

## ABUNDANCIA Y ENDEMISMO EN LA PAVA CAUCANA (*PENELOPE PERSPICAX*): ¿ECOLOGÍA O HISTORIA?

Margarita M. Rios<sup>1</sup>, Gustavo A. Londoño<sup>2</sup>, Marcia C. Muñoz<sup>3</sup>, & Gustavo Kattan<sup>4</sup>

<sup>1</sup>Instituto de Ecología, UNAM, Mexico 04510, DF Mexico. *E-mail*: margaritarios@hotmail.com

<sup>2</sup>Florida Museum of Natural History and Department of Zoology, University of Florida, 223 Bartram Hall, Gainesville, FL 32611, USA.

<sup>3</sup>Department of Biology, University of Puerto Rico, San Juan, PR 00931

<sup>4</sup>Fundación EcoAndina/Wildlife Conservation Society Colombia Program, Apartado Aéreo 25527, Cali, Colombia.

**Abstract.** – **Abundance and endemism in the Cauca Guan (*Penelope perspicax*): Ecology or history?** – In general, species with restricted distributions tolerate a narrow range of conditions and tend to have low densities. The Cauca Guan (*Penelope perspicax*) is a cracid endemic from Colombia. Between October 2002 and September 2003 we conducted monthly surveys in the Santuario de Fauna y Flora Otún Quimbaya (SFFOQ). Here we present the habitat use by the Cauca Guan, its density in the central Andes of Colombia, and we discuss historical and ecological hypothesis about its restricted distribution. The Cauca Guan used all habitats present in the study site. However their use varied throughout the year. Forest, the largest area, was the most frequently habitat used (62%). In contrast, the exotic ash plantation (*Fraxinus chinensis*) was used 27.5% of the time, although this only encompasses less than 5% of the available area. We estimate 31 ind/km<sup>2</sup> inside the forest and 88 ind/km<sup>2</sup> in the ash plantation; however, density varied throughout the year. Guans were mainly congregated inside the forest during high fruit availability, while they were mainly inside the ash plantation during the lowest fruit availability which overlaps with production peaks of young ash leaves. The Cauca Guan is generalist of habitat, diet and nest placement. These generalist behaviors and high density do not agree with previous ideas that autoecological mechanisms maintain or create restricted distribution. In this case, other factors such as historical or other ecological mechanisms (e.g., competition with other Penelopinae species) are proposed to explain the restricted distribution of the Cauca Guan.

**Resumen.** – En general, las especies con distribución restringida toleran un estrecho espectro de condiciones y tienden a tener bajas densidades. La Pava Caucana (*Penelope perspicax*) es un crácido endémico de Colombia. Entre Octubre de 2002 y Septiembre de 2003, hicimos censos de pavas en el Santuario de Fauna y Flora Otún Quimbaya (SFFOQ). Determinamos la densidad poblacional de la Pava Caucana, los patrones de uso de hábitat y su relación con la disponibilidad y el uso de recursos. Además, discutimos diferentes hipótesis sobre los factores que restringen la distribución geográfica de esta especie. La Pava Caucana usó todos los hábitat disponibles en el SFFOQ, pero su uso varió a través del año. El bosque, que cuenta con la mayor área, fue el hábitat usado con mayor frecuencia (62%). En cambio, aunque la plantación de urapán (*Fraxinus chinensis*) comprende menos del 5% del área, 27,5% de los registros estuvieron concentrados en este hábitat. Estimamos una densidad de 31 ind/km<sup>2</sup> en el bosque y 88 ind/km<sup>2</sup> en la plantación de urapán, pero la tasa de encuentro varió a través del año. La mayor concentración de pavas en el bosque ocurrió principalmente durante la época de mayor abundancia de frutos mientras que, en la plan-

tación de urapán, ocurrió durante la época de baja abundancia de frutos que coincidió con una alta abundancia de hojas jóvenes del urapán. La Pava Caucana es generalista de hábitat, dieta y sitios de anidación, por lo que su distribución restringida probablemente responde a mecanismos diferentes a los autoecológicos propuestos tradicionalmente. Al parecer, la distribución restringida de esta pava está relacionada con procesos históricos como los que dieron origen a esta especie, y otros procesos ecológicos como competencia con otras especies de Penelopinae. *Aceptado el 26 de Octubre de 2007.*

**Key words:** Endemic, restricted distribution, habitat use, density, cracids, exotic plantation.

## INTRODUCCIÓN

Con pocas excepciones (Hanski *et al.* 1993), la abundancia de los animales se correlaciona positivamente con la extensión de su distribución geográfica (Bock & Ricklefs 1983, Brown 1984, Gaston *et al.* 1997). Estas dos variables responden a la combinación de muchas variables bióticas y abióticas que determinan la sobrevivencia y reproducción de los individuos de una especie (Brown 1984). Las especies que toleran un amplio espectro de condiciones pueden alcanzar altas densidades y habitar en muchos sitios y, por lo tanto, tienen una distribución geográfica amplia y son abundantes. Por otra parte, las especies que tienen requerimientos muy específicos de hábitat o recursos pueden ser localmente abundantes, pero pueden estar espacialmente limitadas por ese hábitat o esos recursos específicos, y tener distribuciones geográficas restringidas (Bock & Ricklefs 1983, Brown 1984).

La distribución restringida de las especies endémicas ha sido explicada principalmente a través de mecanismos ecológicos (i.e., disponibilidad de hábitat, capacidad de dispersión y de establecimiento, presencia de competidores y depredadores), pero sin tener en cuenta los posibles mecanismos históricos o fisiológicos. La comprensión de estos mecanismos es crítica para predecir la respuesta de estas especies a los cambios ambientales.

La familia Cracidae está constituida por 50 especies, de las cuales 10 son endémicas y enfrentan algún grado de amenaza (Delacour

& Amadon 2004, Brooks *et al.* 2007). Una de estas especies es la Pava Caucana (*Penelope perspicax*), la cual es endémica de Colombia, donde ocupa una estrecha distribución altitudinal y geográfica. Se encuentra en el valle medio del río Cauca, entre los 1000 y 2200 m de elevación, y su hábitat potencial actual es de menos de 750 km<sup>2</sup>, aunque se estima que su distribución original abarcaba unos 24 900 km<sup>2</sup> (Renjifo 2002).

Históricamente la Pava Caucana ha sido considerada exclusiva de bosques maduros y con alta vulnerabilidad a la fragmentación del hábitat (Delacour & Amadon 2004). Durante el siglo XX el hábitat y las poblaciones de la Pava Caucana disminuyeron drásticamente, hasta el punto que se creyó extinta. Se ha considerado que las principales características de la pava que ocasionaron la declinación de sus poblaciones son su alta especificidad de hábitat y su vulnerabilidad a la fragmentación (Renjifo 2002, Brooks *et al.* 2007). En las últimas décadas del siglo XX se redescubrieron algunas poblaciones y actualmente se conocen cuatro núcleos poblacionales (Kattan *et al.* 2006). Este estudio se desarrolló con el núcleo poblacional más grande.

Nuestros objetivos fueron determinar la densidad poblacional de la Pava Caucana en un paisaje heterogéneo, los patrones de uso hábitat y su relación con la disponibilidad y el uso de recursos. Con base en esta información, discutimos hipótesis históricas y ecológicas sobre los factores que restringen la distribución geográfica de esta especie.

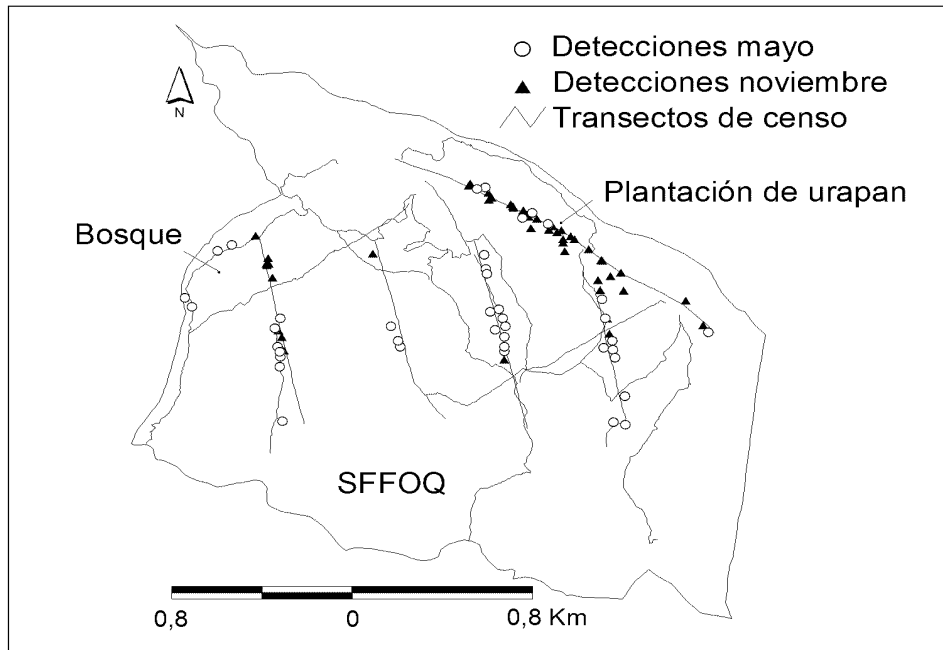


FIG. 1. La población de la Pava Caucaana (*Penelope perspicax*) del SFFOQ se concentró principalmente en el bosque en Mayo, durante la época de abundancia de frutos. En Noviembre, durante el periodo de baja abundancia de frutos y la producción de hojas nuevas de urapán, la población se concentró en la plantación.

## MÉTODOS

El estudio se llevó a cabo en el Santuario de Fauna y Flora Otún Quimbaya (SFFOQ; 4°43'11"N, 75°57'35"W, 1800–2100 m), ubicado al este de Pereira, Risaralda, Colombia, en la vertiente occidental de la cordillera Central de los Andes. El área de estudio comprende aproximadamente 459 ha y es adyacente al Parque Regional Ucumari (3980 ha). La temperatura promedio y la precipitación en el año del estudio fueron 16,8°C y 2561 mm.

La cuenca del río Otún fue parcialmente deforestada durante la primera mitad del siglo XX para la extracción de madera y el establecimiento de pastizales para ganadería. En la década de 1960, se inició un programa de

reforestación y la mayor parte del terreno fue destinada a regeneración natural, pero en algunas áreas se establecieron plantaciones monoespecíficas de especies nativas y exóticas (Londoño 1994). Actualmente el SFFOQ es un mosaico de parches de bosque secundario de diferentes edades (87%), plantaciones de roble andino (*Quercus humboldtii*, 5%), urapán (*Fraxinus chinensis*, 4%), coníferas (< 0,1%), y rastrojos (áreas de regeneración temprana, 4%).

Entre Octubre de 2002 y Septiembre de 2003, hicimos conteos de la Pava Caucaana sobre seis transectos lineales de 1 km, distribuidos equitativamente en el SFFOQ (Fig. 1). Cada transecto fue recorrido ocho veces cada mes y evaluamos la disponibilidad de frutos en 18 transectos establecidos al azar (ver más

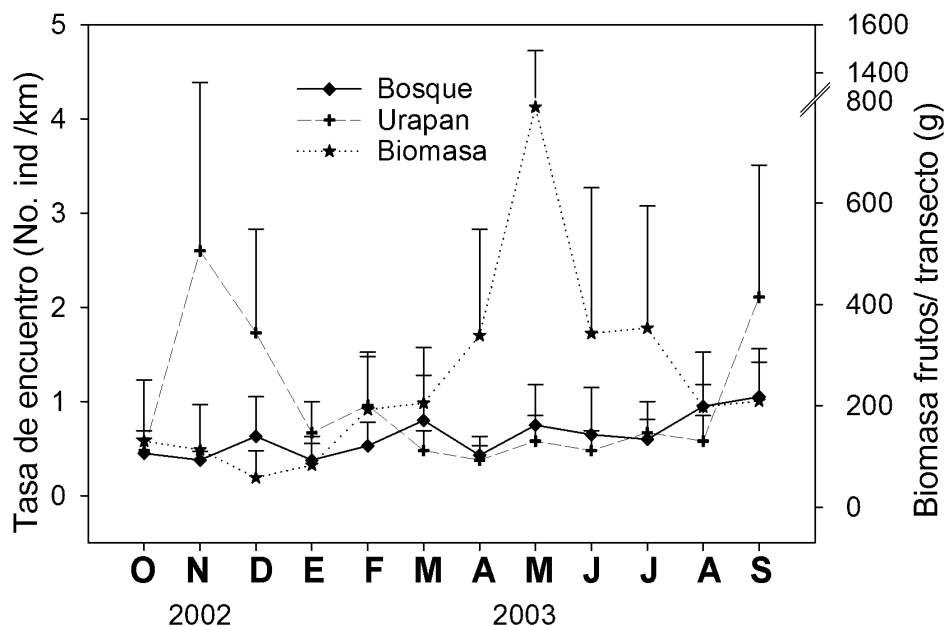


FIG. 2. Tasa de encuentro de la Pava Cauca (*Penelope perspicax*) en el SFFOQ entre Octubre de 2002 y Septiembre de 2003 en el bosque y en la plantación de urapán. La línea punteada corresponde a la biomasa disponible de frutos.

detalles en Rios *et al.* 2005, 2006; Londoño 2007).

Cuantificamos la presencia de la Pava Cauca en los diferentes hábitat y evaluamos si el uso de cada tipo de hábitat fue proporcional a su extensión a través de una prueba de bondad de ajuste (Dasgupta & Alldredge 2000). Las estimaciones de densidad de pavas se hicieron usando el programa Distance 4.1 (Buckland *et al.* 2001). Los estimados de densidad generados por éste programa tienen en cuenta el sesgo generado por las condiciones ambientales o las diferencias entre observadores. Las estimaciones de densidad fueron obtenidas seleccionando el mejor modelo a través del criterio de información de Akaike (AIC) y con base en el mejor ajuste de la curva de detecciones. Para la densidad en bosque seleccionamos el modelo “half-normal” con ajuste de coseno, truncado al

10% mientras que, para la plantación de urapán, seleccionamos el modelo “hazard-rate” sin término de ajuste. Hicimos una correlación de Spearman para evaluar si la tasa de encuentro en el bosque es explicada por la biomasa de frutos disponible en este hábitat.

## RESULTADOS

Durante todo el año, observamos a la Pava Cauca en el interior del bosque, en los bordes y en las plantaciones forestales adyacentes. El hábitat usado con mayor frecuencia fue el bosque (61,7%), el cual cuenta con la mayor extensión (87%). En segundo lugar estuvo la plantación de urapán, donde se concentraron aproximadamente un tercio de los registros (27,5%) a pesar de su pequeña extensión (4%). Las pavas también fueron observadas

frecuentemente en los rastrojos (8,5%), aunque también corresponden a una pequeña área (4%). La plantación de roble fue poco usada (2,3%). Teniendo en cuenta la disponibilidad de estos hábitat, la Pava Caucana usó la plantación de urapán más de lo esperado dada su extensión ( $\chi^2 = 23,32$ ,  $gl = 3$ ,  $P < 0,001$ ). Ellas utilizaron la plantación de urapán y el bosque de roble como fuente de alimento (sus hojas corresponden al 37 y 0,3 % de la dieta respectivamente) y la plantación de pino como sitio de paso y de descanso.

Estimamos una densidad promedio anual de 31 ind/km<sup>2</sup> en el bosque y 88 ind/km<sup>2</sup> en la plantación de urapán. La tasa de encuentro (número de individuos observados por km recorrido) presentó grandes variaciones entre meses y entre hábitat (Fig. 2). En el bosque la mayor tasa de encuentro se presentó en Mayo y entre Agosto–Septiembre, mientras que en la plantación ocurrió en Septiembre y entre Noviembre–Diciembre (Figs 1 & 2). Entre Noviembre y Diciembre, en la plantación se congregaron más pavas que las observadas el resto del año (Fig. 2).

La disponibilidad de frutos fue variable durante el año ( $\chi^2 = 68,3$ ,  $df = 17$ ,  $P < 0,001$ ; Fig. 2). La mayor disponibilidad de biomasa de frutos ocurrió hacia Mayo y la menor entre Octubre y Diciembre. Por otro lado la producción de hojas nuevas de urapán se dió en pequeñas cantidades durante todo el año, pero el pico de producción de nuevas hojas ocurrió entre Septiembre y Diciembre (Muñoz *et al.* sometido).

Las pavas se movieron de un hábitat a otro durante todo el año y en cualquier momento había pavas usando todos los hábitat. Los movimientos de las pavas estuvieron relacionados con la abundancia de recursos. Durante la época de abundancia de frutos, la tasa de encuentro aumentó ligeramente en el bosque y descendió en la plantación y, durante el periodo de baja abundancia de frutos, disminuyó en el bosque y aumentó en la planta-

ción (donde se congregaron a alimentarse de hojas de urapán). La biomasa de frutos disponibles explicó en un 58% ( $r_s = 0,76$ ,  $P < 0,01$ ) la variación encontrada en la tasa de encuentro en el bosque.

## DISCUSIÓN

Las especies con distribución restringida generalmente pueden tolerar una gama estrecha de condiciones, ya sea porque son especialistas de hábitat, o porque dependen de algún recurso que las limita espacialmente (Brown 1984, Gaston *et al.* 1997). Sin embargo, nuestros resultados apuntan a que la Pava Caucana es generalista de hábitat, ya que puede usar tanto bosques bien conservados como bosques secundarios y plantaciones de árboles exóticos, e incluso sitios perturbados y con alta concurrencia de personas. Además, hay registros históricos que indican que la Pava Caucana habitaba en los bosques secos de los valles del Cauca y Patía (Kattan *et al.* 2006). Por otro lado, esta pava tiene una dieta muy amplia que incluye una gran variedad de frutos, hojas, flores e invertebrados (Muñoz *et al.* en prep.). Así mismo, los tres únicos nidos reportados para la Pava Caucana indican que los sitios de anidación son muy heterogéneos e incluyen plantaciones de pino, bordes de bosque y matorrales de helechos (Nadachowski 1994, Silva 1996, Rios *et al.* 2006). Es probable entonces que la Pava Caucana, no sólo no sea especialista de hábitat, sino que de hecho requiera de hábitat heterogéneos y que provean variedad de recursos para alimentación y anidación.

El uso por las aves nativas de plantaciones forestales de diversos tipos ha sido reportado previamente (Mitra & Sheldon 1993, Estades & Temple 1999, Merler *et al.* 2001, Durán & Kattan 2005). Desde el punto de vista de la restauración de la cobertura vegetal, las ventajas de las plantaciones con respecto a la regeneración natural son su rápido crecimiento y

la consecuente formación temprana de dosel (Mitra & Sheldon 1993). En el caso particular de esta plantación de urapán, la presencia de aves se ve favorecida por el sotobosque compuesto por especies nativas que producen frutos y proveen de alimento a las aves y por los bosques adyacentes que constituyen un hábitat continuo para las aves (Durán & Kattan 2005). De esta forma las pavas pueden cubrir todos sus requerimientos energéticos usando los recursos diferentes disponibles en cada hábitat. Además, esta pava, no sólo visita la plantación para comer frutos, sino que allí encuentra las hojas que constituyen uno de los recursos más importantes de su dieta, durante la época de baja abundancia de frutos (Muñoz *et al.* 2007).

En el SFFOQ, la Pava Caucana presenta una densidad muy alta, nunca antes registrada para otras especies del género *Penelope*. Hay dos estimaciones previas de densidad para esta especie en la misma área. En 1992 Nadachowski (1994) encontró 31 ind/km<sup>2</sup> y, en el 2002, Kattan *et al.* (2006) obtuvieron 40–70 ind/km<sup>2</sup>. Aunque las tres estimaciones provienen de diferentes métodos de análisis y a diferentes escalas espaciales y temporales, las tres indican que la Pava Caucana habita en densidades altas en el SFFOQ y es posible que la población haya crecido en las dos últimas décadas. Los estimados de densidad para otras especies de Penelopinae varían ampliamente (Kattan *et al.* 2006), pero la mayoría de estudios reportan menos de 20 ind/km<sup>2</sup> (recopilación en Muñoz *et al.* 2006).

En el SFFOQ, habitan otras dos especies de pavas: la Pava Negra (*Aburria aburri*) y la Pava Maraquera (*Chamaepetes gondotii*). Aunque estas especies tienen distribuciones geográficas más amplias, presentan densidades mucho menores (0,9 y 13,7 ind/km<sup>2</sup>, respectivamente; Rios *et al.* 2005, Londoño *et al.* 2007). Ambas especies comen hojas de urapán, pero muestran una dependencia menos estrecha de esta especie exótica y, durante el

periodo de escasez de frutos, no se congregaron en la plantación como lo hizo la Pava Caucana.

Las bajas densidades de los frugívoros grandes se han relacionado con los movimientos locales y regionales que deben hacer en respuesta a las variaciones espaciales y temporales en la disponibilidad de frutos (Levey & Stiles 1992). En el caso de la Pava Caucana en el SFFOQ, el hábitat heterogéneo constituido por bosques de diferentes edades, las plantaciones y los rastrojos proveen una gran cantidad de recursos que permiten sostener un mayor número de individuos, incluso cuando hay poca disponibilidad de frutos en el bosque. Esto sugiere que los recursos adicionales representados por los frutos en los distintos hábitat y por las hojas jóvenes del urapán, no sólo le han permitido a la Pava Caucana residir permanentemente en el área, sino que han generado un aumento en la capacidad de carga de este mosaico de hábitat, y han permitido el sostenimiento de un mayor número de individuos por unidad de área. Por otro lado, las elevadas densidades observadas en Noviembre en la plantación de urapán sugieren que la plantación atrae pavas de un área más amplia. Queda por determinarse por qué las poblaciones de las otras dos especies de pavas del SFFOQ no han respondido de igual manera.

La Pava Caucana, por lo tanto, no es especialista de dieta, ni de hábitat, ni de sitios de forrajeo, ni de sitios de anidación. Además, no sólo puede ocupar una variedad de hábitat, sino que puede alcanzar densidades locales muy altas. Esto hace necesario explorar otros mecanismos para explicar su distribución geográfica tan restringida, aunque, con la información actualmente disponible, no es posible distinguir entre las distintas hipótesis.

Aparentemente la Pava Caucana se originó a partir de una población de una especie ancestral que quedó aislada en el valle medio del Cauca por el levantamiento de los Andes.

En este mismo proceso se habrían originado la Pava Culirroja (*P. purpurascens*) y la Úquira (*P. jacquacii*), que también quedaron aisladas con la orogenia andina (Eley 1982) y, actualmente, tienen amplias distribuciones (Delacour & Amadon 2004). A partir de su punto de origen, la Pava Caucana habría podido dispersarse a lo largo de los Andes, o al menos a lo largo de todo el valle del Cauca. La dispersión de la Pava Caucana puede haber sido restringida por barreras físicas. Sin embargo, aunque las altas elevaciones de la cordillera Central pueden representar una barrera para la dispersión, hay rutas de dispersión que podrían permitir la colonización de otras vertientes andinas, como probablemente ocurrió con muchas otras especies que se originaron en los Andes.

¿Por qué se quedó la Pava Caucana restringida al valle medio del Cauca? Una posibilidad es que haya sido limitada por la competencia con otras especies de *Penelopinae*. La interacción competitiva con otras especies ecológicamente similares puede actuar como barrera latitudinal y altitudinal (Terborgh & Weske 1975). Por encima de los 2400 m de elevación, la Pava Caucana es remplazada por su congénere, la Pava Andina (*P. montagnii*), la cual se distribuye a lo largo de los Andes tropicales. Generalmente esta especie se encuentra por encima de la distribución altitudinal de otras especies del género *Penelope* y se ha sugerido que estas especies son competidoras potenciales dadas sus características morfológicas y ecológicas (Remsen & Cardiff 1990). Hacia la vertiente del Pacífico (ladera occidental de la cordillera Occidental) por debajo de los 1000 m, se encuentran dos especies, la Pava Culirroja y la Pava de Baudó (*P. ortoni*). Por otro lado, aunque en el SFFOQ la Pava Caucana es la más abundante, en sitios con condiciones ambientales y ecológicas diferentes, las otras dos especies simpátricas (Pava Maraquina y Pava Negra) podrían tener una mayor habilidad competitiva que en el

SFFOQ y por lo tanto actuar como barreras para su dispersión.

Dado que la Pava Caucana no es especialista de hábitat, es posible que las declinaciones poblacionales ocurridas durante el siglo XX estén más relacionadas con su vulnerabilidad a la fragmentación (disminución de la extensión del hábitat y aislamiento de poblaciones) y a la cacería. Kattan *et al.* (1994) y Renjifo (1997, 1999) encontraron que la Pava Caucana ha desaparecido en sitios afectados por la fragmentación. Entonces, las altas tasas de fragmentación de los bosques subandinos que tuvieron lugar en el siglo pasado (Etter & van Wyngaarden 2000), sumado a las altas presiones de cacería que sufren estos animales (Brooks & Strahl 2000, Rios *et al.* 2006, Brooks *et al.* 2007) pudieron resultar en la extirpación casi total de esta especie.

Para entender la distribución de las especies es muy importante considerar diferentes factores y no únicamente los autecológicos, ya que la especialización en recursos no es necesariamente el factor más significativo. Las restricciones filogenéticas (Herrera 1992, Wiens & Graham 2005), las interacciones ecológicas y los procesos históricos también constituyen explicaciones plausibles e importantes. La distribución restringida de la Pava Caucana no está determinada por una supuesta especialización en bosques maduros, sino probablemente por una combinación de factores ecológicos e históricos. Aunque los recursos que ofrecen los bosques maduros son de gran importancia para el sostenimiento de la Pava Caucana, no son los únicos requisitos para la supervivencia de sus poblaciones. La heterogeneidad del mosaico de hábitat probablemente también es una condición importante así como la conectividad en el paisaje, lo cual le permite responder ante una alta variación espacial y temporal de los recursos de los que ella depende. De esta manera, conocer y entender cómo responde la Pava Caucana a la variación espacial y tem-

poral de los recursos es muy importante para diseñar programas de monitoreo de poblaciones así como también es información fundamental para diseñar áreas protegidas encaminadas a su conservación (Myers 1990).

## AGRADECIMIENTOS

Agradecemos a las fundaciones Nando Peretti y John D. and Catherine T. MacArthur por el apoyo económico, al Santuario de Fauna y Flora Otún Quimbaya (UAESPNN) por proporcionarnos el apoyo logístico y a Isadora Angarita por apoyarnos en la etapa de campo.

## REFERENCIAS

- Bock, C. E., & R. E. Ricklefs. 1983. Range size and local abundance of some North American songbirds: a positive correlation. *Am. Nat.* 122: 295–299.
- Brooks, D. M., & S. D. Strahl. 2000. Pavones, pavas y chachalacas: Prospección sobre el estatus y plan de acción para la conservación de los crácidos (2000–2004). Pp. 11–20 *in* Brooks, D. M., & S. D. Strahl (eds.). Curassows, guans and chachalacas: Status, survey and conservation action plan for crácidos 2000–2004. IUCN, Gland, Switzerland, & Cambridge, UK.
- Brooks, D. M., L. Cancino, & S. L. Pereira. 2007. Conserving crácidos: the most threatened family of birds in the Americas. *Misc. Publ. Houston Mus. Nat. Sci.*, No. 6, Houston, Texas.
- Brown, J. H. 1984. On the relationship between abundance and distribution of species. *Am. Nat.* 124: 255–279.
- Buckland, S. T., D. R. Anderson, K. P. Burnham, J. L. Laake, D. L. Borchers, & L. Thomas. 2001. Introduction to distance sampling: Estimating abundance of biological populations. Oxford Univ. Press, Oxford, UK.
- Dasgupta, N., & R. Alldredge. 2000. A chi-square goodness-of-fit analysis of dependent resource selection data. *Biometrics* 56: 402–408.
- Delacour, J., & D. Amadon. 2004. Curassows and related birds. American Museum of Natural History, New York, New York.
- Duran, S. M., & G. H. Kattan. 2005. A test of the utility of exotic tree plantations for understory birds and food resources in the Colombian Andes. *Biotropica* 37:129–135.
- Eley, J. W. 1982. Systematic relationships and zoogeography of the White-winged Guan (*Penelope albipennis*) and related forms. *Wilson Bull.* 94: 241–259.
- Estades, C., & S. Temple. 1999. Deciduous-forest bird communities in a fragmented landscape dominated by exotic pine plantations. *Ecol. Appl.* 9:573–585.
- Etter, A., & W. van Wyngaarden. 2000. Patterns of landscape transformation in Colombia, with emphasis in the Andean region. *Ambio* 29: 443–450.
- Gaston, K. J., T. M. Blackburn, & J. H. Lawton. 1997. Interspecific abundance-range size relationships: An appraisal of mechanisms. *J. Anim. Ecol.* 66: 579–601.
- Hanski, I., J. Kouki, & A. Halkka. 1993. Three explanations of the positive relationship between distribution and abundance of species. Pp. 108–116 *in* Ricklefs, R., & D. Schlüter (eds.). Historical and geographical determinants of community diversity. Univ. of Chicago Press, Chicago, Illinois.
- Herrera, C. M. 1992. Historical effects and sorting processes as explanations for contemporary ecological patterns: character syndromes in Mediterranean woody plants. *Am. Nat.* 140: 421–446.
- Kattan, G. H., H. Alvarez-Lopez, & M. Giraldo. 1994. Forest fragmentation and bird extinctions: San Antonio eighty years later. *Conserv. Biol.* 8:138–146.
- Kattan G. H., A. León, G. Corredor, W. Beltrán, & M. Parada. 2006. Distribution and population density of the endangered Cauca Guan *Penelope perspicax*. *Bird Conserv. Int.* 16: 299–307.
- Levey, D. J., & F. G. Stiles. 1992. Evolutionary precursors of long-distance migration: resource availability and movement patterns in Neotropical landbirds. *Am. Nat.* 140: 447–476.
- Londoño, E. 1994. Parque regional natural Ucumari: un vistazo histórico. Pp. 13–22 *in* Rangel, J. O. (ed.). Ucumari: un caso típico de la diversidad biótica andina. Corporación Autónoma

- Regional de Risaralda, Univ. Nacional de Colombia, Pereira, Colombia.
- Londoño, G. A., M. C. Muñoz, & M. M. Rios. 2007. Density and natural history of the Sick-winged Guan (*Chamaepetes goudotii*) in the Central Andes, Colombia. *Wilson J. Ornithol.* 119: 229–239.
- Merler, J. A., M. A. Diwk-Wasser, & R. D. Quintana. 2001. Winter diet of Dusky-legged Guan (*Penelope obscura*) at the Paraná River delta region. *Stud. Neotrop. Fauna Environ.* 36: 33–38.
- Mitra, S., & F. Sheldon. 1993. Use of an exotic plantation by Bornean lowland forest birds. *Auk* 110: 529–540.
- Muñoz, M. C., M. M. Rios, & G. Kattan. 2006. Biología y estado de conservación de la Pava Caucana (*Penelope perspicax*). Pp. 8–45 in Kattan, G., & C. Valderrama (eds.). Plan de conservación de la Pava Caucana (*Penelope perspicax*). Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt y Fundación EcoAndina/WCS Colombia Bogotá D. C., Colombia.
- Muñoz, M. C., G. A. Londoño, M. M. Rios, & G. H. Kattan. 2007. Diet of the Cauca Guan: exploitation of a novel food source in times of scarcity. *Condor* 109: 841–851.
- Myers, N. 1990. The biodiversity challenge: expanded hot spots analysis. *Environ.* 101: 243–256.
- Nadachoswki, E. 1994. Observaciones sobre la ecología de cuatro especies de paujiles (Cracidae) en el Parque Regional Natural Ucumari. Pp. 329–342 in Rangel, J. O. (ed.). Ucumari: Un caso típico de la diversidad biótica andina. Corporación Autónoma Regional de Risaralda, Pereira, Colombia.
- Remsen, J. V., & S. Cardiff. 1990. Patterns of elevational and latitudinal distribution, including a “niche switch” in some guans (Cracidae) of the Andes. *Condor* 92: 970–981.
- Renjifo, L. M. 1997. Observaciones preliminares de dos especies de pavas en el alto Quindío, Colombia. Pp. 14–16 in Strahl, S. D., S. Beajon, D. M. Brooks, A. J. Begazo, G. Sedaghatkish, & F. Olmos (eds.). The Cracidae: their biology and conservation. Hancock House Publ., Washington, D.C.
- Renjifo, L. M. 1999. Composition changes in a subandean avifauna after long-term forest fragmentation. *Conserv. Biol.* 13: 1124–1139.
- Renjifo, L. M. 2002. *Penelope perspicax*. Pp. 124–130 in Renjifo, L. M., A. M. Franco, J. D. Amaya, G. H. Kattan, & B. López (eds.). Libro rojo de aves de Colombia. Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt y Ministerio del Medio Ambiente, Bogotá, Colombia.
- Rios, M. M., G. A. Londoño, & M. C. Muñoz. 2005. Densidad poblacional e historia natural de la Pava Negra (*Aburria aburri*) en los Andes centrales de Colombia. *Ornitol. Neotrop.* 16: 205–217.
- Rios, M. M., G. A. Londoño, & M. C. Muñoz. 2006. Historia natural de la Pava Caucana (*Penelope perspicax*). *Ornitol. Colomb.* 4: 16–27.
- Silva, L. 1996. Biología de *Penelope perspicax* (Aves: Cracidae) en la reserva forestal de Yotoco, Valle del Cauca. Tesis de Licenciatura. Univ. del Valle, Cali, Colombia.
- Terborgh, J., & J. Weske. 1975. The role of competition in the distribution of Andean birds. *Ecology* 56: 562–576.
- Wiens, J. J., & C. H. Graham. 2005. Niche conservatism: Integrating evolution, ecology, and conservation biology. *Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst.* 36: 519–539.

