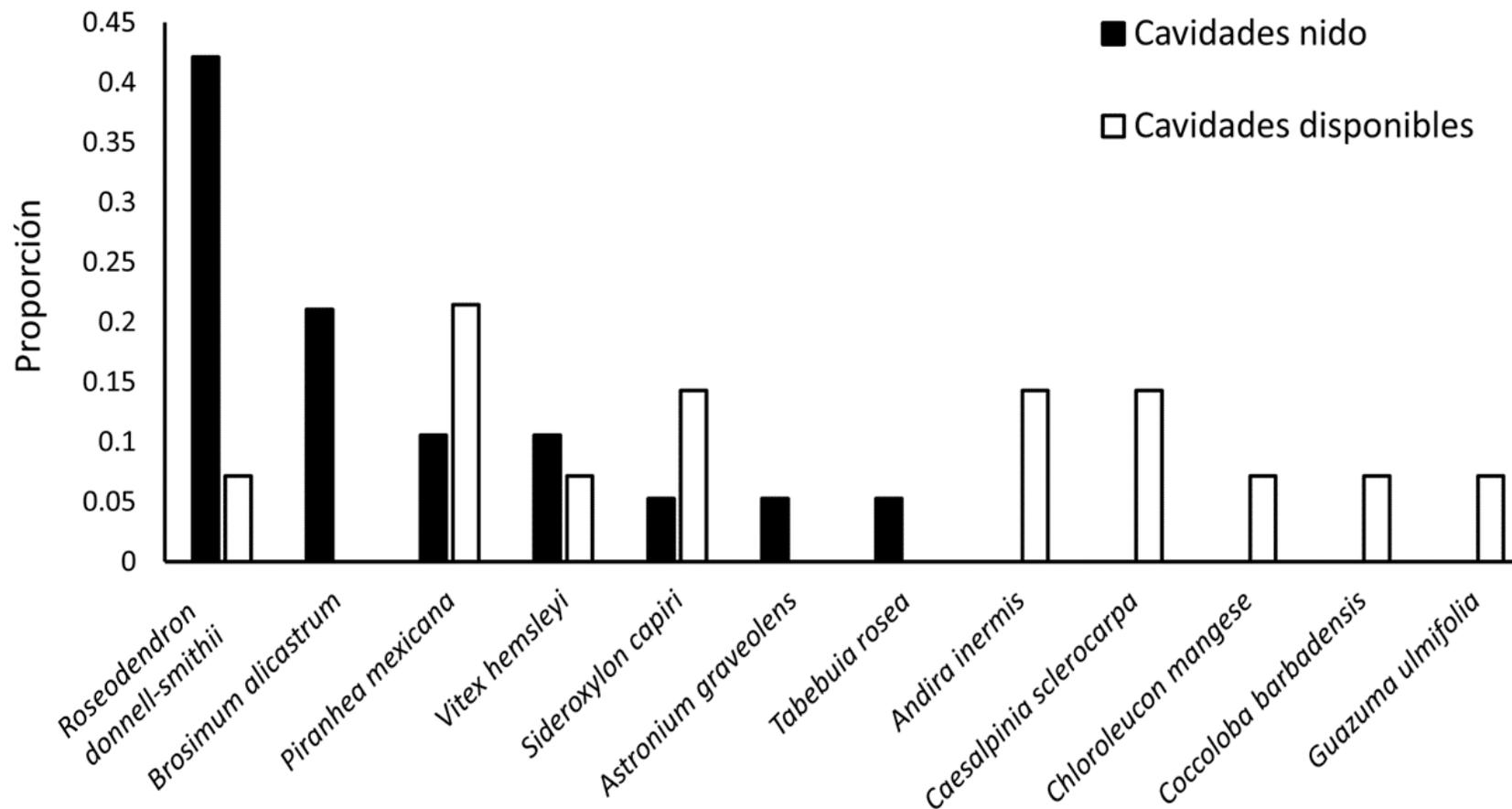


Figura 5. Proporción de árboles usados como sitios de anidación por el halcón selvático de collar y de las especies de árboles con cavidades accesibles (entrada ≥ 13 cm).

tora (Wald $X^2 = 2.24$, $P = 0.026$) de la selección de cavidades por los halcones (Tabla 2). La razón de probabilidades mostró que una cavidad es 1.87 veces más probable de ser seleccionada por cada metro que incrementa la altura de la cavidad desde el suelo (95% CI = 1.07 – 3.26) (Tabla 2). El modelo presentó un porcentaje de devianza explicada de 49.7% y AIC de 32.3.

Tabla 2. Resultado de la regresión logística múltiple con cuatro variables predictoras para evaluar selección de cavidades por los halcones.

Variable	Wald (x^2)	P-value	Razón de probabilidades (CI 95%)
Altura de la cavidad (m)	2.22	0.026	1.87 (1.07 – 3.26)
Diámetro de soporte (cm)	1.26	0.207	1.06 (0.96 – 1.18)
Ancho de entrada (cm)	0.99	0.301	1.12 (0.89 – 1.42)
Profundidad interna (cm)	1.02	0.306	1.01 (0.98 – 1.04)

Éxito reproductivo

De todos los nidos encontrados, se registró un tamaño de puesta promedio de 2.1 ± 0.57 huevos (rango: 2 – 3 huevos, $n = 10$ nidos). De 15 intentos reproductivos en 13 cavidades, cinco nidos fueron exitosos logrando producir dos pollos cada uno (Fig. 6), mientras 10 nidos fracasaron. Por lo que se pudo estimar un 33% de éxito de anidación, con una productividad reproductiva final (considerando nidos fracasados) de 0.66 ± 1 volantones/pareja ($n = 15$ nidos). La regresión logística para evaluar la influencia de las características de las cavidades

y del árbol-nido en el éxito reproductivo no fue significativo, posiblemente debido al bajo tamaño de muestra de nidos exitosos (Tabla 3).



Figura 6. A) Nidada de dos huevos en la base de la cavidad. Foto con GoPro 3+. B) Nidada de dos pollos de 4-5 semanas de edad. Foto con la sonda endoscópica Depstech.

Las causas principales de fracaso de los nidos fueron la depredación ($n = 6$) y la inundación de cavidades ($n = 3$) por el paso de un huracán en la región en la temporada de 2021. Uno de los nidos fue abandonado en la etapa de incubación, posiblemente porque la hembra no recibió suficiente alimento por parte del macho. En uno de los nidos no se determinó la causa de fallo, sin embargo, la cavidad fue ocupada posteriormente por una pareja de patos. Otro nido fue usurpado por dos iguanas mexicanas de cola espinosa (*Ctenosaura pectinata*) durante la etapa de polluelos, llevando a cabo un posible evento de depredación. Al final de la temporada reproductiva de 2021, tres de los árboles que

albergaron estos nidos se cayeron por causa de un huracán. Así mismo, en 2022 dos cavidades nido presentaron modificaciones estructurales por lo que los halcones no anidaron ahí. Uno de los nidos presentó un hueco cerca de la base, mientras que, en el otro, una pedazo de pared colapsó y obstruyó su base.

Tabla 3. Resultados de regresión logística individual para las variables para evaluar influencia de las características de las cavidades en el éxito reproductivo

Variable	Wald (χ^2)	<i>P</i> -value	Razón de probabilidades (CI 95%)
Altura del árbol (m)	1.79	0.281	1.15 (0.89 – 1.49)
DAP del árbol (cm)	1.21	0.224	1.03 (0.97 – 1.09)
Altura de la cavidad (m)	1.34	0.179	1.34 (0.87 – 2.07)
Diámetro de soporte (cm)	1.16	0.247	1.07 (0.94 – 1.23)
Ancho de entrada (cm)	0.06	0.952	1.00 (0.90 – 1.11)
Profundidad interna (cm)	-0.05	0.957	0.99 (0.98 – 1.01)
Ubicación de la entrada (lateral o superior)	-0.262	0.794	0.74 (0.08 – 6.46)

DISCUSIÓN

Características de los sitios de anidación

Los nidos del halcón selvático de collar se ubicaron en cavidades grandes en árboles maduros y emergentes en el bosque subcaducifolio en la rivera de los arroyos, principalmente en

árboles de *R. donnell-smithii* y *B. alicastrum*. Esto es similar a lo encontrado en otros estudios donde el halcón selvático de collar se ha reportado usando predominantemente uno o dos especies de árbol para anidar (Thorstrom 2001, Carrara et al. 2007). En el Parque Nacional de Tikal en Guatemala, casi la mitad de los nidos del halcón selvático de collar se encontraron en una sola especie de árbol *Cedrela odorata* (Thorstrom 2001). En el mismo estudio, el halcón selvático barrado (*Micrastur ruficollis*) anidó en una amplia variedad de árboles, sin embargo, una tercera parte de los nidos también se encontraron en *C. odorata* (Thorstrom 2001). En la región del Pantanal en Brasil, seis nidos del halcón selvático de collar se encontraron en una sola especie de árbol, *Sterculia apetala*, que alcanza una altura de 20 a 40 m y es abundante en la región (Carrara et al. 2007). De esta manera, los halcones muestran preferencia por anidar en árboles que alcanzan gran talla.

Asimismo, la ubicación de los árboles-nido en la rivera de los arroyos, donde hay una mayor disponibilidad de agua, les permite alcanzar gran altura (Lott et al. 1987). Los árboles maduros y de mayor tamaño son más propensos a la formación de cavidades por diversos procesos de senescencia, como el rompimiento de ramas y posterior decaimiento del corazón del árbol (Ibarra et al. 2020). Por tanto, sólo los árboles grandes con considerable diámetro del tronco son capaces de albergar cavidades de tamaño suficiente para especies grandes como los halcones.

Los nidos encontrados en este estudio se encontraron en su mayoría en el tronco principal de árboles emergentes, a la altura de la primera ramificación, y rodeados de árboles vecinos de menor altura. A pesar de que la pérdida de dosel y estructura vertical de la vegetación es resultado de los eventos climatológicos recientes en la región (Jimenez-Rodríguez et al. 2018), el perfil de vegetación alrededor de los nidos coincide con los sitios

de anidación descritos en Guatemala (Thorstrom 2001). Los halcones también ocuparon árboles emergentes para perchar antes o después de ingresar al nido, llamar a la pareja y defender territorio de conespecíficos, lo cual es un comportamiento característico de los halcones del género *Micrastur* (Thorstrom 2012a). El uso de perchas en árboles alto confiere a las rapaces accesibilidad al nido y permite detectar intrusos (Greenwood y Dawson 2011, Chiavacci et al. 2014). A pesar de que la altura de las cavidades-nido de 6 a 15 m desde el suelo registrado en el presente estudio fue menor de lo registrado en Guatemala, donde los nidos se ubicaron en un rango de 15 a 24 m (Thorstrom 2001), los halcones utilizaron los árboles emergentes para anidar, con cavidades cerca del nivel del dosel. Para una especie de amplia distribución, esto sugiere que el uso de sitios de anidación con características adecuadas ocurre en función de la estructura de la vegetación y los árboles disponibles regionalmente.

Por otro lado, los nidos encontrados en el presente estudio presentaron amplia variación en las dimensiones de entrada y profundidad, sin embargo, todas las cavidades fueron lo suficientemente grandes para dar espacio a la hembra y los pollos. En Guatemala, el halcón selvático de collar ocupó cavidades más grandes que el halcón selvático barrado que es de menor tamaño corporal (Thorstrom 2001), lo que indica que los halcones pueden utilizar cavidades con dimensiones variables siempre y cuando sean acordes a su tamaño corporal.

Por último, la distancia entre pares de nidos cercanos de 1.59 ± 0.5 km fue menor que la reportada en Tikal, Guatemala, donde la distancia entre nidos del halcón selvático de collar fue de 3.28 ± 0.39 km (Thorstrom 2001). Sin embargo, fue ligeramente mayor que la del más abundante halcón selvático barrado con 1.08 ± 0.27 km en el mismo estudio (Thorstrom

2001). Las distancias observadas en nuestro sitio de estudio pueden deberse, por un lado, a una alta abundancia de halcones en el sitio de estudio (Domínguez-Pompa 2019), y por el otro, a la distribución agregada de recursos de anidación en los parches del bosque subcaducifolio (Vázquez y Renton 2015).

Disponibilidad de cavidades

En nuestro estudio estimamos una densidad de 4 cavidades accesibles/ha (entrada ≥ 13 cm) para el halcón selvático de collar, con únicamente 1 cavidad adecuada/ha que presentó características dentro del rango de las cavidades utilizadas para anidar por los halcones. El 50% de las cavidades adecuadas para el halcón selvático de collar se encontraron en el bosque subcaducifolio, existiendo pocos recursos de anidación para los halcones en el bosque caducifolio y el bosque de *P. mexicana*. Otros estudios en bosques secos también han encontrado mayor disponibilidad de cavidades en el bosque subcaducifolio para aves adoptadoras de cavidades de mayor talla (de la Parra-Martínez et al. 2015, Vázquez y Renton 2015, Medina-Estrada et al. 2022). Esto se debe a que la composición florística del bosque subcaducifolio difiere de la del bosque caducifolio como resultado del relieve y la heterogeneidad ambiental a escala local (Lott et al 1987, Balvanera et al. 2002). Atributos como el tipo de suelo y la mayor disponibilidad de agua en cañadas y valles propician el establecimiento de la comunidad arbórea de mayor tamaño que caracteriza al bosque subcaducifolio (Lott et al 1987, Balvanera et al. 2002). Una mayor disponibilidad de agua también permite a los árboles crecer más rápido y alcanzar mayor tamaño (Koch et al. 2008). Así mismo, una mayor humedad en el bosque subcaducifolio propicia la descomposición de la madera y favorece la formación de cavidades (Ibarra et al. 2020). De esta manera, el bosque

subcaducifolio y los bosques ribereños son clave en proveer recursos de anidación para aves grandes que anidan en cavidades (Santhoshkumar y Balasubramanian 2010, de la Parra-Martínez et al. 2015, Girikaran et al. 2019, Medina-Estrada et al. 2022).

La densidad de 4 cavidades accesibles/ha para el halcón selvático de collar encontrada en el presente estudio es menor que la reportada de 16 cavidades/ha para cacatúas (Psittaciformes) en Australia que ocupan cavidades con entrada mínima de 9 cm (Saunders et al. 1982). No obstante, la densidad encontrada fue parecida a las 4.7 cavidades/ha reportadas para la guacamaya verde en la costa de Jalisco (de la Parra-Martínez et al. 2015). En contraste, la densidad de 1 cavidad adecuada para el halcón selvático de collar fue dentro del rango de 0.7-1.6 cavidades adecuadas/ha encontrados para patos, loros y guacamayas (Soulliere 1988, de la Parra-Martínez et al. 2015, De Labra-Hernández y Renton 2016) y mayor que la baja densidad de sólo 0.1 cavidad accesible/ha para cálaos en bosques secundarios de Malasia (Kaur et al. 2020). Sin embargo, el número de cavidades adecuadas para el halcón selvático de collar podría ser aún menor si las cavidades no presentan una base horizontal y tamaño interno suficiente, aun cuando su altura, ancho de entrada y profundidad se encuentren dentro del rango usado por los halcones.

Por otro parte, la competencia intra e interespecífica también podría reducir la disponibilidad de cavidades (Carrara et al. 2007, Kobayashi et al. 2013, De Labra-Hernández y Renton 2016). La usurpación de cavidades entre el halcón selvático de collar y guacamayas se ha reportado múltiples veces en diferentes sitios (López-Lánus 2000, Carrara et al. 2007, Magallón 2009, Grilli et al. 2013, de la Parra-Martínez et al. 2015). En el presente estudio, se observaron dos parejas de pijijes alas blancas (*Dendrocygna autumnalis*) ocupando cavidades previamente usadas por los halcones. Así mismo, se registró la usurpación de un

nido activo de halcones por dos iguanas mexicanas de cola espinosa (*Ctenosaura pectinata*). Por otro lado, el comportamiento territorial y las interacciones antagónicas entre diferentes usuarios de las cavidades también pueden limitar el acceso a los recursos de anidación. En este estudio se observó a una pareja de halcón selvático de collar y una pareja de halcón guaco (*Herpethotes cachinnans*) utilizando diferentes cavidades del mismo árbol, pero alternando sus intentos reproductivos anuales.

Selección de sitios de anidación

También encontramos que el halcón selvático de collar seleccionó cavidades-nido a mayor altura desde el suelo en árboles grandes, emergentes. La altura total del árbol y altura de la cavidad sobre el suelo también fueron las variables que mejor predice la selección del sitio de anidación por el halcón selvático de collar. La altura de la cavidad es también un criterio de selección para otras aves anidadoras de cavidades grandes (Severinghaus 2007, Kobayashi et al. 2013, de la Parra-Martínez et al. 2015, De Labra-Hernández y Renton 2016), así como un factor que influye directamente en el éxito reproductivo y la tasa de depredación (Nilsson 1984, Li y Martin 1991). En Guatemala, las cavidades a mayor altura del halcón selvático barrado tuvieron mayor éxito reproductivo, mientras que la principal causa de fracaso fue consecuencia de la depredación de huevos, pollos o incluso de la hembra adulta (Thorstrom 2012b). Por lo tanto, la selección de cavidades a mayor altura puede ser una estrategia de evasión de depredadores por los halcones que anidan en cavidades. Aun cuando el promedio de altura de los nidos encontrado en el bosque tropical seco fue menor que el reportado en Guatemala (Thorstrom 2001), los halcones seleccionaron las cavidades de mayor altura disponibles en el bosque tropical seco.

Por otro lado, las características de las cavidades como ancho de entrada y profundidad no tuvieron mayor influencia sobre la selección del sitio de anidación. Esto contrasta con lo que se ha encontrado para aves pequeñas anidadoras secundarias de cavidades donde el ancho de entrada y la profundidad interna de la cavidad son criterios de selección del nido (Li y Martin 1991, Politi et al. 2009, Cockle et al. 2011). En el caso de las rapaces anidadoras de cavidades pequeñas, un ancho de entrada mínimo excluye la entrada a depredadores potenciales de mayor tamaño (Hardy y Morrison 2001, 2003, Arsenault 2004). De manera similar, una mayor profundidad impide que los depredadores alcancen el contenido de la nidada. Como depredadores tope de gran tamaño, el halcón selvático de collar puede defender activamente su nido de depredadores pequeños, lo que sugiere que características específicas de las cavidades no necesariamente están sujetas a selección, siempre y cuando la cavidad proporcione protección y espacio suficiente para la hembra y los pollos.

Una característica en común de los nidos es que todos presentaron una base horizontal amplia. Esta característica no fue evaluada en las cavidades disponibles, sin embargo, es poco factible que los halcones utilicen cavidades sin esta característica, aun cuando las dimensiones de ancho de entrada y profundidad se encuentren dentro de los rangos utilizados. Por otro lado, el uso de cavidades con características altamente variables puede deberse a una baja disponibilidad de cavidades, teniendo como consecuencia que algunas parejas utilicen cavidades sub-óptimas (McCallum y Gelbach 1988). Una baja disponibilidad de cavidades con características adecuadas puede ser un factor que limite el número de parejas reproductivas de los halcones.

Éxito reproductivo

El tamaño de puesta predominante de 2 huevos es similar a lo reportado para la especie en Guatemala y en el Pantanal (Guedes 1993, Thorstrom et al. 2000). Los dos intentos reproductivos con 3 huevos se registraron únicamente en años previos al huracán Patricia. La productividad reproductiva final de 0.66 volantones/intentos reproductivos es la más baja reportada de todos los estudios. En Guatemala se reportaron 0.9 volantones/intentos reproductivos (Thorstrom et al. 2000), 1.67 volantones/nido en el Pantanal donde todos los nidos fueron exitosos (Carrara et al. 2007) y 1.8 volantones/nido (Guedes 1993). El fracaso de los nidos ocurrió mayoritariamente durante la etapa de incubación, al igual que lo reportado en Guatemala (Thorstrom et al. 2000). En el bosque tropical seco, la incubación de los halcones coincide con el final de la temporada de secas, cuando la disponibilidad de recursos es crítica. La falta de agua influye en la cobertura vegetal, abundancia de artrópodos y otros recursos alimenticios, por lo que su efecto se escala a través de la cadena trófica hasta los depredadores tope (Lister y García 1992, Cantú-Salazar et al. 2005). De esta manera, una baja disponibilidad de recursos puede incrementar la presión de depredación durante la incubación y ser causa de abandono de los nidos por falta de provisión de alimento para la hembra. Además, la ausencia total de follaje en el bosque seco aumenta la visibilidad de los nidos, lo que los hace más vulnerables a los depredadores (Vega Rivera et al. 2009).

Respecto a la productividad de los halcones, ninguna de las características de las cavidades influyó de manera significativa el éxito reproductivo de los halcones. Sin embargo, la inundación de las cavidades fue causa del 33% de nidos fracasados en 2021. Todas las cavidades inundadas presentaron la entrada de la cavidad en la parte superior, siendo la causa de la entrada de agua en la cavidad por el paso de un huracán con lluvias

fuertes atípicas a inicio de la temporada de lluvias. Lluvias intensas son causa de fracaso de nidos para especies que anidan en cavidades (Radford y Du Plessis 2003), especialmente aquellas con entrada superior. Por tanto, la influencia de esta característica en el éxito reproductivo es indirecta y depende de la temporalidad anual e intensidad de los huracanes en la región.

Consideraciones para conservación

La cercanía entre pares de nidos, la ubicación de todos los nidos y la mayor densidad de cavidades adecuadas en el bosque subcaducifolio ponen de manifiesto la distribución agregada de los recursos de anidación de los halcones en este tipo de vegetación. Así mismo, el bosque subcaducifolio representa un hábitat crítico para otras especies de talla grande que anidan en cavidades (Santhoshkumar y Balasubramanian 2010, de la Parra-Martínez et al. 2015, Girikaran et al. 2019, Medina-Estrada et al. 2022). Esto destaca la importancia de conservar este tipo de bosque con extensión restringida dentro del bosque tropical seco. En la región del Balsas, el bosque subcaducifolio representa el 8.9% del hábitat disponible en la región (Medina-Estrada et al. 2022), mientras que, en la costa de Jalisco representa el 3.7% por ciento y en la reserva de la biósfera de Chamela-Cuixmala el 2% del hábitat disponible (Sánchez-Azofeifa 2009). El bosque subcaducifolio se encuentra altamente amenazado dado que se distribuye cerca de los cauces en planicies aluviales cuyo suelo fértil es clave para el establecimiento de áreas agrícolas y ganaderas (Sánchez-Azofeifa y Portillo-Quintero 2011).

Además de la pérdida de hábitat, la extracción de recursos maderables y la tala selectiva también hace vulnerables a los halcones que dependen de árboles grandes y maduros para anidar. Con excepción de *V. hemsleyi*, todas las especies de árboles donde

anida el halcón selvático de collar son de interés económico y maderable (Pennington y Sarukhán 2005). La tala selectiva de estas especies puede limitar la reproducción de los halcones a largo plazo dado que el crecimiento de árboles de gran talla y la consecuente formación de cavidades grandes puede tomar décadas (Edworthy y Martin 2014, Altamirano et al. 2017, Edworthy et al. 2018).

En la costa del Pacífico mexicano, los huracanes son otro factor de riesgo para la anidación de los halcones. Recientes eventos climáticos han transformado severamente la estructura arbórea del bosque (Parker et al. 2018), especialmente en el bosque subcaducifolio donde los árboles de mayor altura se vieron severamente afectados por la pérdida sustancial de dosel (Jimenez-Rodríguez et al. 2018). Asimismo, estos huracanes ocasionaron la reducción del 50% en la densidad de cavidades en el bosque subcaducifolio (Renton et al. 2018). La pérdida de cobertura de dosel incrementa la exposición de los árboles emergentes en el bosque subcaducifolio ante vientos de alta intensidad. El avanzado grado de senescencia que muestran algunos árboles-nido de los halcones acentúa la vulnerabilidad de los recursos de anidación ante futuros huracanes en la región. La recurrencia de este tipo de eventos es anual, sin embargo, la magnitud del impacto en la estructura y composición del bosque tropical seco es impredecible. El presente estudio destaca la importancia de conservar árboles maduros y emergentes del bosque subcaducifolio que proveen sitios de anidación para las aves rapaces de talla grande.

CONCLUSIONES

- El halcón selvático de collar seleccionó para anidar árboles grandes, emergentes del bosque subcaducifolio, principalmente en las especies *Roseodendron donnell-smithii* y *Brosimum alicastrum*.
- La altura total del árbol y altura de la cavidad fueron las variables que mejor predicen la selección de sitios de anidación por los halcones.
- Los halcones utilizaron cavidades-nido con características variables de ancho entrada y profundidad, lo que sugiere cierta flexibilidad en la selección de cavidades.
- Hubo una baja densidad de 1 cavidad adecuada/ha para el halcón selvático de collar en el bosque tropical seco y estos recursos de anidación se concentraron en el bosque subcaducifolio.
- Los halcones presentaron un 33% de éxito reproductivo, siendo la depredación, la inundación de cavidades y la usurpación del sitio de anidación las principales causas de fracaso de los nidos. Las características de las cavidades no influyeron de manera significativa en el éxito reproductivo.
- En el bosque tropical seco, el bosque subcaducifolio es clave en proveer recursos de anidación para las aves anidadoras de cavidades de gran talla.

REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Aitken, K. E., y Martin, K. 2004. Nest cavity availability and selection in aspen conifer groves in a grassland landscape. *Canadian Journal of Forest Research*, 34: 2099-2109.
- Altamirano, T. A., Ibarra, J. T., Martin, K., y Bonacic, C. 2017. The conservation value of tree decay processes as a key driver structuring tree cavity nest webs in South American temperate rainforests. *Biodiversity and conservation*, 26: 2453-2472.
- Andersen, D. E. 2007. Survey techniques. En: *Raptor Research and Management Techniques* (D.M. Bird y K.L. Bildstein, editores). Hancock House, Surrey, BC, Canadá. 153-169.
- Andersson, J., Domingo Gómez, E., Michon, S., y Roberge, J. M. 2017. Tree cavity densities and characteristics in managed and unmanaged Swedish boreal forest. *Scandinavian Journal of Forest Research* 33: 233-244.
- Arsenault, D. P. 2004. Differentiating nest sites of primary and secondary cavity-nesting birds in New Mexico. *Journal of Field Ornithology* 75: 257-265.
- Balvanera, P., Lott, E., Segura, G., Siebe, C., e Islas, A. 2002. Patterns of b-diversity in a Mexican tropical dry forest. *Journal of Vegetation Science* 13: 145–158.
- Belthoff, J. R., y Ritchison, G. 1990. Nest-site selection by Eastern Screech-Owls in central Kentucky. *The Condor* 92: 982-990.
- Bólla, D. A., Just, J. P. G., Romagna, R. S., Viana, I. R., y Zocche, J. J. 2018. First record of a four-egg clutch of Collared Forest Falcon *Micrastur semitorquatus*, with notes on a nest in a building in southern Brazil. *Bulletin of the British Ornithologists' Club* 138: 41-44.

- Bonaparte, E. B., Ibarra, J. T., y Cockle, K. L. 2020. Conserving nest trees used by cavity-nesting birds from endangered primary Atlantic forest to open farmland: increased relevance of excavated cavities in large dead trees on farms. *Forest Ecology and Management* 475: 118440.
- Boyle, W. A., Ganong, C. N., Clark, D. B., y Hast, M. A. 2008. Density, distribution, and attributes of tree cavities in an old-growth tropical rain forest. *Biotropica* 40: 241-245.
- Buechley, E. R., Santangeli, A., Girardello, M., Neate-Clegg, M. H., Oleyar, D., McClure, C. J., y Şekercioglu, Ç. H. 2019. Global raptor research and conservation priorities: Tropical raptors fall prey to knowledge gaps. *Diversity and Distributions* 25: 856-869.
- Brush, T. 1983. Cavity use by secondary cavity-nesting birds and response to manipulations. *Condor* 85: 461-466.
- Bullock, S. H. 1986. Climate of Chamela, Jalisco, and trends in the south coastal region of Mexico. *Archives for Meteorology, Geophysics, and Bioclimatology. Series B* 36: 297-316.
- Cahill, A. J. 2003. Nest-site characteristics of the Red-knobbed Hornbill *Aceros cassidix* and Sulawesi Dwarf Hornbill *Penelopides exarhatus*. *Ibis* 145: E97-E113.
- Cantú-Salazar, L., Hidalgo-Mihart, M. G., López-González, C. A., y González-Romero, A. 2005. Diet and food resource use by the pygmy skunk (*Spilogale pygmaea*) in the tropical dry forest of Chamela, Mexico. *Journal of Zoology* 267: 283-289.

- Carrara, L. A., Antas, P. T. Z., y Yabe, R. S. 2007. Nidificação do gavião-relógio *Micrastur semitorquatus* (Aves: Falconidae) no Pantanal Mato-grossense: dados biométricos, dieta dos ninhegos e disputa com araras. *Revista Brasileira de Ornitologia* 15: 85-93.
- Carvalho-Filho, E. P. M., Carvalho, C. E. A., y Carvalho, G. D. M. 1998. Descrição da nidificação de *Micrastur semitorquatus* (Falconiformes: Falconidae) no interior de uma habitação rural, no Município de Sete Lagoas-MG. *Atualidades Ornitológicas* 86.
- Chiavacci, S. J., Bader, T. J., y Bednarz, J. C. 2014. Preferred nest site characteristics reduce predator-specific predation risk in a canopy-nesting raptor. *The Journal of Wildlife Management*, 78: 1022-1032.
- Cockle, K., Martin, K., y Wiebe, K. 2008. Availability of cavities for nesting birds in the Atlantic forest, Argentina. *Ornitologia Neotropical* 19: 269-278.
- Cockle, K. L., Martin, K., y Drever, M. C. 2010. Supply of tree-holes limits nest density of cavity-nesting birds in primary and logged subtropical Atlantic forest. *Biological Conservation* 143: 2851-2857.
- Cockle, K., Martin, K., y Wiebe, K. 2011. Selection of nest trees by cavity-nesting birds in the Neotropical Atlantic forest. *Biotropica* 43: 228-236.
- Cornelius, C., Cockle, K., Politi, N., Berkunsky, I., Sandoval, L., Ojeda, V., Rivera, L., Hunter, M., y Martin, K. 2008. Cavity-nesting birds in Neotropical forests: cavities as a potentially limiting resource. *Ornitología Neotropical* 19: 253-269.
- Datta, A., y Rawat, G. S. 2004. Nest-site selection and nesting success of three hornbill species in Arunachal Pradesh, north-east India: Great Hornbill *Buceros bicornis*,

- Wreathed Hornbill *Aceros undulatus* and Oriental Pied Hornbill *Anthracoceros albirostris*. *Bird Conservation International* 14: S39-S52.
- de la Parra-Martínez, S.M., Renton, K., Salinas-Melgoza, A., y Muñoz-Lacy, L. G. 2015. Tree-cavity availability and selection by a large-bodied secondary cavity-nester: the Military Macaw. *Journal of Ornithology* 156: 489–498.
- De Labra-Hernández, M. Á., y Renton, K. 2016. Importance of large, old primary forest trees in nest-site selection by the Northern Mealy Amazon (*Amazona guatemalae*). *Tropical Conservation Science* 9: 1940082916680361.
- Di Sallo, F. G., y Cockle, K. L. 2022. The role of body size in nest-site selection by secondary cavity-nesting birds in a subtropical Chaco forest. *Ibis* 164: 168-187.
- Domínguez-Pompa, A. 2019. Territorialidad y selección del hábitat del Halcón selvático del collar *Micrastur semitorquatus* en la Reserva de la Biosfera Chamela-Cuixmala, Jalisco. Tesis de Licenciatura. Universidad de Sonora, División de Ciencias Biológicas y de la Salud, Departamento de Investigaciones Científicas y Tecnológicas.
- Edworthy, A. B., y Martin, K. 2014. Long-term dynamics of the characteristics of tree cavities used for nesting by vertebrates. *Forest Ecology and Management* 334: 122-128.
- Edworthy, A. B., Trzcinski, M. K., Cockle, K. L., Wiebe, K. L., y Martin, K. 2018. Tree cavity occupancy by nesting vertebrates across cavity age. *Journal of Wildlife Management* 82: 639-648.
- García, E. 1988. Modificaciones al sistema de clasificación climática de Köppen. *Instituto de Geografía*, UNAM. México.

- García-Oliva, F., Camou, A., y Maass, J. M. 2002. El clima de la región central de la costa del Pacífico mexicano, 3-10 p. En: Noguera, F.A., M. Quesada Avendaño, J.H. Vega Rivera y A. N. García Aldrete. (Eds.), Historia Natural de Chamela. Universidad Nacional Autónoma de México, Instituto de Biología, México.
- Girikaran, P., Samson, A., Ramakrishnan, B., y Ramasubramanian, S. 2019. Nesting tree preference of Malabar pied hornbill (*Anthracoceros coronatus*) in pillur valley, Western Ghats, Southern India. Nature Conservation Research 4: 45-53.
- Greenwood, J. L. y Dawson, R. D. 2011. Nest-and territory-scale predictors of nest-site selection, and reproductive investment and success in a northern population of American kestrels (*Falco sparverius*). Ecoscience 18: 145-156.
- Grilli, P., Pagano, L., Juárez, M., y Marateo, G. 2013. Nidificación del halcón montés grande (*Micrastur semitorquatus*: Falconiformes: Falconidae) en Argentina y un nuevo caso de usurpación de nido de guacamayo. Acta zoológica lilloana 57: 235-239.
- Guedes, N. M. R. 1993. Nidificação do gavião-relógio (*Micrastur semitorquatus*) no Pantanal. Anais do III Congresso Brasileiro de Ornitologia, Pelotas, Brasil, p.53.
- Hardy, P. C., y Morrison, M. L. 2001. Nest site selection by Elf Owls in the Sonoran Desert. Wilson Journal of Ornithology 113: 23-32.
- Hardy, P. C., y Morrison, M. L. 2003. Nest-site selection by western screech-owls in the Sonoran Desert, Arizona. Western North American Naturalist 63: 533-537.
- Howell, S. N., y Webb, S. 1995. A guide to the birds of Mexico and northern Central America. Oxford University Press, Oxford.

- Ibarra, J. T., Novoa, F. J., Jaillard, H., y Altamirano, T. A. 2020. Large trees and decay: Suppliers of a keystone resource for cavity-using wildlife in old-growth and secondary Andean temperate forests. *Austral Ecology* 45: 1135-1144.
- Jimenez-Rodríguez, D. L., Alvarez-Añorve, M. Y., Pineda-Cortes, M., Flores-Puerto, J. I., Benítez-Malvido, J., Oyama, K., y Avila-Cabadilla, L. D. 2018. Structural and functional traits predict short term response of tropical dry forests to a high intensity hurricane. *Forest Ecology and Management* 426: 101-114.
- Katayama, M. V., Zima, P. V. Q., Perrella, D. F., y Francisco, M. R. 2017. Successional stage effect on the availability of tree cavities for cavity-nesting birds in an Atlantic Forest Park from the state of São Paulo, Brazil. *Biota Neotropica* 17: e20170391.
- Kaur, R., Ramli, R., Ancrenaz, M., Hassan, H., Ahmad, E., Ratag, M., Elahan, B., Sinyor, H., y Rajak, A. 2020. Estimating the availability of potential hornbill nest trees in a secondary forest patch in Kinabatangan, Sabah. *Forktail* 36: 56-62.
- Kobayashi, F., Toyama, M., y Koizumi, I. 2013. Potential resource competition between an invasive mammal and native birds: overlap in tree cavity preferences of feral raccoons and Ural owls. *Biological Invasions* 16: 1453-1464.
- Koch, A. J., Munks, S. A., Driscoll, D., y Kirkpatrick, J. B. 2008. Does hollow occurrence vary with forest type? A case study in wet and dry *Eucalyptus obliqua* forest. *Forest Ecology and Management* 255: 3938-3951.
- Li, P., y Martin, T. E. 1991. Nest-site selection and nesting success of cavity-nesting birds in high elevation forest drainages. *Auk* 108: 405-418.
- Lister, B. C., y Aguayo, A. G. 1992. Seasonality, predation, and the behaviour of a tropical mainland anole. *Journal of Animal Ecology* 61: 717-733.

- López-Lanús, B. 2000. Collared Forest-Falcon *Micrastur semitorquatus* courtship and mating, with take-over of a macaw nest. *Cotinga* 14: 9-11.
- Lott, E. J., Bullock, S. T., y Solis-Magallanes, J. A. 1987. Floristic diversity and structure of upland and arroyo forests of coastal Jalisco. *Biotropica* 19: 228-235.
- Luneau, M. D., y Noel, B. L. 2010. A wireless video camera for viewing tree cavities. *Journal of Field Ornithology* 81: 176–185.
- Maass, M., Ahedo-Hernández, R., Araiza, S., Verduzco, A., Martínez-Yrizar, A., Jaramillo, V. J., Parker, G., Pascual, F., García-Méndez, G., y Sarukhán, J. 2017. Long-term (33 years) rainfall and runoff dynamics in a tropical dry forest ecosystem in western Mexico: management implications under extreme hydrometeorological events. *Forest Ecology and Management* 426: 7-17.
- Magallón, C. C. C., y Ruz, C. R. B. 2009. Reporte de un nido de *Micrastur semitorquatus* en un nido previamente ocupado por *Ara militaris* en el refugio, Jalisco, México. *Mesoamericana* 13: 57-60.
- Mangiafico, S.S. 2015. An R Companion for the Handbook of Biological Statistics, version 1.3.2. rcompanion.org/rcompanion/b_07.html
(Pdf version: rcompanion.org/documents/RCompanionBioStatistics.pdf.)
- Marreis, I. T., Dalenogare, R. B., y Sander, M. 2009. Ocorrência de nidificação adaptativa de gavião-relógio (*Micrastur semitorquatus*, Vieillot, 1817) em habitat antrópico no Rio Grande do Sul. *Biodiversidade Pampeana*, 7: 47-50.
- Martijena, N. E. y Bullock, S. H. 1994. Monospecific dominance of a tropical deciduous forest in Mexico. *Journal of Biogeography* 21: 63-74.

- McCallum, D. A., y Gehlbach, F. R. 1988. Nest-site preferences of Flammulated Owls in western New Mexico. *The Condor* 90: 653-661.
- Medina-Estrada, J., Remolina-Figueroa, D., Ramírez-Bastida, P., Vázquez-Reyes, L. D. 2022. Nesting resources availability for cavity adopter birds in a tropical dry forest of Central Mexico. *Revista Mexicana de Biodiversidad* 93: 11.
- Miles, L., Newton, A. C., DeFries, R. S., Ravilious, C., May, I., Blyth, S., Kapos, V. y Gordon, J. E. 2006. A global overview of the conservation status of tropical dry forests. *Journal of Biogeography* 33: 491-505.
- Mitchell, K. 2010. Quantitative analysis by the point-centered quarter method. Department of Mathematics and Computer Science, Hobart and William Smith Colleges, Geneva, New York, USA.
- Monterrubio-Rico, T. C. y Escalante-Pliego, P. 2006. Richness, distribution and conservation status of cavity nesting birds in Mexico. *Biological Conservation* 128: 67-78.
- Newton, I. 1994. The role of nest sites in limiting the numbers of hole-nesting birds: a review. *Biological Conservation* 70: 265-276.
- Nilsson, S. G. 1984. The evolution of nest-site selection among hole-nesting birds: the importance of nest predation and competition. *Ornis Scandinavica* 15: 167-175.
- Olson, D. M., Dinerstein, E., Wikramanayake, E. D., Burgess, N. D., Powell, G. V. N., Underwood, E. C., D'Amico, J. A., Itoua, I., Strand, H. E., Morrison, J. C., Loucks, C. J., Allnutt, T. F., Ricketts, T. H., Kura, Y., Lamoreux, J. F., Wettengel, W. W., Hedao, P. y Kassem, K. R. 2001. Terrestrial ecoregions of the world: a new map of life on Earth. *BioScience* 51: 933-938.

- Parker, G., Martínez-Yrizar, A., Álvarez-Yépiz, J. C., Maass, M., y Araiza, S. 2018. Effects of hurricane disturbance on a tropical dry forest canopy in western Mexico. *Forest Ecology and Management* 426:39-52.
- Politi, N., Hunter, Jr, M., y 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., y Rivera, L. 2010. Availability of cavities for avian cavity nesters in selectively logged subtropical montane forests of the Andes. *Forest Ecology and Management* 260: 893-906.
- Poonswad, P. 1995. Nest site characteristics of four sympatric species of hornbills in Khao Yai National Park, Thailand. *Ibis* 137: 183-191.
- Pöysä, H., y Pöysä, S. 2002. Nest-site limitation and density dependence of reproductive output in the common goldeneye *Bucephala clangula*: implications for the management of cavity-nesting birds. *Journal of Applied Ecology* 39: 502-510.
- Radford, A. N., y Du Plessis, M. A. 2003. The importance of rainfall to a cavity-nesting species. *Ibis* 145: 692-694.
- Remm, J., Lohmus, A., y Remm, K. 2006. Tree cavities in riverine forests: what determines their occurrence and use by hole-nesting passerines? *Forest Ecology and Management* 221: 267-277.
- Remm, J., y Lohmus, A. 2011. Tree cavities in forests—the broad distribution pattern of a keystone structure for biodiversity. *Forest Ecology and Management* 262: 579-585.
- Rzedowski, J., 2006. Vegetación de México, 1era edición digital. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad (CONABIO).

http://www.biodiversidad.gob.mx/publicaciones/librosDig/pdf/VegetacionMx_Cont.pdf (consultado 07.12.20).

- Sánchez-Azofeifa, G. A., Quesada, M., Cuevas-Reyes, P., Castillo, A., y Sánchez-Montoya, G. 2009. Land cover and conservation in the area of influence of the Chamela-Cuixmala Biosphere Reserve, Mexico. *Forest Ecology and Management* 258: 907-912.
- Sánchez-Azofeifa, G. A., y Portillo-Quintero, C. 2011. Extent and drivers of change of neotropical seasonally dry tropical forests. En *Seasonally dry tropical forests: ecology and conservation* (R. Dirzo, H. S. Young, H. A. Mooney, y G. Ceballos, Ed). Island Press, Washington, DC. 45-58.
- Santhoshkumar, E., y Balasubramanian, P. 2010. Breeding behaviour and nest tree use by Indian Grey Hornbill *Ocyrceros birostris* in the Eastern Ghats, India. *Forktail* 26: 82-85.
- Saunders, D. A., Smith, G. T., y Rowley, I. 1982. The availability and dimensions of tree hollows that provide nest sites for cockatoos (Psittaciformes) in Western Australia. *Wildlife Research* 9: 541-556.
- Severinghaus, L. L. 2007. Cavity dynamics and breeding success of the Lanyu Scops Owl (*Otus elegans*). *Journal of Ornithology* 148: 407-416.
- Soulliere, G. J. 1988. Density of suitable wood duck nest cavities in a northern hardwood forest. *Journal of Wildlife Management* 52: 86-89.
- Stauffer, D. F., y Best, L. B. 1982. Nest-site selection by cavity-nesting birds of riparian habitats in Iowa. *Wilson Bulletin* 94: 329-337.

- Thorstrom, R. 2001. Nest-site characteristics and breeding density of two sympatric forest-falcons in Guatemala. *Ornitología Neotropical* 12: 337– 343.
- Thorstrom, R. 2012a. Collared Forest Falcon. En *Neotropical birds of prey: biology and ecology of a forest raptor community* (Whitacre, D. F. y J. P. Jenny, Ed.). Cornell University Press, New York, USA. 250-264.
- Thorstrom, R. 2012b. Barred Forest Falcon. En *Neotropical birds of prey: biology and ecology of a forest raptor community* (Whitacre, D. F. y J. P. Jenny, Ed.). Cornell University Press, New York, USA. 234-249.
- Thorstrom, R., Morales, C. M., y Ramos, J. D. 2001. Fidelity to territory, nest site and mate, survivorship, and reproduction of two sympatric forest-falcons. *Journal of Raptor Research* 35: 98-106.
- Thorstrom, R.; Ramos, J. D., y Castillo, J. M. 2000. Breeding biology and behavior of the Collared Forest–Falcon (*Micrastur semitorquatus*) in Guatemala. *Ornitología Neotropical* 11: 1-12.
- van der Hoek, Y., Gaona, G. V., y Martin, K. 2017. The diversity, distribution and conservation status of the tree-cavity-nesting birds of the world. *Diversity and Distributions* 23: 1120-1131.
- Vázquez, L., y Renton, K. 2015. High density of tree-cavities and snags in tropical dry forest of western Mexico raises questions for a latitudinal gradient. *PLoS One* 10: e0116745.
- Vega Rivera, J. H., Montaña, I. M., Rappole, J., y Cerda, F. C. 2009. Testing the importance of nest concealment: does timing matter?. *Journal of Field Ornithology*: 80, 303-307.

- Wiebe, K. L. 2011. Nest sites as limiting resources for cavity-nesting birds in mature forest ecosystems: a review of the evidence. *Journal of Field Ornithology* 82: 239-248.
- Yetter, A. P., Havera, S. P., y Hine, C. S. 1999. Natural-cavity use by nesting wood ducks in Illinois. *Journal of Wildlife Management* 63: 630-638.
- Zawadzka, D., Drozdowski, S., Zawadzki, G., y Zawadzki, J. 2016. The availability of cavity trees along an age gradient in fresh pine forests. *Silva Fennica* 50: 1441.