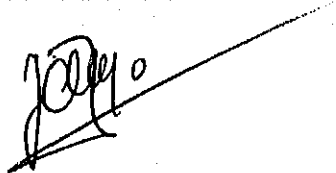


BIBLIOTECA UCM  
5305324934

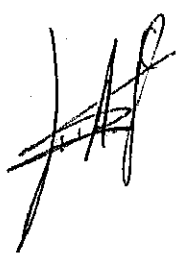
T 598.3 (87)  
GON  
COM

CONTRIBUCION AL ESTUDIO DE LA ECOLOGIA  
DE LAS CIGÜEÑAS (Fam. Ciconiidae) EN LOS  
LLANOS DE VENEZUELA

El director de la tesis doctoral, Dr. Javier  
Castroviejo Bolibar, da su V<sup>o</sup> B<sup>o</sup> para la  
presentación de esta memoria



Trabajo presentado por D. José Antonio  
González Nóvoa para optar al título de  
Doctor en Ciencias Biológicas



Departamento de Biología Animal  
Facultad de Biología  
Universidad Complutense de Madrid  
Madrid, 1992



R. 21.864

A Rita

A mis padres

La llanura es bella y terrible a la vez, en ella caben, holgadamente, hermosa vida y muerte atroz. Esta acecha por todas partes, pero allí nadie la teme. El Llano asusta, pero el miedo al Llano no enfría el corazón; es caliente como el gran viento de su soleada inmensidad, como la fiebre de sus esteros.

Tierra abierta y tendida, buena para el esfuerzo y la hazaña, toda horizontes como la esperanza, toda caminos como la voluntad.

Rómulo Gallegos

## AGRADECIMIENTOS

Son muchas las personas que con su ayuda y apoyo han contribuido a la realización de esta tesis doctoral.

En primer lugar quiero agradecer al Dr. Javier Castroviejo la confianza que depositó en mi, al brindarme la oportunidad de viajar a los Llanos para desarrollar allí mis investigaciones. Durante los últimos cuatro años, sus consejos y su apoyo moral han sido constantes y fundamentales para el éxito de mi trabajo.

Fernando Ibáñez, compañero y amigo, guió mis primeros pasos titubeantes en el Llano venezolano. Sus conocimientos sobre la avifauna local me fueron de gran ayuda a la hora de planificar el trabajo de campo.

Carlos Lasso, Ignacio Moreno y Guillermo Blázquez compartieron conmigo muchos días de duro trabajo, desafiando al ardiente sol y a las lluvias torrenciales. Su compañía y su sincera amistad hicieron mucho más llevadero nuestro aislamiento.

Pedro Quiñones y Alexis Aguirre, ayudantes de la Estación Biológica El Frío, me acompañaron al campo en numerosas ocasiones y, con su profundo conocimiento de la geografía llanera, simplificaron enormemente mi trabajo y me ahorraron muchos dolores de cabeza. Víctor Rosales, trepador donde los haya, subió por mí a los nidos de cigüeña más inaccesibles.

A la hora de la identificación de las presas contenidas en las regurgitaciones y estómagos de las aves, conté con la inestimable colaboración de las siguientes personas: José Ayarzagüena (reptiles y anfibios), Carlos Lasso (peces), Ignacio

Moreno (roedores), Crispulo Marrero (invertebrados) y Mari Paz Martín (malófagos).

Mención especial se merece Betsy T. Thomas, cuyos trabajos despertaron en mi el interés por las cigüeñas sudamericanas y constituyeron el germen inicial de esta tesis doctoral.

Por último, quiero agradecer su colaboración a aquellas personas que, de un modo u otro, han revisado y comentado críticamente las primeras versiones de esta memoria o partes de ella, especialmente a Javier Castroviejo, Cristina Ramo y Eduardo de Juana (mi tutor en la Universidad Complutense). Sus críticas y sugerencias han sido muy valiosas a la hora de la redacción final del trabajo.

Todo el valor e importancia que pudiera tener esta tesis doctoral debe atribuirse a la generosa colaboración de las personas antes citadas; los errores u omisiones, al autor.

Durante los cuatro años que duró este trabajo, disfruté de una beca de la Asociación de Amigos de Doñana y una beca de la Universidad Complutense de Madrid.



Gabán peonío (*Ciconia maguari*), Garzón soldado (*Jabiru mycteria*) y Gabán huesito (*Mycteria americana*)

## INDICE

1.- Introducción.....	1
2.- Marco general: Los Llanos de Venezuela.....	4
3.- Area de estudio	
3.1.- Situación geográfica.....	7
3.2.- Unidades fisiográficas.....	8
3.3.- Vegetación.....	13
3.4.- Climatología.....	19
4.- Material y Métodos	
4.1.- Estimaciones de densidad.....	24
4.2.- Biometría.....	25
4.3.- Análisis estadísticos.....	26
4.4.- Ecología alimentaria.....	27
4.5.- Biología reproductiva.....	33
5.- Posición sistemática.....	37
6.- Descripción y distribución	
6.A.- <i>Mycteria americana</i> .....	39
6.B.- <i>Ciconia maguari</i> .....	41
6.C.- <i>Jabiru mycteria</i> .....	42
7.- Densidades poblacionales.....	45
7.A.- <i>Mycteria americana</i> .....	46
7.B.- <i>Ciconia maguari</i> .....	49
7.C.- <i>Jabiru mycteria</i> .....	51
8.- Ecología alimentaria	
8.A.- <i>Mycteria americana</i>	
8.A.1.- Uso del hábitat.....	52

8.A.2.- Comportamiento alimentario.....	58
8.A.3.- Tamaño de grupo.....	71
8.A.4.- Interacciones intra e interespecíficas relacionadas con la alimentación.....	77
8.A.5.- Ritmos de actividad.....	83
8.A.6.- Dieta.....	86
8.B.- <i>Ciconia maguari</i>	
8.B.1.- Uso del hábitat.....	97
8.B.2.- Comportamiento alimentario.....	102
8.B.3.- Tamaño de grupo.....	108
8.B.4.- Interacciones intra e interespecíficas relacionadas con la alimentación.....	111
8.B.5.- Ritmos de actividad.....	113
8.B.6.- Dieta.....	116
8.C.- <i>Jabiru mycteria</i>	
8.C.1.- Uso del hábitat.....	131
8.C.2.- Comportamiento alimentario.....	135
8.C.3.- Tamaño de grupo.....	140
8.C.4.- Interacciones intra e interespecíficas relacionadas con la alimentación.....	144
8.C.5.- Ritmos de actividad.....	145
8.C.6.- Dieta.....	148
9.- Coexistencia y segregación de nichos.....	153
9.1.- Hábitat.....	155
9.2.- Profundidad de agua y altura de la vegetación....	158
9.3.- Dieta.....	166
9.4.- Tamaño de las presas.....	171
9.5.- Comportamiento alimentario.....	175
9.6.- Solapamiento global y reparto de recursos.....	176

## 10.- Biología reproductiva

### 10.A.- *Mycteria americana*

- 10.A.1.- Descripción de las colonias y los nidos.. 179
- 10.A.2.- Descripción de los pollos..... 184
- 10.A.3.- Comportamiento reproductivo..... 189
- 10.A.4.- Efectos de la presencia humana sobre  
las colonias..... 199
- 10.A.5.- Fenología de la reproducción..... 202
- 10.A.6.- Tamaño de puesta..... 205
- 10.A.7.- Censo de parejas nidificantes y éxito  
reproductivo..... 206
- 10.A.8.- Mortalidad y sus causas..... 210

### 10.B.- *Ciconia maguari*

- 10.B.1.- Estructura de las colonias..... 218
- 10.B.2.- Comportamiento reproductivo..... 226
- 10.B.3.- Crecimiento y desarrollo de los pollos... 244
- 10.B.4.- Efectos de la presencia humana sobre  
las colonias..... 248
- 10.B.5.- Fenología de la reproducción..... 251
- 10.B.6.- Tamaño de puesta..... 258
- 10.B.7.- Exito reproductivo..... 260
- 10.B.8.- Mortalidad y sus causas..... 267

### 10.C.- *Jabiru mycteria*

- 10.C.1.- Densidad poblacional y nidotópica..... 275
- 10.C.2.- Comportamiento reproductivo..... 278
- 10.C.3.- Crecimiento y desarrollo de los pollos... 302
- 10.C.4.- Fenología de la reproducción..... 306
- 10.C.5.- Tamaño de puesta..... 312
- 10.C.6.- Exito reproductivo..... 314

11.- Impacto humano sobre las poblaciones de cigüeñas y estrategias para su conservación.....	321
11.1.- Situación actual de las especies y principales problemas para su conservación en los Llanos.....	323
11.1.A.- <i>Mycteria americana</i> .....	323
11.1.B.- <i>Ciconia maguari</i> .....	329
11.1.C.- <i>Jabiru mycteria</i> .....	331
11.2.- El papel del turismo y la iniciativa privada en la conservación de la fauna en los Llanos.....	333
12.- Resumen y Conclusiones.....	336
13.- Bibliografía.....	347

## 1.- INTRODUCCION

Los Llanos de Venezuela y Colombia constituyen una de las zonas húmedas más importantes de Sudamérica, junto con los Llanos del río Beni en Bolivia, el Pantanal del Mato Grosso en Brasil y el Chaco en Paraguay. Estas áreas, caracterizadas por la alternancia de una estación seca y una estación lluviosa, se encuentran entre los ecosistemas naturales más productivos, aunque están sujetas a marcados cambios estacionales en la producción (Escobar y González-Jiménez 1977). El nivel fluctuante de las aguas favorece el rápido reciclaje de los nutrientes y consecuentemente altas tasas de producción primaria y secundaria (Kahl 1964). Los consumidores secundarios cuyos ciclos vitales estén sincronizados con las variaciones en el nivel de las aguas encontrarán, en estas áreas, buenas oportunidades para la obtención de alimento (Kahl obr. cit.).

La avifauna de los Llanos de Venezuela es muy rica, especialmente en cuanto a aves acuáticas y semiacuáticas se refiere. Al menos 22 especies de ciconiiformes se encuentran comúnmente en nuestro área de trabajo. Sin embargo, esta diversidad y abundancia de aves no se corresponde con el conocimiento científico que actualmente se tiene de ellas, siendo todavía desconocidos muchos de los aspectos básicos de la biología y la ecología de numerosas especies, y de algunas de ellas se sabe poco más que su distribución geográfica aproximada (Morales 1990).

La familia de las cigüeñas (Fam. Ciconiidae) cuenta con tres representantes en la región neotropical (*Mycteria americana*,

*Ciconia maguari* y *Jabiru mycteria*), que encuentran en las sabanas inundables de los Llanos venezolanos un hábitat ideal para su existencia. El gran tamaño de estas aves y su coloración básicamente blanco-negra las convierte en especies llamativas y muy características del paisaje llanero.

El nivel de conocimientos que actualmente se posee sobre estas tres cigüeñas en los Llanos de Venezuela es considerablemente bajo. Únicamente el gabán peonío (*Ciconia maguari* = *Euxenura galeata*) puede considerarse como una especie bastante bien conocida, debido en gran parte a los trabajos realizados durante más de 10 años por Betsy T. Thomas en el Fundo Pecuario Masagüaral (Edo. Guárico). La inclusión del gabán peonío como parte de nuestro estudio se justifica por el grave descenso en el número de parejas reproductoras que se ha detectado en los Llanos Centrales durante los últimos años (Thomas 1987). Hemos podido comprobar, además, que existen ciertas diferencias en cuanto al comportamiento alimentario, dieta y comportamiento migratorio de esta especie entre nuestro área de trabajo, más inundable (Llanos Meridionales), y el área de trabajo de Thomas (Llanos Centrales).

El gabán huesito (*Mycteria americana*) ha sido un ave intensamente estudiada en Norteamérica, especialmente en la península de Florida. El número de trabajos científicos publicados sobre esta especie es muy grande (Clark 1978, Kahl 1962, 1963, 1964, Kushlan y Frohring 1986, Kushlan et al. 1975, Ogden et al. 1976, 1978, entre otros); sin embargo no conocemos ningún estudio específico que trate sobre los aspectos básicos de la biología y ecología del gabán huesito en Venezuela (exceptuando datos

aislados aportados por Thomas 1985, y Morales et al. 1981), siendo también muy escasos los datos referentes a esta especie en otras áreas de Sudamérica.

En el caso del garzón soldado (*Jabiru mycteria*), la carencia de información es aún más notoria. Hasta el momento no tenemos conocimiento de ningún estudio sobre esta especie basado en observaciones realizadas durante un periodo sostenido de tiempo en una misma localidad. Datos y observaciones puntuales sobre algunos aspectos de la biología del garzón soldado se pueden encontrar en Kahl (1971b, 1973; en Argentina), Spaans (1975; en Surinam) y Thomas (1981, 1985; en Venezuela).

La progresiva degradación de las zonas húmedas, la deforestación y consiguiente pérdida de sustratos para la nidificación, los proyectos de expansión agrícola, el creciente uso de pesticidas y el manejo artificial de los niveles de agua mediante diques o "tapas", son algunas de las principales alteraciones introducidas recientemente por el hombre en el ambiente natural de los Llanos, que pueden llegar a afectar negativamente a las poblaciones de cigüeñas y de todas las aves ciconiiformes en general, dada su elevada dependencia de las zonas húmedas y la gran sensibilidad que muestran frente a cualquier tipo de cambio introducido en sus hábitats (Custer y Osborn 1977). Como paso previo para poder plantear en un futuro próximo las estrategias adecuadas para la gestión y conservación de estas aves, urge conocer en profundidad los aspectos básicos de su biología y ecología (Coulter y Rodgers 1987).

Con el presente trabajo intentamos contribuir a paliar la falta de información existente sobre las tres especies de cigüeñas

en el Llano venezolano, aportando datos sobre su ecología alimentaria, biología reproductiva, patrones de distribución espacio-temporal, uso del hábitat y reparto de los recursos, haciendo especial hincapié en las adaptaciones ecológicas a las variaciones estacionales impuestas por el ciclo anual de sequía-inundación.

## 2.- MARCO GENERAL: LOS LLANOS DE VENEZUELA

La región de los Llanos ocupa unos 237.000 km<sup>2</sup> en la porción central de Venezuela, lo cual representa aproximadamente la tercera parte del territorio del país. Los límites de la región llanera serían: por el Oeste, las faldas de la cordillera andina; por el Norte, la cordillera de la costa (aproximadamente al nivel de la cota de los 300 m.s.n.m.); por el Este, el límite oriental del Estado Monagas; y por el Sur, el río Orinoco, que separa los Llanos de la Guayana (Ramia 1967). Así definidos, los Llanos de Venezuela abarcarían un total de siete Estados: Monagas, Anzoátegui, Guárico, Cojedes, Barinas, Portuguesa y Apure.

Las tres cuartas partes de su superficie están cubiertas por vegetación de sabana; el cuarto restante es ocupado por bosques decídúos, semidecídúos o de galería, y por áreas cultivadas (Ramia obr. cit.).

La reducida extensión actual de la vegetación arbórea plantea

una interesante polémica sobre cual es el origen de las sabanas: ¿Constituyen éstas la vegetación natural del Llano o por el contrario es la vegetación boscosa el estadio clímax, siendo la situación actual el resultado de la acción del hombre sobre un bosque más ampliamente distribuido?

Existen investigaciones que demuestran que si la sabana no es quemada periódicamente y la presión ejercida por el ganado es baja, la vegetación gramínea evoluciona dando lugar al desarrollo de especies leñosas que originan un bosque incipiente ("mata"). Esto parece indicar que el bosque constituiría la vegetación clímax, al menos en algunas partes de la sabana, siendo las actuales "matas", los restos resultantes de la alteración de un bosque mucho más extenso (Aristeguieta, en Castroviejo y López 1985). Por el contrario, en otras zonas, se ha demostrado que áreas de sabana valladas y protegidas no experimentan con el tiempo ningún cambio o evolución hacia una vegetación de bosque. El problema es muy complejo y a pesar de los numerosos estudios realizados hasta la fecha, se puede considerar que no ha sido aún resuelto de forma definitiva (Labouriau, en Castroviejo y López 1985).

Según Blydenstein (1967), el desarrollo de las sabanas naturales es el resultado de una serie de factores que, actuando combinados, tienen un efecto adverso sobre el desarrollo de la vegetación arbórea. Estos factores serían:

- el clima, con una estación seca caracterizada por la escasez de agua y una estación lluviosa en la cual se concentra casi toda la precipitación,
- factores edáficos como la baja fertilidad, el mal drenaje, la

aireación deficiente y una topografía muy plana, que limitan el crecimiento de la vegetación arbórea,

- los fuegos recurrentes, que favorecen a la vegetación herbácea de sabana frente al bosque, y
- la influencia del hombre, que se manifiesta a través de la destrucción de la vegetación arbórea mediante talas y fuegos intencionados.

Geomorfológicamente, la región de los Llanos es una inmensa llanura aluvial formada por el arrastre y deposición de los materiales transportados por los ríos que nacen en las áreas montañosas vecinas (Ramo y Ayarzagüena 1983). Existen evidencias de que la zona occidental de Venezuela se encontraba, a mediados del Paleozoico, cubierta por un extenso mar. Desde esa situación y por medio de fenómenos orogénicos, se originaron primero las montañas y cordilleras del país, y posteriormente la región de los Llanos como consecuencia del arrastre y sedimentación de los materiales provenientes de la erosión de dichas cordilleras.

Según Vila (en Ramo y Ayarzagüena 1983), los Llanos pueden subdividirse en 4 regiones en función de su diferente morfología:

- Llanos Orientales: abarcan los Estados de Anzoátegui y Monagas, y en ellos predomina un relieve más acusado, con mesas y colinas.

- Llanos Centrales: incluye los Estados de Cojedes y Guárico, caracterizados por la presencia de cerros y lomas.

- Llanos Occidentales: ocupan los Estados de Barinas y Portuguesa, caracterizados por una topografía más plana.

- Llanos Meridionales: corresponden al Estado Apure, formado por sabanas muy planas, cuya característica principal es la

inundación durante el periodo de lluvias debido al desbordamiento de los ríos y caños; en esta región de sabanas inundables es donde se encuentra situada nuestra área de trabajo (fig. 1).

### 3.- AREA DE ESTUDIO

#### 3.1.- SITUACION GEOGRAFICA

El trabajo de campo se realizó en el Hato El Frío, propiedad de la compañía Inversiones Venezolanas Ganaderas (INVEGA). La finca, que cuenta con una superficie de unas 78.000 Ha, se encuentra en el Estado Apure, entre las localidades de El Samán y Mantecal ( $7^{\circ}35'$ - $7^{\circ}55'$  de latitud Norte y  $68^{\circ}50'$ - $69^{\circ}00'$  de longitud Oeste).

El caño Guaritico y el río Apure marcan el límite Norte de la finca, y el caño Cauagua el límite Sur (fig. 1). Otros caños importantes que atraviesan el Hato son: Macanillal, Mucuritas, Capuchinos y Bravo, que se mantienen casi colmatados; el curso de estos caños ha sido interrumpido en diversos puntos mediante la construcción de "tapas" y terraplenes, con el fin de permitir el paso de vehículos y represar una mayor cantidad de agua para los meses de sequía.

El Hato El Frío, con una altitud media de 70-80 m.s.n.m. se encuentra dentro del denominado "Alto Apure" (Ramia 1959), con una

pendiente de Oeste a Este del 0.02% (Ramia, en Morales et al. 1981).

La riqueza faunística propia de esta región de los Llanos, junto a la preocupación conservacionista demostrada durante tres generaciones por la familia Maldonado, propietaria del Hato, y las grandes dimensiones de la finca, que hacen efectivas las medidas de conservación al evitar la dependencia de la fauna del ambiente exterior, convierten al Hato El Frío en un lugar ideal para el desarrollo de trabajos de investigación sobre la fauna y la ecología del Llano inundable (Ayarzagüena et al. 1981).

### 3.2.-UNIDADES FISIOGRAFICAS

Siguiendo la clasificación de M. Ramia (1967), las sabanas del Hato El Frío se incluirían dentro de las denominadas "sabanas de banco, bajío y estero". A primera vista, estas sabanas presentan una topografía totalmente plana, pero en realidad existen discretos desniveles de hasta 2 m que hacen que, durante la estación lluviosa, determinadas zonas no se inunden en absoluto y otras se inunden a diferentes profundidades (fig. 2).

Así, con los nombres vernáculos de banco, bajío y estero, se distinguen tres tipos de hábitat, en función de la altura que en ellos alcanza el agua durante la época de lluvias y de sus características fisionómicas, florísticas y edáficas propias (véase fig. 2). Los cuerpos permanentes de agua (lagunas, caños y préstamos) son las unidades fisiográficas que completan el paisaje llanero.

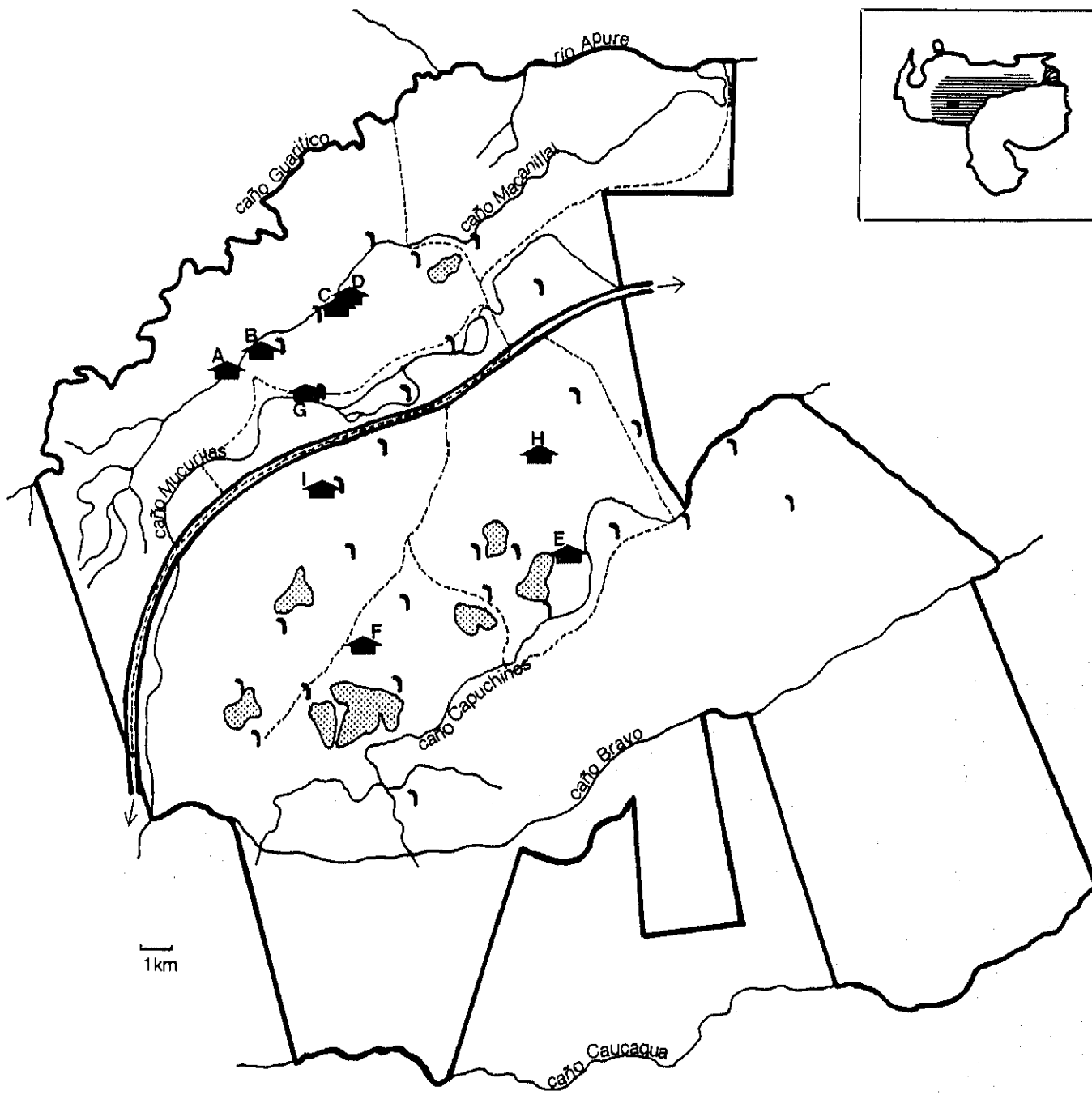


Fig. 1.- Mapa del Hato El Frío y su situación en Venezuela y en los Llanos (Escala:1/180.000)

- |   |                     |     |   |
|---|---------------------|-----|---|
| — | Límites del Hato    | --- | Itinerarios de censo                                |
| — | Caños principales   | ⌋   | Nidos de <i>Jabiru myotis</i>                       |
| ■ | Lagunas permanentes | ■   | Colonias de <i>C. maguari</i> / <i>M. americana</i> |

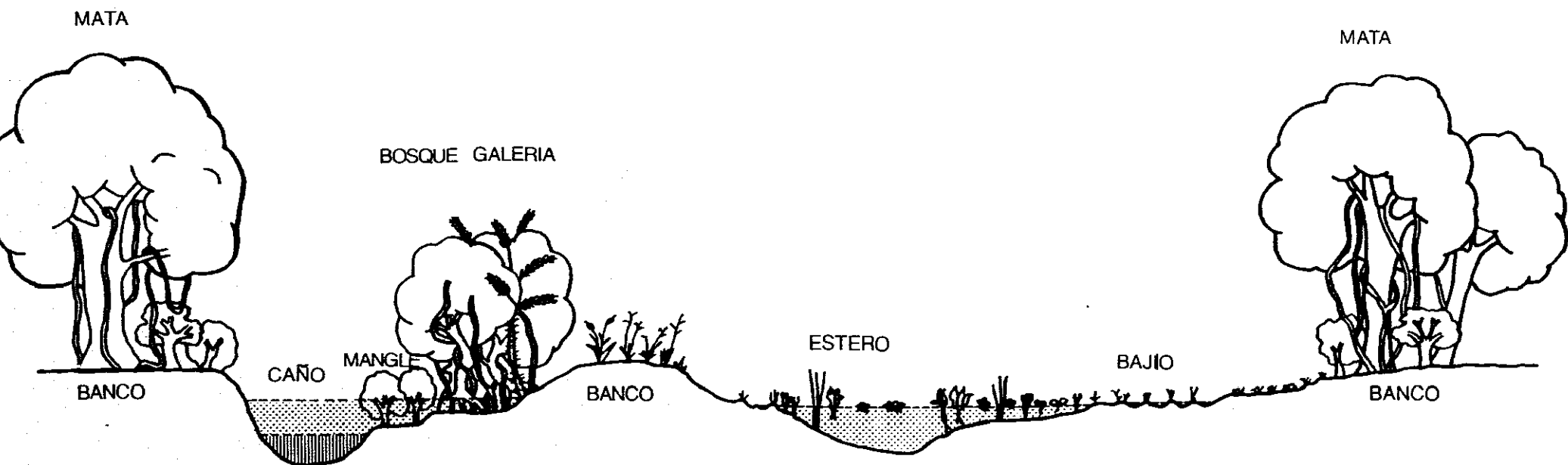


Fig. 2.- Esquema de las principales unidades fisiográficas presentes en el área de estudio\*

- Nivel del agua en época de lluvias
- Nivel del agua en época de sequia

\* Tomado de Ayarzagüena et al. 1981

Describiremos a continuación las principales características de cada uno de estos hábitats, cuyos nombres serán continuamente empleados a lo largo del presente trabajo:

- Bancos: Son los lugares más elevados de la sabana, que no llegan a inundarse durante los meses lluviosos. Por donde hoy se hallan los bancos, discurrían antiguamente caños que, debido a la sedimentación de material, fueron levantando su lecho y disminuyendo su cauce hasta desbordarse y desaparecer (Ramia 1967). Así pues, el origen de los bancos es aluvial y la textura de sus suelos es franco-arenosa.

Los bancos suelen estar ocupados por pequeñas manchas de vegetación arbórea ("matas") o cubiertos por extensos pajonales. Son, además, los lugares elegidos por la población para la construcción de las viviendas y la realización de pequeñas siembras.

- Bajíos: Los bajíos son las zonas de relieve inferior a los bancos, que se encharcan superficialmente durante la época de lluvias (hasta una profundidad no superior a los 20 cm) como consecuencia directa de la precipitación recibida. El suelo de los bajíos es de granulometría fina, con textura arcillosa, lo cual favorece enormemente el encharcamiento (Clemente 1980). En estas áreas, las lombrices y otros invertebrados elevan el terreno, lo cual, unido a la acción del pisoteo por parte del ganado, da lugar a la aparición de un microrrelieve ("topial" o "lombrizal") característico de algunos bajíos. La vegetación está constituida principalmente por gramíneas de diferentes portes.

- Esteros: Son las partes más bajas de la sabana; se inundan profundamente (hasta más de 1 m) durante la época de lluvias, permaneciendo con agua durante buena parte de la estación seca. A diferencia de los bajíos, los esteros, en muchas ocasiones, se inundan como consecuencia del desbordamiento de ríos y caños. Durante los meses de sequía puede aparecer en ellos una vegetación gramínea, mientras que durante la inundación son ocupados por diversos tipos de comunidades vegetales acuáticas (juncales, boras y boritas).

- Lagunas: Son grandes cuerpos de agua, con niveles de inundación superiores a los esteros, que mantienen algo de agua durante toda la época de sequía (excepto en años extremadamente secos), actuando como abrevadero del ganado y lugar donde se concentra gran parte de la fauna del Llano durante los últimos meses de la sequía. A diferencia de los esteros, las lagunas suelen estar en su mayor parte desprovistas de vegetación emergente.

- Caños: Los caños son brazos de un río, anastomosis entre dos ríos, o brazos que comunican una laguna con un río. En el Hato El Frío, a excepción del caño Guaritico (brazo del río Apure) que conduce agua prácticamente todo el año, el resto pueden considerarse como inactivos, debido a que se encuentran muy colmatados y en su mayoría cortados por "tapas", como ya se ha comentado anteriormente. Algunos tramos de estos caños llegan a secarse por completo durante los meses de sequía.

- Préstamos: Son excavaciones artificiales que se originan como consecuencia de la extracción de la tierra necesaria para la construcción de las pistas y terraplenes que permiten el paso de vehículos; los préstamos son muy frecuentes en los Llanos y están situados normalmente a ambos lados de este tipo de vías. Su forma suele ser rectangular y su tamaño y profundidad muy variables. Algunos de ellos se comunican con las aguas de desborde de los esteros y caños, pudiendo mantener agua durante casi toda la época de sequía, por lo cual se puede decir que funcionan ecológicamente como pequeñas lagunas.

### 3.3.-VEGETACION

Basándonos en los estudios de Castroviejo y López (1985), describiremos a continuación las principales comunidades y asociaciones vegetales presentes en el Hato El Frío.

Según la terminología vernácula, la llanura, en cuanto a su vegetación, se dividiría en dos grandes unidades: el "monte" y la "sabana", que trataremos por separado a continuación. El primero de los términos hace referencia a las zonas con vegetación arbolada en general, mientras que el segundo se refiere a las zonas con dominancia de vegetación graminiforme y desprovistas de vegetación arbórea o con árboles muy aislados y escasos.

#### 3.3.1.- Vegetación leñosa

Actualmente las formaciones arbóreas son poco frecuentes en

el Llano inundable (tan solo un 15-20% del Hato está cubierto por vegetación arbórea). La acción del hombre ha incidido y sigue incidiendo enormemente en la extensión y distribución de la vegetación leñosa (talas, sacas, quemas, entradas de ganado,...).

Dentro de las manchas arboladas presentes en los Llanos se pueden distinguir, según Castroviejo y López (1985), cuatro formaciones vegetales características: mata, orla de la mata, bosque de galería y comunidad de mangle.

#### 3.3.1.1.- Mata

Este nombre se aplica, en terminología vernácula, a toda mancha de vegetación densa con dominancia de árboles (que no sean palmáceas). Las matas se incluirían dentro de lo que se viene denominando "bosque tropófilo", integrado principalmente por especies caducifolias. Su estructura es la de un bosque triestrato, con un estrato arbóreo de 20-25 m de altura, un estrato arbóreo-arbustivo de 8-15 m con gran cantidad de lianas ("bejucos") y un estrato herbáceo. Las matas se hallan generalmente sobre bancos, aunque también se desarrollan en zonas de bajío, por lo cual se pueden inundar superficialmente durante la estación lluviosa.

Entre las especies arbóreas más características de las matas destacan por su frecuencia y abundancia, en el estrato arbóreo: el jobo (*Spondias mombin*), el uvero (*Coccoloba caracasana*), la ceiba (*Ceiba pentandra*), el camoruco (*Sterculia apetala*), el drago (*Pterocarpus* cf. *podocarpus*), el manirote (*Annona* cf. *purpurea*), el jabillo (*Hura crepitans*), el algarrobo (*Hymenaea courbaril*), etc...; y en el estrato arbóreo-arbustivo: el cañafístolo (*Cassia*

*moschata*), el totumo (*Crescentia cujete*) y el masa-masa (*Arrabidaea corallina*), entre otros.

### 3.3.1.2.- Orla de la mata

Es una comunidad generalmente espinosa, dominada por arbustos, lianas y arbolillos, que a menudo bordea a la mata a modo de cerca. En algunas matas, debido a las alteraciones producidas por la entrada y salida del ganado, puede no existir esta orla. Las especies vegetales que caracterizan a la orla de la mata pueden aparecer también en zonas abiertas de sabana o cercando al bosque de galería por su límite seco.

Entre las especies más típicas de esta comunidad destacan, el tornillo (*Helicteres guazumaefolia*), el cachito (*Randia venezuelensis*), el manirito (*Annona jahnii*), la juvita (*Bactris* aff. *guineensis*), el guácimo (*Guazuma ulmifolia*), la cresta de gallina (*Entada polystachya*) y el chaparro manteco (*Byrsonima crassifolia*), entre otros.

### 3.3.1.3.- Bosque de galería

Son bosques que crecen en las orillas de los ríos o caños y que, con la crecida de éstos en la estación lluviosa, soportan un periodo de inundación prolongado (fig. 2). A diferencia de las matas, el bosque de galería es uniestrato, compuesto por árboles de 10-12 m de altura, con troncos fuertemente retorcidos y sinuosos y con gran abundancia de epifitas. La característica ecológica más importante de estos bosques es que el enriquecimiento no se produce a partir de la materia orgánica producida por los propios árboles (hojas, ramas,...), ya que ésta

5305324934

es arrastrada por el río y no se descompone "in situ". El ecosistema es alimentado por el agua del río que, al entrar y discurrir lentamente por el sotobosque, enriquece el suelo con los limos, arcillas y elementos orgánicos que transporta.

El bosque de galería está ocupado por una asociación vegetal, cuyas especies más características son: el anoncillo (*Duguetia riberensis*), el laurel (*Nectandra pichurini*), el espinito de agua (*Chomelia polyantha*), la macanilla (*Astrocarium* sp.), la cañaflota (*Costus* aff. *arabicus*) y el guayabo de agua (*Calyptrhantes* aff. *pullei*).

#### 3.3.1.4.- Comunidad de mangle

En las zonas de sedimentación de los ríos y caños, donde las aguas depositan las partículas que transportan (tramos lentos, cara interna de los meandros), se desarrolla una comunidad que bordea estrechamente al bosque de galería, por la parte que da hacia el río (fig. 2). Esta comunidad está dominada por una especie que recibe el nombre vulgar de "mangle" (*Coccoloba obtusifolia*). El "mangle" y sus especies acompañantes (*Mikania micrantha*, *Inga* sp., etc...) viven la mayor parte del año con 1/3 ó 2/3 de su tronco sumergido en el agua, y solamente en los meses más secos llega a quedar su base al descubierto.

#### 3.3.2.- Vegetación de sabana

La influencia de la topografía del terreno es muy elevada, y bastan pequeños desniveles de solo 1-2 m para que puedan existir grandes diferencias en cuanto a la profundidad de inundación,

tiempo de permanencia del agua y movilidad de la misma. Estas diferencias se ven reflejadas claramente en la vegetación característica de cada unidad fisiográfica (banco, bajío, estero,...), apareciendo distintos tipos de comunidades vegetales adaptadas a cada uno de esos medios.

### 3.3.2.1.- Comunidades de estero y caño

No siempre resulta fácil delimitar los esteros y los caños, especialmente cuando, debido a la construcción de "tapas", se interrumpe el curso de los caños y éstos quedan reducidos a surcos profundos incluidos en el ámbito de un estero. En estas situaciones el agua no circula o lo hace muy lentamente y existe una zonación de varias comunidades vegetales en cinturones o bandas. En las zonas de mayor profundidad aparece una comunidad de especies que flotan libremente, cuyas plantas más características son el repollo de agua (*Pistia stratiotes*) y el helecho *Salvinia auriculata*. A continuación, en dirección a la orilla, aparece una banda de vegetación arraigada dominada por las "boras" *Eichhornia heterosperma* y *E. azurea*. Continuando hacia las zonas de menor profundidad aparecen dos asociaciones de juncales; la primera se sitúa entre 50 y 100 cm de profundidad y está dominada por el junco *Eleocharis interstincta*; la segunda se sitúa a una profundidad de 5-50 cm, sirviendo de límite externo al estero, y está dominada por el junco *Eleocharis mutata*.

### 3.3.2.2.- Comunidades de bajío

El microrrelieve característico de los bajíos, al que ya hemos hecho referencia anteriormente, hace que existan dos tipos

de comunidades vegetales diferentes. En los promontorios y las zonas ligeramente elevadas, que se inundan por un tiempo muy breve o prácticamente no se inundan, se instala una asociación de pastizal dominada por las especies *Paspalum orbiculatum*, *Panicum laxum*, *Luziola pittieri* y *Spilanthus uliginosa*. En las pequeñas depresiones y charcas se instala otra asociación cuya planta más característica es el trébol acuático *Marsilia deflexa*.

#### 3.3.2.3.- Comunidades de banco

En las partes más bajas de los bancos, donde, a pesar de no existir una inundación apreciable externamente, el agua puede influir sobre las plantas a nivel radicular, se instala el denominado "viboral", comunidad de altas gramíneas caracterizada por la víbora (*Imperata contracta*) y el carrizo (*Panicum junceum*). En las partes más elevadas de los bancos aparece otra asociación vegetal de aspecto semejante a la anterior, cuyas especies más características son *Cassia rotundifolia*, *Cenchrus pilosus*, *Diodia teres* y *Elyonurus tripsacoides* (que representa la especie con mayor biomasa de la comunidad).

#### 3.3.2.4.- Comunidades nitrófilas

Este tipo de comunidades sustituyen a la vegetación natural en un elevado número de zonas. Durante los meses de mayor inundación, los enclaves elevados son el único lugar adecuado para el reposo y estancia del ganado; el elevado número de deyecciones que se concentran en estas zonas propician la implantación de las comunidades de plantas nitrófilas. En los bordes de las carreteras, proximidades de las casas y en los bancos, la

vegetación natural puede verse desplazada entonces por un herbazal denso dominado por el brusco macho (*Cassia tora*), las escobas (*Sida glomerata* y *S. acuta*) y el mastranto (*Hyptis suaveolens*); en las pequeñas charcas de poca profundidad, próximas a caminos y lugares habitados se instalan las "boras" *Heteranthera reniformis* y *H. limosa*.

### 3.4.- CLIMATOLOGIA

La principal característica del clima del Llano es la existencia de una fuerte variación estacional en las precipitaciones. Así, a lo largo del año se distinguen dos épocas principales: una "época de lluvias" (Mayo-Octubre) durante la cual se recoge la mayor parte de la precipitación anual y una "época de sequía" (Noviembre-Abril), caracterizada por la escasez de precipitaciones. La duración de estas estaciones puede variar ligeramente de unas localidades del Llano a otras y de unos años a otros, habiéndose registrado sequías de hasta ocho meses.

El principal factor causante de esta estacionalidad es un cinturón de bajas presiones que rodea la tierra a la altura del ecuador, denominado "convergencia intertropical" o "zona de calmas ecuatoriales", ocasionado por el encuentro de los vientos superficiales (alisios) del hemisferio Norte con los procedentes del hemisferio Sur (Sánchez Carrillo 1960). Este cinturón se desplaza hacia el Norte o hacia el Sur dependiendo de la época del año. Durante los meses de Diciembre a Marzo, la "convergencia intertropical" se sitúa sobre el ecuador o al Sur de él, siendo

allí donde se localizan las precipitaciones, mientras que las altas presiones (zonas de buen tiempo) predominan sobre los Llanos de Venezuela. En los meses de Junio a Septiembre, la convergencia se sitúa al Norte del ecuador, atravesando el territorio venezolano, y es entonces cuando se alcanza el máximo de precipitaciones en los Llanos (Sánchez Carrillo obr. cit.).

Es importante señalar que las expresiones vernáculas de "verano" e "invierno", tal como son usadas en los Llanos, para designar a los periodos de sequía y lluvias respectivamente, no se corresponden con las estaciones astronómicas de verano e invierno del hemisferio Norte. En nuestra opinión, el uso de esos términos en las publicaciones científicas puede dar lugar a confusiones y debería evitarse, en la medida de lo posible. A lo largo de este trabajo se usarán las denominaciones: estación seca para referirse a los meses de Noviembre a Abril y estación lluviosa para el periodo de Mayo a Octubre.

Centrándonos ya en el área concreta donde hemos realizado nuestro trabajo y basándonos en los datos facilitados por la Estación Meteorológica del M.A.R.N.R. en los Módulos de Mantecal (situada a unos 30 km del Hato El Frío), hemos obtenido un promedio de precipitación anual de 1653 mm para el periodo 1969-1988 (rango: 1313-2132). El 83% de dicha precipitación se recogió durante lo que hemos considerado como época de lluvias. El máximo de precipitación corresponde al mes de Julio y el mínimo a los meses de Enero y Febrero (fig. 3).

Las temperaturas medias mensuales varían muy poco a lo largo del año (fig. 4), siendo Marzo el mes más cálido con 28.6°C y Julio el más fresco con 25.4°C de promedio (periodo: 1972-1986).

Fig. 3.- Precipitación y Evaporación mensual

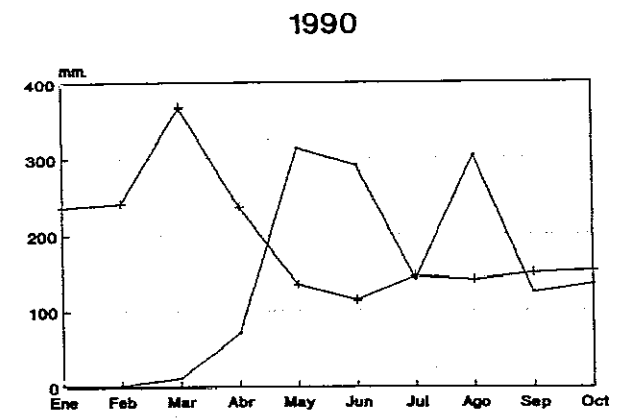
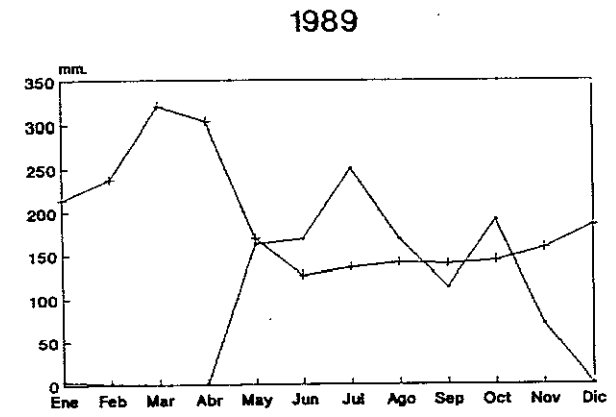
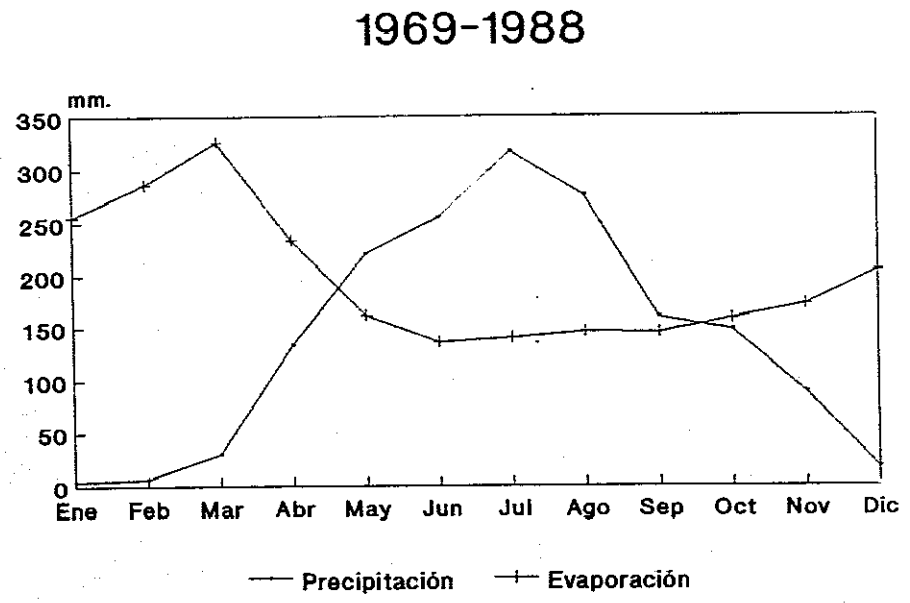
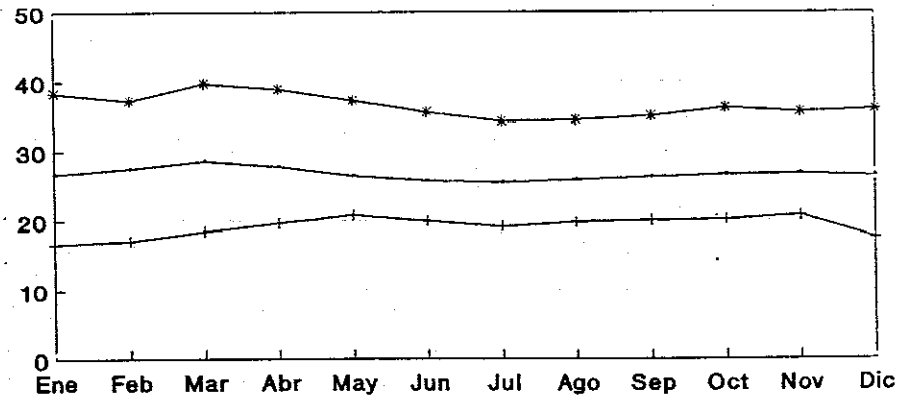


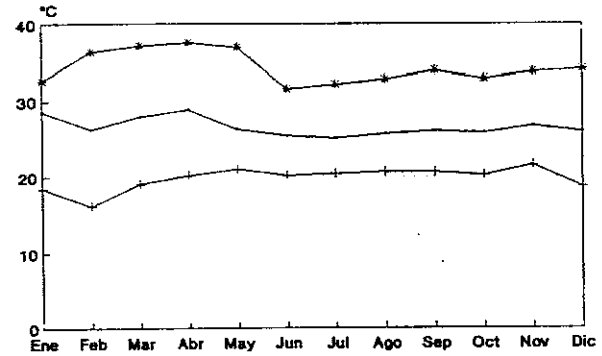
Fig. 4.- Temperaturas medias, máximas y mínimas mensuales

1972-1986

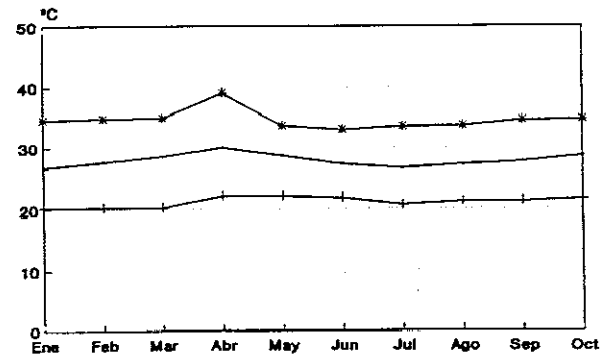


— Temperaturas medias      + Mínimas absolutas  
 \* Máximas absolutas

1989



1990



La amplitud térmica anual (diferencia entre la temperatura media del mes más cálido y el más frío del año) osciló entre los 2.2°C y los 3.8°C. La oscilación térmica diaria es de 8-10°C. La temperatura mínima absoluta registrada fue de 16.6°C y la máxima absoluta de 39.7°C (1972-1986).

El promedio de evaporación anual (1972-1988) fue de 2365 mm (rango: 2039-2634), siendo máxima la evaporación en el mes de Marzo y mínima en los meses de Junio y Julio. La humedad relativa alcanza el 87% en Julio y es mínima en Marzo con un 60%.

Los vientos predominantes en el área son del Este y del Noreste (alisios del Norte), y son especialmente fuertes durante la época de sequía (Sánchez Carrillo 1960).

Ciñéndonos exclusivamente a los datos correspondientes a los años 1989 y 1990, durante los cuales se realizó nuestro trabajo de campo, pueden encontrarse algunas diferencias con respecto a los patrones climatológicos generales que acabamos de comentar (figs. 3 y 4). Así, 1990 resultó un año especialmente caluroso, con temperaturas medias mensuales superiores a los promedios obtenidos para el periodo 1972-1986. Las curvas de precipitaciones mensuales presentan una forma bimodal con dos máximos anuales, en Julio y Octubre en 1989, y en Mayo y Agosto en 1990; pero, sin duda, el hecho más significativo es la escasa precipitación recibida durante el año 1989 (1129 mm), que representa la mínima registrada en la Estación Meteorológica de Mantecal desde su apertura en 1969 (faltan los datos de 1982-84 y de 1986). Esta escasa precipitación ha sido la causa principal de que la sequía de 1990 fuese una de las más intensas que se recuerdan en la zona durante los últimos años.

#### 4.- MATERIAL Y METODOS

##### 4.1.- ESTIMAS DE DENSIDAD

Entre Febrero de 1989 y Diciembre de 1990 se realizaron censos mensuales por transección a lo largo de siete itinerarios (total: 123.8 km), establecidos aprovechando los "terraplenes" (pistas de tierra elevadas sobre el nivel del terreno para el paso de vehículos) que cruzan el Hato (ver fig. 1). Cada itinerario era recorrido al menos una vez al mes, a primeras horas de la mañana o al atardecer, procurando que fuera siempre en días despejados y soleados. Algunos tramos no pudieron ser recorridos durante los meses de mayor inundación (Jul.-Sept.) y por ello no fueron tenidos en cuenta a la hora de los cálculos de densidades. Los censos se realizaban desde un vehículo todo terreno o una motocicleta, desplazándose a una velocidad media de 20 km/h; se contaban todas las cigüeñas observadas a 500 m a cada lado de la ruta, distancia que consideramos adecuada para este tipo de aves, de gran tamaño y predominantemente blancas, en un hábitat abierto y despejado como los Llanos (véase también Thomas 1987). Se estima que solo en un 5-10% del recorrido total de los itinerarios nuestra visibilidad estaba entorpecida parcialmente por la vegetación (árboles de "matas" o altos pajonales a los lados de la ruta).

En cada itinerario, además del número de individuos de cada especie observados, se anotaba el tipo de hábitat en que se

encontraban (banco, bajío, estero, laguna,...), el tamaño y composición del grupo (en caso de que los individuos formasen parte de una bandada) y el porcentaje de individuos jóvenes. Las observaciones eran transcritas directamente a papel o dictadas a una grabadora portátil y transcritas con posterioridad.

A la hora de establecer diferencias estacionales en cuanto a las densidades poblacionales, comportamiento alimentario, dieta, uso del hábitat, etc..., se han agrupado los meses del año en cuatro periodos. Los meses de Enero-Abril, que corresponden al periodo de sequía real, y los meses de Julio-Noviembre, que corresponden al periodo de lluvias e inundaciones, constituirían las dos principales épocas del año, en las cuales se dan las condiciones más extremas. Los periodos de Mayo-Junio y de Noviembre-Diciembre corresponden a etapas de transición a las que hemos denominado respectivamente "entrada de lluvias" y "salida de lluvias". Estos meses de transición no serán tenidos en cuenta a la hora de establecer comparaciones entre el periodo de sequía y el de lluvias, ya que, dadas sus características intermedias, podrían enmascarar las diferencias reales existentes entre las dos grandes estaciones. Los periodos de entrada y salida de lluvias sí serán tenidos en cuenta para los cálculos referentes a los totales y los promedios anuales.

#### 4.2.- BIOMETRIA

Los ejemplares colectados con arma de fuego y las aves halladas muertas se midieron y pesaron siguiendo las indicaciones

de Cornwallis y Smith (1963):

- el ala se midió por el método de la cuerda mínima, como la distancia desde la unión carpal hasta la punta de la rémige primaria más larga,
- el culmen se midió como la distancia desde la punta del pico hasta su punto de unión con el cráneo, y
- el tarso-metatarso se midió como la distancia entre la depresión en el ángulo de la unión intertarsal y la base de la última escama completa antes de que los dedos se separen.

Las medidas periódicas de los pollos (en cautividad o en sus nidos) se realizaron, también, siguiendo estos mismos criterios. Para las mediciones se empleó un calibre de 0.1 mm de apreciación y para los pesajes se usaron dinamómetros de 300 gr, 1 kg y 12 kg (Pesnet y Pesola).

#### 4.3.- ANALISIS ESTADISTICOS

Se emplearon los estadísticos "t" y "z" para hacer comparaciones entre medias (Fowler y Cohen 1987); en caso necesario, los datos eran normalizados previamente mediante una transformación logarítmica (Sokal y Rohlf 1979). También se usaron, a lo largo de este trabajo, el test de la "G" y el test de chi-cuadrado, para comparar proporciones o distribuciones de frecuencias, así como las pruebas no paramétricos de Wilcoxon y de la "U" de Mann Whitney (Sokal y Rohlf 1979).

#### 4.4.-ECOLOGIA ALIMENTARIA

##### 4.4.1.- Comportamiento alimentario

Se realizaron observaciones sobre el comportamiento alimentario de las tres especies de cigüeñas entre los meses de Diciembre-88 y Diciembre-90, empleando binoculares (10x y 12x) y un telescopio de campo (20x). Todas las observaciones eran recogidas directamente en el cuaderno de campo o dictadas a una grabadora portátil para ser transcritas posteriormente.

El establecimiento a priori de un tiempo fijo de observación para cada individuo resultó poco práctico, como tampoco resultó provechoso el asignar un número fijo de capturas a observar, debido a las grandes diferencias existentes entre las tres cigüeñas en cuanto a frecuencia de captura de presas y a las variaciones estacionales que se observaron en este parámetro. Así pues, se prefirió el observar durante el mayor tiempo posible a cada individuo localizado que estuviera realizando actividades relacionadas con la alimentación (muestreo "ad libitum", Lehner 1979). El tiempo de observación se prolongaba, de este modo, hasta que el ave o el grupo de aves observadas se ausentaba de la zona o cesaba en su comportamiento de búsqueda de alimento.

Resumimos a continuación los principales datos que se registraban durante estos periodos de observación:

- Comportamiento alimentario: pautas más usadas para la búsqueda de presas (siguiendo a Kushlan 1978); captura, manipulación e ingestión de presas; frecuencia de captura,...
- Interacciones intra e interespecíficas relacionadas con la

alimentación: pirateo de presas, agresiones, territorialidad.

- Tipo de hábitat usado (banco, bajío, estero, laguna, ...).
- Profundidad de agua y altura de la vegetación emergente (en caso de que ésta exista) en las zonas donde las aves buscan su alimento; ambos parámetros se estimaban por comparación con la longitud media del tarso de cada especie (ver tabla 1).
- Tipo de presas consumidas: siempre que fuera posible se determinaba el tipo de presas capturadas por las aves; esto resultaba sencillo en el caso de las presas de gran tamaño (anguilas, grandes peces) que son manipuladas en el pico durante algún tiempo antes de la ingestión, pero en el caso de las presas de pequeño tamaño (insectos, pequeños peces), que son ingeridas casi al instante, la determinación directa resultaba prácticamente imposible.
- Tamaño de las presas: se estimaba por comparación con la longitud media del pico de las aves (ver tabla 1).

Las observaciones se realizaron preferentemente entre las 08:00 y las 12:00 horas por la mañana y entre las 15:00 y las 19:00 horas por la tarde. El tiempo mínimo de observación acumulado para cada especie, en cuanto a las actividades relacionadas con la alimentación, fue de aproximadamente 210 horas para el gabán huesito (138 en la estación seca y 72 en época de lluvias), 136 horas para el gabán peonío (83 y 53) y 204 horas para el garzón soldado (136 y 68).

Otros detalles metodológicos referentes al estudio de la segregación y el solapamiento de nichos entre las tres especies serán tratados en el capítulo correspondiente.

#### 4.4.2.- Dieta

Para el estudio de la dieta se emplearon fundamentalmente tres fuentes de información:

a) **Regurgitaciones** recogidas en los nidos: constituyen la principal fuente de datos en las tres especies estudiadas. En el momento de subirnos al nido, los pollos pueden regurgitar parte del alimento contenido en su tubo digestivo (en ocasiones todo) como un mecanismo de despiste o distracción orientado hacia un enemigo potencial. Estas regurgitaciones representan los alimentos más recientemente ingeridos por los pollos y no los restos de comidas anteriores (Jenni 1969). En algunas raras ocasiones, el propio adulto, asustado por nuestra presencia, también regurgitaba sobre el nido antes de abandonarlo.

La predisposición de los pollos a regurgitar varía entre las tres especies estudiadas. Así, los pollos de gabán huesito son los más predispuestos a regurgitar, bastando un acercamiento a la colonia para que los pollos de los nidos más exteriores regurgiten en abundancia; los pollos de gabán peonío son, en general, más reacios a regurgitar y normalmente es necesario asomarse por encima del nivel del nido para que se decidan a hacerlo; los pollos de garzón soldado parecen ser los más reticentes a la regurgitación y muy rara vez vomitan si no son molestados con la mano o con una rama. En cualquier caso, hemos podido comprobar que el tiempo transcurrido desde la última ceba determina en gran medida la predisposición de los pollos a regurgitar y el volumen de alimento regurgitado, de tal forma que los pollos que han sido cebados poco tiempo antes de nuestra visita al nido regurgitan con

mayor facilidad y en mayor cantidad que los pollos que no habían recibido ceba alguna durante las horas previas.

El alimento suministrado a los pollos no difiere del consumido por los adultos en sus áreas de alimentación (Kahl 1964, Kushlan 1979a), por lo cual las regurgitaciones de los pollos pueden usarse como un estimador válido de la dieta de la especie durante el periodo reproductivo. En función de la diferente fenología reproductiva de las tres cigüeñas estudiadas: las regurgitaciones de gabán huesito representarían la dieta de la especie durante el periodo de sequía, las de gabán peonío corresponden al periodo de lluvias y las de garzón soldado a los últimos meses de la época lluviosa y al periodo de salida de lluvias.

A lo largo de todo el trabajo de campo, se ha puesto un especial énfasis en no realizar visitas a los nidos para recoger regurgitaciones durante las últimas horas de la tarde; las visitas se hacían preferentemente a media mañana con el fin de que los pollos que regurgitaban pudieran ser cebados de nuevo antes del anochecer (Dusi y Dusí 1978). Las horas centrales del día y los días tormentosos o con fuertes precipitaciones también fueron desechados para las visitas a nidos, ya que una excesiva insolación o una lluvia intensa podrían perjudicar gravemente a los pollos más jóvenes (King 1978). Los nidos que contenían pollos mayores de 40-45 días tampoco fueron visitados para evitar las posibles caídas o los vuelos prematuros. No se recogieron regurgitaciones de un mismo nido más de una vez por semana para no ocasionar deficiencias o retrasos en el crecimiento de los pollos. En el caso del gabán huesito, las colonias solo fueron

visitadas a partir de la última semana de Enero (exceptuando una visita anterior a esa fecha), cuando la gran mayoría de los pollos contaban ya con más de un mes de edad, debido a que nuestra presencia en la colonia durante los primeros estadios reproductivos traía como consecuencia una elevada predación sobre los huevos y los pollos jóvenes.

Todas las presas obtenidas en las regurgitaciones (tanto las recogidas del nido como las caídas al suelo) eran medidas y pesadas en fresco (calibre de 0.1 mm de apreciación, dinamómetros de 100, 300 y 1000 gr) y luego preservadas en formol al 4% para su posterior determinación. En el caso de que las presas estuviesen incompletas o parcialmente digeridas, su peso y longitud se estimaban por comparación con otros individuos completos de la misma especie. Todas las presas eran determinadas hasta el nivel taxonómico más detallado posible.

Las tres cigüeñas estudiadas producen egagrópilas, compuestas básicamente por material vegetal y restos no digeridos de sus presas, pero el valor de estas estructuras para analizar la dieta es bastante limitado y puede conducir a conclusiones erróneas (Hartley 1948, Jenni 1969); por otro lado la tasa de producción de egagrópilas en estas especies parece ser bastante baja y su velocidad de descomposición, en un medio tan húmedo como los Llanos, es muy alta, por lo cual la cantidad de egagrópilas que hemos podido recoger es pequeña y no serán tenidas en cuenta para los análisis cuantitativos de la dieta.

b) **Contenidos estomacales:** se colectaron un total de seis gabanos huesito, dos gabanos peonío y un garzón soldado (un joven que se encontraba moribundo), cuyos contenidos estomacales se

preservaban en formol al 4% para un posterior análisis. Todas las presas halladas en los estómagos fueron determinadas hasta el nivel taxonómico más detallado posible.

Las aves fueron colectadas fuera de su época reproductiva con el fin de que sus contenidos estomacales nos sirvieran para comparar cualitativamente el tipo de alimento ingerido durante el periodo de cría (conocido por las regurgitaciones) y el consumido durante el resto del año.

c) **Observación directa:** durante nuestras observaciones sobre el comportamiento alimentario de las tres cigüeñas, se determinaba el tipo de presas capturadas por cada especie, siempre que el tamaño o alguna característica de la presa la hiciesen fácilmente identificable a distancia.

#### 4.4.3.- Patrones de actividad diaria

Los ritmos diarios de actividad se estudiaron sometiendo grandes bandadas de cigüeñas a periodos de observación continuada de al menos 12 horas (abarcando todo el periodo de luz solar); estas observaciones se realizaron durante la estación seca, en la cual es fácil encontrar grandes concentraciones de individuos de varias especies alimentándose en el mismo lugar. Se utilizó una variante del método de "muestreo instantáneo" ("scan sampling", Altmann 1974): cada cinco minutos se registraba el número de individuos de cada especie que se encontraban realizando una actividad determinada (aseo, descanso en pie, sentado, alimentándose, caminando, volando, otras). Todos los datos se agrupaban luego en intervalos de clase de una hora, obteniéndose

así, para cada hora del día, el porcentaje de individuos que se encontraban realizando cada una de las actividades consideradas. Este método parte de la premisa de que cada individuo observado realizando una actividad en el momento del conteo, continúa realizando esa misma actividad durante el intervalo de tiempo que transcurre hasta el siguiente conteo; esta suposición introduce un cierto margen de error en las estimas, aunque, en base a nuestras observaciones, creemos que éste error no debe ser muy grande.

Por otra parte, los patrones de actividad resultantes, serían aplicables solo para el contexto en el cual tuvieron lugar nuestras observaciones, es decir, grandes bandadas mixtas de aves ciconiiformes alimentándose en lagunas semisecas durante la época de sequía, pero no pueden ser extrapolados a otras situaciones u otras épocas del año; en condiciones diferentes de disponibilidad de agua, abundancia de presas, densidad de aves alimentándose, etc..., es de esperar que las especies se comporten de un modo totalmente diferente.

#### 4.5.- BIOLOGIA REPRODUCTIVA

Se realizaron observaciones sobre el comportamiento reproductivo (formación de la pareja, exhibiciones, cópulas, construcción del nido, incubación, cuidado de los pollos, cebas,...) en las principales colonias de cría (gabán huesito y gabán peonío) y en la mayor parte de los nidos solitarios (garzón soldado). Las observaciones se realizaban empleando el mismo

material y metodología usados en los estudios del comportamiento alimentario.

En las colonias de cría, las observaciones se hicieron desde el exterior, utilizando dos escondites ("hides") situados sobre plataformas elevadas (en las colonias Macanillal B y D) o al descubierto, a una distancia prudencial de la colonia; en muchas ocasiones se usaba un vehículo todo terreno como escondite para la observación.

En el caso de las colonias de gabán peonío, los árboles que contenían nidos fueron marcados con un número en su tronco y se levantó un plano detallado de la situación de los nidos en cada árbol. La frecuencia con la cual se visitaban los nidos variaba de unas colonias a otras y será tratada por separado en los capítulos correspondientes a cada especie. Un espejo atornillado al extremo de una viga ligera y desmontable (3+3 m) era empleado para observar el contenido de los nidos de mediana-baja altura. En los nidos situados sobre árboles de mayor altura, se hizo necesario trepar o ayudarse de una escalera para poder alcanzar el nivel del nido; aún así, en el caso del garzón soldado, la mayoría de los nidos resultaron inaccesibles. Cada nido era controlado desde su inicio hasta que fracasaba o hasta que los pollos lo abandonaban con éxito.

Dado que los efectos causados por los investigadores en las colonias de cría pueden introducir grandes artefactos en los parámetros reproductivos estudiados (Frederick y Collopy 1989b), hemos puesto especial interés en evaluar el grado de perturbación que nuestras visitas causaban en las colonias y en los nidos solitarios. Para ello se controlaron: la distancia a la cual las

aves abandonaban sus nidos en respuesta a un acercamiento humano, nuestro tiempo de estancia en el interior de una colonia o en un nido determinado, el tiempo que las aves tardaban en regresar después de nuestra salida y el posible efecto facilitador de la predación que nuestra presencia podría acarrear.

El tiempo de observación en las colonias y los nidos solitarios oscilaba desde breves estancias de una hora de duración hasta estancias continuadas que abarcaban todo el periodo de luz solar. El tiempo acumulado de observación fue de aproximadamente 167 horas en las colonias de gabán huesito, 143 en las colonias de gabán peonío y 234 en los nidos solitarios de garzón soldado. Casi toda la información está basada en observaciones realizadas en el Hato El Frío, aunque contamos también con datos procedentes de algunos nidos de garzón soldado localizados durante 1990 en el Hato El Cedral (a 60 km de nuestro área de trabajo).

En 1990 tuvimos la oportunidad de realizar dos vuelos en avioneta, separados entre sí por un intervalo de 15 días; estos vuelos fueron aprovechados para observar el contenido de los nidos de garzón soldado que eran inaccesibles por tierra, así como para buscar nuevos nidos de esta especie y nuevas colonias de cría de gabán peonío.

Con objeto de estudiar el crecimiento de los pollos de las tres especies de cigüeñas, se criaron en cautividad dos pollos de garzón soldado (recogidos de un nido derrumbado) y un pollo de gabán huesito; estos individuos fueron medidos y pesados a intervalos de 2-5 días, recogándose además otros datos referentes al desarrollo del plumaje y de otras estructuras corporales. Dos pollos de gabán peonío fueron medidos y pesados en su propio nido

a intervalos de 3-7 días. La manipulación de los pollos en sus nidos se realizó siguiendo las recomendaciones de Thomas (1977).

A lo largo de este trabajo se consideran como "intentos de anidación" todos aquellos casos en los cuales se detecta una actividad de construcción de nido y una ocupación de éste por parte de una pareja; se considerarán como "nidos activos" aquellos en los que tiene lugar la puesta de algún huevo o, en el caso de los nidos inaccesibles de garzón soldado, aquellos en los que se observe una actividad de incubación continuada por parte de la pareja; asimismo se consideran "nidos exitosos" aquellos en los que al menos uno de los pollos llega a abandonar el nido con éxito. Como parámetros indicadores de la eficacia reproductiva se usarán, según el caso: el porcentaje de nidos exitosos, el porcentaje de huevos puestos que resultan en jóvenes volantones, la relación entre el número de volantones y el número de nidos activos, el número de volantones por nido exitoso y el número total de volantones producidos por la colonia. Otros detalles metodológicos específicos serán tratados en cada uno de los capítulos correspondientes.

## 5.- POSICION SISTEMATICA

La familia Ciconiidae incluye 17-19 especies, dependiendo de la clasificación que se siga (algunos autores consideran a *Ciconia stormi* como una raza de *C. episcopus* y a *C. boyciana* como una raza de *C. ciconia*, mientras que otros las consideran especies independientes; Kahl 1987). El mayor número de especies se encuentra en Africa, la India y el Sureste de Asia (Coulter y Rodgers 1987). Siguiendo a Kahl (1971a, 1987), la familia de las cigüeñas estaría compuesta por tres grandes tribus o subdivisiones:

- Tribu Micteriini; contiene seis especies de mediano tamaño agrupadas en dos géneros, *Mycteria* y *Anastomus*, que presentan bastantes semejanzas en su comportamiento (Kahl 1972a):

El género *Mycteria*, que cuenta con cuatro especies (*M. americana*, *M. cinerea*, *M. ibis* y *M. leucocephala*, las tres últimas incluídas antiguamente en el género *Ibis*) muy similares en morfología y comportamiento, con un plumaje básicamente negro y blanco que puede presentar varios grados de rosado-naranja durante el periodo reproductivo. La localización del alimento es generalmente táctil, lo cual constituye una adaptación a la alimentación en zonas con elevadas concentraciones de presas. Anidan en colonias.

El género *Anastomus* contiene solo dos especies que difieren entre si por su coloración. La especie asiática (*A. oscitans*) es blanca con rémiges negras, mientras que la especie africana (*A.*

*lamelligerus*) es completamente negra. Ambas son de pequeño tamaño y presentan un pico muy especializado que les permite alimentarse casi exclusivamente de caracoles de agua dulce.

- Tribu Ciconiini; incluye las que se podrían considerar como "cigüeñas típicas", que son 5-7 especies pertenecientes al género *Ciconia* (*C. nigra*, *C. abdimii*, *C. episcopus*, *C. maguari*, *C. ciconia*, *C. stormi* y *C. boyciana*), todas ellas muy similares en comportamiento y apariencia, excepto por detalles de tamaño y coloración. Antiguamente se agrupaba a estas especies en cuatro géneros diferentes (*Ciconia*, *Sphenorhynchus*, *Dissoura* y *Euxenura*), pero los estudios llevados a cabo por Kahl (1972b) demuestran la conveniencia de incluirlas en un único género. La especie fósil *C. maltha*, muy extendida durante el Pleistoceno en Norteamérica (Brodkorb, en Kahl 1971b) podría representar el eslabón entre la *C. maguari* del Neotrópico y las especies de *Ciconia* del Paleártico y los trópicos del Viejo Mundo.

La cría puede ser colonial, semicolonial o solitaria dependiendo de la especie. Su comportamiento alimentario es poco especializado y la localización de las presas es principalmente visual.

- Tribu Leptoptilini; incluye a las cigüeñas de mayor tamaño, cuyo enorme pico es usado para pescar, hundiéndolo en el agua y el fango, o para consumir carroña. Esta tribu agrupa a tres géneros; las especies de los géneros *Ephippiorhynchus* (*E. senegalensis* y *E. asiaticus*) y *Jabiru* (*J. mycteria*) anidan en solitario, mientras que las tres especies del género *Leptoptilos*,

(*L. javanicus*, *L. dubius* y *L. crumeniferus*) son más gregarias y anidan en colonias de tamaño pequeño o mediano.

Según Kahl (1971a, 1973), *J. mycteria* actuaría como un nexo de unión entre las especies del género *Ephippiorhynchus* y las especies del género *Leptoptilos*, al compartir con las primeras una serie de comportamientos (escasez de pautas ritualizadas, cría en solitario, comportamiento alimentario, pauta de "aleteo-carrera") y con las segundas una serie de caracteres morfológicos (pico masivo, saco inflable en el cuello, cabeza y cuello desprovistos de plumas).

## 6.- DESCRIPCION Y DISTRIBUCION

### 6.A.- *Mycteria americana*

Cabeza y cuello desprovistos de plumas, con una piel de color negruzco a marrón tostado, recubierta por pequeñas placas escamosas que se pueden arrancar con relativa facilidad. Existe una banda transversal de piel negra y suave, desprovista de escamas, que cruza la cabeza de lado a lado abarcando los oídos y la parte posterior de los ojos. En la parte anterior de la cabeza presenta un escudo frontal donde la piel está íntimamente unida al hueso. El pico es de color marrón oscuro con tonalidades negras más o menos desarrolladas y está ligeramente recurvado

hacia abajo en su parte distal. Iris marrón oscuro. Patas negras (en algunos individuos la parte más próxima al pié puede ser amarillenta) con pies de color rosado (variando hasta amarillo-naranja pálido).

El plumaje es blanco, exceptuando las rémiges y rectrices que son de color negro con tonos verde irisado por debajo y violeta irisado por encima. Durante la época reproductiva aparece una banda de color naranja-salmón bajo las alas, que se corresponde con las infracobertoras alares en desarrollo. Ocasionalmente pueden aparecer manchas de ese mismo color en otras partes del cuerpo. Una hembra grávida, recogida muerta en una de las colonias de cría, presentaba las barbas basales de sus rémiges primarias de color blanco.

Ambos sexos son iguales, diferenciándose únicamente por el mayor tamaño corporal de los machos. En el plumaje de los gabanos huesito colectados, se han encontrado tres especies de malófagos: *Ardeicola loculator*, *Ciconiphilus quadripustulatus* y *Colpocephalum scalariforme*.

El gabán huesito es, de las tres cigüeñas estudiadas, la de menor tamaño. El promedio de peso de los machos fue de 3310 gr (n=5); la hembra a la que hemos hecho referencia anteriormente pesó 2600 gr. Ambos valores son sensiblemente más altos que los pesos de individuos de esta especie que hemos podido recoger de la literatura y que corresponden, en su mayoría, a ejemplares cautivos en zoológicos (tabla 1).

El gabán huesito se distribuye de un modo poco uniforme por toda la América tropical y subtropical, desde Centroamérica y el Sureste de USA hasta Paraguay y el Sur de Brasil; de forma

accidental más al Sur, en Argentina (Kahl 1987). Se encuentra preferentemente en zonas inundables, áreas pantanosas con vegetación arbórea y lagunas costeras (Blake 1977).

#### 6.B.- *Ciconia maquari*

El plumaje general es blanco, con rémiges, cobertoras mayores y rectrices de color negro. Las infracobertoras caudales, de color blanco, son más largas que las propias rectrices y según Kahl (1971b) podrían funcionar como una verdadera cola desde el punto de vista aerodinámico.

A nivel de la región loreal y rodeando a los ojos aparece una carúncula de piel roja, con aspecto verrugoso y desprovista de plumas. El pico es de color gris azulado en su mitad basal, tornándose rojizo hacia el tercio distal. Iris amarillo en los adultos. Patas y pies de color rojo. Los gabanes peonío presentan, además, una franja longitudinal en la parte ventral del cuello y un medallón a nivel del pecho, desprovistos de plumas y con piel de color rojizo, que pueden observarse solo durante las exhibiciones o cuando, por efecto del viento, las plumas del pecho y el cuello se mueven.

El tamaño es intermedio entre el de las otras dos cigüeñas; los sexos son idénticos excepto por su talla (tabla 1). En los dos gabanes peonío colectados, se han encontrado dos especies de malófagos: *Ardeicola loculator* y *Neophilopterus heteropygus*.

El gabán peonío se distribuye por la zona tropical de Sudamérica al Este de los Andes, desde las Guayanas, Venezuela y

Colombia, hasta Argentina central (provincia de Chubut); principalmente en pantanos, llanuras húmedas y sabanas (Blake 1977).

#### 6.C.- Jabiru mycteria

Es, de las tres cigüeñas estudiadas, la de mayor tamaño, pudiendo sobrepasar los machos los 8 kg de peso. El plumaje corporal es completamente blanco, siendo la única especie de la familia que presenta esta característica (Kahl 1973). La cabeza y el cuello están desprovistos de plumas excepto por un pequeño penacho en la zona occipital que muda durante los meses de la reproducción. La piel del cuello y de la cabeza es muy suave al tacto; su color es negro apagado, con una banda roja a modo de collar a nivel de la base del cuello, justo por encima de las primeras plumas. El color de este collar puede variar desde el rosa apagado hasta el rojo brillante dependiendo del estado fisiológico del animal (Kahl 1971b). El cuello suele aparentar gran grosor debido a que contiene un saco aéreo que generalmente se encuentra inflado. Al igual que el gabán peonío, el garzón soldado presenta a nivel del pecho un medallón de color rosa a rojizo, normalmente oculto por el plumaje.

El pico es muy grande (hasta 34 cm, tabla 1), de color negro, y en algunos individuos puede estar ligeramente recurvado hacia arriba en su extremo distal. Iris marrón oscuro. Patas y pies negros. Los dos sexos son iguales, únicamente diferenciables por su tamaño, siendo el macho más corpulento y con un pico mayor; sin

embargo, estas diferencias no son siempre fáciles de apreciar y en algunos de los nidos controlados por nosotros, resultaba casi imposible decidir cual era el macho y cual la hembra sin antes haber observado alguna cópula. En un garzón inmaduro que fue colectado cuando se encontraba moribundo, se encontraron dos especies de malófagos: *Colpocephalum mycteriae* y *Ardeicola leucosoma*.

EL garzón soldado se distribuye por toda la América tropical, desde Centroamérica (poco común y local) hasta el Norte de Argentina, al Este de los Andes; se le encuentra preferentemente en pantanos, lagunas de sabana y ocasionalmente en estuarios costeros (Blake 1977). Individuos no reproductores han sido observados en el Sur de Texas, la costa de Perú y las provincias de Córdoba y Buenos Aires en Argentina (Kahl 1971b).

Tabla 1.- Datos biométricos de las cigüeñas colectadas o recogidas en el área de estudio.

		Culmen	Tarso	Ala	Peso
<i>Mycteria americana</i>	♂	242.4 s=4.7; n=5 (238-250) {205-244}	205.8 s=6.7; n=5 (197-215) {194-213}	499.8 s=15.9; n=5 (472-510) {453-492}	3310 s=255.9; n=5 (3000-3600) {2500-3090}
	♀	210 {190-205}	190 {175-192}	475 {435-455}	2600 {2050-2180}
	?	251	196	-	-
<i>Ciconia maguari</i>	♂	255 s=9.8; n=2 (248-262) {203-225}	260 s=7.0; n=2 (255-265) {265-275}	582.5 s=17.6; n=2 (570-595) {531-614}	5450 s=636.3; n=2 (5000-5900) {3400-4350}
	♀	{200-229}	-	{535-566}	{3500}
<i>Jabiru mycteria</i>	♂	{295-343}	{285-330}	{625-715}	{6700-7700}
	♀	{284-328}	{295}	{585-665}	-
	?	297.2 s=22.1; n=4 (273-317)	330	680	8450 {5470}

- \* Entre corchetes se representan los límites recogidos en la bibliografía (Thomas 1985 y refs.).
- \* Entre paréntesis, los rangos correspondientes a los individuos medidos por nosotros.
- \* El peso se expresa en gramos y las medidas lineales en milímetros (ver Material y Métodos).

## 7.- DENSIDADES POBLACIONALES

El marcado régimen estacional de sequía-inundación imperante en los Llanos de Venezuela es el factor abiótico que tiene una mayor influencia sobre el ciclo anual y la ecología de la fauna llanera. Esta estacionalidad es especialmente crítica para las aves que dependen de las zonas húmedas para su alimentación y reproducción. Para poder subsistir, estas aves han de sincronizar sus ciclos vitales con las variaciones en el nivel de las aguas (Kahl 1964). De este modo, cabe esperar que exista una íntima relación entre la época del año, los niveles de inundación y la densidad, distribución y comportamiento de las especies.

Morales et al. (1981) comprobaron que la densidad de aves piscívoras en los Módulos de Mantecal (área sometida a un manejo artificial de los niveles de agua) presentaba marcados cambios a lo largo del ciclo anual. Estos autores señalan la existencia, durante los meses de sequía, de grandes concentraciones de aves, que van emigrando progresivamente hacia otras zonas a medida que la biomasa de peces disponible disminuye. La densidad de aves piscívoras presenta un segundo máximo con el inicio de la época de lluvias, para mantenerse luego en niveles bajos durante el resto del periodo lluvioso.

Aguilera (1988) encuentra que la comunidad de ibis (Fam. Threskiornithidae) en el Hato El Frío alcanza sus mayores densidades hacia el final del periodo de sequía (concretamente en el mes de Marzo), cuando el área inundada es menor. Los valores mínimos de densidad se registran en Octubre y Noviembre cuando el

nivel de inundación es muy elevado. Sin embargo este patrón general varía de unas especies a otras y no todas se comportan del mismo modo frente a los cambios estacionales del medio.

En base a la realización de censos mensuales por transección (véase Material y Métodos), hemos evaluado las variaciones en la densidad poblacional de las tres cigüeñas objeto de nuestro estudio en el Hato El Frío (fig. 5). A continuación se comentan, por separado, los resultados obtenidos para cada una de las especies.

#### 7.A.- *Mycteria americana*

La población de gabán huesito presenta fuertes variaciones de densidad a lo largo del año. Los máximos valores se obtienen hacia el final del periodo de sequía, especialmente en 1990 con dos fuertes picos en Febrero y Abril; en 1989 la mayor densidad se registró un poco más tarde, con la llegada de las primeras lluvias (fig. 5).

Durante los últimos meses de sequía, se forman grandes bandadas de gabanes huesito alrededor de las escasas zonas que todavía mantienen algo de agua. Coincide también esta época, con la incorporación a la población del nuevo contingente de jóvenes procedentes de las colonias de cría existentes en el Hato.

A partir del mes de Junio y a medida que nos adentramos en el periodo de lluvias, la densidad de gabanes va disminuyendo; la gran abundancia de agua, debida a la inundación, provoca una dispersión de la población de gabanes huesito hasta alcanzar sus

valores mínimos de densidad en los meses de Octubre y Noviembre. La escasez de gabanos en los censos de los últimos meses del año es debida, en gran parte, a que durante estos meses la práctica totalidad de la población se halla concentrada en las colonias reproductivas, que se encuentran fuera de nuestros itinerarios de censo; este hecho se observa claramente en el segundo de los años. En 1989 el patrón no resulta tan claro, debido a la escasísima precipitación recibida durante ese año que hizo que el número de gabanos concentrados en las colonias de cría fuese muy pequeño en comparación con los años normales.

La mayor densidad registrada a lo largo del estudio correspondió a Abril-1990 con 10.5 individuos/km<sup>2</sup>, y la mínima a Noviembre-1990, mes en el que no se censó ningún individuo.

Agrupando los valores de densidad mensuales en cuatro periodos anuales (lluvias, sequía, entrada de lluvias y salida de lluvias) y comparando entre si los promedios de estos periodos (tabla 2), tan solo se encuentran diferencias significativas para el par sequía-salida de lluvias ( $t$ -test,  $t_s=3.13$ ,  $P<0.05$ ).

Los valores promedio obtenidos en nuestro estudio, para el periodo de sequía y el de lluvias, se encuentran entre los obtenidos por Morales et al. (1981) para sabanas moduladas (sometidas a un manejo hídrico) y sabanas naturales, aunque más próximos a los valores de las naturales. Las variaciones estacionales señaladas por estos autores, en cuanto a las densidades de gabán huesito, se asemejan mucho a las obtenidas por nosotros, con máximos hacia el final de la época de sequía y mínimos en los últimos meses de periodo lluvioso.

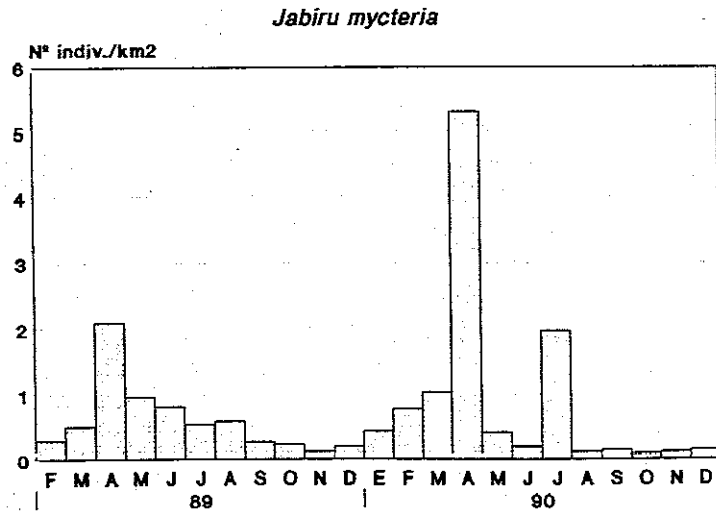
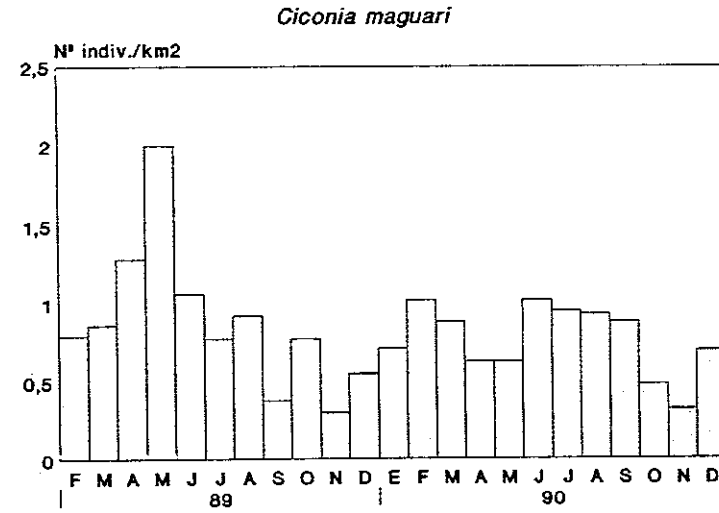
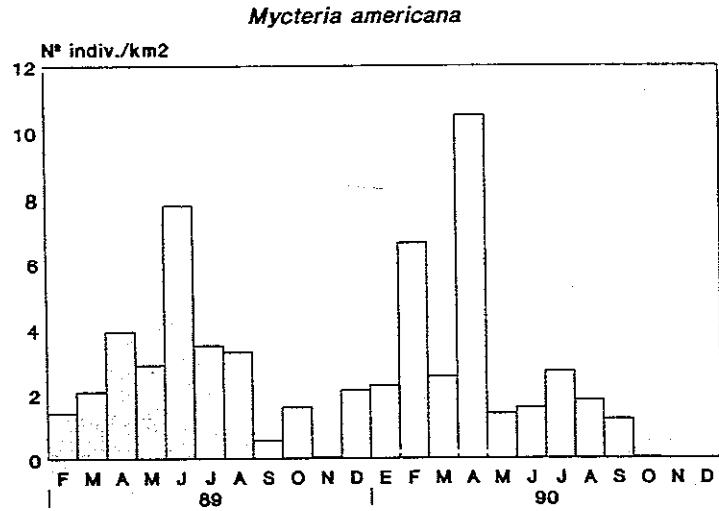


Fig. 5.- Fluctuaciones en la densidad poblacional de las 3 especies de cigüeñas en el área de estudio, basado en la realización de censos mensuales entre Febrero-1989 y Diciembre-1990

Tabla 2.- Densidades promedio (indiv/km<sup>2</sup>)\* y límites de confianza al 95%, para las tres especies de cigüeñas en los cuatro periodos del año considerados.

	<i>M.americana</i>	<i>C.maguari</i>	<i>J.mycteria</i>
Sequía	3.49 (1.52-6.47)	0.87 (0.71-1.02)	1.13 (0.25-2.48)
Ent. Lluv.	2.81 (0.52-8.49)	1.12 (0.74-2.14)	0.57 (0.11-1.15)
Lluvias	1.56 (0.64-2.83)	0.74 (0.57-0.91)	0.41 (0.07-0.84)
Sal. Lluv.	0.36 (0.00-2.23)	0.45 (0.20-0.73)	0.14 (0.05-0.18)

\* Se representan las medias derivadas obtenidas después de la transformación logarítmica de los datos.

#### 7.B.- *Ciconia maguari*

Las variaciones en las densidades de gabán peonío a lo largo del año son aparentemente menos acusadas que las de gabán huesito (fig. 5). Comparando los promedios correspondientes a los meses de sequía y de lluvias no se encontraron diferencias significativas entre ellos ( $t$ -test,  $t_s=1.18$ ,  $P>0.05$ ), aunque sí resultaron significativas las diferencias de densidad entre estos dos periodos y los de entrada y salida de lluvias ( $t$ -tests,  $P<0.05$ ; tabla 2). El fuerte aumento que se registra en Mayo-89 se debe a la presencia de varias concentraciones prerreproductivas de esta especie a lo largo de los itinerarios, las cuales elevaron considerablemente el número de individuos censados en ese mes.

Lo más significativo de estos resultados es, sin duda, la presencia de gabanes peoníos en el área durante todo el ciclo

anual, incluida la época de sequía, lo cual contradice el supuesto hábito migrador de esta especie en Venezuela. Thomas (1987) observa, en el Estado Guárico (Llanos Centrales), descensos importantes en la cantidad de gabanos peonío durante los meses de sequía y propone que la especie debe migrar hacia otras zonas húmedas al Sur del ecuador durante los meses más desfavorables (Thomas 1987, 1988). Sin embargo, esta no parece ser la pauta seguida por la población de gabán peonío en el Estado Apure (Llanos Meridionales) donde, incluso durante una sequía tan intensa como la de 1990, existió siempre una población remanente, con densidades que, como ya se ha comentado, no difieren significativamente de las registradas durante el periodo de lluvias.

El hecho de que nuestro área de estudio se halle en una zona más inundable que los Llanos Centrales donde Thomas realizó sus trabajos, unido al hecho de que la construcción de "tapas" interrumpiendo el curso de los caños aumenta la disponibilidad de agua durante el periodo de escasez, pueden ser las razones por las cuales la población de gabanos peonío de nuestro área no necesite migrar durante el periodo de sequía, a diferencia de otras poblaciones establecidas más al Norte o en zonas más secas. Así pues, una mayor disponibilidad de agua, debida en buena parte a alteraciones introducidas por el hombre en el medio, podría haber modificado los hábitos migratorios de la especie en el Llano apureño. Lázaro (1984) informa de una modificación comparable en los hábitos migratorios de una parte de la población ibérica de cigüeña blanca (*Ciconia ciconia*), al adaptarse algunos individuos al consumo de carroña y otros desperdicios derivados de diversas

actividades humanas; este suministro alternativo de alimento durante la época más desfavorable, permite que esos individuos subsistan durante el invierno sin necesidad de realizar el vuelo migratorio.

En cualquier caso, carecemos por el momento de pruebas concretas que permitan apoyar el carácter migratorio o residente del gabán peonío en Venezuela. Una extensa campaña de anillamiento que abarcase todo el área de distribución de la especie sería la vía más adecuada para poder llegar a resolver definitivamente esta cuestión.

#### 7.C.- Jabiru mycteria

El garzón soldado presenta un patrón de fluctuaciones de densidad muy semejante al del gabán huesito, aunque siempre en números muy inferiores a éste (fig. 5). Los valores de densidad más elevados corresponden a los últimos meses del periodo de sequía. En ambos años se registraron fuertes máximos durante el mes de Abril, cuando toda la población de garzones se apiñaba alrededor de las pocas áreas que conservaban agua en esas fechas, formando grandes bandadas mixtas con los gabanes huesito y otras aves ciconiiformes. Comparando las densidades medias de los cuatro periodos del año, únicamente se apreciaron diferencias significativas entre los periodos de entrada-salida de lluvias ( $t$ -test,  $t_s=2.65$ ,  $P<0.05$ ) y sequía-salida de lluvias ( $t_s=2.45$ ,  $P<0.05$ ).

Resulta especialmente notable el valor de 5.3 indiv/km<sup>2</sup>

registrado en Abril-90, con un total de 384 garzones censados en un solo día, lo cual constituye un número excepcional para una especie relativamente poco abundante como es ésta. Las densidades mínimas se registraron en los meses de Septiembre a Noviembre, coincidiendo con una dispersión de la población durante una época en la cual la disponibilidad de agua es muy elevada y comienza el periodo reproductivo de la especie.

## 8.- ECOLOGIA ALIMENTARIA

### 8.A.- *Mycteria americana*

#### 8.A.1.- USO DEL HABITAT

El uso de las diferentes unidades fisiográficas que hemos considerado dentro del paisaje llanero (esteros, bajíos, lagunas, caños,...) por parte de los gabanos huesito exhibe una clara estacionalidad. Cada uno de los hábitats presenta una productividad diferente, que varía estacionalmente, variando con ello la época de mayor acumulación de biomasa en cada unidad (González Jiménez 1979, Escobar y González Jiménez 1977). Estas diferencias estacionales en cuanto a la productividad, unidas a la heterogeneidad ambiental del Llano, determinan el que exista un uso secuencial de los diferentes hábitats a lo largo del año

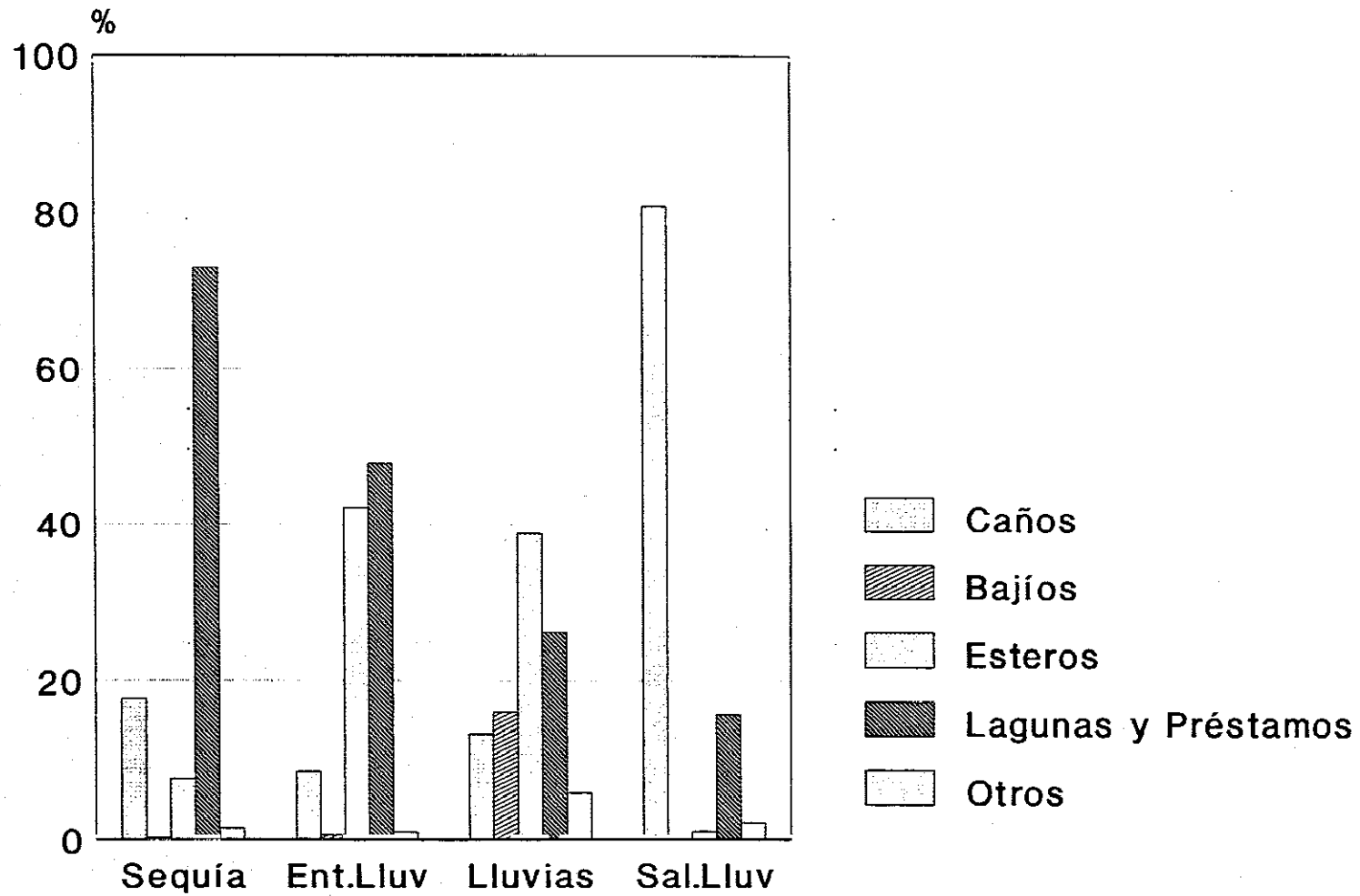
por parte del gabán huesito (fig. 6; véase Aguilera 1988, para semejantes resultados en el caso de la comunidad de ibis).

Tabla 3.- Uso de los diferentes hábitats por parte del gabán huesito (*Mycteria americana*) durante las épocas de sequía y lluvias en los Llanos; se representa el porcentaje de individuos observados en cada hábitat (entre paréntesis el número total).

	SEQUIA	LLUVIAS
Caños	17.7 (412)	13.2 (120)
Bajíos	0.2 (5)	16.0 (146)
Esteros	7.6 (178)	38.8 (353)
Lagunas y Préstamos	72.9 (1693)	26.1 (238)
Otros	1.4 (34)	5.7 (52)

Comparando los dos grandes periodos del año (tabla 3), se observaron diferencias altamente significativas en cuanto al uso de los distintos hábitats ( $X^2=1029.6$ ,  $P<0.001$ ). Las lagunas y "préstamos" son el hábitat más utilizado por los gabanes en época de sequía (72.9% de los individuos;  $n=2322$ ). El nivel del agua en estas zonas desciende hasta los 5-20 cm de profundidad durante los meses más secos y en ellas se concentran elevadas densidades de peces que atraen a las grandes bandadas de gabanes. Las lagunas son menos usadas durante la época lluviosa (26.1%;  $n=909$ ), debido a que el agua alcanza en ellas una profundidad que las hace inadecuadas para los métodos de pesca empleados por el gabán huesito.

Fig. 6.- Variación estacional en el uso de los diferentes hábitats por parte de *Mycteria americana*



Con los esteros y los bajíos sucede exactamente lo contrario. Durante la época de sequía, estas áreas se secan con bastante rapidez y apenas son usadas por los gabanés (7.6% y 0.2% de los individuos observados, respectivamente). Sin embargo, durante la época de lluvias, los esteros y bajíos se inundan (20-50 cm en los esteros y 5-20 cm en los bajíos) debido a la precipitación recibida y a las aguas de desborde de los caños, las cuales aportan numerosos peces a estas zonas, donde también proliferan los anfibios y crustáceos. Esto convierte a los esteros y bajíos en hábitats muy adecuados para la alimentación del gabán huesito en los meses lluviosos (38.8% y 16.0% de los individuos observados, respectivamente).

Los meses de entrada de lluvias (fig. 6) representan una situación intermedia entre las épocas de sequía y de lluvias, con lagunas y préstamos como hábitats más explotados (47.7%; n=862), seguidos por los esteros (42.1%). Durante los meses de Noviembre y Diciembre (salida de lluvias) llama la atención la gran importancia que cobran los pequeños caños que van quedando al descubierto a medida que los esteros se secan (usados por el 80.9% de los gabanés; n=184; fig. 6).

#### - Selección de microhábitat

De todos los parámetros que podrían servir para caracterizar el microhábitat elegido por las cigüeñas para alimentarse, hemos considerado como más importantes la profundidad del agua y la altura de la vegetación emergente. Las principales ventajas de

estas dos medidas serían, según Morales (1982): su facilidad de obtención, la no redundancia entre si, y la no interferencia con otras observaciones sobre alimentación.

En lo que respecta al gabán huesito, hemos encontrado importantes diferencias estacionales en la profundidad de agua seleccionada para alimentarse ( $X^2=146.1$ ,  $P<0.001$ , tabla 4). Así, durante la época de sequía, los gabanes huesito pescan a una profundidad media de 16.85 cm ( $s=7.61$ ), siendo las profundidades de 15-25 cm las más usadas (47.5% de los individuos, tabla 4). Durante la época de lluvias, la profundidad media desciende hasta 10.06 cm ( $s=4.48$ ), siendo 5-15 cm el intervalo de profundidades más utilizado (73.4%). Los gabanes huesito no utilizan nunca las zonas completamente secas ni los hábitats terrestres, a diferencia de lo que ocurre con las otras dos cigüeñas estudiadas (véase apartado 9.2)

Tabla 4. - Selección de la profundidad de agua por parte del gabán huesito (*Mycteria americana*) en sus áreas de alimentación; se representa el porcentaje de los individuos observados que utilizaba cada intervalo de profundidad (entre paréntesis, el número de individuos).

	SEQUIA		LLUVIAS	
Seco	-	-	-	-
<5 cm	2.8	(9)	14.8	(43)
5-15 cm	39.7	(127)	73.4	(213)
15-25 cm	47.5	(152)	11.7	(34)
25-35 cm	6.9	(22)	-	-
>35 cm	3.1	(10)	-	-
<b>Media <math>\pm</math> s (cm)</b>	<b>16.85 <math>\pm</math> 7.61</b>		<b>10.06 <math>\pm</math> 4.48</b>	

En cuanto a la vegetación emergente, también se observaron diferencias estacionales altamente significativas ( $X^2=175.8$ ,  $P<0.001$ ). Durante los meses de sequía, los gabanos huesito muestran una clara preferencia por las zonas totalmente desprovistas de vegetación (84.1% de los individuos, tabla 5), mientras que en los meses de lluvias, prefieren las zonas con vegetación abundante, siendo las alturas de 10-20 cm sobre el nivel del agua las más utilizadas (35.4%, tabla 5).

Tabla 5.— Selección de la presencia-ausencia de vegetación emergente y de la altura de la misma por parte del gabán huesito (*Mycteria americana*) en sus áreas de alimentación; se representa el porcentaje de los individuos observados que utilizaba cada intervalo de altura considerado (entre paréntesis, el número de individuos).

	SEQUIA		LLUVIAS	
Sin vegetación	84.1	(248)	30.6	(89)
<10 cm	5.1	(15)	16.8	(49)
10-20 cm	5.4	(16)	35.4	(103)
20-30 cm	2.4	(7)	11.0	(32)
30-40 cm	3.0	(9)	6.2	(18)
>40 cm	-	-	-	-
Media $\pm$ s (cm)	2.72 $\pm$ 7.64		11.06 $\pm$ 10.30	

## 8.A.2.- COMPORTAMIENTO ALIMENTARIO

### 8.A.2.1.- Técnicas de búsqueda del alimento

Varios autores han tratado previamente el tema del comportamiento alimentario del gabán huesito (Rand 1956, Rechnitzer 1956, Kahl 1964). Kushlan (1978), en su revisión de la ecología alimentaria de las aves ciconiiformes, define un total de 38 pautas sencillas de comportamiento relacionadas con la búsqueda del alimento en este grupo de aves. En los Llanos de Venezuela, para el caso del gabán huesito, hemos podido observar 14 de ellas y una nueva que hemos denominado "unión a la bandada". A continuación, describimos brevemente cada una de estas pautas; entre paréntesis se indica el nombre equivalente según la terminología inglesa estandarizada por Kushlan (obr. cit.):

- "Quieto en pie" (standing): el gabán permanece estático en un sitio, atento a lo que ocurre a su alrededor. Cualquier indicio de alguna presa moviéndose en las inmediaciones, hace que el ave pase a otra pauta más activa para intentar capturarla.

- "Abre-cierra pico" (bill-vibrating): el gabán introduce su pico en el agua y, con gran rapidez, lo abre y cierra repetidas veces, manteniéndolo siempre dentro del agua.

- "Recogida de presas" (gleaning): el gabán recoge presas que se encuentran sobre la vegetación que emerge del agua en los esteros y bajíos. Es una técnica visual que solo se le ha visto practicar para la captura de orugas de lepidópteros, muy

abundantes sobre la vegetación acuática con la llegada de las primeras lluvias.

- "Oscilación de cabeza" (head-swinging): el ave mueve su pico semiabierto de un lado a otro, dentro del agua. Es una técnica táctil muy semejante a la usada por las espátulas, aunque en el caso del gabán huesito, las oscilaciones son más cortas y mucho más lentas.

- "Sondeo" (probing): el gabán introduce su pico en el agua y lo mueve arriba y abajo, como picoteando el fondo. Esta pauta táctil es poco usada por el gabán huesito, a diferencia de las otras dos cigüeñas que la usan más asiduamente.

- "Tanteo" (groping): el gabán introduce en el agua su pico abierto y lo mantiene en posición vertical, ligeramente hacia delante. Esta pauta puede realizarla mientras permanece estático o mientras camina rápida o lentamente. Es el comportamiento más empleado por los gabanes huesito en el global anual.

- "Caminar rápido" (walk quickly) y "Caminar lento" (walk slowly): estas pautas van generalmente combinadas con alguna de las pautas ya descritas. Resulta difícil marcar el límite entre lo que es rápido y lo que es lento, ya que con frecuencia se observan velocidades intermedias. A efectos prácticos, hemos decidido considerar como "lentas" las velocidades inferiores a 20 pasos/min y como "rápidas" las superiores a este valor.

- "Carrera" (running): el gabán corre a gran velocidad. Es usada para dirigirse rápidamente hacia una posible presa que ha sido detectada con la vista a una cierta distancia de donde el ave se encuentra. También es usada para dirigirse hacia otro gabán con intenciones de robarle la presa que acaba de capturar o que está

manipulando con el pico.

- "Salto" (hopping): es usada en las mismas situaciones que la pauta anterior. En este caso el gabán salta y realiza un corto vuelo (normalmente no superior a 15 m) para acabar posándose donde previamente había detectado visualmente algún indicio de una posible presa.

- "Salto de rana" (leapfrog feeding): es una pauta muy típica de los gabanos huesito cuando pescan en grandes bandadas, avanzando todos al unísono en ordenada procesión, utilizando la pauta del "tanteo". En estos casos, los gabanos que van al final del grupo saltan continuamente sobre sus congéneres tratando de alcanzar una posición más favorable a la cabeza del grupo.

- "Unión a la bandada": se puede observar cuando varios gabanos se encuentran pescando desorganizadamente en una misma zona. Si en algún momento se forma un grupo que comienza a avanzar en procesión y a pescar ordenadamente, la mayor parte de los otros gabanos que se hallan pescando en las cercanías vuelan o corren inmediatamente hacia el grupo para unirse a él.

- "Apertura del ala" (wing-flicking): mientras el gabán se encuentra pescando, usando alguna de las pautas descritas (generalmente el "patear"), abre y cierra con gran rapidez una de sus alas. Más adelante discutiremos la posible función de esta pauta.

- "Alas abiertas" (openwing feeding): el gabán pesca manteniendo las dos alas completamente abiertas; es una pauta bastante rara en esta especie.

- "Patear" (foot-stirring): el gabán mete y saca el pie del agua repetidamente, mientras mantiene su pico abierto dentro de

ésta. El movimiento del pie perturbaría a las posibles presas y las haría dirigirse hacia el pico. De las pautas usadas por el gabán huesito en los Llanos, ésta es la segunda en importancia.

Para simplificar y poder analizar la importancia relativa de cada una de estas pautas en la alimentación del gabán huesito, así como las posibles variaciones estacionales en el comportamiento alimentario de la especie, se han agrupado las diferentes pautas en cuatro grandes técnicas o estrategias de búsqueda del alimento:

a.- Técnicas táctiles activas:

Consisten básicamente en una combinación de las pautas de "tanteo" y de "caminar lento o rápido", acompañado en ocasiones por un movimiento suave de la cabeza hacia los lados mientras el ave avanza ("oscilación de cabeza"). Típicamente, el gabán introduce su pico abierto en el agua en posición vertical o ligeramente dirigido hacia delante y comienza a caminar, manteniendo el pico siempre en esa posición.

En zonas con abundante vegetación o con una topografía irregular (bajíos y esteros de poca profundidad), los gabanes emplean una variante de la estrategia descrita, consistente en "ir sacando y metiendo el pico" a cada paso que dan, ya que la vegetación o el microrrelieve les impide avanzar manteniendo el pico continuamente dentro del agua.

b.- Técnicas táctiles pateando:

El gabán introduce su pico abierto en el agua y camina con lentitud (promedio: 13.2 pasos/min; rango: 4-20; n=25), batiendo,

a cada paso, el agua o el fondo con uno de sus pies. El pie es introducido y sacado repetidamente (2-7 veces) del agua, haciendo un movimiento semejante a la mano de un pianista repitiendo varias veces el mismo acorde (Kahl 1964). En cada paso es una pata la que agita el agua, de forma que ambas se alternan en esta actividad.

En muchas ocasiones esta estrategia va acompañada por la pauta de "apertura de ala". El ala abierta coincide, en estos casos, con el pie que está agitando el agua y, según Kahl (1964), serviría para evitar que la presa, molestada por el pie, huya hacia la sombra provocada por el ala y se dirija hacia el otro lado, donde se encuentra sumergido el pico abierto del ave. Otros autores, en cambio, opinan que esta pauta representa simplemente un acto de balanceo para evitar una pérdida del equilibrio (Rand 1956).

#### c.- Técnicas táctiles pasivas:

Consisten básicamente en la realización de la pauta de "tanteo" mientras el ave permanece completamente inmóvil, esperando a que una presa contacte con su pico, que se encuentra abierto dentro del agua. El gabán puede permanecer estático en esta posición desde pocos segundos hasta más de dos minutos. En ocasiones esta estrategia se combina con otras pautas como la "oscilación de cabeza", el "sondeo suave" o el "abre-cierra pico".

#### d.- Técnicas visuales:

Hemos incluido en este grupo, una serie de pautas que implican principalmente al sentido de la vista en la localización de las presas. Entre ellas están: el "caminar lento o rápido" con

el pico fuera del agua pero dirigido hacia ella y prestando gran atención a cualquier movimiento de una posible presa; el "recoger presas" de la vegetación emergente de los esteros; y la pauta de estar "quieto en pie", atento a todo lo que sucede a su alrededor, para dirigirse hacia cualquier indicio de una posible presa y, una vez allí, capturarla directamente o bien emplear alguna técnica táctil para localizarla con mayor precisión.

Tabla 6.— Uso de las diferentes estrategias de captura de presas por parte del gabán huesito (*Mycteria americana*) durante las épocas de sequía y de lluvias en los Llanos de Venezuela. Se representa el porcentaje de gabanos observados empleando cada estrategia (entre paréntesis el número total de individuos observados).

	SEQUIA	LLUVIAS
Táctil activo	86.5 (507)	39.7 (138)
Táctil pateando	3.5 (21)	33.1 (115)
Táctil pasivo	5.2 (31)	13.8 (48)
Visual	4.6 (27)	13.2 (46)

Las diferencias estacionales, en la frecuencia de uso de las distintas estrategias alimentarias, resultaron altamente significativas ( $X^2=239.6$ ,  $P<0.001$ ). La estrategia "táctil activa" es la más usada en los Llanos. El 69% de los individuos observados la empleaban como técnica principal para localizar a sus presas ( $n=933$ ). Sin embargo, al considerar por separado las épocas de sequía y de lluvias hemos encontrado una notable diferencia en

cuanto a la importancia relativa de las técnicas táctiles activas (tabla 6): son empleadas por el 86.4% de los individuos en sequía, pero tan solo por el 39.6% durante la estación lluviosa. Estas diferencias se pueden explicar, como veremos más adelante, en función de los diferentes hábitats usados por los gabanos huesito en ambas épocas.

La técnica "táctil pateando" fue empleada, globalmente, por el 14.5% de los gabanos observados, pero es mucho más utilizada en los meses de lluvias que en los de sequía (33.1% frente a solo 3.5%). Las técnicas "táctiles pasivas" fueron usadas globalmente por el 8.3% de los gabanos observados, aunque eran más empleadas durante la época de lluvias que durante la de sequía (tabla 6). Estas técnicas pasivas son especialmente adecuadas en las zonas profundas o donde el caminar resulta complicado para el ave. Las técnicas "visuales" son también más importantes durante la estación de lluvias debido, sin duda, a la mayor claridad del agua en esos meses.

Globalmente, las técnicas táctiles (activo, pasivo y pateando) fueron empleadas por el 92.2% de los gabanos observados, mientras que las técnicas visuales fueron usadas por el 7.8%. Así pues, se puede calificar al gabán huesito como un buscador eminentemente táctil. Esta tactolocalización del alimento será especialmente efectiva en aquellas zonas donde la densidad de presas sea muy alta, ya que ahí será mayor la probabilidad de que una presa contacte con el pico.

Kahl (1964) realizó un experimento con el fin de determinar si en la tactolocalización existía algún componente visual. Cubriendo los ojos a dos gabanos, comprobó que la eficacia de

captura en esas condiciones no difería significativamente de la eficacia mostrada por esos mismos individuos con los ojos descubiertos, de lo cual se deduce que la vista no es necesaria para la captura de las presas por parte de los gabanos huesito. La capacidad para usar la visión como un mecanismo secundario en la localización de sus presas ensancha el nicho trófico de la especie, pero puede comprobarse que, aún en condiciones experimentales de aguas claras y elevada densidad de presas, los gabanos suelen recurrir siempre a la tactolocalización (Kushlan 1978).

El papel del hábitat en la determinación del comportamiento alimentario es una variable que frecuentemente no es tomada en cuenta, y son pocos los trabajos que se han detenido a estudiar las variaciones en la frecuencia de uso de cada estrategia alimentaria en función de los parámetros ambientales (Kushlan 1976a, Willard 1977, Rodgers 1983). Kushlan (1976a) sugiere que el hábitat usado y las variaciones en la disponibilidad de presas pueden, en muchos casos, determinar el tipo de comportamiento alimentario empleado por las aves. Nuestras observaciones sobre el gabán huesito corroboran estas ideas; y así, las diferencias en el tipo de hábitat usado, principalmente en cuanto a profundidad de agua y altura de la vegetación emergente, junto con las diferencias en el tipo de presas presentes y su abundancia, conducen a importantes variaciones en las técnicas de búsqueda empleadas por los gabanos huesito.

Tabla 7.- Uso de las cuatro principales estrategias de búsqueda de alimento por parte de *Mycteria americana* en diferentes tipos de hábitat. De todos los individuos observados empleando cada técnica (n), se expresa el porcentaje que se encontraba en cada uno de los hábitats considerados.

	Táctil activa (n=721)	Táctil pasiva (n=158)	Táctil pateando (n=117)	Visual (n=14)
Lagunas(5-20cm) sin vegetación	92.7	5.0	2.5	28.6
Lagunas(20-35cm) sin vegetación	1.2	48.1	2.6	-
Esteros(5-20cm) con vegetación (10-30cm)	-	0.6	80.3	57.1
Caños(20-40cm) sin vegetación	1.9	44.3	-	-
Otros hábitats	4.2	1.9	14.6	14.3

Las técnicas que hemos denominado "táctiles activas" son empleadas principalmente en las lagunas sin vegetación y con profundidades de 5-20 cm (92.7% de los casos), siendo muy poco utilizadas en otros tipos de hábitat (tabla 7). Estas lagunas y este tipo de técnicas son, como ya ha señalado anteriormente, las más usadas por los gabanos durante la estación seca.

Las técnicas "táctiles pateando" aparecen asociadas casi siempre a zonas con abundante vegetación emergente (80.3% de los casos); tan solo en un 5.1% de las ocasiones fueron observadas en hábitats sin vegetación. Sin duda, la presencia de vegetación acuática no favorece el desarrollo de las técnicas táctiles activas al dificultar el avance del ave con su pico introducido dentro el agua; en esas condiciones, mover el agua o la vegetación

con uno de los pies puede resultar beneficioso pues perturba a las posibles presas que puedan estar ocultas. Los esteros y bajíos con vegetación son los hábitats más usados por los gabanos en la época de lluvias, y en ellos la técnica de "patear" es la preferida.

Las técnicas "táctiles pasivas" son usadas principalmente en lagunas y caños sin vegetación, con profundidades superiores a los 20 cm, aunque también se ha observado su empleo en zonas de menor profundidad (tabla 7).

Así pues, en el gabán huesito encontramos una estrecha relación entre la época del año, el tipo de hábitat usado para alimentarse y el comportamiento alimentario empleado; como veremos más adelante, todos estos parámetros se relacionan también con los tipos de presa consumidos por los gabanos.

#### 8.A.2.2.- Captura y manipulación de las presas

La captura de las presas tiene lugar mediante un cierre rápido de las mandíbulas como respuesta al contacto de la presa con el pico. Este reflejo es uno de los más rápidos que se conocen entre los vertebrados, ya que transcurren tan solo 25 mseg desde que la presa contacta con el pico hasta que éste se cierra (Kahl y Peacock 1963). Kahl y Peacock (obr. cit.) postulan que el cierre de las mandíbulas se produce como una respuesta miotáctica al estiramiento de la musculatura mandibular. Sin embargo, Kushlan (1978) cuestiona esta hipótesis aduciendo que muchas de las presas habituales del gabán huesito no tendrían el tamaño suficiente para provocar una distensión de la musculatura mandibular y sugiere que

la respuesta de cierre sería debida a la estimulación de receptores táctiles localizados en el pico del ave.

Ogden et al. (1976), comparando las densidades relativas de las distintas presas y su distribución por tamaños en el medio ambiente de Florida, con las presas y tamaños consumidos por los gabanos huesito, llegan a la conclusión de que estas aves seleccionan determinadas especies presa y consumen selectivamente los individuos de mayor tamaño. Los principales determinantes de esta selectividad serían las características morfológicas (tamaño) y el comportamiento de las presas. En general, pequeños tamaños y comportamiento natatorio activo, especialmente cerca de la superficie, reducen la probabilidad de predación por parte de los gabanos huesito (Kushlan 1979b).

Las presas de tamaño pequeño (inferior a 10 cm) suelen ser ingeridas al instante. El gabán saca su pico del agua, manteniendo la presa en la punta, y con un brusco movimiento hacia atrás de la cabeza, acompañado de la apertura del pico, envía la presa hacia el esófago.

Las presas de mayor tamaño requieren una manipulación previa antes de la ingestión. Normalmente el gabán sale del agua hacia una zona seca y una vez allí deja la presa en el suelo y la recoge repetidas veces, matándola o atontándola mediante la presión ejercida por las mandíbulas. Según Schoener (1971), el tiempo de manipulación sería constante por debajo de un determinado tamaño de presa, pero al sobrepasarse éste, el tiempo de manipulación aumentaría exponencialmente con el tamaño de la presa. En el caso del gabán huesito, además del tamaño, tiene gran importancia la forma de la presa, y así, el mayor tiempo de manipulación que

hemos registrado correspondió a una piraña (*Pygocentrus caribe*) de solo 15 cm de longitud, cuya forma redondeada dificultaba la ingestión. En varias ocasiones hemos podido observar como algunas presas eran desechadas después de un largo periodo de manipulación y varios intentos fallidos de ingestión, no tanto por su longitud sino más bien por su forma o altura. Algunas de las presas más comunes del gabán huesito en los Llanos presentan estructuras defensivas que dificultan la ingestión e incrementan el tiempo de manipulación, como es el caso del curito (*Hoplosternum littorale*), dotado de fuertes espinas en sus aletas. La mayor presa ingerida que hemos registrado fue una guabina (*Hoplias malabaricus*) de 26.4 cm de longitud y 170 gr de peso.

Un manejo eficiente de las presas es crucial para prevenir el escape de éstas y para reducir el riesgo de pirateo por parte de otras aves (Mock y Mock 1980). El tiempo de manipulación promedio para presas menores de 10 cm fue de 1.08 seg (rango:0-29; n=88) y para presas mayores de ese tamaño, el promedio fue de 2 min 59 seg (rango:40 seg - 10 min 05 seg; n=16). Los tiempos de manipulación más elevados se registraron cuando los gabanes, antes de poder ingerir su presa, tenían que evitar el pirateo por parte de otras aves (véase Kushlan 1981).

Los tiempos de manipulación elevados constituyen una gran desventaja para los gabanes huesito cuando pescan en bandadas mixtas asociados con el garzón soldado, ya que éste es un ladrón altamente eficaz de las presas grandes capturadas por los gabanes. Este hecho podría explicar el que ciertos peces de gran tamaño sean rechazados por los gabanes huesito, que los devuelven al agua inmediatamente después de capturarlos; el tiempo de manipulación

de esas presas sería excesivamente alto y facilitaría el robo por parte de algún garzón soldado o de otro gabán más hambriento. La importancia del pirateo de presas en la alimentación de estas especies será abordado más ampliamente en un capítulo posterior.

Es muy frecuente que después de la ingestión de una presa mediana o grande el gabán huesito beba, introduciendo su pico horizontalmente en el agua y levantándolo luego ligeramente por encima de la horizontal (Kushlan 1978). El acto de beber facilita la ingestión de las presas de gran tamaño y generalmente va seguido de un periodo de descanso (que no existe en el caso de las presas pequeñas) antes de continuar con la actividad de pesca.

#### 8.A.2.3.- Eficacia de captura

La eficacia, medida como la frecuencia de captura de presas (número de presas capturadas por individuo y unidad de tiempo, teniendo en cuenta solamente el tiempo dedicado a actividades relacionadas con la alimentación), es variable según la época del año, el hábitat en que se encuentre el individuo, la densidad de presas y el tamaño de éstas.

En la estación lluviosa, lo más frecuente es la pesca en esteros y bajíos con vegetación abundante, donde los gabanes suelen capturar pequeños peces, ranas, renacuajos, cangrejos e invertebrados acuáticos (véase Dieta). En este contexto, la frecuencia de captura registrada por nosotros fue de 0.6 presas/min (rango:0.03-2.75; n=176), que equivale a una presa cada 1 min 39 seg de pesca activa.

Los promedios más elevados de frecuencia de captura se observaron en grupos de gabanes huesito alimentándose de orugas de lepidópteros, que eran recogidas de la vegetación emergente de los esteros durante los meses de Junio y Julio. La densidad media de orugas en esas áreas resultó ser de 8.3 orugas/m<sup>2</sup> y la frecuencia de captura por parte de los gabanes era de 6.13 orugas/min (rango:1-12; n=178), lo que equivale a una presa cada 9.5 seg.

Durante los meses de sequía, los gabanes huesito pescan preferentemente en lagunas y caños en fase de desecación donde las densidades de peces son muy elevadas y, en general, los peces capturados son de mediano-gran tamaño. En estas condiciones, el promedio individual de capturas era de 0.075 presas/min (rango:0.01-0.15; n=40), que equivale a una presa cada 13 min 20 seg. La baja frecuencia de captura observada en los meses de sequía, en comparación con los de lluvias, es compensada por el hecho de que las aves consumen presas de mayor tamaño (Willard 1977, Rodgers 1983).

#### 8.A.3.- TAMAÑO DE GRUPO

El gabán huesito es un ave social, tanto en la reproducción, formando grandes colonias de cría, como en la búsqueda del alimento, formando grandes bandadas de forrajeo que pueden contener desde pocos individuos hasta más de 600 (el grupo más grande observado por nosotros constaba de 670 gabanes),

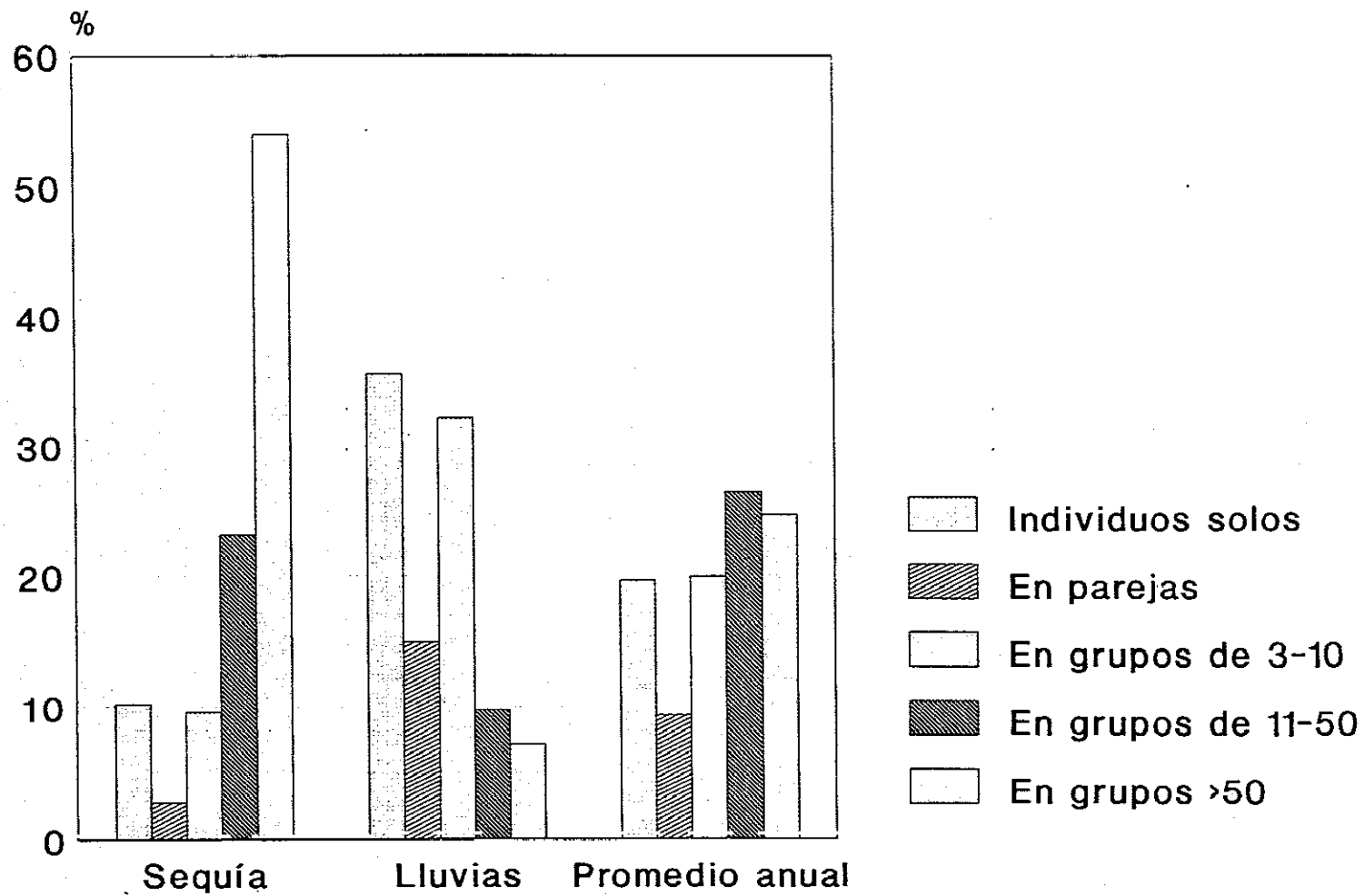
generalmente en unión con otras especies de aves ciconiiformes. Sin embargo, este carácter gregario del gabán huesito varía de forma altamente significativa entre las dos principales épocas del año ( $X^2=1036.1$ ,  $P<0.001$ ; tabla 8).

Tabla 8.— Tamaño de las bandadas de *Mycteria americana* en sus áreas de alimentación en las dos épocas principales del año. Se representan las frecuencias relativas expresadas como porcentaje y, entre paréntesis, el total de gabanes observados en cada categoría.

	SEQUIA	LLUVIAS
Solitarios	10.2 (242)	35.6 (325)
En parejas	2.7 (64)	14.9 (136)
Grupos de 3-10	9.6 (228)	32.2 (294)
Grupos de 11-50	23.2 (548)	9.8 (90)
Grupos de >50	54.0 (1271)	7.2 (66)

En época de sequía se observa un claro predominio de los grupos de más de 50 individuos y de 11-50 individuos (fig. 7); ambas categorías juntas representan el 77.2% de los gabanes huesito observados en esta época. En la estación lluviosa, en cambio, las mayores frecuencias corresponden a los individuos solitarios (35.6%) y a los grupos compuestos por menos de 10 individuos (32.2%).

Fig. 7.- Variación estacional en el carácter gregario de *Mycteria americana*



En general, todas las aves zancudas defienden a su alrededor una distancia individual, la cual puede agrandarse o reducirse dependiendo de las condiciones en que el ave se encuentre (Kushlan 1978). En el caso del gabán huesito en los Llanos, las agregaciones se forman principalmente en las pequeñas charcas y caños que conservan algo de agua durante la época de sequía; en estas zonas se alcanzan elevadas densidades de peces (Kahl 1964; Kushlan 1976c), lo cual favorece a un pescador táctil como el gabán huesito. La concentración de un gran número de gabanes buscando alimento, en una zona donde el alimento es muy abundante, hace desventajosa la defensa de un territorio por parte de cada individuo. Durante la época de lluvias, en cambio, la mayor parte del área de estudio se encuentra inundada y el alimento se encuentra distribuido de forma más uniforme; la población de gabanes, en esta época, se dispersa por todo el área y los individuos se alimentan normalmente en solitario o en pequeños grupos; en esas condiciones, los gabanes solitarios pueden llegar a defender agresivamente su territorio de alimentación frente a otros individuos que intenten aproximarse a él (obs. pers.).

La formación de grandes bandadas de forrajeo durante los meses de sequía, constituye una interesante adaptación que aumenta la eficacia en la explotación de fuentes de alimento abundantes pero efímeras e imprevisibles, distribuidas poco uniformemente en el tiempo y en el espacio (Lack 1968, Ward y Zahavi 1973, Krebs 1974, Kushlan 1976c), como es el caso de los pequeños caños y lagunas en fase de desecación, donde la mayoría de los peces acabarían muriendo por anoxia de no ser consumidos rápidamente. En los Llanos, durante la época de sequía, pequeños movimientos

de las bandadas de gabanes huesito les permiten alimentarse siempre en lugares donde las profundidades de agua sean temporalmente adecuadas y las presas localmente abundantes (véase Kushlan et al. 1985).

Las bandadas de gabanes huesito explotan cada charca de forma intensiva, permaneciendo en ella hasta que la densidad de peces se hace tan pequeña que no compensa el esfuerzo de captura; en ese momento, los componentes del grupo comienzan a abandonar la zona y buscan otra charca, con elevada densidad de peces, donde formarán una nueva bandada de forrajeo (Kushlan 1981).

Normalmente los gabanes que pescan en bandadas lo hacen mediante técnicas táctiles activas, formando subgrupos (que pueden superar los 100 individuos) que avanzan ordenadamente, como en una procesión de varias filas de frente, a la misma velocidad y en la misma dirección, "tanteando" con sus picos abiertos dentro del agua. Las pequeñas charcas semisecas son literalmente barridas de extremo a extremo por estos grupos de gabanes.

En un hábitat tan abierto como los Llanos, la observación desde el aire de un grupo de individuos alimentándose en una charca, facilita la localización de los lugares adecuados para la alimentación por parte de los gabanes. De este modo, la unión de un gabán solitario a una gran bandada de forrajeo durante la época de sequía, resulta ventajosa para el individuo, ya que disminuye el tiempo de búsqueda de un lugar adecuado, aumenta la probabilidad de que el lugar escogido sea válido y disminuye el riesgo de perder tiempo pescando en lugares donde no hay alimento suficiente (Kushlan 1981, Erwin 1983). La protección contra posibles predadores es otra de las causas a las que se alude

frecuentemente para explicar las ventajas de la alimentación en grupo, pero en el caso del gabán huesito, que prácticamente carece de predadores cuando es adulto, la protección no parece ser actualmente un factor importante en la formación de las bandadas de forrajeo.

El importante papel que juega el color del plumaje en la formación de estas asociaciones ha sido puesto de manifiesto en varios trabajos (véase p. ej.: Armstrong 1970, Kushlan 1977b). El color predominantemente blanco de los gabanes huesito resulta muy conspicuo desde el aire y facilita una rápida localización, por parte de los individuos en vuelo, de las bandadas que se hallen alimentándose en lugares favorables.

La cría colonial también suele ser considerada como una importante adaptación para la explotación de recursos imprevisibles en el espacio y en el tiempo. La reunión de un gran número de individuos en una colonia puede favorecer la alimentación en grupo al actuar la colonia como un centro de intercambio de información, desde el cual, los individuos fracasados en la búsqueda de alimento pueden seguir a los individuos exitosos hasta los lugares de alimentación más favorables (Ward y Zahavi 1973, Krebs 1974, Emlen y Demong 1975, Bayer 1982).

8.A.4.- INTERACCIONES INTRA E INTERESPECIFICAS RELACIONADAS  
CON LA ALIMENTACION

En la tabla 9 se ha representado la frecuencia de aparición de otras especies de aves ciconiiformes formando bandadas mixtas con el gabán huesito. El garzón soldado es el ave que con mayor frecuencia acompaña al gabán en sus áreas de alimentación, especialmente durante los meses de sequía. Globalmente, un 74.3% de las bandadas mixtas que contenían gabanes huesito, contenían también garzones soldados. Le siguen en importancia, la garza morena (*Ardea cocoi*), la garza real (*Casmerodius albus*) y la garza paleta (*Ajaia ajaja*). A pesar de que entre estas aves existe una cierta división del espacio y de los recursos (véase Morales 1982), se pueden observar numerosas interacciones intra e interespecíficas dentro de las bandadas de forrajeo mixtas.

La garza morena y la garza real utilizan métodos de pesca visual (Morales 1982) y mantienen una distancia apreciable entre individuos; suelen situarse en las zonas periféricas de las lagunas y no se acercan mucho a los grupos de gabanes huesito. La garza paleta emplea un método de pesca táctil característico ("oscilación de cabeza"); en este caso la distancia individual defendida es menor y pueden acercarse bastante a los grupos de gabanes. Dado su menor tamaño, es muy posible que los peces consumidos por la garza paleta sean de menor tamaño que los consumidos por el gabán huesito y además, algunos invertebrados acuáticos, como el camarón (*Macrobranchium* sp.), constituyen una parte muy importante de la dieta de la primera (obs. pers.) mientras que no son consumidos en absoluto por el segundo.

Tabla 9.- Frecuencia de aparición de otras especies de aves ciconiiformes asociadas a las bandadas de alimentación de gabán huesito (*Mycteria americana*). Se representa la cantidad de grupos mixtos (de un total de 39) que, conteniendo gabanes, contenían también individuos de cada una de las especies consideradas.

Nombre científico	Nombre vernáculo*	Frec. de aparición (%)	Nº de grupos mixtos
<i>Jabiru mycteria</i>	Garzón soldado	74.3	29
<i>Ardea cocoi</i>	Garza morena	66.6	26
<i>Ajaia ajaja</i>	Garza paleta	64.1	25
<i>Casmerodius albus</i>	Garza real	64.1	25
<i>Eudocimus ruber</i>	Corocoro rojo	51.2	20
<i>Egretta thula</i>	Chusmita	48.7	19
<i>Ciconia maguari</i>	Gabán peonío	43.5	17
<i>Bubulcus ibis</i>	Garcita reznera	20.5	8
<i>Phimosus infuscatus</i>	Zamurita	12.8	5
<i>Ardea herodias</i>	Garzón cenizo	5.1	2
<i>Plegadis falcinellus</i>	Corocoro castaño	5.1	2
<i>Florida caerulea</i>	Garcita azul	2.5	1
<i>Theristicus caudatus</i>	Tautaco	2.5	1
<i>Syrigma sibilatrix</i>	Garza silbadora	2.5	1
<i>Cercibis oxycerca</i>	Tarotaro	2.5	1

\* Los nombres vulgares asignados a cada especie se corresponden con las denominaciones vernáculas usadas comúnmente por los pobladores de la zona. En cuanto a la nomenclatura científica, nos ajustamos a la empleada por Phelps y de Schauensee (1979).

El garzón soldado es la especie que con mayor frecuencia interacciona con los grupos de gabanes huesito. Durante los meses de lluvias los garzones se dispersan por toda el área inundada, alimentándose generalmente en parejas, pero durante la estación seca se concentran formando bandadas en las lagunas y caños en

vías de desecación asociándose con los gabanes huesito y con otras aves ciconiiformes. Grupos de hasta 100 garzones y más de 300 gabanes se pueden observar con relativa frecuencia en el Hato El Frío durante los meses de Febrero a Abril. El grupo mixto más numeroso fue observado el 2 de Marzo de 1990 en una pequeña charca que había quedado aislada al secarse la laguna de "La Ramera"; este grupo estaba constituido por 108 garzones soldados, más de 400 gabanes huesito y 90 gabanes peonío, junto a otras especies de aves ciconiiformes en menor número; además, en otra charca situada a unos 300 m de la anterior, se contaron 83 garzones soldados y 280 gabanes huesito.

El gran tamaño del garzón soldado le convierte en un ladrón altamente eficiente de las presas capturadas por otras aves que pesquen en su proximidad. Cuando los gabanes huesito pescan en grupos ordenados, avanzando en procesión, es frecuente observar a varios garzones "quietos en pie" observando atentamente a los gabanes. Si un gabán del grupo captura una presa de pequeño tamaño la ingiere rápidamente, pero si la presa capturada es grande y requiere una manipulación previa, el gabán ha de salirse hacia la orilla con gran rapidez para evitar que los gabanes próximos a él en la bandada puedan robarle el alimento (el pirateo entre gabanes es también muy frecuente). Es en ese momento, o bien mientras el gabán manipula la presa en la orilla, cuando los garzones que estaban atentos saltan o corren hacia él. En la mayoría de los casos, el gabán huesito, asustado, suelta la presa y se aleja; en otras ocasiones sale volando con la presa en el pico, en cuyo caso los garzones vuelan tras él, acosándolo en el aire hasta conseguir que la suelte. Este hecho puede ser aprovechado por otras aves

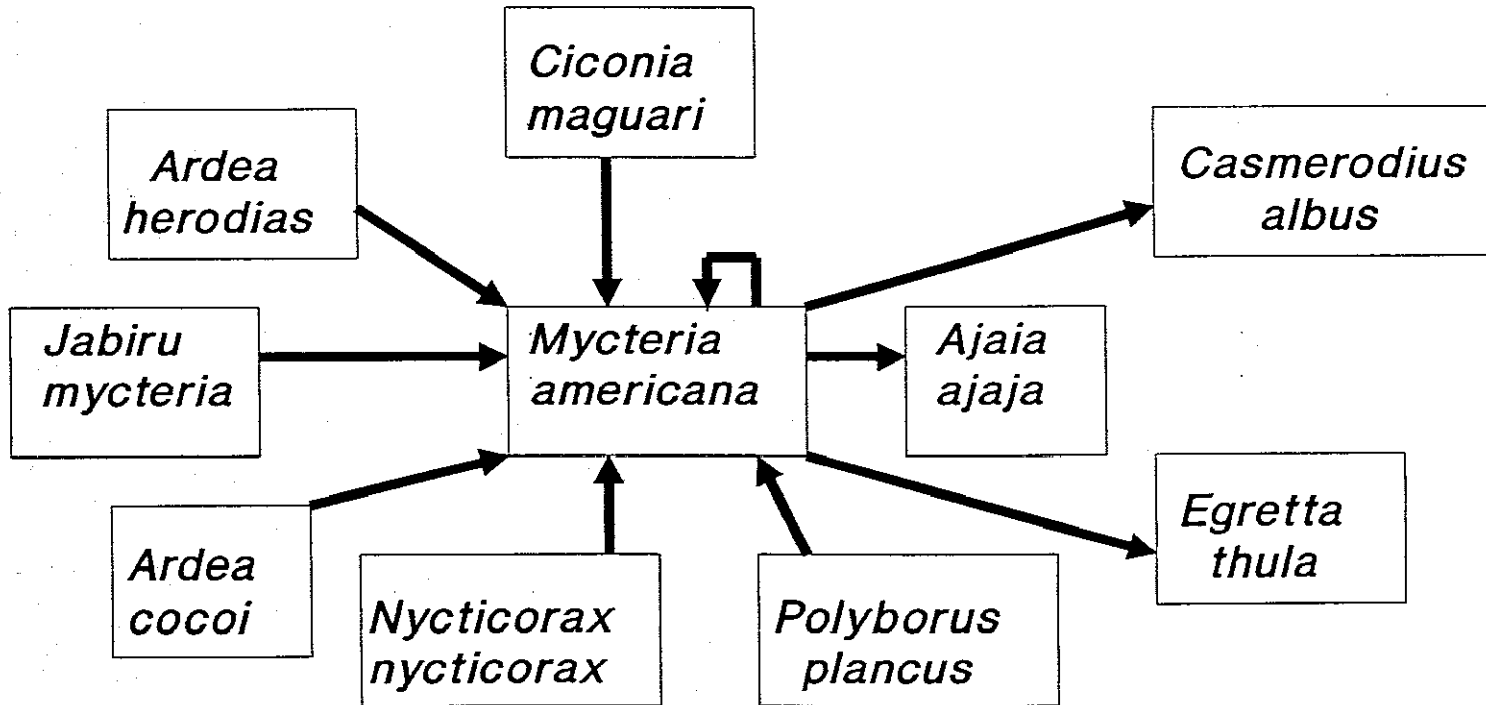
oportunistas, como la garza morena (*Ardea cocoi*) o el caricare encrestado (*Polyborus plancus*), que, en ocasiones, se apoderan de la presa caída al suelo, antes de que algún garzón soldado de los perseguidores descienda a recogerla.

La eficacia del garzón soldado como pirata de las presas capturadas por el gabán huesito es muy alta (el 77.7% de los intentos de robo resultaron exitosos, tabla 10). La garza morena (*Ardea cocoi*), a pesar de su menor tamaño, consigue también robar a los gabanes con bastante eficacia (20%, n=5), debido sin duda a su gran agresividad. Se registraron intentos de pirateo sobre el gabán huesito por parte de otras cuatro especies, pero ninguno llegó a consumarse (fig. 8).

Tabla 10.— Efectividad en el pirateo de presas en las bandadas mixtas de aves ciconiiformes. Se representan únicamente aquellas interacciones en las que alguno de los intentos resultó eficaz.

Ladrón	Víctima	N	% efect.
<i>Jabiru mycteria</i>	<i>Jabiru mycteria</i>	23	65.0
	<i>Mycteria americana</i>	18	77.7
	<i>Ardea cocoi</i>	8	75.0
	<i>Ciconia maguari</i>	2	100.0
<i>Mycteria americana</i>	<i>Mycteria americana</i>	26	23.0
	<i>Ajaia ajaja</i>	2	50.0
	<i>Casmerodius albus</i>	1	100.0
	<i>Egretta thula</i>	1	100.0
<i>Ardea cocoi</i>	<i>Ardea cocoi</i>	1	100.0
	<i>Mycteria americana</i>	5	20.0
	<i>Casmerodius albus</i>	1	100.0
<i>Ciconia maguari</i>	<i>Ciconia maguari</i>	2	100.0

Fig. 8.- Relaciones de pirateo de presas entre los gabanos huesito y otras especies acompañantes, en las bandadas mixtas que se forman durante los meses de sequía



Por su parte, el gabán huesito piratea con gran eficacia sobre otras especies de menor tamaño que él, como son la garza paleta (*Ajaia ajaja*), la garza real (*Casmerodius albus*) y la chusmita (*Egretta thula*). El robo de presas entre los propios gabanes huesito es también un hecho bastante común, resultando exitosos el 23% de los intentos (n=26); probablemente sea el tamaño de los individuos y su estado fisiológico (mucho o poca hambre) lo que determine el éxito o fracaso del robo.

Kushlan et al. (1985) opinan que la elevada disponibilidad de presas existente en los Llanos mitiga la competencia directa y hace innecesarias las interacciones como el robo de presas, a diferencia de lo que sucede en Florida donde el pirateo es mucho más común. Nuestras observaciones no concuerdan con estos datos y demuestran que los robos de presas intra e interespecíficos en los Llanos, son mucho más frecuentes de lo que sugieren estos autores (solo 4 especies implicadas en robos interespecíficos), especialmente dentro de las bandadas mixtas que se forman durante los meses de sequía (fig. 8).

Además del pirateo de presas, existen otro tipo de interacciones muy frecuentes en las bandadas de gabanes huesito, cuya función es la de lograr un lugar preferente dentro del grupo o bien repeler a otro individuo que se ha aproximado en exceso. Los gabanes se agreden elevando sus cuellos, erizando las plumas del pecho y lanzándose mutuos picotazos hasta que uno de ellos se aleja (Kahl 1972a). La frecuencia de estas agresiones es mayor cuanto mayor es la densidad del grupo. También hemos observado agresiones muy semejantes dirigidas contra garzas paletas y garzas reales cuando éstas pasan muy próximas a algún gabán huesito que

se encuentra pescando.

La importancia ecológica de las bandadas mixtas de aves ciconiiformes durante la época de sequía ha sido puesta de manifiesto por Kushlan (1976c). En una charca controlada por este autor en Florida, las aves piscívoras, en tan solo un mes, redujeron en un 76% la biomasa de peces y en un 77% el número de peces presentes en la charca; por contra, en una charca donde no existió predación por parte de las aves ciconiiformes, la biomasa de peces disminuyó en un 93% y el número de peces en un 99.4% (mortalidad principalmente por anoxia); además de esto, en la charca sometida a predación no se registró ninguna pérdida de riqueza específica, mientras que en la charca sin predación tan solo lograron sobrevivir seis especies de peces. Así pues la predación por parte de las aves zancudas tendría el importante efecto de reducir el stock de peces hasta niveles compatibles con su supervivencia durante la estación de sequía. En los Llanos, el gabán huesito, debido a su elevada densidad, su gran tamaño y su tendencia a formar grandes bandadas durante la época de sequía, debe jugar un papel muy destacado entre el resto de las aves zancudas en esta actividad reguladora de las poblaciones piscícolas.

#### 8.A.5.- RITMOS DE ACTIVIDAD

Durante tres días completos, en la época de sequía, se controló a una bandada de gabanes huesito que se encontraba en una pequeña laguna semiseca, con una profundidad de agua de 15-20 cm

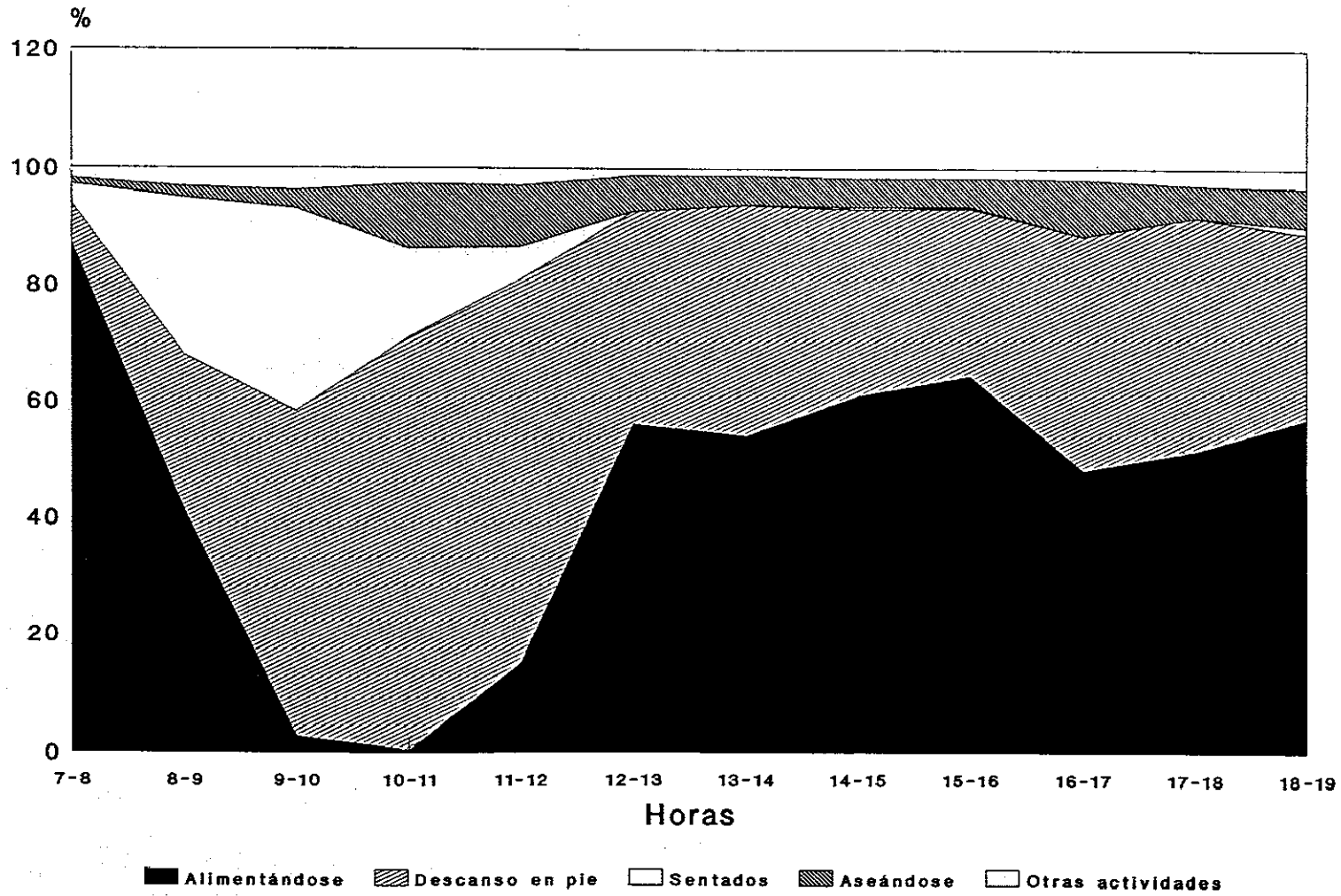
y sin vegetación emergente. El número de gabanes que componían el grupo variaba a lo largo del día y de un día a otro, por migración e incorporación de nuevos individuos, oscilando entre un máximo de 580 ejemplares y un mínimo de 210.

El máximo de actividad alimentaria se producía durante la primera hora de luz solar, cuando el 87.1% de los individuos que componían la bandada se dedicaban a pescar (fig. 9).

Entre las 09:00 y las 12:00 horas se observó un brusco descenso en las actividades de alimentación, con un mínimo entre las 10:00 y las 11:00 (solo el 0.4% de los gabanes buscando alimento); durante ese periodo la mayoría de los gabanes huesito se dedicaban a descansar sin hacer nada en particular, bien en pie o bien sentados sobre los tarsos en la orilla de la laguna (fig. 9); no se observaron individuos sentados a partir de las 12:00 horas. Durante el resto del día la actividad de pesca se mantuvo más o menos uniforme, con pequeños máximos entre 14:00 y 16:00 horas y entre 18:00 y 19:00 horas. Las actividades de aseo y limpieza del plumaje presentaban un patrón con pocas variaciones a lo largo del día, detectándose solo ligeros aumentos entre las 10:00-12:00 y entre las 16:00-17:00 horas.

Nuestro periodo de observación cubría solamente las horas de luz solar, pero hay que reseñar que los gabanes huesito pueden también alimentarse durante la noche (Kahl 1964); en dos ocasiones hemos podido observar a individuos de esta especie usando la técnica del "tanteo" para pescar durante noches de luna llena. Sin embargo, parece ser que la mayor parte de la actividad alimentaria tiene lugar durante el día y solo ocasionalmente pescan los gabanes por la noche.

Fig. 9.- Patrones de actividad diaria en *Mycteria americana*



Globalmente, los gabanos estudiados dedicaron un 45% del día a la búsqueda de alimento, un 39.7% a estar en pie sin hacer nada, un 7.3% a descansar sentados en la orilla, un 5.7% al aseo y limpieza del plumaje, y un 2.3% a otras actividades como cortos vuelos, desplazamientos a pie o interacciones con otros individuos.

Es importante recordar, por último, que las observaciones sobre este apartado se realizaron en una época determinada del año (a finales del periodo de sequía) y en una laguna concreta. Cabe suponer que en otras condiciones (diferente hábitat, diferente densidad de presas, diferente densidad de aves o diferente época del año) los patrones de actividad y los porcentajes del día dedicados a cada actividad sean diferentes a los que hemos obtenido en este estudio. Durante los meses de reproducción, por ejemplo, las tareas relacionadas con el cuidado del nido, así como los vuelos entre las colonias y las áreas de alimentación ocuparían una gran parte de la actividad diaria.

#### 8.A.6.- DIETA

En la colonia "Macanillal B", se recogieron regurgitaciones de pollos y gabanos adultos correspondientes a 115 nidos. La dieta de los adultos no difiere de la aportada por éstos a los pollos (Kahl 1964) y por ello se usaron las regurgitaciones como un estimador válido de la dieta de la especie durante los meses de reproducción. Las visitas a la colonia comenzaron cuando todos los

pollos contaban al menos con 30 días de edad (última semana de Enero) ya que nuestra presencia en el interior de la colonia durante las primeras semanas provocaría una elevada mortandad por predación (véase apartado 10.A.4).

Los gabanos huesito adultos abandonan el nido ante nuestra aproximación a la colonia; en algunas ocasiones, los adultos regurgitan sobre el nido antes de levantar el vuelo. Generalmente, los pollos regurgitan tan pronto como observan nuestro acercamiento, pudiendo luego permanecer en el nido (los pollos más jóvenes), o escapar de él, caminando por las ramas (los mayores de 30 días) o volando hacia otro árbol que les sirva como percha (los volantones mayores de 40-45 días). Por esta razón no fue posible determinar el número exacto de pollos que regurgitaban en cada uno de los nidos visitados, ni la cantidad de presas regurgitadas por cada uno de ellos. En total se recogieron 753 presas pertenecientes a 35 especies diferentes (tabla 11).

Tabla 11.— Lista de especies recogidas en las regurgitaciones de *Mycteria americana* durante los meses de Enero-Marzo. Se representa la frecuencia absoluta de aparición de cada presa y su biomasa total; entre paréntesis, se indican las frecuencias relativas expresadas como porcentajes del total.

	FRECUENCIA		BIOMASA (gr)	
<u>PECES</u>				
<i>Hoplosternum littorale</i>	211	(28.0)	2657	(19.5)
<i>Hoplerythrinus unitaeniatus</i>	87	(11.5)	3065	(22.5)
<i>Gymnotus carapo</i>	80	(10.6)	1520	(11.1)
<i>Cichlasoma orinocense</i>	56	(7.4)	523	(3.8)
<i>Hoplias malabaricus</i>	45	(5.9)	2336	(17.1)
<i>Caquetaia kraussii</i>	36	(4.8)	298	(2.1)

	FRECUENCIA	BIOMASA (gr)
<i>Hoplosternum thoracatum</i>	31 (4.1)	119 (0.8)
<i>Eigenmannia virescens</i>	31 (4.1)	76 (0.6)
<i>Aequidens</i> sp.	24 (3.2)	114 (0.8)
<i>Pterigoplichthys multirradiatus</i>	24 (3.2)	445 (3.2)
<i>Pimelodella gracilis</i>	19 (2.5)	75 (0.5)
<i>Curimata</i> sp.	16 (2.1)	178 (1.3)
<i>Prochilodus mariae</i>	15 (2.0)	518 (3.8)
<i>Parauchenipterus galeatus</i>	9 (1.2)	87 (0.6)
<i>Astyanax</i> sp.	8 (1.0)	11 (0.08)
<i>Schizodon isognathus</i>	7 (0.9)	411 (3.0)
<i>Synbranchus marmoratus</i>	7 (0.9)	81 (0.6)
<i>Pygocentrus caribe</i>	7 (0.9)	428 (3.1)
<i>Rhamdia sebae</i>	4 (0.5)	87 (0.6)
<i>Astronotus ocellatus</i>	3 (0.4)	111 (0.8)
<i>Charax gibbosus</i>	3 (0.4)	42 (0.3)
<i>Agamyxis albomaculatus</i>	3 (0.4)	9 (0.06)
<i>Markiana geayi</i>	3 (0.4)	102 (0.7)
<i>Roeboides</i> sp.	3 (0.4)	5 (0.03)
<i>Adontosternarchus devenanzi</i>	3 (0.4)	2 (0.01)
<i>Rhamphichtys marmoratus</i>	2 (0.2)	2 (0.01)
<i>Poptella</i> sp.	2 (0.2)	2 (0.01)
<i>Loricaryctys maculatus</i>	2 (0.2)	16 (0.1)
<i>Serrasalmus</i> sp.	2 (0.2)	21 (0.1)
<i>Leporinus friderici</i>	2 (0.2)	79 (0.6)
<i>Pimelodus blochii</i>	1 (0.1)	8 (0.05)
<i>Metynnis luna</i>	1 (0.1)	13 (0.09)
<i>Serrasalmus elongatus</i>	1 (0.1)	3 (0.02)
<i>Triporthesus</i> sp.	1 (0.1)	12 (0.08)
<hr/>		
<b>INSECTOS</b>		
Bellostomatidae	4 (0.5)	2 (0.01)

Las presas más importantes, en cuanto a frecuencia de aparición, resultaron ser el curito (*Hoplosternum littorale*), el aguadulce (*Hoplerythrinus unitaeniatus*) y el cuchillo (*Gymnotus carapo*), que representan entre las tres el 50.1% de las presas consumidas por los gabanes huesito durante el periodo reproductivo. En cuanto a la biomasa, las presas más importantes son el aguadulce, el curito y la guabina (*Hoplias malabaricus*) que representan el 59.1% de la biomasa consumida; estas tres especies de peces son especialmente resistentes a la anoxia ya que poseen diversas adaptaciones fisiológicas que les permiten obtener oxígeno atmosférico (Machado-Allison 1987, Taphorn 1988), por ello son muy abundantes en las lagunas y caños semisecos donde se concentran los gabanes para pescar durante los meses de sequía.

En una ocasión se observó la captura de una raya (*Potamotrygon* sp.) por parte de un gabán huesito, aunque desconocemos si llegó a ingerirla o finalmente la abandonó. En el estómago de un gabán colectado en época de sequía se encontraron restos de un pez (Fam. Characidae) y un coleóptero. También hemos podido observar en una ocasión como un gabán huesito ingería pequeños trozos de excremento seco de vaca, un comportamiento que ya había sido observado por Kahl (1964) en tres ocasiones y que ha sido señalado también para otras especies de la familia de las cigüeñas, pero cuyo significado está todavía sin aclarar (Thomas 1985).

Todos estos datos presentados hasta aquí corresponden a la estación seca; según ellos, el 99.4% de las presas consumidas serían peces y el 0.6% restante serían insectos (fig. 10). Así pues, se puede considerar al gabán huesito como un ave básicamente

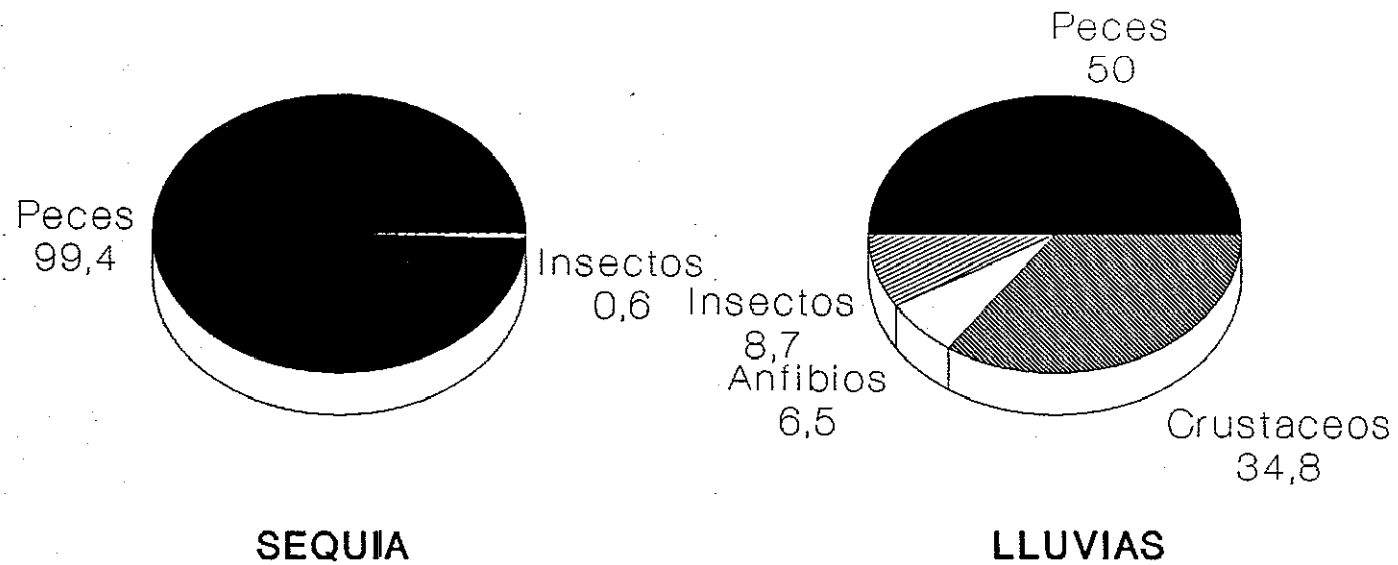
piscívora durante los meses de sequía.

Los únicos datos que poseemos referentes a la dieta en época de lluvias proceden de los estómagos de cuatro gabanos colectados entre Junio y Octubre de 1989 y uno más colectado en Julio de 1990 (tabla 12).

Tabla 12.- Listado de las presas encontradas en cinco estómagos de *Mycteria americana* colectados durante la estación lluviosa. Se representa el número de ejemplares de cada especie y su biomasa (con los porcentajes correspondientes entre paréntesis).

	FRECUENCIA	BIOMASA (gr)
<u>PECES</u>		
<i>Cichlasoma orinocense</i>	4 (8.7)	37 (9.8)
<i>Pimelodus blochii</i>	4 (8.7)	32 (8.5)
<i>Hoplosternum littorale</i>	4 (8.7)	50 (13.3)
<i>Hoplosternum</i> sp.	2 (4.3)	8 (2.1)
<i>Caquetaia kraussii</i>	2 (4.3)	16 (4.3)
<i>Hoplías malabaricus</i>	1 (2.2)	52 (13.8)
<i>Curimata</i> sp.	1 (2.2)	11 (2.9)
<i>Aequidens pulcher</i>	1 (2.2)	4 (1.1)
<i>Synbranchus marmoratus</i>	1 (2.2)	6 (1.6)
Peces no identificados	3 (6.5)	12 (3.2)
<u>CRUSTACEOS</u>		
<i>Dilocarcinus dentatus</i>	16 (34.8)	102 (27.2)
<u>ANFIBIOS</u>		
<i>Pseudis paradoxus</i>	3 (6.5)	45 (12.0)
<u>INSECTOS</u>		
Hemíptera (Bellostomatidae)	2 (4.3)	-
Coleoptera	1 (2.2)	-
Otros insectos	1 (2.2)	-

Fig. 10.- Importancia relativa de las grandes categorías de presa en la dieta de *Mycteria americana* durante las épocas de sequía y lluvias



A pesar de que los datos son escasos para hacer comparaciones cuantitativas, aparecen en estos estómagos nuevos tipos de presa que no aparecían en las regurgitaciones del periodo de sequía, lo cual indica una importante variación cualitativa de la dieta entre las dos épocas.

En la época de lluvias, los peces dejan de ser el alimento casi exclusivo de los gabanes huesito y cobran gran importancia en la dieta otras presas como los cangrejos (*Dilocarcinus dentatus*, 34.8%) y los anfibios (*Pseudis paradoxus*, 6.5%; y probablemente también *Leptodactylus* sp.) que proliferan en los esteros y bajíos donde los gabanes se alimentan durante esta época. Además, también hemos observado como los gabanes pueden consumir grandes cantidades de orugas de lepidópteros durante los meses de Junio y Julio, cuando éstas abundan en la vegetación emergente de los esteros.

Así pues, se observa una significativa variación estacional en la dieta del gabán huesito ( $G=61.2$ ,  $P<0.001$ ) que refleja en cierta medida las variaciones en la ecología y los ciclos vitales de sus presas. Considerando únicamente las categorías de presa más importantes (fig. 10) y usando la fórmula de Shannon-Weaver, en la forma postulada por Colwell y Futuyma (1973), como un estimador de la amplitud del nicho trófico, se obtienen valores de 0.038 para la época seca y 0.518 para la lluviosa, que reflejan la mayor diversidad existente en la dieta consumida por los gabanes durante el periodo de lluvias.

En la bibliografía consultada aparecen citadas para el gabán huesito otros tipos de presa como roedores, galápagos, reptiles, caracoles, camarones, aves, renacuajos y tritones (Kahl 1964,

Ogden et al. 1976, 1978, Thomas 1985, Kushlan 1978, Medem 1983). Aunque no ha sido constatado por nosotros, algunas de estas presas podrían ser también consumidas de modo ocasional en los Llanos, en especial durante el periodo de lluvias.

- Tamaño de presa

Considerando conjuntamente todas las presas de gabán huesito que pudieron ser recogidas, medidas y pesadas con precisión (regurgitaciones y estómagos en buen estado), se ha elaborado la tabla 13; debido a la escasez de datos correspondientes al periodo de lluvias, no se han establecido diferencias entre las dos estaciones del año.

Tabla 13.- Distribución de las presas del gabán huesito (*Mycteria americana*) por clases de tamaño y peso; se expresa el porcentaje de las presas recogidas que corresponde a cada intervalo (entre paréntesis, la frecuencia absoluta de cada clase).

LONGITUD (n=707)			BIOMASA (n=720)		
<5 cm	3.5	(25)	<10 gr	44.6	(321)
5-10 cm	43.1	(305)	10-25 gr	34.1	(246)
10-15 cm	34.2	(242)	25-50 gr	14.6	(105)
15-20 cm	14.1	(100)	50-75 gr	4.1	(30)
20-25 cm	3.1	(22)	75-100 gr	1.1	(8)
25-30 cm	1.4	(10)	100-200 gr	1.4	(10)
30-35 cm	0.3	(2)	>200 gr	-	-
>35 cm	0.1	(1)			

\* En caso de que el tamaño o peso de un ejemplar coincidiese con la marca de clase, el individuo era asignado a la clase anterior.

El tamaño medio de las presas consumidas por el gabán huesito resultó ser de 11.31 cm ( $s=4.99$ ,  $n=707$ ), muy superior a los tamaños medios de presa señalados para esta misma especie en distintas colonias de la península de Florida (4.1-5.4 cm, Ogden et al. 1976, 1978). Las presas de 5-10 cm y de 10-15 cm son las consumidas con mayor frecuencia, representando entre ambas el 77.3% del total (tabla 13).

El peso medio de las presas del gabán huesito resultó ser de 19.33 gr ( $s=22.53$ ,  $n=720$ ), siendo los individuos de menos de 10 gr y los de 10-25 gr los más frecuentes en la muestra (44.6% y 34.1% respectivamente).

\* \* \*

Como conclusión general de este capítulo diremos que la ecología alimentaria del gabán huesito refleja una clara adaptación a las extremas fluctuaciones de sequía-inundación características de los Llanos. El comportamiento alimentario, los patrones de agregación, el uso del espacio y la dieta varían significativamente entre una época y la otra (tabla 14). La causa última de esta variación sería la disponibilidad y dispersión de las presas.

Durante los meses de sequía los bajíos y esteros se secan rápidamente con lo cual dejan de ser útiles para los gabanos, que se concentran en las lagunas, caños y préstamos en los cuales el nivel de agua ha disminuido y se alcanzan las mayores densidades de peces (Kushlan et al. 1975). Esta es la época más favorable

para las aves que, como el gabán huesito, utilizan la tactolocalización como método de búsqueda del alimento. La territorialidad en los meses de sequía es baja y los gabanes se concentran en grandes bandadas de hasta varios cientos de individuos que pescan ordenadamente en grupos, utilizando la técnica que hemos denominado "táctil activa". Los peces son prácticamente el único tipo de alimento consumido por los gabanes en este periodo.

Tabla 14.- Variación estacional de diversos parámetros relacionados con la ecología alimentaria del gabán huesito (*Mycteria americana*) en los Llanos de Venezuela.

	SEQUIA	LLUVIAS
Técnicas de búsqueda de alimento	Táctil activa	Táctil pateando y Táctil activa
Hábitat preferido	Lagunas y pequeños caños	Esteros, bajíos y pequeñas lagunas
Sociabilidad (tamaño de grupo)	Grupos de 11-50 y de más de 50 individuos	En solitario o en pequeños grupos de menos de 10
Frecuencia de captura de presas	0.075 presas/min	0.6 presas/min
Dieta	Peces	Peces, crustáceos, anfibios, insectos

Con la llegada de las lluvias todos estos patrones cambian. Las precipitaciones y el desborde de los caños traen consigo la

inundación de los esteros y bajíos que se convierten en los hábitats más frecuentados por los gabanés. Los caños aportan a estas zonas grandes cantidades de peces; la estación lluviosa coincide con la época reproductiva para la mayoría de los peces, anfibios e invertebrados acuáticos de los Llanos (Kushlan et al. 1985), lo cual garantiza la existencia de alimento durante esos meses. La población de gabanés huesito se dispersa por todo el área inundada y los individuos pescan generalmente en solitario o en pequeños grupos, utilizando principalmente las técnicas "táctiles pateando", que son las más efectivas en las zonas con abundante vegetación emergente. Asimismo, la dieta se diversifica cobrando gran importancia nuevos tipos de presas, como los anfibios y cangrejos, que no aparecían durante el periodo de sequía.

8.B.- Ciconia maguari8.B.1.- USO DEL HABITAT

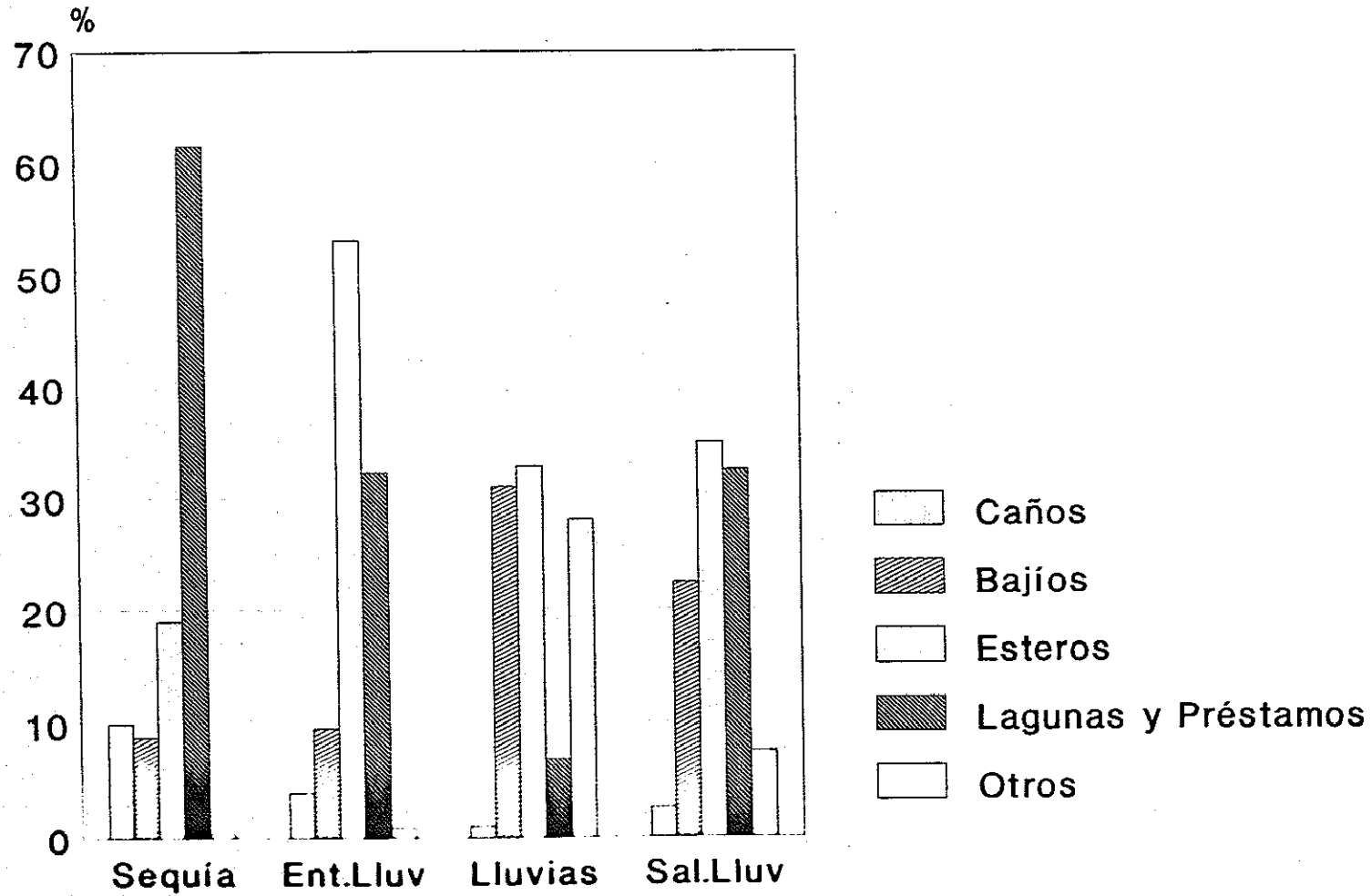
Al igual que ocurre con las otras dos especies de cigüeñas, el uso del hábitat por parte del gabán peonío varía estacionalmente de forma significativa ( $X^2=403.06$ ,  $P<0.001$ , tabla 15); las razones de esta variación son las mismas que hemos comentado para el caso del gabán huesito (apartado 8.A.1).

Las lagunas y préstamos son, con gran diferencia, los hábitats más utilizados durante los meses de sequía (fig. 11). Los bajíos y esteros, que se secan totalmente en esos meses, son también bastante empleados por el gabán peonío, lo cual indica que esta especie presenta menor dependencia de los ambientes acuáticos que sus dos parientes, el gabán huesito y el garzón soldado.

Tabla 15.- Uso de los diferentes hábitats por parte del gabán peonío (*Ciconia maguari*) durante las épocas de sequía y lluvias en los Llanos; se representa el porcentaje de individuos observados en cada hábitat (entre paréntesis el número total).

	SEQUIA	LLUVIAS
Caños	10.0 (49)	1.0 (4)
Bajíos	8.8 (43)	31.0 (118)
Esteros	19.0 (93)	32.8 (125)
Lagunas y Préstamos	61.6 (301)	6.8 (26)
Otros	0.4 (2)	28.1 (107)

Fig. 11.- Variación estacional en el uso de los diferentes hábitats por parte de *Ciconia maguari*



Durante la estación lluviosa los esteros y bajíos inundados y cubiertos de vegetación se convierten en los hábitats más frecuentados (fig. 11); también cobran gran importancia los bancos (incluidos en de la categoría "otros") en los cuales estas aves pueden capturar gran variedad de presas terrestres, como serpientes, lagartos, insectos y roedores, que sirven de complemento a una dieta básicamente acuática. Así pues, los hábitats completamente secos pueden ser usados por el gabán peonío como un hábitat secundario, tanto en la época de sequía como en la de lluvias.

Es especialmente notoria la gran diferencia estacional existente en cuanto al uso de las lagunas y los préstamos que pasan de ser el tipo de hábitat más frecuentado en sequía, a ser solo un hábitat accidental durante los meses de lluvias (tabla 15), debido fundamentalmente a que la profundidad de agua en esas áreas se hace excesiva para las técnicas de pesca empleadas por el gabán peonío.

#### - Selección de microhábitat

El gabán peonío es, de las tres cigüeñas estudiadas, la que prefiere las menores profundidades de agua y las mayores alturas de vegetación emergente. En cualquier caso, las variaciones estacionales en estos dos parámetros resultaron altamente significativas ( $X^2=35.3$ ,  $P<0.001$ , para la profundidad; y  $X^2=84.8$ ,  $P<0.001$ , para la vegetación).

En general, los gabanes peonío prefieren, durante la época

de sequía, las zonas de escasa profundidad (<5 cm de agua) y suelen moverse por las áreas periféricas de las charcas y lagunas donde se alimentan. Llama la atención el elevado uso que hace esta especie de las zonas completamente secas (28.3% de los individuos, tabla 16), como los bancos y bajíos, donde puede capturar presas típicamente terrestres; este hecho nunca ha sido observado en el gabán huesito y muy pocas veces en el garzón soldado.

En la época de lluvias aumenta ligeramente la profundidad media a la que se alimentan los gabanos peonío (tabla 16); las áreas con menos de 5 cm (47.6%) y con 5-15 cm de agua (46.8%) son las más usadas por la especie.

Tabla 16.— Selección de la profundidad de agua por parte del gabán peonío (*Ciconia maguari*) en sus áreas de alimentación; se representa el porcentaje de los individuos observados que utilizaba cada intervalo de profundidad (entre paréntesis, el número de individuos).

	SEQUIA		LLUVIAS	
Seco	28.3	(36)	3.2	(4)
<5 cm	47.2	(60)	47.6	(59)
5-15 cm	20.5	(26)	46.8	(58)
15-25 cm	3.9	(5)	2.4	(3)
25-35 cm	—	—	—	—
>35 cm	—	—	—	—
<b>Media ± s (cm)</b>	<b>4.01 ± 4.81</b>		<b>6.35 ± 4.38</b>	

En cuanto a la presencia y altura de la vegetación emergente, los gabanos peonío prefieren, durante la estación seca, las zonas desprovistas de vegetación (45.5%, tabla 17), aunque no desdeñan las áreas con abundante vegetación, cuya altura puede llegar a sobrepasar los 40 cm (tanto en zonas secas como encharcadas).

En la época de lluvias, en cambio, los gabanos peonío se alimentan casi siempre en zonas donde la vegetación es densa; las áreas con alturas de vegetación inferiores a 10 cm, o de 10-30 cm sobre el nivel del agua, son las preferidas por la mayoría de los individuos (tabla 17).

Tabla 17.- Selección de la presencia-ausencia de vegetación emergente y de la altura de la misma por parte del gabán peonío (*Ciconia maguari*) en sus áreas de alimentación; se representa el porcentaje de los individuos observados que utilizaba cada intervalo de altura considerado (entre paréntesis, el número de individuos).

	SEQUIA		LLUVIAS	
Sin vegetación	45.5	(51)	0.8	(1)
<10 cm	15.1	(17)	34.4	(43)
10-20 cm	12.5	(14)	29.6	(37)
20-30 cm	8.0	(9)	25.6	(32)
30-40 cm	10.7	(12)	8.0	(10)
>40 cm	8.0	(9)	1.6	(2)
Media ± s (cm)	12.00 ± 15.29		16.08 ± 10.38	

## 8.B.2.- COMPORTAMIENTO ALIMENTARIO

### 8.B.2.1.- Técnicas de búsqueda del alimento

Hemos agrupado las distintas pautas empleadas por el gabán peonío para localizar a sus presas en tres grandes tipos de estrategias:

a.- Técnicas táctiles: Dentro de ellas hemos incluido tres pautas de comportamiento:

- "Sondeo" (probing): el ave picotea repetidamente en una misma zona, normalmente penetrando con el pico en el sustrato enfangado o ligeramente encharcado. El gabán peonío apenas se desplaza ( $4.8 \pm 3.7$  pasos/min), mientras picotea enérgicamente con una frecuencia superior a 40 picotazos/min en la zona en la cual se encuentra detenido. Esta es la técnica más empleada para la captura de anguilas (*Synbranchus marmoratus*), que suelen estar semienterradas en zonas con escasa profundidad de agua o en terrenos enfangados.

- "Oscilación de cabeza" (head-swinging): el gabán peonío introduce su pico semiabierto en el agua y camina lentamente, al tiempo que efectúa suaves movimientos, de un lado a otro, con su cabeza. Es ésta una técnica muy raramente usada por los gabanes peonío (tabla 18) y el modo de ejecución es muy similar al descrito para el caso del gabán huesito. Tan solo emplearon esta técnica el 1.4% del total de individuos observados y siempre durante los meses de sequía, en lagunas de poca profundidad, sin vegetación y aparentemente con densidades elevadas de peces.

- "Abre-cierra pico" (bill-vibrating): el ave introduce su pico en el agua y lo abre y cierra repetidas veces a gran velocidad. Normalmente este acto va acompañado de movimientos de cabeza en todas las direcciones; en ocasiones el ave camina lentamente mientras realiza esta pauta, aunque generalmente permanece quieta en el mismo lugar. Fue observada en muy pocas ocasiones y siempre en las mismas condiciones que la pauta de "oscilación de cabeza".

b.- Técnicas visuales: Agrupamos aquí todas las estrategias en las cuales la localización del alimento tiene lugar mediante el sentido de la vista. La técnica más empleada por los gabanos peonío (tabla 18) consiste en ir caminando a una velocidad media de 27.7 pasos/min ( $s=7.9$ ;  $n=20$ ), con el pico inclinado  $15^{\circ}$ - $45^{\circ}$  por delante de la vertical; la detección de cualquier presa en las inmediaciones del ave hace que ésta trate de capturarla mediante un rápido picotazo.

Otra pauta que hemos incluido dentro de las técnicas visuales es la espera paciente ("Quieto en pie") en el agua o bien en la orilla; el gabán peonío permanece inmóvil, con el cuello erguido, atento a todo lo que sucede a su alrededor y ante cualquier indicio de una posible presa en las inmediaciones, se desplaza con enorme rapidez hacia ella para tratar de capturarla.

El pirateo sobre otras especies de aves y el consumo de carroña durante los meses de sequía son también pautas que hemos incluido dentro del grupo de las técnicas visuales.

c.- Técnica mixta (Visual+Sondeo): Consiste en una mezcla de la búsqueda visual y el "sondeo", que aparece con mucha frecuencia en el comportamiento alimentario del gabán peonío, especialmente en los bajíos y esteros inundados durante la época de lluvias (tabla 18). El ave usa la técnica visual para localizar una zona adecuada y una vez allí, realiza un sondeo exhaustivo y profundo picoteando el sustrato en todas las direcciones. Mientras va caminando, el gabán peonío puede responder ante cualquier presa detectada visualmente en su entorno dirigiéndose rápidamente hacia ella. La velocidad de desplazamiento es de 17.9 pasos/min ( $s=10.0$ ;  $n=113$ ), intermedia entre las velocidades empleadas en el "sondeo" y en las técnicas visuales. El promedio de sondeos o picotazos/min es de 44.06 ( $s=16.2$ ;  $n=91$ ). Normalmente a cada paso o cada pocos pasos, el ave lanza varios sondeos seguidos en el mismo lugar (entre 1 y 9) y luego continúa caminando hasta el siguiente lugar adecuado para sondear.

Tabla 18.- Uso de los diferentes comportamientos relacionados con la localización del alimento por parte del gabán peonío (*Ciconia maguari*) durante las épocas de sequía y lluvias en los Llanos de Venezuela. Se expresa el porcentaje de individuos observados empleando cada estrategia (entre paréntesis, el número total).

	SEQUIA	LLUVIAS
Técnicas visuales	52.3 (79)	59.5 (109)
Técnicas mixtas	16.5 (25)	27.8 (51)
Sondeo	18.5 (28)	12.5 (23)
Oscilación cabeza	3.3 (5)	-
Abre-cierra pico	9.2 (14)	-

Las diferencias entre la época de sequía y la de lluvias, en cuanto a la importancia relativa de las distintas técnicas de búsqueda de alimento, resultaron significativas ( $X^2=19.08$ ,  $P<0.001$ , tabla 18), aunque no son tan acusadas como en el caso del gabán huesito. Las técnicas visuales predominan durante todo el año, aunque son más empleadas durante la estación lluviosa, al igual que las técnicas mixtas; las técnicas táctiles, en cambio, son más usadas en la época de sequía (las pautas de "oscilación de cabeza" y "abre-cierra pico" parecen ser exclusivas de este periodo).

En el promedio anual, las técnicas táctiles fueron empleadas por el 21.1% de los gabanos observados, las visuales por el 56.2% y las mixtas por el 22.7%. Así pues, se puede considerar al gabán peonío como un buscador eminentemente visual (a diferencia del gabán huesito). Sin embargo las diferencias entre el uso de las técnicas visuales y las táctiles no resultó tan acusada como la señalada por Thomas (1985) en los Llanos Centrales, donde las técnicas táctiles eran usadas solamente por el 3% de los individuos. Como ya se indicó en capítulos anteriores, los gabanos peonío de esas zonas emigran durante los meses de sequía, a diferencia de lo que ocurre en nuestro área de estudio; esto podría explicar en parte las diferencias de comportamiento observadas. Durante la época de lluvias las aguas permanecen claras y favorecen el uso de las técnicas visuales, mientras que en los meses más secos las aguas se encuentran muy turbias y en esas condiciones la pesca táctil puede resultar más eficaz.

Al igual que ocurría en el caso del gabán huesito, existe una cierta relación entre el hábitat en que se encuentra el ave y el

empleo de una determinada estrategia alimentaria. Así, las técnicas mixtas y el "sondeo" son empleados principalmente en esteros de escasa profundidad (5-20 cm), con vegetación densa y abundante compuesta fundamentalmente por boras (*Eichhornia* sp.); el 68.6% de los gabanos peonío observados empleando técnicas mixtas y el 78.4% de los que usaban el "sondeo", lo hacían en este tipo de áreas; estas estrategias son muy poco empleadas en las zonas secas y en las zonas inundadas carentes de vegetación emergente. Las técnicas visuales, sin embargo, son usadas de un modo más generalizado y se ha podido constatar su empleo en todo tipo de hábitats, tanto terrestres como acuáticos, con o sin vegetación emergente.

#### 8.B.2.2.- Captura y manipulación de las presas

Las presas son capturadas directamente con la punta del pico y sujetadas entre las mandíbulas, aunque se ha observado que las presas de gran tamaño pueden ser previamente atontadas mediante varios picotazos enérgicos, antes de ser recogidas. La ingestión se produce de modo análogo al descrito para el gabán huesito. En general, las presas son ingeridas enteras; tan solo en una ocasión hemos podido observar como un gabán peonío troceaba un pez de gran tamaño propinándole fuertes picotazos, al tiempo que iba ingiriendo los pequeños pedazos a medida que éstos se desprendían.

El tiempo de manipulación de las presas, previo a su ingestión, es bastante variable. Los pequeños insectos (como Coleoptera, larvas de Lepidoptera,...) son ingeridos en el mismo

instante de ser capturados; otros insectos de mayor tamaño (Orthoptera, Hemiptera: Bellostomatidae) son manipulados en el pico entre 2-9 seg (n=17); tiempos semejantes a éstos, son empleados también en el caso de las ranas, renacuajos, cangrejos y pequeños peces. Las presas de mayor tamaño como las serpientes, los grandes peces y especialmente las anguilas, necesitan periodos de manipulación más amplios (promedio: 81.8 seg; s=43.2; n=6) que implican, en muchas ocasiones, el transporte de la presa hacia la orilla, para allí depositarla en el suelo y picotearla repetidas veces. Las grandes anguilas suelen enrollarse por completo alrededor del pico del ave y no pueden ser ingeridas hasta que son atontadas (o muertas), bien mediante la presión ejercida por las mandíbulas del ave sobre la cabeza de la presa, o bien por los picotazos propinados a ésta una vez que ha sido depositada en suelo seco. En cualquier caso, los tiempos de manipulación empleados por el gabán peonío resultaron siempre inferiores a los empleados por el gabán huesito para los mismos tamaños de presa.

#### 8.B.2.3.- Eficacia de captura

Este parámetro presenta grandes variaciones dependiendo del tipo hábitat escogido para alimentarse, de la densidad de presas existente, del tipo presas capturadas, del comportamiento alimentario empleado y del estado fisiológico del individuo. Durante la época de lluvias, en esteros inundados y cubiertos de vegetación, hemos obtenido una frecuencia media de captura de 1.17 presas/min, lo que equivale a una presa cada 51 seg (rango: 3 seg -

4 min 17 seg; n=25), durante los periodos de pesca activa, no interrumpida por otras actividades. El tipo de presas capturadas en esas condiciones eran principalmente insectos, ranas, renacuajos y cangrejos, todas ellas, presas de pequeño tamaño. Los meses de lluvias coinciden con la época de mayores requerimientos energéticos para los gabanes peonío, ya que coinciden con la época de cría; de ahí, las elevadas frecuencias de captura observadas durante estos meses.

Aunque carecemos de datos suficientes sobre las frecuencias de captura durante los meses de sequía, podemos afirmar que éstas son muy inferiores a las observadas en los meses de lluvias ya que, además de presentar menores requerimientos energéticos, los gabanes peonío, durante la estación seca, se alimentan fundamentalmente de presas de mayor tamaño que obtienen en zonas secas o en lagunas en fase de desecación (obs. pers.).

### 8.B.3.- TAMAÑO DE GRUPO

El gabán peonío es, en cuanto a la alimentación, la especie menos gregaria de las tres cigüeñas estudiadas. Los individuos alimentándose en solitario predominan durante todo el año (42.6% de los individuos observados; n=1322) seguidos de las parejas (24.6%), siendo mucho menos frecuentes los grupos de tamaño medio y grande (fig. 12).

En las pocas ocasiones en que hemos observado grupos de gabanes peonío alimentándose en un mismo lugar, las aves se

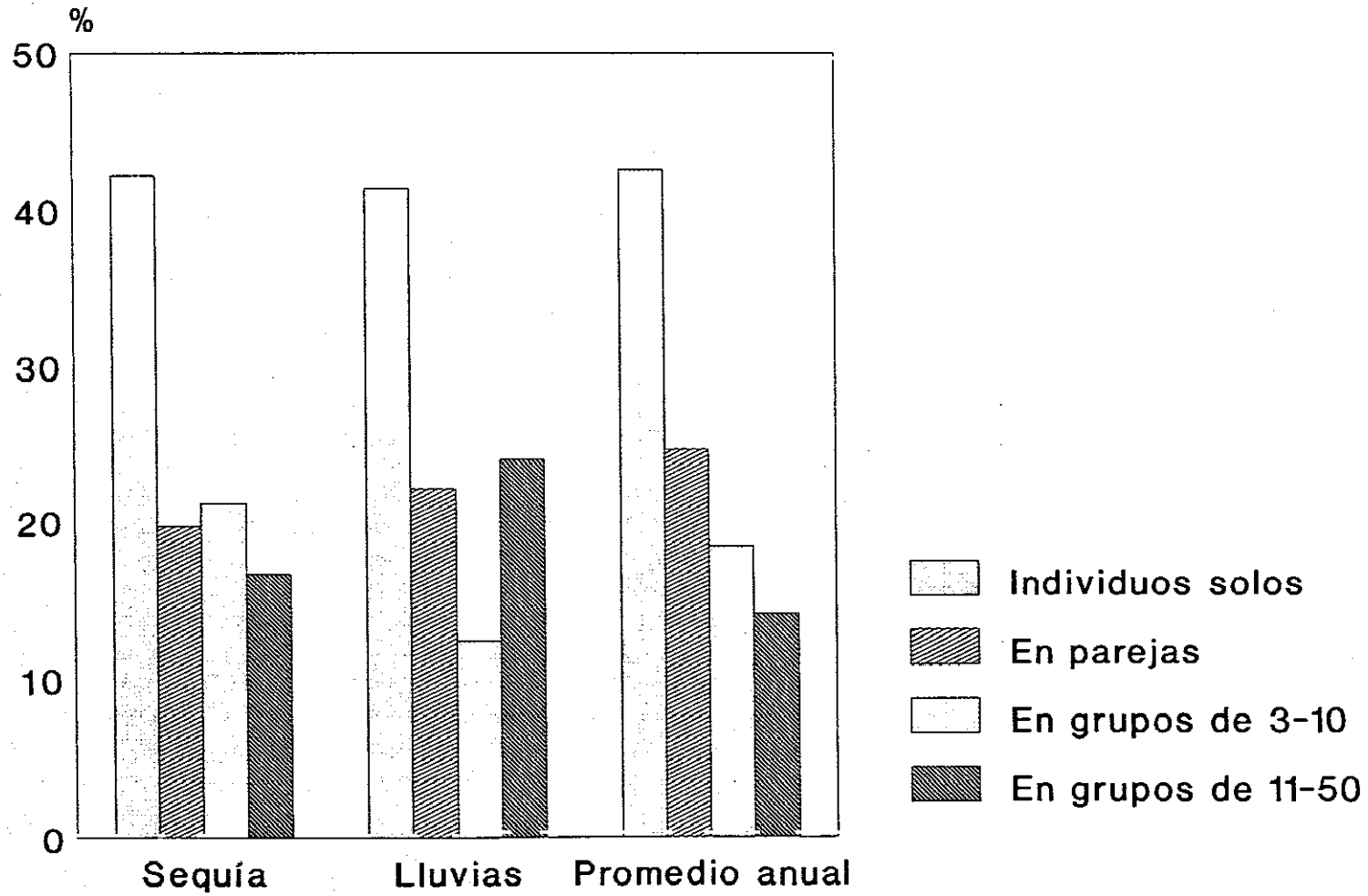
separaban en el espacio para buscar el alimento, no formándose nunca bandos de forrajeo compactos, como ocurría en el caso del gabán huesito. Así pues se puede calificar al gabán peonío como una especie básicamente solitaria en cuanto a las actividades de búsqueda del alimento.

Una excepción a esta tendencia solitaria es la formación de bandadas prerreproductivas en las inmediaciones de las colonias de cría durante las semanas previas al inicio de la reproducción. En estos grupos, generalmente bastante densos, tiene lugar la formación o reencuentro de las parejas, pero muy rara vez se observa en ellos alguna actividad relacionada con la alimentación; para alimentarse, los gabanes peonío prefieren dispersarse hacia otras zonas alejadas de la colonia en donde se alimentan separadamente. En los meses posteriores a la reproducción también resulta frecuente la presencia de bandadas de jóvenes volantones, que después de abandonar sus nidos, permanecen juntos durante varias semanas en las áreas inundadas próximas a la colonia.

Tabla 19.- Tamaño de los grupos de forrajeo de *Ciconia maguari* en las dos grandes épocas del año. Se expresa el porcentaje de individuos observados dentro de cada categoría (entre paréntesis los números totales).

	SEQUIA	LLUVIAS
Solitarios	42.2 (209)	41.4 (157)
En parejas	19.7 (98)	22.1 (84)
Grupos de 3-10	21.2 (105)	12.4 (47)
Grupos de 11-50	16.7 (83)	24.0 (91)

Fig. 12.- Variación estacional en el carácter gregario de *Ciconia maguari*



Las diferencias estacionales en el carácter gregario del gabán peonío resultaron significativas ( $\chi^2=15.85$ ,  $0.001 < P < 0.01$ , tabla 19), aunque no son tan acusadas como las observadas en el caso del gabán huesito. Se puede resaltar el hecho de que los pequeños grupos de menos de 10 individuos aparecen con mayor frecuencia durante la estación seca, mientras que los grandes grupos de 11-50 individuos son más abundantes en los meses de lluvias, sin que se hallan registrado diferencias importantes en los porcentajes de individuos solitarios o en parejas.

#### 8.B.4.- INTERACCIONES INTRA E INTERESPECIFICAS RELACIONADAS CON LA ALIMENTACION

El pirateo de presas entre el gabán peonío y otras aves ciconiiformes no es tan frecuente como en el caso de las otras dos especies de cigüeñas estudiadas. Probablemente el carácter más solitario del gabán peonío, que no suele tolerar la presencia de otras especies alimentándose en las proximidades, sea la razón de la escasez de este tipo de robos.

Tan solo se han observado dos casos de pirateo efectivo por parte del garzón soldado (véase tabla 10) y un intento de robo efectuado por una garza morena (*Ardea cocoi*) que finalmente no tuvo éxito. Por su parte los gabanes peonío han sido observados en varias ocasiones intentando robar presas al gabán huesito y al garzón soldado, aunque ninguno de los intentos tuvo un resultado positivo. También hemos registrado dos casos de robo

intraespecífico entre gabanes peonío, ambos exitosos (tabla 10).

Mucho más comunes son la defensa de pequeños territorios de alimentación y las agresiones entre individuos que se encuentren alimentándose a poca distancia. Típicamente, el gabán peonío que siente invadido su espacio se dirige hacia el invasor; ambos se sitúan frente a frente, yerguen sus cuellos, erizan las plumas del pecho y el cuello y se propinan picotazos mutuamente (en ocasiones, los picos se enganchan en un tira y afloja); en otras ocasiones, los dos individuos saltan el uno hacia el otro aleteando enérgicamente y se propinan mutuos picotazos en el aire. La peleas continúan hasta que una de las aves cede y se aleja; el vencedor realiza entonces una exhibición "arriba-abajo" (Kahl 1972b).

Este tipo de agresión también suele ser empleada por los gabanes peonío para expulsar a individuos de otras especies, principalmente ardeidas, de los alrededores de su zona de alimentación, aunque generalmente la agresión no llega a consumarse ya que las garzas suelen retirarse ante el acercamiento de algún gabán peonío en actitud amenazante.

Dentro del contexto de las interacciones relacionadas con la alimentación, resulta bastante curiosa la elevada frecuencia con que los gabanes peonío son acosados por otras aves de menor tamaño, como el picotijera (*Rynchops niger*) y especialmente el alcaraván corbatita (*Vanellus chilensis*). Estas aves se lanzan en vertiginosos picados o realizan vuelos horizontales a gran velocidad pasando a escasos centímetros del cuerpo de los gabanes. Estos, en respuesta, erizan el plumaje corporal y tratan de esquivar las embestidas; en otras ocasiones los gabanes encaran

al ave agresora tratando de propinarle un picotazo cuando ésta pasa volando cerca. Apparently, los gabanes peonío son mucho más acosados que el resto de las aves ciconiiformes que se hallan alimentándose en los mismos lugares; hasta el momento, no hemos podido encontrar una explicación lógica a este hecho.

#### 8.B.5.- RITMOS DE ACTIVIDAD

El estudio del reparto de actividades a lo largo del día en el gabán peonío, siguiendo la misma metodología empleada para las otras dos cigüeñas (ver Material y Métodos), presenta una serie de complicaciones debido a la ya comentada tendencia de esta especie a alimentarse en solitario o en grupos reducidos; de esta forma, resulta muy difícil el encontrar grupos numerosos de gabanes peonío que puedan ser observados durante todo un día en un mismo lugar.

Casi todos los grupos que pudimos encontrar presentaban una característica común que era la dispersión progresiva de los gabanes a partir de las 10:00 horas, con lo cual el grupo quedaba reducido, durante las horas centrales del día, a unos pocos individuos.

A partir de las 15:00 horas comenzaban a llegar nuevamente los gabanes peonío alcanzándose, durante las dos últimas horas de luz solar, números semejantes a los encontrados al amanecer. Posiblemente la dispersión matinal del gran grupo coincida con un reparto espacial de los individuos por todo el área para alimentarse en solitario o en pequeños grupos; posteriormente

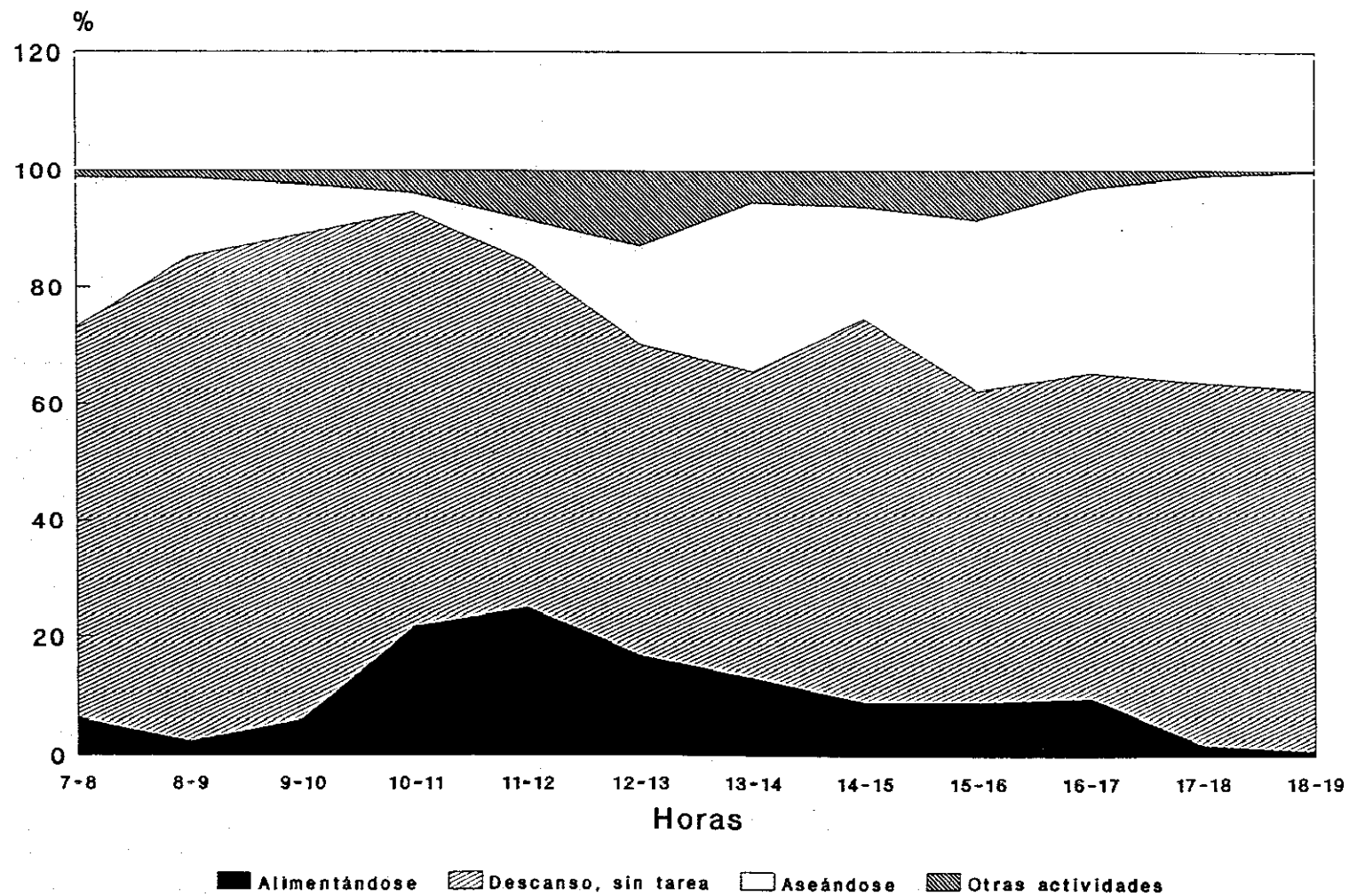
todos los individuos se reagrupan, al caer la tarde, para pernoctar juntos en el mismo lugar.

Durante tres días completos (dos en Abril-89 y uno en Febrero-90) se observó la actividad de un grupo de gabanes peonío desde la salida del sol hasta su puesta. El número de individuos que componían estos bandos oscilaba entre 7 en las horas centrales del día y 63 a última hora de la tarde.

El patrón de actividades resultante se representa en la figura 13. Las actividades relacionadas con la alimentación presentan sus máximos entre las 10:00 y las 13:00 horas, siendo muy bajo el porcentaje de gabanes que se alimentan durante las primeras horas de la mañana o al atardecer, cuando todos los individuos se encuentran agrupados en la bandada. A primeras horas de la mañana se registra la mayor proporción de individuos descansando, sin realizar ninguna actividad en particular. Las actividades de aseo del plumaje son realizadas principalmente al atardecer (15:00 a 19:00).

Llama la atención el escaso tiempo global dedicado a la alimentación (10.2%), posiblemente debido a la emigración de muchos de los gabanes durante las horas del mediodía para alimentarse en otras zonas; los individuos que emigran no son tenidos en cuenta para los cálculos por lo cual la actividad alimentaria correspondiente al periodo 10:00-15:00 podría estar infravalorada. El 63.9% del día los gabanes no realizaban ninguna actividad; el 21.4% era empleado en actividades de limpieza y aseo del plumaje (atusado, lavado, secado al sol) y el 4.5% restante era empleado en desplazamientos cortos a pie, vuelos, agresiones o exhibiciones.

Fig. 13.- Patrones de actividad diaria en *Ciconia maguari*



Como ya se mencionó al tratar los patrones de actividad diaria del gabán huesito, estos datos deben ser interpretados con cautela ya que se refieren únicamente a unos grupos determinados, en unas condiciones concretas y en una época determinada del año. En condiciones diferentes (p. ej. durante la época de cría, o pescando en esteros durante los meses de lluvias) es de esperar que estos patrones de actividad cambien.

#### B.6.- DIETA

Entre los meses de Julio y Octubre de 1989 se recogieron en las colonias de cría de gabán peonío existentes en el Hato El Frío un total de 570 presas correspondientes a las regurgitaciones de 87 pollos de diferentes edades y tres individuos adultos (46 nidos).

El número medio de presas regurgitadas por pollo fue de 5.6 ( $s=4.3$ ; rango:1-21), aunque los individuos adultos pueden regurgitar cantidades mayores (hasta 36 presas fueron regurgitadas por un adulto en una ocasión). Las presas recogidas pertenecían a 28 especies diferentes y su biomasa total en fresco ascendió a 9715 gr.

El cangrejo (*D. dentatus*) es la presa capturada con mayor frecuencia por parte del gabán peonío (33.8%), seguido de la anguila (*S. marmoratus*) que representa el 22.6% de las capturas y la rana *L. bolivianus* (15.9%).

Tabla 20.- Lista de las presas presentes en las regurgitaciones de *Ciconia maguari* recogidas durante la época reproductiva. Se expresa el número total de ejemplares de cada especie, su biomasa total y su frecuencia de aparición (porcentaje de regurgitaciones en las cuales aparece la especie).

	NUMERO DE EJEMPLARES	BIOMASA (gr)	FRECUE- NCIA (%)
<u>PECES</u>			
<i>Synbranchus marmoratus</i>	129	4350	74.4
<i>Hoplosternum thoracatum</i>	4	25	6.3
<i>Gymnotus carapo</i>	2	102	2.1
<i>Caquetaia kraussii</i>	1	100	2.1
<i>Hoplerythrinus unitaeniatus</i>	1	6	2.1
<i>Cichlasoma orinocense</i>	1	4	2.1
Peces no identificados	1	1	2.1
<u>ANFIBIOS</u>			
<i>Leptodactylus bolivianus</i>	91	1339	29.7
<i>Leptodactylus fuscus</i>	2	13	2.1
<i>Pseudis paradoxus</i>	37	566	19.1
Ranas no identificadas <sup>1</sup>	37	433	10.6
Renacuajos <i>P. paradoxus</i>	23	424	10.6
Renacuajos otras spp.	15	150	6.3
<u>REPTILES</u>			
<i>Ameiva ameiva</i> <sup>2</sup>	1	8	2.1
<i>Anolis auratus</i>	1	2	2.1
<i>Cnemidophorus lemniscatus</i>	1	9	2.1
<i>Kentropyx</i> sp.	2	60	2.1
<i>Hydrops triangularis</i>	2	60	4.2
<i>Lygophis lineatus</i>	2	19	4.2
<i>Mastegodryas pleei</i>	1	3	2.1
<u>ROEDORES</u>			
<i>Oryzomys concolor</i>	2	31	2.1
<i>Holochilus brasiliensis</i>	1	340	2.1
<u>CRUSTACEOS</u>			
<i>Dilocarcinus dentatus</i>	193	1647	46.8

	NUMERO DE EJEMPLARES	BIOMASA (gr)	FRECUEN- CIA (%)
<u>INSECTOS</u>			
Coleoptera	9	9	6.3
Orthoptera (Acrididae)	4	7	8.5
Orthoptera (Grillotalpidae)	1	1	2.1
Orthoptera (Tettigonidae)	1	1	2.1
Hemiptera (Bellostomatidae)	4	4	4.2
<hr/>			
<u>ANELIDOS</u>			
<i>Lumbricus</i> sp.	1	1	2.1

- (1) Por diversas circunstancias no se pudieron determinar, pero probablemente perteneciesen a las especies *L. bolivianus* o *P. paradoxus*.
- (2) Solamente apareció el rabo.

La anguila es la principal presa en cuanto a biomasa (44.7%), seguida de los anfibios (30.1%) y el cangrejo (16.9%). Este mismo orden de importancia se repite si consideramos la frecuencia de aparición de cada tipo de presa, destacando especialmente las anguilas que aparecen en el 74.4% de las regurgitaciones recogidas.

Así pues, anguilas, anfibios y cangrejos constituyen la base de la dieta del gabán peonío durante la época de cría en nuestro área de trabajo (tabla 20). Merece la pena resaltar la gran importancia ecológica que tiene el cangrejo en los Llanos, como presa alternativa de un gran número de predadores, especialmente durante la estación lluviosa (véase Castroviejo 1980a, 1980b).

Además de las presas que aparecen en las regurgitaciones, hemos podido constatar el consumo de orugas de lepidópteros durante los meses de entrada de lluvias.

La dieta del gabán peonío está constituida fundamentalmente por presas acuáticas, aunque presas terrestres como los ofidios, lagartos, roedores y diversos tipos de insectos, son también consumidas ocasionalmente (tabla 20). Llama la atención que de las muchas especies de ranas existentes en el área, solamente dos son capturadas en grandes cantidades por los gabanes peonío y son precisamente las dos especies que presentan unos hábitos más acuáticos (Ayarzagüena, com. pers.).

Se puede calificar al gabán peonío como una especie generalista (diversidad trófica: 1.99, en esta época) que puede acceder a un amplio abanico de presas en ambientes muy diferentes, aunque presenta una clara preferencia por las anguilas, las ranas acuáticas y los cangrejos, al menos durante la época de lluvias; estas presas son capturadas principalmente en esteros y bajíos inundados, que son los hábitats más utilizados por el gabán peonío durante los meses de lluvias.

La dieta durante el periodo de sequía puede diferir bastante del esquema anterior. La disminución de los niveles de agua en esteros y bajíos, que llegan a secarse por completo, y la escasa disponibilidad de anfibios y cangrejos durante los meses secos (obs. pers.), hacen que los gabanes peonío tengan que explotar otro tipo de hábitats como las lagunas y charcas en vías de desecación.

Disponemos únicamente de dos estómagos de gabán peonío colectados en época de sequía; éstos contenían un total de 62

presas correspondientes a 10 especies diferentes (tabla 21). El 95.1% esas presas eran peces, entre los cuales se encontraron tres nuevas especies que no aparecían en las regurgitaciones del periodo de lluvias (*Lorichariichthys maculatus*, *Hoplias malabaricus* y *Aequidens pulcher*) y pierden importancia relativa las anguilas. Los insectos representan el 4.9% restante y no aparecen los anfibios y cangrejos. Estos datos, aunque escasos, sugieren la existencia de una mayor especialización de la dieta (básicamente peces) durante los meses de sequía, al igual que ocurría con el gabán huesito.

Tabla 21.— Presas contenidas en los estómagos de dos gabanos peonío colectados durante la época de sequía; se representa el número total de ejemplares de cada especie y su biomasa (entre paréntesis, las frecuencias relativas expresadas como porcentajes).

	Nº EJEMPLARES	BIOMASA (gr)
<u>PECES</u>		
<i>Caquetaia kraussii</i>	37 (59.7)	287 (75.5)
<i>Synbranchus marmoratus</i>	8 (12.9)	48 (12.6)
<i>Cichlasoma orinocense</i>	8 (12.9)	16 (4.2)
<i>Hoplias malabaricus</i>	2 (3.2)	7 (1.8)
<i>Lorichariichthys maculatus</i>	1 (1.6)	5 (1.3)
<i>Aequidens pulcher</i>	1 (1.6)	1 (0.2)
Gymnotiformes no ident.	1 (1.6)	4 (1.0)
Peces no ident.	1 (1.6)	5 (1.3)
<u>INSECTOS</u>		
Hemiptera (Bellostomatidae)	2 (3.2)	6 (1.6)
Coleoptera	1 (1.6)	1 (0.2)

Los gabanos peonío pueden consumir carroña durante los meses de sequía, hecho que hemos podido constatar en varias ocasiones. Durante la matanza anual de chigüires o capibaras (*Hydrochoerus hydrochaeris*) todos los desperdicios procedentes del matadero del Hato El Frío son arrojados a un basurero común en el cual, durante varias semanas, se concentran cientos de aves carroñeras (*Coragyps atratus*, *Cathartes aura*, *Cathartes burrovianus* y *Polyborus plancus* principalmente); con mucha frecuencia se pueden observar pequeños grupos de gabanos peonío aprovechando también este recurso mediante el pirateo de trozos de carroña a las aves arriba mencionadas.

También se ha citado al gabán peonío consumiendo excrementos de vaca (Thomas 1985). Nosotros no hemos podido observar este comportamiento, aunque sí los hemos constatado en las otras dos cigüeñas estudiadas.

Otra estrategia frecuentemente empleada por los gabanos peonío durante los meses de sequía consiste en aprovechar los fuegos, provocados por el hombre, para encontrar alimento fácil. La quema de la vegetación de sabana durante la estación seca, para favorecer el rebrote del pasto fresco, es una práctica bastante extendida en los Llanos de Apure; en varias ocasiones hemos podido comprobar como pequeños grupos de gabanos peonío se concentraban alrededor de las zonas incendiadas junto con otras aves (principalmente *Polyborus plancus*) para alimentarse de las posibles presas muertas o espantadas por la acción del fuego.

Como conclusión diremos que, al igual que ocurría con el gabán huesito, los cambios estacionales que tienen lugar en los distintos hábitats del Llano, en cuanto a profundidad de agua,

productividad y disponibilidad de presas, traen consigo diferencias estacionales en el uso del hábitat por parte del gabán peonío y también variaciones en la importancia relativa de cada tipo de presa en la dieta global de la especie.

#### 8.B.6.1.- Tamaño de presa

El tamaño medio de las presas consumidas por el gabán peonío fue de 10.81 cm ( $s=11.72$ ,  $n=471$ ), siendo las presas de menos de 5 cm y de 5-10 cm las que aparecen con mayor frecuencia (44.1% y 24.2% respectivamente, tabla 22).

Tabla 22.- Distribución de las presas del gabán peonío (*Ciconia maguari*) por clases de tamaño y peso; se expresa el porcentaje de las presas recogidas que corresponde a cada intervalo (entre paréntesis, la frecuencia absoluta de cada clase).

LONGITUD (n=471)			BIOMASA (n=377)		
<5 cm	44.1	(208)	<10 gr	53.0	(200)
5-10 cm	24.2	(114)	10-25 gr	29.9	(113)
10-15 cm	7.0	(33)	25-50 gr	10.1	(38)
15-20 cm	4.4	(21)	50-75 gr	2.4	(9)
20-25 cm	7.8	(37)	75-100 gr	1.3	(5)
25-30 cm	5.1	(24)	100-200 gr	2.4	(9)
30-35 cm	1.5	(7)	>200 gr	0.8	(3)
35-40 cm	1.9	(9)			
40-50 cm	2.3	(11)			
>50 cm	1.5	(7)			

\* En caso de que el tamaño o peso de un ejemplar coincidiese con la marca de clase, el individuo era asignado a la clase anterior.

Dentro de las clases de tamaño más frecuentemente consumidas por los gabanes peonío se encuentran presas tan importantes como los cangrejos, la mayoría de las ranas y algunos pequeños peces. Las presas de longitud superior a 30 cm corresponden, en general, a especies con formas muy alargadas como las anguilas o los ofidios.

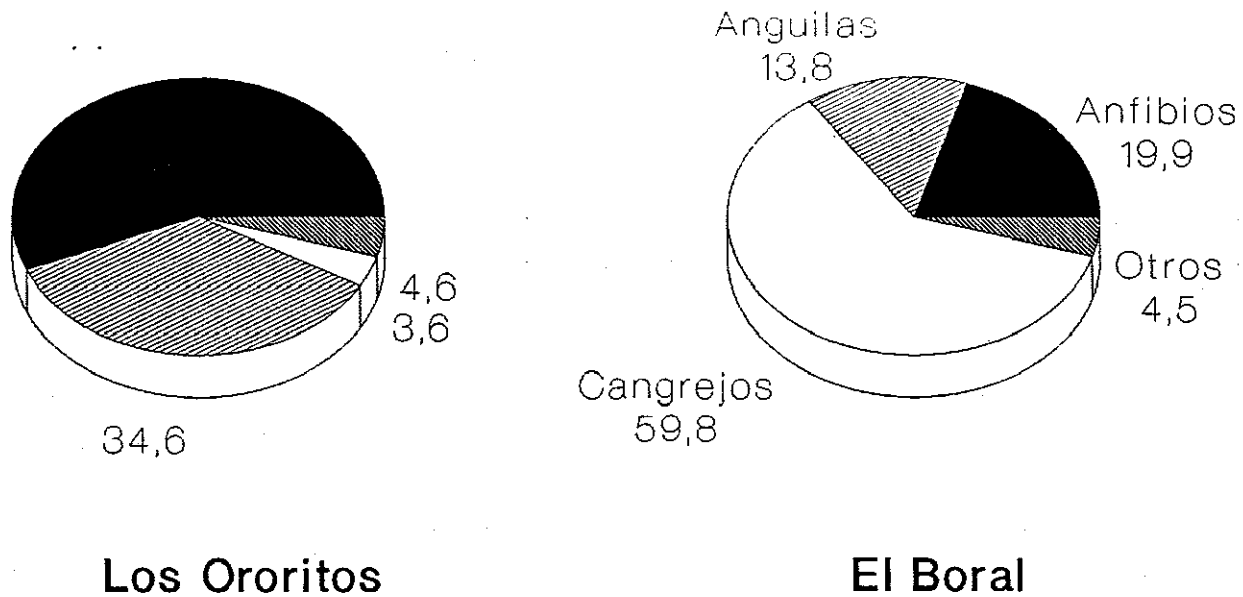
En cuanto a la biomasa, las presas de menos de 10 gr y de 10-25 gr constituyen los grupos más frecuentemente capturados (53% y 29.9%). El peso promedio de las presas recogidas fue de 20.53 gr ( $s=38.86$ ,  $n=377$ ), correspondiendo el máximo a una anguila de 450 gr.

#### 8.B.6.2.- Variación de la dieta entre colonias

Si consideramos por separado las regurgitaciones procedentes de las dos colonias más intensamente muestreadas por nosotros, se pueden apreciar diferencias de dieta altamente significativas ( $G=116.47$ ,  $P<0.001$ ; fig. 14).

Así, en la colonia de "Los Ororitos", los anfibios constituyen la presa más común (55.2%) seguidos de los peces, en su mayoría anguilas (34.6%), mientras que los cangrejos representan solo el 3.6% de las presas regurgitadas. En la colonia de "El Boral", en cambio, los cangrejos son la presa con mayor importancia (59.8%), los anfibios representan solo el 19.9% y las anguilas el 13.8%.

Fig. 14.- Importancia relativa de los principales grupos de presas consumidos por *Ciconia maguari* en dos colonias del "Hato El Frío" (Edo. Apure)

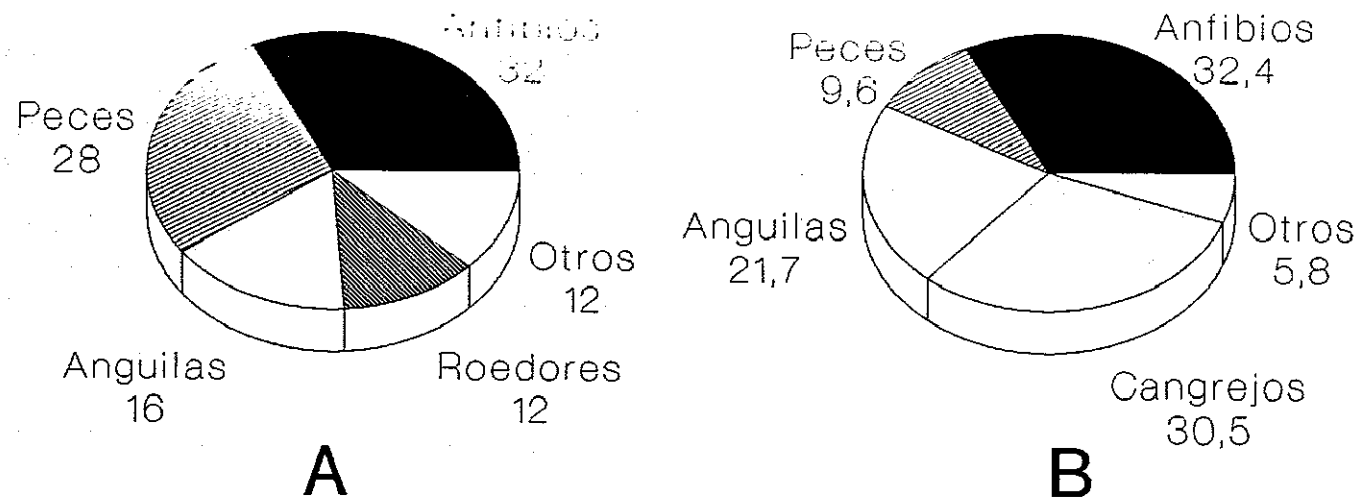


Probablemente las áreas próximas a cada colonia, en las cuales suelen pescar los adultos, favorezcan la captura de unas u otras presas en función de sus diferentes abundancias. La colonia de "Los Ororitos" se encuentra en una pequeña península rodeada por una laguna y cuenta, en sus cercanías, con varios esteros y bajíos de gran tamaño, donde abundan los anfibios durante la época de lluvias; la colonia de "El Boral" se halla en una isla rodeada por las ramificaciones de un caño y por una gran laguna, pero carece de grandes esteros en sus inmediaciones.

Nos parece también interesante el comparar nuestros datos con los del único estudio cuantitativo, referente a la dieta del gabán peonío, que conocemos hasta la fecha. Sobre una muestra de 344 presas regurgitadas, procedentes de los Llanos Centrales (Edo. Guarico), Thomas (1984) concluye que las ranas y renacuajos, junto con los peces (excluidas las anguilas) son las presas más frecuentes del gabán peonío. Sus resultados concuerdan cualitativamente con los nuestros en cuanto a las clases de presas consumidas por la especie, pero se observan diferencias muy significativas en cuanto a la importancia relativa de cada una de ellas ( $G=113.7$ ,  $P<0.001$ ; fig. 15).

Los cangrejos representan el 30.5% de las capturas en nuestros resultados, constituyendo el segundo grupo en importancia, mientras que en el área de estudio de Thomas, los cangrejos no alcanzan el 8% y son el quinto tipo de presa en cuanto a frecuencia de captura. Por otra parte, los peces no anguiliformes y los roedores tienen, en el estudio de Thomas (obr. cit.), una importancia relativa mayor de la que tienen en nuestras colonias (28% frente a 9.6% y 12% frente a 0.5%, respectivamente).

Fig. 15.- Comparación entre las frecuencias de consumo de cada tipo de presa por parte de *Ciconia maguari* durante la época de cría en dos áreas geográficas diferentes



A.- Según Thomas (1984,1985; n=344)

B.- En el presente estudio (n=570)

Otros datos que hemos podido recoger de la bibliografía, referidos a la dieta del gabán peonío en diferentes áreas geográficas, citan a los crustáceos, peces e insectos (Coleoptera) como las principales presas de esta especie (Schubart et al. 1965); Kahl (1971b) encuentra anélidos, anguilas y pequeños peces en contenidos estomacales de gabán peonío; y Morales et al. (1981) observan la captura de 114 invertebrados, una rana y una anguila por parte de cuatro gabanes peonío durante 94 min de observación.

#### 8.B.6.3.- Variación de dieta según la edad de los pollos

Dado que conocíamos con precisión las edades de cada uno de los pollos visitados en los nidos, hemos separado las presas regurgitadas en tres clases, según la edad del pollo que las había regurgitado (tablas 23 y 24). A la luz de estos datos, nos hemos planteado la cuestión de si existen diferencias significativas en la dieta suministrada por los adultos a los pollos en función de la edad de éstos (tanto en lo referente al tipo de presas como a su tamaño), es decir, si los adultos seleccionan un determinado tipo de alimento o un determinado tamaño dependiendo de la edad de sus pollos.

El número de regurgitaciones pertenecientes a la primera y tercera clases de edad es comparativamente más bajo (tabla 23), debido a que el mayor esfuerzo de recogida se realizó durante las etapas en que la mayoría de los nidos contenían pollos de la clase de edad intermedia, por razones ya comentadas anteriormente (véase Material y Métodos).

Tabla 23.- Relación entre el tipo de presas regurgitadas y la edad de los pollos; se representa, en porcentaje, la importancia relativa de cada tipo de presa para cada clase de edad (entre paréntesis, las frecuencias absolutas correspondientes).

	10-20 días	21-40 días	Mayores de 40 días
ANGUILAS	19.4 (14)	28.2 (81)	16.2 (25)
ANFIBIOS	52.8 (38)	28.9 (83)	28.6 (44)
CANGREJOS	15.3 (11)	36.9 (106)	51.9 (80)
OTROS	12.5 (9)	5.9 (17)	3.2 (5)

Se encontraron diferencias significativas en los tipos de presas suministrados según la edad de los pollos ( $G=21.27$ ,  $0.001 < P < 0.01$ ). Se observa un descenso en cuanto a la importancia relativa de los anfibios entre la primera clase de edad y las siguientes, unido a un aumento gradual en la importancia de los cangrejos a medida que los pollos se hacen mayores.

En cualquier caso, estas diferencias no demuestran que exista una selección positiva o negativa de determinadas presas por parte de los adultos en función de la edad de los pollos; las variaciones observadas podrían ser debidas simplemente a variaciones en la disponibilidad de estos dos tipos de presa en las áreas de alimentación (p. ej.: una disminución en la disponibilidad de anfibios y un aumento de la de cangrejos a medida que avanza el periodo de cría), o bien ser una consecuencia de haber analizado conjuntamente los datos procedentes de varias colonias que, como ya se ha demostrado, pueden presentar diferencias de dieta muy notables, incluso estando muy próximas unas de otras.

No se han encontrado diferencias significativas entre las tres clases de edad consideradas, en cuanto al tamaño de las presas regurgitadas por los pollos ( $X^2=9.74$ ,  $P>0.10$ , tabla 24). La presa de mayor tamaño que hemos recogido fue una anguila de 64 cm regurgitada por un pollo de 43 días de edad, pero también se han recogido dos anguilas de más de 50 cm de largo regurgitadas por pollos de menos de 20 días y una de casi 60 cm procedente de un pollo de la clase de edad intermedia.

Tabla 24.— Relación entre el tamaño de las presas y la edad de los pollos que las regurgitaron; se representa, como porcentaje, la importancia relativa de cada clase de tamaño para cada clase de edad (entre paréntesis, las frecuencias absolutas).

	10-20 días	21-40 días	>40 días
<10 cm	58.2 (53)	68.3 (155)	74.8 (83)
10-20 cm	19.8 (18)	10.6 (24)	10.8 (12)
20-30 cm	16.5 (15)	13.6 (31)	9.0 (10)
30-40 cm	2.2 (2)	3.1 (7)	0.9 (1)
40-50 cm	1.1 (1)	3.1 (7)	3.6 (4)
50-60 cm	2.2 (2)	1.3 (3)	-
>60 cm	-	-	0.9 (1)

\* Las presas cuyo tamaño coincidía con la marca de clase, se asignaron a la clase anterior.

Todo esto parece indicar que no existe una selección, por parte de los adultos, de presas de menor tamaño para los pollos

más jóvenes y presas más grandes para los mayores. Sin embargo, se debe precisar que apenas poseemos datos correspondientes a los pollos con menos de 10 días de edad. A esas edades sí cabría esperar que el tamaño de las presas ingeridas sea sensiblemente menor, aunque esto, en último caso, no sea debido a un aporte selectivo por parte de los adultos, sino a la propia incapacidad física de los recién nacidos para ingerir las presas de gran tamaño. En varias ocasiones hemos podido observar como los progenitores regurgitaban presas de considerable tamaño en nidos que contenían pollos de escasa edad; estas presas, que no podían ser ingeridas por los pequeños, eran tragadas otra vez por el adulto y, en ocasiones, regurgitadas de nuevo al cabo de cierto tiempo, en un estado de digestión más avanzado.

8.C.- Jabiru mycteria8.C.1.- USO DEL HABITAT

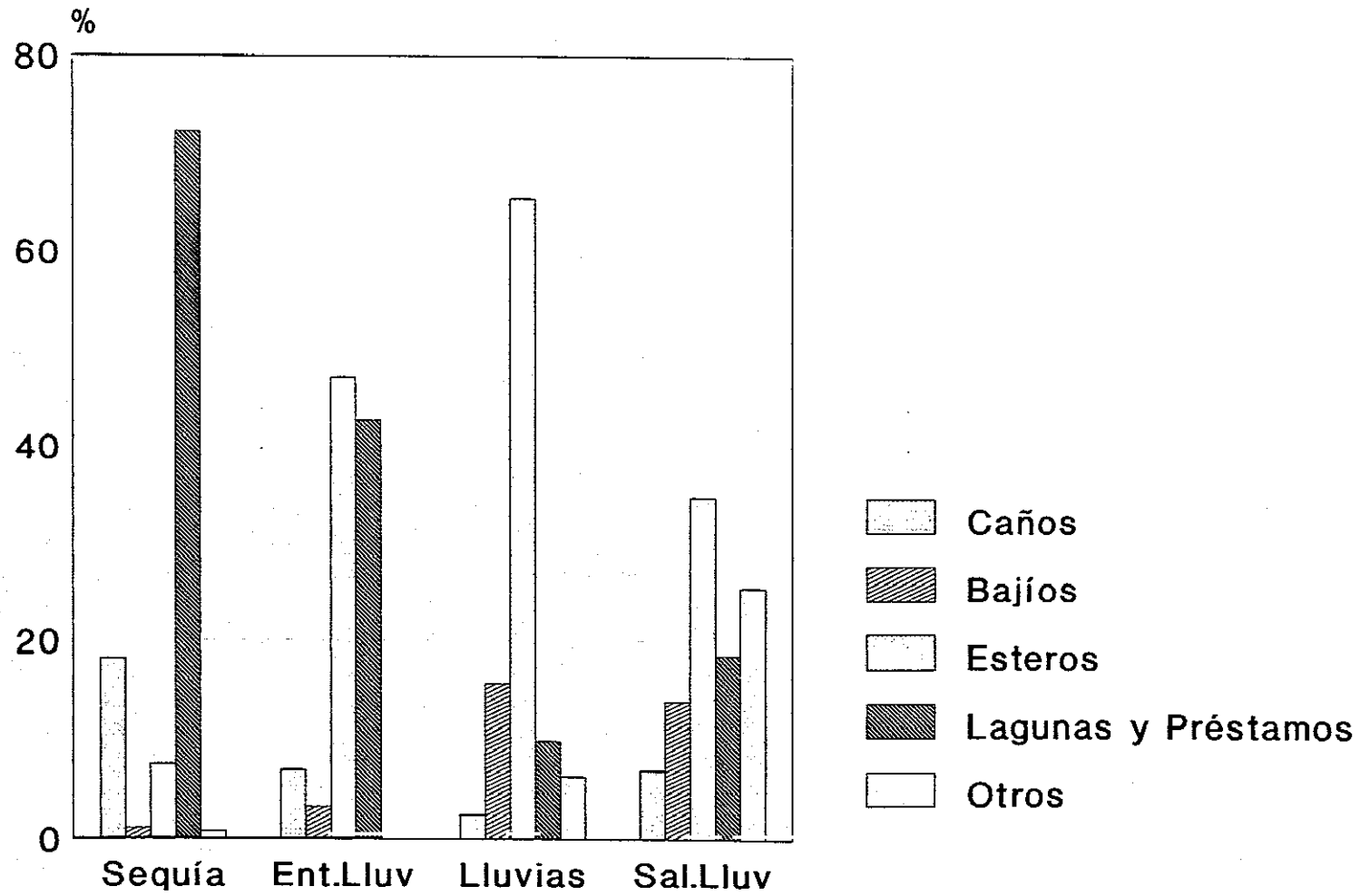
El garzón soldado presenta una gran semejanza con el gabán huesito en cuanto a la preferencia por determinados hábitats y a la variación estacional en el uso que hace de ellos (fig. 16). Las diferencias entre los hábitats utilizados en sequía y en lluvias resultaron altamente significativas ( $X^2=575.69$ ,  $P<0.001$ ; tabla 25).

En la estación seca el 72.3% de los individuos observados utilizaban las lagunas y préstamos como área de alimentación; esto se debe a que estas zonas son las únicas que conservan algo de agua durante los meses más secos y en ellas se concentran las mayores densidades de peces, que constituyen la base de la dieta del garzón soldado en la estación seca.

Tabla 25.- Uso de los diferentes hábitats por parte del garzón soldado (*Jabiru mycteria*) durante las épocas de sequía y lluvias en los Llanos; se representa el porcentaje de individuos observados en cada hábitat (entre paréntesis el número total).

	SEQUIA	LLUVIAS
Caños	18.2 (150)	2.4 (6)
Bajíos	1.0 (9)	15.7 (38)
Esteros	7.5 (62)	65.5 (158)
Lagunas y Préstamos	72.3 (593)	9.9 (24)
Otros	0.7 (6)	6.2 (15)

Fig. 16.- Variación estacional en el uso de los diferentes hábitats por parte de *Jabiru mycteria*



En la época lluviosa, en cambio, la mayor parte de las lagunas resultan demasiado profundas para pescar en ellas, con lo cual dejan de ser un hábitat adecuado para los garzones, y son sustituidas por los esteros (65.5% de los garzones observados) y en menor medida los bajíos (15.7%), que se inundan durante estos meses.

Las épocas de entrada y salida de lluvias representan situaciones intermedias entre la sequía y las lluvias (fig. 16). En ellas, las diferencias en el uso de los principales hábitats no son muy acusadas y todos son empleados en mayor o menor medida.

#### - Selección de microhábitat

El garzón soldado utiliza profundidades de agua intermedias entre el gabán huesito y el gabán peonío, tanto en época de sequía como en lluvias.

En la estación seca, las profundidades de menos de 5 cm (48.2%) y de 5-15 cm (39.5%) son las más usadas por los garzones; el promedio de profundidad en las áreas de alimentación fue de 7.02 cm ( $s=5.53$ ). Durante la época de lluvias, la profundidad media se eleva hasta 9.41 cm ( $s=6.88$ ), siendo 5-15 cm el intervalo más usado (53.5%, tabla 26).

Las diferencias estacionales en la frecuencia de uso de las distintas profundidades por parte de los garzones soldados, resultaron altamente significativas ( $X^2=19.6$ ,  $P<0.001$ , tabla 26), aunque no son tan acusadas como en las otras dos cigüeñas que hemos estudiado.

Tabla 26.- Selección de la profundidad de agua por parte del garzón soldado (*Jabiru mycteria*) en sus áreas de alimentación; se representa el porcentaje de los individuos observados que utilizaba cada intervalo de profundidad (entre paréntesis, el número de individuos).

	SEQUIA		LLUVIAS	
	Seco	2.9	(5)	5.8
<5 cm	48.2	(83)	25.6	(44)
5-15 cm	39.5	(68)	53.5	(92)
15-25 cm	9.3	(16)	11.0	(19)
25-35 cm	-	-	4.1	(7)
>35 cm	-	-	-	-
Media ± s (cm)	7.02 ± 5.53		9.41 ± 6.88	

Tabla 27.- Selección de la presencia-ausencia de vegetación emergente y de la altura de la misma por parte del garzón soldado (*Jabiru mycteria*) en sus áreas de alimentación; se representa el porcentaje de los individuos observados que utilizaba cada intervalo de altura considerado (entre paréntesis, el número de individuos).

	SEQUIA		LLUVIAS	
	Sin vegetación	77.5	(131)	16.2
<10 cm	15.4	(26)	21.4	(37)
10-20 cm	3.5	(6)	17.9	(31)
20-30 cm	3.5	(6)	14.4	(25)
30-40 cm	-	-	16.7	(29)
>40 cm	-	-	13.3	(23)
Media ± s (cm)	2.18 ± 5.42		19.21 ± 15.57	

En cuanto a la altura de la vegetación emergente, el garzón soldado muestra, durante los meses de sequía, una clara preferencia por las zonas carentes vegetación (77.5% de los individuos, tabla 27). Durante la época de lluvias, en cambio, los garzones prefieren mayoritariamente las zonas con abundante vegetación, y dentro de ellas, utilizan por igual toda la gama posible de alturas (desde menos de 10 cm hasta más de 40). Las diferencias estacionales en este parámetro resultaron, también, altamente significativas ( $X^2=146.4$ ,  $P<0.001$ , tabla 27).

#### 8.C.2.- COMPORTAMIENTO ALIMENTARIO

##### 8.C.2.1.- Técnicas de búsqueda del alimento

Si anteriormente hemos calificado al gabán huesito como un buscador táctil y al gabán peonío como un buscador eminentemente visual, el garzón soldado puede considerarse como un caso intermedio entre ambos.

Las técnicas de búsqueda visual fueron empleadas, en el global anual, por el 36.6% de los garzones observados, las técnicas táctiles (sondeo, abre-cierra pico y caminar sondeando) por el 35.4% y la estrategia mixta "visual+sondeo" por el 27.9%. Así pues podría calificarse al garzón soldado como un buscador de alimento mitad visual y mitad táctil (ver también Thomas 1985).

Las pautas de comportamiento alimentario empleadas por el garzón soldado difieren muy poco de las empleadas por el gabán

peonío, en cuanto a la forma de ejecución.

Aparece el "sondeo", prácticamente con las mismas características descritas para el gabán peonío, aunque los picotazos del garzón soldado suelen ser más enérgicos y penetran más profundamente en el sedimento ("deep probing", Kushlan 1977a). Esta técnica táctil es usada principalmente en zonas con vegetación abundante, como los esteros durante la época de lluvias (44.8% de las observaciones), o en lagunas y charcas carentes de vegetación y con profundidades inferiores a 15 cm (39.9%).

También emplean los garzones la búsqueda "visual", caminando a una velocidad promedio de 38.3 pasos/min ( $s=7.4$ ;  $n=30$ ), de un modo prácticamente idéntico a como lo hacen los gabanes peonío. Dentro de las estrategias visuales hemos incluido también el pirateo de presas a otras aves ciconiiformes que, como se comentará más adelante, cobra una gran importancia para los garzones durante los meses de sequía. Las técnicas visuales no parecen estar asociadas a ningún hábitat en particular y son utilizadas por igual en lagunas y caños con diferentes profundidades (con y sin vegetación), zonas secas, esteros y bajíos con abundancia de vegetación, etc...

La técnica mixta ("visual+sondeo") también es ejecutada por el garzón soldado de un modo muy similar al gabán peonío; el ave avanza a una velocidad media de 14.9 pasos/min ( $s=6.9$ ;  $n=39$ ) deteniéndose cada pocos pasos para sondear; el número medio de sondeos o picotazos en cada una de estas paradas fue de 3.4 ( $s=3.7$ ;  $n=192$ ), para un promedio de 39.4 sondeos/min ( $s=12.2$ ;  $n=37$ ). Estos valores medios son ligeramente inferiores a los obtenidos para el gabán peonío pero las diferencias no resultaron

significativas ( $t$ -tests,  $P > 0.05$ ). Al igual que la búsqueda visual, la técnica mixta es utilizada por los garzones en una gran variedad de hábitats, con diferentes profundidades de agua y con mayor o menor densidad de vegetación acuática.

El "abre-cierra pico" también aparece en el garzón soldado, realizado exactamente igual a como lo hacía el gabán peonío; esta pauta es más utilizada durante la época de sequía, en los pequeños caños que van quedando al descubierto a medida que se secan los grandes cuerpos de agua.

Existe una pauta muy característica del garzón soldado y que no aparece en las otras dos cigüeñas estudiadas. Se trata de una técnica táctil que hemos denominado "caminar sondeando" y que es empleada fundamentalmente durante los meses de sequía (tabla 28), exclusivamente en las lagunas o caños sin vegetación y con muy poca agua. El ave camina a una velocidad muy elevada (siempre superior a los 60 pasos/min) lanzando a cada paso un picotazo profundo que penetra en el sustrato (fango con una pequeña capa superficial de agua, o bien solo fango). Esta pauta es realizada de un modo mecánico; el garzón no detiene su marcha en ningún instante y no utiliza ningún componente visual en la búsqueda, lo cual diferencia claramente este comportamiento de los demás. La eficacia de captura mediante este método parece ser bastante baja pero, debido a la elevada velocidad con que se realiza, permitiría a los garzones explorar superficies de terreno muy amplias en cortos periodos de tiempo (aunque de forma mucho menos exhaustiva que con el "sondeo" o la técnica mixta); el "caminar sondeando" serviría fundamentalmente para la localización de presas de gran tamaño semienterradas en el fango, fundamentalmente las anguilas.

Tabla 28.— Uso de las diferentes técnicas para la localización de presas por parte del garzón soldado (*Jabiru mycteria*) en las épocas de sequía y lluvias; se representa el porcentaje de garzones observados utilizando cada una de las estrategias en cada periodo del año (entre paréntesis, el número total de individuos).

	SEQUIA	LLUVIAS
Técnicas visuales	41.6 (118)	29.4 (58)
Técnicas mixtas	14.8 (42)	46.7 (92)
Sondeo	25.4 (72)	19.2 (38)
Caminar sondeando	10.6 (30)	1.0 (2)
Abre-cierra pico	7.4 (21)	3.5 (7)

Se han encontrado diferencias significativas en cuanto a la frecuencia de uso de las distintas estrategias alimentarias entre los dos grandes periodos del año ( $X^2=59.62$ ,  $P<0.001$ ). Las técnicas visuales son comparativamente más utilizadas durante la época de sequía que durante la de lluvias (al contrario de lo que sucedía con el gabán peonío), en parte debido a la importancia del pirateo durante los meses más secos; el "caminar sondeando" es una estrategia casi exclusiva de la estación seca; la técnica mixta se convierte en la estrategia preferida por los garzones durante la época de lluvias, siendo poco usada en los meses de sequía.

#### 8.C.2.2.— Captura y manipulación de las presas

La captura e ingestión tienen lugar de modo análogo al ya descrito para el gabán peonío (ver 8.B.2.2). Las presas grandes son sacadas del agua hacia la orilla, en donde, como paso previo

a la ingestión, son atontadas mediante la presión ejercida por las mandíbulas o mediante fuertes picotazos propinados sobre la presa, una vez depositada en el suelo. En varias ocasiones hemos observado como presas de gran tamaño han de ser troceadas con enérgicos picotazos, para ser ingeridas trozo por trozo; este comportamiento nunca fue observado en el gabán huesito y tan solo una vez en el gabán peonío. Algunas de las presas troceadas por los garzones son la curbinata (*Plagioscion squamosissimus*), la pavona (*Astronotus ocellatus*) y el caribe (*Pygocentrus caribe*), que por su gran tamaño o por su forma redondeada resultan especialmente difíciles de ingerir. Otros tipos de presa, de gran tamaño, pero con formas alargadas (ej: anguila, guabina,...) pueden ser ingeridas enteras después de un cierto periodo de manipulación.

El hecho de que algunas presas sean troceadas en las orillas trae consigo la aparición de un comensalismo por parte de otras aves como el caricare encrestado (*Polyborus plancus*) y la chusmita (*Egretta thula*), que con frecuencia se sitúan alrededor del garzón soldado mientras éste picotea a su presa para posteriormente aprovechar los pequeños restos que quedan en el suelo como consecuencia del troceado.

El tiempo de manejo previo a la ingestión resulta muy variable en función del tamaño de la presa; los tiempos controlados en este estudio oscilaron entre los 0-1 seg en el caso de las presas más pequeñas, que son ingeridas en el instante de la captura, y los 9 min 40 seg registrados en el caso de una presa de gran tamaño con una morfología que dificultaba la ingestión (promedio: 1 min 57 seg; n=22).

### 8.C.2.3.- Eficacia de captura

Como ya hemos señalado anteriormente, este parámetro depende de numerosos factores (hábitat, época, estado fisiológico, densidad de presas,...). En el caso del garzón soldado hemos encontrado diferencias significativas en las frecuencias de captura de presas entre las dos estaciones del año ( $t$ -test,  $t_s=3.01$ ,  $P<0.01$ ).

Así, para la época de lluvias se obtiene un valor de 0.16 presas/min (rango:0.04-1.5;  $n=75$ ), que equivale a un promedio de una presa cada 6 min 13 seg de pesca activa; en estos meses los garzones consumen una gran variedad de presas de diferentes tamaños (anguilas, ranas, cangrejos,...). Durante la época de sequía la frecuencia de capturas es sensiblemente menor y se obtiene un promedio de 0.04 presas/min (rango:0.02-0.07;  $n=17$ ) que equivale a una presa cada 23 min 39 seg; las presas capturadas en esta época son generalmente peces de gran tamaño, lo cual explica que los garzones necesiten un menor número de capturas para satisfacer sus necesidades.

### 8.C.3.- TAMAÑO DE GRUPO

En cuanto a la tendencia a formar grupos o bandadas de forrajeo, el garzón soldado también puede considerarse como un caso intermedio entre las otras dos cigüeñas estudiadas, sin llegar a ser tan solitario como el gabán peonío, ni llegar a

formar bandadas de alimentación tan densas y numerosas como las del gabán huesito.

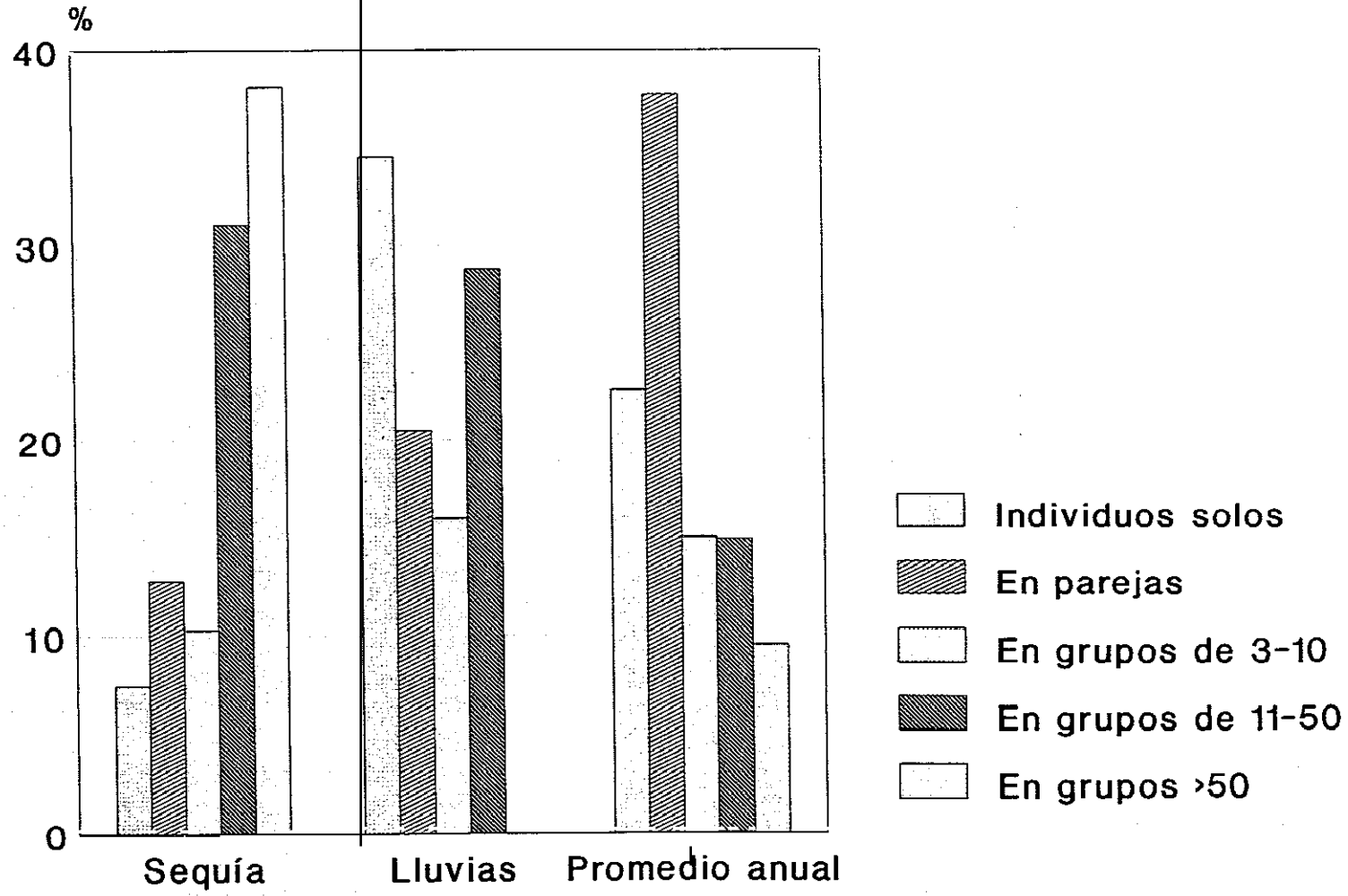
Al igual que ocurría en el caso de sus dos parientes, el carácter gregario del garzón soldado varía estacionalmente de forma altamente significativa ( $\chi^2=206.36$ ,  $P<0.001$ ). Durante los meses de sequía predominan los grupos de 11-50 individuos y los grupos de más de 50 individuos (el grupo más numeroso observado estaba formado por 166 garzones, lo cual resulta excepcional para esta especie), mientras que durante la estación lluviosa los individuos solitarios predominan sobre los grandes grupos (ningún grupo de más de 50 individuos, tabla 29).

Tabla 29.- Comportamiento gregario de *Jabiru mycteria* en las épocas de sequía y lluvias. Se expresa el porcentaje de individuos observados en cada categoría (entre paréntesis, el número total).

	SEQUIA	LLUVIAS
Solitarios	7.5 (62)	34.5 (84)
En parejas	12.8 (106)	20.5 (50)
Grupos de 3-10	10.3 (85)	16.0 (39)
Grupos de 11-50	31.1 (256)	28.8 (70)
Grupos >50	38.1 (314)	-

Durante los periodos de entrada y salida de lluvias se encontró un elevado número de individuos alimentándose en parejas; este hecho hace que, en el global anual, los individuos emparejados constituyan la clase dominante (37.7%) muy por encima de las demás (fig. 17).

Fig. 17.- Variación estacional en el carácter gregario de *Jabiru mycteria*



Diversas características reproductivas de esta especie, que serán tratadas más adelante, parecen indicar que los garzones soldados forman parejas estables que permanecen unidas durante varios años (Kahl 1971b, 1973). El hecho de que durante todo el ciclo anual podamos observar a un gran número de garzones soldados alimentándose en parejas apoya esta idea de fidelidad, de tal forma que las parejas estables permanecerían unidas no solo durante la época de cría sino también durante todo el resto del año.

Los garzones soldados son altamente territoriales durante el periodo reproductivo (obs. pers., Thomas 1985). La territorialidad se manifiesta en la expulsión de cualquier individuo extraño que se pose en las inmediaciones del nido. El tamaño del área defendida no se ha podido determinar con precisión, pero hemos observado expulsiones de individuos intrusos situados a 300, 400 y hasta 500 m de la posición ocupada por el nido. La territorialidad disminuye a medida que avanza el periodo de sequía y se reduce el número de zonas con agua disponible; en los meses más secos, los garzones soldados llegan a formar grupos bastante numerosos en los cuales las peleas y agresiones por ocupar un determinado lugar en el grupo son relativamente escasas. El aumento de las densidades de peces en las áreas de alimentación al disminuir el nivel de las aguas (Kushlan 1976c) podría ser una de las causas que contribuirían a atenuar el comportamiento territorial de la especie.

8.C.4.- INTERACCIONES INTRA E INTERESPECIFICAS RELACIONADAS  
CON LA ALIMENTACION

El tipo de interacción más frecuente en las bandadas mixtas de garzón soldado con otras ciconiiformes es el pirateo de presas. Los garzones, debido a su gran tamaño, son las aves más poderosas de cuantas pescan en las bandadas mixtas de los Llanos (tabla 9) y por ello son capaces de robar presas a las demás aves con una gran efectividad. Las especies sobre las que el garzón soldado piratea con mayor frecuencia son el gabán huesito (77.7% de los intentos de robo tienen éxito; n=18) y la garza morena (*Ardea cocoi*; 75% de éxito; n= 8). También se han observado robos de presas sobre el gabán peonío (100% de éxito; n=2).

No se ha observado, en cambio, ningún robo de presa exitoso efectuado por otra especie sobre el garzón soldado; en una ocasión, un gabán peonío trató de piratear una presa a un garzón soldado inmaduro pero finalmente no lo consiguió.

Otro tipo de pirateo muy frecuente es el intraespecífico, entre los propios garzones. Esta práctica es muy común en las bandadas de forrajeo densas; en ellas, casi todas las capturas de una presa de tamaño mediano-grande por parte de algún garzón soldado van inevitablemente seguidas de uno o varios intentos de pirateo por parte de los garzones vecinos (65% de éxito; n=23). Citaremos, como ejemplo de ello, un caso anecdótico en el que estuvieron implicados hasta ocho garzones, luchando por una gran anguila (55 cm) que había sido capturada por uno de ellos: el garzón que tenía la presa en su poder era constantemente acosado por los demás, con lo cual le impedían manipularla adecuadamente

e ingerirla; en todos los casos el individuo acosado acababa levantando el vuelo para evitar la presión a que era sometido por los demás, pero éstos le perseguían y acosaban incluso en el aire, hasta hacerle soltar la presa; el primero en descender se apoderaba de la anguila recién caída al suelo, pero inmediatamente era acosado por los demás, repitiéndose de nuevo la misma escena; de este modo, la presa cambió de pico en seis ocasiones antes de que uno de los garzones pudo alejarse lo suficiente de los demás como para manipularla e ingerirla.

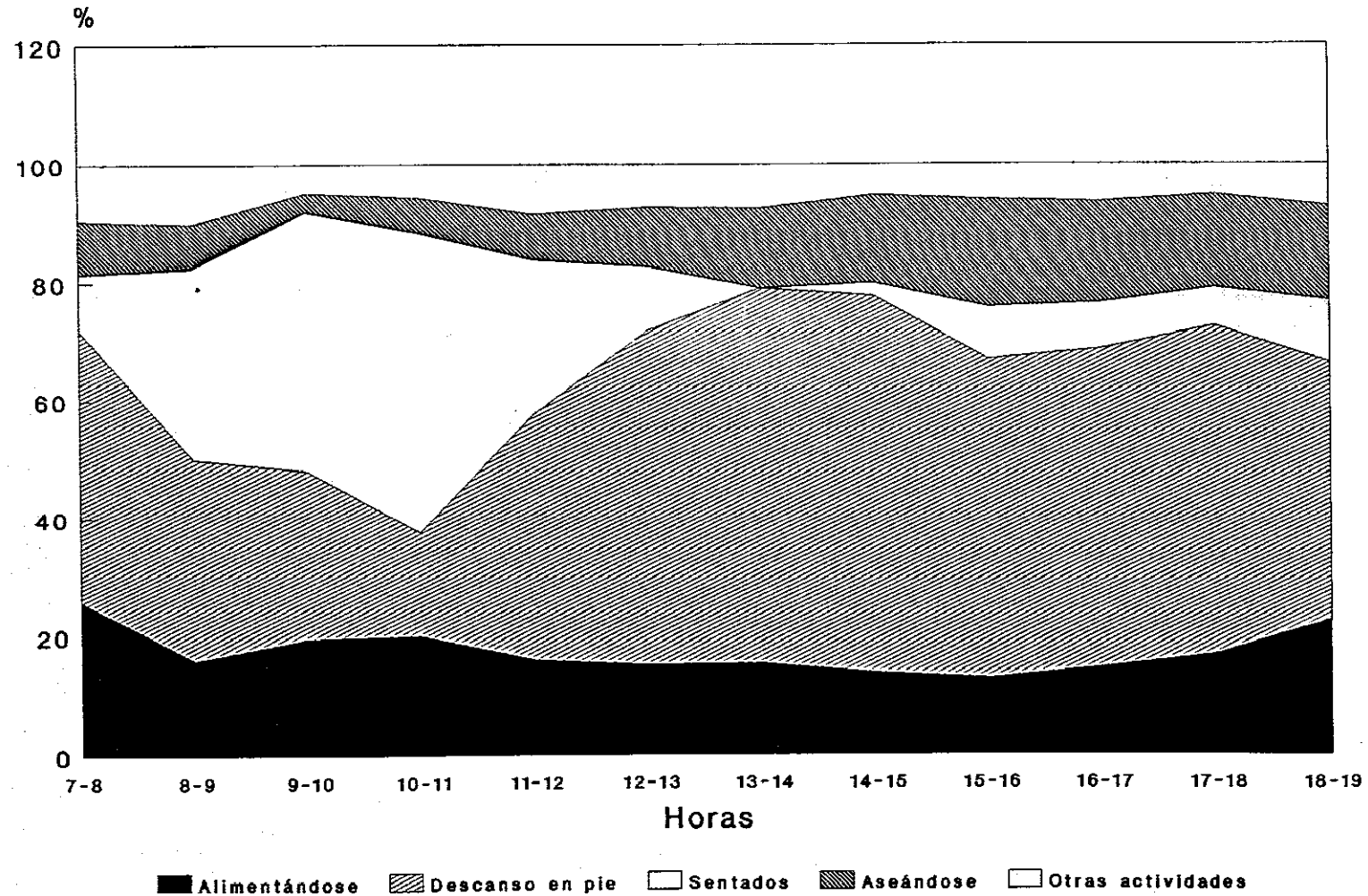
La importancia que el robo de presas tiene para el garzón soldado en las bandadas mixtas que se forman durante los meses de sequía es considerable y, en algunos de estos grupos, hemos estimado que entre un 20 y un 40% de las presas consumidas por los garzones procedían del pirateo intra o interespecífico.

#### 8.C.5.- RITMOS DE ACTIVIDAD

Se controlaron durante tres días completos (no consecutivos) las actividades realizadas por un grupo de garzones soldados en una laguna durante la época de sequía. El tamaño del grupo observado variaba a lo largo de cada día y entre días, oscilando entre 18 y 64 individuos.

A diferencia de lo que ocurría con los gabanos huesito y peonío, en el garzón soldado no hemos observado un patrón de actividad uniforme que se mantuviese de un día para otro.

Fig. 18.- Patrones de actividad diaria en *Jabiru mycteria*



Así, en el primero de los días de observación, los máximos de actividad alimentaria se obtuvieron entre 07:00 y 08:00 horas (30.5% de los individuos realizando actividades de alimentación) y entre 18:00 y 19:00 horas (25.2%), lo cual indica un patrón de actividad alimentaria muy similar al del gabán huesito; sin embargo, en el segundo de los días, se registró un pequeño pico a primera hora de la mañana (26.9%), pero el máximo de actividad alimentaria se produjo entre las 10:00 y las 11:00 horas (36.0%); el tercer día, la actividad alimentaria se mantuvo más o menos constante durante todo el periodo de observación, con un único máximo a la última hora de la tarde (27.5%).

El promedio de los tres días está representado en la figura 18, apareciendo dos ligeros máximos de alimentación, a primera y a última hora, y manteniéndose más o menos constante esta actividad durante el resto del día. En cuanto a las demás actividades consideradas, tampoco se observa un patrón claramente definido, ni una preferencia horaria por determinados tipos de actividad; únicamente se puede señalar la gran proporción de individuos que descansan sentados (sobre sus tarsos o totalmente postrados) en la orilla durante las horas centrales de la mañana (08:00 a 11:00 horas), siendo muy escaso el número de individuos que exhiben este comportamiento durante el resto del día; las actividades de aseo se realizan mayoritariamente después del mediodía (de 13:00 horas en adelante).

En cuanto al porcentaje del día invertido en cada actividad por parte de los garzones, hemos encontrado que la mayor parte del tiempo era empleado en el descanso sin actividad concreta (46.7% del día en pie, y 17.5% sentados); un 11.6% era empleado en

actividades de aseo y limpieza del plumaje, un 17.5% en actividades relacionadas con la alimentación (superior al invertido por el gabán peonío, pero muy inferior al del gabán huesito) y el 6.7% restante en otras actividades (vuelos, agresiones, paseos,...).

Estos resultados están sujetos a las mismas fuentes de variación ya comentadas para las otras dos especies estudiadas, en cuanto a que se refieren solo a un grupo de garzones en unas condiciones ambientales concretas, y no deben ser extrapolados a individuos en otras condiciones o en una época del año diferente.

#### 8.C.6.- DIETA

Debido al escaso número de parejas de garzón soldado que anidan en el área y a la inaccesibilidad de la mayoría de sus nidos, la cantidad de regurgitaciones que se ha podido recoger es bastante baja. Además, los pollos de esta especie son mucho más tranquilos y reacios a regurgitar que los de las otras dos cigüeñas estudiadas (véase Material y Métodos), con la única excepción de un pollo solitario que regurgitó precozmente tan pronto como observó nuestro acercamiento al árbol que soportaba su nido; probablemente el pollo acababa de ser cebado por un progenitor y de ahí su predisposición a regurgitar.

A pesar de los inconvenientes antes citados, consideramos que la poca información que poseemos encierra un gran interés dada la escasez de datos que, sobre la dieta de esta especie, se pueden

encontrar en la bibliografía.

Se recogieron un total de 63 presas, procedentes de ocho nidos, que fueron regurgitadas por 11 pollos y un individuo adulto. El número medio de presas regurgitadas por pollo fue de 5.36 (rango:1-27). Todas las regurgitaciones fueron recogidas entre los meses de Octubre y Diciembre, es decir, a caballo entre la época de lluvias y la de sequía (salida de lluvias).

Tabla 30.- Lista de las presas contenidas en las regurgitaciones de *Jabiru mycteria* recogidas durante la época reproductiva; se representa el número de ejemplares de cada especie y su biomasa total (entre paréntesis, los porcentajes correspondientes).

	FRECUENCIA	BIOMASA (gr)
<u>PECES</u>		
<i>Hoplosternum littorale</i>	18 (28.6)	284 (21.1)
<i>Hoplosternum thoracatum</i>	11 (17.5)	66 (4.9)
<i>Synbranchus marmoratus</i>	8 (12.7)	406 (30.2)
<i>Parauchenipterus galeatus</i>	7 (11.1)	84 (6.2)
<i>Hoplias malabaricus</i>	4 (6.3)	204 (15.2)
<i>Hoplerythrinus unitaeniatus</i>	3 (4.7)	45 (3.3)
<i>Caquetaia kraussii</i>	1 (1.6)	60 (4.5)
<u>ANFIBIOS</u>		
<i>Pseudis paradoxus</i>	6 (9.5)	84 (6.2)
Renacuajos de <i>P. paradoxus</i>	4 (6.3)	104 (7.7)
Renacuajos no identif.	1 (1.6)	6 (0.4)

Los peces representan el 82.5% de las presas recogidas, correspondiendo el resto a ranas y renacuajos (tabla 30). La especie más frecuentemente regurgitada fue el curito (*H. littorale*), que era también la presa más frecuente del gabán huesito durante la estación seca. En cuanto a la biomasa, los peces suponen el 85.5% de lo regurgitado, sobresaliendo la anguila (*S. marmoratus*) que supone el 30.2% y que es, según nuestras observaciones, la presa más importante para el garzón soldado.

Se colectó, en la época de lluvias, un garzón inmaduro que estaba moribundo; su estómago contenía siete cangrejos (*Dilocarcinus dentatus*), dos coleópteros (Dityscidae) y un hemíptero (Bellostomatidae).

Con el objeto de valorar cualitativamente la dieta de la especie durante la época de sequía, se realizaron observaciones sobre el tipo de presas capturadas por los garzones en sus áreas de alimentación, aunque en muchos casos las capturas no pudieron ser identificadas positivamente. El 50.7% de las presas ingeridas en los meses de sequía resultaron ser anguilas. El resto estaba constituido por diversos tipos de peces entre los cuales se pudieron identificar: *Hoplias malabaricus* (4.7%), *Hoplosternum littorale* (1.6%), *Pygocentrus caribe* (3.2%), *Plagioscion squamosissimus* (1.6%) y varias especies indeterminadas de cíclidos (Cichlidae, 6.3%) y loricáridos (Loricariidae, 3.2%). El 28.7% restante corresponde a presas de pequeño tamaño, ingeridas por los garzones en el mismo instante de su captura (probablemente casi todas fueran peces).

Thomas (1985) observa el consumo de 19 peces, 4 anguilas y 2 cangrejos por parte de varios garzones en los Llanos Centrales

de Venezuela. Otras presas que aparecen citadas en la literatura referida a esta especie son: serpientes, caracoles, insectos y otros invertebrados (Kahl 1971b y refs.). Medem (1983) considera que, en las lagunas temporales, el garzón soldado y el gabán huesito son los principales enemigos naturales de las babitas (*Caiman crocodilus*) recién nacidas; el consumo de babitas nos ha sido confirmado por varios habitantes de la zona, aunque nunca llegó a ser observado por nosotros. En una ocasión pudimos constatar la captura de un galápago llanero (*Podocnemis vogli*) por parte de un garzón soldado, pero después de varios minutos jugueteando con él (lo soltaba y lo recogía con el pico, lo volteaba,...) acabó ignorándolo. También hemos observado el consumo de excrementos secos de vaca, comportamiento que ya habíamos comentado en el caso del gabán huesito y que parece ser muy común entre los garzones soldados volantes después de abandonar sus nidos.

#### - Tamaño de presa

El tamaño medio de las presas de garzón soldado resultó ser de 10.64 cm ( $s=10.32$ ,  $n=54$ ); las presas de entre 5 y 10 cm constituyen la clase más representativa (46.3%, tabla 31). La ausencia de presas de las clases de tamaño intermedias es debida, sin duda, al escaso número de regurgitaciones de esta especie que hemos podido recoger.

En cuanto a la biomasa, las presas de 10-25 gr son las más frecuentemente capturadas por los garzones (50.9%, tabla 31). El

peso promedio de todas las presas fue de 22.6 gr (s=28.6, n=53), superior al peso promedio de las presas correspondientes a las otras dos cigüeñas estudiadas.

Tabla 31.- Distribución de las presas del garzón soldado (*Jabiru mycteria*) por clases de tamaño y peso; se expresa el porcentaje de las presas recogidas que corresponde a cada intervalo (entre paréntesis, la frecuencia absoluta de cada clase).

LONGITUD (n=54)			BIOMASA (n=53)		
<5 cm	22.2	(12)	<10 gr	28.3	(15)
5-10 cm	46.3	(25)	10-25 gr	50.9	(27)
10-15 cm	20.4	(11)	25-50 gr	13.2	(7)
15-20 cm	1.8	(1)	50-75 gr	3.7	(2)
20-25 cm	-	-	75-100 gr	-	-
25-30 cm	-	-	100-200 gr	3.7	(2)
30-35 cm	-	-	>200 gr	-	-
35-40 cm	5.5	(3)			
>40 cm	3.7	(2)			

\* En caso de que el tamaño o peso de un ejemplar coincidiese con la marca de clase, el individuo era asignado a la clase anterior.

## 9.- COEXISTENCIA Y SEGREGACION DE NICHOS

La presencia de tres especies estrechamente emparentadas, con morfologías y conductas muy semejantes, conviviendo en simpatria en un mismo lugar, plantea una serie de interesantes cuestiones acerca del solapamiento y segregación de sus nichos ecológicos.

Son varios los trabajos que reflejan la existencia de un cierto reparto de los recursos en determinadas comunidades de aves ciconiiformes (véanse p. ej.: Willard 1977, Morales 1982, Rodgers 1983, Fasola 1986, Kent 1986, Aguilera 1988, Frederick y Bildstein 1992). En todos ellos se alude a las diferencias en el tipo de presas consumidas, en el tamaño de las mismas, en el tipo de hábitat empleado para alimentarse (fundamentalmente la profundidad de agua) y en la frecuencia de uso de cada comportamiento alimentario, como los principales mecanismos mediante los cuales las aves segregan sus nichos tróficos.

En el presente capítulo trataremos de analizar la existencia de pequeñas diferencias en cuanto a la conducta alimentaria, la dieta y los usos del hábitat y el microhábitat, que puedan resultar en un cierto reparto de los recursos entre las tres cigüeñas estudiadas y facilitar así su coexistencia.

Se empleará el término "amplitud de nicho trófico" entendido como la diversidad de la distribución de una especie a lo largo del eje de un determinado recurso (Rotenberry y Wiens 1980) y se usará la fórmula de Shannon-Weaver como un estimador de este parámetro (Colwell y Futuyma 1973, Peet 1974).

Partiendo del modelo hutchinsoniano, que considera al nicho como un hipervolumen de  $n$  dimensiones que engloba a toda la gama completa de condiciones bajo las cuales un organismo puede vivir y sustituirse a si mismo (Pianka 1982), se puede definir el solapamiento de nicho como la zona de uso común de un determinado recurso o recursos por parte de dos o más especies, o bien, como la región del nicho espacial (en el sentido de Hutchinson) compartida por dos o más nichos contiguos (Colwell y Futuyma 1973). Como un estimador del solapamiento de nichos respecto a un determinado recurso se empleó la expresión:

$$D=1-\frac{1}{2}\sum_{i=1}^{i=n}|P_{x,i}-P_{y,i}|$$

donde  $P_{x,i}$  representa la frecuencia de la categoría "i" para la especie "x", y  $P_{y,i}$  la frecuencia de la categoría "i" para la especie "y" (Schoener 1968, Colwell y Futuyma 1973). Este índice constituye sencillamente una comparación de la distribución de los individuos de dos especies a lo largo del eje correspondiente a un determinado recurso y su valor oscila entre 0 y 1. A lo largo del presente trabajo expresaremos el solapamiento en forma de porcentaje (Schoener 1970), variando entonces entre el 0% cuando no existe solapamiento alguno (las dos especies no comparten un determinado recurso) y el 100% cuando el solapamiento es total (la distribución de las dos especies a lo largo del eje de un determinado recurso es idéntica).

El nicho ecológico ocupado por las aves ciconiiformes en los Llanos está fuertemente influenciado por la cantidad de precipitación recibida, la profundidad de agua en las áreas de alimentación y la abundancia y disponibilidad de alimento; dado

que todos estos factores varían enormemente a lo largo del año, las relaciones de nicho trófico entre las aves ciconiiformes han de ser elaboradas siempre desde una perspectiva de variación estacional de presas y hábitats (Kushlan et al. 1985). Debido a ello, siempre que sea posible, consideraremos por separado las diferencias interespecíficas existentes en sequía de las existentes en lluvias, en cuanto al uso de cada recurso por parte de las tres cigüeñas; de este modo, analizaremos separadamente, para cada par de especies, el solapamiento existente en cada una de las dos épocas del año.

#### 9.1.- HABITAT

Las diferencias entre las tres cigüeñas en cuanto a los hábitats preferidos para alimentarse en cada una de las dos épocas resultaron significativas para todos los pares (tests chi-cuadrado,  $P < 0.01$ , tabla 32), excepto para el par gabán huesito-garzón soldado en la época de sequía ( $\chi^2 = 0.21$ ,  $P > 0.10$ ).

Las tres especies explotan una mayor diversidad de hábitats en la estación lluviosa; la amplitud de nicho pasa de 0.346 en sequía a 0.626 en lluvias en el caso del gabán huesito, de 0.469 a 0.570 en el gabán peonío y de 0.355 a 0.459 en el garzón soldado.

El solapamiento es muy alto entre las tres cigüeñas (tabla 33), siendo superior al 60% en la época de lluvias y cercano al 80% en sequía; un solapamiento excepcionalmente grande se registra entre el gabán huesito y el garzón soldado en sequía (98.5%),

época en la cual ambas especies presentan distribuciones de frecuencias prácticamente idénticas en cuanto al uso del hábitat (tabla 32).

Tabla 32.- Uso de los diferentes hábitats por parte de las tres especies de cigüeñas en las épocas de sequía y lluvias; se representa el porcentaje de individuos de cada especie observados alimentándose en cada uno de los hábitats considerados.

	SEQUIA			LLUVIAS		
	<i>M.a.</i>	<i>C.m.</i>	<i>J.m.</i>	<i>M.a.</i>	<i>C.m.</i>	<i>J.m.</i>
CAÑOS	17.7	10.0	18.2	13.2	1.0	2.4
BAJIOS	0.2	8.8	1.0	16.0	31.0	15.7
ESTEROS	7.2	19.0	7.5	38.8	32.8	65.5
LAGUNAS Y PRESTAMOS	72.9	61.6	72.3	26.1	6.8	9.9
OTROS	1.4	0.4	0.7	5.7	28.1	6.2

Las "lagunas y préstamos" son el hábitat preferido mayoritariamente por las tres especies durante los meses de sequía. Un elevado solapamiento de nicho puede mantenerse en zonas donde el alimento es temporalmente superabundante (Fasola 1986), tal como ocurre en estas "lagunas y préstamos" durante gran parte del periodo de sequía.

En los meses lluviosos los "esteros" se convierten en el lugar de alimentación preferido por las tres cigüeñas, seguidos por los "bajíos" en el caso del gabán peonío y el garzón soldado (el primero de ellos también usa frecuentemente los bancos,

incluidos en la clase "otros"), y por las "lagunas y préstamos" en el caso del gabán huesito.

Tabla 33.— Valores de solapamiento (%) entre las tres especies de cigüeñas comparadas par a par, en cuanto a diferentes parámetros relacionadas con la alimentación (se consideraron por separado las épocas de sequía y lluvias, excepto para el tamaño y biomasa de las presas consumidas).

	<i>M.americana</i> <i>C.maguari</i>	<i>M.americana</i> <i>J.mycteria</i>	<i>C.maguari</i> <i>J.mycteria</i>
Hábitat usado en sequía	*79.8	*98.5	*80.7
Hábitat usado en lluvias	62.5	72.7	62.8
Prof. agua en sequía	27.2	51.6	74.5
Alt. veg. en sequía	61.5	*88.5	67.7
Prof. agua en lluvias	64.0	*79.3	*78.0
Alt. veg. en lluvias	64.4	62.6	64.1
Dieta en sequía	*83.8	36.2	50.3
Dieta en lluvias	47.6	70.2	40.7
Tamaño presas	44.1	69.0	59.5
Biomasa presas	*89.5	*80.8	73.1
Comportamiento en sequía	35.8	48.2	*87.6
Comportamiento en lluvias	25.9	37.1	69.9
SOLAPAMIENTO MEDIO SEQUIA	60.2	67.5	70.5
SOLAPAMIENTO MEDIO LLUVIAS	56.8	67.4	58.8

\* Solapamientos superiores al 75%

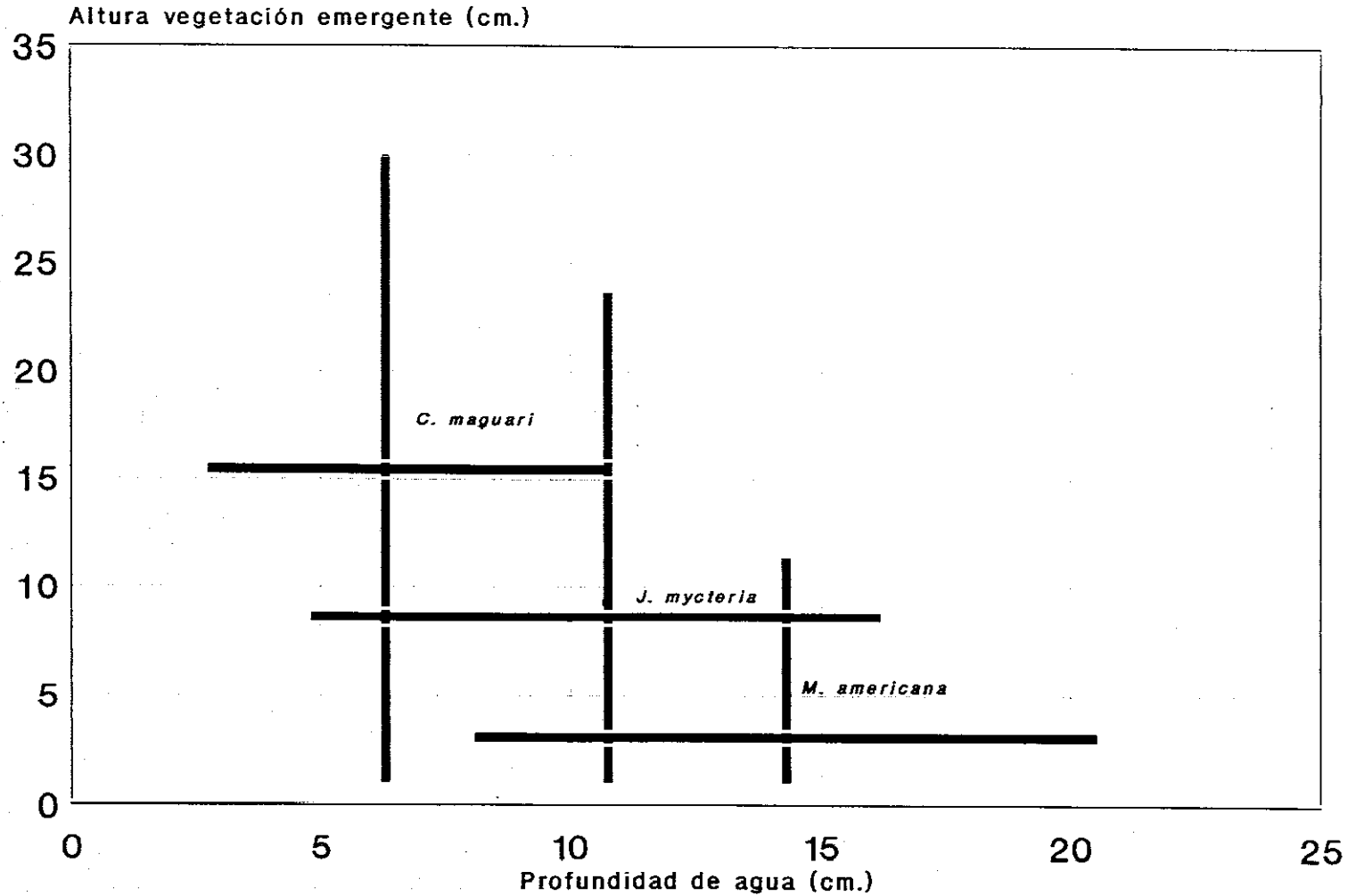
## 9.2.- PROFUNDIDAD DE AGUA Y ALTURA DE LA VEGETACION

Comparando la profundidad de agua existente en las zonas concretas donde se alimenta cada una de las tres especies, se pueden observar importantes diferencias entre ellas (fig. 19). Así, en el promedio anual, es el gabán huesito el que prefiere las mayores profundidades ( $14.38 \pm 6.45$  cm), seguido del garzón soldado ( $10.54 \pm 6.27$  cm) y el gabán peonío ( $6.22 \pm 4.37$  cm). El solapamiento entre las tres especies, en relación a este parámetro, es superior al 50%, alcanzando el 78.9% en el par gabán huesito-garzón soldado.

En cuanto a la presencia y la altura de la vegetación emergente también se observan diferencias; el gabán huesito muestra una clara preferencia por las zonas carentes de vegetación ( $2.93 \pm 7.78$  cm) mientras que el gabán peonío prefiere las zonas con vegetación abundante, que emerge del agua entre 10-20 cm ( $15.97 \pm 13.54$  cm); el garzón soldado representaría un caso intermedio entre los dos anteriores ( $9.55 \pm 14.74$  cm). El solapamiento es, en cualquier caso, superior al 50% excepto para el par gabán huesito-gabán peonío (42.75%).

En la figura 19 se representan la profundidad del agua y la altura de la vegetación medias anuales para las tres especies, con sus respectivas desviaciones típicas; se puede apreciar ya una cierta segregación grosera entre las tres cigüeñas en cuanto al microhábitat preferido para alimentarse. En cualquier caso, las grandes variaciones existentes entre los periodos de sequía y lluvias en todas las variables relacionadas con la alimentación, hacen necesario el analizar separadamente ambos periodos.

Fig. 19.- Profundidad del agua y altura de la vegetación en las áreas de alimentación de las cigüeñas (promedio anual)



• Se representan la media y desviación típica de cada valor

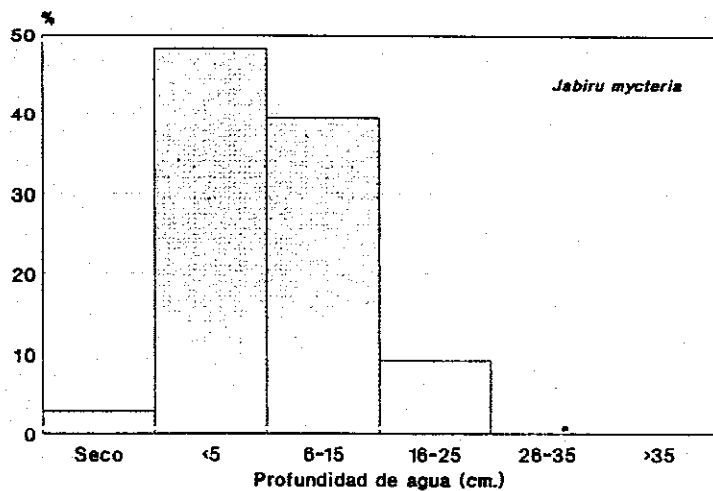
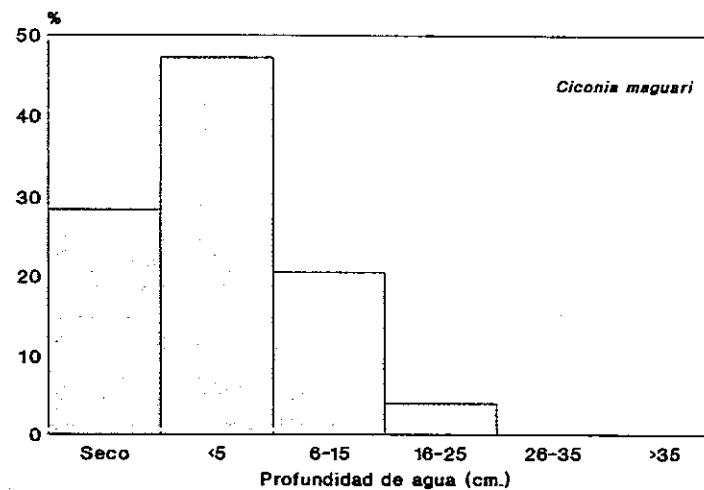
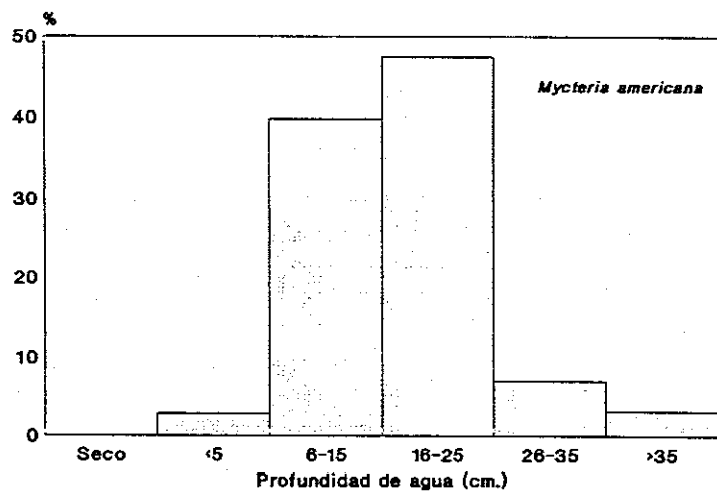


Fig. 20.- Selección de la profundidad de agua en las áreas de alimentación durante la época de SEQUIA

• Se representa el porcentaje de individuos observados alimentándose en cada intervalo de profundidad considerado

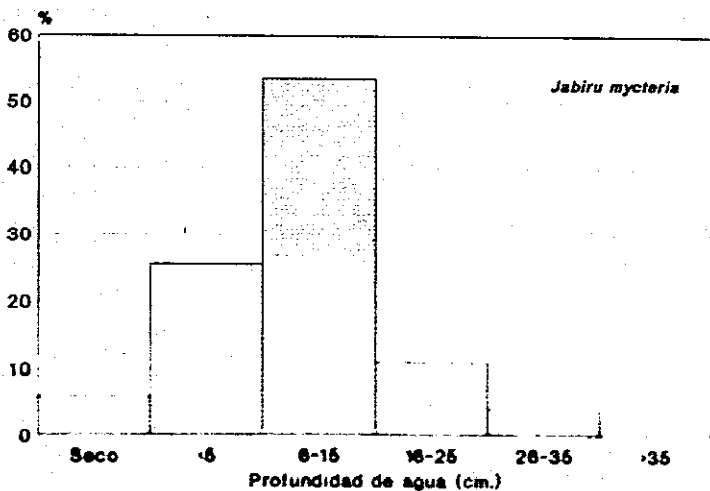
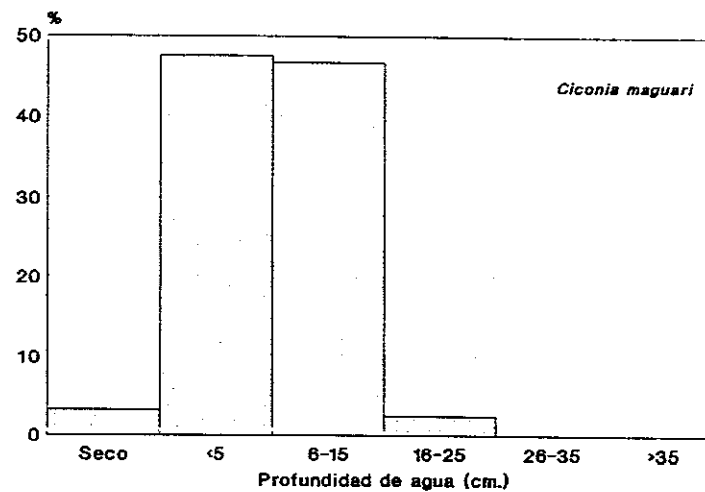
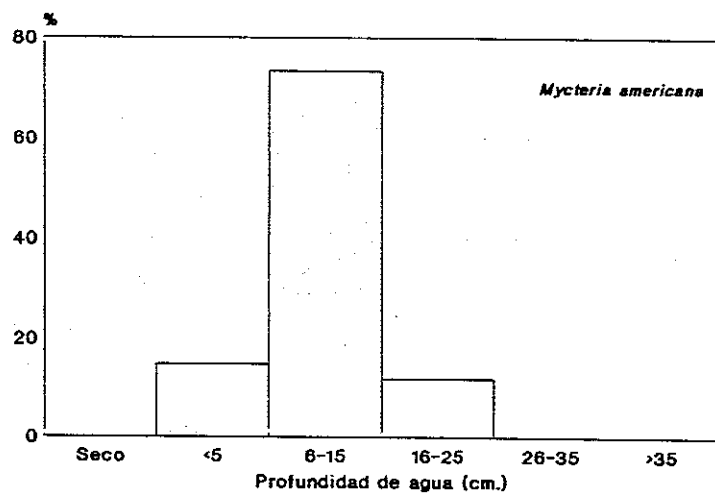


Fig. 21.- Selección de la profundidad de agua en las áreas de alimentación durante la época de LLUVIAS

- Se representa el porcentaje de individuos observados alimentándose en cada intervalo de profundidad considerado

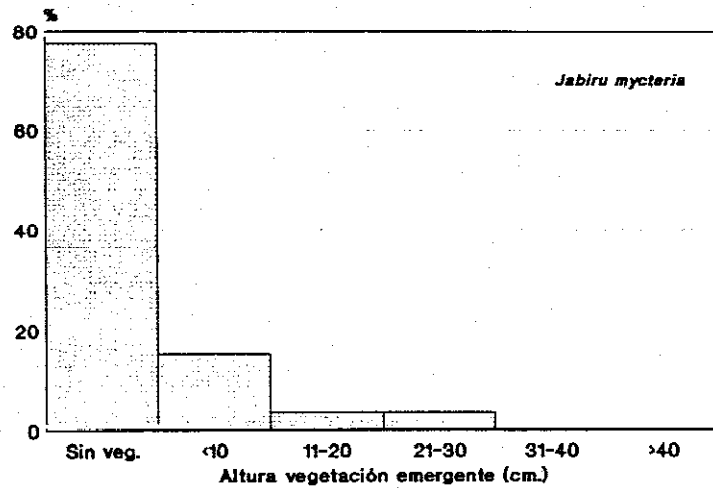
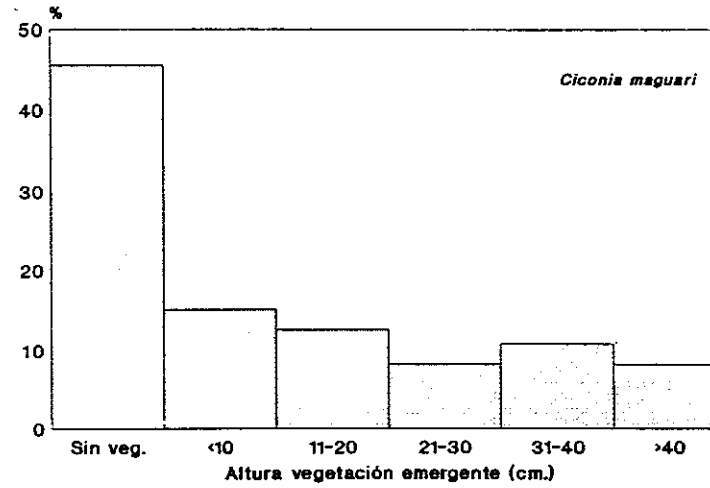
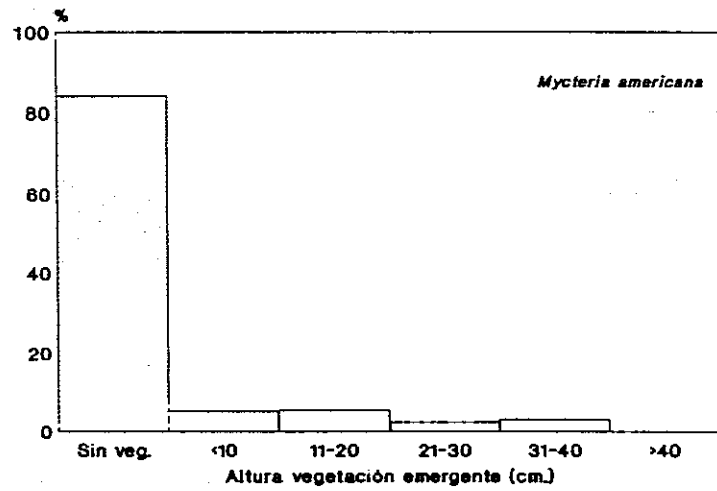


Fig. 22.- Selección de la altura de la vegetación emergente en las áreas de alimentación durante el periodo de SEQUIA

\* Se representa el porcentaje de individuos observados alimentándose en cada intervalo de vegetación considerado

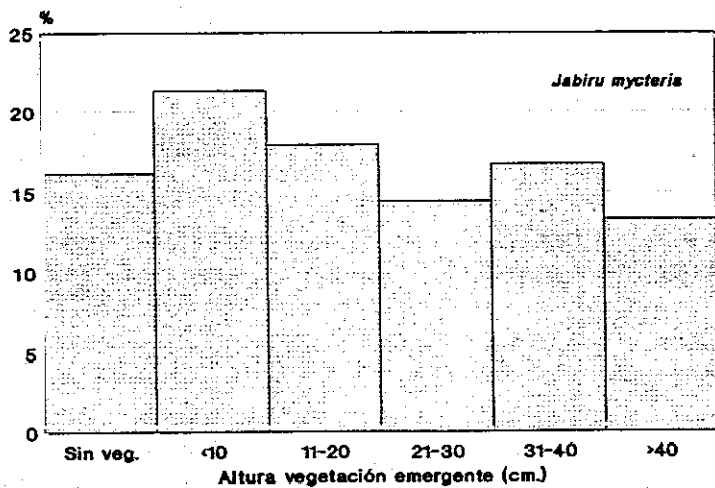
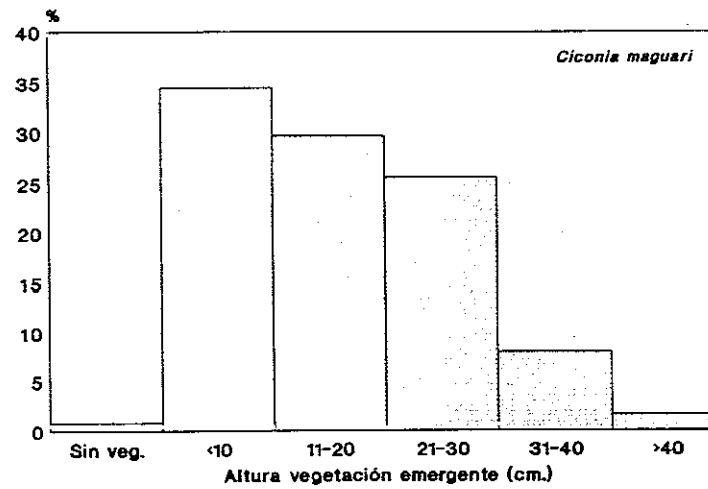
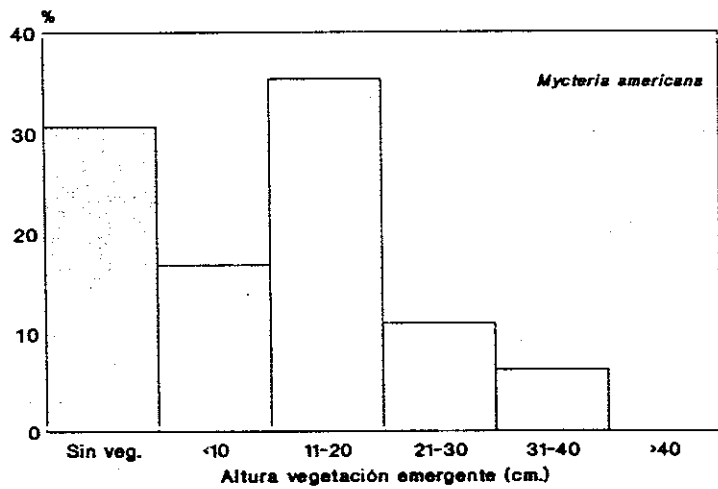


Fig. 23.- Selección de la altura de la vegetación emergente en las áreas de alimentación durante el periodo de LLUVIAS

• Se representa el porcentaje de individuos observados alimentándose en cada intervalo de vegetación considerado

Tabla 34.- Promedios ( $\pm$  desviaciones típicas) de profundidad y altura de vegetación (cm) en las zonas de alimentación, para las tres especies de cigüeñas estudiadas en las épocas de sequía y lluvias (basado en las distribuciones de frecuencias representadas en las figs. 20-23).

		<i>M. americana</i>	<i>C. maguari</i>	<i>J. mycteria</i>
SEQUIA	Prof.agua	16.8 $\pm$ 7.6	4.0 $\pm$ 4.8	7.0 $\pm$ 5.5
	Alt.veg.	2.7 $\pm$ 7.6	12.0 $\pm$ 15.2	2.1 $\pm$ 5.4
	n	320	127	172
<hr/>				
LLUVIAS	Prof.agua	10.1 $\pm$ 4.5	6.3 $\pm$ 4.3	9.4 $\pm$ 6.8
	Alt.veg.	11.0 $\pm$ 10.3	16.0 $\pm$ 10.3	19.2 $\pm$ 15.5
	n	291	125	173

Las diferencias en cuanto a la profundidad de agua y la altura de la vegetación emergente en las áreas de alimentación resultaron significativas para todos los pares de especies (tests de chi-cuadrado,  $P < 0.05$ ; figs. 20-23), tanto en sequía como en lluvias.

En los meses de sequía parece existir una clara segregación de microhábitat entre el gabán huesito y las otras dos especies, prefiriendo el primero las zonas centrales de las lagunas y caños en desecación, con profundidades de 15-25 cm, mientras que el gabán peonío y el garzón soldado explotan preferentemente las zonas periféricas de esos mismos hábitats donde la profundidad de agua es menor (fig. 20). El porcentaje de solapamiento entre el gabán huesito y las otras dos cigüeñas es bastante bajo: 27.2% con el gabán peonío y 51.6% con el garzón soldado.

El gabán peonío y el garzón soldado presentan entre ellos un

mayor solapamiento (74.5%) en cuanto a la gama de profundidades usadas para alimentarse durante el periodo de sequía, pero hay que hacer notar el mayor uso que el gabán peonío hace de las zonas completamente secas (bancos y bajíos) y de las zonas con vegetación de más de 30 cm de altura, que apenas son usadas por el garzón soldado en esta época (fig. 20). El gabán peonío se diferencia muy significativamente de las otras dos especies en cuanto a la altura de la vegetación en sus áreas de alimentación en sequía ( $t$ -tests,  $P < 0.001$ ).

Durante la época de lluvias, las diferencias entre las tres cigüeñas, tanto en profundidad de agua como en altura de vegetación, son menos acusadas que en la época de sequía; el solapamiento de profundidades es bastante mayor para todos los pares (tabla 33).

Hay que resaltar que el hecho de que exista un elevado solapamiento entre dos especies con respecto a un determinado recurso no implica necesariamente la existencia de una competencia entre ellas, ya que ésta podría estar mitigada por una elevada disponibilidad del recurso compartido (Pianka 1982, Kushlan et al. 1985). El caso contrario también puede presentarse, es decir que con un escaso solapamiento de microhábitat, puede llegar a existir una competencia directa entre las especies implicadas, como ocurre con el garzón soldado y el gabán huesito en la época de sequía; estas dos especies, a pesar de explotar zonas con diferentes profundidades en sus áreas comunes de alimentación (solapamiento del 51.6%), interaccionan entre sí, pirateando el primero las presas capturadas por el segundo, como ya hemos señalado en capítulos anteriores.

Otro aspecto interesante a considerar es la posible relación entre el tamaño de determinadas estructuras morfológicas, como el pico y el tarso, con las profundidades a las cuales las aves pescan. Custer y Osborn (1978) encuentran una relación positiva entre el tamaño del tarso en tres especies de ardeidas y la profundidad a la cual pescan. En el caso de las tres cigüeñas estudiadas no hemos observado una relación clara entre estos dos factores, aunque sí se encontró una correlación positiva entre la razón culmen/tarso y la profundidad media a la cual pescan las aves ( $r=0.950$ ).

### 9.3.- DIETA

Hemos agrupado todos los datos referentes a la dieta de cada especie (regurgitaciones, estómagos y observaciones de campo) en seis grandes categorías de presa: anguilas, otros peces, anfibios, crustáceos, insectos y otras presas. Las anguilas se han separado del resto de los peces debido a su capacidad para enterrarse en el fango húmedo (microhábitat no usado por los otros peces), lo cual conduce a que las técnicas usadas por las aves para capturarlas sean diferentes de las empleadas para capturar otro tipo de presas.

Los datos que hemos considerado para este análisis son los de las tablas 11, 12, 20, 21 y 30. Las regurgitaciones de garzón soldado (tabla 30), recogidas a finales del periodo de lluvias y en los meses de salida de lluvias, fueron asignadas todas a la época de lluvias; los datos referentes a la dieta de esta especie

durante la época de sequía provienen únicamente de las observaciones de campo (ver 8.C.6).

En la tabla 35 se representa la amplitud de dieta de las tres especies en las dos estaciones anuales. En los tres casos se puede observar una diversificación de la dieta durante los meses de lluvias con respecto a los de sequía; esta variación estacional se hace especialmente notoria en los casos del gabán huesito y el gabán peonío.

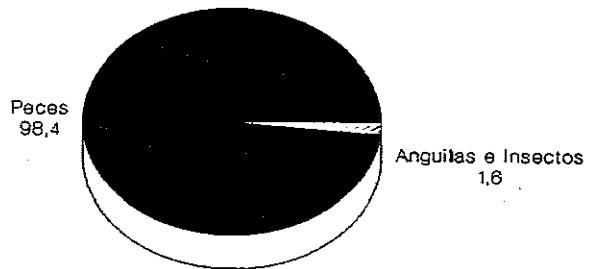
Tabla 35.- Amplitud trófica de las tres especies de cigüeñas en las dos épocas del año, calculada mediante la fórmula de Shannon-Weaver, utilizando seis categorías de presa (ver texto).

	<i>M. americana</i>	<i>C. maguari</i>	<i>J. mycteria</i>
SEQUIA	0.08	0.57	1.02
LLUVIAS	1.19	1.34	1.18

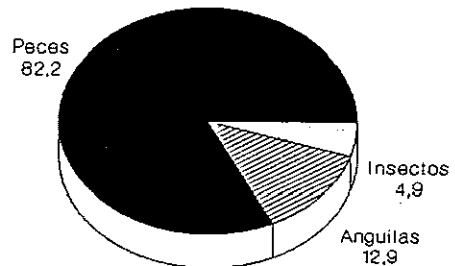
Las diferencias entre dietas (frecuencia de captura de cada clase de presa), analizadas para cada par de especies por separado, resultaron significativas para todos los pares, tanto en la época sequía como en la de lluvias ( $G$ -tests,  $P < 0.001$ , figs. 24 y 25).

Promediando todos los datos del ciclo anual, sin hacer distinciones estacionales, se observan valores de solapamiento de dieta entre las tres cigüeñas superiores al 65%, siendo máximo el solapamiento para el par gabán peonío-garzón soldado con un 76.2%.

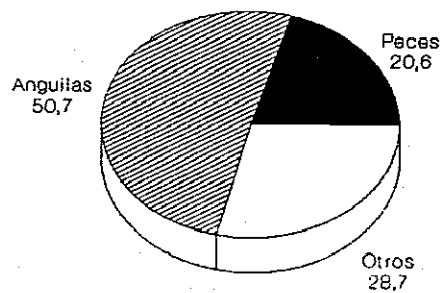
*Mycteria americana*



*Ciconia maguari*



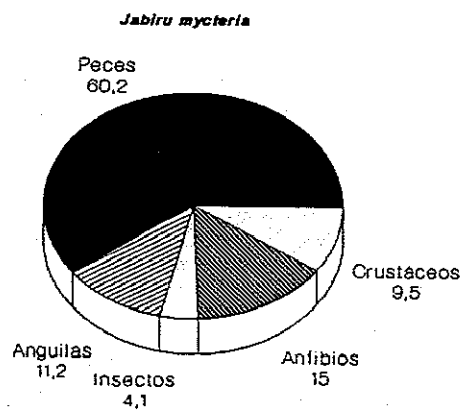
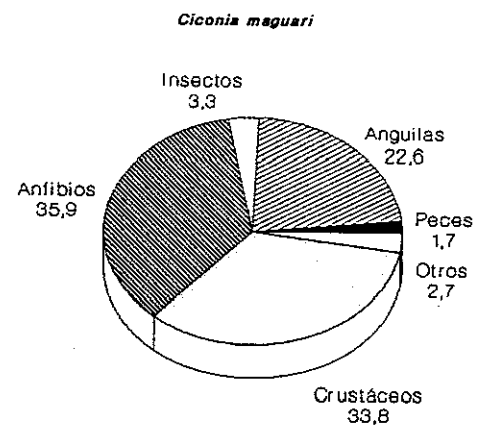
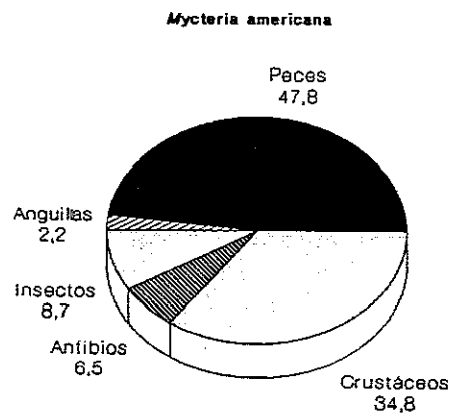
*Jabiru mycteria*



Nota: En la categoría de "Otros" se incluyen presas que no pudieron ser identificadas ni asignadas a una categoría determinada.

Fig. 24.- Estudio comparativo de la dieta de las tres cigüeñas durante la época de SEQUIA

• Las cifras representan la importancia relativa de cada tipo de presa expresada como porcentaje



**Fig. 25.- Estudio comparativo de la dieta de las tres cigüeñas durante la época de LLUVIAS**

• Las cifras representan la importancia relativa de cada tipo de presa expresada como porcentaje

Sin embargo, analizando separadamente los datos de la época de sequía y los de la época de lluvias, se aprecian patrones diferentes (tabla 33). Así, en la época de sequía nos encontramos con un bajo solapamiento entre el garzón soldado y las otras dos cigüeñas, fundamentalmente debido a la gran especialización del primero en el consumo de anguilas (50.7% de las presas capturadas en esa época).

El solapamiento entre el gabán peonío y el gabán huesito es muy alto en época de sequía (83.8%), aunque hay que decir que los datos de que disponemos, referentes a la dieta del gabán peonío en este periodo, son bastante escasos (tabla 21). En nuestra opinión, el solapamiento real entre estas dos especies debe ser menor del que hemos obtenido, especialmente si tenemos en cuenta la capacidad del gabán peonío para consumir carroña y alimentarse en áreas completamente secas, que nunca son usadas por el gabán huesito.

En cuanto a la época de lluvias, es el gabán peonío el que presenta un menor solapamiento de dieta con las otras dos especies; la principal diferencia estriba en el consumo de anfibios, que constituyen su presa principal (35.9% de las capturas) mientras que para el gabán huesito y el garzón soldado representan solo una presa secundaria (6.5% y 9.5% respectivamente). El solapamiento entre el gabán huesito y el garzón soldado es alto en época de lluvias (70.2%) debido al elevado consumo de peces por parte de ambos; la principal diferencia entre ellos estriba en el mayor consumo de cangrejos por parte del primero y la mayor especialización en las anguilas por parte del segundo (véanse figs. 24 y 25).

#### 9.4.- TAMAÑO DE LAS PRESAS

Teniendo en cuenta únicamente las presas procedentes de las regurgitaciones y de los contenidos estomacales se elaboraron las figuras 26 y 27, en las cuales se representa el porcentaje de presas que pertenecían a cada intervalo de longitud o de peso considerado.

En nuestra opinión, la longitud no constituye un buen estimador de las diferencias reales existentes en el tamaño de las presas consumidas por las cigüeñas, debido a la variada morfología existente entre los distintos tipos de presa; una anguila o una culebra de más de 30 cm de largo pueden pesar menos y resultar mucho más fáciles de ingerir que algunos peces de solo 10 cm. Creemos pues, que resulta más adecuado usar el peso como un estimador de las diferencias y similitudes en el tamaño de las presas.

El solapamiento resultó ser bastante alto en todos los pares (tabla 33); superior al 70% para el par gabán peonío-garzón soldado, superior al 80% para el par gabán huesito-garzón soldado y próximo al 90% entre los dos gabanes, lo cual indica la existencia de una gran similitud entre las tres especies en cuanto al tamaño de las presas consumidas.

Se encontraron diferencias significativas entre la longitud media (valores normalizados) de las presas consumidas por el gabán huesito y las consumidas por las otras dos especies ( $z$ -tests,  $z=9.53$  y  $z=2.85$ ,  $P<0.01$ , tabla 36). En cuanto a la biomasa, tan solo se registraron diferencias significativas para el par gabán peonío-garzón soldado ( $z$ -test,  $z=2.17$ ,  $0.01<P<0.05$ , tabla 36).

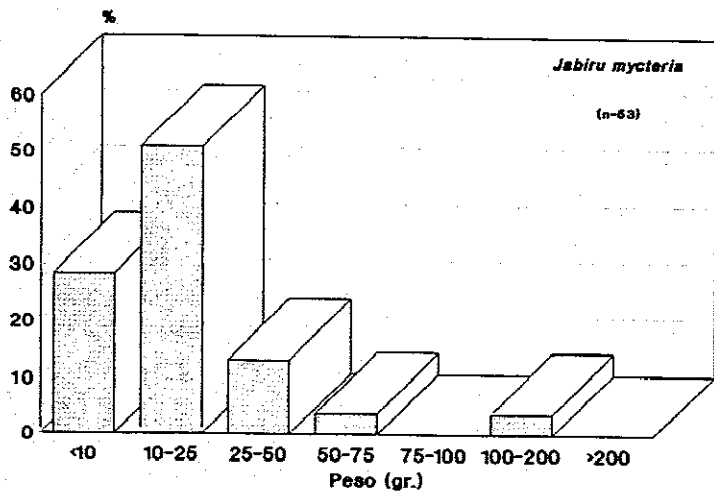
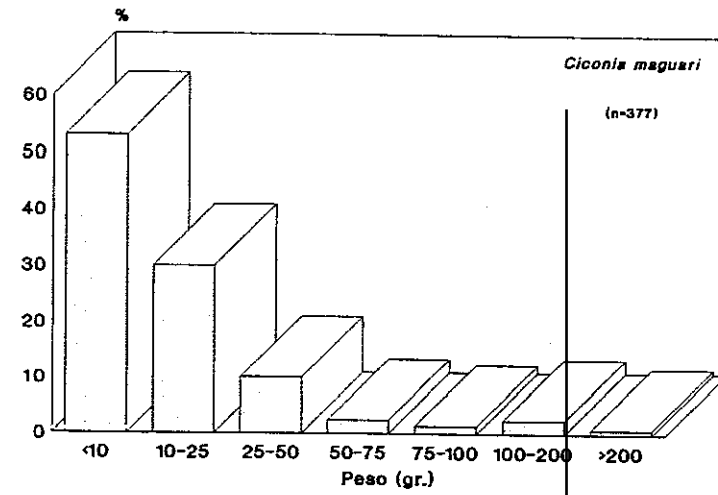
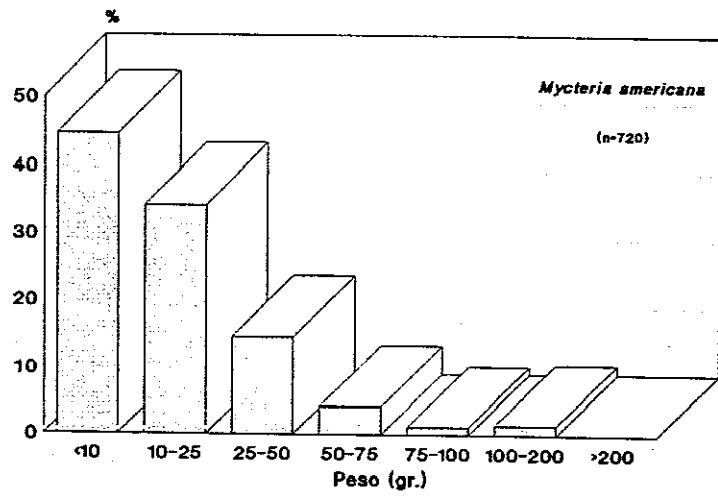


Fig. 27- Distribución por clases de peso de las presas consumidas por las tres cigüeñas

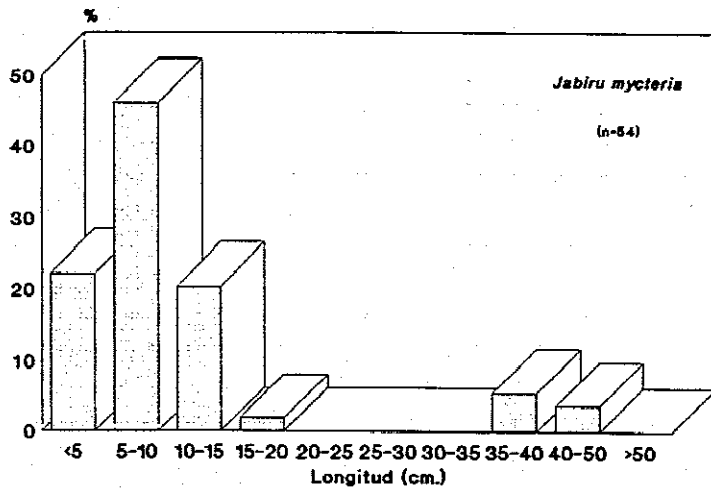
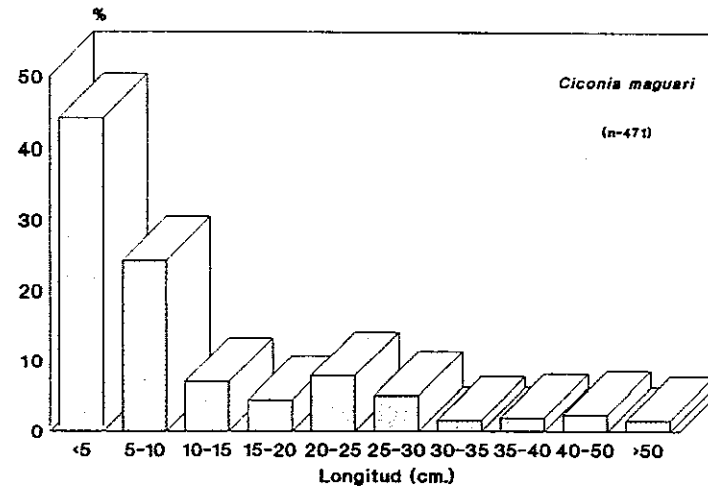
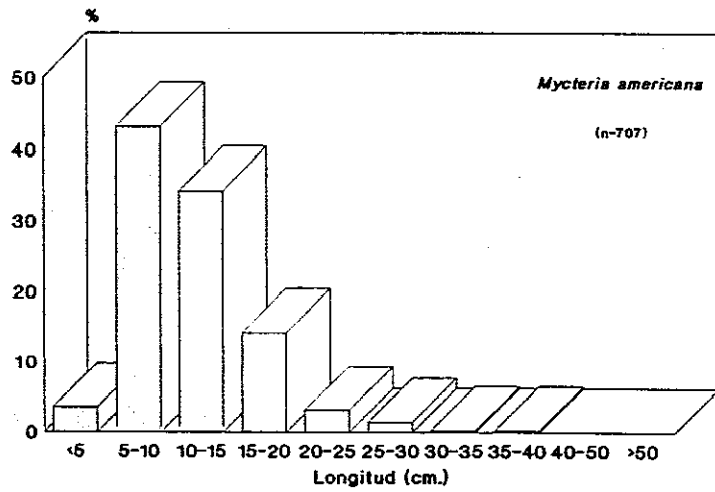


Fig. 26.- Distribución por clases de tamaño de las presas consumidas por las tres cigüeñas

Tabla 36.— Longitudes y pesos medios ( $\pm$  desviaciones típicas) de las presas consumidas por las tres cigüeñas estudiadas.

	Longitud (cm)	n	Peso (gr)	n
<i>M. americana</i>	11.31 $\pm$ 4.99	707	19.33 $\pm$ 22.53	720
<i>C. maguari</i>	10.81 $\pm$ 11.72	471	20.53 $\pm$ 38.86	377
<i>J. mycteria</i>	10.64 $\pm$ 10.32	54	22.64 $\pm$ 28.60	53

Tanto el gabán peonío como el garzón soldado pueden consumir presas de gran tamaño (más de 40 cm y 200 gr), a las cuales no accede nunca el gabán huesito (figs. 26 y 27). La ausencia de presas de más de 200 gr en la distribución de frecuencias correspondiente al garzón soldado es debida al escaso número de regurgitaciones de que disponemos; en varias ocasiones hemos podido observar la captura, por parte de los garzones, de anguilas de gran tamaño, que sin duda sobrepasaban ese peso.

Morales (1982), estudiando la comunidad de garzas del Llano, encuentra una relación lineal entre algunas medidas corporales de las aves y la longitud media de las presas que consumen. En nuestro estudio no hemos encontrado correlaciones positivas entre la longitud de las presas y el peso o la longitud del culmen de las aves, aunque sí se apreció una relación entre estas dos medidas corporales y la biomasa media de las presas consumidas ( $r=0.998$  con el peso del ave, y  $r=0.995$  con el culmen).

### 9.5.- COMPORTAMIENTO ALIMENTARIO

Basándonos en la información de las tablas 6, 18 y 28, referentes a las técnicas de búsqueda de alimento empleadas por las tres cigüeñas, hemos calculado el grado de solapamiento existente entre ellas en cuanto al comportamiento alimentario (ver tabla 33). A la hora de establecer las comparaciones, y debido a la gran diferencia existente entre las estrategias empleadas por el gabán huesito y las empleadas por las otras dos especies, se decidió considerar únicamente tres grandes clases de estrategias: táctiles, visuales y mixtas. Las técnicas visuales son muy semejantes en las tres cigüeñas, pero las técnicas táctiles usadas por el gabán huesito ("tanteo" y "patear") no tienen equivalente en sus dos parientes.

Tabla 37.- Uso de los diferentes comportamientos alimentarios por parte de las tres cigüeñas estudiadas en las épocas de sequía y lluvias; se representa el porcentaje de individuos de cada especie observados empleando cada estrategia.

	SEQUIA			LLUVIAS		
	<i>M.a.</i>	<i>C.m.</i>	<i>J.m.</i>	<i>M.a.</i>	<i>C.m.</i>	<i>J.m.</i>
Técnicas táctiles	95.2	31.0	43.4	86.6	12.5	23.7
Técnicas visuales	4.6	52.3	41.6	13.2	59.5	29.4
Técnicas mixtas	-	16.5	14.8	-	27.8	46.7

Nota: En las técnicas táctiles se incluyen el "patear", el "tanteo", el "táctil pasivo" (exclusivos del gabán huesito), el "sondeo", la "oscilación de cabeza", el "abre-cierra pico" y el "caminar sondeando".

Las diferencias interespecíficas de comportamiento alimentario resultaron altamente significativas para todos los pares (tests chi-cuadrado,  $P < 0.001$ , tabla 37), excepto para el par gabán peonío-garzón soldado en la época de sequía ( $X^2 = 6.45$ ,  $0.01 < P < 0.05$ ). Tanto en la época de sequía como en la de lluvias, llama la atención el escaso solapamiento existente entre el gabán huesito y las otras dos cigüeñas (siempre inferior al 50%, tabla 33), lo cual se debe al comportamiento eminentemente táctil del primero: las técnicas táctiles fueron empleadas por el 95.2% de los gabanes huesito observados en sequía y por el 86.6% de los observados en lluvias, mientras que en las otras dos cigüeñas, los individuos que emplean la tactolocalización no sobrepasan el 50% en ninguna de las dos épocas (tabla 37).

El solapamiento entre gabán peonío y garzón soldado es alto, especialmente durante la época de sequía (87.6%), siendo el primero un buscador preferentemente visual, mientras que el segundo puede calificarse como mitad visual y mitad táctil. El garzón soldado ocuparía, en cuanto al comportamiento alimentario, una posición intermedia entre las otras dos especies de cigüeñas, aunque siempre más próximo al gabán peonío que al gabán huesito.

#### 9.6.- SOLAPAMIENTO GLOBAL Y REPARTO DE RECURSOS

Considerando conjuntamente todas las variables analizadas, se puede llegar a un valor de "solapamiento global de nicho" para cada par de especies.

En el caso de que todas las dimensiones del nicho fuesen

independientes entre si (p. ej.: cualquier pauta de comportamiento es igualmente posible en cualquier hábitat y para cualquier tipo de presa), el solapamiento global podría considerarse como el producto de los solapamientos parciales en el uso de cada recurso (Kent 1986). Sin embargo, en nuestro caso, ya hemos demostrado que las dimensiones consideradas son dependientes entre si (el tipo de comportamiento empleado depende del hábitat, de la profundidad del agua y de la altura de la vegetación, y a su vez determina el tipo de presas capturadas y probablemente también su tamaño); en esta situación, el solapamiento global puede obtenerse como la media aritmética de los solapamientos parciales (Kent 1986).

Los solapamientos globales, así obtenidos, son siempre inferiores al 75% (tabla 33), siendo mayores en la época de lluvias que en la de sequía. Del análisis conjunto de todas las variables que hemos considerado, se puede concluir que:

- Durante la época de sequía es el gabán huesito la especie que presenta un menor solapamiento, segregándose claramente de sus dos parientes tanto por el tipo de comportamiento empleado en la búsqueda de sus presas (tactolocalización) como por las profundidades de agua a las cuales pesca; también se observan importantes diferencias con el garzón soldado en cuanto a la dieta, y con el gabán peonío en cuanto a la presencia y altura de la vegetación emergente en las zonas de alimentación.

Las diferencias entre el garzón soldado y el gabán peonío son más escasas, destacando únicamente una mayor preferencia del segundo por las zonas con vegetación alta y una gran especialización del primero en el consumo de anguilas, lo cual

hace que existan diferencias importantes en cuanto a la dieta consumida por las dos especies.

- Durante la estación lluviosa el comportamiento alimentario vuelve a ser uno de los principales mecanismos de segregación de nicho entre las tres especies, siendo el gabán huesito el buscador más táctil y el gabán peonío el más visual, mientras que el garzón soldado se sitúa en una posición intermedia. El gabán huesito continúa siendo el que pesca a mayores profundidades y con vegetación más baja, aunque las diferencias en este aspecto no son tan acusadas como en la época de sequía. La dieta del gabán peonío se solapa muy poco con la de las otras cigüeñas debido fundamentalmente a que consume una elevada cantidad anfibios, presas que aparecen en mucha menor proporción en las dietas del gabán huesito y del garzón soldado.

Así pues, la gran heterogeneidad ambiental del Llano, junto con la existencia de pequeñas diferencias en el comportamiento alimentario, el tipo de presas capturadas y el microhábitat elegido para alimentarse, hacen posible un cierto reparto de los recursos entre las tres cigüeñas y facilitan su coexistencia.

Por otra parte, la diferente fenología reproductiva de las tres especies (ver próximos capítulos) contribuirá también a esta segregación, haciendo que no coincidan en el tiempo los periodos en que cada especie presenta sus mayores requerimientos energéticos.

## 10.- BIOLOGIA REPRODUCTIVA

### 10.A.- Mycteria americana

#### 10.A.1.- DESCRIPCION DE LAS COLONIAS Y LOS NIDOS

El gabán huesito es un ave colonial. Durante la temporada de cría de 1988-89 se localizaron en el Hato El Frío cuatro colonias de reproducción de esta especie (localmente llamadas "gabanales"), todas ellas situadas a lo largo del caño Macanillal (ver fig. 1).

De Suroeste a Noreste, la colonia "Macanillal A" es la segunda en tamaño, con una extensión aproximada de 0.4 Ha; fue ocupada por los gabanés huesito en los tres periodos de cría abarcados en nuestro estudio, oscilando el número de nidos activos entre 180 y 240.

Unos 500 metros hacia el Noreste, siguiendo el curso del caño, se encuentra la colonia "Macanillal B", que es la más grande (1.2 Ha) y que también fue ocupada en las tres temporadas de estudio; el número de nidos activos osciló entre los 660 en la temporada 89-90 y los 1540 en la 90-91 (ver tabla 39).

Estas dos colonias están ubicadas en un tramo del caño cerrado por dos "tapas" (diques de tierra para represar el agua) sujetas a un manejo estacional de apertura-cierre. La "tapa" situada aguas arriba permanece cerrada durante la época de lluvias, mientras que la situada aguas abajo es abierta y permite el flujo del agua, con lo cual, el tramo en que se encuentran las

colonias se va vaciando; normalmente en los meses de Agosto o Septiembre (la fecha exacta varía de un año a otro en función de la precipitación recibida) se cierra la "tapa" posterior con lo cual el tramo queda completamente cerrado y se va rellenando lentamente con las precipitaciones que caen durante los últimos meses del periodo de lluvias. Este manejo, unido a las variaciones interanuales en la duración de los periodos de sequía y lluvias, tiene una gran incidencia sobre la altura que alcanza el agua a nivel de las colonias durante los meses en que se reproducen los gabanos huesito. El grado de inundación será mayor o menor dependiendo del momento en que se haya cerrado la "tapa" y de la cantidad de precipitación recibida con posterioridad al cierre. Más adelante se discutirá el efecto que estas diferencias en el nivel del agua pueden tener sobre la cantidad de aves que anidan y sobre su éxito reproductivo.

Entre los meses de Julio y Octubre, la colonia "Macanilla B" es ocupada por garzas reales (*Casmerodius albus*), garzas morenas (*Ardea cocoi*) y gabanos peonío (*Ciconia maguari*) en grandes cantidades (véase Ayarzagüena et al. 1981). En la segunda quincena de Octubre y durante todo el mes de Noviembre se produce la llegada de los gabanos huesito, que ocuparán la colonia hasta el mes de Marzo; con ellos anida también, aunque en menor número, la garza paleta (*Ajaia ajaja*, 13 parejas en la temporada 88-89, ninguna en la 89-90 y 75 en la 90-91). La llegada de los gabanos huesito se produce después del abandono de la colonia por parte de las últimas garzas reales y morenas, pero todavía suelen quedar algunos nidos de gabán peonío con pollos a mitad de desarrollo o con puestas de reemplazo. Así pues, los periodos de cría de los

dos gabanes del Llano se superponen ligeramente en esta colonia.

La colonia "Macanillal B" sirve además como dormitorio a varias especies de aves durante los meses en que crían los gabanes huesito. Un censo de las aves que entraban en la colonia durante un atardecer arrojó los siguientes resultados: 220 *Eudocimus ruber*, 8 *Eudocimus albus*, 660 *Bubulcus ibis*, 260 *Phimosus infuscatus*, 17 *Florida caerulea*, 25 *Casmerodius albus* y varios centenares de *Quiscalus lugubris*. Dusi y Dusi (1968) apuntan que la existencia de un número elevado de aves utilizando la colonia de cría como dormitorio podría causar la deserción por parte de algunas de las aves que están anidando y contribuir a un bajo éxito reproductivo en la colonia. En el caso de la colonia "Macanillal B", no hemos observado interacciones importantes entre las especies que usan la colonia para pernoctar y los gabanes huesito que se encuentran anidando; ocasionalmente los gabanes agreden a las aves que se sitúan en posiciones muy cercanas al nido, pero generalmente prefieren ignorarlas.

Las otras dos colonias ("Macanillal C y D") se hallan situadas aguas abajo de la "tapa de la carretilla" y podrían considerarse como partes de una única colonia ya que están separadas por apenas 200 m. Las aves anidaron en ellas durante la temporada 88-89, pero no fueron ocupadas por ningún gabán huesito (ni tampoco por garzas en la época lluviosa) durante las dos temporadas siguientes; este abandono posiblemente fuese debido al elevado grado de deterioro que presentaban los árboles soporte. Estas colonias acogían, en años anteriores a nuestro estudio, un número muy elevado de aves nidificantes (garzas en época lluviosa y gabanes huesito en sequía, véase Ayarzagüena et al. 1981), pero

actualmente parecen haber sido desechadas por las aves como área de reproducción.

La vegetación arbórea de las colonias no se pudo inventariar con precisión debido a que estaban ocupadas durante las fases de floración. Las cuatro colonias están dominadas ampliamente por *Coccoloba* sp., sobre la cual se asientan el 91.5% de los nidos de gabán huesito; probablemente la vegetación de estas colonias se corresponda con la comunidad de mangle (*Coccolobetum obtusifoliae*) descrita por Castroviejo y López (1985).

La altura de los árboles sobre los cuales se asientan los nidos de gabán huesito es mediana o baja (promedio: 380 cm; tabla 38), dejando los árboles más altos (normalmente especies distintas a *Coccoloba* sp.) para que sean usados como perchas de descanso por los individuos adultos y por los pollos volantones una vez que pueden abandonar el nido. Los árboles que sirven de soporte a los nidos de gabán huesito suelen presentar una copa globosa y los nidos, en la mayoría de los casos, no se asientan en el punto más alto del árbol sino que están desplazados hacia algún lateral (la distancia promedio al eje del árbol es de 110 cm, ver tabla 38). El número de nidos/árbol osciló entre 1 y 14, con un promedio de 5.9 (n=35 árboles).

Los nidos tienen forma circular o ligeramente elíptica y se sitúan siempre en lugares donde dos o más ramas del árbol se cruzan. Básicamente están constituidos por un armazón externo de palos grandes (20-120 cm de longitud y 0.2-2.5 cm de grosor) que son recogidos por los adultos directamente del suelo en las inmediaciones de la colonia, o bien son robados de otros nidos vecinos (el pirateo de materiales es muy frecuente durante las

primeras semanas de cría) o arrancados de algún árbol. La parte central del nido es acomodada para alojar a los huevos y está constituida por palitos más finos y pequeños (10-50 cm de longitud y 0.2-0.5 cm de grosor) entre los cuales los gabanos depositan abundante material vegetal verde que, cubierto con el guano, contribuye a un aislamiento eficaz del contenido del nido en una estructura tan porosa como la que forman los palos (Rodgers et al. 1988).

Los gabanos huesito de la colonia "Macanillal B" pueden aprovechar los restos de los nidos usados por las garzas durante los meses anteriores; en cualquier caso, estos nidos han de ser reconstruidos casi por completo ya que suelen encontrarse en muy mal estado, a pesar del poco tiempo transcurrido entre el abandono de la colonia por parte de las garzas y la llegada de los gabanos huesito.

Tabla 38.— Varios datos correspondientes a los nidos de *Mycteria americana* y a los árboles sobre los que se asientan. Todas las medidas se obtuvieron durante Marzo-1989 en las colonias B y D, una vez que todos los pollos habían abandonado ya sus nidos.

	Media (cm)	Límites (cm)	n
Altura árbol soporte	380	290-600	18
Altura nido	285	190-510	74
Diámetro nido	70.3	61-91	34
Diámetro taza central	28.4	22-36	33
Grosor nido	16.2	12-20	18
Distancia al eje <sup>1</sup>	114	0-215	39
Grosor rama soporte	3.6	3-5.5	28

(1) Se mide como la distancia horizontal desde el centro del nido al eje central del árbol.

10.A.2.- DESCRIPCION DE LOS POLLOS

Por razones prácticas hemos subdividido el periodo de estancia en el nido en cinco estadios o etapas, tomando como base la apariencia externa y el comportamiento de los pollos, así como los trabajos realizados por Kahl (1962). Esta terminología de edades será usada con frecuencia en los próximos apartados, aunque hemos de advertir que la transición entre una etapa y la siguiente es gradual y, en consecuencia, no siempre se puede asignar cada pollo a una edad exacta.

Nos limitaremos aquí a hacer someras descripciones de los cambios experimentados por los pollos a lo largo de su desarrollo, basándonos para ello en individuos observados de cerca durante nuestras visitas, en individuos recogidos muertos y en observaciones realizadas desde el exterior de las colonias (concretamente desde un hide de 3.5 m de altura próximo a la colonia "Macanillal B").

Los pollos nacen cubiertos por un primer plumón de color gris-blanquecino disperso por toda la región dorsal, las alas y la parte posterior de la cabeza. La zona frontal y superior de la cabeza aparece cubierta por una piel de color rosado carente de plumón. La base del pico es negra, al igual que la mitad posterior de la comisura labial, siendo el resto del pico de color amarillo con un conspicuo diente del huevo en su punta. La piel que rodea a los ojos es de un color azulado que contrasta llamativamente con el resto de la cabeza. Las patas son de color rosado. Esta etapa duraría aproximadamente hasta los 7-10 días de edad y la denominaremos como E1 (edad 1).

Los pollos de la siguiente clase de edad (E2) se caracterizan por presentar un segundo plumón de color blanco, muy denso y de aspecto lanoso, que recubre prácticamente todo el cuerpo (tronco, muslos, alas, cuello y cabeza hasta la parte posterior de los ojos y los oídos). Durante esta etapa desaparece la mancha negra de la base del pico y aparecen ya los primeros cañones negros de las rémiges primarias. Los pollos pasan la mayor parte del día tumbados sobre el vientre o sentados sobre los tarsos. Este periodo se extendería hasta los 20-25 días de edad.

A partir de la cuarta semana de vida, los pollos entran en lo que hemos considerado como edad 3 (E3). La zona frontal de la cabeza y una amplia zona alrededor de los ojos carecen de plumón blanco, produciéndose una calva de color grisáceo en la parte anterior de la cabeza que resulta muy notable a distancia. Las rémiges primarias y secundarias alcanzan  $1/3 - 2/3$  de su desarrollo; su color negro, que contrasta con el resto del plumaje blanco, hace que sean visibles desde lejos, incluso cuando el ala está plegada. También se desarrollan durante esta etapa las cobertoras alares mayores (color blanco) y comienzan a apuntar los cañones negros de las futuras rectrices. El pico se torna rosado-amarillento. Estos pollos suelen permanecer la mayor parte del tiempo sentados sobre sus tarsos, aunque ya son capaces de ponerse en pie durante periodos bastante largos. El estadio E3 duraría aproximadamente hasta los 37-42 días, momento en el que los pollos entrarían en la siguiente clase de edad.

Los pollos E4 tienen como principal característica que casi toda la cabeza y la mitad superior del cuello aparecen muy desprovistas de plumón, quedando recubiertas solo por pequeñas

semiplumas de color gris-negruzco y un pequeño capuchón de plumón blanco en la mitad posterior de la cabeza. El plumaje general es ya muy parecido al de un adulto fuera de la época de cría (las plumas blancas de los adultos, durante la época de cría, adquieren una tonalidad óxido-ocre que contrasta con el color blanco immaculado de los pollos); las rémiges, supracobertoras alares y rectrices están casi totalmente desarrolladas. El pico es rosado-amarillento y las patas son de color negro-grisáceo. Con mucha frecuencia las patas presentan una coloración blanca debido a la excreción directa sobre ellas (urohidrosis); este es un mecanismo muy utilizado por los adultos y los pollos de gabán hesito para ayudar a disipar el calor corporal (Kahl 1963).

Los pollos E4 pasan la mayor parte del tiempo en pie o haciendo ejercicios de vuelo (aleteos y saltos en el nido). En caso de peligro pueden salir del nido caminando por las ramas adyacentes, e incluso pasar de un árbol a otro. Los pollos E4 pueden permanecer solos en el nido durante largos periodos de tiempo (también los pollos E3 pueden quedar solos en algunas ocasiones), permitiendo así que los dos adultos se alimenten simultáneamente y puedan satisfacer los mayores requerimientos energéticos de los pollos durante estas etapas del crecimiento. Debido a su ya elevado tamaño, el riesgo de predación sobre estos pollos es bastante bajo. Kahl (1962) observa que, a partir de la cuarta semana de edad, se produce un cambio en la actitud de los pollos, que pasan de comportarse pasivamente ante cualquier objeto extraño, a actuar de un modo más agresivo, defendiendo el nido activamente contra cualquier intruso.

A partir del momento en que los pollos comienzan a realizar

pequeños vuelos fuera del nido (50-55 días de edad), son considerados por nosotros como E5. En ellos el plumaje juvenil está ya totalmente desarrollado y exhiben un pequeño mechón de plumas blancas en la parte frontal de la cabeza. Los vuelos de los pollos E5 pueden ser simples planeos para regresar inmediatamente al nido, vuelos cortos hacia árboles altos de la colonia que les sirven como percha de observación, o bien vuelos hacia alguna zona inundada cercana a la colonia. En cualquiera de estos casos, los pollos regresan inmediatamente al nido para solicitar una ceba, tan pronto como observan la proximidad de alguno de sus progenitores. El reconocimiento familiar es muy preciso y basta la presencia de un progenitor volando en las inmediaciones del nido para que sus pollos (y no los de los nidos vecinos) regresen a éste.

Los vuelos, durante la etapa E5, son cada vez más largos y los periodos de estancia fuera del nido son cada vez mayores; los volantones comienzan a practicar, en los caños y charcas cercanas a la colonia, las pautas de pesca de "tanteo" y "patear", aunque continúan regresando al nido para ser cebados hasta los 60-70 días de edad, momento en cual abandonan ya la colonia definitivamente. En algunas ocasiones hemos observado como un pollo solicitaba alimento de un adulto cuando ambos se encontraban en el suelo en vez de en el nido; otras veces, los pollos volantones perseguían al adulto caminando por las ramas de otros árboles cuando éste se negaba a cebarlos en el nido, pero estos dos comportamientos son muy poco frecuentes y en ninguno de los casos se llegó a producir la ceba.

Es común que los jóvenes volantones E5 se posen en nidos

ajenos (en estas fechas hay ya muchos nidos vacíos), lo cual no ocurría nunca durante los estadios anteriores, cuando casi todos los nidos estaban ocupados y cualquier intrusión en un nido extraño sería repelida con agresivos picotazos.

El abandono de la colonia tiene lugar normalmente en los meses de Febrero y Marzo; los jóvenes volantones suelen permanecer todos juntos en una laguna próxima a las colonias "Macanilla A y B" durante más de una semana, antes de dispersarse con los adultos hacia otras áreas. Coincidiendo con la época en que los jóvenes abandonan las colonias, se concentran, en las lagunas y préstamos casi secos, grandes cantidades de peces moribundos debido a la elevada densidad y la anoxia provocadas por la escasez de agua; este hecho podría facilitar la alimentación de los jóvenes volantones, todavía inexpertos en el arte de la pesca.

En el momento en que abandonan definitivamente el nido, los volantones presentan un plumaje muy semejante al de los individuos adultos, excepto por su cuello y cabeza que son de color grisáceo, su mechón de plumas en la frente y su pico amarillento, más corto que el de los adultos. No se conoce con precisión el momento en que los jóvenes adquieren la apariencia definitiva de adulto, pero es probable que esto no suceda hasta el segundo o tercer año de vida (Kahl 1962).

### 10.A.3.- COMPORTAMIENTO REPRODUCTIVO

Aunque no es nuestra intención hacer una descripción exhaustiva de las pautas de comportamiento reproductivo exhibidas por los gabanes huesito (consúltese Kahl 1972a), nos ha parecido importante incluir en este capítulo un compendio de los comportamientos más habituales que, en relación con la formación de la pareja y con otras actividades reproductivas, hemos observado en las colonias de gabanes de los Llanos. Finalmente analizamos los patrones de actividad diaria de los adultos y los pollos en sus nidos a lo largo de las distintas etapas de la reproducción.

#### 10.A.3.1.- Formación de la pareja

La formación de las parejas tiene lugar una vez que los gabanes huesito han ocupado la colonia. El macho se sitúa en un lugar adecuado para el nido, desde el cual realiza un serie de exhibiciones con el fin de atraer a las hembras. Este es el patrón más general de formación de la pareja en la familia de las cigüeñas (Kahl 1972a).

Las exhibiciones más empleadas por los machos para llamar la atención de las hembras son:

- a) picotear repetidamente las ramas que rodean al lugar elegido para la colocación del futuro nido;
- b) jugar con una rama en el pico: manejarla entre las mandíbulas, depositarla, volverla a recoger, ...;

c) atusarse el plumaje; según Kahl (obr. cit.), este atusado difiere del normal en que se realiza de un modo más rítmico y estereotipado.

La aceptación de una hembra se manifiesta en la realización simultánea de la exhibición "arriba-abajo" por parte de los dos miembros de la pareja. Esta pauta de comportamiento, en el caso del gabán huesito, consiste en una elevación de cabeza y pico (semiabierto) hasta una posición próxima a la vertical, seguida de un descenso de la cabeza hacia delante y abajo hasta llegar a tocar con el pico la base que sustentará el futuro nido. En muchas ocasiones, el movimiento ascendente de la cabeza va acompañado por intentos de sujetarse o morderse los picos mutuamente. Durante el descenso de las cabezas puede tener lugar un cruce de cuellos, pasando el del macho siempre por encima del de la hembra; en este caso, la exhibición termina en un picoteo de los palitos del nido o de las ramas sobre las que se asentará éste. La exhibición "arriba-abajo", además de señal de aceptación, sirve también como saludo entre los dos miembros de la pareja cada vez que uno de ellos regresa al nido después de un periodo de ausencia. El "arriba-abajo" también es realizado por los gabanes huesito después de la expulsión de algún intruso, como una señal de victoria o reafirmación territorial.

Durante el cortejo, varias hembras pueden ser rechazadas antes de que una sea aceptada. El rechazo se manifiesta con un rápido picotazo de expulsión, consistente en una súbita extensión del cuello y el pico en dirección a la hembra rechazada; generalmente el picotazo no llega a contactar con la hembra, pero es suficiente para convencerla de que se aleje. El picotazo de

rechazo es realizado con la cola ligeramente levantada, las alas semiabiertas y el plumaje erecto. En ocasiones, la expulsión de una hembra pretendiente puede ir seguida de un castañeteo producido por las mandíbulas del macho. El rechazo de la hembra puede tener lugar inmediatamente, es decir en el primer instante en que la hembra trata de aproximarse al macho, o bien después de una aparente aceptación y de la realización conjunta de varios "arriba-abajo".

Una vez la hembra es aceptada y la pareja se ha establecido de forma definitiva, las exhibiciones "arriba-abajo" se repiten con mucha frecuencia durante varios días; también hemos observado con frecuencia, durante esas etapas, el "atusado mutuo" en el cual la hembra y el macho se picotean mutuamente las plumas del cuello, el pecho y el dorso. Una vez establecido el vínculo, pronto comienza la construcción del nido, tarea en la cual colaboran ambos miembros de la pareja; en solo 3-5 días un nido puede estar ya listo para la puesta de los huevos. El aporte de ramas para el mantenimiento de la estructura del nido continúa a lo largo de todo el periodo de cría e incluso hemos podido observar nuevos aportes de material por parte de los adultos cuando los pollos eran ya volantones.

#### 10.A.3.2.- Cópulas

Las cópulas se realizan en el lugar que ocupará el nido, antes de que esté terminado, o bien en el nido ya finalizado. Con frecuencia la hembra incita al macho a la cópula, inclinando su

cuerpo hasta una posición horizontal y presionando con su costado sobre el pecho del macho. El macho monta sobre la hembra lateralmente y, una vez encima de ella, flexiona las patas para lograr una posición que permita el contacto cloacal, manteniendo las alas semiabiertas para no perder el equilibrio. Después de que se ha producido el contacto cloacal, el macho dirige su pico verticalmente hacia abajo y con sus mandíbulas produce un castañeteo, al tiempo que mueve su cabeza de lado a lado haciendo que su pico choque con el de la hembra; este entrecuchar de los picos produce otro castañeteo de elevada intensidad, audible a bastante distancia de la colonia. El macho desmonta a la hembra por uno de los costados, aunque en una ocasión hemos observado como un macho, una vez finalizada la cópula, saltó hacia delante por encima de la cabeza de la hembra, para posarse en una rama próxima al nido.

#### 10.A.3.3.- Incubación

Los dos adultos se relevan en esta tarea. Durante intervalos de observación continuada que cubrían todo el periodo de luz solar, se contabilizaron 1-2 relevos en cada nido, con la única excepción de un nido en el cual el adulto que incubaba no fue relevado en todo el día por su pareja. La incubación es más intensa durante las primeras horas del día y al atardecer, con pequeños intervalos de descanso (inferiores a 5 min) que el adulto aprovecha para atusarse el plumaje, voltear los huevos o arreglar el nido. Entre las 12:00 y las 16:00 horas, los periodos de

descanso, en los que el adulto permanece sin incubar, son más largos (fig. 28), debido probablemente a las altas temperaturas imperantes durante el mediodía, que hacen innecesaria una incubación prolongada. Kahl (1964) ha estimado que el periodo de incubación del gabán huesito es de 28-32 días.

#### 10.A.3.4.- Ceba de los pollos

Las cebas tienen lugar siempre en el nido. La secuencia típica sería como sigue:

a) Llegada del adulto al nido.

b) En caso de que su compañero-a esté en el nido cuidando a los pollos, tiene lugar un saludo "arriba-abajo" entre ambos, después de lo cual, el adulto que estaba a cargo del nido lo abandona (aunque puede tardar varios minutos en marcharse); en una ocasión los dos adultos regurgitaron a la vez, antes de que uno de ellos abandonase el nido (fig. 28, nido F3).

c) Con la llegada del nuevo adulto los pollos comienzan a realizar de un modo continuado y muy intenso una pauta característica de "petición de alimento"; esta pauta consiste en movimientos de cabeza hacia abajo (el pico alcanza un ángulo aproximado de 45°) y hacia arriba (el pico alcanza la horizontal) como diciendo que "sí"; estos "síes" se repiten a elevada frecuencia y con una ligera pausa entre cada "sí" y el siguiente. En cada movimiento, el descenso del pico va acompañado de un gemido áspero y nasal. Durante la pauta de "petición de alimento" los pollos permanecen sentados sobre sus tarsos, con sus cabezas

dirigidas hacia el centro del nido, las alas semiabiertas y la cola ligeramente levantada. Los pollos mayores, cuando solicitan una ceba, suelen también morder o sujetar con sus mandíbulas el pico del adulto y en ocasiones pueden llegar a picotearle en las patas.

d) El adulto baja su pico hacia el centro del nido donde regurgita el alimento que transporta en su esófago. Los pollos recogen el alimento directamente del nido con gran rapidez; en ocasiones los pollos grandes muy hambrientos pueden llegar a recoger las presas directamente del pico del adulto antes de que lleguen a caer al nido; durante la primera semana de vida, los pollos son incapaces de tragar todas las presas regurgitadas, por lo que éstas son ingeridas de nuevo por el adulto para, en muchos casos, regurgitarlas más tarde (posiblemente en un estado de digestión más avanzado) cuando los pollos hayan recuperado el apetito y soliciten una nueva ceba.

#### 10.A.3.5.- Patrones de actividad diaria en el nido

En la mayoría de las especies existen ritmos diarios de alimentación y cuidado de los nidos. Estos ritmos dependen de un complejo de factores entre los que se encuentran la disponibilidad de alimento, las técnicas de captura y la exposición a la depredación (Kushlan 1976b). El ritmo con que los pollos son cebados en sus nidos, así como su cuidado y vigilancia, han de estar ajustados a los patrones generales de alimentación de los adultos (Kushlan, obr. cit.).

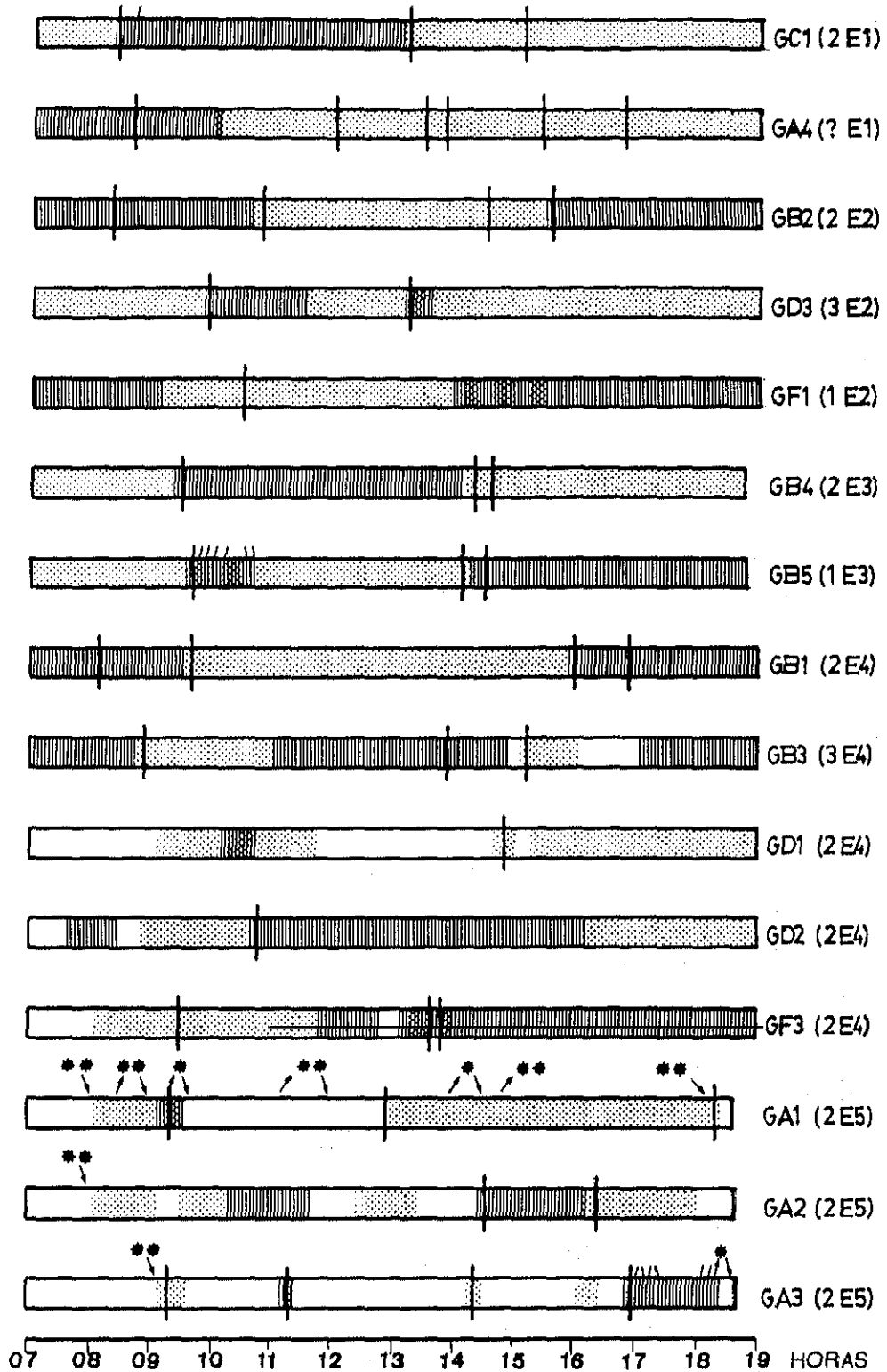








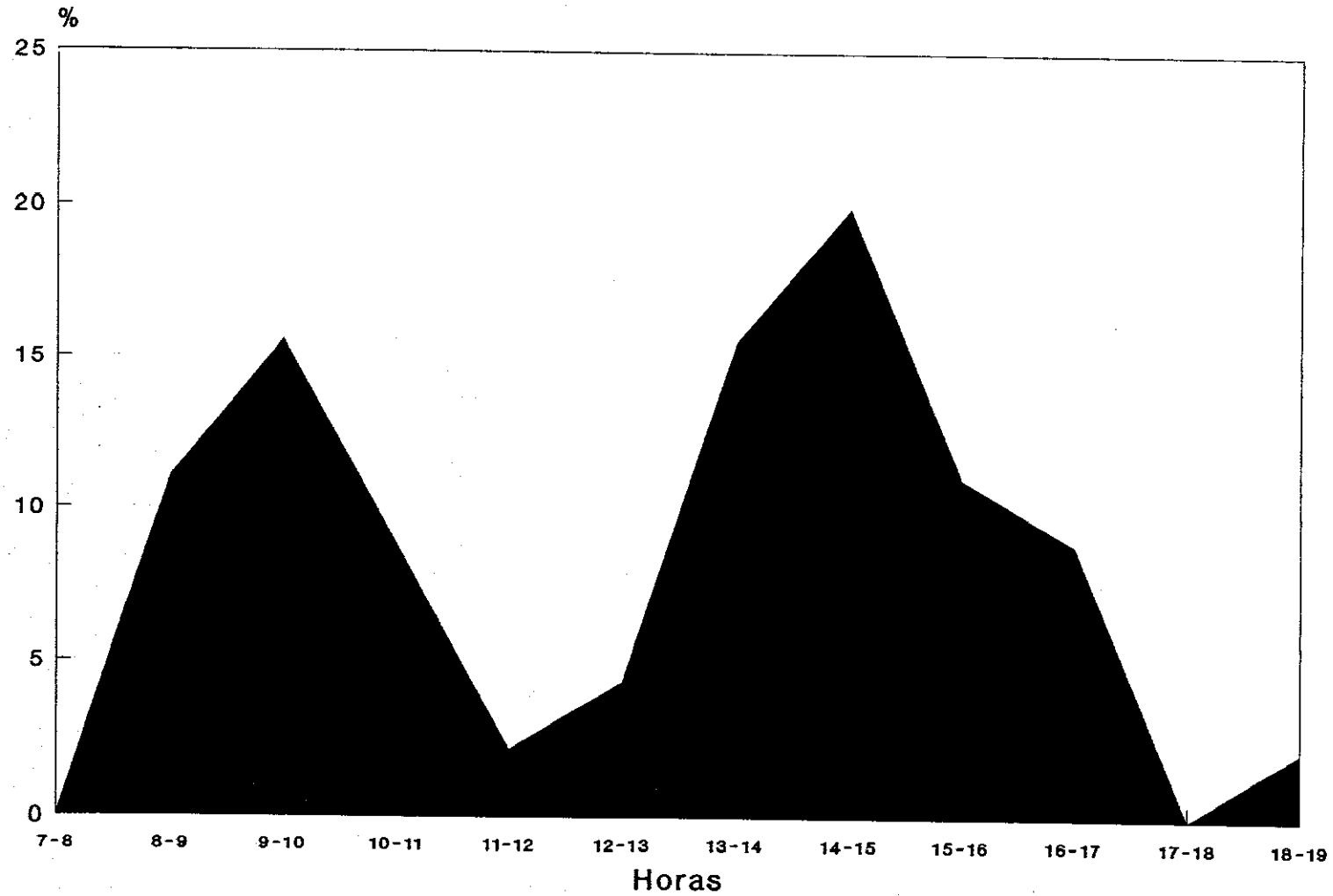
Fig. 28.- Cuidado parental, mantenimiento y alimentación en nidos de *Mycteria americana*

- |   |   |
|---|---|
|  Estancias del macho en el nido    |  El macho aporta materiales  |
|  Estancias de la hembra en el nido |  La hembra aporta materiales |
|  Ceba de los pollos                |  Pollos volantes             |

Nota: Para cada nido se indica el número de pollos que

contiene y su edad

Fig. 29.- Distribución de las cebas a lo largo del día en  
15 nidos de *Mycteria americana*



Un total de 15 nidos de gabán huesito, con pollos de diferentes edades, fueron observados de forma continuada durante dos periodos completos de luz solar. En ese tiempo se registraban oportunamente todas las actividades que tenían lugar en los nidos controlados (fig. 28).

Los dos adultos colaboran y se relevan en la alimentación de los pollos y en la atención y cuidado del nido. El número de cebas diarias en cada nido (considerando solo el periodo de luz solar) osciló entre 1 y 6, con un promedio de 2.9 (n=15).

Salvo excepciones (p.ej.: nido F1), se puede decir que los pollos más jóvenes son cebados con una mayor frecuencia (cebas pequeñas y frecuentes); en el caso de los pollos de edad E1, solo una fracción del alimento regurgitado por el adulto en cada ceba era ingerida por los pollos. En los nidos que contienen pollos mayores (E3 en adelante) las cebas son más abundantes, más espaciadas a lo largo del día y todas las presas regurgitadas (independientemente de su tamaño) son ingeridas por los pollos.

Las cebas pueden tener lugar a cualquier hora del día, pero se han detectado dos periodos durante los cuales se produce el mayor número de cebas en los nidos sometidos a control (fig. 29): el primero de ellos, entre las 08:00 y las 11:00 horas (35.6% de las cebas) y el segundo, entre las 13:00 y las 16:00 horas (46.7% de las cebas). No se encontraron diferencias significativas entre los dos sexos en cuanto al número de cebas realizadas (Wilcoxon-test,  $T=31$ ,  $P>0.05$ ). Globalmente un 55.8% de las cebas observadas fueron realizadas por machos y un 44.2% por hembras (n=43).

Durante los días especialmente calurosos, los adultos pueden suministrar agua a los pollos en las horas de mayor insolación,

aunque este comportamiento es muy poco frecuente en el gabán huesito. La secuencia es muy similar a la que se produce durante una ceba normal, pero en este caso, en vez de regurgitar presas, el adulto deja caer el agua que transporta en su esófago sobre las cabezas y los picos abiertos de los pollos. En los días soleados es muy común que los pollos más jóvenes sean protegidos por alguno de sus progenitores de la excesiva insolación a que está sometido el nido (especialmente en horas del mediodía); para ello, el adulto coloca sus alas en una posición característica denominada "alas en delta", consistente en mantener los antebrazos separados del cuerpo permaneciendo las primarias replegadas de forma que se crucen en frente o debajo de la cola (ver Kahl 1971c); con esta postura los gabaneros consiguen un eficaz sombreado de todo el contenido de sus nidos (también es usada durante el periodo de incubación).

No se apreciaron diferencias significativas entre los machos y las hembras en cuanto a los tiempos de permanencia en el nido al cuidado de los pollos ( $t$ -test,  $t_s=1.49$ ,  $P>0.05$ ). En nidos con pollos de edades E1, E2 o E3, la vigilancia por parte de los adultos se mantiene prácticamente durante todo el periodo de luz solar (fig. 28), pero a partir de la edad E4, los adultos comienzan a dejar solos a los pollos en el nido durante periodos de tiempo cada vez mayores. Así, en los nidos que contenían pollos E4 ( $n=5$ ), éstos permanecieron solos durante un promedio de 1 h y 47 min (14.7% del día), con un máximo de 5 h y 35 min (nido D1). En los nidos con pollos de edad E5 ( $n=3$ ), el promedio de permanencia solos en el nido ascendía a 6 h y 22 min (53.1% del día). En algunos casos (p.ej.: nido A3), los adultos se limitaban

a regresar para cebar a los pollos o aportar palos para el mantenimiento de la estructura del nido, pasando el resto del día en las áreas de alimentación o en los árboles percha de la colonia.

Los pollos E5 son ya capaces de realizar cortos vuelos y suelen pasar una buena parte del día fuera del nido. Los tiempos de permanencia fuera del nido por parte de los pollos E5 controlados (n=6) promediaron 3 h y 40 min, lo cual indica que estos pollos pasan fuera de sus nidos un 30.8% del día, porcentaje que se va incrementando a medida que los volantones se van haciendo más independientes.

#### 10.A.4.- EFFECTOS DE LA PRESENCIA HUMANA SOBRE LAS COLONIAS

Son numerosos los estudios que demuestran el efecto negativo que la presencia humana puede producir sobre determinadas aves coloniales. Las visitas periódicas a las colonias reproductivas, especialmente durante los estadios de formación, puesta de los huevos e incubación temprana, pueden causar pérdidas por predación, abandono de los nidos por parte de los adultos y desanimar a las aves que anidan más tardíamente (Dusi y Dusí 1968, Jenni 1969, Ellison y Cleary 1978). La magnitud del impacto producido varía enormemente según el tipo de colonia y su situación, las especies implicadas, la abundancia de depredadores y el momento en que se realicen las visitas (Frederick y Collopy 1989b).

Dado que era el nuestro un estudio pionero sobre la reproducción del gabán huesito en los Llanos y temiendo las consecuencias negativas que podría acarrear la realización de visitas repetidas a las colonias de cría, preparamos una primera entrada con el fin de: a) cuantificar el impacto causado por la presencia humana en el interior de una colonia de gabanes huesito y, b) comprobar si sería factible la realización de un estudio completo sobre la biología reproductiva de esta especie que incluyese visitas periódicas para controlar los nidos.

Se delimitó visualmente una parcela (aproximadamente 1/6 de la extensión total de la colonia) en la zona Noroeste de la colonia "Macanillal B", en la cual penetramos dos personas. En 20 minutos de estancia en el interior de la colonia se observó el contenido de 61 nidos con la ayuda de un espejo sujeto en el extremo de una viga desmontable de 3+3 m de altura; de este modo se evitaba el tener que subir a los árboles y se reducía el tiempo de estancia en el interior de la colonia, tratando de conseguir que la perturbación causada fuese lo menor posible (King 1978). Mientras permanecimos en la colonia y durante los 30 minutos siguientes a nuestra salida de ella, se observaba desde el exterior todo lo que acontecía en la parcela visitada.

Los resultados fueron muy desalentadores. Prácticamente todos los gabanes huesito del área muestreada se espantaron y volaron como consecuencia de nuestra entrada en la colonia, dejando los nidos temporalmente sin protección. Los primeros adultos que regresaron a sus nidos lo hicieron 10 min después de nuestra salida, pero algunos adultos todavía no habían regresado a sus nidos (casi todos ya con huevos) después de media hora. Durante

el tiempo de observación, 11 caricares encrestados (*Polyborus plancus*) y un caricare sabanero (*Milvago chimachima*) se concentraron sobre la parcela visitada de la colonia y expoliaron un total de 23 nidos. Aparentemente, los caricares no se comían todos los huevos de cada puesta sino solamente uno o dos en cada nido, aunque este dato no pudo ser confirmado positivamente.

De estos resultados se concluye que el acercamiento humano a la colonia durante las fases de puesta e incubación trae consecuencias nefastas para el éxito reproductivo de la especie, al facilitar enormemente la predación.

A finales del mes de Enero y durante todo el mes de Febrero, la gran mayoría de los nidos contenían pollos con edades superiores a E3. Estos pollos son ya lo suficientemente grandes y agresivos como para defenderse de sus predadores más comunes y hemos podido constatar que nuestra entrada en la colonia no tenía aparentemente ningún efecto facilitador de la predación. Durante ese periodo realizamos varias visitas a las colonias con el fin de obtener regurgitaciones que nos permitiesen valorar la dieta de la especie. En principio las visitas se realizaron con cautela y en zonas siempre periféricas, pues pensamos que los intentos de reanidación o las puestas de reemplazo podrían todavía verse afectadas por nuestra presencia; sin embargo, pudimos comprobar que el número de nidos con huevos en el mes de Febrero era nulo y los nidos con pollos jóvenes (menores de E3) muy escasos. En ninguna de las visitas realizadas durante estas etapas tardías de la cría, observamos casos de predación ni consecuencias negativas directas sobre las colonias.

#### 10.A.5.- FENOLOGIA DE LA REPRODUCCION

Nuestro trabajo de campo comenzó mediada la temporada de cría de 1988-89 y el final coincidió con el comienzo de la temporada 1990-91. Debido a ello solo se poseen datos completos referidos a la temporada de 1989-90, complementados con observaciones parciales correspondientes a los otros dos años.

Este hecho, unido a la imposibilidad ética de penetrar en las colonias durante los primeros estadios de cría (por razones ya comentadas), hacen que la información que poseemos sobre la fenología reproductiva del gabán huesito no sea todo lo precisa que hubiéramos deseado y se limite al resultado de observaciones realizadas desde el exterior de las colonias (con la sola excepción de una incursión, realizada durante el periodo de incubación de 1989, en la colonia B).

La ocupación de las colonias de cría tiene lugar en los meses de Octubre y Noviembre. En la temporada 89-90, los gabanes huesito comenzaron a llegar durante la última semana de Octubre y su número siguió aumentando durante la primera quincena de Noviembre. Las primeras puestas se detectaron en la segunda semana de Noviembre, pero la gran mayoría de las puestas tuvo lugar durante la segunda quincena de dicho mes. Si incluimos las puestas de reemplazo, el periodo de puesta se extendió hasta comienzos del mes de Enero. Los primeros pollos recién nacidos fueron observados el 12 de Diciembre y los últimos pollos volantones abandonaron las colonias durante la segunda quincena de Marzo.

En la temporada 90-91 las aves llegaron antes a las colonias.

Así, durante la primera quincena de Octubre, las colonias A y B estaban ya repletas de gabanos huesito. El día 16 de dicho mes se censaron 40 nidos incubando, lo que indica un adelanto de unos 20-30 días en las primeras puestas con respecto a la temporada anterior.

El periodo de incubación del gabán huesito es de 28-32 días (Kahl 1964); los pollos permanecen en el nido durante unas nueve semanas, pero pueden realizar cortos vuelos con regreso al nido a partir de los 50-55 días de edad (normalmente vuelan hacia otros árboles que sirven de percha o hacia algún lugar siempre muy próximo a la colonia).

La única referencia bibliográfica anterior a este trabajo, sobre la fenología del gabán huesito en nuestro área de estudio, se encuentra en Ayarzagüena et al. (1981). Estos autores informan de la nidificación de esta especie en 1978, en la colonia B (garcerero nº 6, para ellos), la cual habría comenzado a finales del mes de Octubre. Según Kahl (1964) las puestas iniciales en la península de Florida, tienen lugar en Noviembre y Diciembre, con nuevos intentos de reanidación que pueden extenderse hasta el mes de Mayo. En Surinam, Octubre es el mes en que se registra el mayor número de puestas (Spaans 1975).

La influencia de los ciclos hídricos en la fenología reproductiva del gabán huesito es muy alta. Varios autores han señalado la relación que existe entre la fecha de inicio de la reproducción en esta especie y el nivel de inundación en sus áreas de alimentación, que es lo que, en última instancia, determina la existencia de una mayor o menor disponibilidad de alimento (Kahl 1964, Clark 1978, Ogden et al. 1978, Ogden et al. 1980, Bancroft

et al. 1988). Por otra parte, Kushlan et al. (1975) han obtenido una relación empírica entre la tasa de desecación del medio en los Everglades (Florida) y el momento en que tiene lugar la formación de las colonias de gabán huesito.

El éxito de la reproducción dependerá también de la abundancia y disponibilidad de alimento. En el caso particular del gabán huesito (pescador eminentemente táctil), para garantizar el éxito en la cría, es necesaria la presencia de aguas superficiales que el ave pueda vadear con facilidad y la concentración en esas áreas de elevadas densidades de peces; solo en esas condiciones un buscador táctil encuentra buenas oportunidades de conseguir alimento en abundancia.

Es por esto que la fecha de inicio de la reproducción en esta especie debe estar ajustada a los ciclos del agua, de forma que la época con mayores requerimientos energéticos (cuando los pollos necesitan más alimento) coincida con una elevada disponibilidad de presas en las áreas de alimentación. La concentración de las puestas de gabán huesito en los meses de Octubre-Diciembre, hace que los mayores requerimientos energéticos para la colonia se presenten entre Diciembre y Febrero, periodo en el cual las densidades de peces en las áreas de alimentación son muy elevadas debido a la disminución progresiva en el nivel de las aguas (Kushlan et al. 1975, 1985).

10.A.6.- TAMAÑO DE PUESTA

Debido a los inconvenientes ya expuestos en apartados anteriores, no se pudieron obtener datos lo suficientemente precisos sobre las puestas de gabán huesito. En la única visita al interior de la colonia, realizada durante el periodo de incubación, se observaron un total de 46 puestas, aunque no poseemos garantías de que éstas estuviesen completas. Sin embargo, la gran mayoría de los nidos situados en la parcela visitada llevaban ya incubando más de una semana (obs. pers.), por lo que es de esperar que la mayoría de las puestas estuviesen ya completas en el momento de nuestra visita. El promedio obtenido fue de 2.82 huevos/nido, con un rango de variación de entre 2 y 4, siendo 3 la puesta modal (61% de los nidos). En 5 nidos, cuyo interior podía ser observado claramente desde nuestro hide, sí tenemos la certeza de que las puestas estaban completas; en ellos el promedio fue de 3.2 huevos/nido (2 con 3 huevos, 2 con 4 y 1 con 2). En la península de Florida, sobre una muestra de 13 nidos con puestas completas, Kahl (1964) obtuvo un tamaño medio de 3.3 huevos/nido.

Además de los 46 nidos mencionados, en nuestra visita a la colonia se hallaron doce nidos vacíos y tres nidos con un solo huevo que, por su color blanco inmaculado, parecía estar recién puesto. También se encontraron, bajo los árboles de la colonia, las cáscaras de siete huevos rotos, lo que indica que ya se había producido una cierta mortalidad de huevos en el momento de nuestra visita. Estas pérdidas no se pudieron asignar a ningún nido en

concreto dada la estrecha proximidad que existía entre los nidos del mismo árbol.

Los huevos son de forma elíptica, con superficie lisa y color blanco brillante, que se torna apagado al cabo de pocos días debido a la acumulación de suciedad sobre la cáscara (tonalidad ocre). Se midieron ocho huevos infértiles recogidos durante las visitas a la colonia realizadas en el mes de Febrero (algunos permanecían todavía en el nido junto a pollos de edad E3). La longitud promedio fue de 68.6 mm ( $s=2.5$ ) y la anchura de 46.6 mm ( $s=0.8$ ), con un peso medio de 65 gr ( $s=1.7$ ). Los límites de tamaño registrados fueron: 72.1 x 45.8 (el más largo y el menos ancho), 65.6 x 46.4 (el más corto) y 66.1 x 48.5 (el más ancho). Bent (1926) señala, para los huevos de gabán huesito, un tamaño medio de 67.9 x 46.0 mm ( $n=40$ ), ligeramente inferior al obtenido por nosotros.

#### 10.A.7.- CENSO DE PAREJAS NIDIFICANTES Y EXITO REPRODUCTIVO

Los únicos datos completos que poseemos corresponden al periodo de cría 89-90, complementados con datos parciales de los periodos 88-89 y 90-91. Se realizaron censos semanales en cada una de las colonias de cría desde un vehículo todo terreno y dos hives, uno de ellos (3.5 m) situado en las proximidades de la colonia "Macanillal B" y el otro (4 m) situado en la colonia "Macanillal D". El número máximo de parejas censadas en cada colonia y en cada temporada se representa en la tabla 39. Cada

gabán huesito observado incubando o en pie sobre un nido construido, era considerado como un pareja activa.

Es importante hacer notar que los datos correspondientes a 1988-89 no representan el número máximo de parejas que anidaron ese año, ya que los censos comenzaron en Enero, cuando la mayoría de los nidos contaban ya con pollos recién nacidos; de este modo no se han contabilizado todos los nidos fracasados durante las épocas de puesta e incubación, anteriores a nuestro primer censo. Si la evolución de las colonias en la temporada 88-89 siguiera los mismos patrones que en las otras dos temporadas, el número máximo de parejas que se habrían concentrado en las colonias durante los primeros estadios reproductivos de 1988, podría ser de más de el doble del número resultante en nuestros censos tardíos.

Tabla 39.— Número máximo de parejas de *Mycteria americana* censadas en cada colonia de cría.

	*1988-89	1989-90	1990-91
Colonia A	62	180	240
Colonia B	442	660	1540
Colonia C	10	-	-
Colonia D	36	-	-
<b>TOTALES</b>	<b>550</b>	<b>840</b>	<b>1780</b>

\* Nota: Los datos correspondientes a 1988-89 son cifras parciales, véase explicación en el texto.

El número de parejas que anidaron en la temporada 89-90 fue muy inferior al de otras temporadas (dato confirmado por numerosos habitantes del lugar), probablemente debido a la escasa precipitación recibida en la estación lluviosa precedente (la más baja de los últimos años, véase Climatología), que debió producir una gran escasez de alimento para los gabanés.

Debido a esta falta de precipitaciones y al manejo artificial de los niveles de agua en el tramo en el cual están comprendidas las colonias A y B, la profundidad alcanzada por el agua en las mismas, durante la temporada de cría 89-90, fue extremadamente baja en comparación con las otras dos temporadas. Así, cuando los primeros gabanés huesito llegaron a las colonias, la profundidad de agua, en la zona central del caño, era de solo 90 cm, y las zonas laterales de la colonia, en donde se encuentran todos los árboles que soportan nidos, estaban secas o solo ligeramente encharcadas. Como comparación diremos que en la temporada 88-89, en este tramo del caño se alcanzaban profundidades de 230 cm en la zona central y 110 cm a nivel de los árboles con nidos; en el inicio de la temporada de cría 90-91 el nivel de agua era de 100 cm en las zonas laterales y de 220 cm en el centro.

La falta de inundación en las colonias puede haber contribuido muy significativamente a la escasa cantidad de gabanés huesito que anidaron durante 1989-90 y también al bajo éxito reproductivo que, como veremos más adelante, se registró en esa temporada. La falta de agua permitiría, por ejemplo, el acceso a los nidos de depredadores terrestres que en otros años normales tendrían muy difícil la entrada en las colonias.

En la península de Florida, Kahl (1964) señala el hecho de

que durante las temporadas de cría 1956-57 y 1961-62 no existió intento alguno de anidación por parte de los gabanés. En ambos casos la precipitación recibida había sido muy escasa y la sequía era extremadamente dura.

En la temporada 1989-90 la colonia "Macanillal A", con 180 nidos activos, fue abandonada por completo en un intervalo de muy pocos días, cuando la mayoría de los nidos se encontraban todavía en fase de incubación, sin que hayamos podido determinar la causa real de este abandono. Es posible que se debiera a las duras condiciones ambientales a las que antes hemos hecho referencia, aunque no se puede descartar una perturbación de origen humano (un camino pasa muy próximo a esta colonia).

La colonia "Macanillal B", con 660 nidos activos, produjo un total de 435 volantones (0.66 pollos/nido activo) en la temporada 89-90. Aunque carecemos de datos procedentes de otras temporadas que nos permitan hacer comparaciones, resulta evidente que la eficacia reproductiva es bastante baja: solo unos 260 nidos lograron sacar adelante al menos un pollo (el número medio de pollos volantones/nido exitoso fue de 1.67, rango:1-3) lo cual, si incluimos a los nidos abandonados de la colonia "Macanillal A", representa solo un 30.9% de nidos exitosos (n=840).

Además, hemos de tener en cuenta que la mortalidad de los jóvenes volantones durante los meses posteriores al abandono de la colonia puede llegar a ser muy alta, especialmente en años como éste, en los cuales la escasez de alimento existente puede resultar en la producción de jóvenes subóptimamente alimentados (Ogden et al. 1978).

A pesar de los muchos trabajos existentes, referidos a la

reproducción del gabán huesito en el Sureste de Estados Unidos, son pocos los que aportan datos precisos que nos permitan hacer comparaciones. Kahl (1964) señala cifras que oscilan entre 1.34 y 2.92 jóvenes/nido exitoso, para el periodo 1958-1961 (promedio global de todas las colonias: 2.25). Ogden et al. (1987) señalan la existencia de diferencias importantes entre el éxito reproductivo de las colonias del Sur y del Norte de Florida. En las primeras, el porcentaje de nidos que lograban sacar adelante pollos volantones oscilaba entre el 0% y el 59% (periodo de 1977-1985), mientras que en las segundas variaba entre el 45% y el 88% (en el mismo periodo).

#### 10.A.8.- MORTALIDAD Y SUS CAUSAS

Son varias las causas que contribuyen a la mortalidad de huevos y pollos en las colonias de gabán huesito pero resulta muy difícil hacer una valoración exacta de la importancia relativa de cada una de ellas.

Las caídas de huevos del nido debido a las peleas por los lugares de anidación o al robo de materiales, tan frecuentes en la colonia durante las primeras semanas de cría, así como el derrumbamiento de nidos mal contruidos, son dos de las causas que provocan mayores mortalidades durante las primeras fases de la reproducción (véase Bryan y Coulter 1991).

En la visita a la colonia "Macanillal B", realizada durante la fase de incubación, se chequearon varios nidos incompletos que

contenían ya puestas de hasta tres huevos; varios de estos nidos no alcanzaban los 50 cm de diámetro máximo (tamaño muy inferior al de los nidos medidos en el mes de Marzo una vez completada la reproducción, tabla 38), con una taza central de solo 20 cm todavía no acondicionada adecuadamente con material vegetal. Estas puestas prematuras, en nidos mal contruidos o incompletos, son causa de la caída y pérdida de gran cantidad de huevos en la colonia.

Las condiciones meteorológicas adversas como pueden ser las precipitaciones fuertes (que se registran ocasionalmente, aunque son anormales en esta época del año) o los vientos muy intensos, pueden llegar a derribar nidos recién iniciados o mal contruidos (Jenni 1969). La muerte de uno de los miembros de la pareja (ocho gabanos huesito adultos fueron encontrados muertos en las inmediaciones de la colonia B), el abandono del nido por parte de los adultos y el suministro de alimento insuficiente a los pollos, son también causas potenciales de mortalidad en las colonias de gabán.

Pero, aunque es cierto que cualquiera de las circunstancias antes mencionadas puede causar en algún momento la muerte de un buen número de huevos y pollos, nuestras observaciones nos conducen a pensar que es la predación la principal causa de mortalidad en las colonias de gabán huesito de los Llanos.

Son varios los predadores que en alguna ocasión han sido observados devorando huevos y pollos de gabán huesito o interactuando de alguna forma con ellos. El principal predador es, sin duda alguna, el caricare encrestado (*Polyborus plancus*). A cualquier hora del día y en cualquier fase del periodo

reproductivo, se puede observar algún caricare encrestado sobrevolando las colonias (incluso una pareja comenzó a criar en la colonia "Macanillal A"). Estas aves aprovechan cualquier momento en que un nido se encuentre desprotegido, por ausencia de los adultos, para expoliarlo. Este hecho ocurre con mayor frecuencia durante la fase de incubación, etapa en la cual es posible observar algún caso de predación del caricare encrestado sobre huevos de gabán huesito, prácticamente en todos los días de observación (6-8 horas/día). En la colonia "Macanillal A" se registró el máximo de predación observada en un solo día: 14 nidos con huevos fueron expoliados por los caricares, ocho de ellos en un intervalo de tan solo una hora.

Cuando un caricare encrestado observa la existencia de algún nido desprotegido se posa, inicialmente, en alguna rama situada en las inmediaciones y luego salta sobre el nido. Una vez en él, golpea los huevos con su pie hasta que los resquebraja; luego, con el pico, abre un hueco en la cáscara a través del cual devora el contenido del huevo. Normalmente los huevos son consumidos en el propio nido, aunque en algunas ocasiones se ha observado como los caricares pueden transportar, con ayuda del pico, huevos semirrotos hasta el suelo, para allí terminar de comerlos. El caricare puede consumir todos los huevos que contiene el nido, aunque muchas veces, especialmente cuando hay muchos nidos desprotegidos (como en el caso de nuestra visita al interior de la colonia "Macanillal B"), solo una parte de la puesta (1 ó 2 huevos) es consumida en cada uno de los nidos, pasando el ave al nido siguiente con gran rapidez, sin haber terminado previamente con el contenido del nido anterior.

La respuesta de los gabanes huesito adultos ante la presencia de estas aves de rapiña en el interior de las colonias es completamente pasiva. Así, un gabán puede contemplar como los caricares devoran los huevos de un nido vecino (a veces a menos de 1.5 m de distancia del suyo) sin inmutarse y sin hacer nada para impedirlo. Normalmente los caricares terminan de expoliar el nido antes de que el adulto propietario de éste retorne. En una ocasión pudimos observar como un gabán adulto regresaba a su nido cuando el caricare estaba aún en él, dispuesto a comerse los huevos; en este caso el gabán expulsó al caricare dirigiéndole un agresivo picotazo en el mismo momento de posarse. En los casos en que el gabán regresa a su nido cuando éste ya ha sido expoliado, el propio gabán arroja fuera del nido las cáscaras vacías de los huevos.

Además de la predación sobre los huevos, existe también una predación sobre pollos jóvenes por parte de los caricares encrestados, aunque ésta no sea tan intensa. En tres ocasiones se observó a un caricare portando entre sus garras un pollo de pocos días de edad; la rapaz transportaba al pollo hasta una zona cercana a la colonia y allí, en el suelo, lo devoraba; en uno de esos casos se registró una intensa pelea entre tres caricares por la posesión de un pollo de gabán.

Resulta difícil dilucidar si la causa primera de mortalidad es la predación o si ésta no es más que una consecuencia del abandono definitivo del nido por parte de los adultos (Frederick y Collopy 1989a). En nuestro caso nos inclinamos a pensar que es la predación la verdadera causa de las pérdidas ya que en la mayoría de los casos se ha podido constatar el regreso de los

adultos al nido con posterioridad a la predación.

Otros depredadores aéreos cuyos efectos negativos sobre las colonias de gabanes huesito hemos podido constatar son:

- Caricare sabanero (*Milvago chimachima*): observado en una ocasión, mezclado con un grupo de caricares encrestados, consumiendo huevos en nidos de gabán huesito en la colonia B.

- Gavilán andapié (*Parabuteo unicinctus*): se observó a un individuo devorando en el suelo a un pollo de gabán de edad E4 que estaba todavía caliente (recién muerto), lo que nos lleva a pensar que fue el propio gavilán el que dio muerte al pollo, a pesar del gran tamaño de éste. En otra ocasión, durante los meses en que la colonia B estaba ocupada por las garzas (Julio-Octubre), observamos la captura de un pollo de *Casmerodius albus* por parte de un gavilán andapié. Al menos una pareja de esta especie ha criado en la propia colonia B y con frecuencia se les podía ver sobrevolando los nidos de gabanes, aunque es posible que busquen preferentemente otros tipos de presas como las iguanas (*Iguana iguana*), cuya captura hemos podido observar en varias ocasiones.

- Zamuro (*Coragyps atratus*): este ave necrófaga está siempre presente en las proximidades de las colonias de cría de los gabanes, volando frecuentemente sobre ellas. Se la ha observado consumiendo los restos abandonados por los caricares después de haber expoliado los nidos. Posiblemente puedan también consumir huevos y pollos que hayan sido abandonados en el nido o que hayan caído al suelo. En la temporada 89-90 se les observaba con gran frecuencia en el suelo seco bajo los árboles de las colonias A y B, caminando junto con los caricares encrestados, en busca de restos de huevos caídos o de regurgitaciones. Su papel es el de

un carroñero oportunista, más que el de un verdadero depredador.

- **Águila negra** (*Buteogallus urubitinga*): es la rapaz más poderosa de las presentes en el Llano y la única que podría llegar a hacer frente a un ave del tamaño de un gabán huesito adulto (hemos constatado un ataque sobre un adulto de *C. albus*). El águila negra podía ser observada con relativa frecuencia sobrevolando la colonia B, aunque solo se registró un caso de predación: un águila se posó sobre un nido que se encontraba desprotegido (no se pudo observar si contenía huevos o pollos recién nacidos); pocos segundos después, se abalanzó sobre un segundo nido, expulsando de él a un gabán adulto que estaba incubando; sin embargo, el águila no llegó a consumir los huevos de ese nido, ya que levantó el vuelo ante la observación de su pareja volando sobre la colonia; un caricare encrestado se posó entonces en el primero de los nidos expoliados por el águila; ésta regresó inmediatamente al nido, expulsó al caricare y continuó con la predación sobre el primer nido, olvidándose del segundo.

Otras aves rapaces han sido observadas sobrevolando las colonias de gabanes y aunque no hemos constatado ningún caso de predación por su parte, pueden ser consideradas como predadores potenciales de los huevos/pollos de gabán huesito. Entre ellas están los oripopos (*Cathartes aura* y *C. burrovianus*) que actuarían como carroñeros, de forma semejante al zamuro. También el lechuzón orejudo (*Bubo virginianus*) se deja ver con frecuencia en las inmediaciones de las colonias; este ave podría ser un importante predador nocturno, tal como se ha constatado en otras colonias de aves ciconiiformes (Pratt y Winkler 1985).

Los predadores terrestres tienen muy limitado el acceso a las

colonias estudiadas por nosotros, al encontrarse éstas normalmente inundadas. La predación por parte de mamíferos terrestres podría ocurrir solo en aquellos años en los que el agua que rodea a la colonia desaparece (Frederick y Collopy 1989c), tal como sucedió con las colonias A y B durante la temporada 89-90. En esas condiciones, animales como el rabipelado (*Didelphis marsupialis*) o el zorro cangrejero (*Procyon cancrivorus*) podrían preñar sobre los nidos de gabán dada su gran habilidad para trepar a los árboles. Aunque nunca hemos encontrado evidencias de su actividad en las colonias de gabán huesito, sí se les ha observado en numerosas ocasiones en otras colonias de ciconiiformes existentes en el área de trabajo.

Los pollos que abandonan el nido débiles o en mal estado, pueden ser presa fácil de los perros cimarrones o de los zorros (*Cerdocyon thous*), que han sido observados merodeando por los alrededores de las colonias de gabanes. En 1990 se encontraron, en las inmediaciones de la colonia "Macanillal B", los restos de dos jóvenes de gabán huesito, que probablemente habían sido devorados durante la noche por alguno de estos predadores.

Durante los años normales en que la colonia se encuentra inundada, los pollos jóvenes caídos de los nidos al agua son presa rápida de las babas (*Caiman crocodilus*) que se concentran en grandes densidades bajo los árboles de las colonias (obs. pers., Ayarzagüena et al. 1981). Las babas son importantes como depredadores solo cuando los pollos caen al agua, por lo cual su efecto podría ser considerado como de carroñeros. El alimento regurgitado por los pollos en los momentos de stress o caído al agua durante las cebas, es también devorado rápidamente por las

babas y los caribes (Serrasalimidae).

En cuanto a la mortalidad de los adultos, se puede decir que prácticamente carecen de enemigos naturales de importancia. En una ocasión se observó una baba (*C. crocodilus*) con un gabán huesito adulto entre sus fauces, pero no nos es posible asegurar si el ave fue capturada viva o si ya estaba muerta o en mal estado en el momento de ser capturada. Durante la época de sequía, los gabanes y las babas pescan en estrecha proximidad sin que hayamos observado ningún tipo de agresión o interacción entre ellos. Por otra parte, hemos podido constatar un hecho curioso, que tuvo lugar cuando una baba capturó una gran guabina (*Hoplais malabaricus*) en una laguna casi seca; inmediatamente fue rodeada por cuatro gabanes huesito que se situaron a escasamente medio metro de la cabeza del reptil, aparentemente esperando a que soltase la presa para intentar robársela. Estos datos nos conducen a pensar que las babas no deben constituir una amenaza real para los gabanes, independientemente de la observación a que antes hemos hecho referencia (baba con gabán en su boca).

Durante las temporadas de cría 89-90 y 90-91 encontramos un total de ocho cadáveres de gabanes adultos en las colonias de reproducción y sus alrededores. Es difícil determinar cuales pudieron ser las causas de sus muertes: cuatro de ellos se hallaban ya en muy mal estado cuando fueron encontrados y los otros cuatro habían fallecido recientemente: uno de ellos presentaba un ala rota, otro un fuerte hematoma interno en la parte dorsal de la cavidad abdominal, mientras que los otros dos no mostraban ningún signo externo sospechoso de ser el causante de su muerte.

## 10.B.- Ciconia maquari

### 10.B.1.- ESTRUCTURA DE LAS COLONIAS

Durante la temporada de cría de 1989 se localizaron en el Hato El Frío un total de cuatro colonias reproductivas de gabán peonío (ver fig. 1), dos de las cuales ya habían sido citadas previamente en la bibliografía (Ayarzagüena et al. 1981). También se encontraron 12 nidos solitarios, situados a lo largo del caño Macanillal (en árboles de la orilla o semicubiertos por el agua del caño). Se exponen a continuación algunas de las características principales de cada una de las colonias:

#### - Colonia Macanillal B

Se encuentra en el caño del mismo nombre y es la misma que será ocupada luego por los gabanes huesito durante los meses de Octubre a Marzo. La vegetación está dominada por *Coccoloba* sp., sobre la cual se asientan el 84.6% de los nidos de gabán peonío. Otros detalles sobre el tamaño y estructura de esta colonia se han comentado ya en el capítulo referente al gabán huesito.

En 1989 se censaron en la colonia "Macanillal B" un total de 23 nidos de gabán peonío (tabla 40), junto con unos 400 nidos de garza real (*Casmerodius albus*) y 90 nidos de garza morena (*Ardea cocoi*). Existe entre estas tres especies un cierto reparto espacial de la colonia, con el cual se consigue evitar una excesiva competencia interespecífica por los lugares de anidación

(Burger 1978). Varios autores han puesto de manifiesto la existencia de una zonación entre los nidos de las distintas especies que componen una colonia mixta (Jenni 1969, Maxwell y Kale 1977, Beaver et al. 1980, Burger y Gochfeld 1990). En la colonia que nos ocupa, las garzas reales suelen ocupar los árboles más bajos y más próximos al centro del caño, mientras que la garzas morenas anidan preferentemente en árboles más altos y situados hacia las orillas del caño (véase Ayarzagüena et al. 1981). El gabán peonío sitúa sus nidos en los extremos de la colonia, sin mezclarse apenas con las otras especies. De los 23 nidos censados, 11 se hallaban en la parte Suroeste de la colonia, próximos a los nidos de las garzas, pero solo dos de ellos compartían árbol con algún nido de garza; los 12 nidos restantes se concentraban en el extremo Noreste de la colonia, a más de 20 m de los nidos de garza más próximos.

La altura media de los nidos de gabán peonío de esta colonia fue de 4 m ( $s=0.8$ ; rango:2-5;  $n=17$ ). El promedio de nidos/árbol fue de 1.7 ( $s=1.1$ ; rango:1-4;  $n=7$  árboles).

Ayarzagüena et al. (1981) señalan la nidificación de solo tres parejas de gabán peonío en esta colonia. Junto a ellas también habrían anidado la garza real (200 nidos), la garza morena (200 nidos), la cotúa olivácea (*Phalacrocorax olivaceus*, 150 nidos) y la cotúa agujita (*Anhinga anhinga*, 70 nidos). Estas dos últimas especies no han utilizado la colonia durante los años en que se llevó a cabo nuestro estudio (1989 y 1990).

#### - Colonia Los Ororitos

Se encuentra a mitad de camino entre las "fundaciones" de La

Morita y Mata de Guamo (véase fig. 1, F), en una "mata" de media hectárea de extensión con forma de península, situada en el extremo de una pequeña laguna. El suelo sobre el que se asientan los árboles de la colonia suele encharcarse superficialmente durante los meses en los que la profundidad de agua en la laguna es mayor (Agosto-October). En 1989 se contabilizaron 21 nidos activos de gabán peonío, junto a 44 de garza morena y uno de garza silbadora (*Syrigma sibilatrix*). Por la noche, la colonia era usada como dormitorio por unas 300 garcitas rezneras (*Bubulcus ibis*) y un número indeterminado de tautacos (*Theristicus caudatus*) y guacos (*Nycticorax nycticorax*).

No se observa en esta colonia una zonación clara entre los nidos de los gabanes peonío y los de las garzas morenas. Las dos especies usan los mismos tipos de árboles como soporte y no se apreciaron diferencias importantes en cuanto a la altura de sus nidos. La interacción entre la estructura de la vegetación y algunos factores, como el número de especies implicadas y la abundancia de aves en la colonia, determinaría en última instancia la existencia de una mayor o menor segregación entre los nidos de las diferentes especies (Beaver et al. 1980). El escaso número de especies y nidos presentes en esta colonia puede hacer innecesaria una estratificación de los nidos, a diferencia de lo que ocurre en otras colonias del área (véase Ayarzagüena et al. 1981).

Las especies arbóreas más importantes de "Los Ororitos" y la proporción de nidos de gabán peonío que soporta cada una (datos de 1989) son: *Ficus* sp. (42.8% de los nidos), *Coccoloba caracasana* (38.1%), *Phitecellobium lanceolatum* (4.8%) y otras especies (14.2%). La altura media de estos árboles es de 9.2 m (rango:3.5-

12). Los nidos de gabán peonío se encontraban a una altura media de 8.4 m ( $s=3.5$ ;  $n=23$ ). El número de nidos de gabán peonío/árbol fue de 3.2 (rango:1-9;  $n=7$ ), aunque es importante el hecho de que un solo árbol (*Ficus* sp.) soportaba el 26% de todos los nidos de la colonia (9 de gabán peonío y 9 de garza morena). La distancia media al nido más próximo dentro del mismo árbol era de 2.5 m (rango:1.5-5). No se ha encontrado en toda la bibliografía consultada ninguna cita previa referida a esta colonia.

#### - Colonia El Boral

Es la colonia de gabán peonío más importante del Hato El Frío. Se encuentra en un bosque-mata próximo a la gran laguna de "El Boral" y rodeado por una serie de ramificaciones del caño Capuchinos, cuyo curso se haya cortado por una "tapa" a escasa distancia de la colonia (fig. 1, E). En la época de lluvias la colonia queda constituida por 2-3 islas, forestadas en su mayor parte y separadas entre si por estrechos brazos de agua.

En total se contabilizaron (en 1989) 40 nidos activos de gabán peonío, 27 de los cuales se encontraban en la isla pequeña (superficie de unos 200 m<sup>2</sup>) que durante 1989 no quedó completamente aislada por el agua, pudiéndose acceder a ella desde tierra. Dada la ausencia de otras especies acompañantes en esta parcela de la colonia, estos 27 nidos fueron los elegidos para la realización de las visitas periódicas. Los 13 nidos restantes se hallaban dispersos por el resto de la colonia, entremezclados con nidos de otras aves: 320 de garza real (*Casmerodius albus*), 180 de garza morena (*Ardea cocoi*), 72 de cotúa olivácea (*Phalacrocorax olivaceus*), 9 de cotúa agujita (*Anhinga anhinga*) y uno de garzón

soldado. También anidaron en la colonia varias parejas de zamurita (*Phimosus infuscatus*), garcita azul (*Florida caerulea*), guaco (*Nycticorax nycticorax*) y chucuaco enmascarado (*Nyctanassa violacea*). La colonia es usada, durante la época de lluvias, como dormitorio nocturno por unas 1800 garcitas rezneras (*Bubulcus ibis*) y, desde primeros de Octubre, por un número cada vez mayor de corocoros rojos (*Eudocimus ruber*).

Las especies arbóreas más empleadas como soporte de los nidos fueron: *Sapium biglandulosum* (12.8% de los nidos), *Cordia tetandra* (53.8%), *Ceiba pentandra* (15.4%), *Coccoloba* sp. (5.2%) y otras especies no identificadas (12.8%). La altura media de los árboles que sostenían nidos de gabán peonío era de 7.3 m (rango:6-9); la altura media de los nidos era de 6.9 m (5-9), y el promedio de nidos/árbol fue de 2.6 (1-6).

En la colonia de "El Boral" se observa la existencia de una estratificación semejante a la comentada anteriormente para la colonia "Macanillal B", con las garzas reales ocupando siempre los árboles centrales y más bajos de la colonia (2-3 m), las garzas morenas en árboles más laterales de altura media-alta (4-15 m), mientras que las cotúas oliváceas se concentran en elevadas densidades en un número muy reducido de árboles altos y marginales (Ayarzagüena et al. 1981). Los gabanes peonío prefieren también los árboles altos y marginales, pero separados de las áreas con mayor densidad de especies acompañantes; como ya se ha comentado, la mayor parte de los nidos de gabán peonío (57.5%) se concentraban en una isla en la cual el número de parejas de otras especies era muy escaso (solo tres nidos de garza morena).

Tabla 40.- Algunas características de los nidos y las colonias de reproducción de gabán peonío (*Ciconia maguari*) en el Hato El Frío, durante la temporada de 1989.

	Nº nidos activos	Otras aves que nidifican en la colonia	Altura nidos	Nºnidos/ árbol	Altura árboles	spp. de árboles más importantes
El Boral	40	<i>C. albus</i> <i>A. cocoi</i> <i>Ph. olivaceus</i> <i>A. anhinga</i>	6.9 (5-9)	2.6 (1-6)	7.3 (6-9)	<i>C. tetandra</i> <i>C. pentandra</i> <i>S. biglandulosum</i>
Los Ororitos	21	<i>A. cocoi</i>	8.4 (2.5-11.5)	3.2 (1-9)	9.2 (3.5-12)	<i>Ficus</i> sp. <i>C. caracasana</i>
Macanillal B	23	<i>C. albus</i> <i>A. cocoi</i>	4 (2-5)	1.7 (1-4)	3.8 (2.9-6)	<i>Coccoloba</i> sp.
La Yagüita	17	-	(6-11)	-	(6-12)	<i>S. apetala</i>
Solitarios	12	-	8.1 (2.5-14)	(1-2)	(3-14)	<i>Coccoloba</i> sp.

Nota: Se indica el promedio obtenido para cada medida lineal, seguido de su rango de variación (entre paréntesis), expresados ambos en metros. Por nidos activos se entienden aquellos en los cuales tuvo lugar la puesta de algún huevo.

- Colonia La Yagüita

Se encuentra en una mata aislada de aproximadamente 600 m<sup>2</sup>, situada 2 km al Suroeste de la "fundación" del mismo nombre (fig. 1, I). Durante la estación lluviosa, la colonia se encuentra completamente rodeada de esteros inundados que dificultan enormemente el acceso a ella. La vegetación arbórea es la típica de una "mata" (ver Vegetación) con dominancia del camoruco (*Sterculia apetala*) que es la especie que soporta la mayoría de los nidos. Esta colonia fue localizada en 1989, cuando se encontraba ya en un estado avanzado de cría. En ese momento contenía 17 nidos activos de gabán peonío con pollos recién nacidos o huevos a punto de eclosionar. No se encontraron otras especies acompañantes, a excepción de una pareja de garzón soldado.

Así pues, durante la temporada de cría de 1989, se contabilizaron un total de 113 nidos activos de gabán peonío, de los cuales 12 eran solitarios (10.6%) mientras que el resto (89.4%) se agrupaban en cuatro colonias reproductivas. Estos porcentajes difieren de los obtenidos por Thomas (1986) en los Llanos Centrales, donde el 78% de los nidos eran coloniales y el 22% solitarios ( $X^2=4.21$ ,  $0.01 < P < 0.05$ ).

Durante la temporada de cría de 1990 se realizaron censos periódicos en las colonias de gabán peonío, con los siguientes resultados: El Boral, 42 nidos; Los Ororitos, 23 nidos; Macanillal B, 27 nidos; La Yagüita, 15 nidos; y un total de 17 nidos solitarios. Además se localizaron dos nuevas colonias de cría en áreas en las que no se había registrado ningún nido de gabán peonío activo durante la temporada de 1989. La primera de ellas

(colonia "Mucuritas") se encontraba en una "mata" de tamaño inferior a media hectárea, situada 2 km al Oeste de la "fundación de La Apontera", a orillas del caño Mucuritas (ver fig. 1, G). En 1990 se contabilizaron en ella 14 nidos de gabán peonío (con un nido de garzón soldado como única compañía); en 1989 solamente se había encontrado aquí un nido de garzón soldado y un intento de anidación por parte de una pareja de gabanes peonío que fue abandonado durante la etapa de construcción del nido. La segunda colonia nueva (colonia "El Garcero") estaba también en una "mata" (1 Ha) situada entre las casas principales del Hato y la "fundación de Manirito", en un lugar próximo al caño Rabo de Iguana (fig. 1, H). Esta colonia contó en 1990 con ocho parejas de gabán peonío, sin otras especies acompañantes.

Teniendo en cuenta todos estos datos, en 1990 se localizaron en el Hato El Frío 146 nidos de gabán peonío, 33 más que en 1989. El número de nidos aumentó en casi todas las colonias del área (excepto en "La Yagüita" que contó con 2 nidos menos): 2 nidos más en "El Boral", 2 más en "Los Ororitos", 4 más en "Macanillal B" y 5 nuevos nidos solitarios, a lo que hay que añadir los 22 nidos de las nuevas colonias, "Mucuritas" y "El Garcero".

Thomas (1987) advierte del grave declive experimentado por las poblaciones de gabán peonío en Venezuela durante los últimos años. En su área de estudio (los Llanos Centrales), el número de parejas nidificantes disminuyó gradualmente de 32 en 1975 a ninguna en 1984. La situación en nuestra zona de trabajo no parece ser tan alarmante; el número de parejas censadas en 1989 y 1990 puede considerarse como relativamente alto, especialmente si se compara con los datos procedentes de otras áreas geográficas.

## 10.B.2.- COMPORTAMIENTO REPRODUCTIVO

### 10.B.2.1.- Formación de la pareja

Con el comienzo de las lluvias, durante los meses de Mayo y Junio, los gabanes peonío se concentran en bandadas en las inmediaciones de las colonias de cría. Es en estos grupos en donde tiene lugar la formación de las parejas y/o el reencuentro entre los gabanes ya emparejados en temporadas anteriores. En otras zonas de Venezuela (Llanos Centrales), donde las poblaciones de gabán peonío son migradoras, los individuos regresan a sus áreas de cría entre Marzo y Mayo, dependiendo de las precipitaciones, y se concentran cerca de las colonias de un modo semejante a como sucede en nuestra zona de trabajo (Thomas 1986).

La principal pauta de comportamiento implicada en el emparejamiento es la exhibición "arriba-abajo". Esta pauta es común a toda la familia de las cigüeñas, aunque existen ciertas diferencias específicas, que hacen de ella un carácter muy útil para determinar las relaciones taxonómicas dentro del grupo (Kahl 1972b, 1973). En el caso del gabán peonío, el individuo echa su cabeza y cuello hacia atrás, pasando por la vertical y llegando generalmente con la cabeza hasta el dorso. La pauta va frecuentemente acompañada de un castañeteo producido con las mandíbulas.

El "arriba-abajo" es también usado como señal de victoria después de la expulsión de un individuo extraño, pero su función

básica está en la formación de la pareja y el reconocimiento mutuo. La realización simultánea del "arriba-abajo" es esencial para el mantenimiento del vínculo entre los dos miembros de una pareja; en este caso, la pauta concluye con un movimiento de las cabezas hacia delante y abajo para terminar picoteando ambos en el suelo (durante la fase de formación de la pareja) o en el nido (en estadios más avanzados de la cría). En la inmensa mayoría de los "arriba-abajo" realizados simultáneamente por el macho y la hembra, es solo el macho el que llega con su cabeza hasta el dorso, mientras que la hembra se limita a llevar la cabeza hasta unos 30° por detrás de la vertical. En esa fase del movimiento, ambos individuos mantienen las plumas del cuello y del pecho erizadas, dejando al descubierto una llamativa franja amarilla que recorre toda la línea medio-ventral del cuello hasta la zona gular.

Durante las asociaciones prerreproductivas, los machos realizan constantes exhibiciones "arriba-abajo", recogen con su pico palos o material herbáceo y juegan con él. La hembra pretendiente se acerca al macho y juntos realizan un "arriba-abajo" después de lo cual puede ser rechazada mediante un picotazo o bien puede ser aceptada, hecho que se manifiesta en la realización de numerosas exhibiciones "arriba-abajo" y en la permanencia de ambos en estrecha proximidad. Cualquier acercamiento de otro individuo extraño es repelido con un picotazo y va seguido de un nuevo "arriba-abajo" entre el macho y la hembra. Varias hembras pueden ser rechazadas (incluso antes del primer "arriba-abajo") antes de que una sea aceptada. Los intentos de cópulas en las asociaciones prerreproductivas de gabán peonío

son bastante frecuentes y se han observado 13 cópulas efectivas realizadas en el suelo con anterioridad a la construcción del nido.

La frecuencia de realización de las exhibiciones "arriba-abajo" en estas asociaciones es de 1.06/min por individuo (n= 15 min, 16 indiv.); esta elevada frecuencia se mantiene durante las fases de formación de las parejas, construcción del nido y puesta de huevos, pero posteriormente el "arriba-abajo" será realizado tan solo en los relevos entre adultos en el nido y después de las agresiones para expulsar a individuos intrusos.

Normalmente las asociaciones prerreproductivas permanecen en las inmediaciones de las colonias durante las primeras horas del día, pero a partir de las 10:00 horas los gabanos peonío comienzan a partir hacia sus áreas de alimentación, para volver a agruparse de nuevo cerca de las colonias al atardecer. Los gabanos peonío pasan más y más tiempo en la colonia o en sus inmediaciones a medida que se acerca la fecha de comienzo de la cría.

Aunque el sistema de emparejamiento que acabamos de describir parece ser el más común entre los gabanos peonío, en varias ocasiones hemos observado como machos posados en los árboles de la colonia jugueteaban con palos en el pico. Las hembras también se les acercaban y podían ser rechazadas o aceptadas, de forma semejante a como sucede en el suelo. Un macho que realizaba continuas exhibiciones mientras estaba posado en un árbol de la colonia, rechazó consecutivamente a tres hembras que se le habían ido acercando, antes de aceptar a una. La frecuencia de realización de la pauta "arriba-abajo" por parte de estos machos que buscan pareja posados en los árboles es de 0.8/min por

individuo (n= 15 min, 14 indiv.).

En cualquier caso, dado que no se han marcado individuos, resulta imposible decir si se forman nuevas parejas anualmente o si los gabanos peonío (ya emparejados) se reencuentran año tras año en estas asociaciones prerreproductivas. Otra posibilidad sería que algunas parejas permaneciesen juntas durante todo el año; en algunos nidos hemos podido constatar una gran escasez de exhibiciones "arriba-abajo", en contra de la pauta general. Además, se observaron tres parejas de gabanos exhibiendo comportamientos territoriales durante los meses de Enero-Marzo (3-4 meses antes del inicio de la reproducción). El macho y la hembra de estas parejas permanecían juntos día tras día en el mismo lugar, alimentándose en estrecha proximidad y expulsando agresivamente a cualquier otro gabán peonío que tratase de aproximarse a su zona de alimentación. Estas observaciones parecen apoyar la idea de que los miembros de determinadas parejas podrían permanecer unidos durante todo el ciclo anual y anidar juntos año tras año.

Queremos, finalmente, reseñar la existencia de una pauta de comportamiento, muy común en todas las colonias durante el periodo de formación de las parejas y las primeras etapas de la cría. Hemos denominado a esta pauta "inclinación" y no se ha encontrado ninguna referencia bibliográfica de la misma para esta especie. En esencia, la pauta consiste en una inclinación de toda la parte anterior del cuerpo, manteniendo la cabeza y el cuello replegados y levantando la parte trasera; de este modo el eje del cuerpo quedaría formando un ángulo de unos 45° con la vertical, estando la cabeza dirigida hacia abajo y la cola hacia arriba. Mientras

el ave adopta esta posición, mantiene las alas ligeramente separadas del cuerpo y las patas semiflexionadas. La "inclinación" se asemeja mucho al "mover la cabeza en cuclillas" descrito por Kahl (1972b) en *Sphenorhynchus abdimii*, pero sin el movimiento de pies y cabeza característicos de esa especie.

El significado de la "inclinación" no es claro; en general esta pauta era realizada en el nido (aunque también ha sido observada en el suelo) por uno de los miembros de la pareja cuando observa a algún individuo aproximándose hacia el nido desde el aire. Así, la presencia de un gabán peonío sobrevolando de cerca una serie de nidos (durante las primeras etapas reproductivas) hace que los todos los gabanes que se encuentran en esos nidos adopten la postura de "inclinación". En muchas ocasiones la realización de esta pauta por parte de un gabán trae como consecuencia el aterrizaje en el nido del individuo hacia el cual la pauta va dirigida; en ese caso el gabán recién llegado puede ser inmediatamente expulsado o bien ser aceptado, previa realización de un "arriba-abajo". La "inclinación" podría constituir algún mecanismo de búsqueda de pareja por parte de los machos desemparejados o bien tratarse de algún tipo de reclamo o señal disuasoria dirigida hacia otros individuos de la colonia.

#### 10.B.2.2.- Construcción del nido

Una vez formada la pareja y elegido el lugar para el nido, la construcción de éste comienza de inmediato. En ella colaboran ambos sexos, tanto en el aporte de nuevos materiales como en su

colocación. Sin embargo, una vez que el nido está completo y avanza el periodo de cría, el mantenimiento y reparación de su estructura es una tarea realizada principalmente por los machos (véase fig. 30). En 11 días de observación en las colonias de El Boral y Los Ororitos, el 64.3% de los aportes de nuevo material para el nido fueron realizados por machos y el 35.7% por hembras (considerando solo aquellos nidos en los que era posible una diferenciación clara de los sexos).

La construcción del nido es rápida y en menos de una semana suele estar terminado (normalmente 4-7 días). Una vez que el nido está completo, el primer huevo puede ser depositado de inmediato o pueden transcurrir varios días hasta que tenga lugar la puesta. En la mayoría de los nidos controlados, transcurre alrededor de una semana, pero hay casos en los que la puesta se demora más (ej.: hasta 16 días en el nido P6N1). Los casos límite en cuanto a rapidez de construcción y puesta han sido:

- Nido P7N1: fue totalmente construido y un huevo depositado en un periodo de solo 6 días.
- Nido P8N3: construido por completo y 2 huevos depositados en solo 8 días.

Los nidos de gabán peonío se sitúan normalmente sobre una bifurcación de alguna rama gruesa o en lugares donde dos o más ramas se cruzan, generalmente en las copas de los árboles y nunca donde otras ramas puedan taponar la salida del nido en alguna dirección. El nido es una estructura elíptica (en ocasiones casi circular) cuyo tamaño promedio es de 105x94 cm (rango:90x80-130x110; n=13) y su grosor de 32 cm (rango:20-50). La estructura externa del nido está constituida por palos gruesos y largos (35-

100 cm de longitud y 0.5-2.5 cm de grosor). La parte central e interna del nido, en la cual se depositan los huevos, está constituida por palitos más cortos y delgados, y se halla revestida por material vegetal verde (hierbas y hojas) que el gabán recoge del suelo, piratea de los nidos vecinos o arranca directamente de algún árbol. Estos materiales son insertados mediante fuertes picotazos en los espacios que dejan entre si los palos del nido. Esta taza central interna, más confortable, tiene forma circular y su diámetro promedio es de 49 cm (rango:40-60; n=13).

Los palos para la construcción del nido son recogidos del suelo, en zonas próximas a la colonia, o bien son pirateados de los nidos vecinos. El robo de palos y material verde es un hecho muy común en todas las colonias mixtas estudiadas. Los robos más frecuentes son los que tienen lugar entre los propios gabanes peonío, pero también se han observado robos entre los gabanes y las garzas reales y morenas; en dos ocasiones se observó el pirateo de palos por parte de un gabán peonío sobre un nido de garzón soldado. Un nido abandonado por una pareja de gabanes peonío puede ser desbaratado por completo en menos de un día por los otros gabanes de la colonia y por las garzas de los nidos más próximos. Entre dos visitas sucesivas a una colonia durante las fases de construcción (intervalo:2-7 días), se detectaron 12 desapariciones completas de nidos que estaban casi terminados. En todos estos casos, las pérdidas fueron achacadas a un abandono del nido y a un posterior pirateo de los materiales por parte de otras aves, pues no se encontró ningún indicio que hiciera pensar en la posibilidad de que el nido se hubiera derrumbado.

La territorialidad durante la fase de construcción del nido es muy alta y cada pareja defiende su emplazamiento ante cualquier ave extraña, expulsándola con un rápido picotazo, ejecutado con el eje del cuerpo en horizontal y con las plumas de cuello y pecho erizadas ("forward threat", Kahl 1972b). Normalmente en estas agresiones no se llega al contacto físico, aunque en dos ocasiones hemos observado la aparición de sangre en el cuello de uno de los contendientes como resultado de una pelea. En cualquier caso no se han observado nunca peleas mortales y no parece que estos enfrentamientos puedan tener consecuencias tan dramáticas como las señaladas por Schüz (en Kahl 1972b) para *Ciconia ciconia*.

El área defendida alrededor del nido disminuye después de que la pareja está firmemente establecida y ha comenzado la incubación, momento en el cual suelen cesar las hostilidades con los vecinos; este hecho también ha sido puesto de manifiesto por Jenni (1969) en colonias mixtas de otras aves ciconiiformes. Desde ese instante, los gabanos peonío solo se muestran agresivos ante aquellos individuos extraños que pasen volando o se posen muy cerca de su nido, pero son ya indiferentes a las idas y venidas de los gabanos que incuban en los nidos vecinos (a veces a escasamente 1 m de distancia).

Los nidos han de ser reconstruidos totalmente cada año, pues desaparecen por completo poco tiempo después de que la colonia haya sido abandonada. Parece ser que algunas parejas tienden a escoger exactamente el mismo lugar que el año anterior para construir su nido (véase Thomas 1986). En las colonias controladas por nosotros existían dos individuos que poseían defectos en el cuello que los hacían fácilmente identificables; en ambos casos,

esos individuos anidaron en el mismo punto en 1989 y en 1990, aunque desconocemos si con la misma pareja o con una diferente.

Frecuentemente los tordos negros (*Quiscalus lugubris*) utilizan los nidos de gabán peonío como techo para sus propios nidos. El 27.7% de los nidos coloniales de gabán peonío tenían debajo 1-2 nidos de tordo negro. En una ocasión hemos observado como estos pequeños pájaros acosaban incesantemente a un caricare sabanero (*Milvago chimachima*) que se había posado sobre un nido de gabán peonío que estaba desprotegido y que contenía 4 huevos. Las continuas picadas y molestias ocasionados por los tordos retrasaron la predación lo suficiente como para que el gabán peonío propietario del nido regresase a éste y expulsase a la rapaz. Así pues, es posible que la presencia de nidos de tordo negro sea ventajoso para los gabanes peonío (molestarían a los predadores), aunque con bastante frecuencia sean los propios gabanes quienes tengan que soportar estoicamente las molestias que los tordos les ocasionan.

En Argentina, el gabán peonío construye sus nidos sobre el suelo, en pantanos deforestados, inundados con agua superficial (Kahl 1971b). Esto constituye un caso único en la familia de las cigüeñas y probablemente sea debido a la ausencia de vegetación arbórea adecuada para sustentar los nidos.

#### 10.B.2.3.- Cópulas

Sucedan generalmente en el nido, aunque las cópulas en el suelo son también bastante comunes durante el periodo de formación

de las parejas. Típicamente el macho monta sobre la hembra por uno de los costados de ésta (raras veces por detrás), directamente de un salto o bien apoyando primero una de sus patas en el dorso de ella para luego impulsarse y subir; la hembra flexiona sus patas y abre ligeramente las alas; el macho sujeta sus pies sobre la zona escapular de la hembra y abre sus alas para mantener el equilibrio, al tiempo que flexiona sus patas para alcanzar la cloaca de la hembra.

Una vez que se produce el contacto cloacal, la hembra levanta su cabeza y su pico ligeramente por encima de la horizontal y el macho dirige su pico hacia abajo tratando de picotear las plumas del cuello de la hembra mientras mueve la cabeza de un lado a otro; en estos movimientos se produce un castañeteo debido al choque entre los picos de ambos. La duración media de 23 cópulas cronometradas fue de 9.2 seg ( $s=1.3$ ; rango:7.3-12.4). El macho desmonta a la hembra lateralmente o retrocediendo hacia atrás.

Existen determinados comportamientos en el nido que pueden inducir a la cópula, como por ejemplo el regreso del macho con nuevos materiales para el nido en su pico; este hecho va frecuentemente seguido de la realización de algunos "arriba-abajo", la colocación del material nuevo (muchas veces con cruce de cuellos, el del macho por encima del de la hembra) y finalmente una cópula. En otras ocasiones, la hembra se coloca con su cuerpo perpendicular al del macho, se inclina ligeramente y presiona con uno de sus costados sobre el pecho de él, que generalmente responde montándola. La gran mayoría de las cópulas observadas en las colonias tienen lugar por la mañana, antes del mediodía (Thomas 1986, obs. pers.).

#### 10.B.2.4.- Ceba de los pollos

La secuencia de la ceba de los pollos en el nido tiene lugar de un modo muy semejante en las tres especies de cigüeñas estudiadas; casi todo lo dicho para el gabán huesito puede aplicarse también para el caso del gabán peonío.

En la "petición de alimento", los pollos se sientan sobre sus tarsos con las cabezas dirigidas hacia el centro del nido, alas separadas del cuerpo y cola ligeramente levantada sobre la horizontal. En esa posición realizan rítmicos "síes" con la cabeza, de modo semejante a los pollos de gabán huesito aunque de forma menos enérgica. El gemido áspero que acompaña a estos movimientos de cabeza es también de menor intensidad y menos perceptible que el producido por los pollos del gabán huesito.

La pauta de "petición de alimento" puede ir precedida de un levantamiento del cuello hasta alcanzar la vertical con el pico y la realización, en esa posición, de un rápido castañeteo con las mandíbulas. Esta pauta, según Kahl (1972b), sería una versión juvenil del "arriba-abajo" que realizan los adultos en el nido como saludo. Comportamientos similares a éstos han sido descritos por Haverschmidt (1949) y Schüz (en Kahl 1972b) en los pollos de *Ciconia ciconia*.

El suministro de agua a los pollos es poco frecuente. En los pocos casos en que lo hemos observado, el proceso resultaba muy similar al de una ceba: los pollos realizan la pauta de "petición de alimento", elevan sus picos y tratan de morder el pico del adulto, hasta que éste deja caer el agua sobre ellos. La mayor

parte del agua regurgitada por el adulto se derrama sobre las cabezas de los pollos pero muy poca cae dentro de sus picos; creemos que el agua, más que saciar la sed de los pollos, debe de cumplir una función termorreguladora en esta especie.

#### 10.B.2.5.- Actividad diaria en el nido

Se registraron todas las actividades realizadas en 13 nidos de gabán peonío, durante dos días de observación continuada que cubrían todo el periodo de luz solar (fig. 30).

Dos de los nidos se hallaban en fase de incubación (P3N3 y P6N3, con 3 y 2 huevos respectivamente). El periodo de incubación, definido como el tiempo transcurrido entre la puesta del último huevo y el nacimiento del último pollo, cuando todos los huevos de la puesta eclosionan (Nice 1954), se encuentra entre los 28 y los 32 días (basado en 6 nidos visitados a intervalos de 1-4 días). Durante ese tiempo el macho y la hembra se relevan en la tarea de incubar los huevos. En los dos nidos observados durante la incubación se produjo un solo relevo entre los adultos a lo largo del día (P3N3 y P6N3, fig. 30).

Una vez han nacido los pollos, uno de los adultos permanece siempre en el nido al cuidado de la prole mientras el otro se encuentra alimentándose o descansando. Cuando éste regresa al nido se produce un saludo "arriba-abajo" y tiene lugar el relevo (en algunos nidos, o en estadios avanzados de la cría, el saludo puede faltar). Normalmente, el adulto recién llegado al nido ceba a los pollos al cabo de pocos minutos (fig. 30).

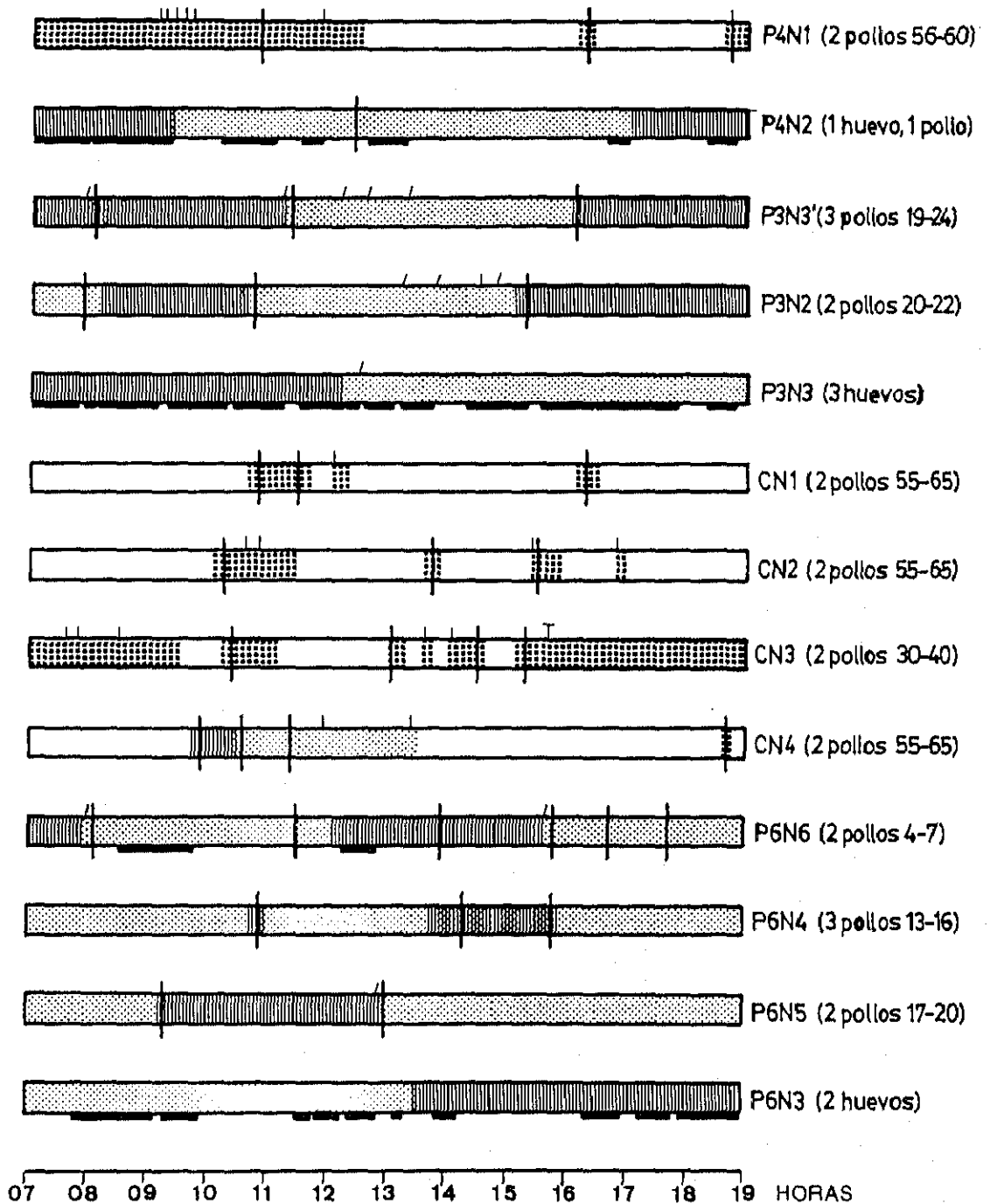


Fig. 30.- Cuidado parental, mantenimiento y alimentación en nidos de *Ciconia maguari*

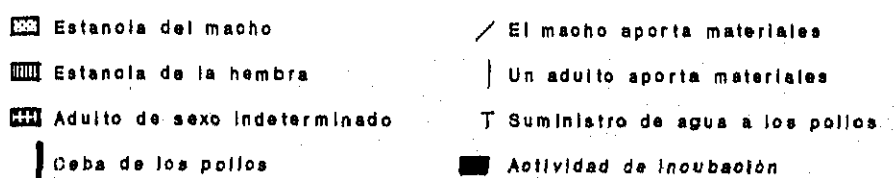
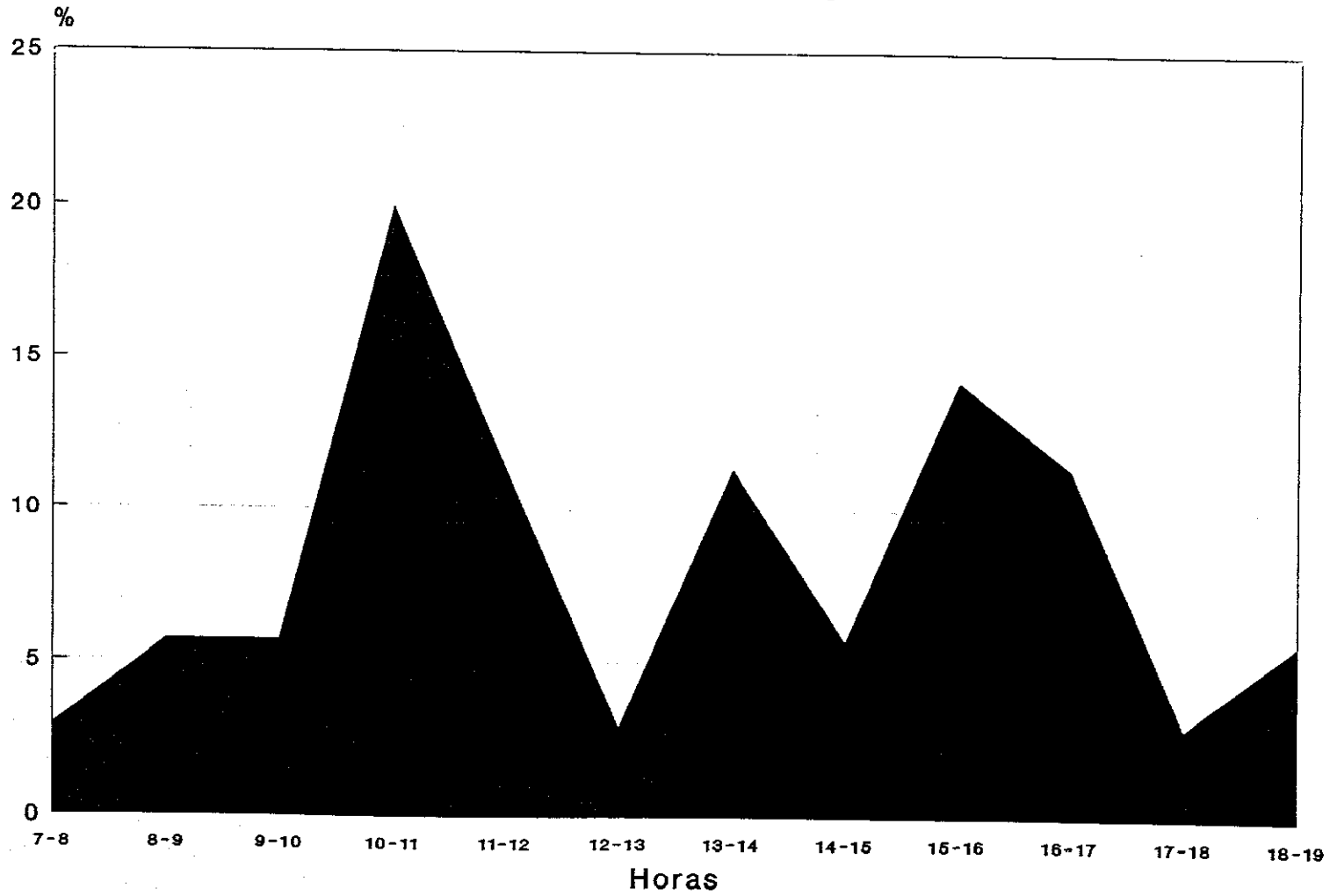


Fig. 31.- Distribución de las cebas a lo largo del día en  
11 nidos de *Ciconia maguari*



El número de cebas que se producen a lo largo del día varía mucho según la edad de los pollos. Así en el nido P6N6, con pollos de menos de una semana de edad, hubo 3 relevos y 6 cebas durante el periodo de observación, mientras que en el nido P3N2, con pollos de 3 semanas de edad, hubo también 3 relevos pero solo se produjeron 3 cebas. En el primer caso los pollos no eran capaces de tragar todo el alimento regurgitado por el adulto y éste ingería de nuevo las presas sobrantes para volverlas a regurgitar más tarde; en el segundo caso los pollos ingerían todo con gran rapidez y lejos de quedar saciados, continuaban solicitando más alimento al adulto.

Algunos autores (Thomas 1984, Kahl 1964) sugieren que la cantidad y el tamaño de las presas suministradas por los adultos a los pollos dependen del tamaño de éstos, de forma que los pollos más jóvenes recibirían presas de tamaño inferior. Nuestras observaciones se oponen a esta afirmación y no hemos encontrado diferencias significativas en los tamaños de las presas consumidas por pollos de diferentes clases de edad (véase tabla 24). En el caso de los pollos recién nacidos, de los cuales no poseemos regurgitaciones, tampoco creemos que exista una selección del tamaño de las presas por parte del adulto; serían, en tal caso, los propios pollos los que consumirían solo aquellas presas que en función de su tamaño puedan ingerir, dejando el resto para que el adulto lo trague de nuevo. Por otro lado, la capacidad de ingestión de los pollos de gaban peonío es notable, como lo demuestra la observación de un pollo de 4-5 días de edad que, con gran laboriosidad, consiguió ingerir una anguila de más de 20 cm de longitud.

En los 11 nidos (con pollos de diferentes edades) que fueron controlados, el número de relevos a lo largo del día oscilaba normalmente entre 2 y 4, aunque existen notables excepciones como el nido P6N4 (fig. 30), en el cual el macho permaneció todo el día al cuidado de los pollos y fue la hembra la que por dos veces acudió a cebarlos para luego volver a marcharse.

El número de cebas/nido/día osciló entre 1 y 6, con un promedio de 3.18, siendo 3 cebas el caso más frecuente. La distribución de cebas a lo largo del día muestra un cierto patrón horario (fig. 31), con un máximo entre las 10:00 y las 11:00 horas (20% de las cebas) y otros dos picos entre las 13:00 y 14:00 horas y entre las 15:00 y 16:00 horas. La ceba matinal es característica de todos los nidos y coincide con el primer relevo del día: el adulto que pasó la noche fuera regresa con el alimento ingerido a primeras horas de la mañana, para cebar a los pollos y relevar a su compañero-a que pasó la noche en el nido.

El sombreado de los pollos en las horas de mayor insolación es también una actividad muy común en todos los nidos y se produce del mismo modo descrito para el gabán huesito, mediante la posición de "alas en delta" (Kahl 1971c).

Durante las 3-4 primeras semanas de vida, un adulto está permanentemente al cuidado de los pollos en el nido. En algunos casos el adulto puede abandonar el nido por breves instantes para recoger del suelo algún material, pero vuelve siempre al nido inmediatamente (generalmente 1-3 min). A partir de la cuarta semana de vida, los pollos son ya lo suficientemente grandes y agresivos como para defenderse por si mismos, lo cual permite a los dos adultos buscar alimento simultáneamente durante el periodo

en que las demandas energéticas de los pollos son mayores (Kahl 1962).

A medida que crecen, los pollos permanecen cada vez más tiempo solos en el nido (fig. 30). Los pollos volantones (más de 60 días de edad) permanecen solos prácticamente durante todo el día, limitándose los adultos a regresar al nido para cebarlos y descansar algunos minutos (ej: nido CN2, en el que los pollos estuvieron solos el 90.3% del día).

El abandono del nido tiene lugar entre los 59 y los 74 días de edad, después de lo cual los jóvenes se concentran en bandadas en algún área inundada próxima a la colonia, donde continúan siendo alimentados por sus padres durante un periodo de 4-6 semanas (véase Thomas 1984). En ese tiempo, los jóvenes suelen regresar a la posición que ocupaba su nido (generalmente ya destruido) para pernoctar allí, aunque no todos lo hacen.

El ritmo de cebas en el suelo es parecido al que tiene lugar en los nidos que contienen pollos volantones, pero la cantidad de alimento regurgitado por los adultos en cada ceba parece ser menor de lo que era habitual en el nido; normalmente las cebas posteriores al abandono del nido no contienen más de 1-3 presas de tamaño mediano-grande.

El reconocimiento familiar durante esta etapa sigue siendo muy preciso. Los jóvenes comienzan a realizar la pauta de "petición de alimento" tan pronto como observan la aproximación de uno de sus progenitores, incluso antes de que éste se pose en el suelo. Una vez el adulto se ha posado, sus descendientes (y no los demás jóvenes de la bandada) corren hacia él y pueden ser cebados al instante (el adulto regurgita al ver a los jóvenes

dirigiéndose hacia él) o bien puede suceder que el adulto comience a caminar en dirección contraria, en cuyo caso los jóvenes le siguen muy de cerca durante un periodo de tiempo más o menos largo (20 min en una ocasión), hasta que el adulto se detiene y se vuelve hacia ellos; en ese momento, los jóvenes se sientan sobre sus tarsos y tiene lugar la ceba de un modo exactamente igual a como sucedía en el nido.

En ciertas ocasiones hemos observado como algún joven hambriento puede dirigirse hacia un adulto que no sea su progenitor, pero en este caso, nunca realiza una "petición de alimento" intensa y generalmente es rechazado a picotazos por el adulto y sus descendientes. Las agresiones entre jóvenes son muy frecuentes en las agrupaciones post-reproductivas y van normalmente seguidas de la realización de un "arriba-abajo" por parte del joven vencedor. En una ocasión, un gabán peonío adulto fue perseguido por sus dos descendientes y por otros cinco jóvenes durante más de 15 min; los jóvenes extraños iban poco a poco desistiendo y quedándose rezagados, de forma que en el momento en que tuvo lugar la ceba, tan solo estaban próximos al adulto sus dos descendientes.

Otro aspecto interesante que podemos analizar, es la distribución de tareas reproductivas entre el macho y la hembra. Del total de cebas observadas, un 32.4% fueron realizadas por machos, un 24.3% por hembras y en un 43.2% no se pudo determinar cual de los sexos realizaba la ceba. En cuanto a la atención del nido y cuidado de la prole, se cronometraron los periodos de estancia en el nido del macho y la hembra en un total de 9 nidos.

El tiempo medio de estancia de los machos fue superior al de las hembras (406 min, s=118; frente a 269 min, s=157), aunque estas diferencias no resultaron significativas estadísticamente ( $t$ -test,  $t_5=1.78$ ,  $P>0.05$ ).

En lo que sí hemos encontrado notables diferencias, es en la actividad de restauración y mantenimiento del nido durante las fases de incubación y crianza de los pollos. El 92.8% de los aportes de nuevo material para el nido (n=33, en 13 nidos) fueron realizados por machos. Es muy frecuente que en cada regreso al nido para relevar a la hembra, el macho traiga en su pico algún palo o un montón de hierbas que deposita en el nido (fig. 30, véanse p. ej. los nidos P6N6, P6N5 o P3N1), cosa que no se ha observado hacer nunca a las hembras. Además de esto, cuando es el macho quien está al cuidado del nido, es muy común que durante breves periodos de tiempo abandone a los pollos para recoger algún material del suelo y llevarlo al nido (véanse nidos P3N2, P3N1 o CN4), lo cual es rara vez realizado por las hembras. Así pues, parece ser que la construcción inicial del nido es cosa de los dos miembros de la pareja, pero el mantenimiento y restauración posteriores son principalmente tarea del macho.

#### 10.B.3.- CRECIMIENTO Y DESARROLLO DE LOS POLLOS

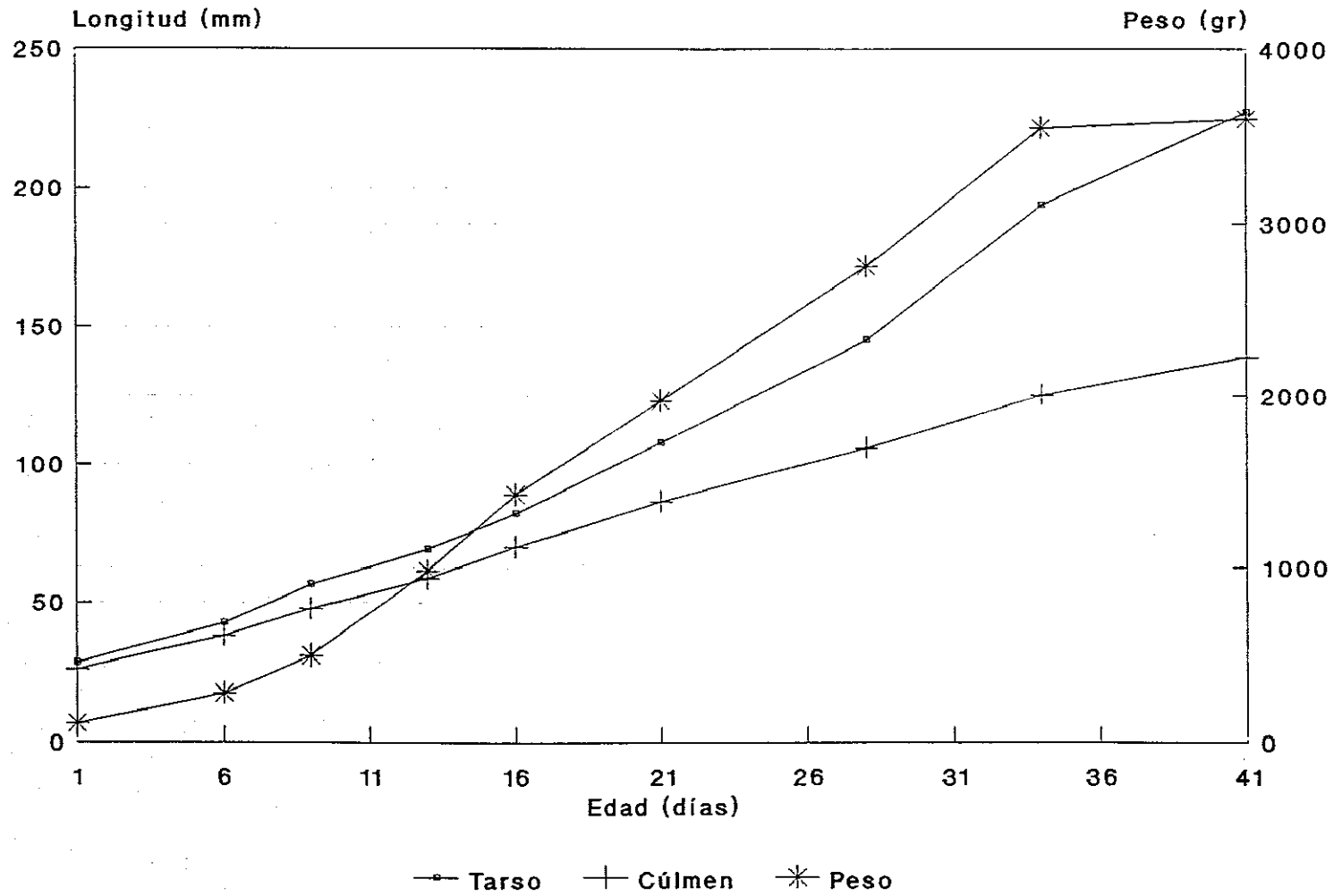
Dos pollos pertenecientes al nido P5N1 de la colonia "Los Ororitos" fueron medidos y pesados a intervalos de 3-7 días, registrándose todos los cambios sufridos en su apariencia externa

y su plumaje (véase también Thomas 1984). Uno de los hermanos era dos días mayor que el otro y la diferencia de tamaño entre ambos, muy apreciable durante las primeras semanas, se mantuvo a lo largo de todo el periodo de estancia en el nido, aunque cada vez era menos importante en términos relativos. El incremento de peso corporal y el crecimiento longitudinal del culmen y el tarso (promedio entre ambos pollos) se representan en la figura 32. Las visitas al nido se interrumpieron a los 40 días debido al elevado riesgo de caídas o vuelos prematuros que entraña la manipulación de los pollos de gabán peonío a partir de esas edades.

Los pollos nacen con un peso ligeramente inferior a 100 gr, cubiertos por un plumón blanco, escaso y disperso sobre la piel de color negruzco. El pico es negro con punta grisácea en la cual se puede observar el pequeño diente del huevo. Bajo el pico presentan una membrana gular muy llamativa de color amarillo-naranja. Las patas son de color gris pálido.

Antes de cumplir la primera semana de vida comienzan a aparecer por toda la cabeza y cuello numerosas semiplumas negras que acabarán cubriendo por completo esas partes. Un poco más tarde aparece en el resto del cuerpo un segundo plumón de color negro que va reemplazando poco a poco al primer plumón blanco. A las dos semanas de edad, la cabeza y cuello están ya completamente cubiertas por semiplumas negras y el resto del cuerpo por el plumón negro (aunque puede quedar algún resto del plumón blanco). Este segundo plumón es extremadamente denso y a partir de la tercera semana de vida se vuelve más claro y adquiere una tonalidad verde-olivácea (véase Thomas 1984).

Fig. 32.- Aumento de peso y crecimiento de culmen y tarso en dos pollos de *Ciconia maguari* en su nido



Aproximadamente a los 20 días de edad comienzan a aparecer las rémiges de color negro y se observa también el nacimiento de las infracobertoras caudales que resultan especialmente llamativas al ser de color blanco. A esta edad, los pollos suelen permanecer en el nido sentados sobre sus tarsos durante la mayor parte del día.

A partir de la cuarta semana comienzan a desarrollarse todas las plumas cobertoras y de contorno, que también son de color negro. A los 40 días de edad, éstas plumas cubren ya todo el cuerpo; las rémiges alares están a punto de completar su desarrollo y las infracobertoras caudales blancas, muy desarrolladas, destacan entre el resto del plumaje negro. El pico y las patas son también negruzcos; el iris presenta un color marrón-ámbar. A partir de los 30 días, los pollos ya son capaces de ponerse en pie en sus nidos y de ejercitar sus alas.

A los 50-55 días comienza a aparecer un tercer plumón de color blanco (que será el definitivo en el plumaje juvenil) y una serie de pequeñas semiplumas blancas en la zona malar y auricular. La aparición de esas semiplumas (muy visibles a distancia) coincide con el momento en que los pollos están casi listos para abandonar el nido. En esa fase, los pollos permanecen todo el día en pie sobre el nido, ejercitando sus alas y dando saltos verticales de más de 1 m de altura acompañados de fuertes aleteos.

A partir de los 60 días, plumas de contorno blancas comienzan a sustituir progresivamente a las plumas negras, comenzando por la zona escapular (momento en el que los jóvenes suelen realizar su primer vuelo); posteriormente las cobertoras alares negras irán siendo sustituidas por cobertoras blancas. Las semiplumas negras

del cuello y cabeza también son sustituidas gradualmente por semiplumas blancas. La membrana gular exhibe, en estas etapas, una coloración naranja brillante.

Aproximadamente a las 12 semanas de edad, los pollos presentan ya un plumaje igual al del adulto, aunque todavía se les puede distinguir con facilidad por el pico y patas negros, el iris marrón-ámbar y la carúncula de piel desnuda negra en la zona orbital.

Durante las semanas siguientes el pico irá tornándose bicolor y pareciéndose cada vez más al del adulto; las patas y la carúncula facial se vuelven poco a poco de un color rojizo igual al del adulto, pero el color del iris permanecerá invariable. Este hecho convierte al iris en la mejor marca de campo para distinguir a los individuos inmaduros, con iris oscuro (marrón-ámbar), de los adultos, con iris amarillo-limón (Thomas 1984).

#### 10.B.4.- EFFECTOS DE LA PRESENCIA HUMANA SOBRE LAS COLONIAS

Ante el acercamiento a la colonia de algún objeto perturbador, como puede ser nuestra presencia, los gabanos peonío en sus nidos responden adoptando una posición erecta, con el plumaje corporal muy comprimido, extendiendo mucho su cuello y observando fijamente al objeto perturbador ("estiramiento de ansiedad", Kahl 1972b).

Si continúa la aproximación hacia un nido concreto, el gaban cambia su comportamiento, eriza las plumas del cuello y pecho,

separa las alas del cuerpo para aparentar más volumen y produce con sus mandíbulas una serie de castañeteos rítmicos. Esto, en nuestras visitas a las colonias, sucedía en el momento de llegar a la base del árbol (en el caso de nidos altos), o a unos 10-15 m de distancia del árbol (en el caso de los nidos más bajos). Si continuamos con el acercamiento al nido, el gabán peonío normalmente echa a volar y comienza a dar vueltas en el aire o bien se posa en algún lugar cercano desde donde pueda observar el nido.

La distancia hasta la cual nos podemos acercar sin provocar el vuelo del gabán adulto varía según los nidos y según la fase de la cría en que se encuentren. Los gabanos peonío abandonan sus nidos con mayor facilidad durante los estadios tempranos de incubación y son mucho más reticentes a levantar el vuelo cuando el nido contiene ya pollos pequeños, pero en casi todos los casos los gabanos peonío echan a volar bastante antes de que nosotros alcancemos el nivel del nido. Tan solo en un caso (nido P6N3) hemos encontrado una resistencia tenaz por parte de uno de los miembros de la pareja propietaria, el cual se resistía a abandonar el nido (tanto cuando contenía huevos como después de nacidos los pollos) aún estando nosotros a escasamente 1 m de distancia de él y al nivel del nido. Este individuo era muy agresivo en comparación con el resto de la colonia y lanzaba continuamente peligrosos picotazos dirigidos hacia nosotros. Para chequear el contenido de ese nido y de otros cinco a los que solo se podía acceder desde esa posición, era necesario empujar a este individuo con la ayuda de una rama o un palo largo para conseguir que levantase el vuelo.

Una vez terminada nuestra visita a la colonia, el regreso de los adultos a sus nidos se producía generalmente en un tiempo inferior a los 10 min (el mayor tiempo de retorno registrado fue de 40 min, pero puede considerarse como un caso excepcional). A medida que las aves se acostumbraban a nuestras visitas, el tiempo de retorno se hacía cada vez menor. En la mayoría de los casos, era suficiente iniciar el descenso del árbol para que todos los gabanos adultos regresasen a sus nidos. De este modo, el elevado riesgo de predación que encontrábamos en las colonias de gabán huesito como consecuencia de la presencia humana, no parece existir en el caso del gabán peonío.

Otra cuestión que hemos considerado es el posible impacto que nuestras visitas podrían causar sobre las especies acompañantes, ardeidas principalmente, las cuales sí pueden resultar muy negativamente afectadas por la presencia humana, como se ha demostrado en otras localidades (Dusi y Dusí 1968, Jenni 1969, Ellison y Cleary 1978). Por esta razón se escogieron para nuestro estudio únicamente aquellas colonias o porciones de colonias caracterizadas por la escasez de nidos de otras especies más sensibles a las perturbaciones.

La respuesta de los pollos ante nuestra presencia es variable. En ciertas ocasiones, los pollos menores de dos semanas responden permaneciendo totalmente inmóviles en el nido (akinesia), incluso cuando se les toca suavemente con la mano. Los pollos de más de 15 días de edad responden generalmente con mayor agresividad, estirando sus cuellos, erizando las semiplumas de la cabeza y el cuello, semiabriendo las alas y emitiendo de forma continuada un sonido áspero y gutural. Los pollos mayores de un

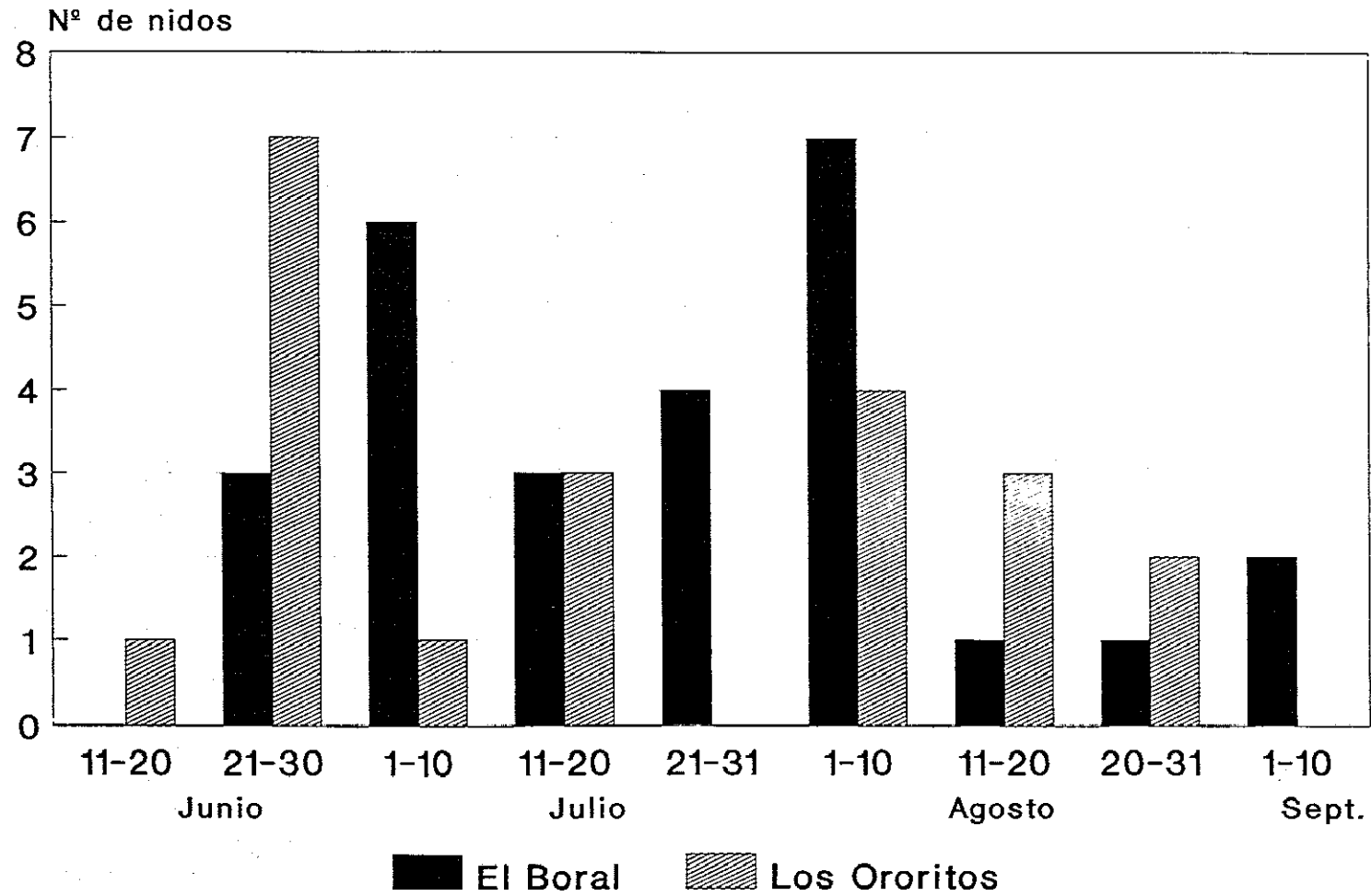
mes suelen producir un castañeteo con las mandíbulas similar al producido por los adultos y propinan fuertes picotazos hacia cualquier objeto perturbador que trate de acercarse al nido. En la mayor parte de los casos, estos pollos regurgitan ante nuestra presencia.

Thomas (1986) menciona la existencia de una técnica peculiar de defensa del nido en el caso de los nidos solitarios de gabán peonío. Esta técnica consistiría en conducir al intruso lejos del nido ("lead away") para lo cual el gabán adulto se posa en el suelo muy cerca del intruso (2-12 m) tratando de llamar su atención con erizamiento del plumaje, estiramiento del cuello y castañeteos, al tiempo que camina lentamente en dirección contraria a la posición del nido. En nuestro área de estudio nunca hemos observado un comportamiento semejante, quizá debido a que los nidos solitarios visitados por nosotros se hallaban en el medio de un caño o en sus orillas y el acercamiento a ellos no se realizaba por tierra sino por agua con la ayuda de una barca.

#### 10.B.5.- FENOLOGIA DE LA REPRODUCCION

Para el estudio de la fenología reproductiva del gabán peonío nos basaremos en un muestra de 48 nidos pertenecientes a las colonias de "El Boral" y "Los Ororitos", de los cuales poseemos datos precisos sobre las fechas en que tuvieron lugar la puesta y la eclosión de los huevos. Consideraremos como fecha de puesta el día en que fue depositado el primer huevo.

Fig. 33.- Cronología de las puestas de *Ciconia maguari* en dos colonias del Hato El Frío en 1989



• Se representa la fecha de puesta del primer huevo

La época de puesta abarca desde mediados de Junio hasta mediados de Septiembre (sin incluir puestas de reemplazo), con máximos durante los 10 últimos días de Junio y el primer tercio de Agosto (fig. 33). Sin embargo, se encontraron ciertas diferencias entre las dos colonias consideradas; así, en "El Boral" se observaron dos máximos que corresponden a los primeros días de Agosto (25.9% de las puestas) y al primer tercio de Julio (22.2%), mientras que en "Los Ororitos" la mayoría de las puestas (33.3%) fueron iniciadas en el último tercio de Junio, con un segundo máximo (19.0%) en el primer tercio de Agosto (fig. 33).

La sincronización entre nidos es bajísima en las dos colonias, con un periodo de puestas que dura hasta tres meses y que presenta dos máximos claramente separados en el tiempo por un intervalo de aproximadamente un mes. Clásicamente se atribuye a la sincronía reproductiva en las colonias un papel importante en la disminución del impacto causado en ellas por la predación, al producirse una superabundancia de huevos y pollos concentrada en un periodo muy corto de tiempo (Tomlinson 1979, Burger 1981). Dada la baja sincronización existente en las colonias de gabán peonío y la ausencia de un comportamiento antipredador claro, cabría pensar que la predación no debió constituir una presión selectiva muy importante en la evolución del carácter colonial en esta especie (véase sin embargo Forbes 1989).

Las puestas más tardías que se han registrado corresponden a tres puestas de reemplazo en nidos solitarios, que tuvieron lugar entre el 6 y el 15 de Octubre. En los 12 nidos solitarios activos controlados durante 1989, el 62.5% de las puestas originales tuvieron lugar entre el 10 y el 20 de Agosto, lo cual

indica un cierto retraso respecto al patrón general observado en las colonias y parece indicar que los individuos que anidan en solitario se reproducen más tardíamente que los coloniales, aunque en las colonias también hemos encontrado algunos nidos muy tardíos. Los jóvenes de gabán peonío exhiben una marcada filopatria (Thomas 1987) que debe jugar un papel muy importante en su tendencia a anidar en solitario o en colonias.

De las 7 puestas de reemplazo cuya cronología conocemos con relativa precisión, 2 fueron iniciadas entre 9 y 15 días después de la pérdida de la puesta original, 4 entre 16 y 21 días y una entre 26 y 28 días. En estas últimas, con intervalos tan largos entre la primera puesta y la de reemplazo, no se puede descartar que el nido hubiera sido ocupado por una pareja diferente y que sea ésta la responsable de la puesta que hemos considerado como reemplazo.

En el 62.5% de los casos las puestas de reemplazo sustituían a huevos originales que se habían perdido entre el 2º y el 15º día de incubación, en el 12.5% la pérdida de los huevos originales se había producido entre el 16º día de incubación y la eclosión, mientras que en el 25% restante la puesta de reemplazo tuvo lugar después de la muerte de los pollos durante sus primeros días de vida.

En un nido (P8N1) se registraron 3 puestas sucesivas de 2, 2 y 3 huevos respectivamente. El intervalo entre la pérdida de la puesta original y el inicio de la segunda fue de 9-12 días, y entre la pérdida de ésta y el inicio de la tercera transcurrieron 11-14 días. Tampoco se puede descartar en este caso que las puestas fueran debidas a parejas diferentes.

Fig. 34.- Cronología del abandono de los nidos por parte de los jóvenes volantones de *Ciconia maguari*

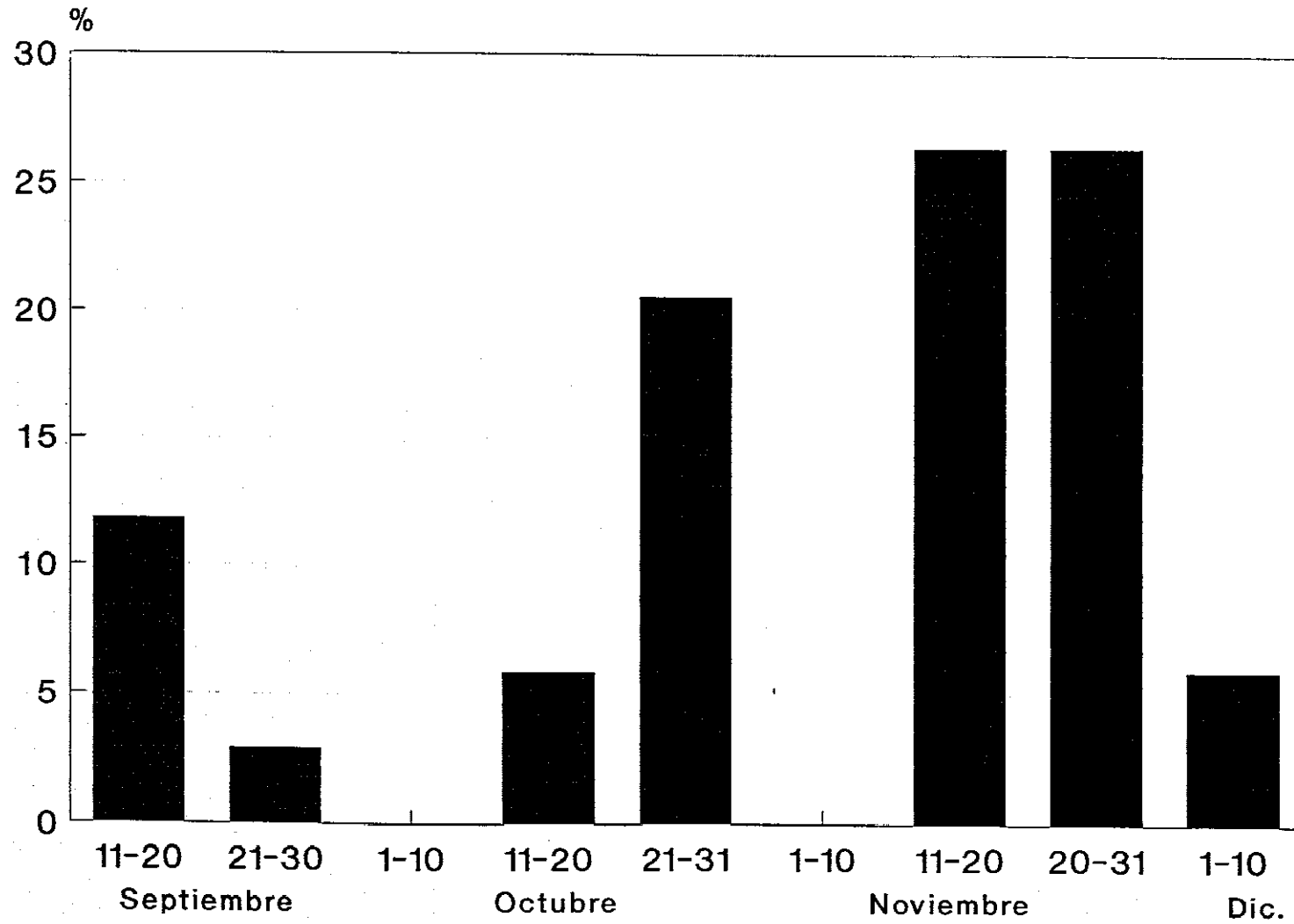
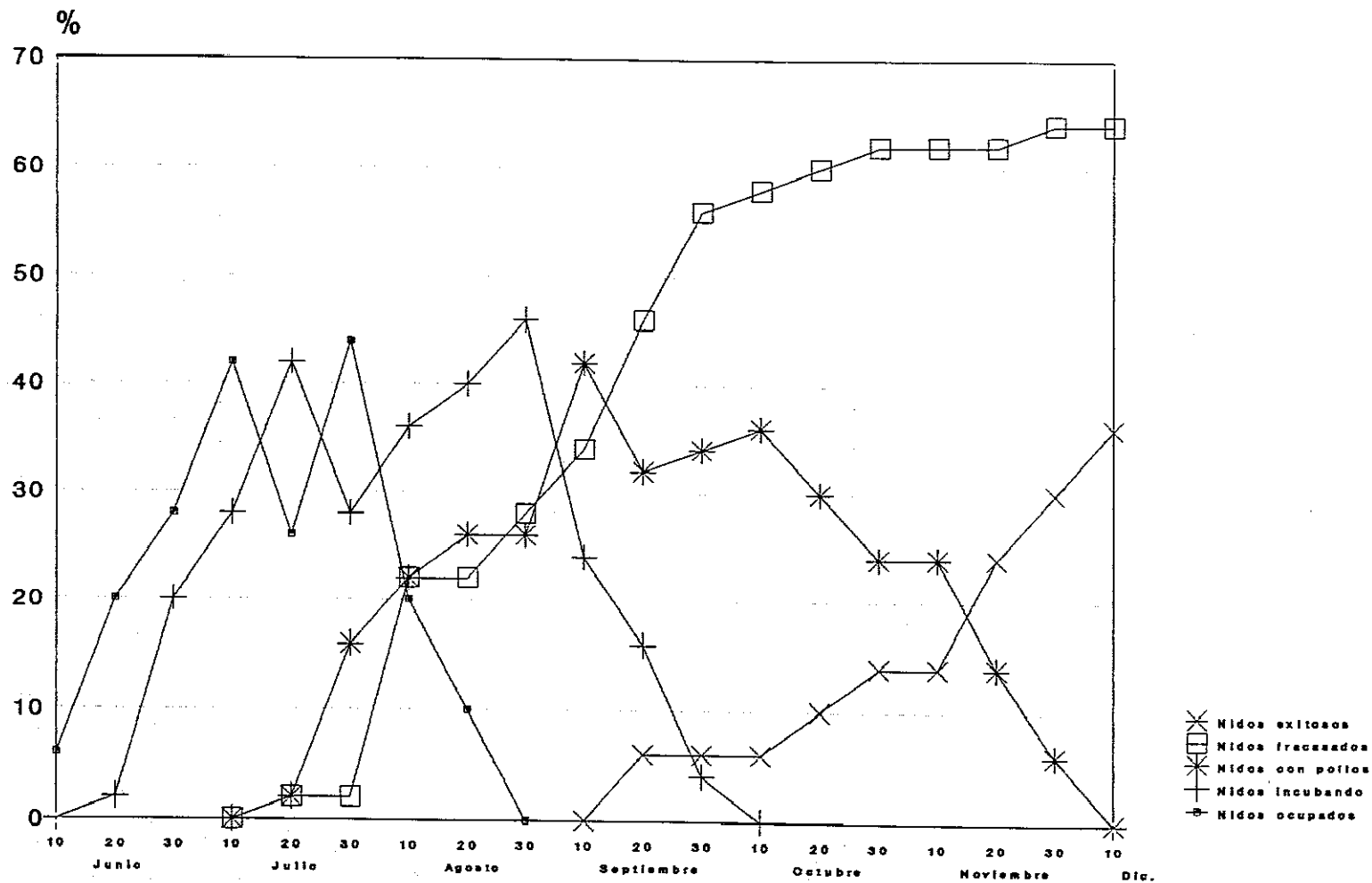


Fig. 35.- Fenología reproductiva de *Ciconia maguari* en las colonias de El Boral y Los Ororitos durante 1989



Se representa, a intervalos de 10 días, el porcentaje de nidos que se encuentran en cada situación.

Como ya se ha comentado en apartados anteriores, el periodo de incubación de esta especie es de 28-32 días y el periodo de estancia de los pollos en el nido es de 59-74 días. El abandono de los nidos exitosos por parte de los volantones tendrá lugar, pues, unos 3-3½ meses después de la fecha de puesta. En las dos colonias más estudiadas, los primeros jóvenes en abandonar sus nidos lo hicieron a mediados del mes de Septiembre (entre los días 11 y 17) y los más tardíos volaron entre los días 6 y 10 de Diciembre. El 52.8% de los jóvenes dejaron sus nidos entre el 11 y el 30 de Noviembre (fig. 34); estos pollos corresponderían a las puestas iniciadas entre los días 1 y 20 de Agosto, que como se verá más adelante tuvieron un mayor éxito reproductivo que las puestas iniciadas con anterioridad a esa fecha.

Los datos aquí presentados sobre la fenología del gabán peonío concuerdan plenamente con los resultados obtenidos por Thomas (1985) en los Llanos Centrales, aunque esta autora señala como caso límite una puesta iniciada a finales de Mayo, casi un mes antes que las primeras puestas detectadas por nosotros. Los escasos datos que existen sobre la fenología reproductiva de esta especie en diversas partes de Argentina y Brasil coinciden en que son los meses de Julio y Agosto los preferidos para la puesta (Kahl 1971b y refs. allí citadas), lo cual resulta paradójico ya que los ciclos climáticos en esas latitudes son diferentes a los de los Llanos.

Mencionaremos finalmente un hecho singular ocurrido durante una visita que realizamos en Mayo-1990 al Territorio Federal Delta Amacuro (Venezuela). En esa visita, pudimos observar un pollo de gabán peonío de unos 50-55 días de edad, mantenido en cautividad

en un poblado indígena; según los propietarios, el pollo había sido recogido recientemente de su nido en un lugar cercano al poblado. Según esto la puesta que dio lugar a este pollo, debería haberse producido durante el mes de Febrero, completamente alejada del periodo reproductivo de la especie en otras áreas de Venezuela. Desafortunadamente, no hemos encontrado en la bibliografía ninguna cita referente a la nidificación del gabán peonío en esta región del país.

#### 10.B.6.- TAMAÑO DE PUESTA

Los huevos son de forma oval a subelíptica y de color blanco mate que se ensucia rápidamente durante los primeros días de incubación para adquirir una tonalidad blanco-ocre.

Las medidas tomadas a 24 huevos de gabán peonío dieron como resultado un tamaño promedio de 75.6x52.9 mm ( $s=2.1$  para la longitud,  $s=1.7$  para la anchura). Los límites de longitud fueron 70.4x51.0 y 80.5x52.9 y los límites de anchura 74.4x50.1 y 76.5x56.5. El peso de estos 24 huevos (transcurridos entre 1 y 10 días de incubación) promedió 108 gr ( $s=6.9$ ; rango:96-127). Otros autores (Kahl 1971b, Thomas 1984) han señalado, para otras áreas geográficas, medidas de huevos de esta especie muy similares a las obtenidas por nosotros en este estudio.

El tamaño medio de puesta, sin considerar las puestas de reemplazo, fue de 3.08 huevos/nido (rango:2-4;  $n=60$ ), siendo 3 la puesta modal (tabla 41). El tamaño medio de las puestas de

reemplazo fue de 3.00 huevos/nido (rango:2-4; n=10). Thomas (1984) obtiene una puesta media de 3.2 huevos/nido (n=49) en los Llanos Centrales.

Tabla 41.- Tamaños de puesta en los nidos de *Ciconia maguari* durante la temporada de cría de 1989; se expresa el porcentaje de nidos correspondiente a cada tamaño de puesta.

	Nº huevos/nido		
	2	3	4
Primeras puestas (n=60)	16.7	58.3	25.0
Puestas de reemplazo (n=10)	30.0	40.0	30.0

Generalmente la puesta de los huevos tiene lugar en días alternos, aunque hemos registrado dos nidos en los cuales existió un intervalo de tres días entre la puesta del segundo huevo y del tercero; en otro de los nidos controlados transcurrieron cuatro días entre la puesta del tercer y el cuarto huevo. La incubación, al menos por cortos periodos de tiempo, parece que puede comenzar con la puesta del primer huevo, aunque la incubación a tiempo completo no comenzaría hasta la puesta del segundo o tercer huevo (véase Thomas 1984). Esto conduce a una asincronía en el nacimiento de los pollos, produciéndose diferencias de 2-4 días entre el pollo mayor y el más joven de una misma nidada. Estas diferencias en cuanto a tamaño y peso de los pollos pueden

mantenerse a lo largo de todo el desarrollo.

Este hecho, que también se produce en las otras dos cigüeñas estudiadas, constituye una válvula reguladora que permite la producción de un máximo número de jóvenes en los años en que el alimento es abundante, pero que, en caso de escasez, ajusta rápidamente la cantidad de pollos que hay en el nido al número de pollos que los padres pueden alimentar (Lack 1954, Jenni 1969). Si el alimento suministrado por los adultos no es suficiente para mantener a todos los pollos de la nidada, sería el pollo mayor, más ágil y fuerte que sus hermanos más pequeños, el que consumiría las pocas presas regurgitadas por el adulto. Normalmente la escasez de alimento trae como primera consecuencia la muerte de el/los pollos más jóvenes del nido, con lo cual se facilita la supervivencia de el/los pollos mayores, al evitarse un reparto equitativo de un alimento que sería insuficiente para todos. Si el alimento suministrado por el adulto es abundante, todos los pollos, incluso los más pequeños, tendrían opción a alimentarse y podrían salir adelante.

#### 10.B.7.- EXITO REPRODUCTIVO

En la tabla 42 se resumen los resultados del estudio de la reproducción del gabán peonío llevado a cabo durante la temporada de cría de 1989.

Tabla 42.- Diversos parámetros referentes al éxito reproductivo de *Ciconia maguari* en el Hato El Frío (basado en el estudio de tres colonias y 12 nidos solitarios durante la época de cría de 1989).

	Solit.	Boral	Ororit.	Mac.B	Total
Nº intentos de anidación	16	35	23	12	86
Nº nidos activos <sub>1</sub>	12	27	21	11	71
Nº puestas de reemplazo <sub>2</sub>	3	7	1	0	11
Nº nidos exitosos <sub>3</sub>	2	8	10	4	24
% nidos exitosos	16.6	29.6	47.6	36.6	33.8
Nº total de huevos	44	93	69	36	243
Nº pollos nacidos <sub>4</sub>	17	51	46	24	138
Mortalidad de huevos (%)	61.3	45.1	33.3	33.3	43.2
Nº de jóvenes exitosos	4	17	17	10	48
Mortalidad de pollos (%)	76.4	66.6	63.0	58.3	65.2
Exito reproductivo %(nºjov./nºhuevos)	9.1	18.3	24.6	27.7	19.7
Nºjóvenes/nido exitoso	2.0	2.1	1.7	2.5	2.0
Nºjóvenes/nido activo	0.33	0.62	0.81	0.91	0.67

(1) Se consideran como intentos de anidación aquellos casos en que se detecta la ocupación y construcción del nido por parte de una pareja y como nidos activos solo aquellos en los que tuvo lugar la puesta de algún huevo.

(2) Las puestas de reemplazo se incluyen en todos los cálculos excepto en el % de nidos exitosos y el nº de jóvenes/nido activo.

(3) Se entiende por nido exitoso aquel en que al menos un pollo llega a volar.

(4) En tres nidos, en los que no se pudo determinar si la muerte se había producido antes o después de la eclosión, se asignaron las pérdidas a mortalidad de huevos.

El número de intentos de anidación que fueron abandonados antes de que tuviera lugar la puesta de algún huevo (nidos no activos) es bastante alto (15 nidos, 17.4% de los intentos). Normalmente estos nidos son abandonados en un estadio temprano de construcción, aunque al menos cuatro de ellos parecían estar totalmente completos en el momento en que fueron abandonados.

En los nidos que hemos considerado como no activos, cabe la posibilidad de que los huevos fueran depositados y se hubieran perdido entre una de nuestras visitas y la siguiente; también cabe la posibilidad de que nuevos intentos de anidación comiencen y se pierdan entre dos visitas sucesivas con lo cual no serían detectados (Erwin y Custer 1982). Ambas cosas son poco probables en las colonias de "El Boral" y "Los Ororitos" considerando que el intervalo entre visitas, durante las fases tempranas de cría, era de solo 1-4 días. En los nidos solitarios y en los nidos de la colonia "Macanillal B", visitados con menor frecuencia (4-10 días), sí es factible que algunas puestas o nidos, fracasados en un estadio temprano, se hayan escapado a nuestra detección.

La presencia humana en las colonias de ciconiiformes durante los estadios previos a la puesta puede desanimar a las aves que todavía no han comenzado a anidar y contribuir al abandono de algunos nidos en estado temprano de construcción (Dusi y Dusí 1968, Frederick y Collopy 1989b). Las colonias de "El Boral" y "Los Ororitos" fueron visitadas con la misma frecuencia durante la temporada de 1989 pero el porcentaje de abandonos previos a la puesta resultó ser muy diferente en ambas; así, en la primera de ellas, un total de ocho intentos de anidación fueron abandonados sin que tuviera lugar la puesta (22.8%); mientras que en la

segunda este número se redujo a solo dos intentos (8.7%). El número de nidos censados en "El Boral" y "Los Ororitos" durante 1990, año en el que no se entró en las colonias, fue muy similar al de 1989, año en que se entraba periódicamente en ellas (tan solo dos nidos más en cada colonia). No creemos, pues, que nuestras visitas a las colonias hayan contribuido al abandono de los intentos de anidación, aunque sí podrían haber desanimado a algunas aves con intenciones de anidar tardíamente.

Todos los parámetros que hemos utilizado para valorar la eficacia reproductiva del gabán peonío durante 1989 apuntan hacia un éxito muy bajo (tabla 42), especialmente si se comparan con los resultados del único estudio anterior referido a la reproducción de esta especie (Thomas 1984, 1986).

El porcentaje de huevos que producen finalmente jóvenes volantones fue tan solo del 19.7% en nuestro estudio, frente al 61.5% obtenido por Thomas (obr. cit.) en los Llanos Centrales. El porcentaje de nidos exitosos fue del 37.2% en los nidos coloniales y del 16.6% en los solitarios (frente a 67% y 42% respectivamente, en los trabajos de Thomas). La relación entre el número de jóvenes y el número de nidos activos resultó ser inferior a 1 en todas las colonias y de solo 0.33 en los nidos solitarios, para un promedio de 0.67, muy inferior al valor de 1.6 que se desprende del estudio de Thomas (obr. cit.).

Las razones de este bajo éxito reproductivo hay que buscarlas en la escasa precipitación recibida durante el año 1989 (véase Climatología), que provocó un gran retraso en la inundación de los esteros y bajíos que, como ya se ha comentado, son los hábitats de alimentación más empleados por los gabanes peonío durante la

época de reproducción. La ausencia de una inundación suficiente durante los primeros meses del periodo de lluvias habría provocado una gran escasez o un importante retraso en la aparición de los anfibios, cangrejos y pequeños peces, que son la base de la dieta del gabán peonío durante esta época.

El caso extremo de fracaso reproductivo lo constituyen los nidos solitarios, de los cuales solamente dos (16.6%) lograron sacar adelante algún pollo. El éxito reproductivo en ellos fue únicamente del 9.1% (el más bajo registrado) y la mortalidad de huevos y pollos es sensiblemente más alta que en el caso de las colonias.

Thomas (1984) no encuentra ningún caso en el cual tuviera lugar una reducción del número de pollos del nido por inanición de alguno de ellos, lo cual sería un síntoma de la existencia de alimento suficiente en el área para sacar adelante a toda la prole. En nuestro estudio, en cambio, se ha observado la reducción del número de pollos en 13 nidos (16 pollos perdidos): en 8 de ellos se pasó de 3 a 2 pollos por muerte del más joven; 3 nidos que contenían 3 pollos, se quedaron con solo 1 al morir sucesivamente sus 2 hermanos; en un nido con 2 pollos se registró la muerte del más débil, y otro nido que contenía 4 pollos se quedó con 3 por muerte del último en nacer. En solo cuatro de esos casos se hallaron los cadáveres de los pollos en el nido, por lo cual no se puede descartar que algunas de esas pérdidas fueran debidas a predación u otras causas. Sin embargo, el hecho de que los pollos desaparecidos fueran casi siempre los que en la visita anterior parecían más jóvenes y débiles, nos induce a pensar que es la escasez de alimento suministrado por los adultos la causa

de estas reducciones (véase Lack 1954, Pratt y Winkler 1985).

Por otra parte, la mortalidad de pollos ha resultado extremadamente alta y superior a la de huevos (65.2% y 43.2% respectivamente), mientras que en el estudio de Thomas (1984) la mortalidad de pollos es muy baja e inferior a la de huevos (15% y 28.2% respectivamente). Todo esto apoya la idea de que la falta de alimento suficiente para alimentar a toda la prole, debido a la escasez de precipitaciones, habría sido una de las principales causas de la baja productividad registrada durante 1989 en los nidos de gabán peonío.

La comparación de la eficacia reproductiva en los nidos tempranos y en los nidos tardíos arroja también una serie de datos de gran interés (tabla 43). Si consideramos como nidos tempranos aquellos en los que la puesta tuvo lugar en Junio-Julio y como tardíos aquellos en que la puesta se inició en Agosto-Septiembre, se aprecian ciertas diferencias en todos los parámetros reproductivos considerados, aunque éstas no resultaron significativas estadísticamente ( $G$ -tests,  $P > 0.10$ ).

Los valores de éxito reproductivo y porcentaje de nidos exitosos en los nidos con puestas tardías prácticamente duplican a los valores obtenidos para los nidos con puestas tempranas. La relación nº de jóvenes volantones/nido activo, es también superior en el caso de las puestas tardías. Puesto que la mortalidad de huevos varía muy poco, estas diferencias son debidas a la mayor mortalidad de pollos que se registra en las puestas tempranas (74.1%) frente a las puestas tardías (52.3%). Una vez más podemos aludir a la falta de precipitaciones y al retraso en la inundación de los esteros y bajíos como una posible causa de estas

diferencias. En los nidos más tempranos, los adultos se encontrarían con una falta de hábitats adecuados para alimentarse y una mayor escasez de alimento, mientras que en los nidos tardíos encontrarían ya niveles de inundación más adecuados en los esteros y bajíos, y con ello una mayor disponibilidad de presas, fundamentalmente anfibios, peces e invertebrados, que utilizan estas áreas inundadas para su reproducción (Kushlan et al. 1985, Duellman 1988).

Tabla 43.- Mortalidad y éxito reproductivo de las puestas tempranas (Junio-Julio) y las puestas tardías (Agosto-Septiembre) de *Ciconia maguari* durante la temporada de 1989.

	Puestas tempranas	Puestas tardías
Nº nidos activos	26	22
Nº puestas de reemplazo	3	5
Nº huevos puestos	90	72
Nº pollos nacidos	54	42
Mortalidad de huevos (%)	40.0	41.6
Nº jóvenes volantones	14	20
Mortalidad de pollos (%)	74.1	52.3
Exito rep. $\%$ (nºjov/nºhuevos)	15.5	27.7
Nº jóvenes/nido activo	0.53	0.91
% de nidos exitosos	26.9	50.0

La productividad registrada durante 1989 en las colonias o partes de colonias que no fueron visitadas periódicamente (no incluidas en las tablas 42 y 43) fue de:

- La Yagüita: 17 nidos activos, 11 jóvenes volantones.
- El Boral (isla mayor): 13 nidos activos, 8-9 volantones.
- La Apontera (parte Oeste): 12 nidos activos, 10-11 volantones.

Así pues, la productividad global de la población de gabán peonío en el Hato El Frío durante el año 1989 debe considerarse como bastante baja y se ha estimado en 77-79 nuevos jóvenes (113 nidos activos).

En estos resultados es muy posible que se esté sobrevalorando el número real de jóvenes que se incorporan finalmente a la población, ya que no se ha tomado en consideración la mortalidad de los jóvenes durante las semanas que siguen al primer vuelo. Los individuos jóvenes que abandonen el nido en un estado precario de salud o subalimentados pueden morir de desnutrición durante las 4-6 semanas en las que siguen dependiendo de los adultos, o bien ser presa fácil de algún depredador como el zorro común (*Cerdocyon thous*), especialmente durante la noche (no todos los jóvenes regresan al nido para pernoctar).

#### 10.B.8.- MORTALIDAD Y SUS CAUSAS

##### 10.B.8.1.- Mortalidad de huevos

En los 71 nidos controlados fueron depositados un total de 243 huevos, de los cuales se perdieron 105 antes de la eclosión, lo que equivale a una mortalidad del 43.2%. Las causas que

contribuyen a esta elevada mortalidad son muchas y variadas, pero resulta difícil realizar una valoración exacta de la importancia de cada una de ellas, debido a que en pocas ocasiones se han podido obtener evidencias que indiquen de forma concluyente cual fue la causa real de la pérdida.

La caída de huevos del nido es un hecho bastante frecuente en las colonias de gaban peonío, especialmente durante las primeras semanas de actividad, cuando los territorios de cada pareja no están aún lo suficientemente definidos y existe una elevada competencia por los lugares de anidación; en esas condiciones, las peleas y agresiones entre los gabanes peonío de nidos vecinos son constantes y podrían ocasionar la pérdida de un número muy elevado de huevos. El aumento en las pérdidas de huevos o pollos jóvenes debido a las actividades de otros individuos, representa uno de los costes más severos asociados a la cría colonial en muchas especies de aves (Wittenberger y Hunt 1985).

Los nidos mal contruidos y las puestas prematuras realizadas sobre nidos incompletos son también causa de caída y pérdida de numerosos huevos. Una puesta de 2 huevos realizada sobre un nido incompleto, de tan solo 50 cm de diámetro, se perdió dos días después por la caída al suelo de los huevos.

En total hemos atribuido a estas caídas la pérdida de 20 huevos (19% de la mortalidad) correspondientes a 11 nidos. En todos estos casos, las cáscaras de los huevos perdidos fueron halladas rotas bajo sus respectivos nidos.

En solo una ocasión hemos registrado el derrumbamiento de un nido al completo. Este nido era el más grueso de cuantos hemos observado y en el momento de derrumbarse contenía 4 huevos (3.8%

de las pérdidas). Las condiciones climatológicas adversas, como las lluvias torrenciales (tan comunes en esta época del año) o los vientos fuertes, pueden también favorecer la caída de huevos y el derrumbamiento de nidos.

Se encontraron un total de 5 huevos infértiles en otros tantos nidos (4.7% de la mortalidad de huevos). Estos huevos pueden permanecer intactos en el nido, después de que los demás huevos de la puesta hayan eclosionado, por un periodo superior a los 20 días. No hemos observado ningún caso de huevos rotos en el nido que pudiera hacer pensar en un adelgazamiento de la cáscara debido a contaminación por pesticidas.

Otro de los factores importantes de mortalidad de huevos es la predación. Son varios los predadores potenciales que han sido observados en las colonias de gabán peonío, aunque en pocos casos se han encontrado evidencias concluyentes de su actividad:

- Caricare encrestado (*Polyborus plancus*): Tan solo en una ocasión se ha podido comprobar la predación por parte de esta rapaz sobre un nido de gabán peonío que contenía un número indeterminado de huevos. El impacto predador causado por el caricare encrestado en las colonias de gabán peonío debe ser, en cualquier caso, muy inferior al causado sobre las colonias de gabán huesito. Esto podría deberse a la mayor atención puesta por los gabanos peonío en el cuidado de sus nidos: los adultos nunca abandonan el nido durante el periodo de incubación y en caso de verse obligados a hacerlo por alguna perturbación, regresan al él tan pronto como ésta cesa o en un intervalo de tiempo muy corto (a diferencia de lo que sucedía con el gabán huesito). La mayor densidad de

caricares encrestados se registró en la colonia "Macanillal B", pero allí su actividad depredadora se concentraba principalmente sobre los nidos de garza real y garza morena, sin que hayamos observado ningún caso de predación sobre los nidos de gabán peonío.

- Caricare sabanero (*Milvago chimachima*): Una pareja sobrevolaba frecuentemente la colonia de "Los Ororitos" durante nuestras visitas. Tan solo hemos observado un caso de predación sobre un nido de garza morena que contenía huevos. En una ocasión un caricare sabanero se posó en un nido de gabán peonío que había quedado desprotegido porque el adulto tardó en regresar después de una de nuestras visitas a la colonia; la rapaz permaneció varios minutos posada en el borde del nido soportando los ataques de los tordos negros que anidaban bajo el nido del gabán peonío, dando tiempo a que el adulto regresase y la expulsara del nido antes de que pudiera comerse los huevos.

- Serpientes: Se encontró una anaconda (*Eunectes murinus*) sesteando en un árbol que soportaba seis nidos de gabán peonío y uno de garza morena, todos ellos con huevos. La anaconda se encontraba a escasamente 1.5 m de dos de los nidos de gabán peonío, pero ni en esta visita ni en la siguiente se detectó la desaparición de algún huevo con respecto a las visitas precedentes.

Thomas (1984) encuentra evidencias de predación sobre nidos de gabán peonío por parte de la tragavenados (*Boa constrictor*) y atribuye a esta especie la mayoría de las pérdidas de huevos

registradas en las colonias. La tragavenados es una serpiente muy común en todas las "matas" de nuestro área de trabajo, por lo cual debe considerársela como un importante predador potencial de huevos de gabán peonío, aunque en nuestro estudio no hayamos podido encontrar evidencias concluyentes de este hecho.

- Zorro cangrejero (*Procyon cancrivorus*): Este mapache, de hábitos eminentemente nocturnos y excelente trepador, ha sido observado en numerosas ocasiones dormitando en árboles de la colonia "Los Ororitos". En una ocasión se le observó caminando por la parte alta de un árbol en el cual se detectó la falta de un pollo.

- Rabipelado (*Didelphis marsupialis*): Se le ha observado descansando sobre un nido de garza morena que probablemente había expoliado. En otra ocasión encontramos a un rabipelado en un árbol que carecía de nidos, pero se detectó la falta de dos huevos y cinco pollos en dos árboles inmediatamente próximos. Esta especie podría ser un importante predador nocturno de huevos y pequeños pollos dada su gran habilidad para trepar, su gran agresividad y su abundancia en el área.

Nos referiremos por último a un caso bastante espectacular de mortalidad de huevos que tuvo lugar en uno de los árboles de la colonia "El Boral". Este árbol, con una altura de 9 m, soportaba en su copa cinco nidos de gabán peonío que contenían un total de 10 huevos y 6 pollos. Entre dos visitas sucesivas realizadas el 1 y el 3 de Agosto, se registró la pérdida de 9 huevos y 3 pollos en el mencionado árbol. Uno de los pollos fue

hallado muerto bajo la copa del árbol junto con 8 huevos, 6 de los cuales estaban completamente rotos (caídos del nido) mientras que los 2 restantes se encontraban enteros y sin una mínima magulladura. Resulta difícil imaginar que 2 huevos caídos desde 9 m de altura queden enteros (no había ramas ni vegetación que pudiesen amortiguar el golpe), lo cual nos hace pensar que los huevos habrían sido bajados hasta el suelo de alguna forma. La predación humana sería factible, pero no explicaría el elevado número de huevos rotos y el abandono de los 2 huevos enteros. Una fuerte perturbación en el árbol debida a peleas entre los gabanos adultos podría explicar la caída de los huevos y pollos pero no la aparición de 2 huevos intactos en el suelo. En realidad, aún no hemos podido encontrar una explicación lógica a estos hechos. Otro dato curioso es que fuera cual fuese la perturbación causante de las pérdidas en ese árbol, ésta no afectó para nada a los nidos de los árboles vecinos en los cuales no se registró la desaparición de ningún huevo o pollo.

#### 10.B.8.2.- Mortalidad de pollos

Como ya se reseñó en el capítulo referente al éxito reproductivo, la mortalidad global de pollos resultó muy alta. De los 138 pollos nacidos, solo 48 tuvieron éxito y llegaron a volar del nido (mortalidad del 65.2%, tabla 42). De los 90 pollos fallecidos durante su estancia en el nido, un 47.5% murió durante los primeros 20 días de vida, un 18.6% entre los 21 y 40 días, mientras que el 33.9% restante se perdieron cuando contaban con

más de 41 días de edad.

A una reducción del número de pollos del nido, por falta de alimento suficiente para todos, hemos atribuido la pérdida de 16 pollos correspondientes a 13 nidos (aspecto ya comentado en un apartado anterior). Estas reducciones de nidada deben ser una de las principales causas de mortalidad entre los pollos menores de 20 días.

La caída del nido o la realización de un primer vuelo prematuro sería la causa de la muerte de 7 pollos (pertenecientes a 5 nidos) mayores de 40 días, cuyos cadáveres fueron hallados en el suelo debajo de sus nidos o a pocos metros de distancia del mismo. Debido a nuestras visitas a las colonias hay que lamentar la pérdida de 2 pollos de 40-50 días de edad, que se arrojaron o cayeron del nido asustados por nuestra presencia.

La predación, bien como causa directa o bien como consecuencia del abandono del nido por parte de los adultos, sería otra de las causas de mortalidad de pollos a tener en cuenta, especialmente en los menores de 20 días que todavía son incapaces de defenderse por si mismos. Los mismos predadores que se han citado al tratar el tema de la mortalidad de huevos pueden también preñar sobre los pollos jóvenes.

Los zamuros (*Coragyps atratus*) han sido observados en dos ocasiones posándose en el borde de un nido de gabán peonío que contenía pollos y estaba sin vigilancia parental. En una de esas oportunidades pudimos constatar como uno de los pollos regurgitaba varias presas (posiblemente como un mecanismo para desviar la atención del posible predador) que fueron ingeridas pacientemente por el zamuro; en ninguno de estos casos se observó intento alguno

de agresión física hacia los pollos.

Un caso espectacular de mortalidad de pollos se registró en la colonia "Los Ororitos", entre los días 13 y 19 de Septiembre. En ese intervalo de tiempo desaparecieron un total de 14 pollos de entre 45 y 55 días de edad, correspondientes a cinco nidos de dos árboles; cinco de estos pollos fueron encontrados muertos y semidevorados bajo la colonia. Una caída del nido y la posterior predación por parte de algún carroñero parece la causa más probable de estas pérdidas. El resto de los jóvenes no pudieron ser localizados. Cabe la posibilidad de que hubieran volado del nido prematuramente, pero esto parece improbable ya que no se les pudo encontrar en la laguna donde invariablemente se concentran todos los jóvenes de esta colonia después de abandonar sus nidos.

Otra hipótesis plausible sería la de la predación humana. A la edad de 40-55 días, los pollos resultan muy apetecibles ya que alcanza un elevado tamaño sin poseer todavía la capacidad de vuelo. Todos los pollos desaparecidos se encontraban sobre dos árboles de fácil acceso, incluso sin necesidad de escalera. La subida de alguna persona a estos árboles, tratando de capturar algunos pollos provocaría sin duda un gran revuelo en los nidos, intentos de huida, caídas del nido y vuelos prematuros que podrían explicar la elevada mortalidad registrada. El consumo de pollos y huevos de gabán peonío por parte de la población autóctona es un hecho bastante habitual en esta región (Thomas 1987, com. pers. de varios llaneros). En cualquier caso, no pudimos encontrar ninguna evidencia de actividad humana (restos, huellas, rodadas de coche) que nos permitiese confirmar esta hipótesis.

10.C.- Jabiru mycteria10.C.1.- DENSIDAD POBLACIONAL Y NIDOTOPICA

A diferencia de las otras dos cigüeñas estudiadas, el garzón soldado cría siempre en solitario. Se delimitaron en el área de estudio 25 cuadrículas de 1000 Ha cada una, que fueron muestreadas intensamente en busca de nidos de esta especie (en 1990 con ayuda de una avioneta), localizándose un total de 16 nidos activos en 1989 y 18 en 1990, con unas densidades medias de 0.64 y 0.72 nidos/1000 Ha respectivamente (véase fig. 1). De mantenerse esas densidades, en toda la superficie del Hato El Frío podrían haber existido unos 50 nidos activos en 1989 (límites de confianza al 95%:31-68) y 56 en 1990 (34-78). La distancia lineal de cada nido al nido de garzón más próximo resultó, en promedio, de 1900 m (rango:1200-2800).

El 78.1% de los nidos se encontraban en "matas" de 0.2-2 Ha de extensión; el 3.1% en "matas" de más de 50 Ha; un 9.4% estaban situados en el bosque de galería que bordeaba a algún caño; el 9.4% restante se encontraban sobre árboles solitarios. En la mayoría de los nidos no existen especies acompañantes anidando próximas, con solo tres excepciones: dos nidos, que se encontraban en medio de las colonias de "El Boral" y "Los Ororitos", junto a nidos de garza morena, garza real y gabán peonío, y un tercer nido situado en la colonia de "La Yagüita", junto a varios nidos de

gabán peonío. Naumburg (en Kahl 1971b) menciona la existencia de un nido de garzón soldado en medio de una colonia de gabán huesito en Brasil.

Los árboles empleados como soporte para los nidos son preferentemente especies de gran altura, tronco grueso y copa amplia y redondeada. El camoruco (*Sterculia apetala*) es el árbol más utilizado por los garzones soldados en nuestro área de estudio (36.4% de los nidos), seguido por el matapalo (*Ficus* sp., 18.2%) y el samán (*Pithecellobium saman*, 9.1%). El resto de las especies usadas como soporte fueron, con un nido cada una: el jobo (*Spondias mombin*), el corozo (*Acrocomia sclerocarpa*), la ceiba (*Ceiba pentandra*), el apamate (*Tabebuia pentaphylla*), el gateao (?), el lechero (*Sapium biglandulosum*), el aceituno (*Vitex capitata?*) y el uvero (*Coccoloba caracasana*). En la bibliografía hemos podido recoger algunas citas referidas a los árboles utilizados por los garzones para situar sus nidos: Thomas (1981), en los Llanos Centrales, encuentra 11 nidos sobre la palma *Copernicia tectorum*; Ogden y Thomas (1985) informan de dos nidos situados sobre *Pithecellobium saman*, en esa misma región; Spaans (1975) encuentra un nido sobre *Ceiba pentandra* en Surinam y Kahl (1971b) observa seis nidos situados sobre palmas y otros árboles de mediana altura en Argentina.

La altura de los nidos de garzón soldado del Hato El Frío osciló entre los 8 y los 26 m, con un promedio de 15.4 m; en una visita al Hato El Cedral pudimos observar un nido situado sobre el tronco de un camoruco (*Sterculia apetala*) semimuerto, a escasamente 7 m del suelo. Los nidos se asientan sobre horquillas de una rama lateral, sobre ramas horizontales (con el nido

apoyado contra el tronco principal), o en lugares donde se entrecruzan 3-4 ramas gruesas. El 50% de los nidos se hallaban en el punto más alto de la copa del árbol, el 21.9% estaban sobre la copa pero en una zona periférica, mientras que el resto se encontraban sobre árboles semimuertos en una bifurcación del tronco principal o de una ramificación primaria de éste.

La importancia de la proximidad del agua, a la hora de la elección del lugar para el nido, parece ser crítica. Así, todos los nidos observados se encontraban a menos de 500 m de algún gran cuerpo de agua, ya sea temporal o permanente. El 28.1% estaban rodeados completamente por esteros que permanecían inundados durante todo el periodo de reproducción; un 21.9% se encontraban próximos a una gran laguna permanente y el 50% restante se situaban en las inmediaciones de algún caño importante. Estas zonas inundadas serán usadas por los jóvenes volantones, después de abandonar sus nidos, como lugar de estancia; ahí seguirán siendo atendidos y alimentados por los adultos mientras comienzan a realizar sus primeras prácticas de pesca. En el caso de los nidos que están rodeados por esteros, éstos suelen ser usados por los adultos como área de alimentación durante todo el periodo que dura la reproducción.

## 10.C.2.- COMPORTAMIENTO REPRODUCTIVO

### 10.C.2.1.- Formación de la pareja

Los garzones soldados suelen encontrarse predominantemente en parejas a lo largo de todo el año, si exceptuamos los últimos meses de sequía, en los cuales forman grandes bandadas, y los periodos en que uno de los miembros de la pareja debe cuidar del contenido del nido. Este hecho, junto con la escasez de saludos ritualizados a la hora de los relevos y la reutilización de los mismos nidos año tras año, hacen pensar en la existencia de una fidelidad que se prolongue más allá de la época de cría (véanse también Kahl 1971b, Thomas 1985).

Los miembros de la pareja suelen llegar juntos al nido y comenzar las tareas de reconstrucción sin la realización de ninguna exhibición preliminar. Otras dos especies de la familia de las cigüeñas, *Ehippiorhynchus senegalensis* y *E. asiaticus*, carecen también de estas pautas de comportamiento ritualizadas, tan características en el resto de la familia; este hecho se relaciona con que las parejas no se forman de nuevo cada año, sino que permanecen unidas durante varias temporadas consecutivas (Kahl 1973).

Debido a esto, nuestras observaciones referidas a las pautas relacionadas con la reproducción del garzón soldado son muy escasas, como también lo son las referencias a este tema que se han podido encontrar en la bibliografía consultada. Kahl (1973) observa, en solo dos ocasiones, una pauta realizada en el nido por

una pareja de garzones soldados y que él describe como el "arriba-abajo" característico de toda la familia, aunque presente ciertas diferencias con el realizado por las demás especies. En este caso, el macho y la hembra se sitúan frente a frente en el nido, con el cuerpo erguido, el cuello estirado verticalmente hacia arriba y el pico en posición normal, produciendo un castañeteo con sus mandíbulas (8-10 veces/seg); en esa posición los garzones mueven sus cabezas lentamente de lado a lado y sus picos hacia arriba y abajo ( $15^\circ$  sobre la horizontal y  $45^\circ$  por debajo). Esta pauta fue realizada como señal de recibimiento cuando uno de los adultos regresaba al nido después de una ausencia (Kahl 1973). Un comportamiento similar a éste ha sido señalado por Shannon (1987) en garzones soldados mantenidos en cautividad.

En nuestro caso, solamente hemos podido observar un comportamiento semejante en una ocasión. Ante la llegada del macho al nido, ambos adultos se sitúan frente a frente realizando un castañeteo con sus picos, al tiempo que giran sus cabezas a un lado y a otro, pero sin que hayamos observado movimientos arriba y abajo de los picos. Probablemente la mayoría de los nidos sometidos a observación por nosotros estarían formados por parejas ya estables, de ahí la ausencia casi total de exhibiciones y pautas de comportamiento estereotipadas. Es de esperar que este tipo de pautas sean más frecuentes durante la primera temporada de cría de cada individuo o en el caso de parejas de reciente formación.

En una ocasión pudimos observar una exhibición muy similar al "arriba-abajo" típico de otras cigüeñas, con la peculiaridad de que fue realizado en el aire. Los dos individuos volaban bajo,

a gran velocidad y muy próximos uno al otro; en esa situación ambos echaron sus cuellos hacia atrás llegando con sus cabezas hasta el dorso (el pico quedaba dirigido verticalmente hacia arriba), para volverlas inmediatamente a la posición normal en vuelo. Esta pauta fue realizada en tres ocasiones consecutivas y de forma simultánea por los dos individuos, antes de salirse fuera de nuestro campo de visión.

Otra pauta observada en varias ocasiones, aunque fuera de la época reproductiva, es la denominada "aleteo-carrera": los dos miembros de la pareja están alimentándose separados por unos 20-50 m; en esa situación y repentinamente, uno de ellos se dirige hacia el otro a gran velocidad, corriendo, dando saltos y aleteando de forma muy conspicua. Esta pauta, que a veces podría confundirse con la persecución de una presa, puede constituir un comportamiento social que contribuya al mantenimiento del vínculo entre la pareja a lo largo del año o servir como exhibición de cortejo en la formación inicial de nuevas parejas (Kahl 1973). El "aleteo-carrera" aparece, de un modo muy similar a como lo realiza el garzón soldado, en *Ephippiorhynchus senegalensis* y *E. asiaticus* (no aparece en las demás especies de la familia), lo cual sugiere un elevado parentesco entre estas tres especies (Kahl 1971a, 1973).

Durante cinco días consecutivos del mes de Julio de 1990, observamos a un grupo de garzones soldados, cuyo número oscilaba entre 14 y 24, concentrados en un bajío donde no desarrollaban ninguna actividad relacionada con la alimentación. Por contra, todo el tiempo era invertido en la realización de vuelos cortos, persecuciones en el aire, aseo corporal y una pauta de

comportamiento peculiar que todos los individuos ejecutaban con bastante frecuencia. En principio denominamos a esta pauta "cazar moscas" debido a que eso era lo que parecían estar haciendo los garzones que la realizaban. Consistía en echar la cabeza hacia atrás hasta alcanzar con ella el dorso (como el movimiento ascendente de un "arriba-abajo"), quedando el pico en posición vertical dirigido hacia arriba; en esa situación, los garzones movían la cabeza de un lado a otro, frotando la nuca contra el dorso, a la vez que abrían y cerraban el pico repetidamente. En primera instancia no relacionamos esta pauta con un comportamiento social, ya que era realizada por diferentes individuos en diferentes situaciones y no parecía ir dirigida hacia ningún otro individuo en particular. Posteriormente, pudimos observar como varios garzones ejecutaban esta pauta como respuesta a la llegada de otro individuo nuevo al grupo; la exhibición parecía ser contagiosa y bastaba el que un garzón soldado comenzase a realizarla para que todos los que estaban a su alrededor lo hiciesen también. En este grupo de garzones, los intentos de acercamiento de unos individuos a otros eran constantes, así como las agresiones y los vuelos acrobáticos conjuntos ejecutados por dos o más individuos. Estos hechos, unido a la época en que se realizaron las observaciones (el mes anterior al inicio del periodo reproductivo) nos hace sospechar que en este grupo podrían, los jóvenes desemparejados, establecer vínculos de pareja, de un modo semejante a como sucede en las asociaciones prerreproductivas de los gabanos peonío, aunque muy bien podría tratarse solo de una reunión de individuos inmaduros no reproductivos.

La pauta de "cazar moscas" fue observada en otras tres ocasiones, realizada por individuos que se encontraban solos y lejos de cualquier nido, como respuesta a la observación de otro individuo volando en las inmediaciones. Esta pauta es también ejecutada con relativa frecuencia por los miembros de algunas parejas de garzones cuando se encuentran posados en sus nidos.

Existen todavía muchas lagunas en cuanto al comportamiento reproductivo de esta especie que, con nuestros datos, no hemos podido resolver; el conocimiento preciso de los mecanismos implicados en la formación de las parejas de garzones soldados, así como la comprensión del significado de las distintas pautas observadas, pasan indudablemente por el marcaje de individuos jóvenes y su seguimiento durante la primera temporada de cría.

#### 10.C.2.2.- Territorialidad

Las parejas de garzón soldado se dirigen agresivamente hacia cualquier individuo que se aproxime al área en la que se encuentra situado el nido, persiguiéndolo hasta expulsarlo (obs. pers., Thomas 1985). Este hecho, unido a que la menor distancia registrada entre dos nidos de garzón soldado fue de 1200 m, parece indicar la existencia de una cierta territorialidad alrededor de cada nido (van Tyne y Berger 1976). Esta territorialidad se extiende también a las áreas de alimentación próximas al nido, durante el periodo en que los pollos, después de su primer vuelo, siguen dependiendo de los adultos. Relatamos a modo de ejemplo, tres observaciones que apoyan la existencia de una activa defensa

territorial por parte de los garzones soldados durante la época reproductiva:

- 28-8-89: El macho y la hembra se encontraban en su nido (GS2), en un estadio previo a la puesta de huevos. Otro garzón soldado se posó en un estero, a unos 300 m de la posición del nido. Inmediatamente el macho salió volando en dirección al intruso y fue seguido por la hembra. El intruso escapó volando ante la aproximación de la pareja, pero fue perseguido muy de cerca por la hembra durante 30 seg hasta que se alejó lo suficiente del nido (aproximadamente 1 km). Posteriormente macho y hembra regresaron juntos al nido. Esta misma pareja expulsó en otra ocasión a un individuo que pescaba en el mismo estero, a unos 400 m de la posición ocupada por el nido.

- 19-1-90: Los dos adultos, con sus dos jóvenes descendientes (que acababan de abandonar el nido GS0), se encontraban descansando en una laguna, a unos 400 m de la posición del nido, junto a un grupo de 63 gabanes huesito. Un garzón soldado extraño llegó volando y se posó entre los gabanes, a 30 m de los dos jóvenes garzones y a unos 70 m de los dos adultos. Inmediatamente el macho salió volando hacia el intruso, se posó a su lado y le expulsó con una amenaza de picotazo; le persiguió en el aire durante unos 15 seg y luego volvió a donde estaban la hembra y sus jóvenes.

- 23-1-90: La pareja de garzones del nido GS23 se encontraba en una laguna distante unos 500 m del nido. Otro garzón se posó

en la misma laguna, a unos 30 m de la pareja, el macho se dirigió caminando hacia él y mediante una amenaza de picotazo le obligó a levantar el vuelo y posarse unos 20 m más allá. El macho regresó entonces junto a la hembra y ambos realizaron una exhibición que hemos denominado "pico contra pico": los dos garzones se sitúan muy próximos, frente a frente, estiran verticalmente hacia arriba sus cuellos y dirigen sus picos hacia el suelo, de modo que los dos picos quedan pegados, paralelos y en posición vertical con la punta hacia abajo. Esta fue la única ocasión en que pudimos observar este tipo de comportamiento en una pareja de garzones. Al cabo de 10 min, el macho se dirigió de nuevo hacia el intruso y le expulsó definitivamente, esta vez persiguiéndole en vuelo hasta que lo alejó.

En tres casos más, hemos observado comportamientos territoriales similares a los descritos, realizados por garzones de distintas parejas, que lograron siempre su objetivo de expulsar al intruso de las cercanías del nido o del área de alimentación.

Hemos de decir que también hemos podido registrar algunos comportamientos que, en cierta forma, contradicen la idea de territorialidad que acabamos de exponer, especialmente durante las últimas etapas de la reproducción, cuando los pollos ya han abandonado sus nidos. Así, en una ocasión pudimos observar a dos adultos con un joven, alimentándose y descansando en una charca, mientras que a escasamente 150 m de ellos se encontraban, en otra charca, otros dos adultos con dos jóvenes; no se observó entre ellos ninguna interacción a lo largo de todo un día. En otra ocasión, pudimos comprobar como dos adultos con sus dos jóvenes

compartían un pequeño caño de agua semiseco con otros ocho garzones adultos, sin que tampoco se observase ningún tipo de agresión entre ellos.

Es muy probable que el instinto territorial de las parejas de garzones soldados disminuya a medida que sus jóvenes volantones se van independizando y que los espacios que conservan agua se van haciendo más escasos por el avance de la sequía. Solo así se pueden explicar las grandes concentraciones de garzones soldados que, contrariamente a lo que sucede el resto del año, se pueden observar durante los meses de Marzo y Abril (véase fig. 17).

#### 10.C.2.3.- Construcción del nido

Casi todos los nidos ocupados en 1989 (n=22) fueron reocupados durante 1990 (exceptuando dos). Un 80% de esos nidos conservaban la estructura básica de un año para el siguiente, de modo que solo tuvieron que ser reparados y su parte central acondicionada. En el 20% restante, la climatología adversa, la ruptura de alguna de las ramas de soporte, o el pirateo de materiales (en los nidos situados en colonias mixtas) trajeron como consecuencia la desaparición total del nido, que hubo de ser reconstruido por completo en 1990.

Los dos miembros de la pareja colaboran en la construcción o reparación del nido, al menos durante las etapas iniciales y después de la puesta de los huevos, aunque parece ser que el macho juega un papel más importante que la hembra en estas tareas (véase Kahl 1971b). En cuatro nidos controlados durante un día completo,

el 66% de los materiales fueron aportados por el macho y el 34% por la hembra. Sin embargo en un nido (GS2) que fue observado durante cuatro días consecutivos, cuando ya estaba prácticamente terminado (ambos adultos habían colaborado en la construcción) y se sucedían en él las cópulas, todos los aportes de nuevo material (n=13) fueron realizados por el macho. La hembra, en este caso, se limitaba a esperar sobre una rama cercana al nido que le servía como percha de descanso; el 30.7% de las veces en que el macho regresaba con algún material en su pico, la hembra saltaba hacia el nido para ayudar en la colocación del material, después de lo cual, presionaba con su costado sobre el pecho del macho forzándole a la cópula; finalizada la cópula la hembra regresaba a su percha y el macho permanecía en el nido. Así pues, aunque los dos adultos colaboran en la construcción, parece ser que durante las etapas previas a la puesta de los huevos, es el macho el que se encarga del mantenimiento de la estructura.

El tiempo que los garzones tardan en reconstruir el nido es variable y depende del estado previo en que éste se encuentre. Dos nidos fueron construidos por completo (a partir de una mínima base residual que había subsistido de la temporada precedente) en un periodo de 15-20 días. Otro nido, que conservaba intacta toda su estructura basal desde el año anterior, fue reparado y acondicionado en apenas una semana. Con frecuencia se puede ver a los garzones adultos saltando sobre el nido, lo cual puede servir tanto para compactar su estructura como para comprobar si las ramas que lo soportan son lo suficientemente resistentes.

Los nidos son de forma circular o elíptica. Están constituidos por palos gruesos (0.5-3.5 cm de diámetro) y de gran

longitud (hasta 160 cm), que forman las bases y el armazón externo del nido; la taza central interior está constituida por palitos más finos y cortos, mezclados con abundante material herbáceo y hojas; la vegetación acuática (ej: las "boras") también es usada frecuentemente para acondicionar el interior del nido.

El tamaño promedio de cinco nidos, medidos durante la etapa de incubación, resultó ser de 205x180 cm (rango: 180x130 - 220x180) con una parte central, bien acondicionada, de 100x85 cm (rango: 80x70 - 120x90). El grosor de los nidos oscilaba, en general, entre los 40 y los 60 cm, con un caso excepcional que llegó a medir 110 cm. Kahl (1971b), en Argentina, observa nidos de garzón soldado con longitudes inferiores a las medidas por nosotros, pero con grosores de alrededor de 100 cm; el elevado grosor de algunos de estos nidos probablemente indique su permanencia y reutilización durante varias temporadas sucesivas.

El aporte de nuevos materiales para el mantenimiento de la estructura del nido continúa sin interrupción a lo largo de todo el periodo de cría, incluso en nidos con pollos de más de 80 días de edad y ya a punto de volar. De esta forma, el tamaño inicial del nido en el momento de la puesta, puede verse incrementado durante las semanas siguientes. Este hecho se constató en el nido GS5, que midió 220x170 cm mediado el periodo de incubación y que dos meses más tarde alcanzaba los 270x190 cm. La taza central también había aumentado su tamaño desde 120x90 cm a 170x130 cm.

10.C.2.4.- Cópulas

La cópulas siempre tienen lugar en el nido y recuerdan bastante a las del gabán peonío. El macho se sube al dorso de la hembra por uno de los costados de ésta, apoyando un pie y luego impulsándose, o bien de un solo salto; en dos ocasiones, un macho montó sobre la hembra saltando desde delante de ella y pasando por encima de su cabeza.

Al igual que ocurría en las otras dos cigüeñas estudiadas, el macho sujeta sus dedos a nivel de los hombros de la hembra y flexiona sus patas hasta permitir el contacto cloacal, conservando las alas abiertas para mantener el equilibrio. Durante la cópula, la hembra coloca su pico prácticamente horizontal, mientras que el macho dirige el suyo hacia abajo y trata de sujetar entre sus mandíbulas el pico de la hembra; al mismo tiempo, ambos mueven sus cabezas de lado a lado y castañetean abriendo y cerrando sus picos con rapidez. Finalizada la cópula, el macho desmonta a la hembra impulsándose hacia delante (Thomas 1981, obs. pers.), a diferencia de los gabanes huesito y peonío, que desmontan lateralmente o con un paso hacia atrás. La duración media de ocho cópulas cronometradas fue de 15.4 seg (rango:13.1-17.7).

Kahl (1973) observa como una hembra de garzón soldado intenta, en varias ocasiones, montarse sobre el macho, aunque sin resultado positivo. Nosotros no hemos observado nunca un comportamiento semejante en ninguno de los nidos estudiados. Este tipo de cópulas invertidas han sido señaladas también para otras especies de la familia, como *Ciconia ciconia* (Schüz, en Kahl 1973).

La fidelidad y la territorialidad apuntadas en apartados anteriores, hacen improbable que se produzcan cópulas fuera de la pareja o que una hembra extraña pueda depositar sus huevos en un nido que no le corresponde. Sin embargo, hemos podido observar un caso en el que un macho (nido GS2) copuló sucesivamente con dos hembras diferentes que se alternaban en su estancia en el nido. Por lo excepcional de esta observación (la primera de este tipo para el garzón soldado) y su posible importancia, la referiremos al completo y detalladamente:

- El hecho tuvo lugar el día 3-10-89 en el nido GS2; la diferencia entre el macho y las dos hembras, en cuanto a tamaño corporal y longitud de pico, era especialmente notoria en este nido. El macho y la hembra propietarios se encontraban posados en el nido en el momento de nuestra llegada (08:10 horas). A las 08:32, la hembra propietaria del nido, levantó el vuelo y fue a posarse en un estero cercano (a 500 m del nido). A las 08:35 una hembra extraña se posa en el nido y el macho copula inmediatamente con ella. A las 08:36 la hembra propietaria regresa al nido y en el instante de posarse en él, agrede con un picotazo a la intrusa, la cual se ve obligada a volar. La hembra intrusa, después de dar una vuelta por encima del nido, trata de regresar a éste y se produce una violenta pelea entre las dos hembras. Con el plumaje erizado y los cuellos erguidos se lanzan mutuos picotazos; a continuación se sujetan pico con pico y abandonan el nido volando con los picos enganchados. Finalmente la hembra intrusa se suelta y se deja caer hacia el suelo; la propietaria regresa al nido. Todos estos acontecimientos eran seguidos de forma expectante por el macho, que hasta el momento no había intervenido en ninguna de

las disputas. A las 08:42, la hembra intrusa trata de nuevo de acceder al nido, pero es repelida con amenazas de picotazo por parte de la hembra propietaria y, en esta ocasión, también por parte del macho. Después de esto, ambos realizan un castañeteo con sus mandíbulas y a continuación copulan. A las 09:01 horas, la pareja propietaria abandona el nido y se posa en un estero cercano, que es usado habitualmente como área de alimentación por esta pareja. Escasos segundos después, y procedente de la dirección contraria, apareció la hembra intrusa que se posó en el nido desocupado. A las 09:14 horas, la pareja propietaria regresó al nido; la hembra se posó y expulsó con varios picotazos a la intrusa, la cual, por tres veces, trató de regresar y ocupar el nido, pero fue siempre repelida antes de que pudiera posarse. El macho, de nuevo, se abstuvo de intervenir. A las 09:25 tuvo lugar una nueva cópula entre la pareja propietaria.

La misma secuencia descrita entre las 09:01 y las 09:25 horas, se repitió en una ocasión más a lo largo de esa mañana, pero en este caso, la hembra intrusa abandonó el nido tan pronto como observó a la propietaria regresando a él, sin necesidad de que llegase a haber una disputa.

Durante la tarde y en los días posteriores, no se volvió a constatar la presencia de la hembra extraña en las inmediaciones del nido. Digamos, finalmente, que el nido GS2 no era un nido recientemente construido, sino que la pareja propietaria llevaba ya en él más de un mes cuando acontecieron estos hechos. El nido fue abandonado por los garzones unas tres semanas más tarde, sin que se hubiera detectado en él ninguna actividad de incubación, lo cual nos hace sospechar que la puesta no llegó a producirse.

#### 10.C.2.5.- Ceba de los pollos y suministro de agua

El proceso de ceba es casi idéntico al descrito para las otras dos cigüeñas. Los pollos se sientan en círculo, con sus picos hacia el centro del nido y piden alimento realizando rítmicos movimientos de "sí" con la cabeza. En cada "sí", el pico oscila entre la horizontal y unos 45° por debajo de ésta.

El alimento regurgitado por el adulto sobre el nido es recogido e ingerido con gran rapidez por los pollos, siendo muy frecuentes las peleas entre hermanos, especialmente por las grandes anguilas; normalmente uno de los pollos la sujeta por la cola y el otro por la cabeza, produciéndose un tira y afloja, que puede durar varios minutos, hasta que uno de ellos cede y suelta su extremo.

Las necesidades de agua por parte de los pollos de garzón soldado parecen ser mayores que en el caso del gabán peonío y el gabán huesito. En estos últimos, los aportes de agua al nido eran ocasionales, la cantidad de agua vertida era pequeña y la mayor parte caía sobre las cabezas de los pollos o sobre el nido. En el caso del garzón soldado, se contabilizaron un promedio de dos aportes de agua diarios (n=4 nidos), siempre muy abundantes. La secuencia comienza igual a la de una ceba, pero ante la caída de los primeros chorros de agua, los pollos dirigen sus picos verticalmente hacia arriba, abriéndolos al máximo justo bajo el pico del adulto. La mayor parte del agua regurgitada por el adulto cae dentro del pico de los pollos y es tragada por éstos. En los pollos de garzón que hemos criado en cautividad también resultó evidente esta gran avidez por el agua (véase también Kahl 1973).

10.C.2.6.- Respuesta a la presencia humana

La querencia al nido por parte de los garzones es muy grande. Los adultos son muy reacios a abandonarlo ante nuestra proximidad. En el momento que el garzón soldado detecta nuestro acercamiento, estira verticalmente su cuello y comienza a producir castañeteos intermitentes con sus mandíbulas, al tiempo que se mueve inquieto en el nido y nos observa fijamente. El garzón soldado casi nunca abandona el nido hasta que llegamos a la base del árbol o comenzamos a trepar por él. Una vez el garzón ha levantado vuelo, suele dar algunas vueltas (2-4) por encima del nido y termina posándose en algún lugar cercano que, con bastante frecuencia, coincide con el sitio donde el otro miembro de la pareja se encuentra alimentándose. En una ocasión un garzón soldado trató de regresar al nido mientras nosotros estábamos en él, pero, asustado en el último instante por nuestra presencia, no llegó a posarse.

El retorno al nido por parte del adulto es rápido y se produce tan pronto como abandonamos el árbol; en ocasiones, antes de terminar el descenso del árbol, el adulto ya ha regresado a su nido. Tan solo en una visita se registró un tiempo de retorno superior a los 5 minutos. Esta elevada querencia por el nido demostrada por los garzones, unida al hecho de que muy rara vez los adultos dejan solos a sus huevos o sus pollos (cuando éstos son pequeños), hacen que las probabilidades de una predación facilitada por nuestras visitas sean muy escasas.

En cuanto a los pollos, hemos observado dos tipos de

comportamiento ante nuestra presencia. En una ocasión tres pollos de 10-16 días de edad permanecieron en total inmovilidad (akinesia) durante todo el tiempo que duró la visita. Los pollos mayores, por contra, suelen responder con castañeteos de pico (2-3/seg), semejantes a los producidos por el adulto antes de abandonar el nido, acompañados por un áspero gemido gutural. Los pollos de garzón soldado son menos agresivos que los de gabán peonío; muy rara vez lanzan picotazos y suelen optar por retroceder en el nido alejándose de nosotros; este hecho implica un elevado riesgo de caída en los nidos con pollos mayores de 40-50 días y por esta razón se han evitado las visitas a partir de esas edades.

#### 10.C.2.7.- Actividad diaria en el nido

Cinco nidos de garzón soldado fueron controlados sin interrupción durante un periodo completo de luz solar. Uno de los nidos contenía huevos y los cuatro restantes contenían pollos de diferentes edades (fig. 36).

Macho y hembra se relevan en la incubación. En el nido GS13 se registraron dos relevos a lo largo del día, además de constantes idas y venidas por parte de ambos adultos (fig. 36). En total la hembra incubó durante 298 min y el macho durante 155; entre los dos, estuvieron incubando el 64.2% del día. En todo momento había al menos un adulto cuidando del nido, con lo cual los huevos no quedaron solos en ningún instante.

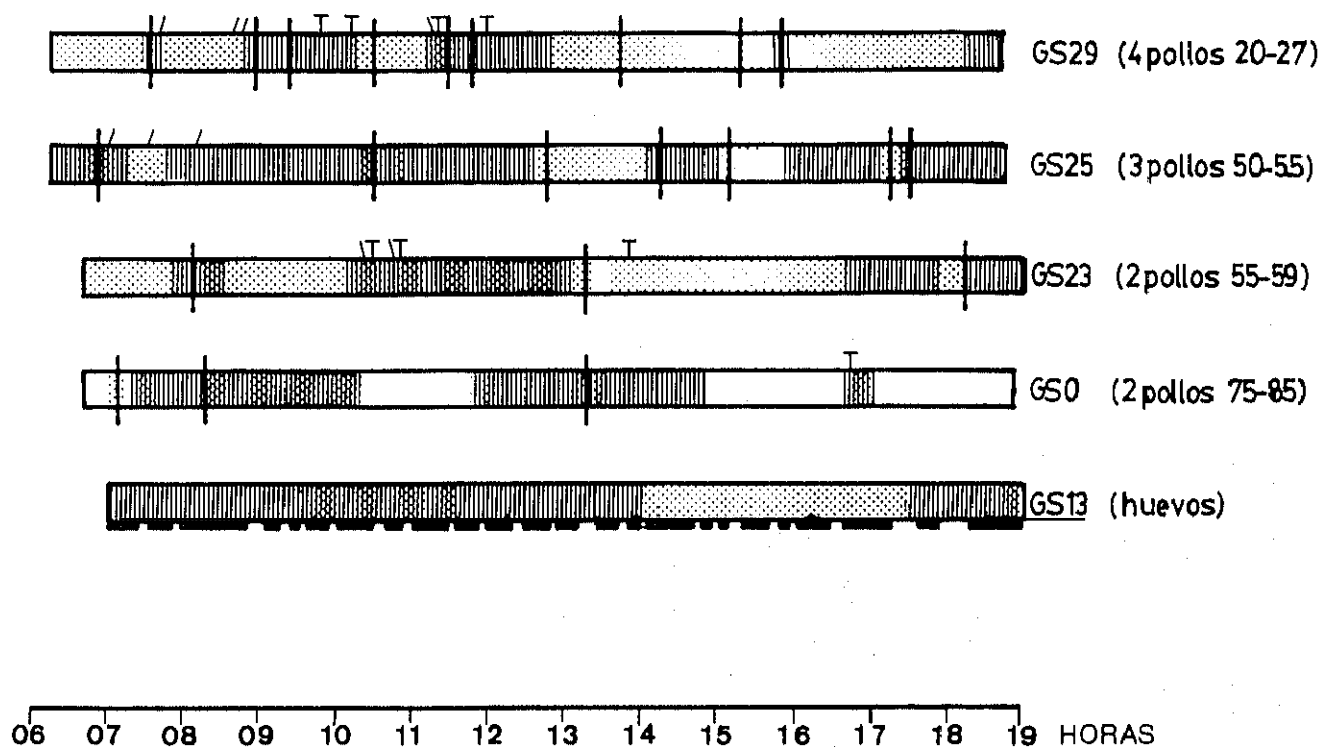







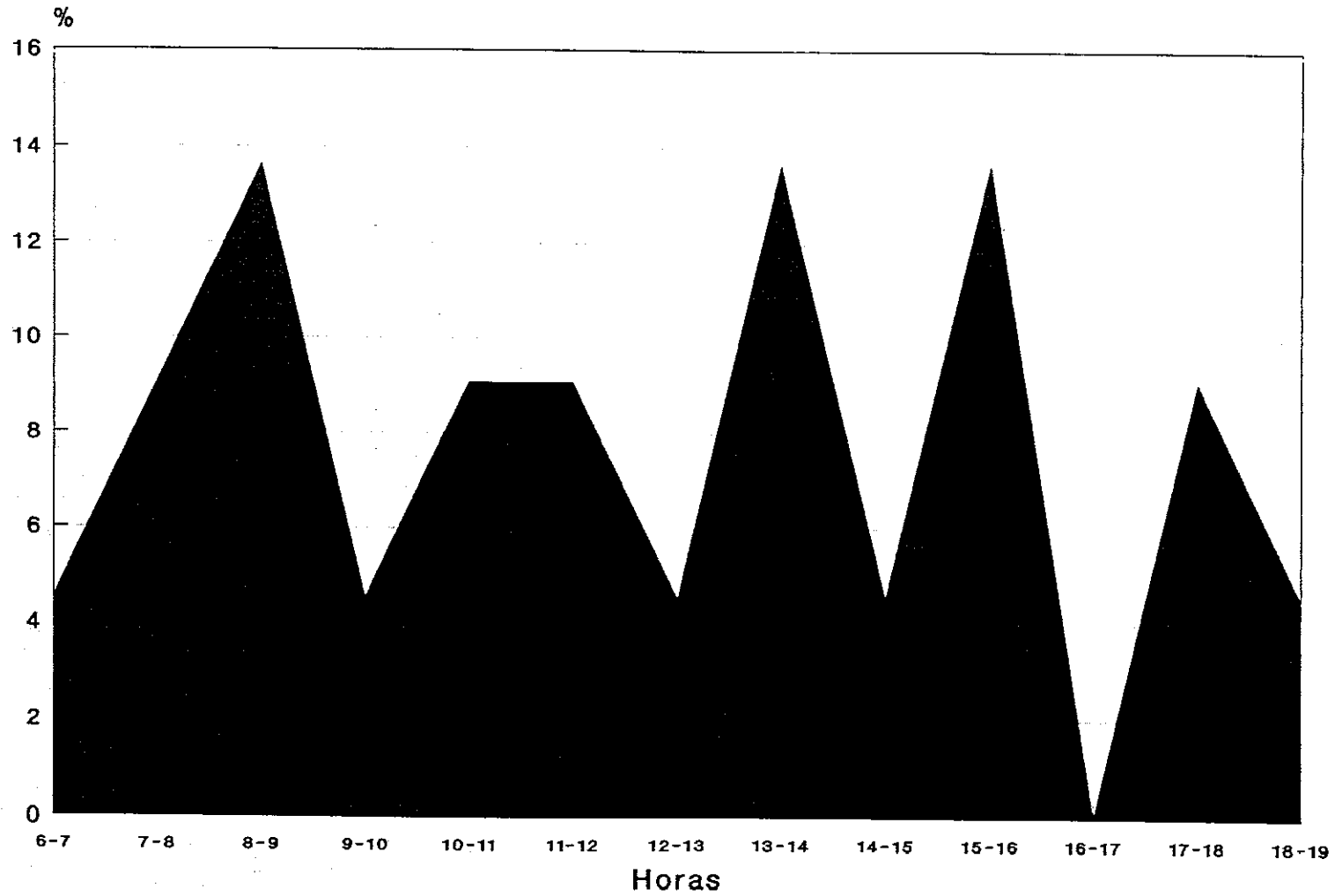


Fig. 36.- Cuidado parental, mantenimiento y alimentación en nidos de *Jabiru mycteria*

- |  |   |
|--|---|
|  Estancia del macho en el nido    |  El macho aporta materiales  |
|  Estancia de la hembra en el nido |  La hembra aporta materiales |
|  Ceba de los pollos               |  Actividad de incubación     |
|  Suministro de agua a los pollos  |   |

Nota: En cada nido se indica el número de pollos que contiene y la edad de los mismos.

Fig. 37.- Distribución de las cebas a lo largo del día en cinco nidos de *Jabiru mycteria*



En los nidos con pollos se observaron un total de 22 cebas, tres de las cuales fueron muy escasas o incompletas (el adulto trata de regurgitar pero solo lo hace parcialmente y luego se retrae). Las cebas se produjeron a lo largo de todo el día, con tres máximos entre las 08:00 y las 09:00, las 13:00 y las 14:00, y entre las 15:00 y las 16:00 horas (fig. 37). Dado el escaso número de nidos controlados, no se ha observado un patrón de distribución de cebas a lo largo del día tan claro como en el caso del gabán huesito.

El número de cebas completas/nido/día osciló entre 3 y 7, con un promedio de 4.7; no se encontraron diferencias significativas entre machos y hembras en cuanto al número de cebas realizadas (Mann-Whitney *U*-test,  $U=4$ ,  $P>0.05$ ). La mayor cantidad de cebas/día se registró en el nido GS29 (que contenía 4 pollos de 20-27 días de edad) con siete cebas completas y dos incompletas. En cambio, en el nido GS0, con 2 pollos de 75-85 días, el número de cebas fue de solo tres. Parece pues que, al igual que ocurría en los gabanes huesito y peonío, el número de cebas es mayor en los nidos con pollos más jóvenes.

El suministro de agua a los pollos fue observado en 3 de los 4 nidos controlados. El promedio de aportes de agua/nido/día fue de 2.0 (rango:0-4); el 75% de ellos fueron realizados por la hembra y el 25% por el macho.

En cuanto al cuidado y atención del nido por parte de los adultos, se observó que en el nido GS29, con pollos menores de un mes, al menos un adulto permanecía siempre en el nido, con excepción de dos breves periodos de 4 min en los cuales el macho bajó hasta el suelo a recoger nuevos materiales (fig. 37). A

partir del mes de edad, los pollos son dejados solos cada vez más tiempo; en los nidos GS25 y GS23 los pollos (50-60 días de edad) estuvieron solos durante 30 y 24 min respectivamente, mientras que en el nido GS0 los dos pollos (mayores de 75 días) permanecieron solos durante casi 6 horas (48% del día). No se encontraron diferencias significativas entre machos y hembras en cuanto al tiempo de permanencia al cuidado del nido ( $t$ -test,  $t_s=0.09$ ,  $P>0.05$ ).

La actividad de los pollos en el nido durante su primer mes de vida se reduce a esperar, sentados sobre sus tarsos o completamente echados, la llegada del adulto portador de la ceiba. En las horas centrales del día los pollos más pequeños son sombreados por uno de sus padres, el cual coloca sus alas "en delta" (de forma idéntica a la descrita en el gabán peonío) o "en semiesfera" (alas completamente abiertas, con las puntas caídas, formando una especie de semiesfera que sombrea todo el nido).

A partir del mes de edad los pollos pasan cada vez más tiempo en pie. Los dos pollos del nido GS23 (55-59 días) estuvieron en pie un 27.3% del periodo de observación; los 2 pollos del nido GS0 (75-85 días) estuvieron en pie el 60.3% del tiempo. A partir de los 65-70 días, los pollos realizan frecuentemente ejercicios de vuelo, consistentes en grandes saltos verticales acompañados de enérgicos aleteos, para volver a caer sobre el nido. Los nidos de garzón soldado son lo suficientemente grandes como para albergar a cuatro individuos y permitir la realización de este tipo de ejercicios.

#### 10.C.2.8.- Actividad posterior al abandono del nido

Los jóvenes volantones abandonan sus nidos aproximadamente a las 12 semanas de edad (84-93 días), pero tardan todavía un tiempo en independizarse por completo de sus progenitores. Durante varias semanas se siguió diariamente la actividad de los jóvenes y los adultos de los nidos GS0 y GS1, después de que los nidos fueran abandonados. En cada uno de los nidos salieron adelante dos pollos, que permanecieron entre 8 y 14 días en una zona inundada próxima a la posición del nido; en el caso del GS0 se trataba de una pequeña charca situada a unos 500 m del antiguo nido, mientras que en el GS1 los jóvenes permanecieron en un gran estero, a unos 400 m del nido. Dado que no se había marcado individualmente a los pollos, cabe pensar en la posibilidad de que los jóvenes atribuidos a un determinado nido puedan cambiar su posición y ser sustituidos por los de otros nidos, lo cual podría conducir a graves confusiones en nuestros resultados; sin embargo, en el caso de los nidos considerados, la estancia de los dos jóvenes día tras día en el mismo lugar, la proximidad al nido y la ausencia de otros nidos cercanos que hubieran sacado adelante ese mismo número de pollos, nos proporciona una certeza casi total de que se trata siempre de los mismos jóvenes.

Los adultos pasan bastante tiempo con los jóvenes en estas áreas próximas al nido, pudiendo alimentarse en ellas o bien desplazarse hacia otras zonas más lejanas para buscar el alimento. Con mucha frecuencia los jóvenes tratan de seguir a sus padres cuando estos levantan vuelo, pero en el momento en que los adultos se elevan en el aire o se alejan, los jóvenes regresan

inmediatamente a su posición inicial. Cuando cuentan ya con más de dos semanas de estancia fuera del nido, los jóvenes son capaces de hacer cortos desplazamientos, pero en cualquier caso nunca se alejan demasiado del lugar que ocupaba su nido original.

Los jóvenes siguen dependiendo de los adultos para su alimentación durante este periodo. Cuando los jóvenes detectan la llegada de un progenitor, se dirigen inmediatamente hacia él caminando y moviendo la cabeza con los "síes" característicos de la "petición de alimento". Durante las dos semanas siguientes al abandono del nido, los adultos normalmente regurgitan al observar el acercamiento de su descendientes, los cuales se sientan sobre los tarsos para ser cebados exactamente igual a como sucedía en los nidos. Sin embargo, hemos observado que los garzones adultos son cada vez más reacios a proporcionar cebas, y así, a las 3-4 semanas del abandono del nido, es muy común que rehuyan a los jóvenes, que se ven obligados a perseguirles si quieren ser cebados; en otras ocasiones los adultos escapan volando ante la "petición de alimento" por parte de los jóvenes, e incluso, en una ocasión, llegó un adulto a repeler con picotazos a sus descendientes ante la insistencia de estos.

El número de cebas diarias recibidas por estos jóvenes oscilaba entre 1 y 4; las cebas contenían normalmente 1 ó 2 presas de gran tamaño. Las anguilas y grandes peces eran el alimento suministrado más frecuentemente a los jóvenes en estas etapas. La última ceba de jóvenes que pudimos observar se produjo a los 43 días del abandono del nido en el caso de los jóvenes del GS0 y a los 39 días en los del GS1; pero teniendo en cuenta que la eficacia de captura de presas por parte de estos jóvenes era

todavía muy baja, creemos probable que siga habiendo cebas ocasionales durante algunos días más. Estimamos que el periodo de dependencia de los adultos, después del abandono del nido, debe estar alrededor de las 6-8 semanas.

Hay que resaltar que desde el primer día de vuelo, los jóvenes garzones realizan ya algunas pautas innatas de búsqueda de alimento del mismo modo que lo hacen los adultos, especialmente el "sondeo", el "abre-cierra pico" y la búsqueda "visual". Sin embargo, los jóvenes se muestran muy torpes y no suelen capturar ninguna presa durante las dos primeras semanas. La primera captura que observamos por parte de un joven volantón tuvo lugar 19 días después de la fecha de abandono del nido. Con mucha frecuencia los jóvenes ingieren excrementos secos de vaca, un comportamiento que ya hemos señalado en el caso de los individuos adultos. En dos ocasiones pudimos observar como un joven recogía un pez de gran tamaño (inerte, posiblemente muerto debido a la sequía) y lo manipulaba en el pico durante varios minutos para terminar soltándolo.

Los jóvenes hermanos suelen permanecer unidos, muy próximos el uno del otro durante las dos primeras semanas; posteriormente pueden llegar a separarse hasta varios cientos de metros mientras están solos, pero se vuelven a reunir para pedir alimento cuando uno de los adultos regresa.

Dada la ausencia de información bibliográfica sobre el comportamiento de los jóvenes durante estas fases post-abandono del nido, nos parece interesante reseñar la observación de dos pautas ritualizadas ejecutadas entre jóvenes hermanos:

- Los dos hermanos se encontraban en una pequeña charca, separados unos 10 m entre sí. Repentinamente el joven A abrió totalmente sus alas y comenzó a correr hacia el joven B; cuando llegó a escasamente 1 m de él, dio la vuelta bruscamente y se alejó del mismo modo. Este comportamiento fue repetido en tres ocasiones consecutivas por parte del joven A, mientras su hermano permanecía sentado sobre los tarsos sin mostrar ningún tipo de respuesta. Esta pauta resulta muy similar al "aleteo-carrera" realizado por los adultos, al cual habíamos atribuido una función social relacionada con el mantenimiento del vínculo entre los dos miembros de la pareja (Kahl 1973).

- Los dos jóvenes se hallaban en la orilla seca de un caño, muy próximos el uno al otro. El joven A saltó repentinamente hacia el B y, abriendo por completo sus alas, comenzó a hacer un zig-zag delante de él, saltando alternativamente sobre una pata y sobre la otra. El joven B respondió estirando su cuello y sujetando con su pico el pico de A. Se produjo entonces un breve tira y afloja entre ambos, con los picos enganchados; finalmente se soltaron y volvieron a sus posiciones originales. Segundos más tarde fue el joven B el que se dirigió hacia el A y repitió exactamente la misma secuencia que acabamos de describir. A pesar de la gran espectacularidad de estos movimientos, no creemos que entrañen ningún componente agresivo; más bien parecía tratarse de un juego o una señal de reconocimiento entre los jóvenes hermanos.

### 10.C.3.- CRECIMIENTO Y DESARROLLO DE LOS POLLOS

Dos pollos de garzón soldado fueron recogidos en 1989 del nido GS6, cuando éste se había derrumbado en su mayor parte y los pollos estaban a punto de caerse; apuntalar el nido en su posición original entrañaba bastantes dificultades dada la fragilidad de las ramas que lo soportaban. En el momento de ser recogidos, los pollos contaban con 5-7 días de edad y estaban en buen estado; estos pollos fueron criados en cautividad y medidos y pesados a intervalos de 3-5 días. Los datos de la figura 38 corresponden al promedio entre los dos pollos durante los 28 primeros días, momento en que uno de ellos falleció por causas desconocidas; a partir de ese instante los datos corresponden a un único pollo. Las edades representadas están afectadas por un margen de error de  $\pm 1$  día, dado que no se conocía con total exactitud la edad de los pollos en el momento en que fueron recogidos.

Para describir los cambios más importantes experimentados por los pollos durante su desarrollo nos basaremos en estos dos individuos criados en cautividad y en las observaciones esporádicas realizadas sobre otros pollos en sus nidos.

Los pollos de 5-7 días están cubiertos por un plumón blanco que se hace muy denso durante la segunda semana de vida. Este plumón cubre uniformemente todo el cuerpo, exceptuando una estrecha franja longitudinal en la parte ventral, las zonas ocular y auricular, y un collar que ocupa todo el tercio inferior del cuello; estas zonas carecen por completo de plumón y presentan una piel negra de gran suavidad al tacto. El pico es casi

completamente negro, exceptuando su extremo distal que es amarillento y presenta aún un resto del diente del huevo; este extremo amarillo desaparece durante la segunda semana de vida. El iris es de color marrón oscuro y las patas son negras. Carecemos de observaciones referidas a estos pollos entre los 12 y los 25 días de edad, debido a nuestra ausencia forzosa del área de trabajo durante esas fechas, aunque los pesos y medidas sí fueron tomados por otros colaboradores.

A la edad de cuatro semanas los pollos presentan la cabeza y parte superior del cuello cubiertas por semiplumas negras, que alternan con los restos del plumón blanco. Los  $2/3$  posteriores del cuello carecen de plumón y en su base comienza a insinuarse ya un estrecho collar de piel blanquecina que será el futuro collar rojo característico de la especie. El resto del cuerpo sigue cubierto de un denso plumón blanco. Las rémiges primarias, que comienzan a aparecer durante la tercera semana de vida, alcanzan ya los 15 cm de longitud ( $1/3$  de desarrollo) y exhiben una coloración mayoritariamente blanco-plateada, con el extremo distal marrón claro. Las rémiges secundarias y las cobertoras mayores, que no están tan desarrolladas, presentan la misma coloración que las rémiges primarias, pero la parte marrón distal ocupa un espacio mayor. Las escapulares, que también comienzan a aparecer, presentan una coloración parecida a la descrita, pero el cambio del blanco-plateado al marrón distal se va produciendo de un modo gradual y no bruscamente como ocurre en las rémiges y cobertoras mayores.

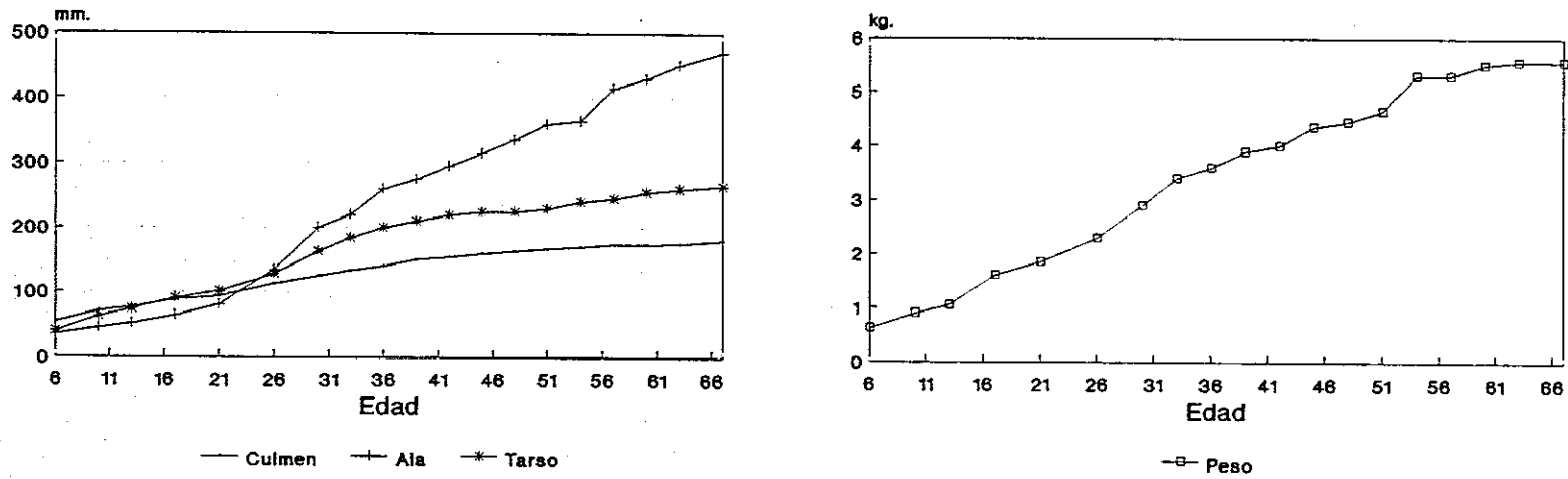
Cuando los pollos cuentan con seis semanas de edad, se observan ya las plumas de contorno por todo el cuerpo; éstas

pueden ser totalmente blancas, blancas con irisaciones plateadas, o totalmente marrones. Las cobertoras medianas y menores, en crecimiento, presentan también esta misma gama de colores. Toda esta variedad de tonos hace que el plumaje de los pollos sea una especie de "mosaico" de colores que, visto a distancia, da una imagen de suciedad (blanco salpicado de manchas marrones y plateadas). La intensidad de este "mosaico" varía de unos pollos a otros, incluso entre hermanos; se pueden encontrar desde pollos mayoritariamente blancos, con escasas manchas marrones en su plumaje, hasta individuos en los que las manchas marrones ocupan la mayor parte del cuerpo. En esta sexta semana de vida, las rémiges alcanzan la mitad de su desarrollo y aparecen las rectrices y las cobertoras caudales.

La pérdida de plumón en el 1/3 superior del cuello y la cabeza se va acentuando progresivamente hasta llegar a la octava semana de vida, en la cual los pollos solo conservan algunas semiplumas negras en la parte superior de su cabeza. El collar blanquecino que se insinuaba en la base del cuello va adquiriendo una tonalidad rosada debido a una progresiva vascularización subcutánea en esta zona.

A los 60-65 días de edad, las rémiges alares están ya desarrolladas por completo y se mantiene la coloración en "mosaico" del plumaje corporal. El pico y las patas siguen siendo negros, aunque con frecuencia las patas aparezcan blancas debido a la urohidrosis, fenómeno que también aparecía en los pollos de gabán huesito y peonío (Kahl 1963). Los pollos mantienen este aspecto hasta el momento de abandonar el nido, lo cual sucede entre los 84 y los 93 días de edad (n= 4 jóvenes, 3 nidos).

Fig. 38.- Desarrollo de dos pollos de *Jabiru mycteria* mantenidos en cautividad



Nota: Hasta el día 28, se representa el promedio de ambos pollos; los datos posteriores corresponden a uno solo.

Las diferencias entre los jóvenes volantones y los individuos adultos son bastante notables. El tamaño corporal es todavía muy inferior al de los adultos, lo cual es especialmente notorio en la longitud del pico; el cuello de los jóvenes es muy estrecho (saco inflable todavía no desarrollado) y el collar rojo distintivo de los adultos es solo de un color rosa pálido en los jóvenes; además de esto, el color en "mosaico" blanco-marrón-plateado de los jóvenes no puede confundirse con el color blanco immaculado de los adultos. Estas diferencias se mantienen al menos durante los 2-3 meses siguientes al abandono del nido, ignorándose, por el momento, a que edad los jóvenes adquieren un plumaje y un aspecto similar al de los adultos.

#### 10.C.4.- FENOLOGIA DE LA REPRODUCCION

El periodo de puesta se extiende desde mediados de Agosto hasta mediados de Noviembre, siendo Septiembre el mes en el que tiene lugar el mayor número de puestas (el 66.6% en 1989 y el 50% en 1990). Las fechas de inicio de la incubación en 15 nidos de 1989 y 20 nidos de 1990 están representadas en la figura 39, agrupadas en intervalos de 15 días. Se observa un cierto adelanto en el comienzo de la reproducción en 1990, año en el cual el 25% de las puestas tuvieron lugar durante la segunda quincena de Agosto, mientras que en 1989 no se había registrado ninguna puesta hasta el mes de Septiembre (fig. 39).

Fig. 39.- Cronología de las puestas de *Jabiru mycteria* en el Hato El Frío durante 1989 y 1990

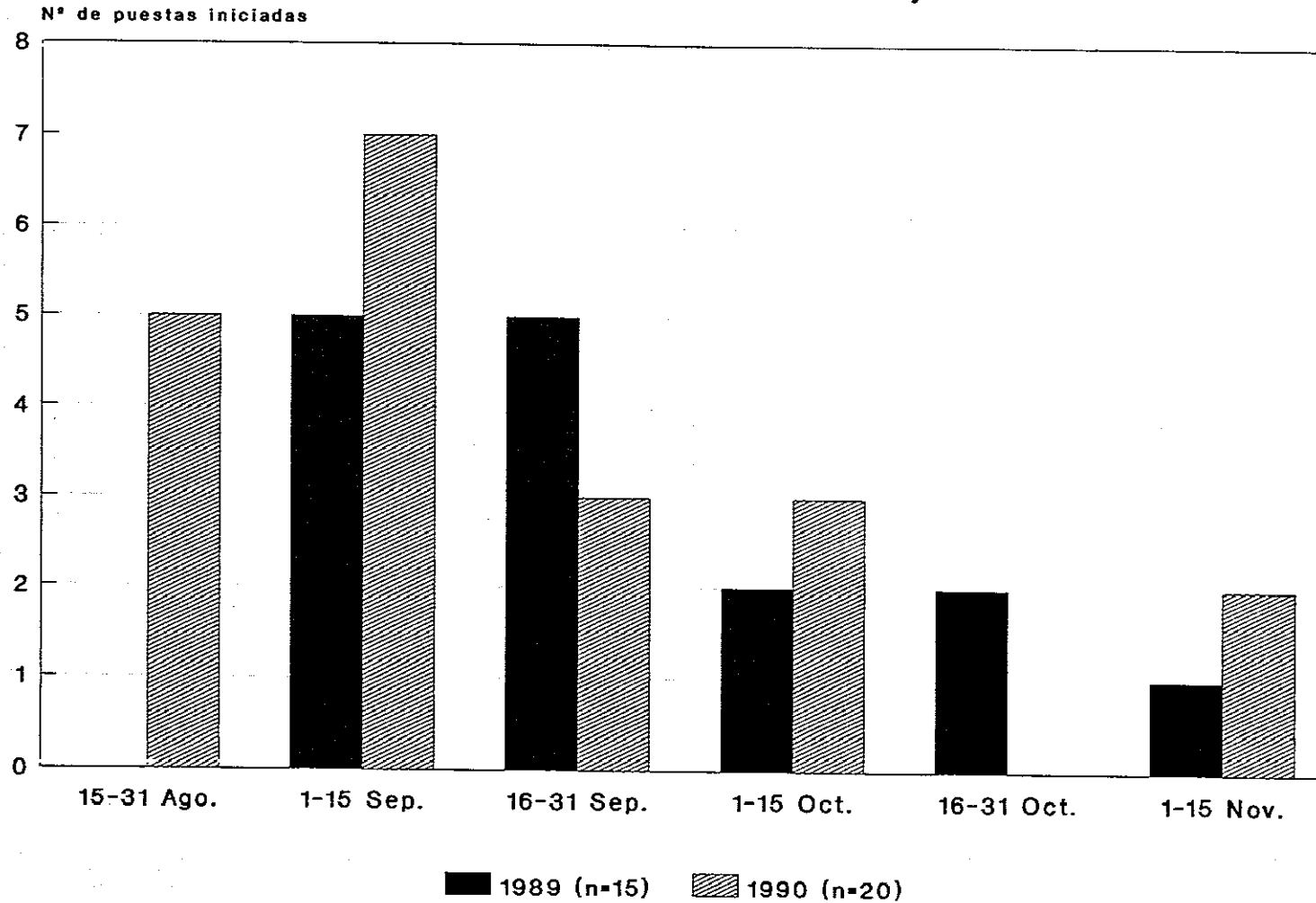


Fig. 40.- Cronología del abandono de los nidos exitosos por parte de los jóvenes volantones de *Jabiru mycteria*

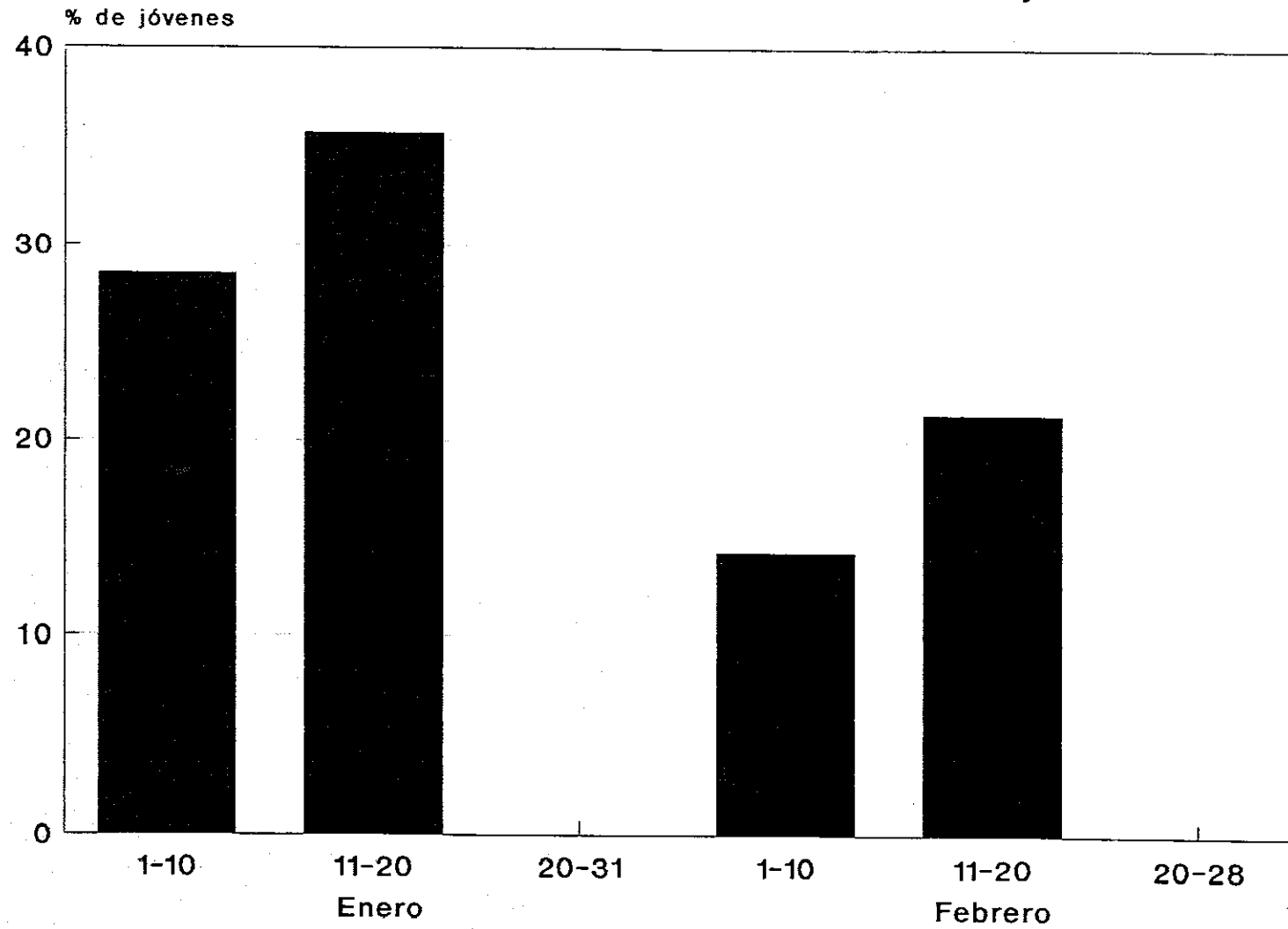
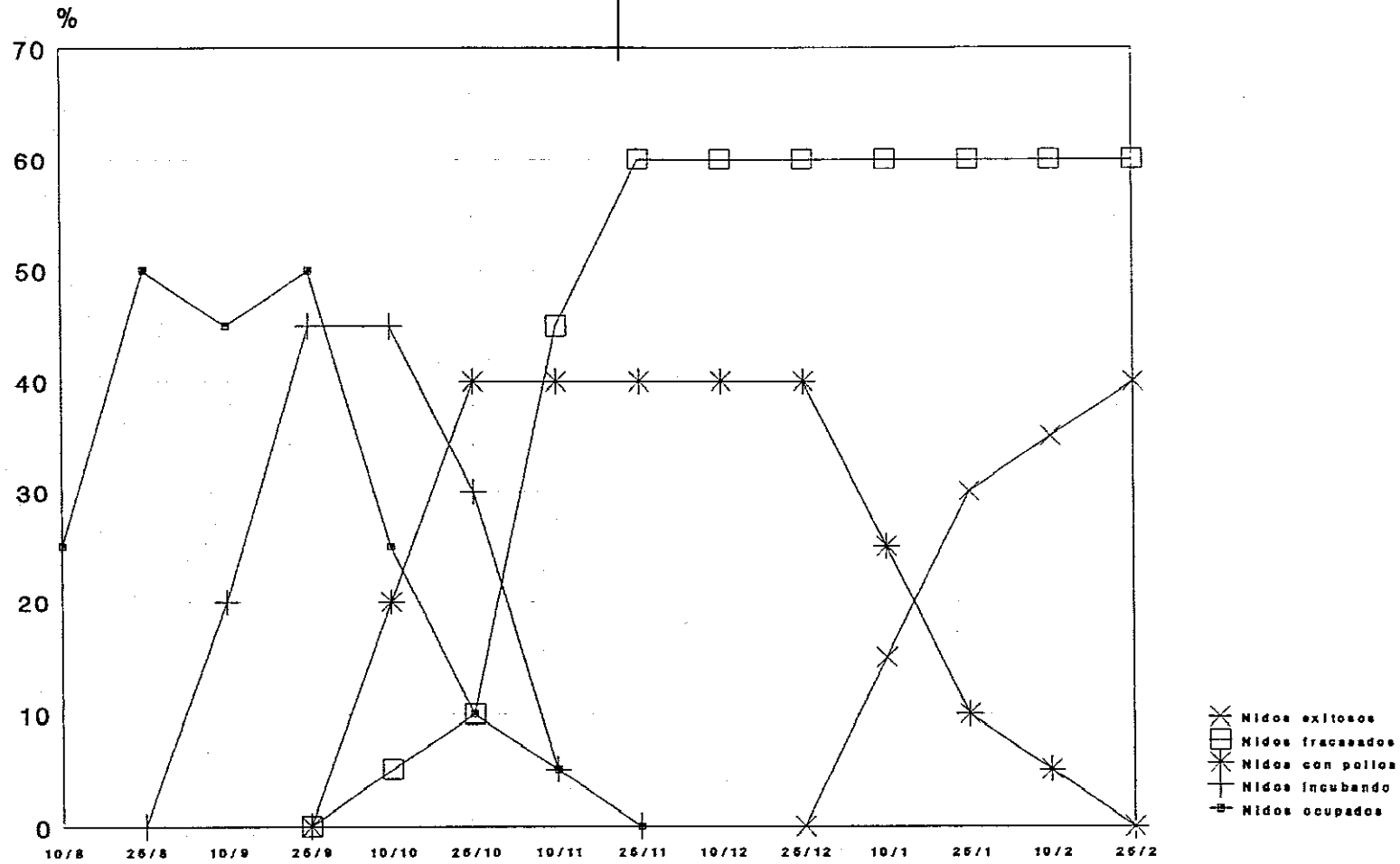
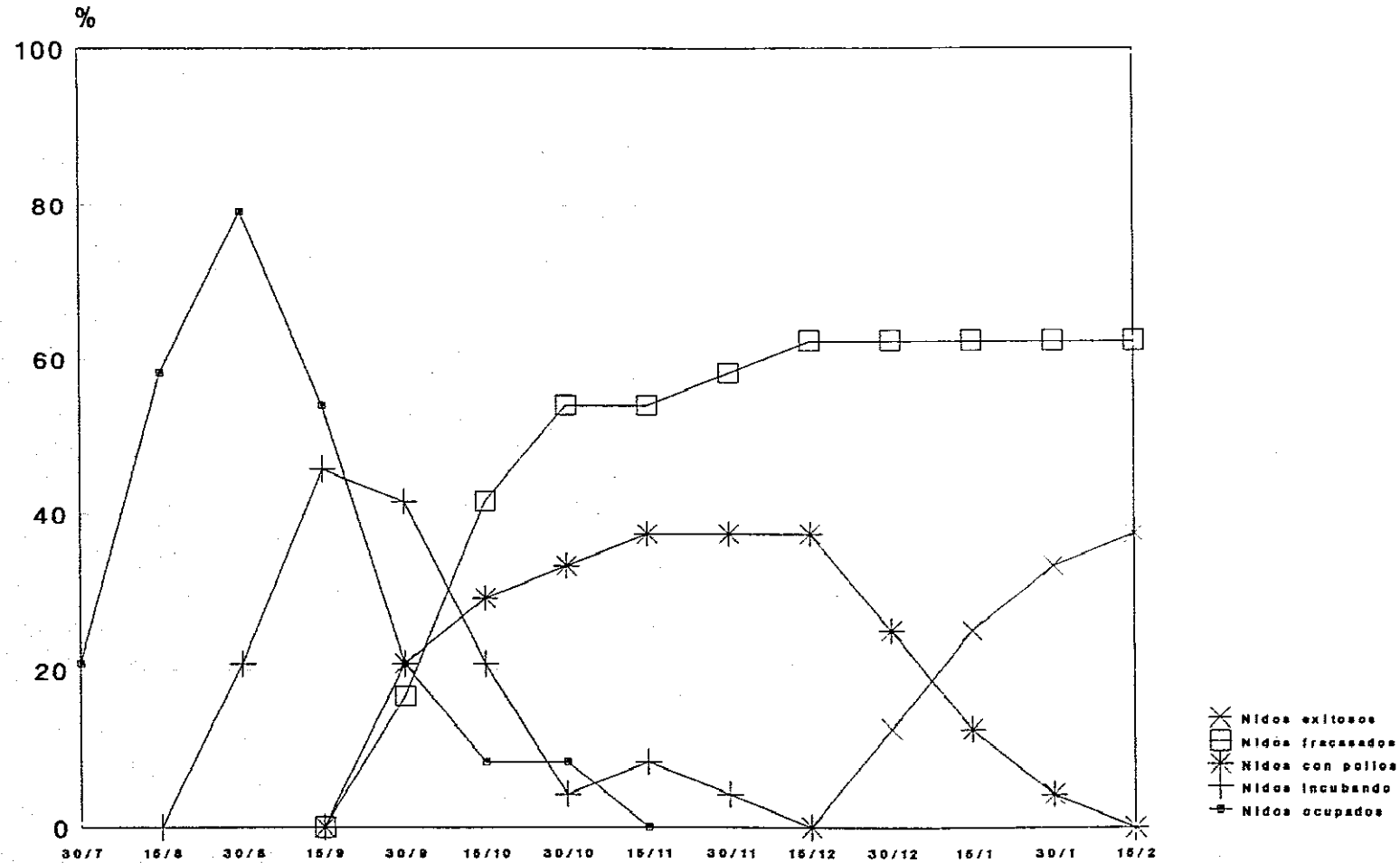


Fig. 41.- Fenología reproductiva de *Jabiru mycteria* en el Hato El Frío durante la temporada 1989-90



Se representa el porcentaje de nidos que se encontraban en cada situación los días 10 y 25 de cada mes

Fig. 42.- Fenología reproductiva de *Jabiru mycteria* en el Hato El Frío durante la temporada 1990-91



Se representa el porcentaje de nidos que se encontraban en cada situación los días 15 y 30 de cada mes

Al igual que en otras aves ciconiiformes, la llegada de las lluvias y el efecto que éstas tienen sobre la inundación del Llano y sobre la disponibilidad de alimento, parecen ser los principales factores que controlan el inicio de la reproducción del garzón soldado (véase Kahl 1964, Ogden et al. 1980). La mayor tardanza en el inicio de las puestas de 1989 podría ser debida a la escasez y el retraso de las precipitaciones recibidas durante ese año.

El tiempo de incubación no se pudo determinar con precisión, ya que los dos nidos controlados a tal efecto perdieron sus puestas, de 2 y 5 huevos, antes de que éstos hubieran eclosionado. Sin embargo, por comparación con otras especies de la familia, puede considerarse que el tiempo de incubación debe estar alrededor de un mes (Thomas 1985).

El periodo de estancia de los pollos en el nido es de aproximadamente tres meses (84-93 días). La gran mayoría de los pollos exitosos de 1989 realizaron su primer vuelo entre el 1 y el 20 de Enero del año siguiente (64.3%); el resto de los jóvenes volaron durante el mes de Febrero (fig. 40).

Como ya se ha comentado anteriormente, los jóvenes siguen dependiendo de los padres durante un periodo de 6-8 semanas, con lo cual el periodo reproductivo de la especie se extendería hasta comienzos de Abril. De este modo, las parejas de garzón soldado que consigan sacar adelante a algún pollo, estarían implicadas en tareas relacionadas con la reproducción durante casi siete meses.

Otras informaciones recogidas de la bibliografía, referentes a la fecha de puesta en nidos de garzón soldado, coinciden con la fenología observada por nosotros en los Llanos. Así, en Surinam y las Guayanas las puestas tienen lugar en Agosto-Septiembre

(Spaans 1975), mientras que en Argentina y Brasil el periodo de puesta se extiende desde Julio a Octubre (Kahl 1971b y refs.).

#### 10.C.5.- TAMAÑO DE PUESTA

En 1989 tan solo se pudieron observar tres puestas completas, que contenían 2, 3 y 3 huevos. En 1990 se accedió a un mayor número de nidos gracias a la ayuda de una avioneta con la cual se realizaron dos vuelos (separados 15 días entre si) durante el periodo de puesta de la mayor parte de los garzones. Entre los nidos observados desde tierra y desde el aire, se contabilizaron 14 puestas.

Los nidos observados con la avioneta habían sido controlados desde tierra durante las semanas previas; todos los nidos visitados en cada vuelo llevaban más de una semana incubando en el momento de ser sobrevolados, por lo cual es de esperar que las puestas estuviesen ya completas. Dos de los nidos llevaban ya incubando alrededor de 25 días cuando fueron sobrevolados y no se puede descartar, en estos casos, que algún huevo se hubiera perdido entre la fecha de puesta y nuestra visita aérea.

Tabla 44. - Tamaños de puesta en 17 nidos de garzón soldado (*Jabiru mycteria*) durante los años 1989 (3 nidos) y 1990 (14 nidos).

	Nº huevos/nido			
	2	3	4	5
% de nidos	29.4	17.6	35.3	17.6

El tamaño medio de puesta fue de 3.41 huevos/nido (rango:2-5), ajustándose los datos a una distribución bimodal en la que 4 y 2 son los tamaños de puesta más frecuentes (tabla 44).

Kahl (1971b) observa dos puestas de 4 huevos en Argentina; Hagmann (en Bent 1926) señala puestas de 2 y 3 huevos en nidos de garzón soldado; Lloyd (en Bent 1926) considera que 4 huevos es la puesta más frecuente en esta especie, aunque 5 pueden ser depositados ocasionalmente.

De acuerdo con Thomas (1981), estimamos muy improbable que más de una hembra pueda depositar sus huevos en un mismo nido, debido a la elevada territorialidad demostrada por las parejas de garzón soldado. Sin embargo, la observación, ya comentada, de un macho copulando con dos hembras diferentes en el nido GS2, hace que no se pueda descartar totalmente esta posibilidad, aunque sea solo de un modo ocasional.

Tan solo en un nido se constató una posible puesta de reemplazo. La pareja del nido GS9, que había perdido su puesta de 2 huevos a comienzos del mes de Octubre, fue vista incubando de nuevo, durante varios días consecutivos, en la segunda quincena de Noviembre; el nido volvió a ser abandonado durante la primera semana de Diciembre sin que hubiéramos podido comprobar la existencia y el tamaño de la puesta de reemplazo.

Los huevos de garzón soldado son de forma ovalada a subelíptica, con una coloración blanco mate, que a los pocos días se ensucia y adquiere una tonalidad blanco-parduzca. Seis huevos medidos en fase temprana de incubación, promediaron 70.4x53.6 mm (rango de longitud:67.6-72.9; de anchura:49.8-55.9), con un peso promedio de 110 gr (rango:90-120). Bent (1926) señala un tamaño

medio, para los huevos de garzón soldado, de 73.4x58.2 mm (n=8), ligeramente superior a los límites máximos obtenidos por nosotros.

#### 10.C.6.- EXITO REPRODUCTIVO

En 1989 se localizaron un total de 22 nidos ocupados por parejas de garzones soldados. En cinco casos los nidos fueron abandonados sin que se hubiera detectado en ellos una puesta de huevos ni una actividad de incubación por parte de los adultos; tres de ellos fueron abandonados en un estado temprano de construcción y los otros dos (GS2 y GS16) cuando ya estaban aparentemente terminados y se habían producido en ellos varias cópulas; no se puede descartar, en este caso, que la puesta se haya producido y se haya perdido entre dos de nuestras visitas (intervalo:1-5 días).

En los casos en que el nido es abandonado, los miembros de la pareja suelen permanecer en las inmediaciones de éste durante varias semanas; así, los adultos de los nidos GS2 y GS16 continuaban posándose con frecuencia en el árbol que soportaba el nido hasta dos meses después de haberlo abandonado. Es pues muy improbable que los garzones que abandonan el nido o fracasan en su primer intento de anidación, intenten reanidar en otro lugar distante del original. En 1990, dos parejas que habían perdido sus puestas durante la incubación, intentaron reanidar en otro lugar, pero ambas escogieron para ello el árbol contiguo al que soportaba el nido original.

Considerando como nidos activos aquellos en los que se constató la puesta o se observó una actividad continuada de incubación, tenemos en 1989 un total de 17 nidos activos. De ellos, ocho consiguieron sacar adelante al menos un pollo (47% de nidos exitosos, tabla 45). El total de jóvenes que llegaron a volar fue de 16 (promedio: 2 jóvenes/nido exitoso; rango: 1-3).

En total fracasaron 9 nidos; 7 de ellos (77.8%) cuando contenían huevos y 2 (22.2%) cuando contenían ya pollos. Entre los primeros, el derrumbamiento completo del nido fue la causa de dos fracasos; en otro nido, los 2 huevos que contenía resultaron infértiles (eran los huevos más pequeños de todos los que medimos); en los 3 nidos restantes se desconoce la causa real de la pérdida.

En cuanto a los 2 nidos fracasados cuando contenían pollos: se desconoce la causa del fracaso en uno de ellos, mientras que el otro se derrumbó por uno de sus laterales (los 2 pollos fueron recogidos vivos y criados en cautividad). Curiosamente, en 1990, esta pareja construyó el nido exactamente en la misma posición y de nuevo se volvió a derrumbar, cuando los pollos contaban con casi un mes de edad; en esta ocasión los pollos cayeron al suelo muriendo uno y salvándose el otro (que también fue criado por nosotros).

En los 8 nidos exitosos también se registraron pérdidas parciales. Así, un huevo de una puesta de 3 resultó ser infértil y permaneció en el nido junto con 2 pollos durante más de una semana. En 2 nidos que contenían 3 pollos, se detectó la desaparición gradual de 2 de ellos durante el primer mes de vida lo cual puede ser atribuible a una falta de alimento suficiente

para toda la prole. En un nido que contenía 3 pollos, desapareció uno de ellos cuando contaba con 65-70 días de edad; los 3 pollos se encontraban aparentemente en buen estado de salud y realizaban continuos saltos y ejercicios de vuelo, por lo cual creemos que la caída del nido o un vuelo prematuro pudieron ser la causa de esta pérdida. En el resto de los nidos no se observó una reducción de la nidada, aunque ésta pudo haberse producido durante los primeros días de vida de los pollos que, en la mayoría de los nidos, escapaban a nuestra observación.

Tabla 45.- Eficacia reproductiva del garzón soldado (*Jabiru mycteria*) en el Hato El Frío, durante las temporadas de cría de 1989-90 y 1990-91.

	Temporada 89-90	Temporada 90-91
Nidos ocupados	22	28
Nidos activos	17	21
Nidos exitosos	8	10
Nºjóvenes volantes	16	21
Nºvolantes/nido exitoso	2.0	2.1
Nºvolantes/nido activo	0.94	1.00
% de nidos exitosos	47.0	47.6

Durante 1990 fueron ocupados un total de 28 nidos, de los cuales 21 resultaron activos. La eficacia reproductiva en esta temporada fue ligeramente superior a la del año anterior, con un 47.6% de nidos exitosos y 1.0 volantes/nido activo (tabla 45).

El total de puestas observadas en 1990 fue de 14, lo cual nos permite hacer cálculos del éxito reproductivo basados en el número de huevos depositados. Así pues, considerando únicamente los 14 nidos cuyo tamaño de puesta conocemos (rango:2-5; promedio:3.57), se obtiene una relación entre el nº de volantones y el nº de huevos depositados de 0.2 (el 20% de los huevos producen jóvenes exitosos); es decir, una mortalidad global del 80% entre huevos y pollos.

En cinco nidos de fácil acceso, conocemos con exactitud el número de pollos nacidos y el número que llegó a volar. El 71% de los pollos nacidos llegaron a volar, lo cual indica una mortalidad de pollos del 29%. De mantenerse estas proporciones en el resto de los nidos, se podría estimar entonces que la mortalidad de huevos rondaría el 71.8%, mucho más alta que la de pollos.

En tres de los nidos exitosos se detectó una reducción de la nidada durante el primer mes, con una pérdida total de 4 pollos: un nido pasó de 4 a 2 pollos y 2 nidos pasaron de 3 a 2 pollos. En cuanto a los 11 nidos fracasados durante esta temporada, 8 de ellos lo hicieron cuando contenían huevos (72.7%) y 3 cuando ya contenían pollos (27.3%). En la mayoría de los casos se desconoce la causa real que provocó el fracaso. Uno de los nidos se derrumbó por completo cuando contenía 2 pollos de casi un mes de edad. En otros 3 nidos se pudo comprobar por observación directa la predación por parte del caricare encrestado (*Polyborus plancus*): 2 de los nidos contenían 5 y 2 huevos, mientras que el tercero contenía pollos de 9-14 días; en los tres casos, los huevos/pollos fueron consumidos por completo en el propio nido del garzón soldado por una pareja de caricares. Es difícil determinar si la

predación fue la causa real de las pérdidas o si los nidos habían sido previamente abandonados por los adultos de forma definitiva (Frederick y Collopy 1989c). En el nido GS27, pudimos comprobar como, durante los dos días anteriores al día en que tuvo lugar la predación, los adultos pasaban muy poco tiempo incubando en el nido y dejaban a sus 2 huevos solos durante periodos muy largos; esto parece indicar que el abandono debió ser la verdadera causa del fracaso de este nido y la predación solo una consecuencia de ese abandono.

Tanto en 1989-90 como en 1990-91 hemos encontrado ciertas diferencias en cuanto a la eficacia reproductiva, entre los nidos tempranos (puestas en la 2ª quincena de Agosto y 1ª de Septiembre) y los tardíos (puestas posteriores a esas fechas). En la temporada 89-90 el porcentaje de nidos exitosos fue del 62.5% en las puestas tempranas y del 33.3% en las tardías. Este mismo patrón se observó en la temporada 90-91, en la cual las diferencias fueron incluso más acusadas, con un 63.6% de éxito en las puestas tempranas, por solo un 30.0% en las tardías.

#### - Exito y reutilización de los nidos

De los 22 nidos inicialmente ocupados en 1989, 19 fueron reocupados en 1990 (86.4% de reutilización); en un caso se desconoce si el nido fue reocupado y en otros dos no se observó la presencia de ningún garzón soldado en el lugar que ocupaba el nido la temporada anterior: se trataba del nido GS7, que en 1989 se había caído al completo desde lo alto de una palma corozo

(*Acrocomia sclerocarpa*), y del nido GS11, que en 1989 ya había sido abandonado tempranamente debido a que el macho presentaba un defecto en su pata izquierda que le impedía apoyarla y caminar correctamente.

Considerando únicamente los nidos que fueron activos en 1989 (n=17), se puede observar que tan solo ocho de ellos (47%) resultaron de nuevo activos en 1990 (tabla 46); el resto fueron abandonados en una fase previa a la puesta y en diverso estado de construcción. En dos casos en los que los nidos perdieron su puesta muy tempranamente, tuvo lugar un intento de reanidación en un árbol contiguo al del primer nido, pero ambas tentativas fueron abandonadas rápidamente.

Si tenemos en cuenta solo los nidos exitosos de 1989 (n=8), nos encontramos con que únicamente tres de ellos fueron también activos en 1990 y que tan solo dos consiguieron sacar adelante algún pollo (tabla 46).

Así pues, si consideramos que son las mismas parejas las que año tras año anidan en los mismos lugares, resulta que menos de la mitad de las parejas activas en 1989 vuelven a serlo en 1990 y que tan solo el 25% de las parejas exitosas en el primero de los años vuelven a tener éxito en el segundo. Este hecho, que puede obedecer a una simple casualidad, podría también responder a una cierta dificultad de las parejas para criar con éxito durante dos años consecutivos, quizá debido a la gran cantidad de meses que los garzones soldados emplean en actividades relacionadas con la reproducción (hasta 7 meses). En cualquier caso, estudios de más larga duración, que incluyan el marcaje de individuos adultos, serán necesarios para poder comprobar estas tendencias.

Tabla 46.- Evolución de los nidos de *Jabiru mycteria* controlados.

NIDO	1989-90				1990-91			
	OC	AC	EX	NJ	OC	AC	EX	NJ
GS0	X	X	X	2	X	-	-	-
GS1	X	X	X	2	X	X	X	2
GS2	X	-	-	-	X	X	-	-
GS3	X	-	-	-	X	X	-	-
GS5	X	X	X	1	X	-	-	-
GS6	X	X	-	-	X	X	-	-
GS7	X	X	-	-	-	-	-	-
GS8	X	X	-	-	X	X	X	2
GS9	X	-	-	-	X	X	-	-
GS10	X	X	-	-	X	X	-	-
GS11	X	X	-	-	-	-	-	-
GS12	X	-	-	-	X	X	-	-
GS13	X	X	-	-	X	-	-	-
GS14	X	X	-	-	X	X	X	2
GS15	X	X	-	-	X	-	-	-
GS16	X	-	-	-	X	X	-	-
GS17	X	X	X	1	X	X	-	-
GS18	X	X	-	-	X	X	-	-
GS21	X	X	X	3	X	X	X	3
GS22	X	X	X	2	?			
GS23	X	X	X	2	X	-	-	-
GS24	X	X	X	3	X	-	-	-
GS25	?				X	X	X	3
GS26	?				X	X	X	1
GS27	-	-	-	-	X	X	-	-
GS28	?				X	-	-	-
GS29	?				X	X	X	2
GS30	?				X	X	X	2
GS31	-	-	-	-	X	X	-	-
GS32	?				X	X	X	2
GS33	?				X	X	X	2
TOTAL	22	17	8	16	28	21	10	21

Leyenda.- OC: nido ocupado; AC: nido activo; EX: nido exitoso; NJ: número de jóvenes volantones.

11.- IMPACTO HUMANO SOBRE LAS POBLACIONES DE CIGÜEÑAS Y  
ESTRATEGIAS PARA SU CONSERVACION

Las aves ciconiiformes presentan una serie de características que las hacen especialmente vulnerables a todas aquellas actividades humanas que afecten al medio en el que viven. Basándonos en Morales (1990), estas características se podrían resumir como sigue:

- Tasa neta reproductiva relativamente baja; en el caso de las cigüeñas, rara vez más de tres pollos por nido exitoso.

- La nidificación está sujeta a la disponibilidad de presas y ésta depende fuertemente de los factores climáticos y del manejo del régimen hídrico por parte del hombre.

- Las especies coloniales presentan elevadas exigencias en cuanto a los lugares de nidificación (tipo de vegetación, aislamiento,...); los procesos de deforestación disminuyen el número de lugares potencialmente adecuados para el establecimiento de colonias de cría.

- La desaparición natural de la vegetación o el desarrollo de actividades humanas (especialmente el manejo de los niveles de agua) que afecten a las áreas de cría o a los lugares de alimentación, pueden causar fácilmente el abandono de las colonias.

- La depredación natural por parte de aves carnívoras y carroñeras sobre los huevos y pollos de ciconiiformes suele ser

bastante alta; el hombre, por medio de la construcción de carreteras y la producción de desechos, favorece indirectamente el aumento local de las poblaciones de estas aves predatoras.

- La reproducción en colonias hace que estas especies sean muy vulnerables a cualquier perturbación, ya que ésta podría afectar simultáneamente a una parte muy importante de una población local.

- Al ocupar posiciones altas en las cadenas tróficas, estas especies son muy sensibles a la contaminación por agentes químicos; las especies pescadoras como *Mycteria*, *Ciconia*, *Jabiru*, *Ardea* y *Casmerodius*, entre otras, son acumuladoras por excelencia de metales pesados y pesticidas.

Todas estas características hacen de las aves ciconiiformes instrumentos muy válidos para cuantificar el impacto ambiental originado por las intervenciones humanas en el medio natural y convierten a estas especies en buenos indicadores del estado de salud de las zonas húmedas (Custer y Osborn 1977, Maxwell y Kale 1977, Parnell et al. 1988). Por otra parte, el hecho de que las aves ciconiiformes sean tan sensibles a las perturbaciones de origen humano, plantea una serie de problemas a la hora de intentar armonizar las estrategias para su conservación, con el desarrollo y el progreso necesarios en una región tan deprimida social y económicamente como es el Llano venezolano.

### 11.1.- Situación actual de las especies y principales problemas para su conservación en los Llanos

A nivel global ninguna de las tres cigüeñas americanas se encuentra en peligro de extinción, aunque las tres están amenazadas regionalmente en los límites de sus respectivas áreas de distribución (Luthin 1987).

#### 11.1.A.- *Mycteria americana*

Son varias las publicaciones que hacen referencia al descenso experimentado por las poblaciones de gabán huesito en el Sureste de los Estados Unidos durante los últimos 50 años, aunque existe una cierta polémica en cuanto a la magnitud de ese descenso (Kushlan y Frohring 1986, Kushlan y White 1977, Ogden et al. 1987, Ogden y Nesbitt 1979). Las dos causas a las que se alude con mayor frecuencia para explicar la disminución poblacional de esta especie son: la pérdida de los hábitats de alimentación (debido a los drenajes y al manejo de los niveles de agua mediante diques) y la reducción del número de lugares apropiados para que la especie anide. El plan establecido recientemente por el Servicio de Pesca y Fauna Silvestre para la recuperación de esta especie en USA contempla tres objetivos básicos (en Kushlan 1987): a) el establecimiento de hábitats seguros para el desarrollo de todo el ciclo vital de la especie, en base a proveer lugares adecuados para la alimentación y proteger las colonias de cría; b) desarrollar modelos de dinámica poblacional y de movimientos de

la especie; c) desarrollar campañas de concienciación pública sobre los problemas del gabán huesito y de las zonas húmedas en general. Recientemente se ha señalado un aumento en el número de parejas nidificantes en las zonas del Centro y Norte de Florida, donde esta especie parece haberse adaptado al uso de hábitats alterados o artificiales (Ogden 1991).

Aunque no existen estimas sobre el número total de efectivos de la población de gabán huesito en los Llanos, el panorama no parece ser tan alarmante como en Florida y puede considerarse al gabán huesito como una especie todavía bastante abundante (Ogden y Thomas 1985). A pesar de ello existen una serie actividades humanas, cada día más extendidas en algunas zonas del Llano, que de no ser controladas eficazmente, podrían alterar el status de la especie en un futuro muy próximo.

Entre estas prácticas se debe destacar el manejo de los niveles hídricos mediante la construcción de diques y "tapas" para represar el agua de los caños. Si bien este represamiento favorece a las aves ciconiiformes al aumentar las áreas de alimentación disponibles durante la época de sequía (Pinowski y Morales 1981, Coulter et al. 1987), puede a la vez tener un efecto nefasto sobre las colonias de cría de gabán huesito (Ayarzagüena et al. 1981). A estos represamientos podría achacarse la desaparición de algunas colonias (Macanillal C y D) próximas a tramos de caño cuyo curso ha sido interrumpido en los últimos años; la variación en los niveles de agua provocaría la muerte de la vegetación arbórea de las colonias. Por otro lado este manejo hídrico puede dar lugar a diferencias interanuales importantes en cuanto a la profundidad del agua a nivel de las colonias de cría, con la consiguiente

repercusión que esto puede tener en el éxito reproductivo de las aves que allí anidan. Es por todo ello que recomendamos la realización de un estudio previo, en todas aquellas zonas en las cuales esté previsto hacer algún tipo de modulación o manejo hídrico, con el fin de determinar el posible impacto que ello tendría sobre las colonias de cría y las áreas de alimentación potencialmente afectadas por la perturbación. Los efectos del manejo hídrico no siempre han de ser negativos y así, en otras áreas de los Llanos se han señalado incrementos en el número de parejas nidificantes de corocoro rojo (*Eudocimus ruber*) como consecuencia del represamiento de un caño y el consiguiente aumento de los niveles de agua en el garcero (Ramo y Busto 1985).

Los efectos de degradación de la vegetación producidos por la caída de los excrementos de las aves sobre los árboles y el suelo, no resultan tan evidentes en las colonias del Llano como los descritos en colonias de otras áreas geográficas (véase Wiese 1978). La defecación directa sobre las hojas tendría un importante efecto defoliador en los árboles de la colonia, pero los efectos de sobrefertilización (aumento de sales y nitrógeno) y acidificación del suelo (aumento del pH) no son tan importantes dado que, en la mayoría de las colonias del Llano, los nutrientes son recogidos y lavados por las aguas, para terminar distribuyéndose a lo largo de los caños (Ayarzagüena et al. 1981).

Otra de las amenazas que se ciernen sobre el futuro del gabán huesito es la creciente expansión de los cultivos agrícolas y el empleo de pesticidas y biocidas que estas prácticas llevan usualmente asociado. La utilización de este tipo de productos llega a alcanzar niveles preocupantes en los arrozales de los

Llanos Centrales y en determinadas zonas de los Llanos Occidentales (van Balem et al. 1984). La zona en la que se desarrolló nuestro trabajo (Estado Apure) es eminentemente ganadera y son pocas las fincas que cuentan con algún tipo de aprovechamiento agrícola, por lo cual cabe esperar que no existan grandes problemas de contaminación debida a pesticidas. Sin embargo, se ha comprobado que los gabanos huesito pueden realizar grandes desplazamientos entre sus colonias de cría y sus áreas de alimentación (hasta 130 km en Florida, Ogden et al. 1978); además, es de sobra conocida la elevada capacidad de dispersión de los agentes químicos por medio del agua, el aire u otros organismos, lo cual hace que la contaminación por pesticidas pueda causar efectos negativos en áreas muy alejadas del punto de aplicación. De continuar aumentando el uso de estos productos, la contaminación por agentes químicos sería uno de los factores que más seriamente podría perjudicar a las poblaciones de gaban huesito en la región de los Llanos.

El efecto de los pesticidas sería también igual de perjudicial en el caso de las otras dos especies de cigüeñas estudiadas. En un trabajo realizado en un área próxima a extensos arrozales, Thomas (1984) no encuentra ningún huevo de gaban peonío roto por contaminación. En nuestro estudio tampoco hemos observado huevos rotos por adelgazamiento de la cascara, en los nidos de ninguna de las tres especies, aunque ello no significa que no exista contaminación. En cualquier caso, la información referente a los efectos de los contaminantes químicos sobre las aves zancudas en la región de los Llanos es prácticamente inexistente. El planteamiento de cualquier estrategia de conservación o manejo

de las poblaciones de aves ciconiiformes en los Llanos pasa por conocer en profundidad las cantidades reales de pesticidas aplicados, las áreas de influencia directa de estas aplicaciones y la localización de las áreas afectadas secundariamente a raíz de la dispersión de los contaminantes (Morales 1990), para lo cual sería útil el establecer un programa de comparaciones entre colonias cercanas al punto de aplicación del agente contaminante y colonias alejadas de éste.

Otro de los factores que influyen más negativamente en la reproducción de las aves zancudas coloniales son las perturbaciones causadas por la presencia humana (Parnell et al. 1988). En el caso del gabán huesito, ya hemos comentado en capítulos anteriores los terribles efectos que el acercamiento humano a las colonias de cría puede provocar, facilitando la predación por parte de otras aves, principalmente el caricare encrestado. El valor estético de estas colonias y el creciente desarrollo de un turismo a gran escala en los Llanos de Venezuela durante los últimos años, hacen necesario el tomar medidas que garanticen la protección de las colonias durante los meses en que se hallan ocupadas por las aves. Frecuentemente hemos podido comprobar como visitantes poco conocedores de la fragilidad de las colonias, se acercan a ellas en exceso provocando un levantamiento de los adultos que, como ya se ha demostrado, resulta fatal durante los primeros estadios reproductivos. A los propios llaneros les gusta, en sus desplazamientos a caballo o a pie, pasar demasiado cerca las colonias, como hemos podido comprobar en numerosas ocasiones.

Para Kury y Gochfeld (1975) las colonias manejadas con fines

turísticos deberían ser visitadas solo en los estadios tardíos del ciclo de cría, cuando los jóvenes se encuentren ya a mitad de su crecimiento. En nuestro área de estudio nos parece esencial el que se establezca una franja de protección de al menos 100 m de anchura alrededor de las colonias de gabanos huesito (a esta distancia hemos comprobado que los gabanos no se inquietan por la presencia humana y desarrollan normalmente sus actividades); esa distancia debería ser mayor en el caso de colonias que contengan otras especies más sensibles a la proximidad humana (Parnell et al. 1988, Erwin 1989). En esta franja de protección debería estar completamente prohibido el tránsito humano, inhabilitándose a tal efecto aquellos caminos que pasen muy próximos a las colonias (p.ej.: un amplio terraplén usado por los llaneros pasa, en algunos puntos, a escasos 50 m de los nidos de gabán huesito de la colonia Macanillal A), al menos durante las etapas en que éstas son más sensibles a las perturbaciones de origen antrópico. En el caso del gabán huesito, estas etapas serían los meses de Octubre–Noviembre (ocupación, puesta e incubación) y Diciembre–Enero (presencia de pollos pequeños en la colonia).

La predación por parte del hombre es otra práctica cuya incidencia en las poblaciones de cigüeñas puede llegar a ser muy grande, aunque es difícil de evaluar debido a que siempre se produce de un modo furtivo. La captura de individuos adultos en sus áreas de reposo y alimentación con armas de fuego, nos ha sido confirmada varias veces aunque, por tratarse de una práctica esporádica, no creemos que globalmente pueda llegar a causar un descenso importante en las poblaciones de cigüeñas. En cambio, lo que sí puede tener consecuencias nefastas es la predación humana

sobre huevos y pollos en las colonias de reproducción. Este tipo de predación constituye una práctica muy habitual en los Llanos, especialmente sobre las colonias de gabán huesito y gabán peonío (Thomas 1987, com. pers. de numerosos llaneros). La entrada humana en la colonia, además de las pérdidas atribuibles directamente a la acción de los furtivos, puede provocar un elevado número de muertes por acción de otros predadores aéreos y, en el caso de colonias de pequeño o mediano tamaño, puede conducir al abandono.

#### 11.1.B.- Ciconia maguari

El gabán peonío es considerado por Thomas (1987) como una especie vulnerable en los Llanos Centrales de Venezuela. Esta autora observa un descenso progresivo en el número de parejas nidificantes entre 1975 y 1984, además de un descenso en la cantidad de gabanes peonío censados a lo largo de itinerarios por carretera y reconocimientos aéreos. Las causas a las que achaca este descenso serían:

- la cacería por parte del hombre, cuyos efectos pueden ser muy importantes en especies tan escasas como el gabán peonío; Thomas (obr. cit.) señala que el 40% de los pollos anillados por ella durante un año fueron capturados por furtivos;

- el uso creciente de pesticidas en las áreas cultivadas próximas (grandes arrozales principalmente);

- la pérdida de lugares adecuados para la nidificación debido a una creciente deforestación; y

- la falta de alimento suficiente durante los meses más

críticos del periodo de sequía.

En el Hato El Frío, en los dos años que duró nuestro estudio, no hemos observado ningún descenso significativo, ni en el número de parejas nidificantes, que aumentó de 113 a 146, ni en la cantidad de individuos censados a lo largo de los itinerarios mensuales. La población de gabán peonío del Hato El Frío parece mantenerse en unos niveles aceptables, incluso mejor de lo que cabría esperar en base a otras referencias anteriores (Ayarzagüena et al. 1981, Thomas 1987). Lo que sí nos ha parecido más alarmante es el bajo éxito reproductivo registrado en los nidos de esta especie durante la época de cría de 1989, aunque hay que decir que este hecho fue algo generalizado, que afectó también al resto de las aves zancudas coloniales y que hemos atribuido a la escasa precipitación recibida durante esa temporada, que probablemente trajo consigo importantes restricciones en la cantidad de alimento disponible durante los primeros meses de la reproducción.

El aparente buen estado de conservación de la población de gabanes peonío del Hato El Frío en comparación con otras áreas, puede deberse al ya comentado escaso empleo de pesticidas en las zonas próximas al Hato, a la intensa lucha contra el furtivismo sostenida durante varios años por los propietarios y empleados de la finca y a la existencia de suficientes lugares adecuados ("matas") para el establecimiento de nuevas colonias de cría. Es probable que en otras zonas de los Llanos, en las cuales no se den estas condiciones (especialmente la lucha contra el furtivismo), las poblaciones de gabán peonío se encuentren fuertemente amenazadas a muy corto plazo.

Cualquier plan dirigido hacia la conservación del gabán

peonío (y, en general, de las demás aves ciconiiformes del Llano), pasa ineludiblemente por una localización previa de todos los enclaves (colonias) donde la especie cría, la protección integral de esos enclaves contra el furtivismo y el monitoreo anual del número de parejas nidificantes. El otorgamiento de subvenciones o premios a aquellos propietarios en cuyas tierras anide exitosamente el gabán peonío sería probablemente una buena medida conservacionista en el contexto del Llano venezolano (Thomas 1987). El uso de plataformas artificiales para estimular la nidificación de esta especie, de un modo similar al programa llevado a cabo en Europa con *Ciconia ciconia* (Luthin 1987), puede resultar una alternativa eficaz en aquellos lugares en los que la disponibilidad de sustratos naturales adecuados para la nidificación sea muy limitada. Sin embargo, hemos de añadir que todas las medidas de protección sobre las colonias y las áreas de cría no tendrían ningún valor si no van acompañados de una serie de medidas que garanticen la buena salud de las áreas de alimentación de la especie, cada día más seriamente amenazadas por el manejo artificial de los niveles de agua, la expansión de los cultivos agrícolas y el creciente empleo de pesticidas.

#### 11.1.C.- Jabiru mycteria

El garzón soldado está considerado como una especie amenazada en Méjico y Centroamérica, donde la población total se estima en solo 150-200 individuos (Luthin 1987) y ha sido incluido en el apéndice I del CITES. En los Llanos de Venezuela, aunque no es una

especie abundante, se puede considerar que sus densidades poblacionales son relativamente altas en comparación con otras áreas de su rango de distribución. Sin embargo, hemos de tener en cuenta que la cría en parejas solitarias y dispersas hace muy difícil la realización de estimas fiables sobre el estado actual de la población y que un descenso gradual en el número de parejas nidificantes podría fácilmente pasar desapercibido.

El principal problema a la hora de plantear una estrategia para la conservación del garzón soldado es la ausencia casi completa de información básica a cerca de su biología, ecología, tamaño de población, etc..., a lo largo de toda su área de distribución. Con nuestro estudio hemos intentado paliar en parte esta carencia de datos pero, sin duda, estudios de más larga duración sobre el status, movimientos y ecología de los garzones soldados son urgentes y necesarios para poder manejar adecuadamente sus poblaciones con fines conservacionistas.

A primera vista, el número de parejas nidificantes en el Hato El Frío puede considerarse como relativamente alto y estable para esta especie (con densidades que oscilaron entre 0.64-0.72 nidos activos/1000 Ha). No tenemos noticias de que exista una predación humana sobre los nidos de esta especie, quizá debido a su elevada altura e inaccesibilidad. Por otro lado, el garzón soldado parece ser menos exigente que sus otros dos parientes en cuanto a los lugares de anidación, requiriendo únicamente árboles de gran porte y algún cuerpo de agua importante en las inmediaciones.

El éxito reproductivo durante las temporadas de 1989 y 1990, aunque bajo, parece suficiente para garantizar el mantenimiento de la población. Las molestias causadas por la presencia humana

son menores en el caso de una especie solitaria como el garzón soldado, dado que los nidos resultan más difíciles de localizar que las llamativas colonias y en caso de una perturbación de origen antrópico, ésta afectaría únicamente a un nido concreto en vez de a un gran número de nidos como sucede con las perturbaciones sobre colonias. Así pues, varios de los factores que actuaban muy negativamente sobre los gabanes huesito y peonío, no deberían afectar al garzón soldado en la misma medida; quizá sean los proyectos de expansión agrícola, la deforestación y el uso de pesticidas las principales amenazas con que esta especie se encuentre en la región de los Llanos.

Luthin (1987) propone que, dado su gran tamaño y vistosidad, el garzón soldado sea usado como estandarte para la conservación de las zonas húmedas de Centro y Sudamérica (con edición de calendarios, posters, ...), idea que compartimos plenamente, pues hemos podido comprobar en repetidas ocasiones la admiración y respeto que este ave produce entre los visitantes extranjeros y entre la propia población autóctona de los Llanos.

#### 11.2.- El papel del turismo y la iniciativa privada en la conservación

Para finalizar el presente capítulo, quisiéramos hacer referencia al importante papel que la iniciativa privada y el turismo deben jugar en cualquier estrategia conservacionista a aplicar en los Llanos de Venezuela. Los terrenos propiedad del Estado son muy escasos en los Llanos y la mayor parte de la tierra

se haya bajo propiedad privada, con algunos Hatos que superan las 100.000 Ha de extensión (Ríos 1990). El sistema de espacios naturales protegidos en la región llanera abarca únicamente dos Parques Nacionales (Aguaro-Guariquito y Capanaparo-Cinaruco) y algunos Refugios de Fauna, cuya vigilancia y protección es a todas luces insuficiente para preservar los valores naturales característicos del Llano.

Teniendo en cuenta estos factores, resulta evidente la necesidad de involucrar a los propietarios de las grandes fincas privadas en todos los proyectos de conservación. Gilberto Ríos (1990) fija las bases de un programa con el que se pretende captar la atención de los propietarios sobre la importancia de manejar adecuadamente sus recursos naturales y de preservar determinadas especies y sus hábitats. Entre las iniciativas propuestas se encuentran: edición de material educativo, campañas de concienciación, asesoría en cuanto a conservación y manejo de fauna silvestre, aprovechamiento racional de algunos elementos de la fauna con fines de obtener rendimientos económicos y el otorgamiento de incentivos o premios a aquellos propietarios que protejan eficazmente la fauna incluida en su propiedad.

La fauna silvestre, explotada racionalmente, puede proporcionar importantes beneficios económicos compatibles con la conservación del medio (Castroviejo 1980b). El turismo ecológico o naturalista es, en nuestra opinión, una de las alternativas más importantes que se pueden desarrollar en pro de la conservación en la región de los Llanos. Esta actividad, realizada de un modo controlado, no afectaría negativamente a los recursos naturales y supondría una importante fuente de ingresos que haría

recapacitar a los propietarios sobre la conveniencia de conservar y proteger la fauna y los paisajes incluidos dentro de su propiedad. Las colonias y dormideros de aves ciconiiformes, dada su gran espectacularidad y belleza, serían sin duda el primer elemento del paisaje llanero que se beneficiaría de este tipo de protección brindada por los propietarios que quieran obtener algún rendimiento económico procedente del turismo.

Durante los últimos años, han sido varios los Hatos llaneros que se han interesado por este tipo de actividad (El Frío, Piñero, El Cedral, Santa Bárbara, ...) demostrándose, en todos ellos, su elevada rentabilidad desde el punto de vista de la conservación de los valores naturales, pues estas fincas constituyen hoy en día las reservas de fauna silvestre mejor conservadas de la región de los Llanos. El éxito de estas iniciativas privadas debería servir como estímulo que incitase a otros propietarios de fincas a tener muy en cuenta los aspectos relacionados con la conservación a la hora de planificar los tipos de explotación más convenientes para su propiedad.

Por otra parte, este tipo de fincas manejadas con fines turísticos podrían servir además como un excelente campo de trabajo para las investigaciones biológicas. Un claro ejemplo de la compatibilidad de todos estos objetivos lo constituye el Hato El Frío, donde la labor conservacionista desarrollada durante varias generaciones por la familia Maldonado, ha hecho posible que ésta sea hoy una de las áreas naturales más hermosas y mejor conservadas de los Llanos, en la cual, la explotación rentable de los recursos naturales (ganadería, chigüires, ...) no está reñida con la conservación, el turismo o la investigación biológica.

## 12.- RESUMEN Y CONCLUSIONES

### - Ecología alimentaria

1.- Existe una clara estacionalidad en casi todas las variables relacionadas con la alimentación. Así, se observan importantes variaciones en el comportamiento alimentario, el uso del hábitat y la dieta de cada una de las especies, en función de la época del año.

2.- En cuanto al comportamiento alimentario, el gabán huesito es un ave eminentemente tactolocalizadora. Las técnicas de búsqueda de alimento basadas en el tacto fueron empleadas por el 92.2% de los individuos observados, aunque existen diferencias importantes entre las pautas más usadas en época de sequía ("tanteo") y las más usadas en época de lluvias ("tanteo" y "patear"). El tipo de comportamiento alimentario empleado por el gabán huesito depende, en gran medida, de la profundidad del agua, la altura de la vegetación emergente y el tipo de hábitat en que el ave se esté alimentando.

El gabán peonío es un buscador fundamentalmente visual. El 56.2% de los individuos observados alimentándose, utilizaban únicamente la vista para localizar a sus presas, el 22.7% empleaban técnicas mixtas y el resto técnicas táctiles.

El garzón soldado es un buscador mitad visual y mitad táctil;

puede considerársele como un caso intermedio entre las otras dos cigüeñas en cuanto a su comportamiento alimentario. Las técnicas visuales y táctiles son más usadas por los garzones durante la época de sequía, mientras que las técnicas de tipo mixto son las preferidas durante los meses de lluvias.

3.- La frecuencia de captura de presas varía estacionalmente en las tres cigüeñas, siendo mayor durante los meses de lluvias, en los cuales se alimentan fundamentalmente de presas de pequeño tamaño (anfibios, cangrejos,...), que durante los meses secos, en los cuales consumen mayoritariamente peces de mediano-gran tamaño.

4.- En época de sequía los gabanes huesito se agrupan formando grandes bandadas de forrajeo (>50 individuos) alrededor de los últimos reductos de agua, donde las densidades de peces llegan a ser muy altas. En la época de lluvias, en cambio, la población se dispersa y predominan los gabanes alimentándose en solitario o en grupos con menos de diez individuos.

El gabán peonío, en cambio, es un ave solitaria en cuanto a la alimentación, predominando a lo largo de todo el año los individuos que se alimentan solos. A pesar de ello, en las semanas anteriores y posteriores a la reproducción se suelen formar bandadas de mediano tamaño en las inmediaciones de las colonias.

El garzón soldado se comporta como un caso intermedio entre sus dos parientes. En el promedio anual predominan los individuos alimentándose en parejas, pero hemos encontrado importantes diferencias estacionales en este carácter; así, en la época de sequía es más frecuente la alimentación en bandadas de forrajeo

de más de 50 individuos, mientras que en la estación lluviosa predominan los individuos solitarios.

5.- En las bandadas mixtas de aves ciconiiformes que se forman durante los últimos meses del periodo de sequía es frecuente el pirateo de presas. El garzón soldado es un ladrón altamente eficaz de las presas capturadas por las demás aves (gabán huesito, garza morena, ...) en estas bandadas. Los robos intraespecíficos son también muy comunes.

6.- Existe una utilización secuencial de los diferentes hábitats a lo largo del año. Las lagunas y préstamos son los hábitats preferidos por las tres especies durante la época de sequía, mientras que los esteros se convierten en el hábitat más frecuentado durante los meses de lluvias. El gabán peonío, además, suele utilizar las áreas completamente secas como hábitat de alimentación secundario, tanto en sequía como en lluvias.

7.- La dieta del gabán huesito es básicamente piscívora durante la estación seca (99.4% de las presas); en la estación de lluvias la dieta se diversifica y aunque los peces siguen siendo el principal alimento, cobran gran importancia otros tipos de presa como los anfibios, crustáceos e insectos.

El gabán peonío es una especie muy generalista en cuanto a la dieta; puede alimentarse de una gran variedad de tipos de presa y es, de las tres cigüeñas estudiadas, la que presenta una mayor diversidad trófica. Durante la época de lluvias la base de su dieta está constituida por anguilas, anfibios y cangrejos (91.8%

de la biomasa consumida); en la época de sequía consumen principalmente peces, pudiendo también alimentarse de carroña. Existen importantes variaciones geográficas, tanto a nivel regional como local, en cuanto a la importancia relativa de los diferentes tipos de presa.

La anguila (*Synbranchus marmoratus*) es la presa más importante en la dieta del garzón soldado a lo largo de todo el ciclo anual.

#### - Segregación de nichos y coexistencia

9.- Durante los meses de sequía, el gabán huesito se segrega claramente de sus dos parientes por el tipo de comportamiento alimentario que emplea (tactolocalización) y la profundidad de agua a la que se alimenta. Por su parte, el gabán peonío y el garzón soldado se diferencian fundamentalmente en la mayor preferencia del primero por las zonas con vegetación alta y en la gran especialización del segundo en el consumo de anguilas como presa principal.

10.- En la época de lluvias, el comportamiento alimentario es el principal mecanismo de segregación de nicho entre las tres especies. Además, el gabán huesito continúa siendo el que pesca a una mayor profundidad y con menos vegetación. El gabán peonío se diferencia claramente de sus dos parientes, en esta época, por la elevada cantidad de anfibios que consume.

- Biología reproductiva

11.- El número de parejas reproductivas de gabán huesito que se concentraron en el Hato El Frío durante los años de estudio, osciló en 840 y 1780, agrupadas en 2-4 colonias de cría.

12.- La ocupación de las colonias tiene lugar en Octubre y Noviembre, concentrándose el mayor número de puestas en el segundo de estos meses; el periodo de puesta se extiende hasta comienzos del mes de Enero. El periodo de incubación es de 28-32 días y los pollos permanecen en el nido durante unos dos meses, con lo cual el periodo reproductivo se extiende hasta el mes de Marzo. La fecha de inicio de la reproducción está altamente influenciada por factores como la precipitación y el nivel de inundación en las áreas de alimentación, que es lo que determina, en última instancia, la existencia de una mayor o menor disponibilidad de presas. El ciclo reproductivo del gabán huesito está ajustado a los ciclos hídricos, de forma que los meses con mayores necesidades energéticas coincidan con las mayores densidades de peces en las áreas de alimentación.

13.- Los efectos de la presencia humana en las colonias de gabán huesito, especialmente durante los periodos de ocupación, puesta e incubación, son muy perjudiciales para la reproducción de la especie; cualquier aproximación humana a las colonias reproductivas facilita la predación por parte del caricare encrestado (*Polyborus plancus*) y desanima a los gabanés huesito que intentan anidar tardíamente.

14.- El éxito reproductivo de las colonias del Hato El Frío durante la temporada 1989-90 fue muy bajo; solo un 30.9% de los nidos resultaron exitosos, con un promedio de 0.66 jóvenes/nido activo. Este bajo éxito lo hemos atribuido a la escasa precipitación recibida durante la temporada de lluvias precedente y al manejo artificial de los niveles de agua en el tramo donde se encuentran situadas las colonias.

15.- La predación, bien como causa en si o bien como consecuencia directa del abandono del nido por parte de los adultos, es la principal causa de mortalidad de huevos y pollos en las colonias de gabán huesito. El principal predador es, sin duda, el caricare encrestado (*Polyborus plancus*); otros predadores aéreos cuyos efectos sobre las colonias de gabán huesito hemos podido constatar son: el caricare sabanero (*Milvago chimachima*), el gavilán andapié (*Parabuteo unicinctus*) y el águila negra (*Buteogallus urobitinga*).

\* \* \*

16.- En 1989 se localizaron en el Hato El Frío un total de 113 nidos activos de gabán peonío; 12 de ellos eran solitarios y el resto se agrupaban en cuatro colonias de cría. En 1990 el número de nidos ascendió a 146, 33 más que en la temporada precedente.

17.- En las colonias mixtas que concentran a un gran número de parejas, se observa una cierta segregación entre las distintas

especies presentes en cuanto a la situación de los nidos; los gabanes peonío prefieren normalmente los árboles más altos y las zonas marginales, con bajas densidades de nidos de otras especies.

18.- La época de puesta del gabán peonío en los Llanos abarca desde mediados de Junio hasta mediados de Septiembre, con dos máximos, en el último tercio de Junio y en el primer tercio de Agosto. El periodo de incubación es de aproximadamente un mes y los pollos permanecen en el nido entre 59 y 74 días, con lo cual los jóvenes volantones abandonan las colonias entre mediados de Septiembre y mediados de Diciembre. Estos jóvenes continúan siendo alimentados por sus progenitores, en alguna zona húmeda próxima a la colonia, durante un periodo de 4-6 semanas.

19.- El tamaño medio de puesta del gabán peonío, en la temporada de cría de 1989, fue de 3.08 huevos/nido (rango:2-4, n=60).

20.- El éxito reproductivo del gabán peonío en 1989 fue muy bajo, especialmente en los nidos solitarios. Globalmente, un 19.7% de los huevos llegaron a producir volantones; el porcentaje de nidos exitosos fue del 33.8%. Las razones de esta baja eficacia hay que buscarlas en la escasez y el retraso de las precipitaciones. El éxito reproductivo de los nidos tardíos fue mayor que el de los tempranos.

21.- La mortalidad de pollos resultó ser muy alta (65.2%) y superior a la de huevos (43.2%). Se observaron reducciones de la

nidada en el 33.3% de los nidos activos, lo cual apoya la idea de una escasez de alimento, insuficiente para sacar adelante a toda la prole.

22.- Las principales causas de mortalidad de huevos en las colonias de gabán peonío estudiadas fueron: el abandono del nido por parte de los adultos y la caída de huevos al suelo debido a peleas durante las primeras fases de la reproducción o a puestas prematuras realizadas sobre nidos aún no terminados.

23.- La falta de alimento suficiente, las caídas o vuelos prematuros y el abandono por parte de los adultos, son las causas más frecuentes de mortalidad entre los pollos. La predación humana es, sin duda, un factor más de mortalidad que puede llegar a ser muy importante en algunas colonias de gabán peonío poco protegidas.

\* \* \*

24.- La densidad de nidos de garzón soldado en el Hato El Frío, durante las temporadas 1989-90 y 1990-91, fue de 0.64 y 0.72 nidos/1000 Ha respectivamente. La mayoría de los nidos se encontraban en "matas" de 0.2-2 Ha de extensión, con algún cuerpo de agua importante a menos de 500 m y generalmente sin otras especies acompañantes. El árbol más empleado como soporte de los nidos es el camoruco (*Sterculia apetala*).

25.- Los garzones soldados son muy territoriales durante los

meses que dura la reproducción, disminuyendo luego su instinto territorial hacia finales del periodo de sequía, cuando los jóvenes comienzan a independizarse. Aparentemente los garzones forman parejas estables que se mantienen unidas durante todo el ciclo anual y que crían juntas durante varias temporadas consecutivas, siempre en el mismo lugar.

26.- El periodo de puesta de los garzones en los Llanos se extiende desde mediados de Agosto hasta mediados de Noviembre, siendo Septiembre el mes en el que se registra el mayor número de puestas. Los pollos permanecen en el nido aproximadamente tres meses (84-93 días, n=3 nidos) y realizan su primer vuelo en Enero o Febrero, aunque siguen dependiendo de las cebas de los adultos durante unas 6-8 semanas después del abandono del nido.

27.- El tamaño medio de las puestas de garzón soldado fue de 3.41 huevos/nido (rango:2-5), siendo 4 y 2 los tamaños de puesta más frecuentes.

28.- En la temporada 89-90, el 47% de los nidos activos de garzón soldado controlados por nosotros (n=17) resultaron exitosos, con un promedio de 0.94 jóvenes/nido activo. En la temporada 90-91, el porcentaje de nidos exitosos fue del 47.6%, con un promedio de 1.0 jóvenes/nido activo; en esta temporada el 20% de los huevos depositados llegaron a producir jóvenes volantones. La eficacia reproductiva de los nidos tempranos resultó superior a la de los nidos tardíos.

29.- La mortalidad de huevos fue muy superior a la de pollos. El 77.8% de los nidos que fracasaron, lo hicieron durante la fase de incubación. La predación por parte del caricare encrestado, el abandono por parte de los adultos (con la consiguiente predación) y el derrumbamiento completo del nido, son algunas de las causas de mortalidad más frecuentes entre los huevos/pollos de garzón soldado.

30.- Los garzones soldados parecen encontrar cierta dificultad en criar con éxito durante dos temporadas consecutivas. Menos de la mitad de las parejas activas en 1989 vuelven a serlo en 1990 y solo el 25% de los nidos que tuvieron éxito en el primero de los años volvieron a tenerlo en el segundo.

#### - Conservación

31.- Las tres cigüeñas estudiadas, y todas las aves ciconiiformes en general, son extremadamente sensibles a cualquier alteración introducida por el hombre en su medio natural. Las principales amenazas que se ciernen sobre las poblaciones de cigüeñas de los Llanos de Venezuela son: la modulación artificial de los niveles hídricos, el creciente empleo de agentes químicos (pesticidas) y la predación humana sobre las colonias de cría.

32.- Aunque ninguna de las tres cigüeñas parece estar amenazada en nuestro área de estudio, no sucede lo mismo en otras zonas de los Llanos. Cualquier estrategia que persiga un manejo

conservacionista de estas especies, pasa previamente por la localización y seguimiento anual de las colonias de cría, la protección de éstas contra el furtivismo, así como la protección de los hábitats de alimentación de las aves zancudas y la cuantificación y control del impacto causado sobre ellos por las aplicaciones de pesticidas. La iniciativa privada y el turismo naturalista deben jugar, en nuestra opinión, un papel esencial en la conservación de las colonias de aves ciconiiformes de los Llanos.

13.- BIBLIOGRAFIA

AGUILERA, E. 1988. La comunidad de ibises (Threskiornithidae) en los Llanos de Venezuela. Mem. Soc. Cienc. Nat. La Salle, 130 (Tomo XLVIII): 59-75.

ALTMANN, J. 1974. Observational study of behavior sampling methods. Behaviour, 49: 227-267.

ARMSTRONG, E.A. 1970. Social signalling and white plumage. Ibis, 113: 534.

AYARZAGUENA, J., J. PEREZ y C. RAMO. 1981. Los garceros del Llano. Cuadernos Lagoven, Caracas.

BANCROFT, G.T., J.C. OGDEN y B.W. PATTY. 1988. Wading bird colony formation and turnover relative to rainfall in the Corkscrew Swamp area of Florida during 1982 through 1985. Willson Bull., 100: 50-59.

BAYER, R.D. 1982. How important are bird colonies as information centers?. Auk, 99: 31-40.

BEAVER, D.L., R.G. OSBORN y T.W. CUSTER. 1980. Nest-site and colony characteristics of wading birds in selected Atlantic Coast colonies. Willson Bull., 92: 200-220.

- BENT, A.C. 1926. Life histories of North American marsh birds. United States National Museum Bulletin 135; Dover Publ., New York (1963).
- BLAKE, E.R. 1977. Manual of Neotropical Birds, Vol. I. University of Chicago Press, Chicago, USA.
- BLYDENSTEIN, J. 1967. Tropical savanna vegetation of the Llanos of Colombia. *Ecology*, 48: 1-15.
- BRYAN, A.L. y M.C. COULTER. 1991. Conspecific aggression in a Wood Stork colony in Georgia. *Wilson Bull.*, 103: 693-697.
- BURGER, J. 1978. The patterns and mechanism of nesting in mixed-species heronries. En: *Wading Birds* (A. Sprunt IV, J.C. Ogden & S. Winkler, eds.), pp. 45-58. Research Report 7. National Audubon Society, New York.
- BURGER, J. 1981. A model for the evolution of mixed-species colonies of ciconiiformes. *Quarterly Review of Biology*, 56: 143-167.
- BURGER, J. y M. GOCHFELD. 1990. Vertical nest stratification in a heronry in Madagascar. *Colonial Waterbirds*, 13(2): 143-146.
- CASTROVIEJO, J. 1980a. Datos sobre la dieta de los Falconiformes y Strigiformes del Hato del Frío, Apure, Venezuela. I Reunión Iberoamer. Zool. Vert., La Rábida (1977).

- CASTROVIEJO, J. 1980b. Sobre algunos aspectos tróficos de los depredadores del Llano venezolano. VII Congr. Latinoamer. Zool. Mérida, Venezuela.
- CASTROVIEJO, S. y G. LOPEZ. 1985. Estudio y descripción de las comunidades vegetales del "Hato El Frío", los Llanos de Venezuela. Mem. Soc. Cienc. Nat. La Salle, 124 (Tomo XLV): 79-151.
- CLARK, E.S. 1978. Factors affecting the initiation and success of nesting in an east-central Florida Wood Stork colony. Proc. Colonial Waterbird Group, 2: 178-188.
- CLEMENTE, L. 1980. Génesis y clasificación de los suelos de la Estación Biológica El Frío. Inédito.
- COLWELL, R.K. y D.J. FUTUYMA. 1971. On the measurement of niche breath and overlap. Ecology, 52: 567-576.
- CORNWALLIS, R.K. y A.E. SMITH. 1963. The bird in the hand. BTO Field Guide nº 6, British Trust for Ornithology, Oxford, England.
- COULTER, M.C., W.D. McCORT y A. LAWRENCE B., Jr. 1987. Creation of artificial foraging habitat for Wood Storks. Colonial Waterbirds, 10(2): 203-210.
- COULTER, M.C. y J.A. RODGERS. 1987. The ecology and conservation

of storks. *Colonial Waterbirds*, 10(2): 129-130.

CUSTER, T.W. y R.G. OSBORN. 1977. Wading birds as biological indicators: 1975 colony survey. U.S. Fish Wildl. Serv. Spec. Sci. Rept. Wildl. nº 206., 28 pp.

CUSTER, T.W. y R.G. OSBORN. 1978. Feeding-site description of three heron species near Beaufort, North Carolina. En: *Wading Birds* (A. Sprunt, IV, J.C. Ogden & S. Winckler, eds.), pp. 355-360. Research Report 7. National Audubon Society, New York.

DUELLMAN, W.E. 1988. Utilization of tropical wetlands by anuran amphibians. En: *Wildlife in the Everglades and Latin American wetlands* (G.H. Dalrymple, W.F. Loftus & F.S. Bernardino, Jr., eds.), pp. 15-16. Florida International University, Miami, USA.

DUSI, J.L. y R.T. DUSI. 1968. Ecological factors contributing to nesting failure in a heron colony. *Willson Bull.*, 80: 458-466.

DUSI, J.L. y R.T. DUSI. 1978. Survey methods used for wading bird studies in Alabama. En: *Wading Birds* (A. Sprunt, IV, J.C. Ogden & S. Winckler, eds.), pp. 207-211. Research Report 7. National Audubon Society, New York.

ELLISON, L.N. y L. CLEARY. 1978. Effects of human disturbance on

breeding of double-crested cormorants. *Auk*, 95: 510-517.

EMLEN, S.T. y N.J. DEMONG. 1975. Adaptive significance of synchronized breeding in a colonial bird: a new hypothesis. *Science*, 188: 1029-1031.

ERWIN, R.M. 1983. Feeding habitats of nesting wading birds: spatial use and social influences. *Auk*, 100: 960-970.

ERWIN, R.M. 1989. Responses to human intruders by birds nesting in colonies: experimental results and management guidelines. *Colonial Waterbirds*, 12(1): 104-108.

ERWIN, R.M. y T.W. CUSTER. 1982. Estimating reproductive success in colonial waterbirds: an evaluation. *Colonial Waterbirds*, 5: 49-56.

ESCOBAR, A. y E. GONZALEZ-JIMENEZ. 1977. Production primaire de la savana inondable. Proc. 4th. Trop. Ecol. Symp., Limbashi, Zaire.

FASOLA, M. 1986. Resource use of foraging herons in agricultural and nonagricultural habitats in Italy. *Colonial Waterbirds*, 9(2): 139-148.

FORBES, L.S. 1989. Coloniality in herons: Lack's predation hypothesis reconsidered. *Colonial Waterbirds*, 12(1): 24-29.

- FOWLER, J. y L. COHEN. 1987. Statistics for ornithologists. BTO Guide nº 22, British Trust for Ornithology, Tring.
- FREDERICK, P.C. y K.L. BILDSTEIN. 1992. Foraging ecology of seven species of neotropical ibises (Threskiornithidae) during the dry season in the Llanos of Venezuela. *Wilson Bull.*, 104: 1-21.
- FREDERICK, P.C. y M.W. COLLOPY. 1989a. Nesting success of five ciconiiform species in relation to water conditions in the Florida Everglades. *Auk*, 106: 625-634.
- FREDERICK, P.C. y M.W. COLLOPY. 1989b. Researcher disturbance in colonies of wading birds: effects of frequency of visits and egg-marking on reproductive parameters. *Colonial Waterbirds*, 12(2): 152-157.
- FREDERICK, P.C. y M.W. COLLOPY. 1989c. The role of predation in determining reproductive success of colonially nesting wading birds in the Florida Everglades. *Condor*, 91: 860-867.
- GONZALEZ-JIMENEZ, E. 1979. Primary and secondary productivity in flooded savanas. *Trop. Grazing Land Ecosyst.*, pp. 620-625. UNESCO.
- HARTLEY, P.H.T. 1948. The assessment of the food of birds. *Ibis*, 90: 361-381.

- HAVERSCHMIDT, F. 1949. The life of the White Stork. Leiden: Brill.
- JENNI, D.A. 1969. A study of the ecology of four species of herons during the breeding season at Lake Alice, Alachua County, Florida. *Ecol. Monogr.*, 39: 245-270.
- KAHL, M.P. 1962. Bioenergetics of growth in nestling Wood Storks. *Condor*, 64: 169-183.
- KAHL, M.P. 1963. Thermoregulation in the Wood Stork, with special reference to the role of the legs. *Physiol. Zool.*, 36: 141-151.
- KAHL, M.P. 1964. Food ecology of the Wood Stork (*Mycteria americana*) in Florida. *Ecol. Monogr.*, 34: 97-117.
- KAHL, M.P. 1971a. Social behavior and taxonomic relationships of the storks. *Living Bird*, 10: 151-170.
- KAHL, M.P. 1971b. Observations on the Jabiru and Maguari Storks in Argentina, 1969. *Condor*, 73: 220-229.
- KAHL, M.P. 1971c. Spread-wing postures and their possible functions in the ciconiidae. *Auk*, 88: 715-722.
- KAHL, M.P. 1972a. Comparative ethology of the Ciconiidae. The Wood-Storks (Genera *Mycteria* and *Ibis*). *Ibis*, 114: 15-29.

- KAHL, M.P. 1972b. Comparative ethology of the Ciconiidae. Part 4. The "typical" storks (Genera *Ciconia*, *Sphenorhynchus*, *Dissoura*, and *Euxenura*). *Z. Tierpsychol.*, 30: 225-252.
- KAHL, M.P. 1973. Comparative ethology of the Ciconiidae. Part 6. The Blacknecked, Saddlebill, and Jabiru Storks (Genera *Xenorhynchus*, *Ephippiorhynchus*, and *Jabiru*). *Condor*, 75: 17-27.
- KAHL, M.P. 1987. An overview of the storks of the world. *Colonial Waterbirds*, 10(2): 131-134.
- KAHL, M.P. y L.J. PEACOCK. 1963. The bill-snap reflex: a feeding mechanism in the American Wood Stork. *Nature*, 199: 505-506.
- KENT, D.M. 1986. Behavior, habitat use, and food of three egrets in a marine habitat. *Colonial Waterbirds*, 9: 25-30.
- KING, K.A. 1978. Colonial wading bird survey and census techniques. En: *Wading Birds* (A. Sprunt, IV, J.C. Ogden & S. Winckler, eds.), pp. 155-159. Research Report 7. National Audubon Society, New York.
- KREBS, J.R. 1974. Colonial nesting and social feeding as strategies for exploiting food resources in the Great Blue Heron (*Ardea herodias*). *Behaviour*, 51: 99-134.
- KURY, C.R. y M. GOCHFELD. 1975. Human interference and gull

predation in cormorant colonies. *Biol. Conserv.*, 8: 23-34.

KUSHLAN, J.A. 1976a. Feeding behavior of North American herons. *Auk*, 93: 86-94.

KUSHLAN, J.A. 1976b. Feeding rhythm in nestling White Ibis. *Willson Bull.*, 88: 656-658.

KUSHLAN, J.A. 1976c. Wading bird predation in a seasonally fluctuating pond. *Auk*, 93: 464-476.

KUSHLAN, J.A. 1977a. Foraging behavior of the White Ibis. *Willson Bull.*, 89: 342-345.

KUSHLAN, J.A. 1977b. The significance of plumage colour in the formation of feeding aggregations of ciconiiforms. *Ibis*, 119: 361-364.

KUSHLAN, J.A. 1978. Feeding ecology of wading birds. En: *Wading Birds* (A. Sprunt IV, J.C. Ogden & S. Winckler, eds.), pp. 249-297. Research Report 7. National Audubon Society, New York.

KUSHLAN, J.A. 1979a. Foraging ecology and prey selection in the White Ibis. *Condor*, 81: 376-389.

KUSHLAN, J.A. 1979b. Prey choice by tactile-foraging wading birds. *Proc. Colonial Waterbird Group*, 3: 133-142.

- KUSHLAN, J.A. 1981. Resource use strategies of wading birds. Willson Bull., 93: 145-163.
- KUSHLAN, J.A. 1987. Recovery plan for the U.S. breeding population of the Wood Stork (Review). Colonial Waterbirds, 10(2): 259-262.
- KUSHLAN, J.A. y P.C. FROHRING. 1986. The history of the Southern Florida Wood Stork population. Willson Bull., 98: 368-386.
- KUSHLAN, J.A., G. MORALES y P.C. FROHRING. 1985. Foraging niche relations of wading birds in tropical wet savannas. En: Neotropical Ornithology (P.A. Buckley, M.S. Foster, E.S. Morton, R.S. Ridgely & F.G. Buckley, eds.), pp. 663-682. Ornithological Monographs nº 36. American Ornithologists Union, Washington, USA.
- KUSHLAN, J.A., J.C. OGDEN y A.L. HIGER. 1975. Relation of water level and fish availability to Wood Stork reproduction in the Southern Everglades, Florida. U.S. Geol. Survey, Open-file Report 75-434, Tallahassee, Florida, 56 pp.
- KUSHLAN, J.A. y D.A. WHITE. 1977. Nesting wading bird populations in Southern Florida. Florida Sci., 40: 65-72.
- LACK, D. 1954. The natural regulation of animal numbers. Clarendon Press, Oxford.

LACK, D. 1968. Ecological adaptations for breeding in birds. Methuen and Co., Ltd., London.

LAZARO, E. 1984. Contribución al estudio de la alimentación de la cigüeña blanca (*Ciconia ciconia*) en España. Tesis Doct., Univ. Complutense, Madrid.

LEHNER, P.N. 1979. Handbook of ethological methods. Garland STPM Press, New York.

LUTHIN, C.S. 1987. Status and conservation priorities for the world's stork species. Colonial Waterbirds, 10(2): 181-202.

MACHADO-ALLISON, A. 1987. Los peces de los Llanos de Venezuela: un ensayo sobre su historia natural. Univ. Central de Venezuela, Caracas, 143 pp.

MAXWELL, G.R., II y H.W. KALE, II. 1977. Breeding biology of five species of herons in coastal Florida. Auk, 94: 689-700.

MEDEM, F. 1983. Los Crocodylia de Sur América, Vol. II. Instituto de Ciencias Naturales, Museo de Historia Natural, U. Nal. Bogotá, Colombia.

MOCK, D.W. y K.C. MOCK. 1980. Feeding behavior and ecology of the Goliath Heron. Auk, 97: 433-448.

MORALES, G. 1982. Segregación de nichos en una comunidad de

garzas (Aves: Ardeidae): un análisis morfoecológico. Trabajo de Ascenso, Universidad Central de Venezuela, Caracas.

MORALES, G. 1990. Conservación de las aves zancudas en los Llanos de Venezuela. En: The Scarlet Ibis (*Eudocimus ruber*): Status, Conservation and Recent Research (P.C. Frederick, L.G. Morales, A.L. Spaans, & C.S. Luthin, eds.), pp. 77-84. Slimbridge, United Kingdom. IWRB.

MORALES, G., J. PINOWSKI, J. PACHECO, M. MADRID Y F. GOMEZ. 1981. Densidades poblacionales, flujo de energía y hábitos alimentarios de las aves ictiófagas de los Módulos de Apure, Venezuela. Acta Biol. Venez., 11(2): 1-45.

NICE, M.M. 1954. Problems of incubation periods in North American birds. Condor, 56: 173-197.

OGDEN, J.C. 1991. Nesting by Wood Storks in natural, altered, and artificial wetlands in Central and Northern Florida. Colonial Waterbirds, 14(1): 39-45.

OGDEN, J.C., H.W. KALE y S.A. NESBITT. 1980. The influence of annual variation in rainfall and water levels on nesting by Florida populations of wading birds. Trans. Linnaean Soc. New York, 9: 115-126.

OGDEN, J.C., J.A. KUSHLAN y J.T. TILMANT. 1976. Prey selectivity by the Wood Stork. Condor, 78: 324-330.

- OGDEN, J.C., J.A. KUSHLAN y J.T. TILMANT. 1978. The food habits and nesting success of Wood Storks in Everglades National Park in 1974. U.S. Dept. of the Interior, National Park Service, Natural Resources Report nº 16: 1-25.
- OGDEN, J.C., D.A. McCRIMMON Jr., G.T. BANCROFT y B.W. PATTY. 1987. Breeding populations of the Wood Stork in the Southeastern United States. *Condor*, 89: 752-759.
- OGDEN, J.C. y S.A. NESBITT. 1979. Recent Wood Stork population trends in the United States. *Willson Bull.*, 91: 512-523.
- OGDEN, J.C. y B.T. THOMAS. 1985. A colonial wading bird- survey in the Central Llanos of Venezuela. *Colonial Waterbirds*, 8(1): 23-31.
- PARNELL, J.F., D.G. AINLEY, H. BLOKPOEL, B. CAIN, T.W. CUSTER, J.L. DUSI, S. KRESS, J.A. KUSHLAN, W.E. SOUTHERN, L.E. STENZEL y B.C. THOMPSON. 1988. Colonial waterbird management in North America. *Colonial Waterbirds*, 11(2): 129-169.
- PEET, R.K. 1974. The measurement of species diversity. *Ann. Rev. Ecol. Syst.*, 5: 285-307.
- PHELPS, W.H., Jr. y R.M. de SCHAUENSEE. 1979. Una guía de las aves de Venezuela. Gráficas Armitano, Caracas, Venezuela.
- PIANKA, E.R. 1982. *Ecología evolutiva*. Omega, Barcelona.

- PINOWSKI, J. y G. MORALES. 1981. Aspectos ecológicos de las aves de los Módulos de Apure. Bol. Soc. Venez. Cienc. Nat., 35: 67-78.
- PRATT, H.M. y D.W. WINKLER. 1985. Clutch size, timing of laying, and reproductive success in a colony of Great Blue Herons and Great Egrets. Auk, 102: 49-63.
- RAMIA, M. 1959. Las sabanas de Apure. Ministerio de Agricultura y Cría, Caracas.
- RAMIA, M. 1967. Tipos de sabanas en los Llanos de Venezuela. Bol. Soc. Venez. Cienc. Nat., 112 (Tomo XXVII): 264-288.
- RAMO, C. y J. AYARZAGUENA. 1983. Fauna Llanera: apuntes sobre su morfología y ecología. Cuadernos Lagoven, Caracas.
- RAMO, C. y B. BUSTO. 1985. Comportamiento reproductivo del corocoro (*Eudocimus ruber*) en los Llanos de Venezuela. Mem. Soc. Cienc. Nat. La Salle, 123 (Tomo XLV): 77-113.
- RAND, A.L. 1956. Foot-stirring as a feeding habit of Wood Ibis and other birds. Am. Midl. Nat., 55: 96-100.
- RECHNITZER, A.B. 1956. Foraging habits and local movements of the Wood Ibis in San Diego County, California. Condor, 58: 427-432.

- RIOS, G. 1990. Conservación de la fauna silvestre por iniciativa privada en los Llanos Occidentales. Proyecto de cooperación mutua. En: The Scarlet Ibis (*Eudocimus ruber*): Status, Conservation and Recent Research (P.C. Frederick, L.G. Morales, A.L. Spaans, & C.S. Luthin, eds.), pp. 85-94. Slimbridge, United Kingdom. IWRB.
- RODGERS, J.A. 1983. Foraging behavior of seven species of herons in Tampa Bay, Florida. Colonial Waterbirds, 6: 11-23.
- RODGERS, J.A., A.S. WENNER, y S.T. SCHWIKERT. 1988. The use and function of green nest material by Wood Storks. Willson Bull., 100: 411-423.
- ROTENBERRY, J.T. y J.A. WIENS. 1980. Habitat structure, patchiness, and avian communities in North American steppe vegetation: a multivariate analysis. Ecology, 61: 1228-1250.
- SANCHEZ CARRILLO, J.M. 1960. Aspectos meteorológicos del Llano. Bol. Soc. Venez. Cienc. Nat., 97: 323-350.
- SCHOENER, T.W. 1968. The *Anolis* lizards of Bimini: resource partitioning in a complex fauna. Ecology, 49: 704-726.
- SCHOENER, T.W. 1970. Non-synchronous spatial overlap of lizards in patchy habitats. Ecology, 51: 408-418.
- SCHOENER, T.W. 1971. Theory of feeding strategies. Ann. Rev.

Ecol. Syst., 2: 369-404.

SCHUBART, O., C. AGUIRRE y H. SICK. 1965. Contribução para o conhecimento da alimentação das aves brasileiras. Arquivos de Zoologia, 12: 95-249. Sao Paulo, Brasil.

SHANNON, P.W. 1987. The Jabiru Stork (*Jabiru mycteria*) in zoo collections in the United States. Colonial Waterbirds, 10(2): 242-250.

SOKAL, R.R. y F.J. ROHLF. 1979. Biometría. Blume, Madrid.

SPAANS, A.L. 1975. The status of the Wood Stork, Jabiru, and Maguari Stork along the Surinam coast, South America. Ardea, 63: 116-130.

TAPHORN, D.C. 1988. Climatic adaptations of the fishes of the Venezuelan Llanos in the Apure river drainage. En: Wildlife in the Everglades and Latin American wetlands (G.H. Dalrymple, W.F. Loftus & F.S. Bernardino, Jr., eds.), pp. 14-15. Florida International University, Miami, USA.

THOMAS B.T. 1977. Hooding and other techniques for holding and handling nestling storks. North American Bird Bander, 2(2): 47-49.

THOMAS, B.T. 1981. Jabiru nest, nest building and quintuplets. Condor, 83: 84-85.

THOMAS, B.T. 1984. Maguari Stork nesting: juvenile growth and behavior. *Auk*, 101: 812-823.

THOMAS, B.T. 1985. Coexistence and behavior differences among the three western hemisphere storks. En: *Neotropical Ornithology* (P.A. Buckley, M.S. Foster, E.S. Morton, R.S. Ridgely & F.G. Buckley, eds.), pp. 921-931. *Ornithological Monographs* n° 36. American Ornithologists Union, Washington, USA.

THOMAS, B.T. 1986. The behavior and breeding of adult Maguari Storks. *Condor*, 88: 26-34.

THOMAS, B.T. 1987. Philopatry of banded Maguari Storks and their decline in Venezuela. *Bol. Soc. Venez. Cienc. Nat.*, 144 (Tomo XLI): 137-157.

THOMAS, B.T. 1988. Wetland dependence: the case history of a South American endemic, the Maguari Stork. En: *Wildlife in the Everglades and Latin American wetlands* (G.H. Dalrymple, W.F. Loftus & F.S. Bernardino, Jr., eds.), pp. 21-22. Florida International University, Miami, USA.

TOMLINSON, D.N.S. 1979. Interspecific relations in a mixed heronry. *Ostrich*, 50: 193-198.

VAN BALEM, L., D. CARDOZO, J. RODRIGUEZ y E. COLMENARES. 1984. Cantidades aplicadas de insecticidas con aspersiones aéreas

para los años 1980-1983 en los alrededores de Guanare. Rev. UNELLEZ de Cienc. y Tec., 2(3): 91-94.

VAN TYNE, J. y A.J. BERGER. 1976. Fundamentals of Ornithology. John Wiley & Sons, Inc., New York.

WARD, P. y A. ZAHAVI. 1973. The importance of certain assemblages of birds as "information-centers" for food-finding. Ibis, 115: 517-534.

WIESE, J.H. 1978. Heron nest-site selection and its ecological effects. En: Wading Birds (A. Sprunt, J.C. Ogden & S. Winckler, eds.), pp. 27-34. Research Report 7. National Audubon Society, New York.

WILLARD, D.E. 1977. The feeding ecology and behavior of five species of herons in Southeastern New Jersey. Condor, 79: 462-470.

WITTENBERGER, J.F. y G.L. HUNT. 1985. The adaptive significance of coloniality in birds. En: Avian Biology, Vol. 8: 1-78 (D.S. Farner, J.R. King & K.C. Parkes, eds.). Academic Press, Inc., New York.

### FE DE ERRATAS

- Página 25, línea 10, debe decir: "Julio-Octubre"
- Página 177, línea 13: "siendo menores en la época..."
- Página 222, línea 25: "(67.5%)"
- Página 315, línea 12: "en los 4 nidos restantes..."
- Página 325, líneas 19-20: "los efectos de sobrefertilización (aumento de sales y nitrógeno) no son tan..."