

DENSIDAD Y DINAMICA ESPACIO-TEMPORAL DE LAS POBLACIONES DE CIGÜEÑAS (CICONIIDAE) EN LOS LLANOS INUNDABLES DE VENEZUELA

José A. González*

Asociación Amigos de Doñana, Panamá 6, 41012-Sevilla, España.

Palabras claves: Ciconiidae, Ciconia maguari, Jabiru mycteria, Mycteria americana, densidad, dinámica espacio-temporal, llanos de Venezuela.

El marcado régimen estacional sequía-inundación que impera en los llanos inundables de Venezuela es el factor abiótico con mayor influencia sobre el ciclo anual y la ecología de la fauna llanera (Ramo & Ayarzagüena 1983). La fuerte estacionalidad de las precipitaciones actúa de forma especialmente crítica sobre las aves que dependen de las zonas húmedas para su alimentación y reproducción, las cuales, para poder subsistir, han de sincronizar sus ciclos vitales con las fluctuaciones en el nivel de las aguas. Este hecho determina la existencia de una íntima relación entre la época del año y la densidad, distribución y comportamiento de las distintas aves acuáticas (Kahl 1964, Morales *et al.* 1981, Aguilera 1988). En la presente contribución, aportamos datos referentes a la variación estacional de los patrones de distribución espacial, selección de hábitat, comportamiento social y densidad poblacional de las tres especies de cigüeñas existentes en los llanos: el Gabán (*Mycteria americana*), la Cigüeña Maguari (*Ciconia maguari*) y el Jabirú (*Jabiru mycteria*), como respuesta a las fluctuaciones estacionales en el nivel de las aguas.

AREA DE ESTUDIO Y METODOS

El trabajo de campo se llevó a cabo en el Hato El Frío, una finca ganadera de 78,000 ha de superficie situada en el Estado de Apure, entre las poblaciones de El Samán y Mantecal. La zona se encuadra dentro de los denominados llanos inundables o meridionales, caracterizados por su

marcado régimen estacional de sequía-inundación (Ramo & Ayarzagüena 1983). El promedio de precipitación anual es de 1653 mm (período: 1969-88). Más del 80 % de esa precipitación se recoge entre los meses de mayo y octubre durante los cuales la mayor parte del área de estudio se encuentra inundada (época de lluvias); el resto del año se caracteriza por la escasez de precipitaciones y la falta de agua (época de sequía). Las temperaturas se mantienen bastante uniformes a lo largo del año; el mes más cálido es marzo con 28.6 °C de temperatura media y el menos caluroso julio con 25.4 °C (período: 1972-86).

El paisaje del área de estudio pertenece al tipo denominado "sabanas de banco, bajío y estero" (Ramia 1967). A primera vista, estas sabanas presentan una topografía muy plana pero en realidad existen ligeros desniveles que provocan que, con la llegada de las precipitaciones, determinadas zonas no se inundan en absoluto mientras que otras se inundan a diferentes profundidades. Según la terminología llanera, se llaman bancos a las zonas elevadas de la sabana que presentan suelos de textura arenosa y que no llegan a inundarse nunca; los bajíos son zonas que permanecen sin agua durante toda la época de sequía pero se encharcan superficialmente durante la época de lluvias como consecuencia de las precipitaciones; los esterros son las zonas más bajas de la sabana, que se inundan en la época de lluvias como consecuencia del desborde de los ríos y que mantienen agua hasta bien entrada la época de sequía (Ayarzagüena *et al.* 1981). El paisaje del área de estudio se completa con los ríos, los caños (brazos de río o anastomosis entre

* Present address: Apdo. Postal R18-017, Miraflores, Lima 18, Peru.

un río y una laguna), los *préstamos* (excavaciones artificiales para la extracción de tierra) y las grandes lagunas permanentes. Una descripción completa de las diferentes unidades paisajísticas y comunidades vegetales existentes en el Hato El Frío se encuentra en Castroviejo & López (1985).

Entre febrero de 1989 y diciembre de 1990 se realizaron recorridos periódicos a lo largo de siete itinerarios (total: 123.8 km) cuyo trazado aprovechaba las pistas de tierra elevadas existentes en el área de estudio. Cada itinerario fue prospectado desde un vehículo todo terreno (velocidad media: 20 km/h) al menos una vez al mes, a primeras horas de la mañana o al atardecer y siempre en días despejados. En cada recorrido se registró el número total de individuos de cada especie observados dentro de una banda de 500 m a cada lado del itinerario, el tipo de hábitat en que se encontraba cada individuo (bajío, estero, laguna, caño, banco, ...), y el tamaño y composición específica de cada bandada en caso de que los individuos observados formasen parte de un grupo.

Para el análisis de datos, y a efectos de constatar la posible existencia de variaciones estacionales en los distintos parámetros estudiados, se dividió el ciclo anual en cuatro períodos: época de sequía real (enero—abril), época de lluvias e inundación (julio—octubre), entrada de lluvias (mayo—junio) y salida de lluvias (noviembre—diciembre). Teniendo en cuenta que los períodos de entrada y salida de lluvias representan etapas intermedias de transición entre sequía e inundación, y podrían enmascarar las diferencias reales existentes entre las dos grandes estaciones, no fueron tenidos en cuenta a la hora de establecer las comparaciones estadísticas, aunque sí se incluyeron en el cálculo de los totales anuales.

RESULTADOS

Fluctuaciones de densidad. La población de Gabanes mostró marcadas variaciones de densidad a lo largo del año (Fig. 1). Los valores máximos se obtuvieron hacia el final del período de sequía, especialmente durante 1990, año en el que se constataron dos fuertes picos en los meses de febrero y abril; en 1989 las mayores densidades aparecieron un poco más tarde, coincidiendo con la llegada de las primeras lluvias. A partir del mes de julio la densidad de Gabanes fue disminuyendo

a medida que avanzaba el período de lluvias, hasta alcanzar sus mínimos en los meses de octubre y noviembre. El escaso número de individuos observados durante estos últimos meses del año se debió, en gran medida, a que prácticamente la totalidad de la población estaba concentrada en las colonias reproductivas que se hallaban fuera de nuestros itinerarios (González 1993). La mayor densidad registrada correspondió a abril de 1990 con un valor de 10.5 individuos/km², mientras que la mínima se registró en noviembre de 1990, cuando no se observó ningún Gabán en el área de estudio.

La densidad de Cigüeñas Maguari se mantuvo bastante uniforme a lo largo del año y no se observó un patrón claro de fluctuaciones estacionales (Fig. 1). El anormal aumento registrado en mayo de 1989 se debió a la observación de una gran bandada pre-reproductiva en las inmediaciones de una de las colonias de cría, que elevó considerablemente el número de individuos censados durante dicho mes.

La población de Jabirús exhibió un patrón de fluctuaciones de densidad algo similar al del Gabán, aunque siempre en números muy inferiores a éste. Los valores de densidad más elevados correspondieron a los últimos meses del período de sequía. Tanto en 1989 como en 1990 se registraron fuertes máximos durante el mes de abril, cuando toda la población se agrupaba alrededor de las pocas charcas que conservaban agua en esas fechas. Las densidades mínimas se registraron entre los meses de septiembre y noviembre, coincidiendo con el comienzo del período reproductivo de la especie en los llanos inundables (González 1996).

Selección de hábitat. Se observaron diferencias estacionales altamente significativas en cuanto al uso de los distintos hábitats por parte de los Gabanes ($\chi^2 = 1029.6, P < 0.001$). Las lagunas y préstamos fueron los hábitats más frecuentados durante los meses de sequía (72.9 % de los Gabanes; $n = 2322$), mientras que en la estación de lluvias fueron utilizados por sólo el 26.1 % de los individuos observados ($n = 909$). Con los esteros y los bajíos sucedió exactamente lo contrario. Durante los meses de sequía apenas fueron usados (7.6 % y 0.2 % de los Gabanes, respectivamente), mientras que durante la época de lluvias se convirtieron en los hábitats más

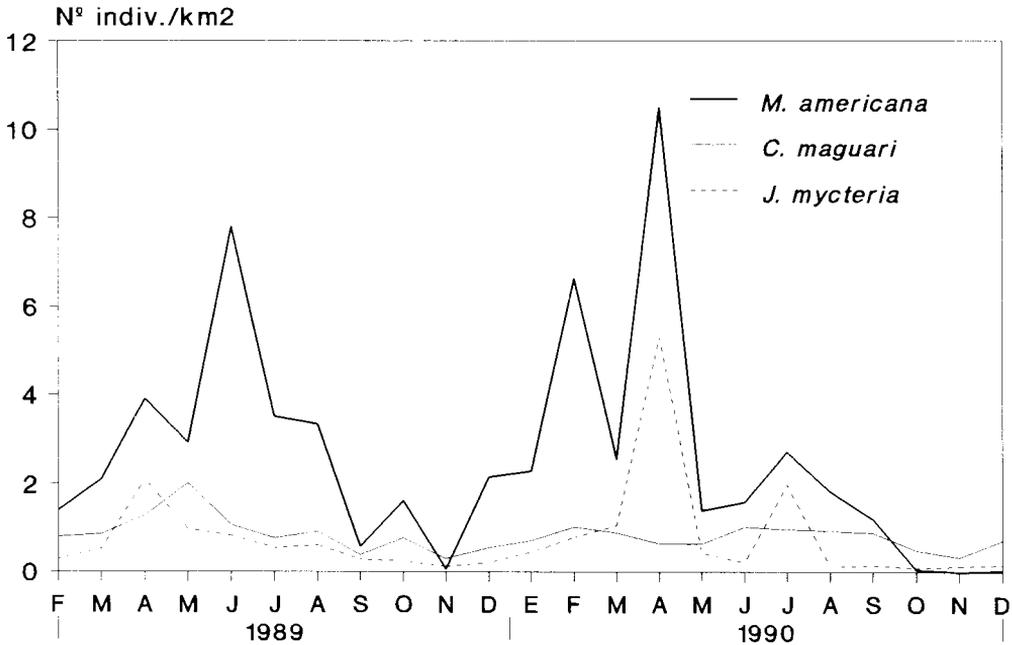


FIG. 1. Fluctuaciones mensuales en la densidad poblacional de las tres cigüeñas estudiadas en el Hato El Frio.

frecuentados por la especie (38.8 % y 16.0 % de los individuos; Fig. 2).

El tipo de hábitat seleccionado por las Cigüeñas Maguari también varió significativamente en función de la época del año ($\chi^2 = 403.06$, $P < 0.001$). Las lagunas y préstamos fueron, con gran diferencia, los hábitats más utilizados en el período de sequía, siendo visitados sólo accidentalmente durante el resto del año. Los esteros y bajíos inundados resultaron ser los hábitats más frecuentados durante la época de lluvias. Los bancos también fueron utilizados por las Cigüeñas Maguari como hábitat secundario de alimentación durante los meses lluviosos (Fig. 2; en "otros").

Los Jabirús mostraron una gran semejanza con los Gabanes en sus preferencias de hábitat y en la variación estacional de este parámetro (Fig. 2). La diferencia entre los hábitats utilizados por esta especie en sequía y en lluvias resultó altamente significativa ($\chi^2 = 575.69$, $P < 0.001$). Durante la estación seca el 72.3 % de los individuos emplearon las lagunas y préstamos como áreas de descanso y alimentación. Estos hábitats, en

cambio, apenas fueron utilizados durante la estación lluviosa, en la cual los Jabirús prefirieron los esteros (65.5 %) y, en menor medida, los bajíos (15.7 %).

Patrones de asociación. Los Gabanes se mostraron como aves altamente gregarias. Se observaron bandadas de forrajeo compuestas por más de un centenar de Gabanes (hasta 670 individuos en una ocasión), generalmente en unión con otras especies de aves ciconiiformes. Sin embargo, este carácter gregario varió de forma altamente significativa en relación a la época del año ($\chi^2 = 1036.1$, $P < 0.001$). Durante la época de sequía se observó un claro predominio de los grupos de más de 50 individuos y de 11–50 individuos (Fig. 3), que representaron el 77.2 % de los Gabanes observados. En la estación lluviosa, en cambio, las mayores frecuencias correspondieron a individuos solitarios (35.6 %) y a grupos compuestos por menos de 10 individuos (32.2 %).

La Cigüeña Maguari fue la especie menos gregaria de las tres estudiadas. Los individuos solitarios predominaron durante todo el año

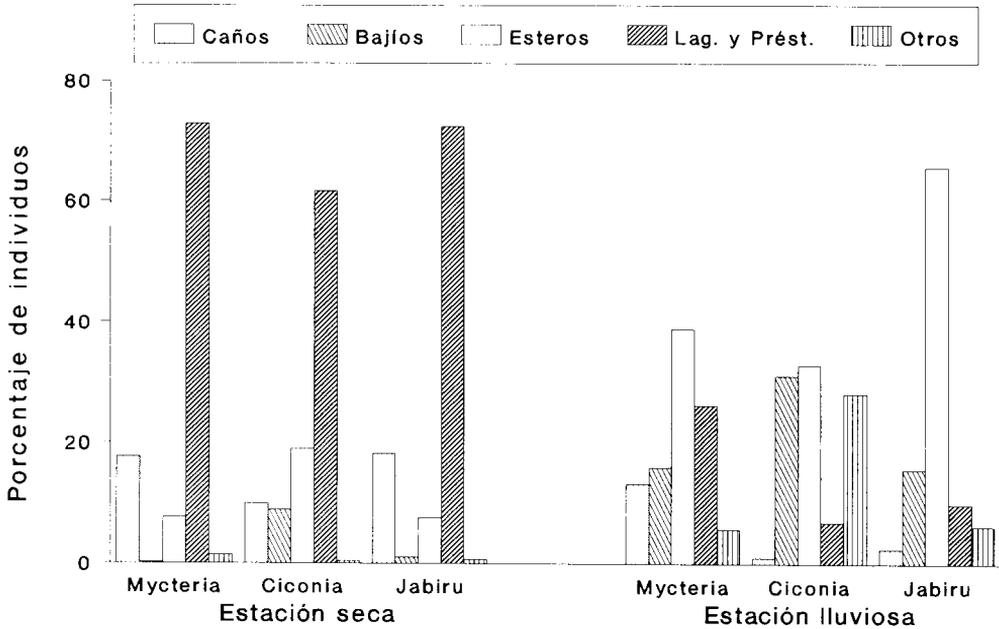


FIG. 2. Variación estacional en las preferencias de hábitat por parte de las tres cigüeñas estudiadas. Se representa el porcentaje de individuos observado en cada tipo de hábitat a lo largo de los itinerarios de censo.

(42.6 %; n = 1322), siendo poco frecuentes los grupos de tamaño mediano o grande (Fig. 3). La única excepción a esta tendencia fueron las bandadas pre y post-reproductivas observadas en las inmediaciones de las colonias de cría. Se apreciaron diferencias significativas en el comportamiento gregario de las Cigüeñas Maguari aunque no resultaron tan acusadas como las observadas en las otras dos cigüeñas ($\chi^2 = 15.85, 0.001 < P < 0.01$).

El comportamiento social de los Jabirús también varió estacionalmente de forma significativa ($\chi^2 = 206.36, P < 0.001$). Durante los meses de sequía predominaron los grupos de 11–50 individuos y los grupos de más de 50 individuos (la bandada más numerosa estaba compuesta por 166 Jabirús), mientras que durante la estación lluviosa los individuos solitarios predominaron sobre los grandes grupos. A lo largo de todo el año y especialmente durante las épocas de entrada y salida de lluvias se observó a un elevado número de Jabirús asociados en parejas, de forma

que, en el global anual, los individuos emparejados constituyeron la clase predominante (37.7 %; Fig. 3).

DISCUSION

Fluctuaciones de densidad. La población de Gabanes y Jabirús asentada en el área de estudio presenta máximos de densidad hacia el final de la época de sequía, con mínimos durante el período de salida de lluvias. Aguilera (1988) encuentra fluctuaciones similares para la comunidad de ibises (Threskiornithidae) del Hato El Frío, con máximos en el mes de marzo, cuando el área inundada es menor, y mínimos en octubre y noviembre, coincidiendo con los mayores niveles de inundación.

Morales *et al.* (1981), en la región de los Módulos de Mantecal (a 30 km de nuestro área de estudio), constatan que la densidad de aves piscívoras se mantiene en valores altos durante la estación seca hasta que la biomasa de peces disponible comienza a disminuir, momento en el cual

las aves emigran hacia otras zonas; durante el resto del año, la densidad de aves piscívoras permanece baja, con un segundo pico al comienzo de la estación lluviosa. Este patrón de fluctuaciones resulta ligeramente diferente al observado por nosotros para los Gabanes y Jabirús del Hato el Frío, debido probablemente a que los Módulos de Mantecal se encuentran sometidos a un manejo artificial de los niveles de agua mediante diques y compuertas.

Resulta especialmente significativo el valor de 5.3 Jabirus/km² registrado en abril de 1990, con un total de 384 Jabirús observados en un solo día de censo, lo cual constituye un número excepcional para una especie relativamente poco abundante como ésta (Ogden & Thomas 1985, Luthin 1987).

La población de Cigüeñas Maguari presenta fluctuaciones muy poco acusadas a lo largo del año. La constatación de su presencia en el área de estudio durante todo el ciclo anual, incluyendo la época de sequía, contradice el hábito migrador de esta especie en otras regiones de Venezuela. Thomas (1987) observa una importante disminución en el número de Cigüeñas Maguari durante los meses de sequía en los llanos centrales (Estado Guárico), y propone que la especie debe migrar hacia otras zonas húmedas al Sur del ecuador durante dicho período. Esta no parece ser la pauta seguida por las Cigüeñas Maguari en los llanos meridionales (Estado Apure) donde, incluso durante una sequía tan intensa como la de 1990, existió siempre en la zona una población remanente cuyas densidades no difirieron significativamente de las registradas en época de lluvias (t-test, $t_s=1.18$, $P<0.05$; González 1993). El hecho de que nuestro área de estudio se encuentre en una zona más húmeda que los llanos centrales, unido a la existencia de pequeñas *tapas* (diques de tierra artificiales) que interrumpen el curso de los caños y aumentan la disponibilidad de agua durante el período de escasez, podrían ser las razones que expliquen el carácter residente de las Cigüeñas Maguari asentadas en el Hato El Frío, a diferencia de otras poblaciones establecidas más al Norte o en regiones más secas.

Selección de hábitat. Las tres cigüeñas estudiadas mostraron un patrón muy similar de selección de hábitat y exhibieron diferencias estacionales altamente significativas en cuanto a la utilización de las distintas unidades fisiográficas que

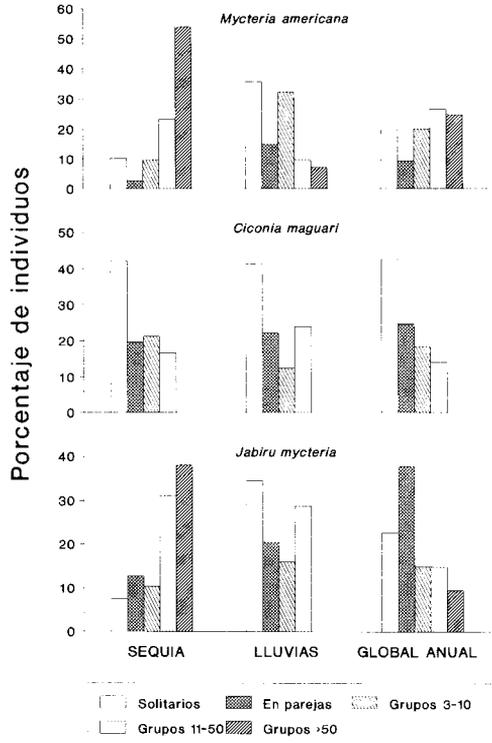


FIG. 3. Variación estacional en el comportamiento gregario de las tres cigüeñas estudiadas.

componen el paisaje del llano inundable. La heterogeneidad ambiental existente en los llanos y las diferencias estacionales de productividad, determinan el que exista una utilización secuencial de los diferentes hábitats a lo largo del año por parte de las aves (Aguilera 1988).

Las lagunas y los préstamos constituyen los hábitats más frecuentados por las tres cigüeñas durante los meses secos. A medida que avanza el período de sequía, la profundidad del agua en estas zonas disminuye (<50 cm), lo cual las convierte en hábitats idóneos para las técnicas de captura utilizadas por las cigüeñas (Thomas 1985), a diferencia de los bajíos y esteros que, al secarse por completo, resultan inadecuados. Por otra parte, el descenso del nivel de agua hace que en lagunas y préstamos se concentren grandes cantidades de peces, muchos de ellos moribundos debido a la anoxia (Machado-Allison 1987), que

constituirán la base de la dieta de las tres cigüeñas durante los meses más secos (González 1993).

Con la llegada de la época de lluvias el nivel del agua sube, convirtiendo a las lagunas y préstamos en lugares poco apropiados para la búsqueda del alimento ya que la profundidad del agua supera generalmente los 100 cm y las presas están demasiado dispersas. En cambio, los esteros y bajíos, que permanecieron secos durante buena parte de la época de sequía, se encharcan superficialmente debido a las precipitaciones y al desborde de los ríos y caños; las aguas de desborde aportan a los esteros una gran cantidad de peces que utilizarán este hábitat para su reproducción (Taphorn 1988); los anfibios y la mayor parte de los invertebrados acuáticos también utilizan los esteros y bajíos para reproducirse durante los meses de lluvias (Kushlan *et al.* 1985). Así pues, en estos hábitats encuentran las cigüeñas abundante alimento y profundidades adecuadas para sus técnicas de alimentación, lo que explica el hecho de que sean los ambientes más frecuentados en la época de lluvias.

La Cigüeña Maguari suele utilizar las zonas completamente secas como hábitat secundario de alimentación. Los bancos en época de lluvias, o los bajíos y esteros en época de sequía, son frecuentados por esta especie, a diferencia de las otras dos cigüeñas estudiadas que no utilizan nunca para alimentarse los ambientes desprovistos de agua.

Patrones de asociación. En general, todas las aves nacudas defienden a su alrededor una distancia individual que puede agrandarse o reducirse dependiendo de las condiciones en que el ave se encuentre (Kushlan 1978). Durante la época de lluvias la mayor parte del área de estudio está inundada y el alimento se encuentra distribuido de un modo uniforme. Las poblaciones de cigüeñas tienden entonces a dispersarse por toda la región y los individuos prefieren alimentarse en solitario o en pequeños grupos. En estas condiciones, las aves solitarias suelen defender agresivamente su territorio de alimentación frente a otros individuos que intenten aproximarse (González 1993).

Esta territorialidad va disminuyendo a medida que avanza el período sequía, se reduce el número de zonas con agua disponible y aumenta la densidad de peces en las áreas de alimentación. Así, durante los meses más secos, toda la pobla-

ción de Gabanes y Jabirús tiende a concentrarse alrededor de las lagunas y charcas que conservan algo de agua. El hecho de que estos hábitats alberguen densidades muy elevadas de peces favorece a forrajeadores táctiles como los Gabanes o visual-táctiles como los Jabirús (Thomas 1985). La concentración de un gran número de individuos en una zona donde el alimento es temporalmente muy abundante hace desventajosa la defensa de territorios, favoreciendo la formación de bandadas de forrajeo (Brown 1964, Kushlan 1978).

Las tendencias gregarias del Gabán y el Jabirú en época de sequía contrastan con el comportamiento de las Cigüeñas Maguari, que prefieren mantenerse en solitario tanto en época de sequía como en época de lluvias, con la única excepción de las bandadas pre y post-reproductivas que se forman durante los meses de mayo—julio y septiembre—diciembre en las inmediaciones de las colonias de cría (Thomas 1986, González 1993). Este carácter solitario podría estar relacionado con el hecho de que la Cigüeña Maguari es un cazador eminentemente visual (Thomas 1985), lo que hace necesaria la defensa de un mayor territorio por parte de cada individuo (Goss-Custard 1970).

Resulta significativo el elevado número de Jabirús observados en parejas a lo largo de todo el año, especialmente durante las épocas de entrada y salida de lluvias. Los datos existentes sobre la biología reproductiva de esta especie parecen indicar que los Jabirús forman parejas estables que permanecen fieles durante varias temporadas de cría (Kahl 1971, Thomas 1981). El hecho de que en nuestro área de estudio se pueda observar un gran número de parejas a lo largo de todo el año, apoya la idea de una fidelidad que se mantendría no sólo durante la época de cría sino también durante el resto del ciclo anual (González 1996).

AGRADECIMIENTOS

Estoy en deuda con la familia Maldonado, propietaria del Hato El Frío, por su gran hospitalidad. Un agradecimiento especial a F. Ibáñez, C. Lasso, P. Quiñones y A. Aguirre por su ayuda en el trabajo de campo. C. Ramo, E. de Juana y dos revisores anónimos enriquecieron con sus sugerencias las versiones previas del manuscrito.

Durante la realización de este estudio conté con el apoyo económico de la Asociación de Amigos de Doñana y la Universidad Complutense de Madrid.

REFERENCIAS

- Aguilera, E. 1988. La comunidad de ibises (*Threskiornithidae*) en los llanos de Venezuela. *Mem. Soc. Cienc. Nat. La Salle* 130: 59–75.
- Ayarzagüena, J., Pérez J., & C. Ramo. 1981. Los garceros del Llano. Caracas.
- Brown, J. L. 1964. The evolution of diversity in avian territorial systems. *Wilson Bull.* 76: 160–169.
- Castroviejo, S., & G. López. 1985. Estudio y descripción de las comunidades vegetales del "Hato El Frío", los llanos de Venezuela. *Mem. Soc. Cienc. Nat. La Salle* 124: 79–151.
- González, J. A. 1993. Contribución al estudio de la ecología de las cigüeñas (Fam. Ciconiidae) en los llanos de Venezuela. Tesis Doctoral, Universidad Complutense, Madrid.
- González, J. A. 1996. Breeding biology of the Jabiru in the southern llanos of Venezuela. *Wilson Bull.* 108: 524–534.
- Goss-Custard, J. D. 1970. Feeding dispersion in some overwintering wading birds. Pp. 3–35 *en* Crook, J. H. (ed.). *Social behaviour of birds and mammals*. New York.
- Kahl, M. P. 1964. Food ecology of the Wood Stork (*Mycteria americana*) in Florida. *Ecol. Monogr.* 34: 97–117.
- Kahl, M. P. 1971. Observations on the Jabiru and Maguari Storks in Argentina, 1969. *Condor* 73: 220–229.
- Kushlan, J. A. 1978. Feeding ecology of wading birds. Pp. 249–297 *en* Sprunt IV, A., Ogden, J. C., & S. Winckler (eds.). *Wading birds*. Research Report 7, National Audubon Society. New York.
- Kushlan, J. A., Morales, G., & P. C. Frohning. 1985. Foraging niche relations of wading birds in tropical wet savannas. Pp. 663–682 *en* Buckley, P. A., Foster, M. S., Morton, E. S., Ridgely, R. S., & F. G. Buckley (eds.). *Neotropical ornithology*. Ornithological Monographs 36. American Ornithologists' Union, Washington D. C.
- Luthin, C. 1987. Status and conservation priorities for the world's stork species. *Colonial Waterbirds* 10: 181–202.
- Machado-Allison, A. J. 1987. Los peces de los llanos de Venezuela: un ensayo sobre su historia natural. Universidad Central de Venezuela, Caracas.
- Morales, G., Pinowski, J., Pacheco, J., Madrid, M., & F. Gómez. 1981. Densidades poblacionales, flujo de energía y hábitos alimentarios de las aves ictiófagas de los Módulos de Apure, Venezuela. *Acta Biol. Venez.* 11: 1–45.
- Ogden, J. C., & B. T. Thomas. 1985. A colonial wading bird-survey in the Central Llanos of Venezuela. *Colonial Waterbirds* 8: 23–31.
- Ramía, M. 1967. Tipos de sabanas en los llanos de Venezuela. *Bol. Soc. Venez. Cienc. Nat.* 27: 264–288.
- Ramo, C., & J. Ayarzagüena. 1983. Fauna llanera: apuntes sobre su morfología y ecología. Cuadernos Lagoven, Caracas.
- Taphorn, D. C. 1988. Climatic adaptations of the fishes of the Venezuelan llanos in the Apure river drainage. Pp. 14–15 *en* Dalrymple, G. H., Loftus, W. F., & F. S. Bernardino, Jr. (eds.). *Wildlife in the Everglades and Latin American Wetlands*. Florida International University, Miami.
- Thomas, B. T. 1981. Jabiru nest, nest building and quintuplets. *Condor* 83: 84–85.
- Thomas, B. T. 1985. Coexistence and behavior differences among the three western hemisphere storks. Pp. 921–931 *en* Buckley, P. A., Foster, M. S., Morton, E. S., Ridgely, R. S., & F. G. Buckley (eds.). *Neotropical ornithology*. Ornithological Monographs 36. American Ornithologists' Union, Washington D. C..
- 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.* 41: 137–157.

Accepted 12 November 1996.