

Uso de hábitat y coexistencia de *Penelope perspicax* y *Ortalis columbiana* (Cracidae) en la Reserva Nacional Forestal Bosque de Yotoco (Bosque subandino), valle del río Cauca, Colombia

Habitat use and coexistence of *Penelope perspicax* and *Ortalis columbiana* (Cracidae) in Bosque de Yotoco Natural Forest Reserve (Sub-Andean Forest) in the Cauca valley river, Colombia

Néstor Roncancio-Duque ^{1*}

¹Instituto Amazónico de Investigaciones Científicas SINCHI. Inírida, Colombia

* ✉ nroncanciod@gmail.com

DOI: 10.59517/oc.e573

Recibido

08 de julio de 2022

Aceptado

24 de octubre de 2023

Publicado

13 de diciembre de 2023

ISSN 1794-0915

Citación

RONCANCIO-DUQUE, N. 2023. Uso de hábitat y coexistencia de *Penelope perspicax* y *Ortalis columbiana* (Cracidae) en la Reserva Nacional Forestal Bosque de Yotoco (Bosque subandino), valle del río Cauca, Colombia. *Ornitología Colombiana* 24:49-58 <https://doi.org/10.59517/oc.e573>

Resumen

El tamaño de las poblaciones está determinado principalmente por las interacciones inter-específicas, además de la productividad del sistema. Ambas determinantes se ven afectadas por los disturbios a los que se ve sometido un paisaje. En el valle del río Cauca la reducción de las coberturas vegetales naturales ha sido de más del 90% y actualmente solo existen unos remanentes boscosos dentro de los que se encuentra la reserva de Yotoco con 559 ha. En la reserva son simpátricas dos especies de crácidos, *Penelope perspicax* y *Ortalis columbiana*. Después de haber estimado densidades poblaciones para ambas especies y que resultaron con tasas de encuentro diferenciales entre las unidades muestrales, se evaluó el uso del espacio con modelos de coocurrencia, índices de equitabilidad, dispersión y traslape. El diseño de muestreo se estableció con 32 unidades muestrales que se visitaron 14 veces. El análisis del área usada se hizo usando métodos de máxima verosimilitud en el paquete RPresence del proyecto R con el modelo para dos especies una temporada. Las equitabilidad y dispersión se estimaron en el paquete Vegan. *O. columbiana* usa menor área de la reserva (0.59) que *P. perspicax* (0.91). La dispersión de los registros de *Ortalis* es agregada, mientras que para *Penelope* es al azar. Igualmente, el uso del espacio por *Ortalis* es menos equitativo (0.25) que el que hace *Penelope*. La probabilidad de ocupación de *O. columbiana* cuando está presente *P. perspicax* disminuye de 1 a 0.55. Los planes de manejo, incluso para áreas, suelen orientarse a especies focales, en ese sentido, se hace necesario considerar las interacciones entre especies, cuando se formulan acciones que puedan favorecer unas, pero afectar a otras.

Palabras clave: Guacharaca colombiana, manejo, modelos de ocupación, Pava caucana, simpatria

Abstract

Population size is mainly determined by the inter-specific interactions, in addition to the productivity of the system. Both determinants are affected by the disturbances to which a landscape is subjected. In the Cauca river valley, the reduction of natural vegetation cover has been more than 90% and currently there are only a few forest remnants within which is the Yotoco reserve with 559 ha. Two species of cracids, *Penelope perspicax* and *Ortalis columbiana*, are sympatric in the reserve. After having estimated population densities for both species and which resulted in differential encounter rates between the sampling units, the use of space was evaluated with co-occurrence models, evenness, dispersion and overlap indices. The sampling design was established with 32 sampling units that were visited 14 times. The analysis of the area used was done using maximum likelihood methods in the RPresence package of the R project with the model for two species one season. Evenness and dispersion were estimated on the Vegan package. *O. columbiana* uses less reserve area (0.59) than *P. perspicax* (0.91). The dispersion for *Ortalis* records is aggregated, while for *Penelope* it is random. Similarly, *Ortalis*'s use of space is less equitable (0.25) than *Penelope*'s. The probability of occupation of *O. columbiana* when *P. perspicax* is present decreases from 1 to 0.55. Management plans, even for areas, are usually oriented to focal species, in this regard, it is necessary to consider the interactions between species, when actions are formulated that may favor some, but affect others.

Key words: Cauca guan, Colombian Chachalaca, management, occupancy models, sympatry



Introducción

El tamaño de las poblaciones en un sitio depende principalmente de procesos denso-dependientes como competencia, migración, depredación y parasitismo (Nicholson 1954, Ferrière *et al.* 2004, Proulx *et al.* 2005). Estos procesos pueden ser afectados por disturbios con efectos inmediatos y acumulativos (Michalski & Peres 2005, Allesina *et al.* 2006). No obstante, el efecto sobre las especies es diferencial y relacionado con sus atributos ecológicos, como su escala de dispersión, longevidad, y que constituyen su hábitat. Por tanto, algunas especies se pueden ver favorecidas e incrementar su abundancia mientras otras pueden llegar a sufrir extinciones locales (Boyle & Smith 2010). Los cambios en la abundancia, particularmente para especies que interactúan con muchas otras pueden tener marcados efectos sobre los procesos ecológicos en paisajes fragmentados (Bennett & Saunders 2010). En ese sentido, más allá de las estimaciones de parámetros poblacionales como indicadores del estado de conservación y de la viabilidad para algunas especies como elementos independientes del sistema, es necesario evaluar el impacto de los cambios en esos parámetros, inicialmente, entre especies de orígenes filogenéticos compartidos o que se traslapan en algunas dimensiones del nicho (Hutchinson 1957) para inferir el potencial impacto sobre el sistema (Paine 1980).

Los valles interandinos, particularmente, han sido sometidos a diferentes disturbios originados por actividades humanas, así, las coberturas vegetales naturales del valle geográfico del río Cauca y sus laderas se han reducido cerca del 90% en cerca de 900 fragmentos de bosque (IDEAM 2012). En este paisaje fragmentado coexisten varias especies de crácidos entre los que se encuentran dos especies endémicas de Colombia: la Pava caucana (*Penelope perspicax*) y la Guacharaca colombiana (*Ortalis columbiana*). *P. perspicax* está categorizada como una especie Vulnerable (VU) según BirdLife International (2021) y En Peligro (EN) de acuerdo al Libro Rojo de Aves de Colombia (Renjifo *et al.* 2014) principalmente producto de la reducción de su hábitat y los efectos sinérgicos que ejerce la presión de cacería. *O.*

columbiana está categorizada como una especie de preocupación menor (LC) aunque sus poblaciones tienden a reducirse y se carece de diagnósticos cuantitativos que permitan describir su estado y tendencia con precisión (BirdLife International 2016, Roncancio-Duque 2020). Uno de los últimos remanentes de bosque andino donde aún se registra la presencia de *P. perspicax* es la reserva de Yotoco (Kattan *et al.* 2014), allí coexiste con *O. columbiana* que aparentemente es una especie más resistente al disturbio (BirdLife International 2016). En la reserva de Yotoco la densidad poblacional de *P. perspicax* se estimó en 10,8 ind/km² (IC95% = 7,4-16; CV= 19,3) (Kattan *et al.* 2014) y de *O. columbiana* en 19,2 ind/km² (IC95%= 9,8-37,6; CV= 34,11) (Roncancio-Duque 2020). La densidad poblacional de *P. perspicax* es significativamente menor que la de *O. columbiana*. Adicionalmente, el coeficiente de variación de la densidad de *O. columbiana*, influenciado en mayor proporción por la variación en la tasa de encuentro, refleja probablemente un uso diferencial del área, mayor al que hace *P. perspicax* (Kattan *et al.* 2014, Roncancio-Duque 2020).

Con el objetivo de evaluar el uso del hábitat y posibles interacciones entre las dos especies de crácidos simpátricos en este contexto de fragmentación, se comparó la proporción de área usada, la equitabilidad y la dispersión de sus registros como atributos del uso del hábitat por estas dos especies en la reserva de Yotoco. Adicionalmente se evaluó el grado de superposición espacial entre ambas especies y el efecto de la ocurrencia de *P. perspicax*, asumiéndola como especie dominante por su mayor tamaño (76 cm vs 53 cm) (Hilty & Brown 1986), sobre la ocurrencia y detectabilidad de *O. columbiana* (Gause 1934, Hardin *et al.* 1960, Armstrong & McGehee 1976).

Materiales y métodos

Área de estudio. - La Reserva Nacional Forestal Bosque de Yotoco es un fragmento de 559 ha, ubicado en el departamento del Valle del Cauca, en la vertiente oriental de la cordillera Occidental (3°52' Norte - 76°26' Oeste) (Fig. 1) entre 1200 y 1700 m de elevación. Yotoco presenta una temperatura media de 19,98 (± 0,4) °C y una precipitación promedio de 1294

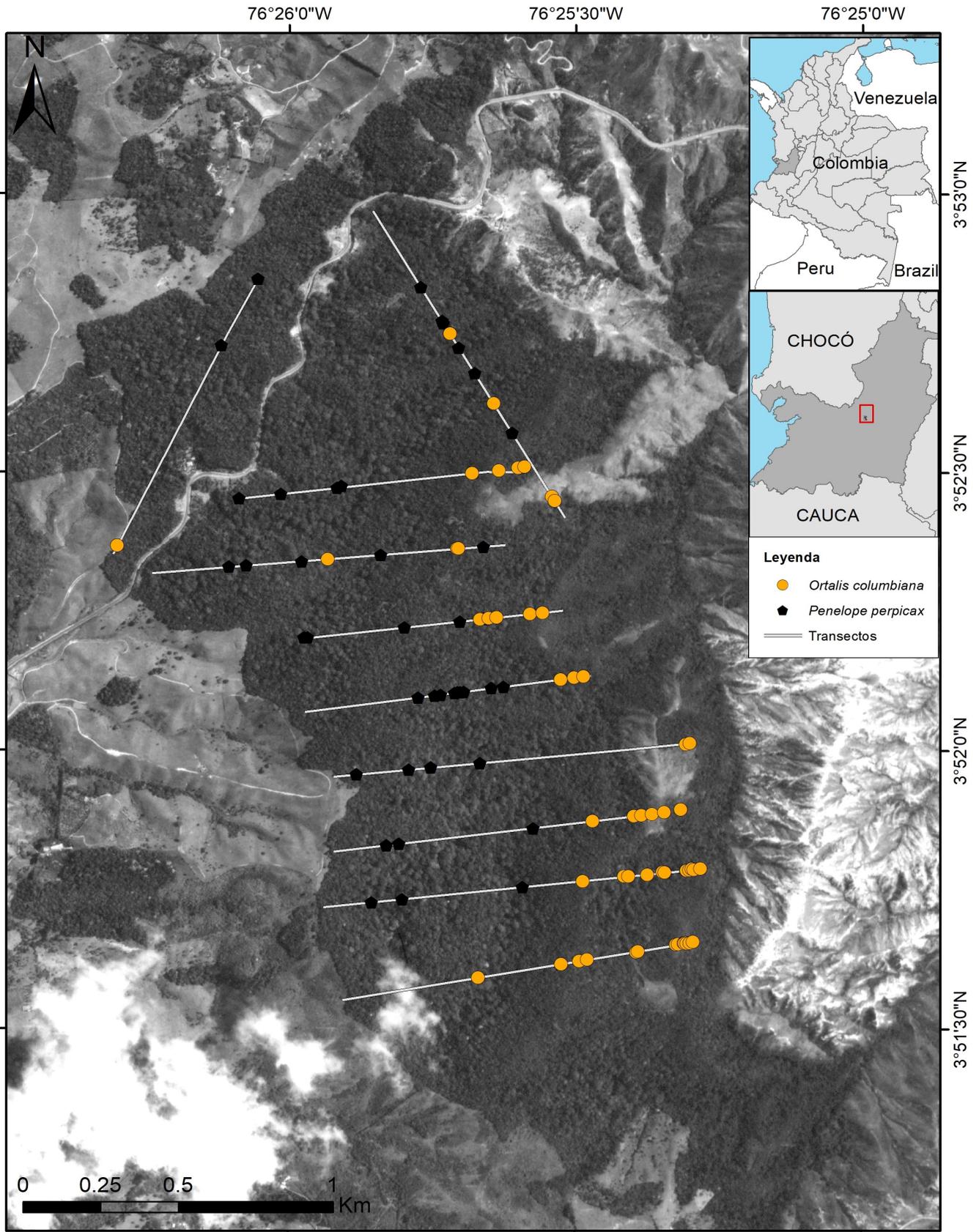


Figura 1. Área de estudio. Reserva Natural Bosque de Yotoco. El borde Este del bosque está a 1200 m de elevación y el Oeste a 1700 m de elevación. Las líneas gris claro son los senderos establecidos para los transectos. Cada sendero se subdividió en tres o cuatro transectos. Los puntos son los registros de cada una de las especies.

(\pm 52) mm anuales (Fick & Hijmans 2017). La reserva se caracteriza por la presencia de vegetación secundaria de orobioma subandino Cauca medio (IDEAM 2017). El ancho de la reserva (oriente – oeste) llega a los 1,5 km y de largo 3 km. La mayor parte de la reserva estuvo sometida a diferentes niveles de presión antrópica antes de su establecimiento como área protegida en 1959. Actualmente el área está cubierta por un bosque con dosel de 20 m de altura con aboles emergentes de hasta 30 m y árboles diámetro de hasta 1,5 m, con dominancia de la familia Lauraceae. Las especies más abundantes fueron *Poulsenia armata* (Moraceae) y *Nectandra pichurini* (Lauraceae). Yotoco está actualmente inmersa en una matriz de tierras de pastoreo. En las fincas adyacentes de propiedad privada se pueden encontrar otros pequeños remanentes boscosos (<10 ha) que están bajo presión de cacería y entresaca de madera. En los últimos 10 años se han adicionado a la reserva tierras de pastoreo en donde se está permitiendo la regeneración de cobertura vegetal natural.

Toma y análisis de datos. – La toma de datos se hizo entre febrero y junio de 2004. Para el uso del hábitat se estimaron tres atributos: proporción de área usada, equitabilidad y dispersión. Adicionalmente se determinó la similitud en el uso entre ambas especies. La proporción de área usada se hizo siguiendo el método de modelos de ocupación (ψ) (MacKenzie *et al.* 2002) utilizando los registros de presencia recolectados durante 14 visitas a 32 transectos. El diseño de los transectos como unidades muestrales, se hizo sobre 10 senderos separados aproximadamente 300 m que se subdividieron a posteriori en tres o cuatro segmentos cada una para mejorar la resolución espacial del muestreo. Entre segmentos se ignoraban los registros que se pudieran considerar recuentos. Este método fue propuesto para determinar la proporción de sitios ocupados o usados por una especie teniendo en cuenta que ésta no siempre es detectada (detectabilidad imperfecta), es decir, la probabilidad de detección es menor a 1. Así mismo, el método asume que los sitios no experimentan cambios en el estado de la ocupación durante el tiempo de estudio (*i.e* sitios “cerrados”). Sin embargo, de haber cambios aleatorios en el estado de ocupación de los sitios, el método es válido pero

debe ser interpretado no como “ocupación” sino como “uso” del área (Mackenzie & Royle 2005). En el presente estudio se asumió que los cambios en el estado de ocupación de los sitios (*i.e* transectos) eran aleatorios y, debido a que Yotoco es un bosque aislado y rodeado de pastos abiertos, se asumió que las poblaciones de las dos especies estaban cerradas durante el tiempo de estudio, es decir, no hay adición ni pérdida de individuos por nacimiento, muerte o migración (MacKenzie 2006).

El análisis del área usada se hizo usando métodos de máxima verosimilitud en el paquete RPresence del proyecto R (MacKenzie & Hines 2018) con el modelo para dos especies una temporada (Fit two species, static occupancy -single season) con la parametrización 2. psiA, psiBA, psiBa (Richmond *et al.* 2010), siendo A *P. perspicax* y B *O. columbiana*, donde psiA es la probabilidad no condicional de ocupación para la especie A, psiBA es la probabilidad condicional de ocupación de la especie B, dada la presencia de la especie A, y psiBa es la probabilidad condicional de ocupación de la especie B, dado que la especie A no está presente. Igualmente se evaluó el efecto de la presencia de *P. perspicax* sobre la detectabilidad de *O. columbiana* con los siguientes parámetros: pB es la probabilidad de detección de la especie B, dado que la especie A no esté presente, rBA es la probabilidad de detectar la especie B, dado que ambas estén presentes y la especie A sea detectada y rBa es la probabilidad de detectar la especie B, dado que ambas estén presentes y la especie A no sea detectada. Este modelo permite el cálculo de los parámetros de ocupación de dos especies en una misma localidad evaluando el efecto sobre la ocurrencia de una especie cuando la otra está presente o es detectada (Richmond *et al.* 2010).

Para evaluar si el uso del espacio por ambas especies fue equitativo, se estimó el índice inverso de Simpson. El índice inverso de Simpson evalúa qué tan equitativa es la distribución de la información, en este caso, de los registros de ambas especies. El índice se estima en valores absolutos. Si se estima un índice inverso de Simpson de 10, significa que la diversidad de sitios usados es equivalente a que 10 de los sitios (transectos) tienen la misma abundancia, valores

mayores se interpretan como mayor equitabilidad en la distribución de la información. El índice inverso de Simpson se estimó usando una base de datos que contenía para cada especie el número total de registros obtenidos en cada transecto. El objetivo de aplicar este índice fue medir la distribución de las abundancias de los registros en los transectos, es decir, qué tan equitativo era el uso del espacio por cada especie.

El grado de dispersión (agregada, al azar o uniforme) de cada especie en la reserva de Yotoco fue evaluado mediante el índice de dispersión de Morisita estandarizado (Morisita 1959, 1962). Para hacer este análisis se utilizó la misma base de datos que para el índice de Simpson. El índice de Morisita tiene una escala entre -1 y 1 con límites de confianza al 95% entre -0,5 y 0,5. Si el valor del índice está entre los límites de confianza (cercano a 0) el uso de espacio se considera al azar. Si es mayor a 0,5, se considera que el uso del espacio es agregado y si es menor a -0,5, uniforme (Morisita 1959). Los análisis se hicieron en el paquete Vegan del proyecto R (Oksanen *et al.* 2013).

El grado de superposición en el uso del espacio de ambas especies se evaluó por medio del índice de similitud proporcional (Feinsinger 2001). Este índice se estima usando los valores crudos de abundancia relativa de los registros (número de registros/distancia recorrida) de ambas especies en cada transecto. El resultado es la sumatoria de los valores de abundancia relativa de los registros más bajos de las dos especies por transecto. El índice de similitud proporcional varía entre 0 (ningún transecto usado en común) y 1 (ambas especies usan el espacio de forma idéntica con respecto a los transectos y la frecuencia de su uso).

Resultados

Penelope perspicax presentó una probabilidad de ocupación no condicional (psiA) de 0,91 (IC 95%=0,74 – 0,97) y *O. columbiana* (psiB) de 0,59 (IC 95%=0,33-0,81). La probabilidad de ocupación de *O. columbiana* cuando está presente *P. perspicax* (psiBA) es de 0,55 (IC 95%=0,29 – 0,79), mientras que en su ausencia (psiBa) es de 1,0 (IC 95%=0,0 – 1,0). La probabilidad de

detección de *O. columbiana* cuando *P. perspicax* no está presente (pB) es de 0,60 (IC 95%=0,40 – 0,77) y cuando *P. perspicax* está presente y es detectada (rBA) se reduce a 0,09 (IC 95%=0,02 – 0,32) y no cambia significativamente a pesar de que, estando presente *P. perspicax* no se detecte (rBa) con una probabilidad de 0,11 (IC 95%=0,06 – 0,19) (Fig. 2).

El índice inverso de Simpson sugiere que la distribución espacial para *P. perspicax* es tan equitativa como si esta especie fuera igualmente común en el 56% del área (18 de los 32 transectos), mientras que para *O. columbiana* lo fuera sólo para el 25% (8 de los 32 transectos) (Fig. 1). De acuerdo con el índice de dispersión de Morisita estandarizado, *P. perspicax* presenta una distribución espacial al azar dentro de la reserva de Yotoco (Imst=0,17; p=0,22) mientras que *O. columbiana* se distribuye de forma agregada (Imst=0,54; p=3,2e-23) (Fig. 1). Con base en el índice de similitud proporcional se estima una superposición en el uso del hábitat entre las dos especies del 31%.

Discusión

En este estudio se encontró que la Pava caucana (*Penelope perspicax*), usa casi la totalidad del área de la reserva de Yotoco, su distribución es más equitativa y se dispersa sin un patrón particular en la reserva. Mientras que la Guacharaca colombiana (*Ortalis columbiana*) tiende a usar menos área que la Pava caucana, lo hace menos equitativamente y sus registros de ocurrencia están agregados. El modelo condicional, en el que se evalúa el efecto de la presencia de *P. perspicax* sobre la probabilidad de presencia y detectabilidad de *O. columbiana*, sugiere que la Pava caucana desplaza a la Guacharaca colombiana y reduce su detectabilidad. Además, el espacio usado por ambas especies se superpone sólo en un 31%. Estos resultados contrastan con las predicciones basadas en la concepción de que *P. perspicax* es una especie con mayores requerimientos ecológicos y vulnerabilidad y *O. columbiana* más generalista y más tolerante a escenarios de transformación (Renjifo *et al.* 2014, BirdLife International 2016). Por ende, la Guacharaca colombiana, debería ocupar más área y no verse segregada por la pava caucana.

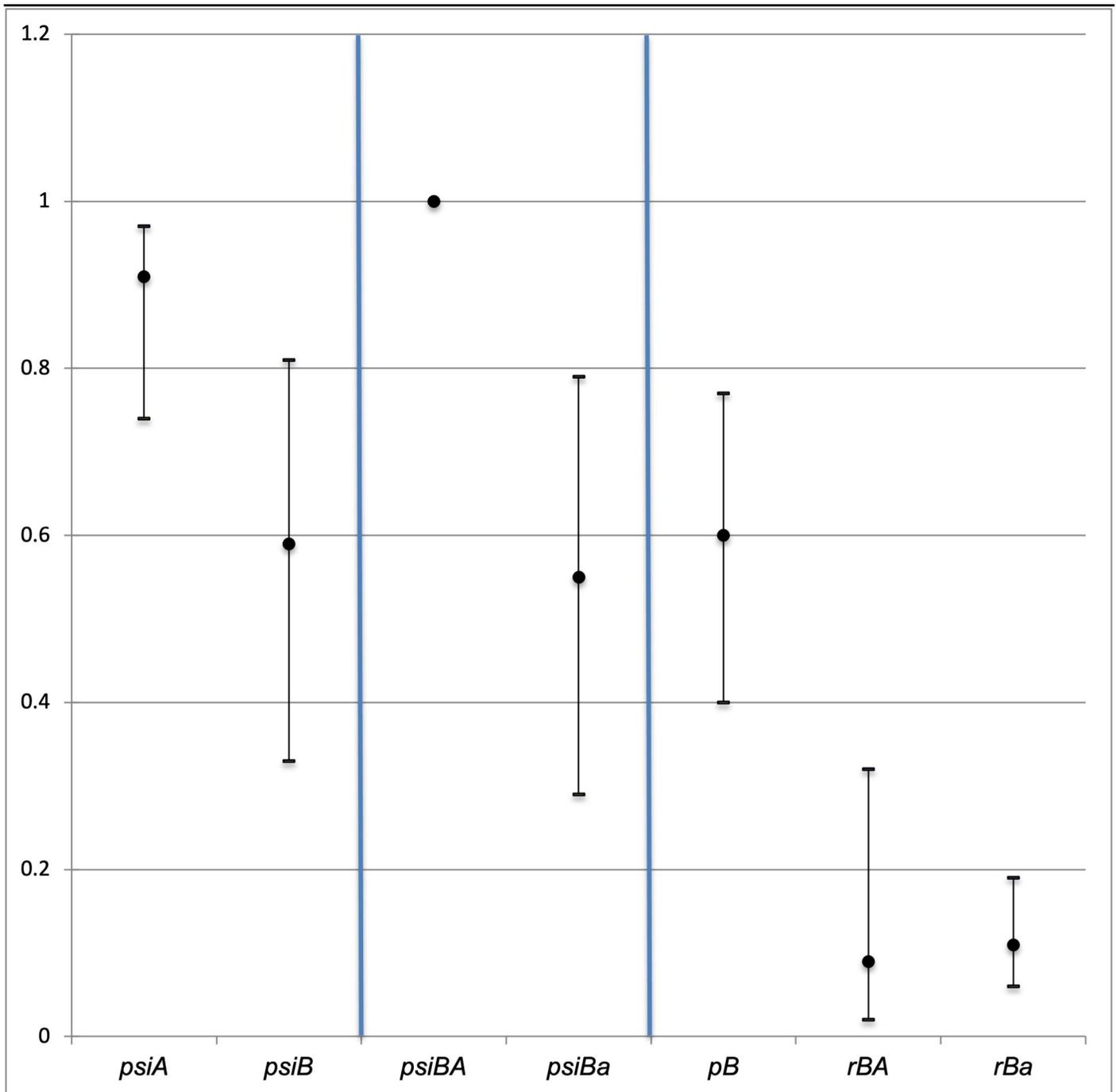


Figura 2. Parámetros de ocupación estimados para evaluar la proporción de área usada por *Penelope perspicax* y *Ortalis columbiana* en la reserva de Yotoco y el efecto de la presencia de *P. perspicax* sobre la probabilidad de ocupación y de detección de *O. columbiana*. psiA= probabilidad de ocupación no condicional de *P. perspicax*, psiB= probabilidad de ocupación no condicional de *O. columbiana*, psiBA= probabilidad de ocupación de *O. columbiana* cuando *P. perspicax* está presente, psiBa= probabilidad de ocupación de *O. columbiana* cuando *P. perspicax* no está presente, pB= probabilidad de detección de *O. columbiana* cuando *P. perspicax* no está presente, rBA= probabilidad de detección de *O. columbiana* cuando *P. perspicax* está presente y es detectada, rBa= probabilidad de detección de *O. columbiana* cuando *P. perspicax* está presente y no es detectada.

La probabilidad de ocupación de *O. columbiana* se reduce en presencia de *P. perspicax*. El intervalo de confianza indeterminado refleja que es altamente probable que en cada sitio en que *P. perspicax* no esté

presente, se encuentre *O. columbiana*. Igualmente, ante la presencia de *P. perspicax*, sea detectada o no, la probabilidad de detección de *O. columbiana* se reduce notablemente pasando de 0,6 a $\approx 0,1$. Por otro

lado, la equitabilidad en el uso del hábitat por *P. perspicax* fue de más del doble que la de *O. columbiana*.

Muchos factores pueden influenciar el uso del hábitat y la dispersión espacial. Dos de los principales factores son el tamaño corporal y el nivel trófico de los organismos (Lundberg *et al.* 2000, Sagarin *et al.* 2006). Las especies del género *Ortalis* son especies más pequeñas, pueden tolerar hábitat perturbados (Hilty & Brown 1986, Schmitz-Ornés 1999) y se espera que sean más abundantes que las especies del género *Penelope*. El hábitat de *P. perspicax* tiene su límite superior a los 2200 m de elevación, mientras que la *Ortalis* era común en el valle y ascendía hasta el borde de la zona subtropical hasta los 2500 m (Chapman *et al.* 1914, Hilty & Brown 1986). Sin embargo, la distribución de *O. columbiana* en la reserva de Yotoco es agregada, menos equitativa y está concentrada en el borde más bajo y seco de la reserva (Fig. 1).

Es necesario considerar que en la reserva de Yotoco, no se detectó en este estudio y no se ha documentado la presencia de otros crácidos, por tanto, el modelo carece del efecto de factores alineados al nivel taxonómico evaluado. La segregación de *Ortalis* por otros crácidos podría ser un fenómeno que se presente en otras localidades. En el Santuario de Flora y Fauna Otún Quimbaya, un área protegida de la vertiente occidental de la Cordillera Central ubicada entre los 1784 y 2240 m de elevación, se detectó, en un esfuerzo de muestreo de casi 190 km, una vez *Aburrua aburri*, 14 veces *Chamaepetes goudotii* y 177 veces *P. perspicax* mientras que *Ortalis*, a pesar de que el Santuario está en su área de distribución y rango altitudinal, no se detectó, mientras que en zona periférica en donde la presencia de los crácidos más grandes es menos común, si se registra (Roncancio *et al.* en preparación).

La competencia puede ser una importante interacción que determine la estructura del ensamblaje de aves (Lack 1946, MacArthur 1958, Dhondt 2012). Las densidades y la superposición en algunas dimensiones del nicho son el resultado tanto de la competencia inter-específica actual y la competencia inter-específica en el pasado (Dhondt 2012, Belmaker *et al.*

2012). Uno de los paradigmas centrales en ecología evolutiva, la teoría de la competencia, postula que especies con superposición de nicho serán negativamente afectadas por la especie con la que compite, lo cual lleva a un desplazamiento de caracteres (Brown & Wilson 1956), segregación de nicho y evitación (MacArthur 1958, MacArthur & Levins 1967, Schoener 1974, Schluter & McPeck 2000). Un alto grado de coexistencia de especies tiende a presionar los grupos de especies pequeñas hacia estados ecológicamente degenerados de aislamiento funcional desde su base ecológica (Rodríguez *et al.* 2015). *Penelope* y *Ortalis* son de la misma familia pero hay incertidumbre con respecto a la posición de *Ortalis* en la subfamilia, cracinae o penelopinae (Crowe *et al.* 2006, Frank-Hoeflich *et al.* 2007), que deja dudas sobre la probabilidad de existencia de caracteres plesiomórficos relacionados con el uso de los recursos que puedan afectar el grado de redundancia funcional (Naeem 1998, Rosenfeld 2002).

La competencia inter-específica no es solo difícil de demostrar empíricamente, también puede ser transitoria y darse solo cuando los recursos son limitados (Brown & Wilson 1956, Wiens 1977, Hasui *et al.* 2009, Beaulieu & Sockman 2012). En ese sentido el fuerte efecto negativo, soportado en el modelo condicional, sugiere que la competencia inter-específica puede ser, en este caso, un fuerte motor para las dinámicas de uso en donde ambas especies coexisten. En presencia de *P. perspicax*, *O. columbiana* reduce su ocupación en un 45%. Los modelos de ocupación condicional tienen el potencial de detectar la competencia mientras tienen en cuenta las preferencias de hábitat si se suman al diseño las covariables adecuadas, en este caso se podría considerar la distancia al borde, la altitud y estructura y diversidad vegetal de cada unidad muestral, pero esa evaluación implica aumentar el número de unidades muestrales en función de los factores de diseño y los niveles de factor para poder tener la potencia estadística para detectar relaciones si las hay (Haynes *et al.* 2014). Por otro lado, los resultados numéricos no implican causalidad y otras posibles explicaciones pueden estar asociadas a preferencias de hábitat diferenciales. Demostrar estas preferencias, implicaría la evaluación de calidad de hábitat a escalas

más finas que la cartografía actual permite diferenciar, en la cual se puedan reconocer áreas del bosque más abiertas, intervenidas o con procesos de regeneración en estadios más tempranos de sucesión a los que *Ortalis* esté asociada como aparentemente se visualiza en la fotografía aérea (Figura 1). La dieta puede ser un factor que segregue espacialmente las dos especies, pero en particular, los crácidos, dado que son especies residentes, grandes y frugívoras obligadas, son super-generalistas que pueden consumir frutos de gran tamaño como *Nectandra* y *Ocotea* y aprovechan la oferta disponible, complementado su dieta con flores y hojas (Muñoz *et al.* 2007, Acosta-Rojas *et al.* 2012, Ragusa-Netto 2015). Las familias de plantas más comunes en las dietas de los crácidos corresponden a las familias de plantas más comunes y diversas en los bosques neotropicales entre las que se encuentran Moraceae, Arecaceae, Rubiaceae, Leguminosae y Meliaceae (Muñoz & Kattan 2007), familias todas representadas en la reserva (Escobar 2001).

Particularmente para la reserva de Yotoco, no hay estudios sistemáticos sobre dieta de ambas especies, un abordaje potencial para evaluar la similaridad en la dieta de ambas especies se podría hacer con técnicas de biología molecular usando metabarcoding con genes específicos para plantas (TrnL-F, rbcL, ITS), dado que la excretas de estas especies son fácilmente colectables, acompañado de una evaluación más detallada de la distribución de las principales especies vegetales consumidas y así determinar si hay una relación entre la distribución de las especies que hacen parte de la dieta y el uso de hábitat de ambos crácidos.

Examinar la coexistencia de especies taxonómicamente similares puede proporcionar información importante sobre sus nichos y simpatria. La segregación a escalas más pequeñas puede ser especialmente relevante porque los factores ambientales pueden conducir a una distribución similar (Aguilera *et al.* 2013).

Las acciones de manejo están generalmente planeadas para una especie blanco de interés (especie sustituta) en donde el mantenimiento o mejoramiento del hábitat para esa especie puede afectar a otras

(Zipkin *et al.* 2015). Orientar los objetivos de conservación sobre una sola especie, concibiéndola como especie sombrilla, puede afectar el sistema al generar el desplazamiento de otras con funciones ecológicas piedranguales (Caro & O'Doherty 1999). Los crácidos, particularmente por su dieta, hacen parte de procesos ecológicos, que las hacen especies piedranguales en la comunidad biológica y su eliminación tendría un profundo efecto en la estabilidad de la red por una cascada de extinciones secundarias y por inducir cambios importantes, especialmente en el proceso de dispersión de semillas (Restrepo *et al.* 1997, Palacio *et al.* 2016). Modelos de ocupación multi-especies (Royle & Dorazio 2008) proveen un marco conveniente para estimar métricas y hacer predicciones necesarias para la toma estructurada de decisiones en la administración de áreas de conservación que influyen las especies objeto de conservación (Nichols & Williams 2006, Lyons *et al.* 2008, Sauer *et al.* 2013).

Agradecimientos

Los datos usados para este artículo fueron tomados durante el muestreo del proyecto Densidad poblacional de mono aullador rojo en el Valle del Cauca llevado a cabo por la Fundación EcoAndina y el programa Colombia de la Wildlife Conservation Society y dirigido por María Carolina Gómez-Posada. Se agradece a La Fundación EcoAndina-WCS por el apoyo técnico, a CVC por la financiación y a la Universidad Nacional de Colombia por la autorización y apoyo para trabajar en la reserva. Igualmente se agradece a Paola Wanesa Hincapié por la ayuda en la toma de los datos. Gracias a los revisores anónimos, sus correcciones y sugerencias permitieron mejorar la calidad del documento.

Literatura citada

- ACOSTA-ROJAS, D.C., M.C. MUÑOZ, A.M. TORRE-G & G. CORREDOR. 2012. Dieta y dispersión de semillas: ¿afecta la guacharaca colombiana (*Ortalis columbiana*) la germinación de las semillas consumidas? *Ornitología Neotropical* 23: 439–453.
- AGUILERA, M., N. VALDIVIA & B. BROITMAN. 2013. Spatial niche differentiation and coexistence at the edge: co-occurrence distribution patterns in *Scurria limpets*. *Marine Ecology Progress Series* 483: 185–198.
- ALLESINA, S., A. BODINI & C. BONDAVALLI. 2006. Secondary

- extinctions in ecological networks: Bottlenecks unveiled. *Ecological Modelling* 194: 150–161.
- ARMSTRONG, R.A. & R. MCGEEHEE. 1976. Coexistence of species competing for shared resources. *Theoretical Population Biology* 9: 317–328.
- BANGS, O. 1911. Descriptions of new American birds. *Proceedings of the Biological Society of Washington*.
- BEAULIEU, M. & K.W. SOCKMAN. 2012. One meadow for two sparrows: resource partitioning in a high elevation habitat. *Oecologia* 170: 529–540.
- BELMAKER, J., C.H. SEKERCIOGLU & W. JETZ. 2012. Global patterns of specialization and coexistence in bird assemblages. *Journal of Biogeography* 39: 193–203.
- BENNETT, A.F. & D.A. SAUNDERS. 2010. Habitat fragmentation and landscape change. *Conservation Biology for all* 93: 1544–1550.
- BIRDLIFE INTERNATIONAL. 2021. *Penelope perspicax*. <<https://www.iucnredlist.org/species/22678379/188319595>> (8 July 2022).
- BIRDLIFE INTERNATIONAL [ONLINE]. 2016. *Ortalis columbiana*. The IUCN Red List of Threatened Species 2016: e.T22728519A94989120. <<http://www.iucnredlist.org/details/22728519/0>> (27 January 2022).
- BOYLE, S.A. & A.T. SMITH. 2010. Can landscape and species characteristics predict primate presence in forest fragments in the Brazilian Amazon? *Biological Conservation* 143: 1134–1143.
- BROWN, W.L. & E.O. WILSON. 1956. Character Displacement. *Systematic Zoology* 5: 49–64.
- CARO, T.M. & G. O'DOHERTY. 1999. On the Use of Surrogate Species in Conservation Biology. *Conservation Biology* 13: 805–814.
- CHAPMAN, F.M., L.E. MILLER, A.A. ALLEN, W.B. RICHARDSON & G.K. CHERRIE. 1914. Diagnoses of apparently new Colombian birds. 3. *Bulletin of the AMNH*; v. 33, article 40. New York: Published by order of the Trustees, American Museum of Natural History.
- CROWE, T.M., R.C.K. BOWIE, P. BLOOMER, T.G. MANDIWANA, T.A.J. HEDDERSON, E. RANDI, S.L. PEREIRA & J. WAKELING. 2006. Phylogenetics, biogeography and classification of, and character evolution in, gamebirds (Aves: Galliformes): effects of character exclusion, data partitioning and missing data. *Cladistics* 22: 495–532.
- DHONDT, A.A. 2012. *Interspecific Competition in Birds*. OUP Oxford.
- ESCOBAR, E. 2001. Presentación de Yotoco "Reserva Natural". Universidad Nacional de Colombia.
- FEINSINGER, P. 2001. *Designing field studies for biodiversity conservation*. Island Press.
- FERRIÈRE, R., U. DIECKMANN & D. COUVET. 2004. *Evolutionary conservation biology*. Cambridge University Press.
- FICK, S.E. & R.J. HIJMANS. 2017. WorldClim 2: new 1-km spatial resolution climate surfaces for global land areas. *International Journal of Climatology* 37: 4302–4315. Wiley Online Library.
- FRANK-HOEFLICH, K., L.F. SILVEIRA, J. ESTUDILLO-LÓPEZ, A.M. GARCÍA-KOCH, L. ONGAY-LARIOS & D. PIÑERO. 2007. Increased taxon and character sampling reveals novel intergeneric relationships in the Cracidae (Aves: Galliformes). *Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research* 45: 242–254.
- GAUSE, G.F. 1934. Experimental analysis of Vito Volterra's mathematical theory of the struggle for existence. *Science* 79: 16–17.
- HARDIN, G. 1960. The competitive exclusion principle. *Science* 131: 1292–1297.
- HASUI, É., V.S. DA M. GOMES, M.C. KIEFER, J. TAMASHIRO & W.R. SILVA. 2009. Spatial and seasonal variation in niche partitioning between Blue manakin (*Chiroxiphia caudata*) and Greenish schiffornis (*Schiffornis virescens*) in southeastern Brazil. *Studies on Neotropical Fauna and Environment* 44: 149–159.
- HAYNES, T.B., J.A. SCHMUTZ, M.S. LINDBERG, K.G. WRIGHT, B.D. UHER-KOCH & A.E. ROSENBERGER. 2014. Occupancy of yellow-billed and Pacific loons: evidence for interspecific competition and habitat mediated co-occurrence. *Journal of Avian Biology* 45: 296–304.
- HELLMAYR, C.E. 1906. Critical notes on the types of little-known species of Neotropical birds. *Novitates Zoologicae* 13: 305–352.
- HILTY, S.L. & W.L. BROWN. 1986. *A Guide to the Birds of Colombia*. First Edition. Princeton University Press, Princeton, N.J.
- HUTCHINSON, G. 1957. Concluding Remarks. *Cold Spring Harbor Symposia on Quantitative Biology* 22: 415–427.
- IDEAM. 2012. Mapa de Coberturas de la Tierra. Metodología CORINE Land Cover adaptada para Colombia Escala 1.100 000 (Periodo 2005 - 2009). IDEAM–Instituto de Hidrología Meteorología y Estudios Ambientales.
- IDEAM. 2017. Ecosistemas continentales, costeros y marinos de Colombia, versión 2.1 100k. IDEAM–Instituto de Hidrología Meteorología y Estudios Ambientales.
- KATTAN, G.H., N. RONCANCIO, Y. BANGUERA, M. KESSLER-RIOS, G.A. LONDOÑO, O.H. MARIN & M.C. MUÑOZ. 2014. Spatial variation in population density of an endemic and endangered bird, the Cauca guan (*Penelope perspicax*) Species with small geographic ranges are particularly vulnerable to threats such as habitat transformation. *Tropical Conservation Science* 7: 161–170.
- LACK, D. 1946. Competition for Food by Birds of Prey. *Journal of Animal Ecology* 15: 123–129.
- LUNDBERG, P., E. RANTA, J. RIPA & V. KAITALA. 2000. Population variability in space and time. *Trends in Ecology & Evolution* 15: 460–464.
- LYONS, J.E., M.C. RUNGE, H.P. LASKOWSKI & W.L. KENDALL. 2008. Monitoring in the Context of Structured Decision-Making and Adaptive Management. *The Journal of Wildlife Management* 72: 1683–1692.
- MACARTHUR, R. & R. LEVINS. 1967. The Limiting Similarity, Convergence, and Divergence of Coexisting Species. *The American Naturalist* 101: 377–385.
- MACARTHUR, R.H. 1958. Population Ecology of Some Warblers of Northeastern Coniferous Forests. *Ecology* 39: 599–619.
- MACKENZIE, D.I. & J. HINES. 2018. RPresence: R interface for program PRESENCE. R package version 2.
- MACKENZIE, D.I. (ED). 2006. *Occupancy estimation and modeling: inferring patterns and dynamics of species*. Elsevier, Amsterdam; Boston.
- MACKENZIE, D.I., J.D. NICHOLS, G.B. LACHMAN, S. DROEGE, J.A. ROYLE & C.A. LANGTIMM. 2002. Estimating site occupancy rates when detection probabilities are less than one. *Ecology* 83: 2248–2255.
- MACKENZIE, D.I. & J.A. ROYLE. 2005. Designing occupancy studies: general advice and allocating survey effort. *Journal of Applied Ecology* 42: 1105–1114.
- MICHALSKI, F. & C.A. PERES. 2005. Anthropogenic determinants of primate and carnivore local extinctions in a fragmented forest landscape of southern Amazonia.

- Biological Conservation 124: 383–396.
- MORISITA, M. 1959. Measuring of the dispersion of individuals and analysis of the distributional patterns. *Memoirs of the Faculty of Science, Kyushu University, Series E: Biology*, 2: 5–235.
- MORISITA, M. 1962. I σ -Index, a measure of dispersion of individuals. *Researches on Population Ecology* 4: 1–7.
- MUÑOZ, M.C. & G.H. KATTAN. 2007. Diets of cracids: how much do we know. *Ornitología Neotropical* 18: 21–36.
- 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. *The Condor* 109: 841–851.
- NAEEM, S. 1998. Species Redundancy and Ecosystem Reliability. *Conservation Biology* 12: 39–45.
- NICHOLS, J.D. & B.K. WILLIAMS. 2006. Monitoring for conservation. *Trends in Ecology & Evolution* 21: 668–673.
- NICHOLSON, A. 1954. An outline of the dynamics of animal populations. *Australian Journal of Zoology* 2: 9–65.
- OKSANEN, J. ET AL. 2013. vegan: Community Ecology Package. R package version 2. <https://CRAN.R-project.org/package=vegan>
- PAINE, R.T. 1980. Food webs: linkage, interaction strength and community infrastructure. *Journal of Animal Ecology* 49: 667–685. JSTOR.
- PROULX, S.R., D.E.L. PROMISLOW & P.C. PHILLIPS. 2005. Network thinking in ecology and evolution. *Trends in Ecology & Evolution* 20: 345–353.
- RAGUSA-NETTO, J. 2015. Chaco chachalaca (*Ortalis canicollis*, Wagler, 1830) feeding ecology in a gallery forest in the South Pantanal (Brazil). *Brazilian Journal of Biology* 75: 49–57. SciELO Brasil.
- RENJIFO, L.M., M.F. GÓMEZ, J. VELÁSQUEZ-TIBATÁ, A.M. AMAYA-VILLARREAL, G.H. KATTAN, J.D. AMAYA-ESPINEL & J. BURBANO-GIRÓN. 2014. Libro rojo de aves de Colombia, Volumen I: bosques húmedos de los Andes y la costa Pacífica. Primera. Editorial Pontificia Universidad Javeriana e Instituto Alexander von Humboldt, Bogotá, Colombia.
- RICHMOND, O.M., J.E. HINES & S.R. BEISSINGER. 2010. Two-species occupancy models: a new parameterization applied to co-occurrence of secretive rails. *Ecological Applications* 20: 2036–2046. Wiley Online Library.
- RODRÍGUEZ, R.A., A.M. HERRERA, J. SANTANDER, J.V. MIRANDA, M.J. FERNÁNDEZ-RODRÍGUEZ, Á. QUIRÓS, R. RIERA, J.M. FERNÁNDEZ-PALACIOS, R. OTTO, C.G. ESCUDERO, A. JIMÉNEZ-RODRÍGUEZ, R.M. NAVARRO-CERRILLO, M.E. PERDOMO & J.D. DELGADO. 2015. Uncertainty principle in niche assessment: A solution to the dilemma redundancy vs. competitive exclusion, and some analytical consequences. *Ecological Modelling* 316: 87–110.
- RONCANCIO-DUQUE, N.J. 2020. Densidad poblacional de la Guacharaca colombiana (*Ortalis columbiana*) en un fragmento de bosque subandino en el Valle del Cauca, Colombia. *Revista de la Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales* 44: 740–746.
- ROSENFELD, J.S. 2002. Functional redundancy in ecology and conservation. *Oikos* 98: 156–162.
- ROYLE, J.A. & R.M. DORAZIO. 2008. Hierarchical Modeling and Inference in Ecology: The Analysis of Data from Populations, Metapopulations and Communities. Academic Press.
- SAGARIN, R.D., S.D. GAINES & B. GAYLORD. 2006. Moving beyond assumptions to understand abundance distributions across the ranges of species. *Trends in Ecology & Evolution* 21: 524–530.
- SAUER, J.R., P.J. BLANK, E.F. ZIPKIN, J.E. FALLON & F.W. FALLON. 2013. Using multi-species occupancy models in structured decision making on managed lands. *Journal of Wildlife Management* 77: 117–127.
- SCHLUTER, D. & A.E.M.A. MCPEEK. 2000. Ecological Character Displacement in Adaptive Radiation. *The American Naturalist* 156: S4–S16.
- SCHMITZ-ORNÉS, A. 1999. Vulnerability of Rufous-vented Chachalacas (*Ortalis ruficauda*, Cracidae) to man-induced habitat alterations in northern Venezuela. *Ornitología Neotropical* 10: 27–34.
- SCHOENER, T.W. 1974. Resource partitioning in ecological communities. *Science (New York, N.Y.)* 185: 27–39.
- WIENS, J.A. 1977. On Competition and Variable Environments: Populations may experience “ecological crunches” in variable climates, nullifying the assumptions of competition theory and limiting the usefulness of short-term studies of population patterns. *American Scientist* 65: 590–597.
- ZIPKIN, E.F., J.A. ROYLE, D.K. DAWSON & S. BATES. 2010. Multi-species occurrence models to evaluate the effects of conservation and management actions. *Biological Conservation* 143(2):479–484. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2009.11.016>.