

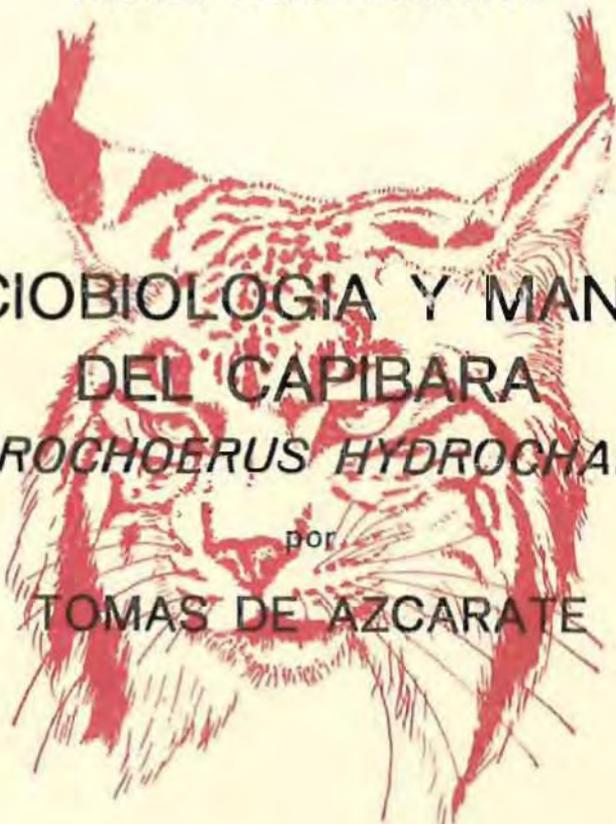
VOLUMEN 7-6

ISSN 0210-5985

NUMERO ESPECIAL, 1980

# DOÑANA

ACTA VERTEBRATA

A detailed red ink drawing of a capybara's face, showing its large ears, whiskers, and fur texture. The drawing is centered on the page and serves as a background for the title text.

SOCIOBIOLOGIA Y MANEJO  
DEL CAPIBARA  
(*HYDROCHOERUS HYDROCHAERIS*)

por

TOMAS DE AZCARATE

Revista de Vertebrados  
de la Estación Biológica de Doñana  
(Consejo Superior de Investigaciones Científicas)

CALLE DE PARAGUAY, 1.—SEVILLA  
ESPAÑA

REVISTA DE VERTEBRADOS DE LA ESTACION BIOLOGICA DE DOÑANA

Iniciada por el Prof. Dr. J.A. Valverde, Director Honorario

Director:

Dr. J. Castroviejo

Secretaria de Redacción:

Ana C. Andreu

---

PUBLICACIONES DE LA ESTACION BIOLOGICA DE DOÑANA

*Serie de Monografias:*

- N.º 1. José A. Valverde. 1967. "Estructura de una comunidad de Vertebrados terrestres".
- N.º 2. Fernando Alvarez. 1973. "Comportamiento social y hormonas sexuales en *Saimiri sciureus*".
- N.º 3. Javier Castroviejo. 1975. "El Urogallo en España".

*Números especiales de Doñana Acta Vertebrata:*

- 7-3. Miguel Delibes. 1980. "El lince ibérico. Ecología y comportamiento alimenticios en el Coto Doñana, Huelva".
- 7-4. Carlos M. Herrera. 1980. "Composición y estructura de dos comunidades mediterráneas de passeriformes".
- 7-5. Francisco Braza. 1980. "El Araguato rojo".
- 7-6. Tomás de Azcárate. 1980. "Sociobiología del capibara".

Para intercambio con otras publicaciones dirigirse al Editor, calle de Paraguay, 1 - 2, Sevilla (España).

For exchange with other publications contact the Editor, Paraguay St. No. 1 - 2, Sevilla - Spain.



Consejo Superior  
de Investigaciones Científicas





DOÑANA

ACTA VERTEBRATA

VOLUMEN 7, N.º 6

SOCIOBIOLOGIA Y MANEJO  
DEL CAPIBARA  
(*HYDROCHOERUS HYDROCHAERIS*)

por

TOMAS DE AZCARATE

Estación Biológica de Doñana - Sevilla

Sevilla, 1980

Depósito Legal: SE - 87 - 1977

---

GRAFICAS RUBLAN, Romera, 7 - DOS HERMANAS (Sevilla), 1980

*A Pilar*



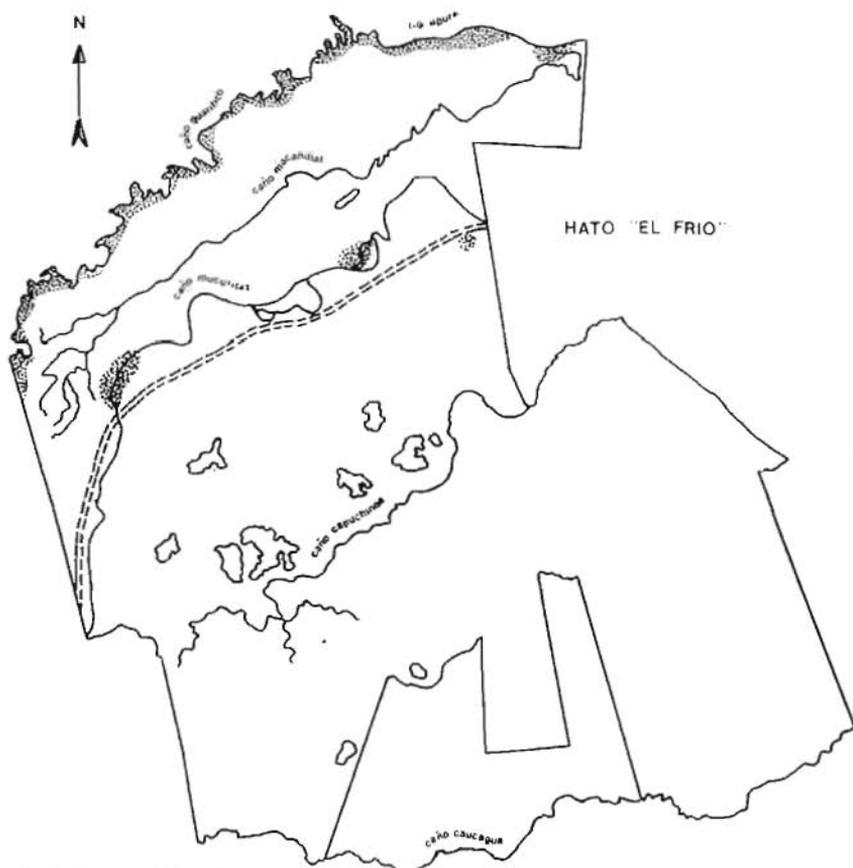
## INDICE

INTRODUCCION .....	13
Morfología .....	15
Hábitat .....	16
Régimen alimenticio .....	17
Clasificación .....	18
Evolución .....	18
Distribución .....	19
Nombres vulgares .....	20
Reproducción .....	20
Comportamiento .....	23
AREA DE ESTUDIO	
Los llanos de Venezuela .....	25
Zona concreta de estudio .....	28
RELACIONES INTERESPECIFICAS	
Predación .....	37
Parasitismo .....	41
Simbiosis .....	42
Indiferencia .....	44
Incompatibilidad .....	45
TAMAÑO Y COMPOSICION DE LOS GRUPOS	
Introducción .....	47
Métodos .....	47
Resultados .....	48
Conclusiones .....	53
RITMO DE ACTIVIDAD	
Introducción .....	57
Material y métodos .....	58
Resultados .....	59

Actividad global estacional .....	59
Ritmo diario de actividad .....	59
Conclusiones .....	71
<b>ETOGRAMA</b>	
Introducción .....	73
Métodos .....	74
Pautas de comportamiento .....	75
Conclusiones .....	99
<b>ESTRUCTURA DEL COMPORTAMIENTO INDIVIDUAL</b>	
Introducción .....	101
Material y métodos .....	102
Resultados .....	103
Análisis de agrupaciones .....	103
Análisis de componentes principales .....	107
Flujo de transiciones .....	131
Conclusiones .....	131
<b>COMUNICACION</b>	
Introducción .....	133
Métodos .....	134
Resultados .....	136
Gradiente de facilitación-inhibición .....	136
Análisis de agrupaciones .....	137
Análisis de componentes principales .....	140
Conclusiones .....	140
<b>INTERACCIONES Y FUNCIONES SOCIALES</b>	
Introducción .....	141
Métodos .....	142
Resultados .....	143
Pautas no direccionales .....	143
Pautas direccionales .....	151
Geografía interna .....	161
Conclusiones .....	169
<b>USO DEL ESPACIO</b>	
Introducción .....	173
Métodos .....	174
Resultados .....	175
Zona de presencia .....	175
Desplazamientos .....	182
Las actividades en el espacio .....	194
Conclusiones .....	213

CONCLUSIONES .....	215
RESUMEN .....	219
AGRADECIMIENTOS .....	221
BIBLIOGRAFIA .....	223
SUMMARY .....	227





--- CARRETERA



... BOSQUES



## INTRODUCCION

Acostumbrados a los pequeños ratones de nuestra fauna, la observación de un roedor de hasta 100 Kg. de peso (el chigüire o capibara) es, no sólo impresionante, sino que también suscita numerosos e interesantes problemas biológicos en relación con sus adaptaciones ecológicas y de conducta.

Así, impresionó a los primeros descubridores de América, y Juan Staden, arcabucero que tomó parte en las expediciones portuguesas a Brasil y fué apresado por los indios, describe el chigüire en su obra de 1556: "Vera historia y descripción de un País de la salvages desnudas feroces gentes devoradoras de hombres situado en el nuevo mundo de América", aportando algunas descripciones de chigüires:

... "Hay un animal llamado capiuara, habita en tierra y en el agua. Comen carrizo que está en los márgenes de las aguas dulces. Cuando ellos temen algo, huyen al fondo de las aguas. Son más grandes que una oveja; tienen una cabeza en la forma de una liebre pero más grande y orejas cortas; tienen una cola roma y patas bastante altas; también corren ligero sobre la tierra desde un agua a la otra. Es el pelo negro-gris; tiene en cada pata tres pezuñas; sabe como carne de puerco"...

La siguiente cita pertenece a uno de los primeros cronistas del Brasil: Gabriel Soares de Sousa (1587) quién en su obra "Noticia do Brasil" proporciona más datos sobre el chigüire, aunque algunos de ellos son erróneos, sobre todo los relativos a los hábitos y alimentación:

... "Nos rios de agua doce e nas lagoas também se criam muitos porcos, a que os índios chamam capivaras, que nao sao tamanhos como os porcos do mato; os quais tem pouco cabelo, e a cor cinzenta, e o rabo como os outros; e nao tam na boca mais que dois dentes grandes, ambos de baixo na dianteira, que sao do comprimento e grossura de um dedo; e cada um e fendido pelo meio e fica de duas pecas, e tem mais outros dois queixais, todos no queixo de baixo, que no de cima nao tem nada; os quais parem e criam os filhos debaixo da água, onde tomam peixinhos e camaroes que comen; também comem erva ao longo da água, donde saem em terra, e fazem muito dano nos

canaviais de açúcar, e rocas que estao perto da água, onde os matan em armadilhas; cuja carne e mole e o toncinho pegajoso; mas salpresa e boa de toda a maneira, mas carregada para quem nao tem saúde”...

También Vázquez de Espinosa (1629) en su “Compendio y descripción de las Indias Occidentales” habla de unos animales, refiriéndose sin duda a los chigüires, diciendo: ...“que van en manadas con un capitán, al que todos obedecen y si se les van a matar se agrupan”...

La ilustración más antigua de capíbaras se debe a Frei Cristovão De Lisboa y fué realizada entre 1625 y 1631. Más tarde, Jorge Marcgrave (1648) proporciona una nueva ilustración, así como una descripción de la especie, y Guillermo Piso (1658) también realiza un grabado muy similar al anterior y una descripción del animal.

Félix de Azara (1782-1801) es el primero en proporcionarnos descripciones más científicas de la especie.

Humboldt (1820), en su “Viaje a las regiones equinociales del Nuevo Continente. Hecho en 1799, 1800, 1801, 1803, 1804”, describe los hábitos de estos animales e informa sobre la predación que el yaguar realiza sobre ellos.

En la publicación de Rengger (1830) se encuentran las descripciones más detalladas de costumbres y comportamiento, sólo mejoradas por el tratado, ya muy reciente, de Ojasti (1973).

Habiendo ocupado el chigüire un lugar importante como presa en las relaciones tróficas de los ecosistemas sudamericanos, ya que constituía en ciertos lugares la base de la alimentación de grandes felinos (yaguar, puma, ocelote), caimanés y humanos, a la llegada de los colonizadores europeos vio incrementar sus poblaciones, al hacer disminuir éstos el número de predadores.

Los colonizadores no consumían al principio la carne de chigüire, sacrificándoles a veces sólo para evitar la competencia con el ganado doméstico. Sólo muy recientemente comenzó a consumirse su carne, y es desde entonces utilizada sólo durante la Cuaresma en ciertas zonas de Venezuela por haberse emitido, al parecer, una Bula Papal que autorizaba su consumo, aparentemente basándose en los hábitos anfibios del animal. Esto dió lugar a una explotación excesiva de sus poblaciones, lo que trató de corregirse mediante la declaración, por parte del gobierno venezolano, de una veda total de cinco años a partir del año 1962, con objeto de impedir la extinción de la especie y dar tiempo a la realización de estudios que permitieran una explotación racional. El más relevante de estos estudios fué el de Ojasti (1973, “Estudio Biológico del Chigüire”).

Hoy día la matanza del chigüire en Venezuela se lleva a cabo en los meses de la época seca (febrero y marzo, principalmente) mediante el acorralamiento de las manadas y el sacrificio de los adultos mediante golpes de mazo en la cabeza. Estas matanzas son reguladas por el Ministerio del Medio Ambiente y Recursos Naturales Renovables, que establece el número de animales a sacri-

ficar por cada ganadero, de acuerdo con la densidad de población observada en cada caso; estas medidas aseguran la supervivencia de la especie al tiempo que permite su aprovechamiento.

## MORFOLOGIA

La primera buena descripción del chigüire se debe a Azara (1802) y posteriormente varios autores se ocuparán de la morfología de este interesante roedor, tales como Rengger (1930), Cabrera y Yepes (1940), Krumbriegel (1940), Rohl (1956), Moojen (1952), Mondolfi (1957), Anderson (1967), Walker (1968) y Ojasti (1973). Remitiéndonos a la descripción de Félix de Azara, en sus "Viajes por la América meridional" (1802), dice: ... "el cuerpo es más corto, más grueso y más redondeado que el del cerdo. Su cabeza tiene menos ancho que alto; la oreja es corta y sin pelo. El hocico es extremadamente obtuso. Su boca se asemeja a la de la liebre, y tiene, como este animal, dos grandes dientes arriba y otros dos abajo. Presenta sobre el hocico una especie de lupia muy aplastada y sin pelos. Tiene cuatro dedos en las patas anteriores y tres en las posteriores; tanto en unas como en otras, unidos por una membrana. La hembra no tiene lupia y su longitud cuenta dos pulgadas menos que el macho. El pelo es grueso y apretado contra el cuerpo, de un color oscuro, pero el extremo rojizo. Toda la parte de debajo es de un pardo blanquecino".

Cabe añadir a esta descripción que el chigüire presenta los orificios nasales, ojos y orejas localizados en las partes altas de la cabeza, lo que le permite sumergir el cuerpo y mantener estas partes sobre la superficie, con lo que puede continuar respirando y mantenerse alerta escuchando y viendo los alrededores, en la misma forma que observamos en otros animales acuáticos, como el hipopótamo y los cocodrilos, con los que convergen en estos caracteres. El chigüire es digitigrado, aunque las extremidades posteriores pueden funcionar a veces como plantígradas. La cola consiste en una protuberancia córnea de unos 14 mm. y la hembra presenta 6 pares de pezones ventrolaterales escasamente pronunciados.

Con respecto al pelaje, basándonos en los estudios de Ojasti (1973) podemos decir que varía tanto a lo largo del crecimiento como de unos individuos adultos a otros, principalmente su coloración. El pelaje, tanto del non nato como del neonato, consta de pelos cortos con la base oscura, banda mediana ocre y parte apical negruzca, aunque el pelaje ventral es pardo claro o amarillo. En los juveniles, antes de cumplir un año, comienzan a emerger unos pelos largos, aplanados y pardos en la parte dorsal, con lo que van adquiriendo progresivamente el pelaje adulto.

Los individuos adultos presentan una coloración que va del pardo oscuro al rojizo, pardo claro y gris amarillento. El pelaje inicial se mantiene sólamen-

te en el hocico, aunque a veces se extiende hasta la frente. Las orejas son negruzcas. Los pelos dorsales alcanzan hasta 12 cm. de longitud y son aplanados y con un surco medio longitudinal en la cara próxima al cuerpo, este pelaje puede ser compacto o bien faltar en gran cantidad, estando entonces visible la piel misma del animal. El pelaje ventral es de un solo color, y de pelos poco aplanados. Las extremidades están cubiertas de un pelo corto, del mismo color que el de los costados.

Ojasti (1973) observa que los chigüires pálidos son los más comunes en selvas galerías, mientras que los oscuros y rojizos son abundantes en las sabanas y hábitats abiertos.

El peso total de los capibaras del estado venezolano de Apure varía según la estación del año y la clase de edad y sexo: de 35 a 58 Kg. los machos adultos y de 37 a 65,5 Kg. las hembras adultas. La longitud total varía de 1.065 mm. a 1.340 mm. y la altura a la cruz de 500 a 620 mm.

En general, la hembra difiere del macho en carecer de la protuberancia glandular del hocico, presentar el pubis más estrecho (Dunmire, 1955; en Ojasti, 1973) carecer además del pelaje negro en muslos y vientre y no presentar pelos con materia cerosa en la región anal.

## HABITAT

El chigüire se encuentra muy ligado al agua, lo que viene muy en consonancia con su morfología, utilizando los cuerpos de agua tanto para beber como para bañarse y refugiarse. Ojasti describe al respecto 10 tipos diferentes de hábitats para el Estado de Apure, lugar donde se realizó el presente estudio, los que, resumidos, serían: bordes de caños, lagunas y esteros con y sin vegetación acuática, tanto en zonas boscosas (selva galería, bosques isla o matorral espinoso) como en sabana abierta, ya sea la sabana de bancos y bajíos o de médanos.

La altitud máxima a que se encuentran es de 1.000 m. en Río Frío (Colombia) (Allen, 1916; en Mones, 1973).

La fórmula dentaria es:

$I^1/1, C^0/0, Pm^1/1, M^3/3 \times 2 = 20$ . Los incisivos son dos en cada mandíbula, convergiendo anteriormente. Los dientes molariformes presentan láminas transversas, rellenas y unidas por cemento, siendo los mayores molares conocidos entre todos los roedores vivos. El M3 es más largo que los otros tres molariformes juntos y el m3 más grande que ningún otro de los molares inferiores.

El pene del macho carece de espinas, característica de otros histicomorfos (*Agouti*, *Dasyprocta*, etc.) aunque presentan un hueso peneano o báculo alargado y con la parte posterior en forma de U. Este báculo es casi imper-

ceptible en crías y jóvenes y va osificándose a partir de una cuña en la parte basal al transformarse en adultos (Ojasti, 1973).

## REGIMEN ALIMENTICIO

La alimentación básica del chigüire según diferentes autores (Azara, 1902; Humboldt, 1820; Rengger, 1830; Anchieta, 1938; Moojen, 1952; Mondolfi, 1957; Carvalho, 1961; Anderson, 1967; Walker, 1968; Barlow, 1969; Ojasti, 1973 y Escobar, 1974) consiste en plantas acuáticas y gramíneas cercanas al agua, no desechando tampoco cortezas y ramas de los árboles y arbustos. Entre las especies vegetales utilizadas, Mondolfi (1957) señala la preferencia por el gamelote chigüirero en Venezuela (*Paspalum fasciculatum*) y Acevedo y Pinillos (1961; en Ojasti, 1973) señalan de igual forma la paja carretera (*Reimarochloa* spp., *Paratheria* spp.) en los llanos colombianos.

Humboldt (1820), basándose probablemente en Soares de Sousa (1587), incluye los peces como alimento de los chigüires, y aunque hemos comprobado que en cautividad no desprecian la carne ni el pescado, incluso prefiriéndolo a la alimentación vegetal, dudamos que ésto ocurra en libertad.

Ojasti (1973) define al chigüire como un herbívoro que prefiere las gramíneas pequeñas y tiernas de los bajos y esteros. En un experimento realizado por este autor con animales en cautiverio, observó que consumían principalmente *Reimarochloa acuta* (80%) *Hymenachne amplexicaulis* (66%) *Leersia hexandra* (60%) e *Hypuuhenia rufa* (44%); se da el caso de que la primera de estas especies es una pequeña gramínea y la segunda y tercera son plantas semiacuáticas.

Escobar y Gonzáles (1974), mediante la identificación de las heces de los chigüires según el método de determinación según la cutícula de las hojas, averiguaron la proporción de cada especie vegetal en la dieta, comprobando que la paja de agua (*Hymenachne amplexicaulis*) fué la de mayor frecuencia en los tres períodos del año (lluvias, salida de aguas y sequía), seguida en importancia por la lambedora (*Leersia hexandra*) y por la paja carretera (*Paratheria prostata*).

El consumo de un individuo adulto es de 3 kg. de pasto fresco por día. El alimento es triturado muy eficientemente por el aparato bucal, por desplazamientos anteroposteriores de la mandíbula. El bolo alimenticio pasa al estómago y de aquí al intestino delgado, que desemboca en un voluminoso ciego, donde se aloja gran cantidad de ciliados simbioses, que deben jugar un papel muy importante en la digestión. Los chigüires defecan unos excrementos ovalados de color verde oscuro, casi negros, existiendo una correlación positiva entre el peso del animal y el tamaño de los excrementos.

## CLASIFICACION

El capibara pertenece a la clase Mammalia (Linnaeus, 1758), orden Rodentia (Bocodich, 1821) suborden Caviomorpha (Wood, 1955), superfamilia Cavoioidea (Kraglievich, 1930), familia Hydrochoeridae (Gill, 1872) y subfamilia Hydrochoerinae (Kraglievich, 1930).

El género *Hydrochoerus* (Brisson, 1756), aunque prelinneo, es generalmente aceptado, dado que la Comisión Internacional de la Nomenclatura Zoológica (Opinión 37, 1911) aceptó los géneros para las aves propuestos por el mismo autor, sin embargo, Cabrera (1960) utiliza el término *Hydrochaeris* (Brunnich, 1772).

El nombre específico se debe a Linneo (1766), quien le describió como *Sus hydrochaeris*, por lo que tiene prioridad, localizándolo en Surinam. Más tarde fué restringida esta especie a Pernambuco por Tate (1935) y posteriormente fué corregida y localizada en el Río São Francisco, Estados de Alagoas, en Brasil (Carvalho, 1965. en Mones 1975).

La segunda especie viviente *Hydrochoerus isthmius*, ha sido identificado por Goldman (1912) en Panamá, alcanzando hacia el sur su distribución hasta el Estado de Zulia, en Venezuela. Aunque Cabrera (1960) la cataloga como subespecie, nosotros no creemos que deba variar su carácter específico. La subespecie que aquí nos ocupa, *H.h.hydrochaeris*, es reconocida por Cabrera (1961) en su catálogo de mamíferos de América del Sur, donde cataloga las siguientes subespecies para *Hydrochoerus hydrochaeris*:

*Hydrochoerus hydrochaeris hydrochaeris* (Linneo).

*Hydrochoerus hydrochaeris dabbeni* (Rovereto).

*Hydrochoerus hydrochaeris uruguayensis* (C. Ameghino y Rovereto).

*Hydrochoerus hydrochaeris isthmius* (Goldman).

Mones (en prensa; en Mones, 1975) incluye en la sinonimia de *H.h. uruguayensis* a *H.h. dabbeni* y a *H.h. notialis* (Hollister, 1914; Ellerman, 1940) que Cabrera había incluido en *H.h. dabbeni* (en Mones, 1975).

## EVOLUCION

Tanto la familia Hydrochoeridae como la familia Caviidae se originan, según Kraglievich (1930) a partir de los Eocardiidae, del Oligoceno y Mioceno de Sudamérica, familia que a su vez tiene su origen probable en los Cephalomyidae, del Oligoceno inferior de América del Sur. Los Hydrochoeridae se conocen desde el Plioceno de Argentina hasta el Pleistoceno Medio-Superior del sur de los Estados Unidos y parte de América del Sur. Se han descrito más de 20 géneros, los que Mones (1975) reúne en 17 géneros, con 57 especies, de las cuales sólo dos son recientes. Hay que tener en cuenta, por otra parte, que ninguna de las especies desaparecidas puede ser considerada como progenitora de *Hydrochoerus hydrochaeris*.

## DISTRIBUCION

El género está ampliamente distribuido por toda América del Sur, (véase Fig. 1) aunque sus poblaciones están actualmente muy disminuídas. La especie aquí estudiada (*Hydrochoerus hydrochaeris*) se encuentra en Colombia, Venezuela, Guayana, Brasil, este de Ecuador, Perú, Bolivia, Paraguay, Uruguay y norte de Argentina.



Escala 1:50,000,000

Fig. 1.— Distribución del género *Hydrochoerus*.

*Hydrochoerus hydrochaeris*, en Venezuela, se encuentra en la mayoría de los estados, faltando en las costas del Estado Falcón, litoral de Carabobo, Aragua y Distrito Federal, partes montañosas sudorientales y serranías en los límites del Estado Bolívar y Territorio Amazonas. Está presente en toda la región de los Llanos, aunque falta en ciertas zonas, donde se ha extinguido, y es abundante en otras, por haberse protegido por el hombre y faltar los predadores naturales.

## NOMBRES VULGARES

El nombre popular varía según el país e incluso según zonas dentro del mismo país. Así, en Venezuela se le llama "chigüire", aunque en el Estado de Apure también se le conoce como "chindo". En el Estado de Zulia se le denomina "pipiro". En Brasil "capivara", que ha originado el nombre inglés "capybara", nombre con el que se le conoce generalmente en España. En Argentina y Uruguay se le llama "carpincho". En Perú "ronsoco", en Panamá "poncho", en Colombia se le llama "chigüiro" y en Paraguay "capigüá".

## REPRODUCCION

La bibliografía aporta numerosos datos sobre la reproducción del chigüire, siendo, una vez más, los estudios de Ojasti los que han profundizado más en el tema. A continuación presentamos un compendio, tanto de los datos registrados en la bibliografía como los obtenidos para el presente estudio.

Los chigüires, sin distinción de sexo, alcanzan la madurez sexual a la edad de 1,5 a 2 años, pesando 30-40 kg.

El tamaño de la glándula de marcaje del hocico, que presentan los machos adultos y es denominada "morrillo" por los llaneros, aunque relacionada positivamente con la edad de los sujetos, parece depender también del rango jerárquico de cada individuo en su grupo social. Así, en todos los grupos observados, el líder de la manada era precisamente el que presentaba esta glándula más desarrollada.

La cópula tiene lugar principalmente en las horas del mediodía, ya que se realiza dentro del agua y éste es el período del día en que permanecen más tiempo dentro de ella, tal como se demostrará en capítulos posteriores: de 27 cópulas registradas, 23 de ellas tuvieron lugar entre las 13 y 15,30 horas, mientras que en 3 casos fueron entre las 16,30 y las 18 horas, y sólo una tuvo lugar a las 12 horas.

El período de gestación, según la mayoría de los autores es de 110 a 125 días (Trapido, 1949; Mondolfi, 1957; Crandall, 1964; Anderson, 1967; Walker, 1969 y Ojasti, 1973).

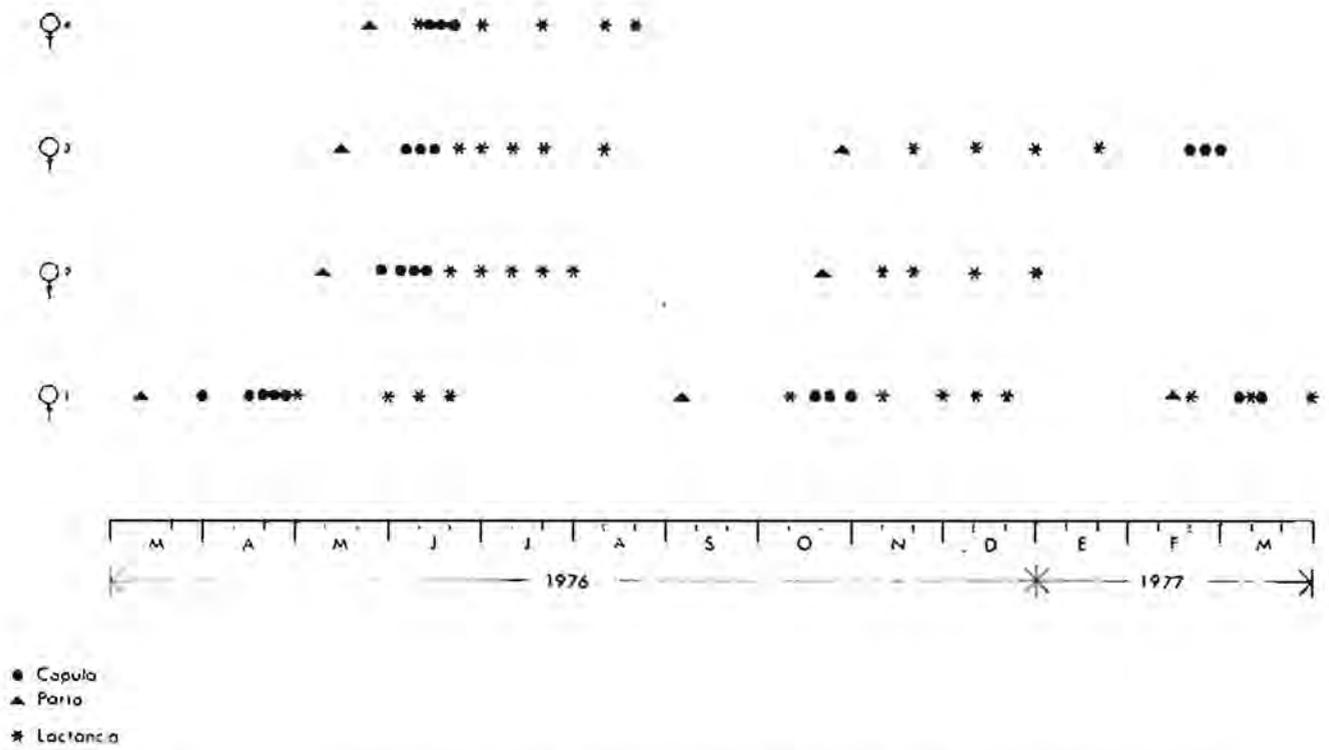


Fig. 2.—Tiempo en que ocurrían los partos, copulas y lactancia a lo largo del periodo de estudio en cuatro hembras marcadas.

Con vistas a comprobar este punto, se registró el estado reproductivo de cuatro hembras marcadas y seguidas durante todo el tiempo de estudio, observándose que permanecen sexualmente receptivas por un período de 1 a 2 semanas, oscilando el período de gestación entre 109 y 128 días a partir de la última cópula registrada (véase Fig. 2).

Varios autores coinciden en que hay un sólo parto anual (Renggen, 1830; Burmeister, 1830; Moojen, 1952; Walker, 1964). Sin embargo, Mondolfi (1957) y Acevedo y Pinillos (1966; en Ojasti, 1973) opinan que pueden llegar a dos. Ojasti (1973), observó que el número de partos varía según la zona, resultando como media para nuestra zona de estudio de 1,83 partos anuales.

Según nuestras observaciones, sólo tres hembras parieron dos veces al año, ocurriendo los partos de una de ellas en marzo y septiembre de un año y febrero del año siguiente y las otras dos hembras en mayo y octubre. Las demás hembras observadas parieron una sola vez, y, aunque se registraron cópulas al poco tiempo, no alumbraron en el período de estudio.

Respecto a la época de nacimientos, la mayoría de los autores coinciden en afirmar que tienen lugar durante todo el año (Mondolfi, 1957; Medina, 1966; Ojasti, 1973), aunque parece existir un máximo anual en los nacimientos, y así, Ojasti (1973) observa una incidencia máxima de gestación en los meses de abril a julio y mínima de febrero a marzo.

Este fué precisamente también el resultado de nuestras propias observaciones, y así, de 14 partos registrados en los grupos elegidos a lo largo del estudio, 6 de ellos tuvieron lugar en el mes de mayo, 4 en septiembre, 2 en febrero y otros dos en octubre.

En cuanto al tamaño de la camada, la opinión de los autores es muy variada, así, Azara (1802) apunta que ésta varía de 4 a 8 individuos por parto; según Rengger (1830) y Burmeister (1854), la camada sería de 1 a 4 crías; Trapido (1949) informa de un tamaño de camada de 3 a 4; Mondolfi (1957) de 2 a 5; Anderson (1967) de 3 a 8 y Walker (1969) de 2 a 8. Ojasti (1973) comprobó que varía de 1 a 7 crías, con un máximo que oscila de 3 a 4 y media de 3,2.

Según los llaneros locales, las hembras pueden parir hasta 12 y 15 crías por parto, lo que probablemente se debe a una confusión, al contar varias camadas juntas (las crías tienden a unirse) con una sola hembra que las cuida.

De 14 partos registrados, todas las hembras parieron de 3 a 4 crías, exceptuando tres casos, en que parieron 5, y un caso en que parió 2 crías. Estos datos se refieren a hembras que, tras parir, habían permanecido ocultas 2 o 3 días, por lo que es posible que, hasta el momento de nuestro registro, el número de crías hubiera decrecido, muriendo algunas de ellas por enfermedad o predación,

Según nuestras observaciones, una vez paridas las hembras, vuelven a copular al cabo de 20 o 25 días.

Tras el parto, el número de crías que mueren suele ser bastante alto, ya que están expuestas a grandes peligros, sobre todo por predadores (yaguares, pumas, zorros y, sobre todo, por babos). Durante este primer período, las crías son concienzudamente protegidas por la madre, que no duda en defenderlas ante cualquier peligro; los demás miembros del grupo, sobre todo el macho líder, también las protege.

Según nuestros datos, de 10 partos registrados en que se pudo seguir con exactitud el número de crías, con un total inicial de 39 de ellas, 26 sobrevivieron al estadio juvenil (67%).

Un poco antes del parto, la madre se separa del grupo y busca la espesura; así, en uno de los grupos mejor observados, las hembras se internaban un poco en el bosque y buscaban la zona más tupida, parían, permaneciendo allí por dos o tres días y se reintegraban paulatinamente al grupo, ya que a medida que las crías se van valiendo mejor por sí mismas, la protección del bosque es menos necesaria.

Las crías son precoces, pudiendo andar incluso a la hora de haber nacido, pastando cada vez con mayor frecuencia a partir de la primera semana de edad.

El período de lactancia dura hasta 3,5 meses en los distintos casos registrados y aunque al principio la hembra solamente permite que mamen las crías propias, llega un momento en que, tras la insistencia de otras crías, permite que los hijos de otras camadas mamen también, es decir, se llega a un punto en que, a pesar de que cada hembra reconozca, defienda y suela ir acompañada de su propia prole, las crías pueden mamar de cualquier hembra, aunque preferentemente de su propia madre.

## COMPORTAMIENTO

La conducta del chigüire no se ha enfocado aún de una manera etológica, constituyendo en su mayor parte un cúmulo de anécdotas, algunas de ellas útiles. Refiriéndonos a ellas, en general el chigüire presenta hábitos semiacuáticos, un carácter tranquilo y se agrupa en manadas, hechos éstos mencionados por distintos autores: (Azara, 1802; Anchieta, 1938; Humboldt, 1820; Rengger, 1830; Buffon, 1844; Burmeister, 1845; Goeldi, 1839; Trápido, 1949; Moojen, 1952; Mondolfi, 1957; Cabrera y Yepes, 1960; Asdell, 1964; Anderson, 1967; Barñow, 1969; Borrero, 1967; Walker, 1969; Ojasti, 1971; Cruz, 1974; Donaldson, 1975).

Nuestros sujetos pasan gran parte del tiempo descansando, al ser molestados ladran, y huyen buscando refugio en el agua o en zonas de mucha cobertura. Son de fácil crianza, como nosotros mismos pudimos comprobar, acostumbrándose a la gente con suma facilidad, aunque guardando siempre una cierta independencia.

Presentan una periodicidad diaria bastante acusada en sus actividades, hecho ya destacado, entre otros, por Ojasti (1973), Donaldson (1975) y Gil (1976). Según ellos, los chigüires son crepusculares y nocturnos, permaneciendo durante la mañana tumbados y durante las calurosas horas del medio día en el agua.

Su sentido más desarrollado, según Rengger (1830), es el olfato, aunque Ojasti (1973) opina que los sentidos más desarrollados son la vista y el oído, criterio este último que compartimos.

Los distintos aspectos del comportamiento, en forma más detallada, serán revisados en la introducción de cada uno de los siguientes capítulos.

## AREA DE ESTUDIO

### LOS LLANOS DE VENEZUELA

Los Llanos suramericanos se localizan en una región comprendida entre los meridianos 62° y 72° O y los paralelos 3° y 10° N, localizándose en Colombia y Venezuela. Esta región está limitada al norte por la Cordillera de la Costa, a orillas del mar Caribe, los Andes por el oeste y los ríos Orinoco y Guaviare con las montañas de la comisaría de Vaupes de Colombia por el oeste y por el sur respectivamente.

Dado que el área de estudio que nos interesa se localiza en Venezuela, nos limitaremos a describir los Llanos de este país, localizados en los siguientes estados: Monagas, Anzoátegui, Guárico, Cojedes, Portuguesa, Barinas y Apure.

La formación geológica de los Llanos se debe a depósitos aluviales del Plioceno-Pleistoceno (Beard, 1953), depósitos ligeramente inclinados hacia el oeste y sur, según el curso de los ríos, es decir, hacia la gran cuenca del Orinoco.

Podemos considerar en este área dos divisiones muy importantes, las de Llano Alto y Bajo Llano (Myers, 1933), que, considerados el relieve y la geomorfología, clasificamos, siguiendo a Sarmiento y Monasterios (1971), en las siguientes regiones ecológicas, que presentamos sucesivamente de mayor a menor altitud (véase Fig. 3).

#### 1. Región Serrana:

Franja de 25 a 40 Km. entre los macizos igneo-metamórficos de la Cordillera de la Costa y el paisaje sedimentario de colinas suaves de piedemonte.

#### 2. Región Colineana o del Piedemonte:

Forma una franja de unos 30 Km. de ancho, extendiéndose desde la región serrana hasta el comienzo del relieve de mesas.

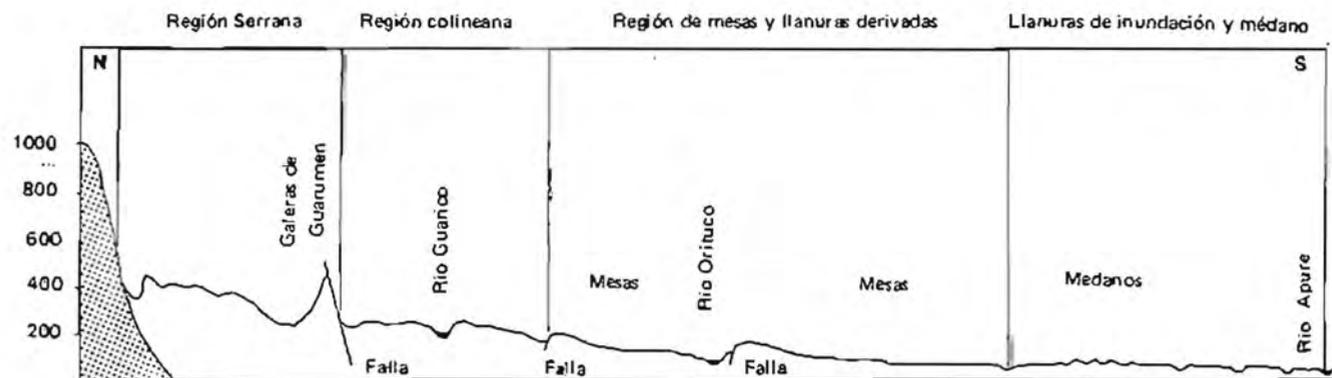


Fig. 3.— Regiones ecológicas del Llano venezolano, según Samiento y Monasterios (1971).

### 3. Región de Mesas y sus derivaciones:

Se extiende entre la región colínea en el norte y la llanura de inundación en el sur. Corresponde en parte a lo que diversos autores han llamado "Llanos de Calabozo". El límite con la región colínea es bien neto, y viene dado por un escalón de hasta 30 m. de altura que se levanta sobre el suave declive del piedemonte.

### 4. Región de las Llanuras Aluvionales Cuaternarias:

Es ésta una región muy plana, totalmente cubierta por aluviones fijos y enteramente modelada por los procesos fluviales cuaternarios.

Estas cuatro regiones componen el denominado Llano Alto.

### 5. Región de las Llanuras de Inundación y los Médanos:

Corresponde a la región conocida como Llano Bajo, el factor ecológico clave en esta zona son las inundaciones que se producen todos los años en la época de lluvias por el desbordamiento de los ríos.

Se considera la cota 100 m. como delimitante entre el Llano Alto y el Llano Bajo.

En cuanto al clima, en la Fig. 4 se aprecia la duración de las estaciones húmeda y seca en los trópicos en relación con la latitud (Richards, 1964); según esto, en los Llanos correspondería haber una estación seca desde media-

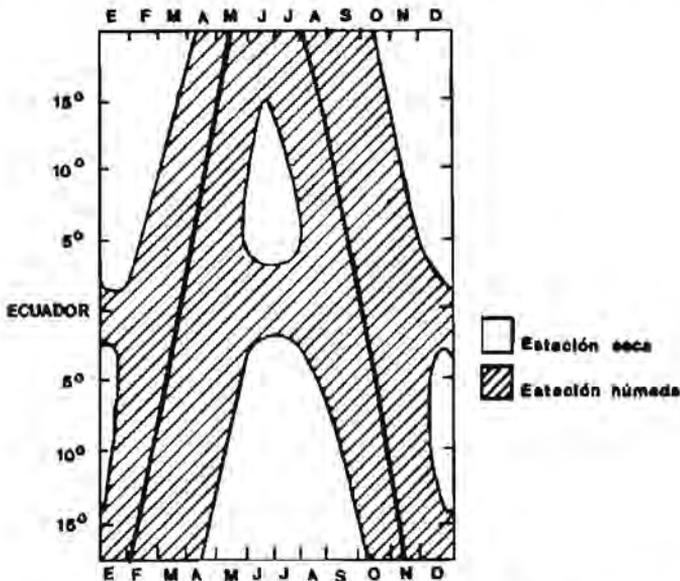


Fig. 4.— Distribución de las estaciones seca y lluviosa según latitud y meses del año (según Richards, 1964).

dos de octubre hasta mediados de abril y fuertes lluvias en los meses restantes, con una corta estación seca en los meses de junio y julio.

En lo referente a temperatura, la media anual en zonas tropicales bajas oscila entre 20° y 28° C, y, atendiendo de nuevo a la latitud (Richards, 1969), a la región de los Llanos le correspondería una media anual de 26° o 27° C.

Siendo la temperatura constante a lo largo del año, la estacionalidad va a venir determinada por la presencia o ausencia de las lluvias.

La humedad relativa oscila desde 65% al final de la estación seca hasta valores que sobrepasan el 85%, acercándose a la saturación en la época de las lluvias.

El viento, de gran importancia por su relación con el agua y la vegetación, presenta velocidades medias anuales normalmente inferiores a 5 Km/h, excediendo raramente valores de 12 Km/h.

## ZONA CONCRETA DE ESTUDIO

El trabajo de campo se desarrolló en la Estación Biológica "El Frío", localizada en el Hato "El Frío", propiedad de Inversiones Venezolanas Ganaderas, de una extensión de unas 78.000 Hectáreas.

Esta propiedad se encuentra situada en la región del Alto Apure, en el Distrito Muñoz, perteneciente al Estado Venezolano de Apure, a una latitud norte entre 7° 30' y 8° 00', y está comprendida entre los ríos Guaritico y Apure al norte y el Cauagua como límite al sur. Está atravesada de oeste a este por cuatro caños: Guaritico, Macanillal, Muecuritas y Capuchinos.

La llanura apureña forma parte de un geosinclinal antiguo que se elevó sobre el nivel del mar en el Mioceno, adquiriendo su fisonomía actual en el Cuaternario (Vila; en Ojasti, 1973). Suelos arcillosos y arenosos policíclicos cubren todo el Estado, excepto la parte montañosa y las orillas del Orinoco, donde aparecen afloramientos aislados de rocas arcaicas.

El relieve general del Estado es plano, con una ligera pendiente oeste a este, que en el Hato "El Frío" es del orden del 0,02%. El nacimiento del río Apure está a 60 m. sobre el nivel del mar, elevándose gradualmente el terreno hacia el oeste, alcanzando la cota 200 m. en la zona de selvas de San Camilo. En el Hato "El Frío" todos los puntos se encuentran entre 65 y 75 m. sobre el nivel del mar.

Según la aplicación "Promedios Climatológicos de Venezuela", de la Estación Meteorológica de San Fernando de Apure para el período 1951-1960, la temperatura media es de 27,1° C, el mes más caluroso es abril (29° C) y el menos caluroso junio (25,6° C).

La humedad relativa media varía desde un 62% en marzo hasta un 85% en julio.

Prevalecen los vientos del este y noreste, con una intensidad media de 7,0 Km/h.

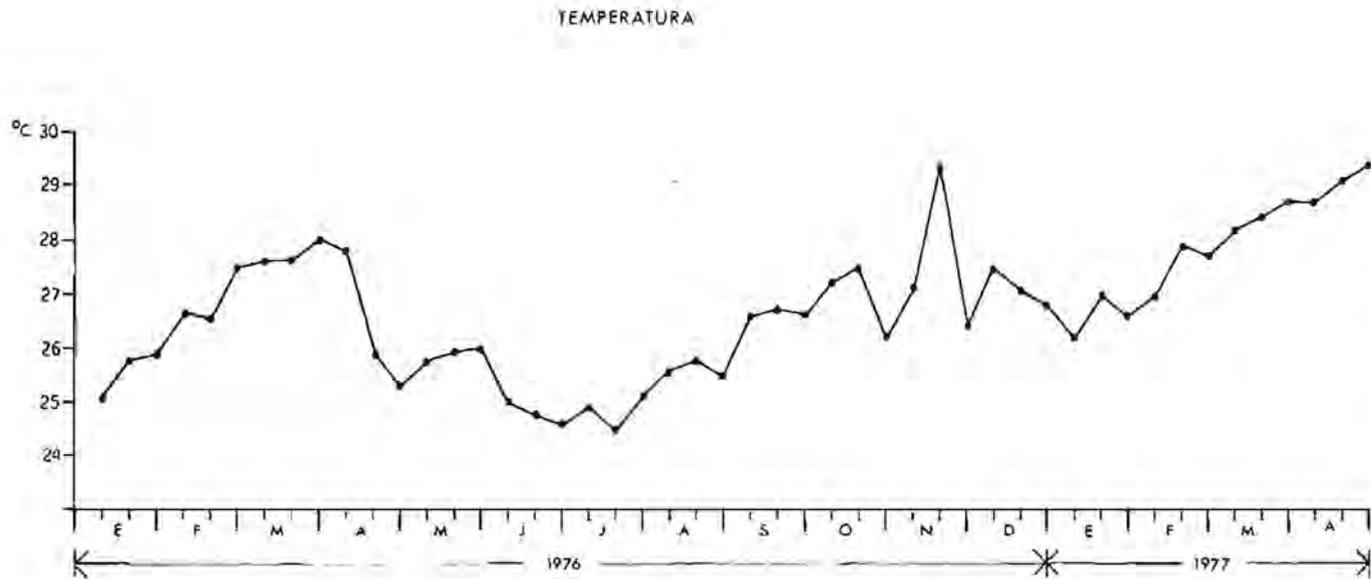


Fig. 5.— Temperatura media por periodos de 10 días en la zona de estudio durante la ejecución del mismo.

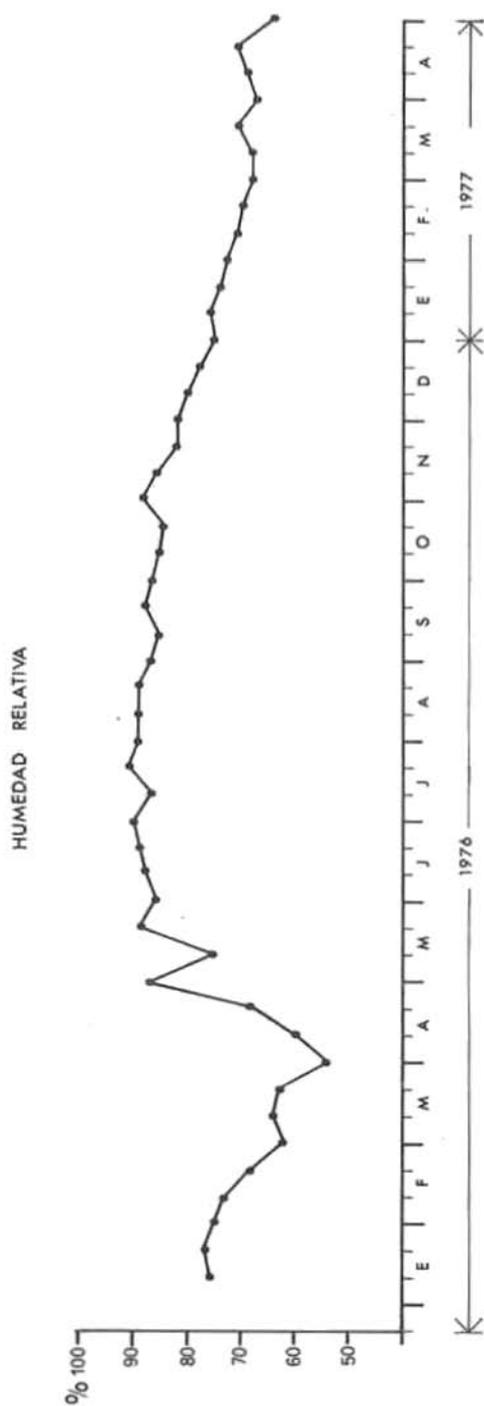


Fig. 6.—Media de humedad relativa en periodos de 10 días en la zona de estudio durante la ejecución del mismo.

El estudio que presentamos fue realizado desde marzo de 1976 a mayo de 1977. Los datos meteorológicos que presentamos en Fig. 5 a 8 fueron obtenidos en la Estación Meteorológica del Módulo Experimental de Mantecal, perteneciente a la Sección de Agronomía del Ministerio de Obras Públicas de Venezuela.

Hay que hacer notar que el año de estudio fue uno de los más lluviosos conocido por la población local, registrándose grandes inundaciones, lo que motivó más de un mes de incomunicación, excepto por avioneta, hecho éste que dificultó en gran medida las observaciones, desplazamientos y en general el trabajo de campo en los meses de lluvia.

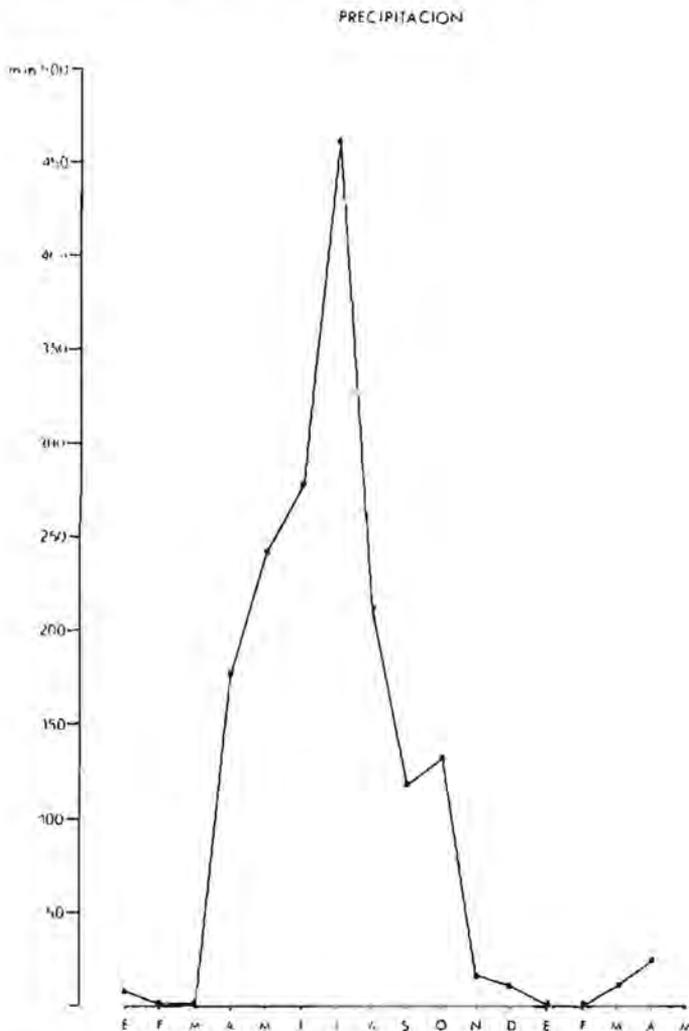


Fig. 7.—Precipitación media mensual en la zona de estudio durante la ejecución del mismo.

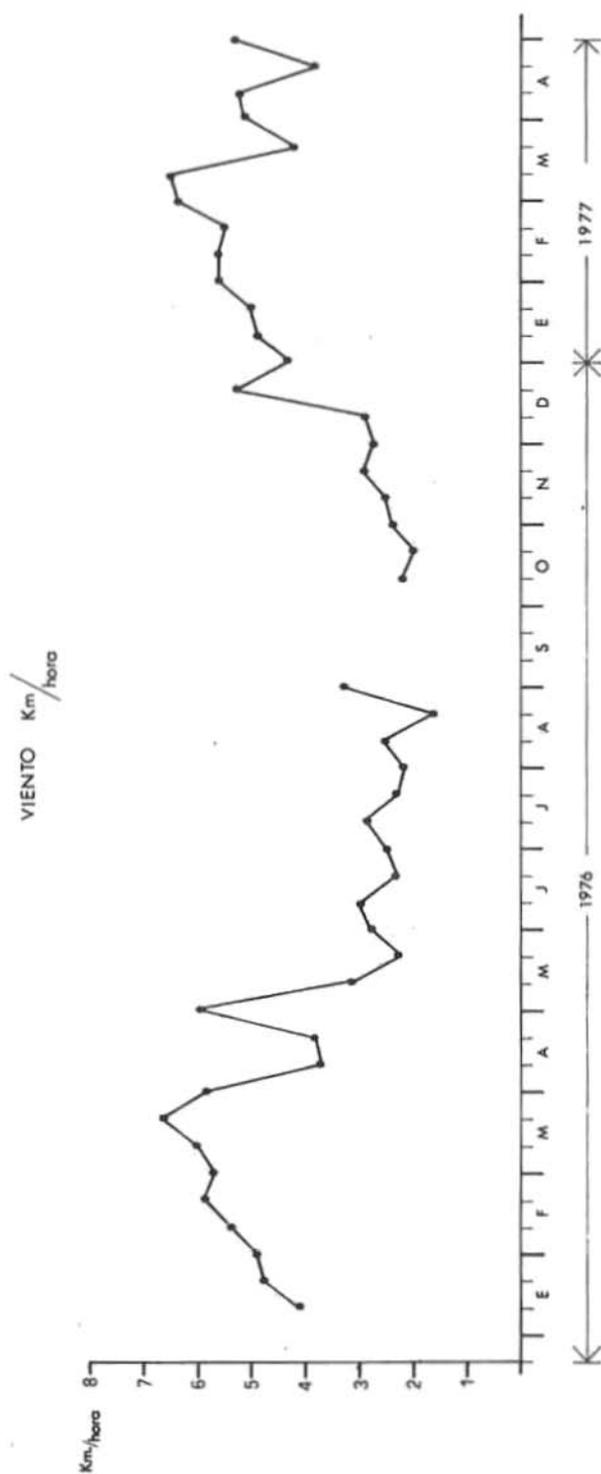


Fig. 8.— Valor medio de la velocidad del viento por periodos de diez días en la zona de estudio durante la ejecución del mismo.

Consideramos el Estado de Apure dentro de lo que designamos como Llano Bajo (Ojasti, 1973) por su relieve, hidrografía y vegetación, aún cuando en el extremo occidental sobrepase la cota 100 m.

Los indígenas del Estado Apure distinguen tres regiones diferentes, utilizadas también por Alio Mingo et al. (1968) y Ojasti (1973), quienes utilizan el criterio de 65 m. de altitud para delimitar las dos primeras. Estas regiones son:

### 1. Alto Apure:

Está delimitado al sur por el Río Arauca, al oeste por las selvas de San Camilo, al norte por el Río Apure y al este por la cota 65, abarcando una extensión de 19.200 Km<sup>2</sup>. Lo caracterizan las sabanas de bancos y bajíos (Ramia, 1967). El área de estudio se localizó en esta región.

### 2. Bajo Apure:

Está limitado al oeste por la cota 65, al norte por el Río Apure, al sur por el Río Cunaviche y al este por el Orinoco. Lo caracterizan sobre todo las sabanas de *Paspalum fasciculatum* (Ramia, 1967).

### 3. Apure Meridional:

Comprende la extensa región del Río Arauca hacia el sur, con unos 40.000 Km<sup>2</sup>; está caracterizado por sabanas de *Trachypogon*, con morichales (*Mauritia*) a lo largo de caños y ríos (Ramia, 1967), así como por alcanzar gran desarrollo los médanos.

Como se dijo anteriormente, el Hato "El Frío", donde se realizó el estudio, se encuentra en la región del Alto Apure, localizado a su vez en el Llano Bajo.

Los llaneros distinguen cuatro unidades diferentes en las sabanas de bancos y bajíos del Alto Apure:

**Banco:** elevaciones arenosas, generalmente albardones de afluentes activos o ya colmatados.

**Bajío:** zonas que se cubren de agua superficialmente hasta unos 5 cm. En estas zonas el pisoteo del ganado produce una superficie rugosa conocida como terronal.

**Estero:** son los puntos más bajos e inundables, donde las aguas se almacenan y permanecen un cierto tiempo después de finalizar las lluvias.

**Lagunas:** extensiones de agua más o menos permanente, caracterizadas por escasez de vegetación. Las lagunas pueden ser artificiales, producidas por terraplenes o diques construídos por el hombre para retener por un tiempo las aguas en la época de sequía.

El Hato es atravesado de oeste a este por cuatro caños con sus correspondientes afluentes, de norte a sur: Guaritico, Macanillal, Mucuritas y Capuchinos; de ellos prácticamente sólo corre el agua en el Guaritico, pues los demás están casi colmatados.

En lo referente a vegetación, Tamayo (1964), Ramia (1967), Vareschi (1968) y Ojasti (1973) consideran sabana las extensiones del Llano con gramíneas como vegetación dominante, con o sin árboles.

Según Ramia (1966), las sabanas apureñas abarcan un 70% de la superficie del Estado (esta proporción parece mantenerse en la zona de estudio). El 30% restante está ocupado por bosques de diferentes tipos, que, o bien siguen el curso de los ríos, constituyendo los denominados "bosques galería", o bien constituyen manchas aisladas "bosques isla" o "matas" en la sabana.

Estos bosques, por su estructura y periodicidad estacional de lluvias, se pueden asimilar en la serie Tropical Estacional de Beard (1955) y Richards (1964) al tipo de Selva Semidecidual Estacional.

En general, podemos decir que estos bosques presentan dos estratos de árboles, uno superior discontinuo, que a veces sobrepasa los 20 m. de altura, y uno inferior continuo, con árboles de 3 a 10 m. de altura.

El 20-30% de los árboles del estrato superior son generalmente deciduos. El estrato inferior es sobre todo perenne, aunque incluye un número considerable de especies deciduas, con el suelo sin gramíneas, excepto *Oplismenus burmanii*, que puede brotar entre las hojarasca.

Es frecuente encontrar en el borde de matas y de bosques galería, árboles frutales de antiguos fundos (granjas) ya desaparecidos, tales árboles son guanábana, mango, guayabo, limonero, naranjo, etc., siendo alguno de ellos, como en el caso del mango, dieta importante para algunos grupos de chigüires durante varios meses del año, principalmente los de abril y mayo.

La sabana de bancos y bajíos constituye un macrorrelieve plano con un microrrelieve donde distinguimos las cuatro unidades ya definidas en el apartado anterior, es decir, Banco, Bajío, Estero y Laguna. Según lo expuesto, vamos a realizar un somero análisis de la flora existente en estas unidades.

Los bancos están caracterizados por una vegetación rala de *Elyonurus tripsacoides* (Ojasti, 1973) dándose en los espacios entre las macollas de *Cyperus*, *Scleria*, *Digitaria sanguinalis* y otras. En las zonas más pisoteadas por el ganado, *Elyonurus* se combina con *Imperata*.

En las zonas de transición entre los bancos y bajíos, los pajales suelen ser más altos y tupidos de *Elyonurus tripsacoides* e *Imperata contracta* y *Andropogon bicornis*, así como gramíneas del tipo *Panicum fasciculatum*, *P. versicolor*, etc. . .

En los bajíos se forman combinaciones de gramíneas del tipo *Panicum laxum*, *Leersia hexandra*, *Eleocharis minima* y *Reimarochloa acuta*, así como algunas ciperáceas y dicotiledonáceas. A medida que aumenta la inundación,

*Reimarochloa* va desapareciendo, ganando cobertura las ciperáceas, así como algunas gramíneas del tipo de *Leersia* y *Luziola*.

Sin embargo, al ir escaseando el agua, aunque *Panicum* y *Reimarochloa* se mantienen, *Leersia hexandra* comienza a escasear y las dicotiledonáceas adquieren gran esplendor.

En los esteros, durante la época de lluvias, las gramíneas que encontramos son principalmente *Paspalum* e *Hymenachne amplexicaulis*, y en zonas de poca profundidad *Leersia hexandra*. En zonas con más agua y sobrepastoreadas encontramos *Eleocharis mutata* y *Eleocharis interstincta*.

En áreas transicionales entre bajíos-esteros-bancos crece principalmente la paja carretera, *Reimarochloa acuta*, así como *Paratheria prostrata* y el gamelotillo, *Paspalum plicatulum* (Ojasti, 1973).

En las lagunas (ya sean naturales o artificiales), la vegetación alcanza solamente el 15-20% de la superficie; las gramíneas más observadas son: *Leersia hexandra*, *Hymenachne amplexicaulis*, *Paspalum repens* y otras. Observando también gran cantidad de *Eleocharis minima*, que sigue a la retirada del agua, y *Eleocharis interstincta*.



## RELACIONES INTERESPECIFICAS

En el ecosistema del llano venezolano, el chigüire se integra relacionándose en distinta forma con los representantes de otras especies animales. Según esto, revisaremos a continuación las relaciones interespecíficas, clasificadas como predación, parasitismo, simbiosis, indiferencia e incompatibilidad.

### PREDACION

El gran tamaño corporal, alto índice reproductivo y poca resistencia en la carrera convierten al chigüire en animal presa por excelencia en el Nuevo Mundo, de ahí que se concentren en él varios grandes predadores.

#### Felinos

Humboldt (1820), Rengger (1830) y Burmeister (1854) señalan al tigre americano o yaguar (*Panthera onca*) como uno de sus principales predadores. Sobre esta relación ha influido la colonización humana, que, en el Llano, ha hecho desaparecer a la mayoría de los felinos, al principio para impedir el daño al ganado doméstico, y más tarde para obtener beneficio económico de su piel, de alto costo. El impacto de los felinos sobre las poblaciones de chigüires es hoy, como consecuencia, muy escaso.

No obstante, se recogieron datos de la predación del puma (*Felis concolor*) sobre la población de estudio. Así, durante el tiempo que duró el estudio, se identificaron pelos y otros restos de chigüires (huesos y pezuñas) en dos estómagos de puma, con fechas del 15 de febrero y 19 de agosto de 1976 (Ibáñez, com. pers.).

Carecemos de datos sobre la predación que actualmente pueda ejercer el tigre americano en la zona de estudio, ya que este animal se encuentra casi extinguido en la zona. Igualmente, carecemos de datos sobre la predación por el ocelote (*Felis pardalis*), aunque pensamos, al igual que los llaneros,

que estos felinos deben matar algunas crías de los chigüires que habiten los bordes de bosque.

### Zorro (*Cerdocyon thous*)

Ojasti (1971) informa el haber observado en dos ocasiones a zorros comiendo restos de chigüires recién nacidos, sin poder precisar, sin embargo, si los zorros habían matado a las crías o bien se trataba de carroña.

Durante el período de estudio se obtuvieron datos sobre la predación por zorros. Así, los días 17 de febrero, 10 de marzo y 8 de agosto de 1976 se observaron pelos y otros restos de chigüires en tres estómagos de zorros y el día 24 de noviembre de 1975, analizando el contenido estomacal de un zorro, se encontró la mano, costillas y otros restos de un chigüire de pocas semanas de edad (Ibáñez, com. pers.).

### Reptiles

Humboldt (1820) apunta al Caimán del Orinoco (*Crocodylus intermedius*) como un importante predador del chigüire; carecemos de datos, sin embargo, respecto a la importancia de la predación por este reptil en la zona de estudio, ya que en ella no se encuentra esta especie, aunque es opinión de los viejos llaneros (el caimán fué muy abundante en el pasado) que los chigüires eran presa fácil de estos grandes cocodrilos.

Otra especie que, aunque careciendo de datos, debe ejercer una cierta predación es la culebra de agua (*Eunectes murinus*), de la que Ojasti (1973) informa de una ocasión en que la observó atacando a un pequeño chigüire; también los llaneros nos han referido numerosos casos de observaciones de culebras de agua atacando a chigüires, e incluso a becerros recién nacidos.

En la zona de estudio el principal reptil depredador de chigüires es el babo (*Caiman crocodilus*). Contamos al respecto con observaciones directas, pues en dos ocasiones se registró el caso de un babo capturando un chigüire por la cabeza y sacudiéndolo en el aire hasta producirle la muerte, el reptil permaneció después con él en la boca más de 30 minutos.

También el día 26 de junio de 1976 se observó como un chigüire de unos 3 a 4 meses de edad chillaba en el agua y la madre trataba de empujarlo con el pecho. Al acercarse se pudo ver que lo tenía sujeto un babo por el vientre; el babo lo soltó inmediatamente al izar el observador al chigüire desde el agua (Ibáñez, com. pers.). Los resultados de análisis estomacales de babo revelan aproximadamente un 10 % de presencia de chigüires como presas en el total de estómagos analizados (Castroviejo, com. pers.).

Los chigüires jóvenes y adultos no dudan en atacar a los babos, dependiendo del tamaño del chigüire y del reptil. Así, en la zona habitualmente ocupada por uno de los grupos estudiados vivía un babo de gran tamaño, al que solamente era capaz de atacar y ahuyentar el macho líder del grupo.

En numerosas ocasiones observamos ataques de chigüires a babos, tanto

dentro del agua como en tierra, la mayoría de las veces se debió a la presencia de crías de chigüire cerca, o cuando algún babo se acercaba demasiado al grupo.

En varias ocasiones se observó también la persecución de babos a crías de chigüire que se encontraban separadas del grupo, sin que en los casos registrados el babo o babos consiguieran su propósito de alcanzar a las crías.

Un comportamiento de protección contra la predación pudo observarse en tres ocasiones, en que el grupo de chigüires se desplazaba por la laguna, y cuando llegaban a la zona donde solía haber abundantes babos, los adultos del grupo se desplegaban en abanico atacando a los babos, mientras los jóvenes y crías permanecían en el centro del grupo. Durante la época seca es fácil observar, no obstante, pequeñas charcas donde conviven abundantes babos con algunos chigüires de mediano y gran tamaño.

### Perro (*Canis lupus*).

Entre todos los predadores, los perros, junto con el hombre, son los que mayor impacto ejercen sobre las poblaciones de chigüires.

Los llaneros suelen tener varios perros en sus fundos, a los que su propietario sólo esporádicamente alimenta, considerándose incluso buen perro aquel que busca por sí mismo el sustento, para lo que recorrerá la sabana cazando y buscando carroña. Estos perros pueden reunirse en jaurías junto con otros cimarrones y cazar presas muy variadas: becerros, chigüires, venados, conejos, iguanas, etc. La única defensa con que cuentan los chigüires ante este predador son los grandes cuerpos de agua, donde se refugian cuando son atacados, por lo que en verano, al disminuir el nivel de las aguas, sufre mucho esta predación, siendo incluso perseguidos en las charcas de poca profundidad.

A lo largo del estudio, la toma de datos se vió interrumpida en 11 ocasiones por la presencia de perros (la jauría mayor la componían 5 animales), en todos los casos los capibaras se lanzaron al agua, al tiempo que perseguidos y presas ladraban. En tales ocasiones los chigüires se desplazaban al lado opuesto de donde se encontraban los perros, procurando poner de por medio el mayor trecho de agua posible y siempre por las partes más profundas. Los perros permanecían en la orilla ladrando, aunque a veces se internaban unos pocos metros en el agua.

### Humanos

El predador de mayor impacto sobre las poblaciones de chigüires es el hombre, quien es causa de muertes en los chigüires de tres formas distintas: como explotación comercial, mediante caza furtiva y por atropellos en las carreteras.

La explotación comercial se realiza en todo el Hato y tiene lugar principalmente sobre las poblaciones más asequibles (los animales presentes en la



Baba atacando a una cria de chigüire.



Chigüire muerto por un baba.

Figura 9



Chigüire adulto atacando a una baba.



Llaneros matando chigüires.

sabana y bordes de caños). Las matanzas se regulan en base a una estimación global realizada con anterioridad por el Ministerio de Medio Ambiente y Recursos Naturales Renovables.

La matanza se realiza reagrupando primero las manadas, labor a cargo de batidores a pie y a caballo, para después sacrificar a los chigüires adultos por golpes de maza en la cabeza. Sobre el mismo terreno se extrae el paquete intestinal, que es consumido por zamuros y otros carroñeros.

Más tarde, en un local apropiado, los chigüires son desollados y deshuesados, con lo que la carne queda en una sola pieza sin piel ni huesos. El cuero y la carne son secados y salados, generalmente durante dos semanas, y almacenados para la venta.

Los cazadores furtivos son muy frecuentes en el Hato, dada la casi inexistencia de chigüires en las fincas vecinas; la presión se ejerce principalmente en verano y proviene de las zonas colindantes al Hato del Frío.

La mortandad por atropello de vehículos en la carretera, aunque no muy alta, es persistente a lo largo del año y estimamos que pueden morir por esta causa de 500 a 700 individuos anualmente.

### Otros predadores

Conviene señalar al caricare (*Polyborus planchus*) y al zamuro (*Coragyps atratus*) como posibles predadores de neonatos, señalándolos los llaneros como seguros predadores de chigüires en el momento de nacer. Aunque carecemos de datos al respecto, Ojasti (1973) informa de haber observado grupos de zamuros y caricares alrededor de una hembra recién parida, y haberles visto comer chigüires recién paridos, aunque sin conocer con certeza si fueron matados por aquellos.

## PARASITISMO

### Endoparásitos

Disponemos de informes sobre la existencia de diversos endoparásitos del chigüire.

En el intestino delgado se han identificado *Monoecoccestus decrescens* (Cestodes) y *Viannella hydrochoeris* (Nematodes) por Mayaudon (1976), así como *Moniezia* (Cestodes) por Ojasti (1973).

En el ciego se ha identificado a *Hippocrepis hipocrepis*, *Taxorchis schistocotyle* (Trematodes), *Protozoophagaobesa*, *Dirofilaria cuticula* y *Capillaria hydrochoeris* (Nematodes), por Mayaudon (1976), así como *Taenia* sp (Cestoda) por Ojasti (1973).

De igual forma el chigüire es sensible al *Tripanosoma venezuelensis*, que le produce la llamada "derrengadera", enfermedad observada por el autor en numerosas ocasiones; los animales afectados quedan inválidos de los cuartos

traseros, tras lo que mueren; nuestras observaciones al respecto datan principalmente de la época de sequía.

### Ectoparásitos

Los parásitos externos más frecuentes del chigüire son las garrapatas, de las especies *Amblyomma auricularum* y *Rhicecephalus sanguineus* para *Hydrochoerus isthmus* (Fairchild et al. 1966; en Ojasti, 1973), así como ciertos ácaros.

El chigüire apureño (*Hydrochoerus hydrochaeris*), presenta siempre garrapatas del género *Amblyomma* (Ojasti, 1973).

Los animales se protegen de estos ectoparásitos permaneciendo durante bastante tiempo sumergidos en agua, así como también revolcándose en el barro, que al secarse forma una costra protectora. Igualmente, cuenta con varias especies de aves que les desparasitan asiduamente y que revisaremos en el apartado simbiosis.

Otro parásito externo de los chigüires es el vampiro (*Desmodus rotundus*). Esta relación parásita nos fué dado observarla directamente, así, el día 2 de junio de 1976, a las 22,45 horas, observamos que un macho de uno de los grupos de estudio llevaba un vampiro adosado al lomo, no pareciendo percatarse el chigüire de la presencia del vampiro.

### SIMBIOSIS

El chigüire además de protegerse de los ectoparásitos con el agua y el barro, cuenta con una variedad de aves que los desparasitan. Cuando una de estas especies se posa sobre el chigüire, éste eriza el pelaje y permanece inmóvil con los ojos semicerrados, tumbándose a veces sobre un flanco, mientras el ave realiza su labor de desparasitación.

TABLA 1. — Ocasiones en que se observaron aves desparasitadoras limpiando chigüires.

Especies	Frecuencia	%
Tordito ( <i>Quiscalus lugubris</i> )	113	44,4
Garrapatero ( <i>Machetornis rixosa</i> )	96	37,7
Garceta ( <i>Bubulcus ibis</i> )	33	13,3
Chiriguare ( <i>Milvago chimachima</i> )	7	2,7
Tingo-tingo ( <i>Crotophaga ani</i> )	5	1,9

Figura 10

Garza desparasitando  
a un chigüire adulto.



Garrapatero desparasitando  
a chigüire.

Torditos desparasitando  
a un chigüire.



En la Tabla 1 se presentan las especies de aves limpiadoras que hemos registrado a lo largo del estudio. En primer lugar nos encontramos con el tordito (*Quiscalus lugubris*), con una frecuencia de 113 veces observados limpiando a algún chigüire, lo que corresponde a un 44,3% de los casos. Otras especies de posible impacto decreciente son el garrapatero (37,7%), la garceta ganadera (13,3%), el chiriguare (2,7%) y el tingo-tingo (1,9%).

La simbiosis no queda limitada con estas aves a la simple desparasitación, ya que éstas también comunican al chigüire un posible peligro, como pudimos comprobar en repetidas ocasiones que al aproximarse el observador a los sujetos, el ave desparasitadora se alertaba y volaba, con lo que el chigüire adoptaba las actitudes típicas de alerta.

Únicamente nos queda añadir un caso de posible agresión de un ave desparasitadora, el chiriguare (*Milvago chimachima*): el día 8 de junio de 1976 a las 10,05 h. se encontraba un chiriguare limpiando a un joven chigüire, cuando una cría de pocas semanas de edad se acercó al ave e intentó olfatearla, a ello respondió aquélla lanzándose sobre la cría, a quien picoteó, con lo que ésta huyó despavorida.

Otro caso de agresión con otra ave con la que las relaciones son generalmente amistosas fué registrado el 4 de octubre de 1976, en que un chigüire de 4 meses de edad se aproximó a un nido de gallito rojo (*Jacana jacana*), a lo que éste respondió abalanzándose sobre él picoteándolo, por lo que el chigüire retrocedió.

## INDIFERENCIA

### Iguana (*Iguana iguana*)

Las observaciones registradas de iguanas alimentándose cerca de chigüires demuestran una total indiferencia en las relaciones de conducta entre ambas especies. Sin embargo, el día 9 de abril de 1977 a las 17,5 h. se pudo observar que al pasar una iguana entre un grupo de chigüires, un macho adulto respondió aproximándose a la iguana, olfateándola por tres veces el dorso, sin que la iguana respondiera de ninguna forma, tras lo que el chigüire volvió a pastar de nuevo.

### Picture (*Dasyprocta fuliginosa*)

Los días 21 de abril de 1976 a las 10,30 horas, 5 de marzo de 1977 a las 11 horas y 7 de marzo de 1977 a las 13,30 horas se observó un picture buscando alimento y comiendo entre una manada de chigüires, mientras éstos permanecían tumbados en el borde de una "mata", ignorándose ambas especies.

### Araguatos (*Alouatta seniculus*)

Citamos a continuación un caso referido por Braza (1978) y ocurrido en el mismo área de estudio. El día 20 de abril de 1976 a las 14,24 horas unos araguatos se alimentaban en zonas muy bajas de un árbol, como a dos metros del suelo, cuando pasaron bajo ellos varios chigüires, que se detuvieron a pastar bajo los monos, sin que hubiera respuesta por parte de ninguna de las dos especies.

## INCOMPATIBILIDAD

Presentamos a continuación varias observaciones sobre relaciones de dos especies con el chigüire, y aunque son generalmente indiferentes, estos registros sugieren cierta incompatibilidad.

### Ganado vacuno (*Bos taurus*) y caballar (*Equus caballus*)

El ganado vacuno y caballar y el chigüire generalmente muestran indiferencia entre sí, tolerándose mientras pastan, aunque si una vaca o un caballo corre por cualquier motivo, los chigüires responden huyendo también alarmados, es decir, se da en este caso comunicación interespecífica de alarma. Además, al desplazarse el ganado o ir pastando y andando, nunca varían la dirección de su trayectoria aunque haya chigüires delante, sino que serán estos últimos los que se aparten del camino del ganado.

Además, a veces, incluso llegan las vacas a atacar a los chigüires y a lo largo del estudio se registraron tres casos, los días 30 de marzo de 1976, el 24 de enero de 1976 y el 3 de noviembre de 1976, en que una vaca embistió a chigüires al estar éstos, al parecer, demasiado cerca.

### Venado (*Odocoileus virginianus*)

Con respecto al venado, de cinco casos registrados en que chigüires y venados pastaban relativamente próximos, en dos de ellos, los días 20 y 21 de febrero de 1977, un chigüire adulto en un caso y dos jóvenes de un año de edad en el otro, que se encontraban pastando cerca de una pareja de venados, dirigieron el hocico hacia los venados en actitud amenazadora mientras se aproximaban hacia ellos, expulsándolos de las proximidades.



## TAMAÑO Y COMPOSICION DE LOS GRUPOS

### INTRODUCCION

Vázquez de Espinosa (1629) ya comenta los hábitos gregarios del chigüire, mencionando la existencia de un liderazgo, y la mayoría de los autores posteriores también señalan el carácter gregario de este animal (Azara, 1802; Rengger, 1830; etc.). No se alcanzará cierta matización, sin embargo, hasta el estudio de Ojasti (1973), quien aporta información sobre la variación estacional en frecuencia y tamaño de los grupos, apuntando la existencia de agregaciones mayores durante la época seca, que resultan de la unión temporal de varios grupos, los que se disgregan en grupos menores al iniciarse las lluvias.

La información disponible sugiere varias funciones adaptativas del gregarismo en los chigüires, tales pueden ser la comunicación de alarma ante los enemigos (varios animales vigilan mejor que uno solo), mayor efectividad atacando a los posibles predadores y mejor aprovechamiento del sustrato alimenticio, al ser éste accesible allí donde se encuentre dentro del área de campeo del grupo social, contrapuesta esta situación al aprovechamiento de pequeños territorios individuales.

Hemos tratado en el presente trabajo las características del gregarismo, en cuanto al tamaño de la población y al número de grupos y su composición.

### METODOS

#### **Tamaño y composición de los grupos**

Se efectuaron recorridos periódicos en dos itinerarios fijos y predeterminados del Hato del Frío uno de ellos se extendía a lo largo del Caño Mucuritas, a partir de la Mata (bosque) La Carmera y con un recorrido de 3 Km; el otro itinerario discurría totalmente en sabana y se situaba sobre un terraplén desde el que se divisaba una gran extensión de terreno, este trayecto se extendía desde el laboratorio a la zona llamada Las Ventanas, con un recorrido de aproximadamente 9 km.

Los recorridos se realizaban cada 15 días, exceptuando los meses de julio, agosto, septiembre y enero en el itinerario de Las Ventanas y los meses de junio, julio, septiembre y enero en el del Caño Mucuritas, debido a las grandes inundaciones que imposibilitaron completamente los desplazamientos, al romperse los terraplenes e inundarse por completo la zona.

Durante los recorridos se localizaron en un mapa de la región los grupos que se observaban, procediendo a contar los individuos que los componían según la clase de edad, ya que el sexo de cada individuo no era posible diferenciarlo a distancia.

## RESULTADOS

### Tamaño de la población

El número total de individuos registrados en los dos recorridos arriba señalados se representa en las Figs. 11 y 12. La Fig. 11 corresponde al recorrido del Caño Mucuritas, donde, a pesar de las grandes inundaciones, los chigüires encontraban fácil refugio, mientras que en la Fig. 12, correspondiente al recorrido de Las Ventanas, la influencia de las inundaciones fué enorme, ya que la gran extensión de agua que cubría por completo la zona no dejaba apenas terreno emergido, por lo que los animales emigraron y murieron en gran número.

En relación con ésto, se aprecia en la Fig. 11 un nivel muy constante en la población del Caño Mucuritas, aunque es patente un leve ascenso en la época seca, probablemente debido a la llegada de individuos de la sabana, buscando el agua del caño.

En la Fig. 12 se pone de manifiesto el gran efecto de las inundaciones disminuyendo el número de individuos. A partir del mes de mayo las intensas lluvias fueron inundando el Hato, y la zona de Las Ventanas, al desbordarse los caños y romperse los diques, era un inmenso lago sin límites en el horizonte hacia el mes de junio, con muy pocas zonas emergidas. Los chigüires del lugar emigraron o murieron, algunos ahogados y otros por inanición, al refugiarse en zonas elevadas donde el alimento se consumió rápidamente. Así, dos ejemplares que recogimos en un estado muy depauperado murieron a pesar de los cuidados que se les prodigaron, mostrando, además de intensa delgadez, el vientre hinchado y gran número de endoparásitos en el ciego e intestino.

La sequía que sucedió a estas inundaciones fué incluso más intensa de lo habitual, con lo que la mortandad de los chigüires fué en aumento, y no sería hasta el final de la época seca en que se experimentaría un leve incremento en el número de individuos en la zona.

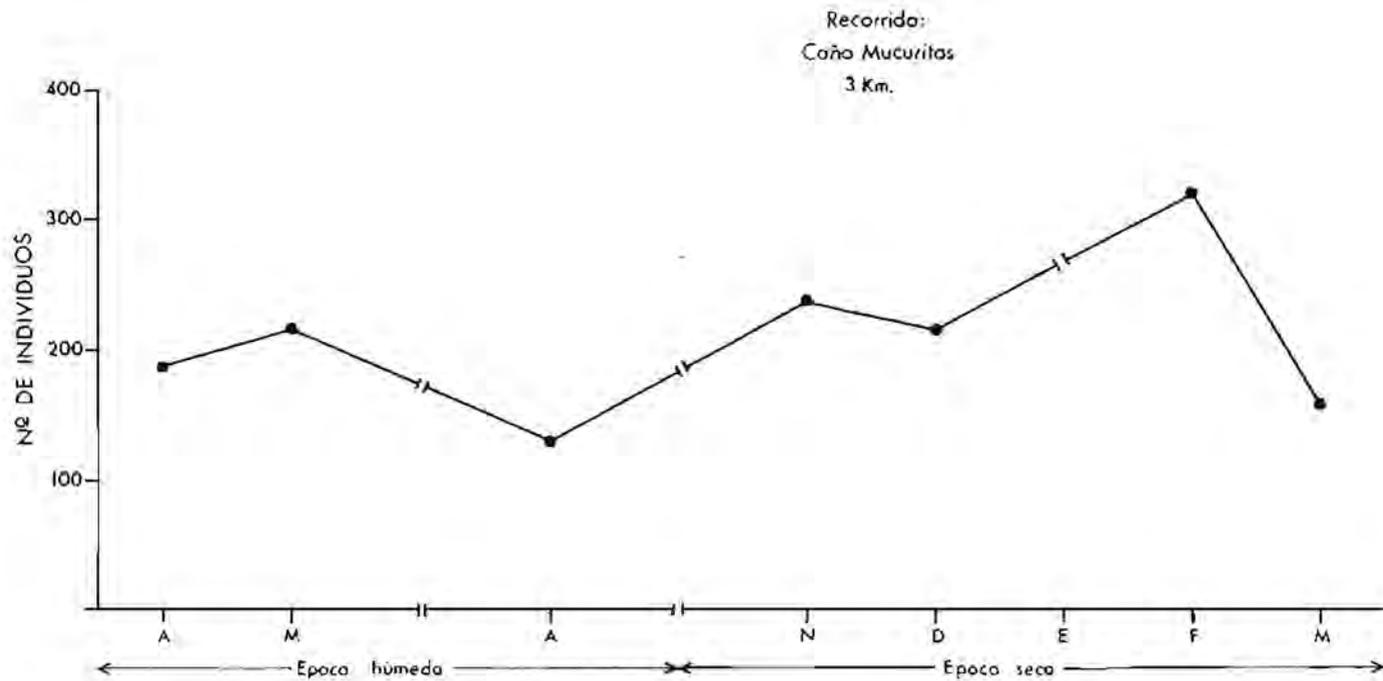


Fig. 11.- Variación estacional de la frecuencia media e individuos registrados en el recorrido del caño Mucuritas.

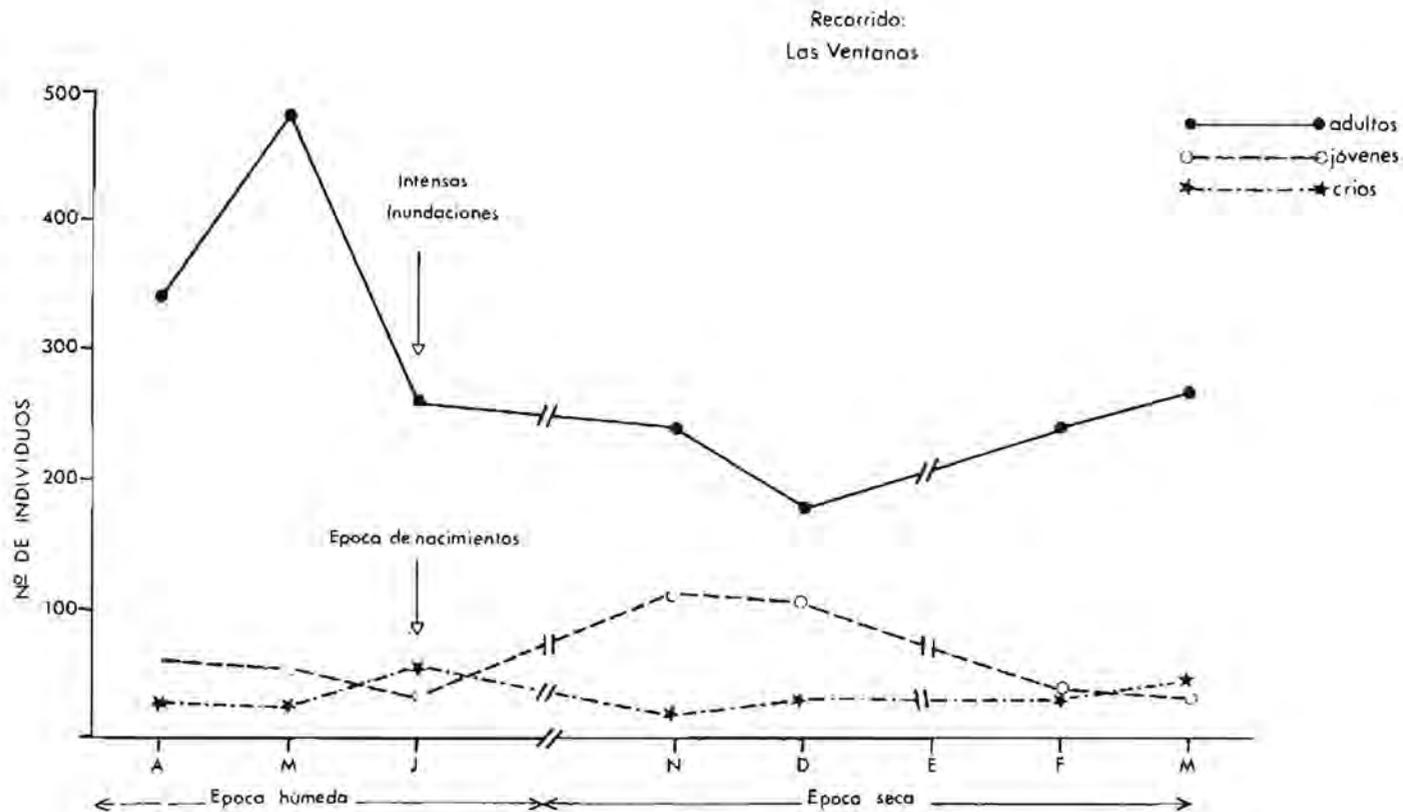


Fig. 12.— Variación estacional de la frecuencia media de individuos registrados en el recorrido de Las Ventanas.

### Frecuencia y tamaño de grupos sociales

En la Fig. 13 (recorrido del Caño Mucuritas) vemos que el número de grupos se mantiene constante, aunque la representación sugiere un ligero ascenso al final de la época húmeda. Para toda la época seca el número de grupos sociales se mantuvo muy constante.

En el recorrido de Las Ventanas (Fig. 14), tan influenciado por las inundaciones, el número de grupos se mantiene constante durante la época húmeda, descendiendo bruscamente al retirarse las aguas.

Es patente un cierto paralelismo en la evolución de la situación para el número de individuos y de grupos sociales en ambos recorridos, ocurriendo esta similitud a veces hasta en leves detalles (caso de los meses de febrero y marzo en el recorrido a Las Ventanas). La correlación obtenida (coeficiente de Spearman) fué positiva en ambos casos, a un nivel significativo de  $p < 0,01$  para el Caño Mucuritas (Fig. 15) y muy cercano a nivel significativo para Las Ventanas.

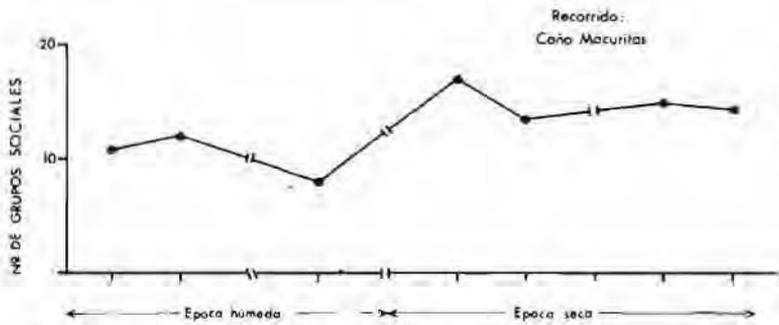


Fig. 13.— Variación estacional de la frecuencia de grupos registrados en el recorrido del Caño Mucuritas.

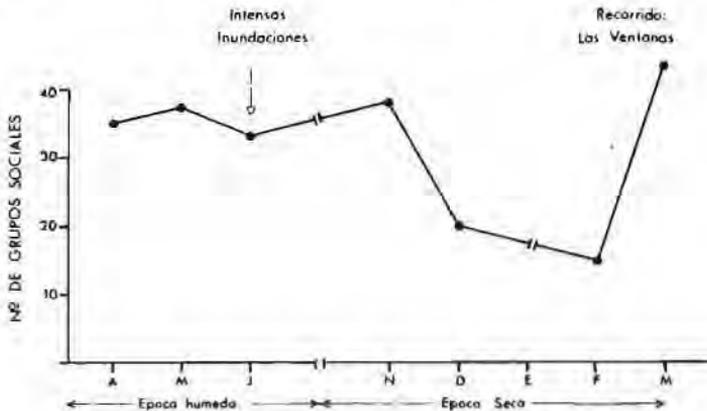


Fig. 14.— Variación estacional de la frecuencia de grupos registrados en el recorrido de Las Ventanas.

En cuanto al tamaño de los grupos, observamos en la Fig. 16 (Caño Mucuritas) un nivel muy constante a lo largo del período de estudio (téngase en cuenta, no obstante, el brusco descenso al final de la sequía), mientras que en Las Ventanas (Fig. 17) se observa una disminución paulatina, que comienza con las inundaciones, alcanzando esta tendencia a la época seca, para invertirse levemente al final de ésta.

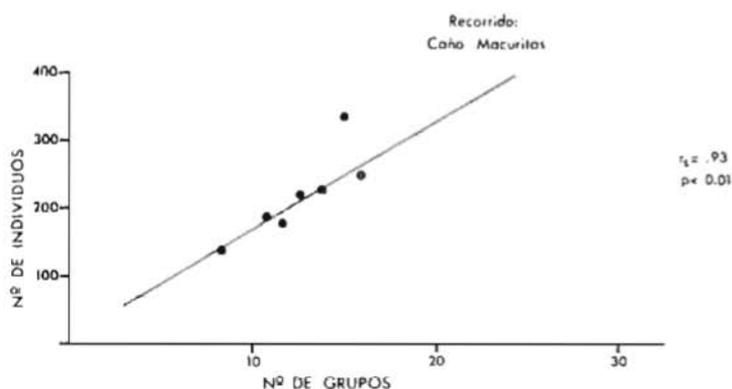


Fig. 15.— Correlación entre el número de grupos sociales y el número de individuos miembros en el recorrido del Caño Mucuritas.

### Composición de los grupos sociales.

En ambos recorridos (Fig. 18 y 19) el tamaño de la clase de edad adultos es mayor que las de jóvenes y crías (test de Wilcoxon,  $p < 0,05$  para ad.—

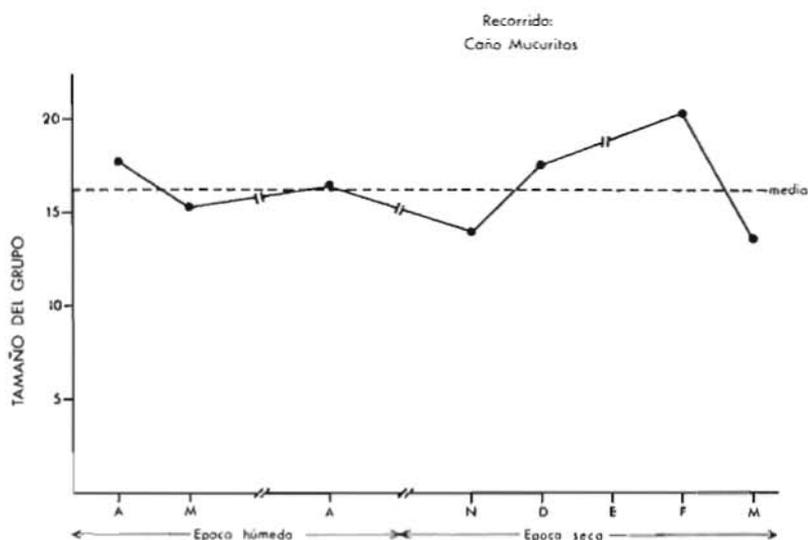


Fig. 16.— Variación estacional en el tamaño medio de los grupos registrados en el recorrido del Caño Mucuritas.

juv. en Caño Mucuritas,  $p < 0,01$  para el resto de las comparaciones) y el nivel de jóvenes suele ser también mayor al de las crías (comparaciones no estadísticamente significativas). En ambos casos es patente el paso de crías a jóvenes y de éstos a adultos al invertirse frecuentemente la tendencia de las curvas respectivas.

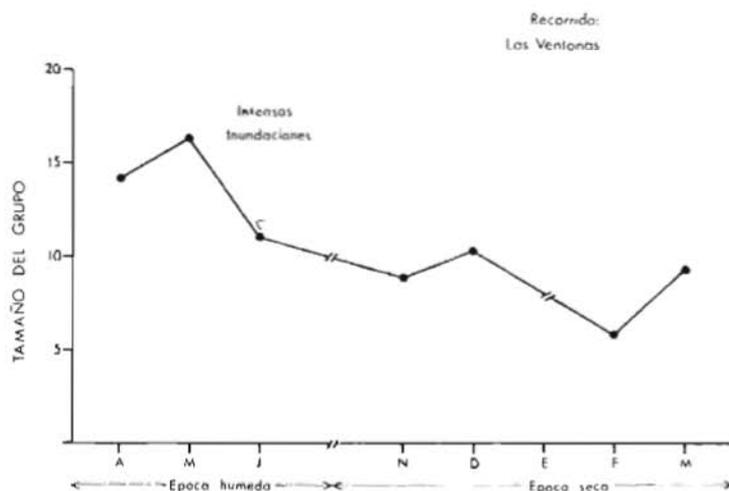


Fig 17.— Variación estacional en el tamaño medio de los grupos registrados en el recorrido de Las Ventanas.

En el recorrido de Las Ventanas se aprecia (Fig. 19) un ligero incremento en el número de crías durante el mes de junio, coincidiendo con más frecuente observación de nacimientos (época de nacimientos).

## CONCLUSIONES

Si analizamos el conjunto de la época seca para el recorrido del Caño Mucuritas, al comenzar la retirada de las aguas, el caño supone ya una gran atracción para los chigüires de la sabana, quienes se acumulan en asociaciones tan compactas que es imposible determinar los límites entre grupos de vecinos; este hecho se evidencia en la Fig. 11, 13 y 16.

Si nos concentramos en el último registro de la época seca para este recorrido, el impacto de la fuerte sequía y la predación humana eliminando individuos adultos (Fig. 18) se hace evidente en un descenso de los valores correspondientes. El hecho de que, entre tanto, el número de grupos permanezca constante apunta hacia una reintegración de los supervivientes en los grupos originales.

Un efecto interesante tiene lugar al final de la época húmeda, en que el abundante agua y alimento influye dispersando los grupos (mes de agosto en

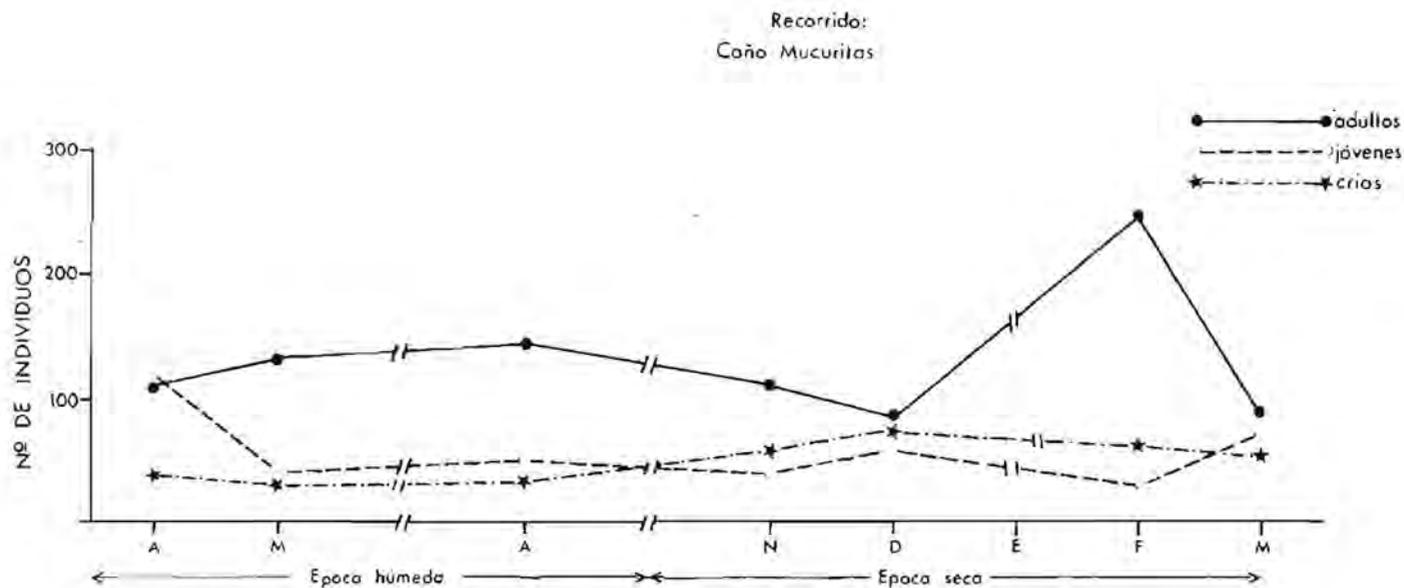


Fig. 18.— Variación estacional en el recorrido del caño Mucuritas en la composición de los grupos sociales.

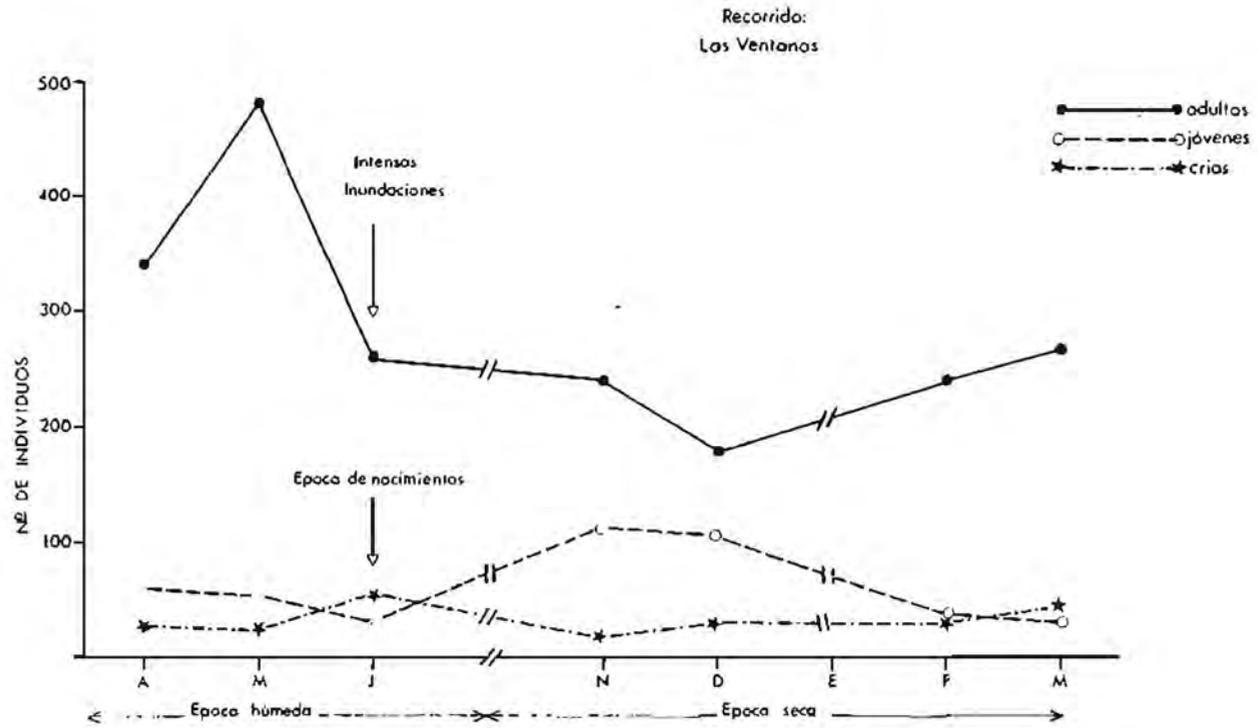


Fig. 19. — Variación estacional en la composición de los grupos sociales en el recorrido de Las Ventanas.

Fig. 11 y 13), aunque su tamaño y composición se mantienen constantes (Figs. 16 y 18).

El recorrido de Las Ventanas fué de alto interés, ya que evidencia el efecto de las inundaciones: éstas hicieron disminuir el número de animales, aunque permanecieron *in situ* los grupos originales, los que, naturalmente, disminuyeron en tamaño, al morir parte de sus miembros.

La época seca que siguió influiría motivando emigraciones a zonas con aguas estancadas, al tiempo que arreciaba la mortandad. El descenso ininterumpido en número de individuos y de grupos no concuerda con el momentáneo incremento del tamaño de los grupos que ocurrió en el período noviembre-diciembre; se abren varias sugerencias al respecto, tales como muerte de parte de los componentes de los grupos y reintegración de los supervivientes en otros nuevos, o bien muerte de todos los componentes de varios grupos e incremento del tamaño de los grupos supervivientes por inmigración de individuos procedentes de otras zonas. Es muy probable, sin embargo, que ambos efectos ocurran simultáneamente. Una corroboración precisa requeriría el marcaje de los individuos de muchos de los grupos presentes en una amplia área.

El incremento durante el final de la sequía en número de individuos y en frecuencia y tamaño de los grupos debe relacionarse quizá con la inmigración de grupos enteros a la zona.

## RITMO DE ACTIVIDAD

### INTRODUCCION

Entre los vertebrados, la mayor parte de los mamíferos presentan sobre todo actividad nocturna, lo que viene correlacionado con la agudeza olfativa y auditiva de este grupo, así como con su escasa acuidad visual. A pesar de que los factores ecológicos constituyen sin duda la causa primera de los distintos modelos de ritmo de actividad, esos factores no son, en contra de lo que podía esperarse, tan aparentes en el caso de los mamíferos y, aplicándolo en concreto a la zona de estudio, los Llanos de Venezuela, los animales vegetarianos, las más frecuentes presas, que suelen alimentarse de frutos y hojas, parecen presentar una estructura general del ritmo de actividad en que descansan durante el día en la selva o en su borde, para acudir a pastar en la sabana durante la noche, eligiendo para alimentarse, de la sabana sobre todo la hierba y del bosque los frutos y las hojas.

Los carnívoros del área de estudio (sobre todo los felinos) son predominantemente nocturnos, cazando sobre todo en el bosque y en su borde, a excepción del puma, el zorro y los perros cimarrones, que salen con más frecuencia a la sabana.

Las presas parecerían estar obteniendo hierba en la sabana durante la noche, momento en que está, además, más hidratada; allí se protegen fácilmente de sus predadores en la oscuridad de la noche, mientras que durante el día parece ser preferible ocultarse en refugios de la selva.

El capibara es, según observaciones de Rengger (1830) y Ojasti (1973), crepuscular y nocturno. Quedaban por determinar, sin embargo, con exactitud las características del ritmo de esta especie, de ahí que, entre los objetivos del presente estudio, nos propusiéramos detallar este aspecto de la utilización de los recursos.

Las técnicas utilizadas para el caso de los mamíferos han sido varias, entre ellas, las aplicadas en situaciones naturales han sido las telemétricas, la observación directa y la cuantificación de huellas dejadas sobre el terreno.

De los tres enfoques, el menos preciso es la observación directa, ya que se basa en el control continuado de los movimientos de los animales por el mis-

mo observador. Cargado como va este método de gran subjetivismo (cansancio por observación continuada, escasa o nula visibilidad nocturna, etc.) decidimos no utilizarlo con fines de ritmo completo de actividad en la presente investigación.

Las medidas telemétricas son, sin duda, las más precisas, están, sin embargo, condicionadas en gran parte por su alto coste económico y por la complejidad logística y necesidades de personal. Consideremos además que un sujeto al que se le haya implantado un transmisor puede no comportarse de forma enteramente natural.

El registro periódico del número de huellas dejadas sobre el terreno blando en tramos preestablecidos es otra alternativa; fué utilizada con éxito por Bider (1962) en el mapache (*Procyon lotor*) y en una comunidad de vertebrados en Canadá y más posteriormente (Alvarez et al., en prensa) en un hábitat de matorral en el Coto de Doñana. Este método requiere que el observador registre día y noche a intervalos periódicos el número de huellas en cada tramo. En animales que usen sendas fijas en sus desplazamientos habituales tendría poco sentido preestablecer tramos en lugares donde ellos nunca se encuentran, de ahí que modificáramos el método original de Bider, utilizando tramos de senda de longitud concreta, donde existiría una alta probabilidad del paso de los animales. Comprobada por nosotros la eficacia del método con ungulados que usan sendas en el Coto de Doñana (gamo, ciervo, jabalí, vacuno, caballos), se decidió emplearlo en el chigüire.

El mayor inconveniente del uso de este método en una zona tropical es que de llover en el día elegido para el registro de datos y borrarse así las huellas, los datos del resto del día habrían de desecharse. Por otra parte, en época de lluvias existen grandes dificultades de desplazamiento que puede impedir el registro de los datos.

## MATERIAL Y METODOS

Se eligieron 21 sendas utilizadas por los chigüires en sus desplazamientos habituales, localizándolos en tres biotopos distintos: sabana, borde de caño y mata (selva), correspondiendo 7 sendas por biotopo. Los tramos más alejados entre sí distaban 15 km. En la preparación de dichos tramos (de 1,5 - 2 m. de longitud) se comenzaba por alisarlos, añadiendo después arena y volviéndolos a alisar. En los meses de la estación seca se humedecía durante el día la arena con agua en cada visita a los tramos, usando para ello una regadera.

Se visitaban las sendas dos días completos ininterrumpidos por mes, visitando los tramos y registrando el número de huellas cada tres horas. En los meses de febrero, marzo y junio se colectaron datos una sola vez cada mes. Como otro caso particular, en el mes de abundantísima lluvia de agosto se visitaron las sendas cada seis horas por dos veces. En cada visita se anotaba el

número de huellas encontradas en cada tramo de cada senda, así como la dirección de la huella (del animal desplazándose) y la localización de la senda.

En el mes de julio hubieron de cambiarse las sendas elegidas, dado que 10 tramos fueron anegados debido a las excepcionales inundaciones ocurridas. Los nuevos tramos se eligieron muy cercanos a los anteriormente utilizados.

## RESULTADOS

Consideremos en primer lugar la actividad global estacional de nuestros animales, es decir, la intensidad total de desplazamientos en cada estación del año, pasando a continuación a analizar las variaciones a lo largo del día, aunque también en ambas estaciones del año.

### Actividad global estacional

Sin consideración de la actividad a cada hora del día, es decir, globalizando los datos de todos los períodos diarios, una visión a la Fig. 20 indica ya una cierta estacionalidad: al parecer los chigüires se muestran más activos en la época de lluvias que en la de sequía, aunque la diferencia no resultara estadísticamente significativa.

Explorada la relación entre el número de huellas y el valor medio de precipitación, se apreció correlación positiva muy notable (estadísticamente significativa),  $r_s = 0,8$ ;  $p < 0,01$ , test de Spearman, Fig. 21). Nótese que la gran disminución en actividad global de julio a agosto coincidió con el comienzo de la época seca.

Si en lugar del número global de huellas tenemos en cuenta el total de sendas utilizadas (Fig. 22) por los chigüires, se repite de nuevo el mismo esquema, siendo también la correlación con la precipitación estadísticamente significativa y de signo positivo ( $r_s = 0,5$ ;  $p < 0,05$ , test de Spearman).

Una medida global de preferencia por cada biotopo nos viene dada por el total de huellas y sendas en los caños, sabana y selva. Vemos al respecto en Figs. 23 y 24 que el de selva es menos utilizado según ambos criterios que cualquiera de los otros dos biotopos, siendo las diferencias estadísticamente significativas (test de Friedman:  $p = 0,05$  para huellas y sendas., test de Wilcoxon:  $p < 0,01$  para la comparación con caños y  $p < 0,05$  para la comparación con sabana).

Según nuestros datos, la sabana y el caño son aproximadamente utilizados con igual intensidad (diferencias no estadísticamente significativas según criterios de huellas y sendas).

### Ritmo diario de actividad

Si consideramos ya el número total de huellas y en cada uno de los ocho períodos en que se descompuso el día, observamos en la Fig. 25 y 26 una cla-

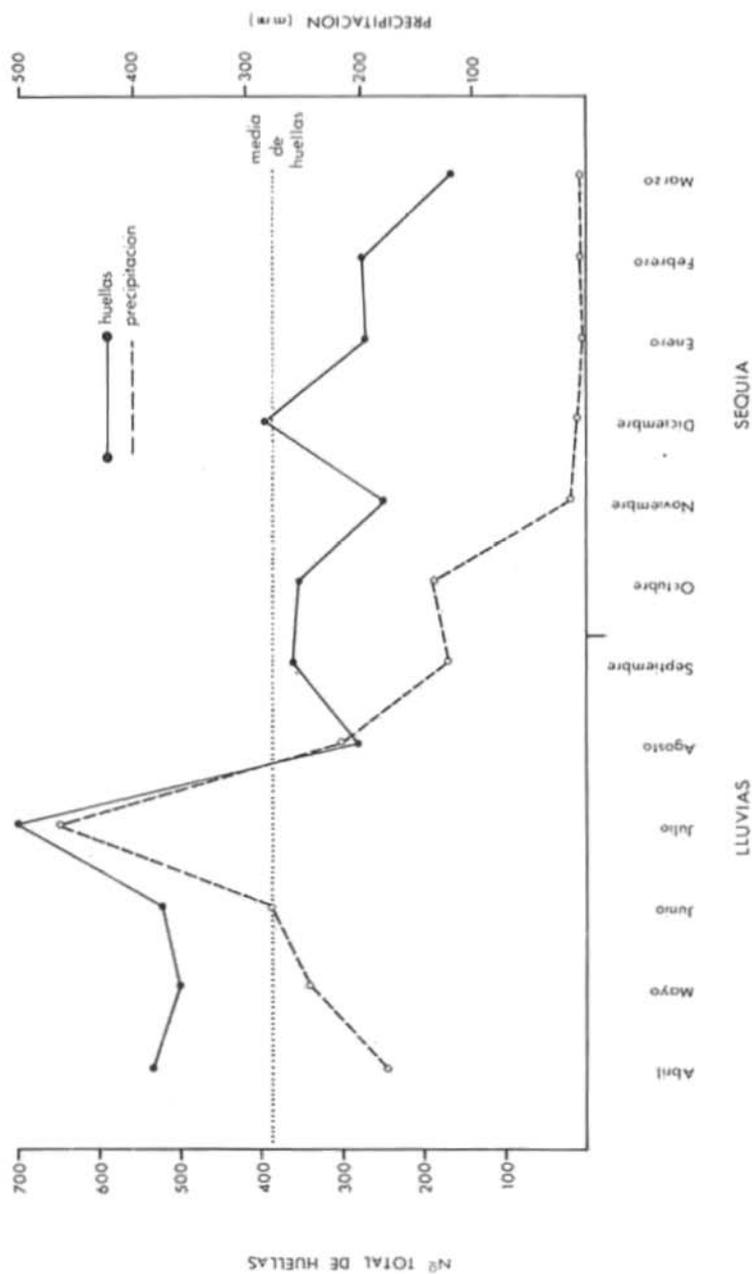


Fig. 20.— Grado de actividad, según el criterio de número de huellas registradas, en la época seca y lluviosa, comparado con el régimen de precipitaciones (valores medios).

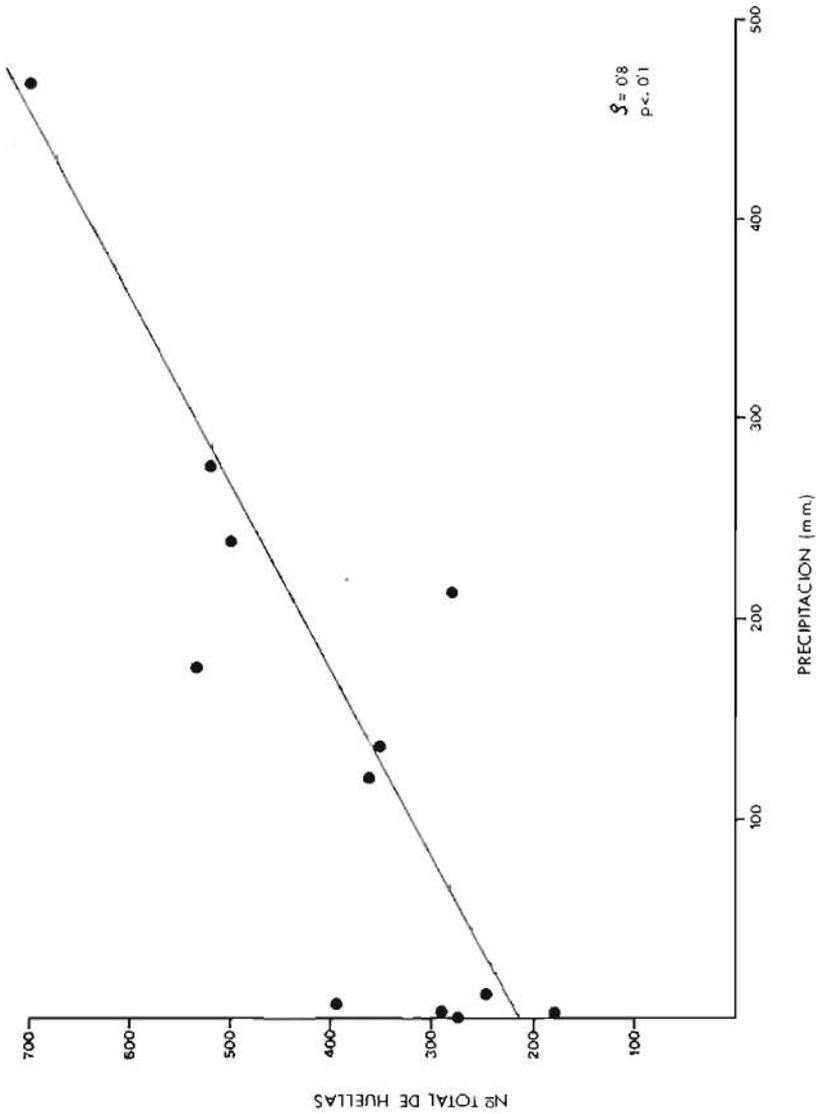


Fig. 21. — Correlación entre el número total de huellas y precipitación media.

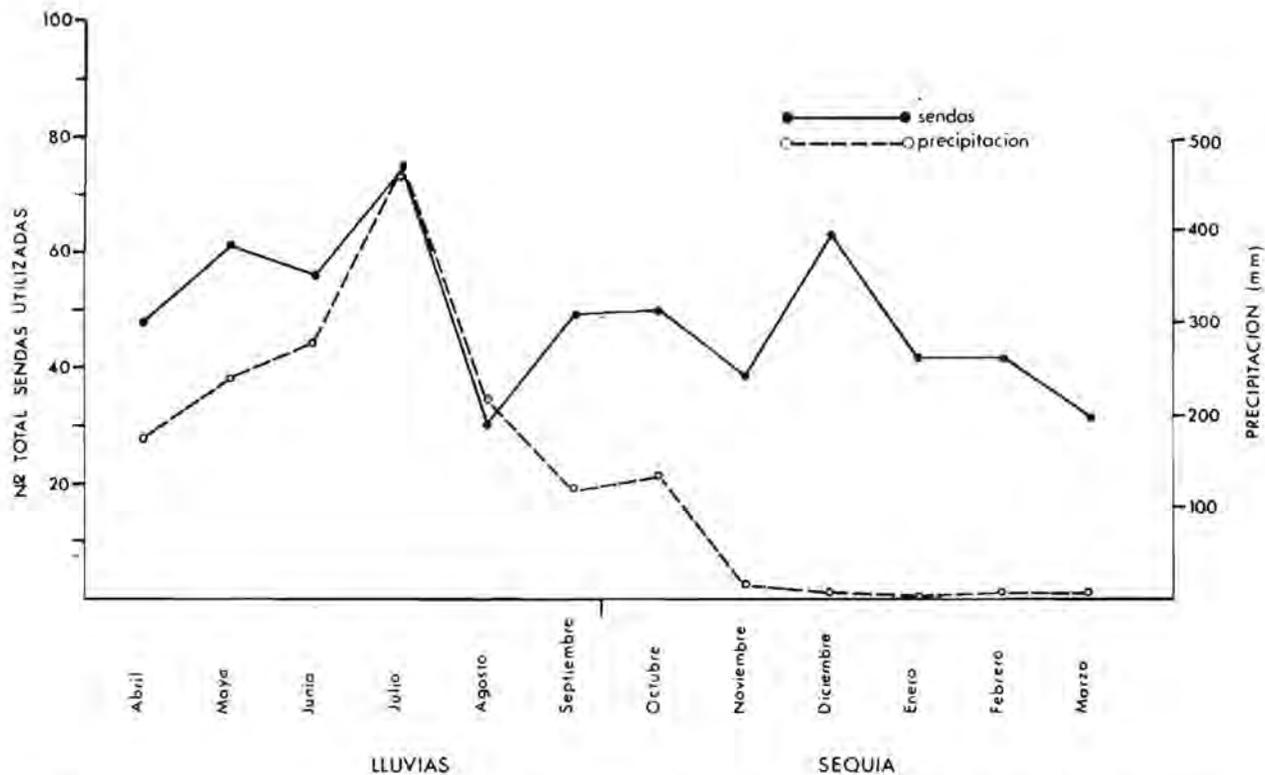


Fig. 22.— Grado de actividad, según el criterio de número total de sendas utilizadas, en la época seca y lluviosa, comparado con el régimen de precipitaciones (valores medios).

ra periodicidad a lo largo del día, notándose un incremento en la actividad a partir de las 15 horas, manteniéndose a un nivel similar durante toda la noche y hasta el amanecer, momento en que disminuye, para permanecer poco activos durante las calurosas horas del día (10 a 15 horas).

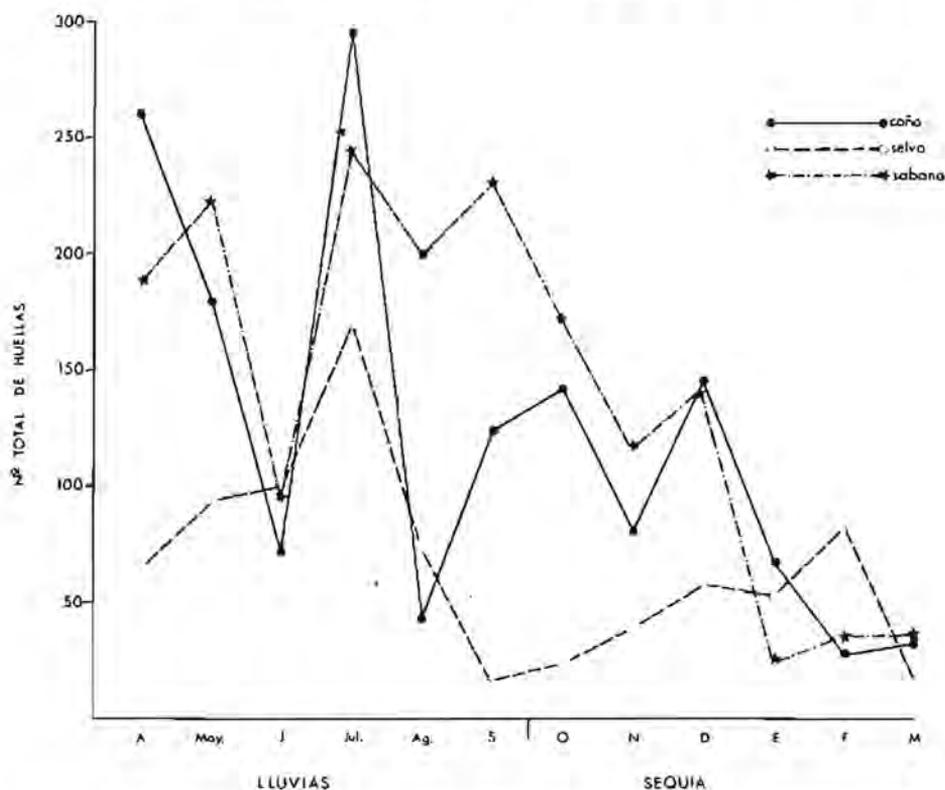


Fig. 23.— Frecuencia de huellas localizadas en los distintos biotopos usados por el chigüire en el área de estudio.

Al comparar el número total de huellas a lo largo del día en la época seca y húmeda (Fig. 27), se observa una más intensa actividad en esta última estación a lo largo de todo el día, diferencia que resultó estadísticamente significativa ( $p < 0,01$  test de Wilcoxon). En ambas estaciones el máximo de actividad se da durante el crepúsculo.

Una aproximación al conocimiento de la utilización de cada biotopo (caño, selva y sabana) nos viene dado por el número total de huellas cuantificadas en cada periodo del día y biotopo. Vemos en la Fig. 28 que la selva es de nuevo menos utilizada, siendo estas diferencias estadísticamente significativas (test de Friedman:  $p < 0,01$ ; test de Wilcoxon:  $p < 0,01$  para las dos posibles comparaciones). Las diferencias en utilización de caño y sabana no

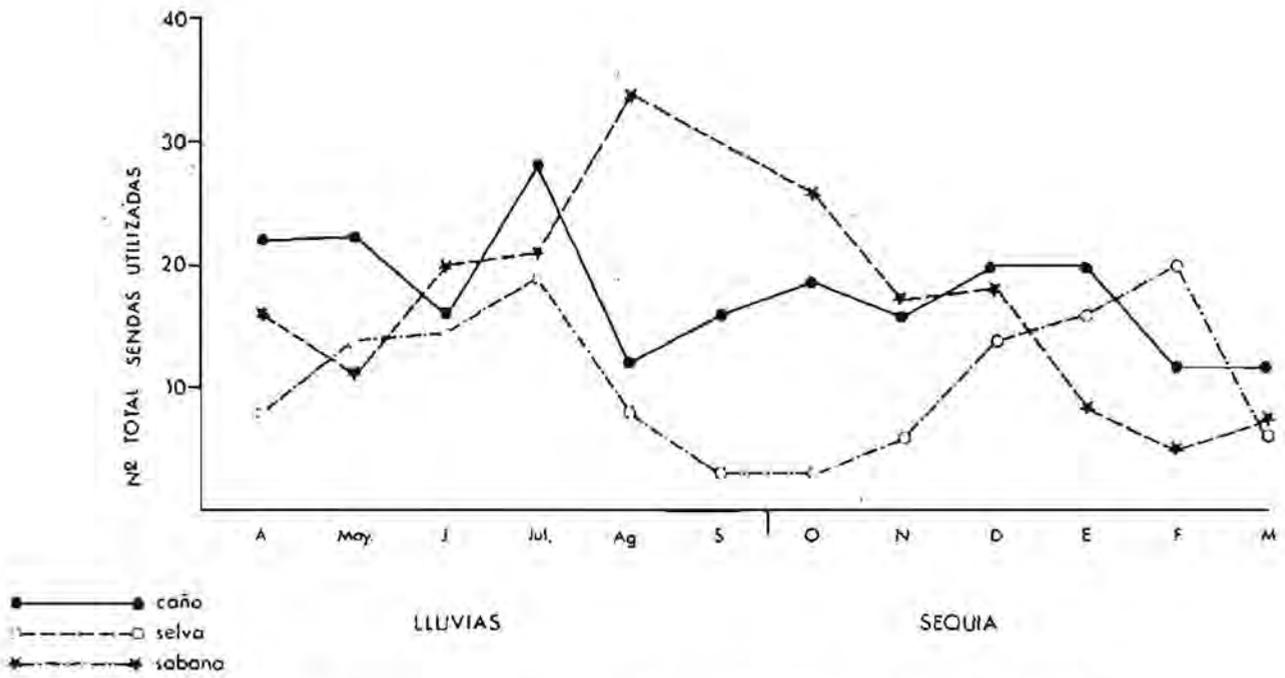


Fig. 24.— Número de sendas utilizadas por los chigueros en los biotopos que frecuenta en el área de estudio.

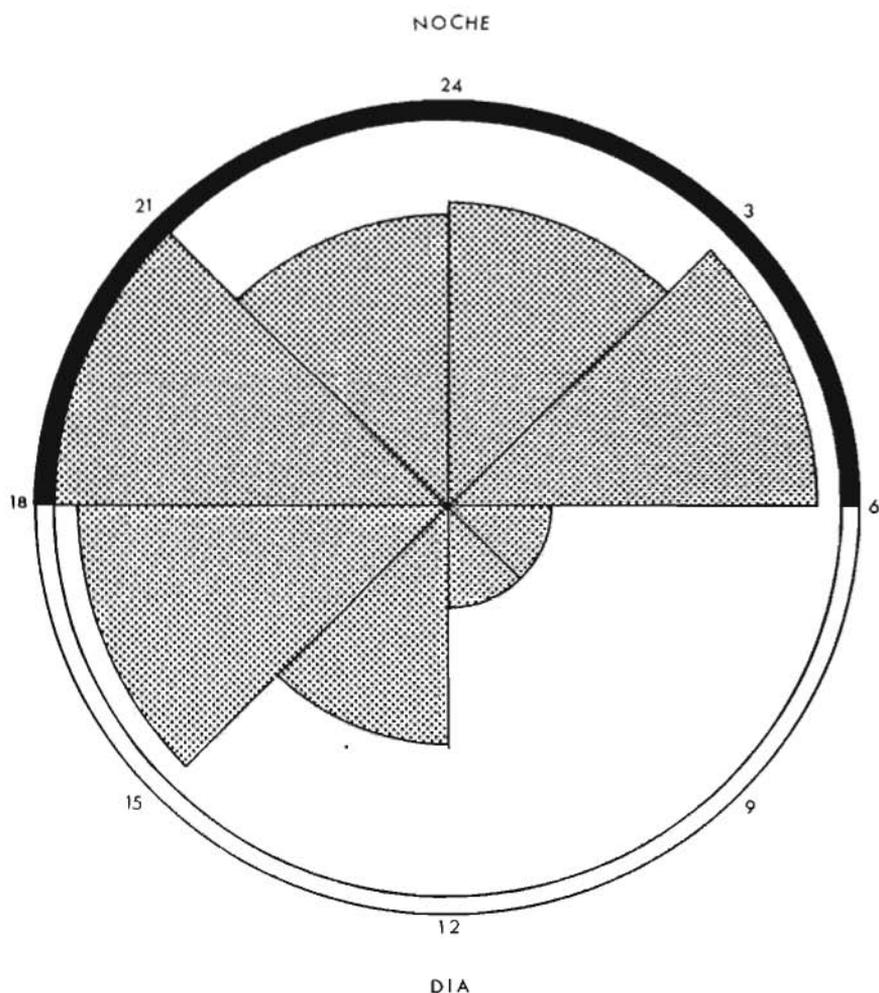


Fig 25.— Distribución del número total de huellas a lo largo del día durante todo el periodo de estudio.

son apreciables. Como un conjunto, en los tres biotopos el máximo de actividad se da al crepúsculo.

En cuanto a sendas utilizadas se repite de nuevo el mismo esquema (Fig. 29 y 30).

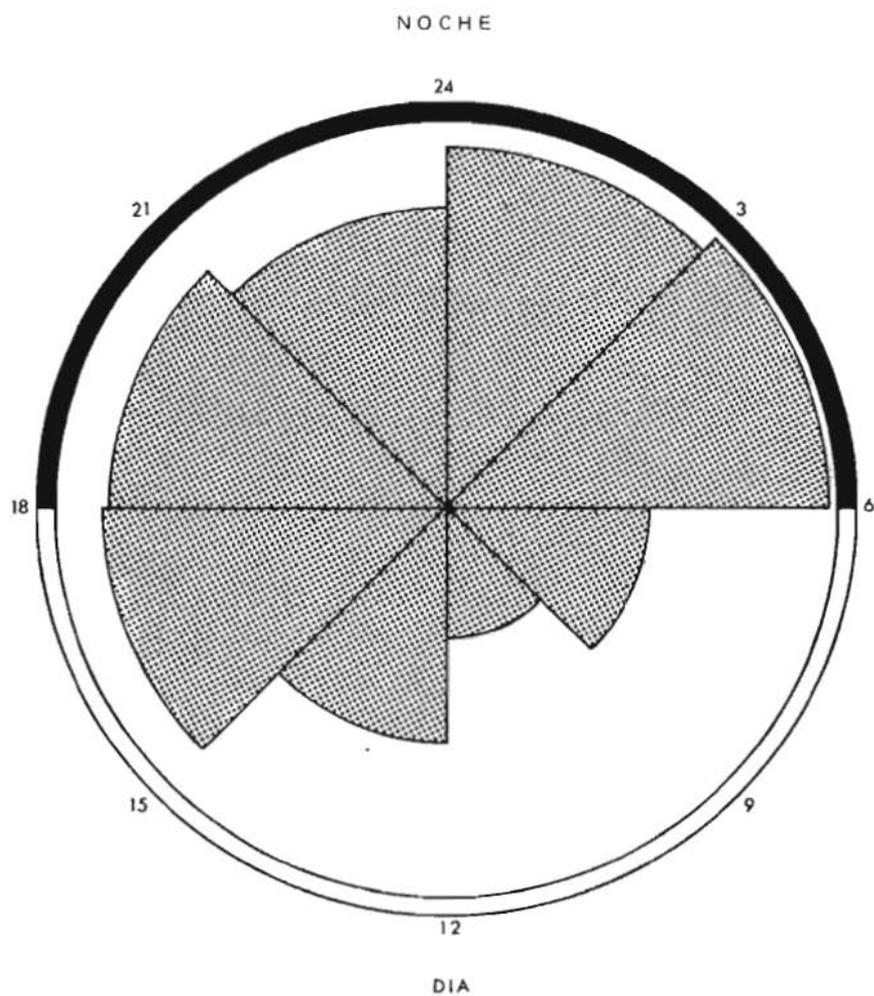


Fig. 26.— Distribución del número total de sendas a lo largo del día durante todo el período de tiempo.

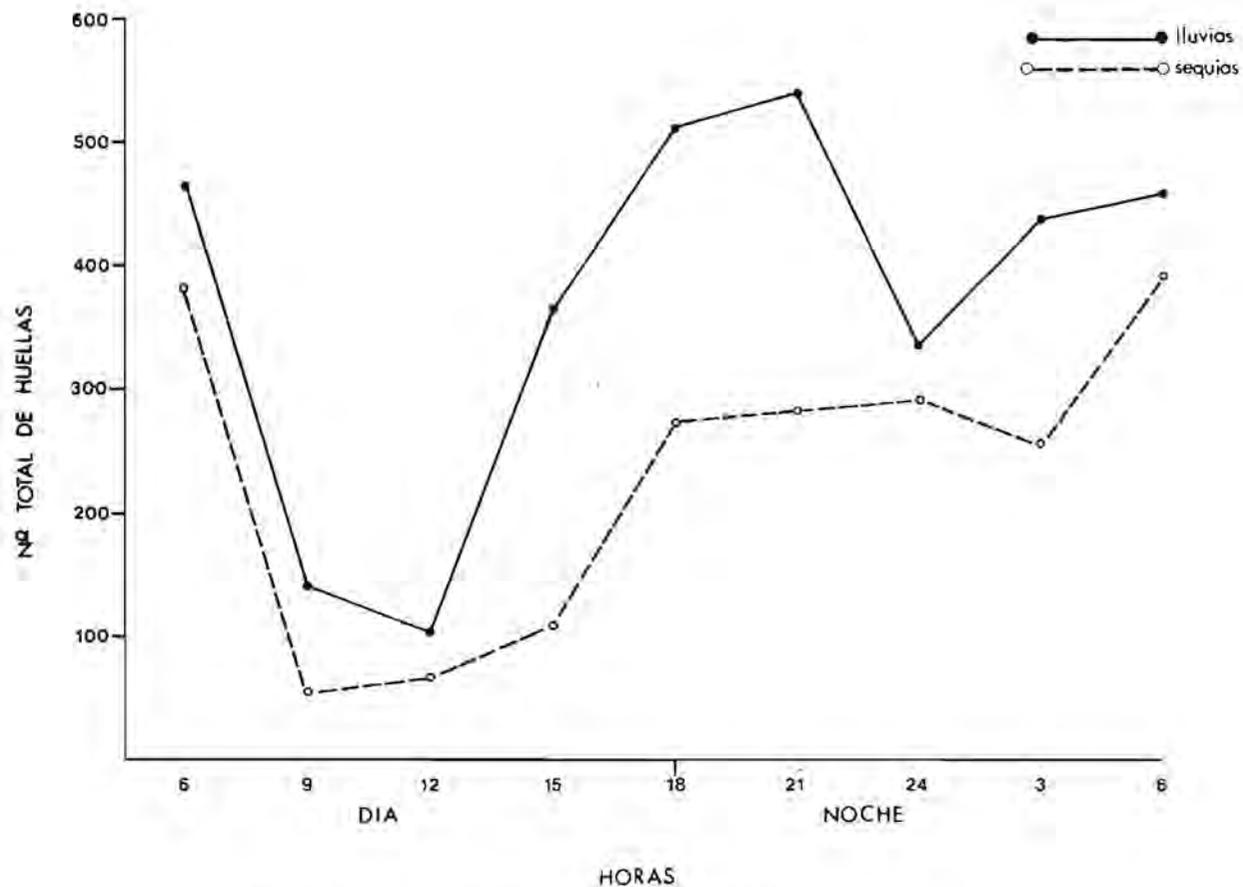


Fig. 27.— Frecuencia de huellas registradas a lo largo del día en la época seca y lluviosa.

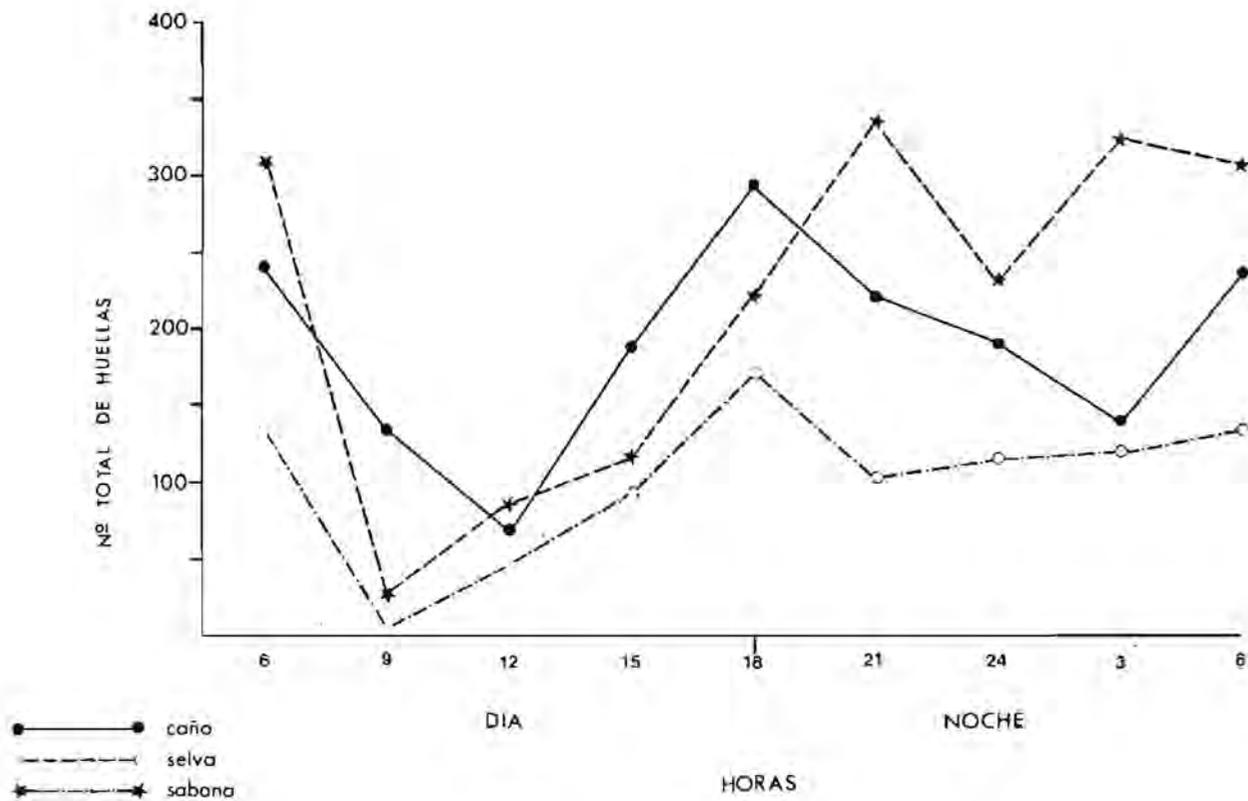


Fig. 28.— Número de huellas registradas a lo largo del día en los distintos biotopos del área de estudio.

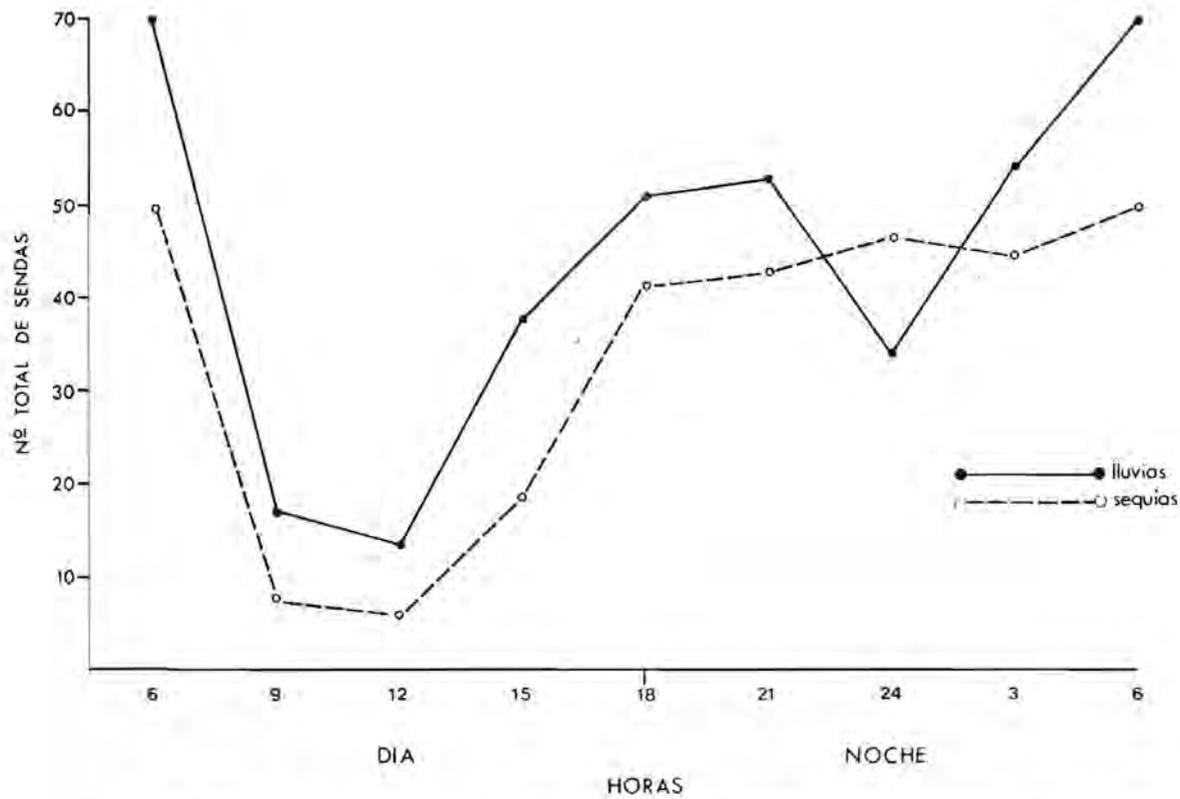


Fig. 29. – Número total de sendas utilizadas a lo largo del día por los chigüires según la época de sequía o de lluvias.

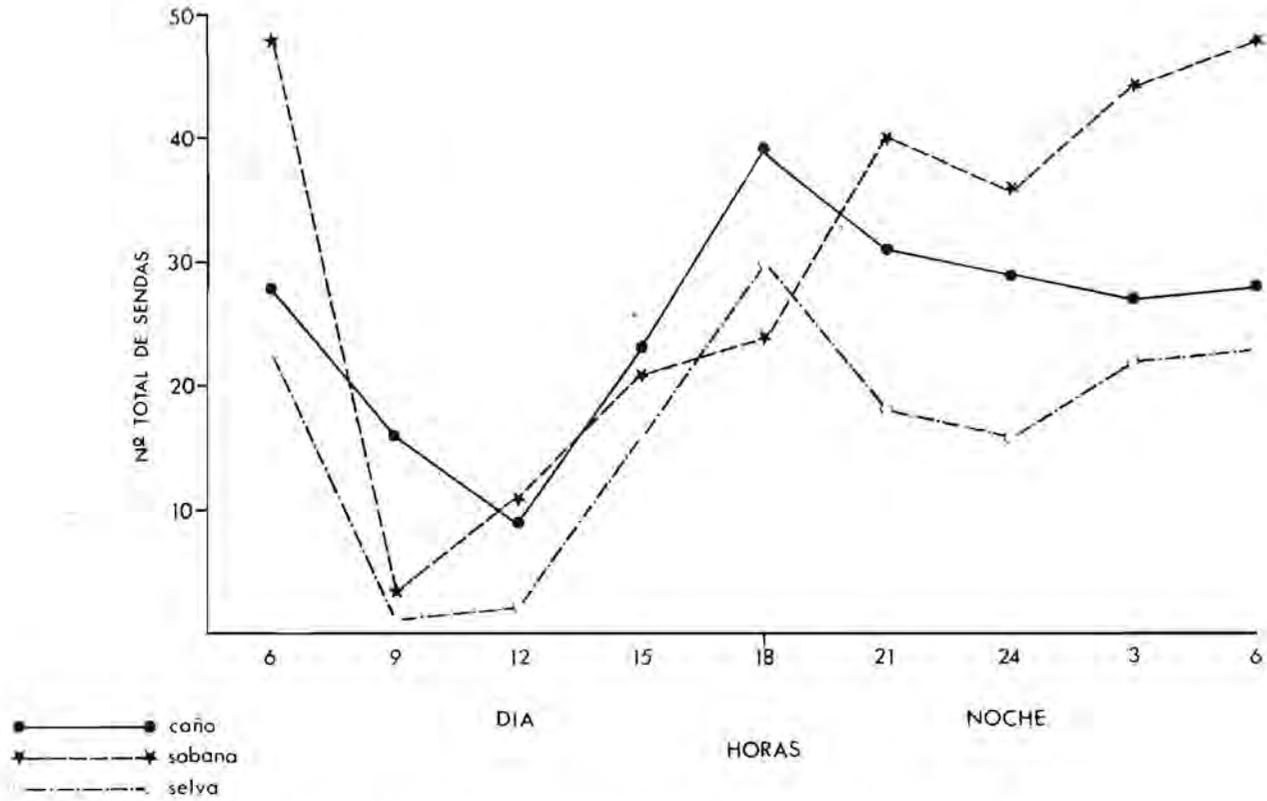


Fig. 30.— Número total de sendas utilizadas por los chigüires a lo largo del día según los biotopos que frecuentan en el área de estudio.

## CONCLUSIONES

Es evidente en nuestros resultados que los chigüires son eminentemente nocturnos y crepusculares vespertinos, en lo que no destacan del conjunto de los roedores.

Si nos concentramos primeramente en las diferencias estacionales, la mayor actividad registrada en cuanto a número de huellas y de sendas utilizadas se da durante la época lluviosa. La alta correlación positiva entre actividad e intensidad de precipitaciones, las interpretamos en relación con la mayor abundancia en ese momento de zonas encharcadas y de pastoreo. Los capibaras en la época de lluvias se desplazan con mucha frecuencia de unos cuerpos de agua o otros. En la época seca han de concentrarse en charcas concretas, desplazándose únicamente a los pastizales, habiendo de regresar cotidianamente a los puntos húmedos de referencia. Sin duda, todo ello viene condicionado por sus exigencias fisiológicas en cuanto a termorregulación, ya que el agua les hace perder calor y el barro debe protegerles de los rayos directos del sol, a más de proporcionarles protección antiparásitos.

La menor utilización de la selva la relacionamos con la escasez de hierba en su suelo, a diferencia de la gran abundancia de ella en la sabana, ya que no hallan los capibaras en la selva sino esporádicos frutos caídos de los árboles; además, si frecuentaran mucho este hábitat se arriesgarían más a la predación por yaguares, cunagueros y pumas. De hecho, tramos frecuentados de selva no constituyen a menudo sino zonas de paso entre áreas de sabana y, como un conjunto, el esquema del ritmo diario es muy similar entre estos dos biotopos (véase Fig. 28).

Al considerar el uso diario del caño y la sabana, es aparente en la Fig. 28 una presencia más intensa en los caños a partir de las 12 horas. Tendencia que se invierte al atardecer, ya que en ese momento los animales comienzan a hacer un uso mayor de la sabana, para permanecer en ella pastando durante toda la noche (véase Fig. 28 y 30). Desde el amanecer, cuando regresan a los lugares de descanso en los bordes de caños y bosques, hasta el mediodía, los chigüires permanecen prácticamente inactivos, muchos de ellos durmiendo.

Vista la actividad global (huellas y sendas), a lo largo del año, de nuevo se aprecia un menor uso de la selva, siendo utilizados caños y sabanas con similar intensidad.



## ETOGRAMA

### INTRODUCCION

La construcción del etograma se viene considerando como fase previa a cualquier estudio funcional sobre el comportamiento de la especie en cuestión, ya que, no en vano, el descubrimiento de la existencia de las pautas fijas de comportamiento, los elementos del etograma, ha marcado, a nuestro parecer, el nacimiento de la Etología.

En 1872, Darwin, en su obra "Expresión de las emociones en el hombre y los animales", sobre humanos, perros y varios animales domésticos, trata el comportamiento descompuesto en elementos simples, que él llama expresiones; no alcanza Darwin, sin embargo, a definir estos elementos, por lo que el descubrimiento queda en su obra entre líneas.

Hubo de llegar el año 1919 en que Whitman en EE.UU., estudiando palomas, y Heinroth (1910), en Alemania, observando patos y gansos, llamaron independiente y simultáneamente la atención sobre la existencia de actos estereotipados, muy fijos y característicos de cada especie, demostrando estas propiedades en lo que daría en llamarse pautas fijas de comportamiento (fixed action patterns).

Independientemente de la escuela europea de estudio del comportamiento animal, los psicólogos norteamericanos tendieron a restar importancia a las pautas fijas de comportamiento. Las escuelas europeas (Etología) y norteamericana (Behaviorismo) que de aquí surgieron mantuvieron por largo tiempo posiciones irreconciliables al respecto, en gran parte debido a un planteamiento erróneo y simplista del problema.

Mantenida por los etólogos europeos la idea de la pauta fija con su connotación de "innata" (heredada e incambiable sin necesidad de aprendizaje) y destacando los psicólogos behavioristas la gran importancia del ambiente (experiencia), en detrimento de la herencia, el problema se alejó más y más de la realidad, hasta que, haciéndose eco de los descubrimientos genéticos, Lehrman (1953) demostró lo artificial de considerar al animal sin ambiente (sólo heredando) o sin genotipo (sólo aprendiendo).

A partir de esta síntesis, ampliada por Thorpe (1963) y otros etólogos y psicólogos, la mayoría de los etólogos (sobre todo los británicos y holandeses) y los psicólogos comparados admiten la existencia de "pautas fijas de comportamiento", sin que la palabra "fija" implique una rigidez en todos los casos. Serían pues estos elementos o pautas actos coordinados de conducta, con un gran componente genético, relativamente estereotipados y muy característicos de cada especie.

Al destacar la importancia del etograma no queremos significar que sus elementos sean completamente objetivos, y buena prueba de ello es que varios observadores pueden reunir o separar en forma diferente los elementos de conducta de una misma especie según su propio criterio. Es, sin embargo, la mejor herramienta de que disponemos por el momento, hasta que estudios como los de Golani (1971, 1973), donde se analizan los movimientos coordinados que componen las pautas, se divulgen.

Para el caso del capibara, sujeto del presente estudio, hay varias descripciones de los elementos de su conducta en la literatura, aunque no se disponía hasta el momento de un etograma para la especie.

Las primeras descripciones, aunque someras, del comportamiento del capibara se deben a Azara (1802), Humboldt (1820) y Rengger (1830), entre otros, estos autores hacen referencia a los hábitos apacibles y otras generalidades del comportamiento de estos roedores. Cabrera y Yepes (1940) repiten las descripciones de Azara, aportando un grabado, donde se observa un chigüire en alerta y otro tumbado con crías. No es hasta 1968 en que se describe el comportamiento sexual de los chigüires (Ojasti, 1973), quien en su "Estudio Biológico del Chigüire" describe también con detalle algunos elementos de conducta, como posturas, distintas formas de locomoción y marcaje territorial.

## MÉTODOS

El etograma que aquí presentamos fué elaborado mediante observación directa de individuos viviendo socialmente en su ambiente natural, así como de cinco crías, mantenidas y cuidadas por el autor desde su nacimiento.

La primera fase consistió en determinar la existencia de determinadas pautas, y para llegar a individualizar elementos distintos se siguió el criterio de que éstos habían de ocurrir, al menos a veces, independientemente unos de otros. La observación era directa o bien se utilizaron prismáticos, se hicieron fotografías o se grabaron sonidos y observaciones en magnetofón (prismáticos de 10 x 40, cámara reflex Nikon y magnetofón Uher grabando a máxima velocidad).

Establecidos los elementos de conducta, se pasó a la segunda fase, la cuantificación del etograma, para ello se registró para cada acto la clase de

edad y sexo del ejecutante, así como la del receptor, de tratarse de pautas direccionales; también se registraban los actos que sucedían en los congéneres a la realización de cada elemento por cada ejecutante; así mismo, se anotaba la situación general que precedía a la realización de cada pauta. De esta manera, fué posible llegar a una idea general en cuanto a preferencias de ejecución y dirección, situaciones desencadenantes y efecto comunicativo sobre los congéneres.

## PAUTAS DE COMPORTAMIENTO

Se presentan a continuación los elementos del etograma del chigüire:

### 1.— Alerta (Fig. 31)

El animal, inmóvil y generalmente sobre las cuatro patas o sentado, yergue el cuello mirando fijamente hacia una dirección determinada, manteniendo las orejas levantadas y orientadas hacia la dirección en que mira.

Este comportamiento lo suelen realizar en mayor proporción las hembras adultas y crías, ya que de un total de 424 veces observadas, el 30 % se trataba de hembras adultas, el 32 % de crías, el 23 % de machos adultos y el 13,92 % de jóvenes.

Los estímulos desencadenantes de esta pauta son debidos principalmente a la presencia de chigüires extraños al grupo, o bien situaciones de peligro creadas por animales de otra especie, ya que de un total de 270 observaciones, el 37 % se debían a la presencia de un individuo de otro grupo, el 26 % a la presencia de hombres a caballo, el 10,5 % como respuesta a babos, el 8,2 % debida a la llegada de vacas y el 5,2 % producida por indicios de alarma en otro animal del grupo al emitir ladridos.

La realización de esta pauta desencadena principalmente la huída del ejecutante, ya que de un total de 295 observaciones, el 52,9 % de los casos uno o varios individuos del grupo huyen, el 27,4 % de las veces se ponen en la posición de descanso, en el 18,6 % de los casos siguen con la pauta que estaban previamente realizando, sin haber respuesta, y en el 17,9 % de los casos, ladrarán, provocando la realización de alerta en uno o varios individuos del grupo.

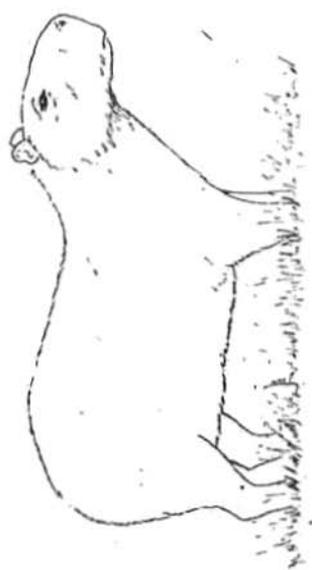
### 2.— Inmóvil (Fig. 31)

Se observa con mucha frecuencia a individuos adultos que permanecen inmóviles sobre las cuatro patas, con la cabeza algo caída, el cuello horizontal y los ojos semicerrados.

En 272 casos observados, un 42,1 % de la realización corresponde a machos adultos, un 32 % a hembras adultas, 14,9 % a individuos jóvenes y 10,9 % a crías.



VENTEAR



ALERTA



INMOVIL

Fig. 31

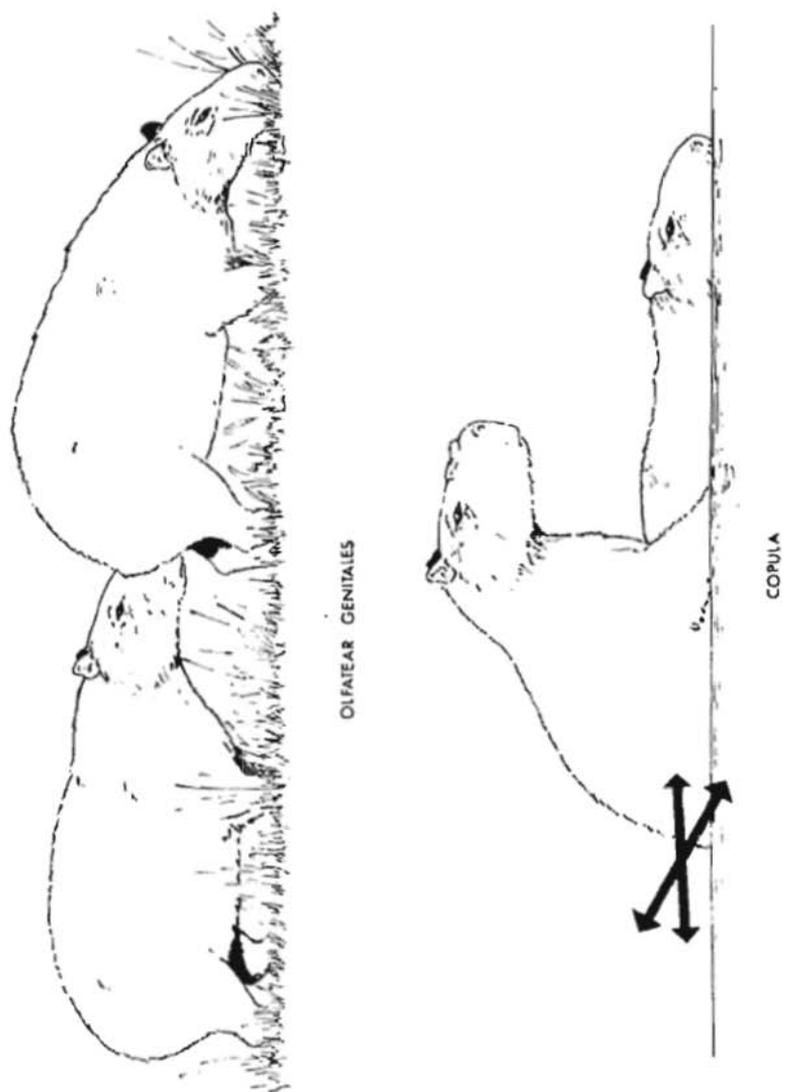


Fig. 32

### 3.— Olfatear (Fig. 32)

Durante este comportamiento el individuo aproxima el hocico a los genitales, resto del cuerpo o al hocico del otro sujeto. De un total de 244 casos registrados, el 19% hubo olfateo de genitales, el 38% se olfateó el hocico y el 43% cualquier parte del resto del cuerpo.

Esta pauta fué observada un total de 244 ocasiones, de ella, 36,2% fué ejecutado por hembras adultas, 24,2% por machos adultos, 25,4% por jóvenes y 13,9% por crías.

Cuando el ejecutante olfatea a otro individuo, puede provocar una huída, o bien no desencadenar respuesta: así, de 169 registros, en el 40% de los casos el receptor no se afectó, en un 19% provocó que el ejecutante marcara el territorio, en un 14% se desencadenó una persecución por parte del ejecutante, en un 14% el receptor emprendió la huída sin persecución por parte del ejecutante, y en un 13% el ejecutante le dirigió el hocico al otro individuo, provocando la huída.

En ocho ocasiones en que una cría olfateó a una hembra, ésta respondió olfateándola también. Así mismo, es muy frecuente que la madre olfatee las crías mientras estas maman.

### 4.— Dirigir hocico (Fig. 33)

El actor, sobre las cuatro patas, sentado o bien tumbado, gira la cabeza dirigiendo el hocico hacia el otro individuo. Con frecuencia, esta pauta viene acompañada del sonido trémulo emitido por el animal ejecutante.

El sujeto que ejecuta la pauta puede efectuarla estando pastando, desplazándose, o bien descansando, pudiendo dirigirla hacia animales que se encuentren incluso a más de cinco metros de distancia. Esta actividad suele ser ejecutada por machos adultos, así, de 589 casos registrados, el 56,5% fué realizada por ellos, el 33,7% por hembras adultas, el 8,3% por jóvenes y el 1,3% por crías.

La realización de esta pauta es desencadenada principalmente por la presencia de otro individuo cerca del ejecutante mientras éste pasta o está descansando tumbado, ya que de 420 casos registrados, el 51% se debió a la aproximación de otro chiguire, el 24,7% a la presencia de un individuo extraño al grupo, el 12,8% se registró en machos adultos al intentar copular con hembras y un 8,5% por machos adultos hacia otros machos que intentaban copular con hembras en celo.

Esta pauta desencadena la huída en los receptores y así, en 358 registros, el 67,8% fue seguido de huída por parte del receptor, un 29,3% el receptor respondió apartándose, y en un 2,7% hubo lucha entre ambos. Se registraron dos casos en que fue seguido de cópula.



Fig. 33

### 5.— Ventear (Fig. 31)

La realización de esta pauta viene dada por el levantamiento del hocico por parte del ejecutante, moviendo los bordes de los orificios nasales al olfatear el aire. Mientras se efectúa este comportamiento, el ejecutante permanece inmóvil sobre las cuatro patas, o bien en posición de sentado.

Esta pauta es realizada principalmente por machos adultos, así, de 132 casos registrados, 76,5 % de ellos corresponden a machos adultos, 17,4 % a hembras adultas y 6,0 % a jóvenes, no habiendo sido observada nunca en crías.

Las observaciones efectuadas parecen indicar que esta pauta se desencadena por situaciones de alarma, así, de 81 casos registrados, 31 de ellos fueron realizados en la posición de alerta frente a un peligro y en 49 casos ante la presencia de un capibara extraño al grupo.

De 88 casos registrados, en 49 de ellos esta pauta no pareció desencadenar ninguna otra pauta, únicamente en 12 de ellos el ejecutante marcó territorio a continuación, en 28 casos el capibara atacó a otro congénere extraño al grupo, persiguiéndolo, y en 11 casos dirigió el ejecutante el hocico hacia el receptor, emprendiendo éste la fuga.

### 6.— Arrancada

El sujeto, estando pastando, en descanso o en alerta, inicia una corta y brusca carrera muy rápida, pudiendo llegar a dar saltos al mismo tiempo.

Esta pauta es ejecutada sobre todo por individuos jóvenes, así, de 242 casos registrados, 49,5 % corresponde a crías, un 23,3 % a jóvenes, un 14,8 % a hembras adultas y un 13,2 % a machos adultos.

El acto de arrancada es efectuado en cualquier momento, interrumpiendo la pauta que se estaba efectuando, o bien es desencadenado en momentos de alarma, así, de 187 registros, 31 de éstos se debe a estos momentos de peligro.

Esta actividad induce a realizar la pauta de alerta y huida en el grupo y, así, de 181 registros, el 24,3 % provocaron alerta en algún individuo del grupo, el 15,4 % motivó la huida de algún chigüire y el 60,2 % no provocó ningún cambio en el comportamiento de la manada.

### 7.— Empujar

Durante la realización de esta pauta, el sujeto empuja, ya sea con el hocico o bien con el pecho, al receptor. En el primer caso baja la cabeza y, haciendo contacto con el hocico en el lomo o genitales del receptor, lo empuja, haciendo que el otro se desplace. En la pauta empujar con el pecho, el ejecutante, levantando la cabeza y estirando el cuello, empuja con el pecho al receptor, obligándolo a desplazarse.

Estas pautas se presentan sobre todo en machos adultos y, así, de un total de 194 registros donde 108 fueron realizados con el pecho y 85 con el ho-

cico, el 51,5% fue efectuado por machos adultos, el 30,5% por jóvenes, el 15,9% por hembras adultas y el 2,6% por crías. Así mismo, los receptores suelen ser hembras adultas: de 192 casos registrados, el 79,6% corresponde a hembras adultas, 12,5% a crías, 6,25% a jóvenes y 1,5% a machos adultos.

Los ejecutantes comienzan a efectuar esta pauta ante estímulos sexuales: de un total de 171 registros, 87,1% de ellos tiene lugar durante la persecución con cópula, un 9,3% a la presencia de un extraño al grupo y 0,2% a juego.

Generalmente, este comportamiento desencadena en los receptores la cópula: de 191 casos registrados, en 78% de los registros tuvo lugar una cópula, en 12,5% de los casos fue seguido de juego por parte del receptor y en 9,4% desencadenó la huida.

### 8.— Mamar

Esta actividad se presenta solamente en las crías, realizándose a cualquier hora del día o de la noche.

Al acercarse las crías a la madre, ambas pueden emitir el sonido de llamada o el sonido trémulo. Al comienzo de esta pauta las crías empujan las mamas con el hocico, permaneciendo éstas de pie o sentadas mientras maman. La madre generalmente permanece entre tanto de pie.

De un total de 67 casos registrados en que se cronometró el tiempo de lactancia, la duración media fue de 4,8 minutos.

### 9.— Revolcarse

Durante este acto, el sujeto, tumbado sobre agua, barro o tierra, se revuelca, moviendo todo el cuerpo y frotándolo mediante movimientos laterales contra el sustrato, quedando, si es barro, completamente impregnado por éste, a modo de capa protectora contra insectos y otros parásitos. Mientras se revuelcan estiran con frecuencia los miembros y arquean la columna vertebral.

Esta pauta es ejecutada principalmente por hembras adultas: así, de 333 registros, el 59,4% corresponde a éstas, el 25,8% a jóvenes, el 7,2% a machos adultos y el 9% a crías.

El acto de revolcarse en sí parece no contener ninguna señal comunicativa y, si acaso, incita a algún animal cercano, sobre todo en jóvenes, al juego: así, de 263 registros, en 35 casos pareció inducir a jóvenes a jugar.

### 10.— Rascarse

El chigüire, generalmente en posición de sentado, y, menos frecuentemente en descanso o de pie, se rasca distintas partes del cuerpo con las patas, tanto delanteras como traseras, empleando para ello incluso los dientes.

En 244 registros efectuados, el 38,5% lo ejecutaron hembras adultas,

26% machos adultos, el 18% fueron efectuados por crías y 16,8% por jóvenes.

Así mismo, de 178 registros, en 114 de ellos el animal estaba en posición sentado y 64 en descanso.

Esta pauta no parece constituir señal comunicativa, ya que no se observa ningún cambio en el comportamiento de ningún miembro cercano del grupo mientras se ejecutaba.

### 11.— Perseguir

El sujeto anda o corre tras el receptor, mientras éste huye. Ambos individuos suelen entre tanto emitir el sonido trémulo, pudiendo incluso ladrar o castañetear los dientes.

El ejecutante suele ser un macho adulto: así, de 531 casos registrados, el 68 se trataba de ellos, el 20,3% correspondía a hembras adultas, el 9% a jóvenes y el 2,5% a crías. La situación es diferente respecto a los receptores, que suelen ser jóvenes: así, de 531 registros, el 43% corresponde a jóvenes, el 28% a machos adultos, el 18% a hembras y el 9,6% a crías.

Los sujetos realizan este comportamiento en respuesta a la presencia de otro animal no perteneciente al grupo, o bien la persecución es parte del cortejo: de 135 registros, 40,7% fueron motivados por la presencia de un chigüire extraño al grupo, un 33% fue realizado por un macho al aproximarse otro macho a una hembra en celo, un 19,2% durante el cortejo previo a la cópula y un 6,6% fue motivado por juego.

En todos los casos esta pauta desencadenó la huída del receptor. En 57 casos hubo marcaje territorial por parte del ejecutante del acto.

### 12.— Huir

Esta consiste en el apartamiento por parte de un individuo o de la manada de un estímulo amenazante (congéneres, peligro externo, etc...).

Aunque con mucha frecuencia en la huída toman parte todos los miembros del grupo, se observa que las hembras adultas la ejecutan más frecuentemente: así, de 765 casos registrados, un 40,5% corresponde a éstas, un 32,8% corresponde a machos adultos, el 12,6% a jóvenes y un 13,9% a crías.

De 544 casos registrados, el 57,9% se desencadenó en respuesta a que otro congénere dirigiera hocico hacia el ejecutante, el 28,1% fue respuesta a presencia de ganado vacuno, el 5,5% ante presencia de hombres a caballo, el 4,4% ante babos, el 2,7% ante el vehículo funcionando, y el 1,4% ante presencia de perros.

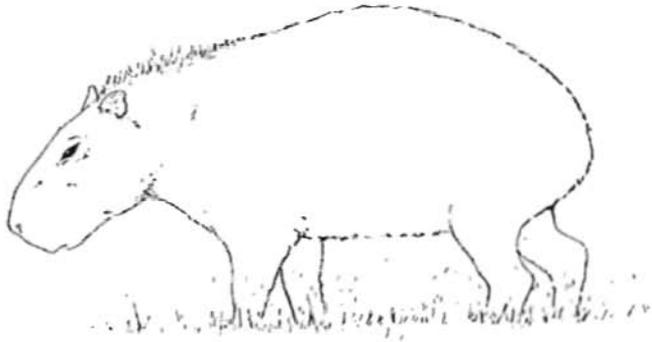
Un chigüire al emprender la huída suele incitar el seguimiento por parte de los demás miembros de la manada.

### 13.— Marcar con genitales (Fig. 34)

El sujeto, mientras pasta o se desplaza, pasa sobre una mata o arbustillo,

frotando contra ellos toda la parte ventral del cuerpo y manteniendo por unos instantes las ramas en contacto con los genitales, generalmente estiran entre tanto las patas posteriores pudiendo incluso orinar sobre la vegetación.

Este tipo de marcaje se presenta sobre todo en los machos adultos: así, de 534 registros, el 47% corresponde a éstos, el 33% a hembras adultas, el 17% a jóvenes y el 2,2% a crías.



ERIZAR PELAJE



MARCAJE CON GENITALES

Fig. 34

El marcaje con genitales parece ser desencadenado principalmente por la llegada a una zona de pastoreo, pastando a continuación, así mismo, es muy frecuente después de haber marcado el territorio con el hocico, o durante los desplazamientos. Así, de 361 registros, el 63,3% se efectuó durante el pastoreo, el 25,3% durante desplazamientos y el 11,2% en la huída.

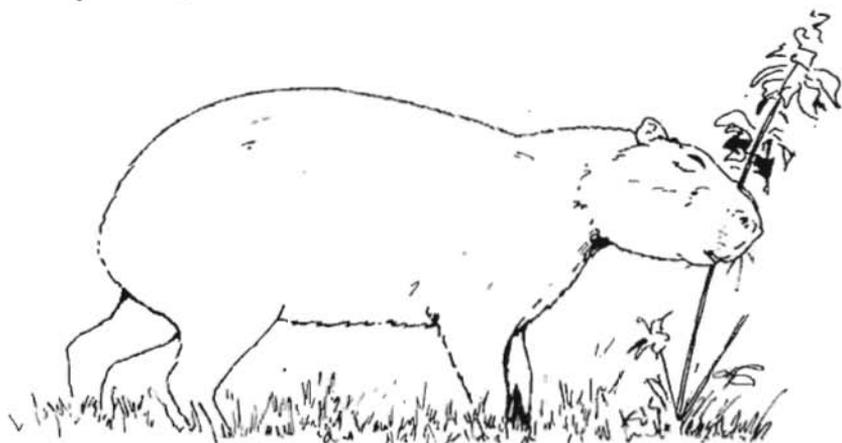
Este acto no parece desencadenar ningún comportamiento en los congéneres, ya que de 343 casos, sólo en 12 de ellos, tras marcar, fue el ejecutante atacado por otros no pertenecientes a la manada.

#### 14.— Marcar con hocico (Fig. 35)

El animal frota repetidas veces la prominencia glandular existente en el hocico con ramas, árboles, etc., al tiempo que permanece sobre las cuatro patas o sentado.

Este acto se presenta sobre todo en machos adultos, ya que de 642 casos registrados, el 45 % se dio en éstos, el 27 % en hembras adultas, el 24,9 % en jóvenes y el 2,1 % en crías.

Al igual que para la actividad marcar con genitales, ésta se realiza sobre todo al pastar en zonas no utilizadas en el día, así como durante los desplazamientos y huídas.



MARCAR CON HOCICO

Fig. 35

De 407 registros, el 51,8 % se efectuó durante el pastoreo, el 38,5 % en los desplazamientos y el 9,5 % en huídas.

De igual forma, parece que esta pauta no incide sobre el comportamiento de los animales del grupo, no habiéndose observado cambio alguno sobre el comportamiento del resto de la manada.

#### 15.— Lucha (Fig. 33 y 36)

Dentro de este comportamiento englobamos una serie de pautas que generalmente se dan de una forma sucesiva, éstas son: "unir el hocico", "estirar cuello" y "abrazo". En "unir hocico" el sujeto se aproxima al receptor y ambos unen los hocicos, permaneciendo así unos instantes; más tarde, pueden separarse, o bien adoptar la postura de "estirar cuello", consistente en levantar la cabeza estirando el cuello y tocándose apenas con las bocas. Durante la ejecución de estas dos posturas, pueden permanecer ambos animales sobre las cuatro patas, o bien en posición de sentados.



ABRAZO - LUCHA

Figura 36

Desde el acto de “estirar cuello” pueden pasar a la posición “abrazo”, para ésto se elevan ambos individuos en el aire, apoyándose uno con otro con las patas delanteras y permaneciendo así unos segundos, hasta que uno de ellos cae y el contrincante se lanza a morderlo con la boca muy abierta, mostrando los incisivos al tiempo que lo persigue.

Dentro de este comportamiento de lucha incluimos también la pauta de ataque; en este acto el sujeto se lanza repentinamente contra otro con la boca ampliamente abierta y con intención de morder. El receptor siempre huye, si bien puede detenerse y hacer frente al atacante, desarrollándose entonces en forma secuencial las pautas “unir hocico”, “estirar cuello” y “abrazo”.

Este comportamiento generalmente viene acompañado de erizamiento del pelo, castañeteo de dientes y sonido trémulo.

El comportamiento de lucha lo mostraron sobre todo las hembras adultas y jóvenes: así, de 130 casos registrados, el 40,7% lo presentaron hembras adultas, el 34,6% corresponde a jóvenes, el 18,4% a machos adultos y el 6,1% a crías.

Los individuos receptores suelen ser ante todo jóvenes, así, de 129 registros, el 49,6% corresponde a éstos, el 34% a hembras adultas, el 7,7% a machos adultos y el 8,5% a crías.

En este comportamiento de lucha, de 65 registros de "unir hocico" sólomente en 17 casos hubo "estirar cuello", en 6 hubo "abrazo" y en 5 de éstos el ejecutante llegó a morder al receptor. Contabilizándose únicamente 9 casos donde se presentó la pauta de ataque.

Este comportamiento es desencadenado generalmente por la presencia de un animal extraño al grupo, la aproximación de un congénere del grupo mientras pastan, o bien como resultado del comportamiento de juego. Es así que de 65 casos registrados, en 24 de ellos la lucha ocurre tras el juego, en 22 casos tras la aproximación de un individuo no perteneciente al grupo y en 19 por aproximación del receptor al ejecutante durante el pastoreo.

Normalmente estas pautas desencadenan en los congéneres la postura de alerta e incluso la huída.

## 16.— Juego

Incluimos en este comportamiento una serie de pautas ligadas por su significado de juego, y que son: "revolcarse", "unir hocico", "estirar cuello", "abrazo", "mordisqueo" y "subirse sobre".

Las pautas "unir hocico", "estirar cuello" y "abrazo" son similares a las presentadas en el comportamiento de lucha, aunque, sin embargo, con un claro significado de juego, si bien puede degenerar a un comportamiento agresivo.

La pauta "revolcarse" se presenta generalmente en el agua y consiste en subirse un individuo sobre otro revolcándose ambos en el agua al mismo tiempo que se muerden suavemente en distintas partes del cuerpo.

La pauta "mordisqueo" tiene lugar cuando el ejecutante muerde repetidas veces y suavemente al receptor en distintas partes del cuerpo, generalmente en la boca y en el cuello. Este acto se puede presentar a la vez que la postura "estirar cuello" y "revolcarse". En la postura de "subirse sobre", el ejecutante se sube sobre el receptor, permaneciendo encima de él unos segundos, para más tarde o bien apartarse o revolcarse junto con el receptor en el agua.

En la realización de este comportamiento intervienen generalmente animales jóvenes: así, de 242 registros, en el 46,6 % eran éstos, el 34,2 % se trata de crías, el 16,5 % eran hembras adultas y en 2,4 % eran machos adultos.

El comportamiento de juego tiene lugar generalmente en el agua y se desencadena durante los desplazamientos; así, de 143 registros, 91 se desencadenaron durante los desplazamientos y 52 desde la posición de descanso.

La realización de este comportamiento puede inducir al juego a otro animales del grupo, sobre todo a los jóvenes y crías; sin embargo, puede llevar al comportamiento de lucha, tanto en jóvenes como en adultos. Es así que de 141 casos registrados, si bien en 106 no hubo respuesta concreta, en 35 casos desencadenó el comportamiento de lucha.

Durante este comportamiento generalmente emiten el sonido trémulo.

**17.— Erección**

La erección se observa raramente, en el presente estudio sólo en tres ocasiones, en que un macho adulto, mientras dirigía hocico hacia otro macho adulto, presentaba erección, con movimientos del pene hacia arriba y abajo, aumentando la frecuencia de los movimientos.

Esta pauta fue observada después de perseguir repetidas veces el ejecutante al receptor, continuándose después la persecución.

**18.— Bostezo**

El sujeto abre la boca y la mantiene abierta por unos segundos. Tiene lugar esta pauta generalmente en posición de descanso o sentado, aunque también se ha observado mientras pastan, además es efectuada por todos los miembros sin distinción en cuanto a clase de edad y sexo.

**19.— Descanso (Fig. 37)**

Según la colocación de los cuartos delanteros, se consideran dos variaciones de esta pauta.

En la postura de máximo relajamiento el cuerpo se apoya de costado en toda su longitud; es frecuente observar esta pauta en los sitios resguardados, o cuando los chigüires son desparasitados por aves.

En la segunda variante del descanso el chigüire descansa sobre el vientre, apoyándose en las patas traseras, que las mantiene recogidas, y en los codos, pudiendo mantener las extremidades anteriores paralelas al cuerpo o cruzadas una sobre otra. La cabeza la mantienen erguida, aunque a veces la apoyan sobre las manos. Normalmente los ojos los mantienen semicerrados.

**20.— Sentado (Fig. 37)**

En esta posición el animal mantiene las extremidades anteriores rígidas, apoyando las manos en el suelo, y con las extremidades posteriores recogidas en la misma posición que en la postura de descanso. La cabeza la mantiene ligeramente inclinada, generalmente con los ojos abiertos, oteando a veces el horizonte.

**21.— Pastar**

El sujeto, generalmente de pie, mantiene la cabeza a ras del suelo mientras camina lentamente y va cortando los vegetales, que a continuación mastica.

Es frecuente observar también a animales que pastan desde la posición de sentado o de descanso, moviendo la cabeza y alcanzando con el hocico la vegetación que le rodea. La vegetación la cortan con los incisivos, masticándola con movimientos anteroposteriores de la mandíbula.



SENTADO



DESCANSO



ACOSTADO

Figura 37

Si la alimentación se efectúa en el agua (principalmente en la estación de lluvias) el animal se mantiene sumergido con la parte superior de la cabeza por encima de la superficie, alimentándose de las plantas flotantes; además, con frecuencia se sumerge y arranca la vegetación del fondo de las lagunas.

## 22.— Aproximarse

En las distintas formas de locomoción (andando, al trote, al galope) o en la pauta de arrancada, el ejecutante se dirige hacia el receptor que se encuentra inmóvil, pastando o en la posición de descanso.

Esta pauta la realizaron, de un total de 449 veces, 30,9 % de ellas los machos, 29,3 % las crías, 25,1 % las hembras y 13,3 % los jóvenes.

La realización de esta pauta induce al receptor de la misma a apartarse del ejecutante, más raramente no hay respuesta.

## 23.— Erizar pelaje (Fig. 34)

El animal eriza los pelos de la nuca o de la mayor parte del cuerpo. De 95 casos registrados, en 53 hubo erizamiento del pelo de la nuca y en 42 de todo el cuerpo.

De un total de 391 registros, en 45 % ocurrió en machos adultos, en 43,7 % en hembras, en 9,7 % en jóvenes y en 1 % en crías.

El erizamiento de todo el pelaje es desencadenado al posarse sobre ellos las aves que les desparasitan. Sin embargo, el erizamiento de la nuca está ligado a pautas agresivas o de alarma, así, de 52 casos registrados, 18 de ellos tuvieron lugar mientras el ejecutante realizaba la pauta de dirigir hocico, 10 casos durante la pauta alerta, 9 en huida, 9 en perseguir y 5 al marcar con el hocico.

## 24.— Cópula (Fig. 32)

Cuando la hembra está en celo, el macho la sigue, andando ambos lentamente, la olfatea los genitales o la empuja con frecuencia con el hocico y el pecho, hasta que ambos llegan a un caño o laguna, donde el macho continúa siguiéndola, nadando en pos de ella y continuando empujándola con el hocico y el pecho; la hembra, apartándose del macho, con frecuencia se sumerge y éste la sigue, sumergiéndose también, perdiendo, sin embargo, repetidamente el contacto con ella. Este cortejo puede durar más de 15 minutos, pudiendo ser interrumpido en cualquier momento sin realizarse la cópula.

En un momento dado la hembra se detiene, entonces el macho puede montarla por detrás, mientras mantiene la cabeza levantada y la sujeta con los miembros anteriores, los que apoya en la parte anterior o media de los flancos, realizando entonces hasta 15 empujones durante la intromisión, con un último empujón más intenso y en el que su cuerpo avanza y se eleva más. La hembra ha permanecido entre tanto medio sumergida en el agua, elevando



Área de campo de uno de los grupos observados y casamata de observación.



Desplazamiento.

Figura 38



Huída.



Abrazo-Lucha.

Figura 39



Marcar con genitales.



Marcar con hocico.



Perseguir.



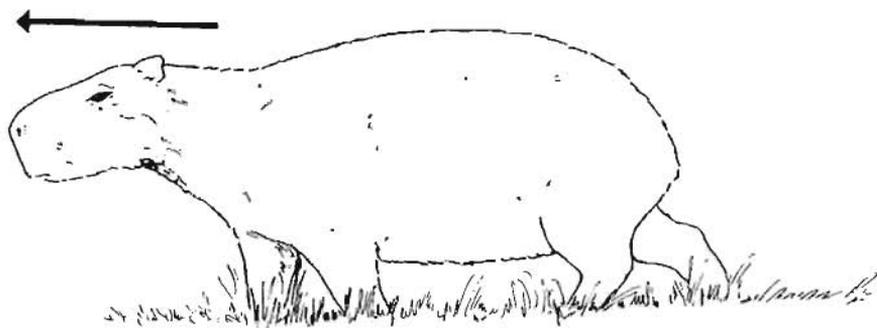
Olfatear.

la parte posterior del lomo, pudiendo incluso permanecer con la cabeza sumergida. Una vez efectuado el coito, el macho desmonta y continúa siguiendo a la hembra, ambos en el agua, pudiendo llegar a repetir la monta consecutivamente hasta 15 veces, según nuestros registros.

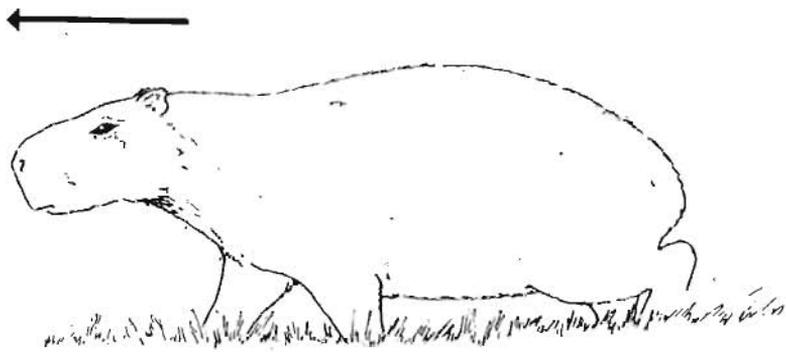
En un total de 19 cópulas registradas, 2 de las cuales fueron interrumpidas por otro macho, se anotaron hasta 87 montas (media de 14 cópulas: 6,2 montas). En los 2 casos en que la cópula fue interrumpida por otro macho, el que copulaba huyó permaneciendo el recién llegado junto a la hembra y en uno de los casos copuló con ella.

Se ha observado también cómo un macho adulto montó una tras otra a más de una hembra en celo pertenecientes al mismo grupo social.

En cuatro ocasiones se observó la cópula en tierra, en dos de ellas la hembra se tumbó en posición de descanso en el suelo mientras el macho la montaba; en las dos ocasiones restantes la hembra permaneció en pie.



PASO DE ANDADURA



TROTE

Fig. 40

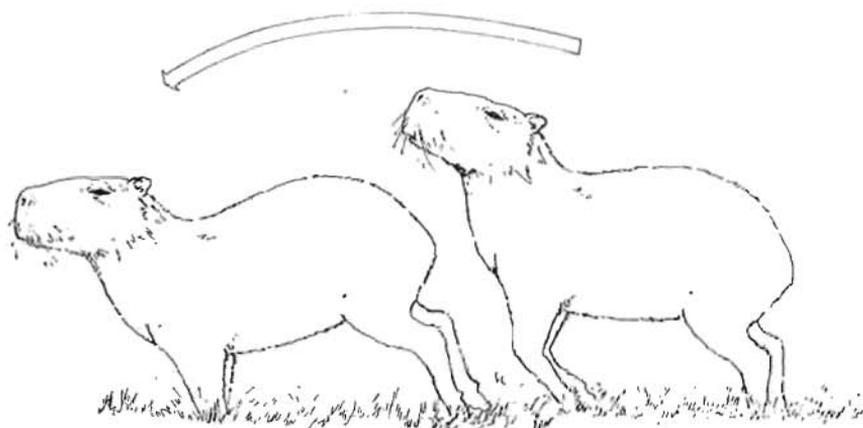
## 25.- Locomoción (Fig. 40 y 41)

El chigüire presenta tres formas distintas de locomoción: paso de andadura (andar), trote y galope.

En el paso de andadura el individuo se desplaza con paso corto y parejo y a poca velocidad. Este tipo de locomoción se presenta durante el pastoreo y en desplazamientos más o menos largos, momentos en que generalmente la manada, tanto por tierra como por agua, marcha en fila india, manteniendo los animales la cabeza ligeramente baja.

En el trote, los animales, con el mismo paso de andadura pero más largo y rápido, se desplazan a mayor velocidad, manteniendo la cabeza ligeramente levantada.

Durante el galope, el chigüire apoya simultáneamente las extremidades anteriores y a continuación las posteriores, al tiempo que arquean la columna vertebral, desplazándose a gran velocidad. El galope es de corta duración, ya que hacia los 300 o 500 metros el animal se agota y no puede continuar.



GALOPE

Fig. 41

## 26.- Ladrado (Fig. 42)

El sujeto, sentado, de pie, en la postura de alerta, o mientras huye, emite un ladrado grave y de corta duración, o varios en sucesión (véase sonograma), abriendo para cada ladrado levemente la boca. Cubre una gama de frecuencias de 0 a 7 kh y la duración de cada ladrado es aproximadamente de 1 mseg.

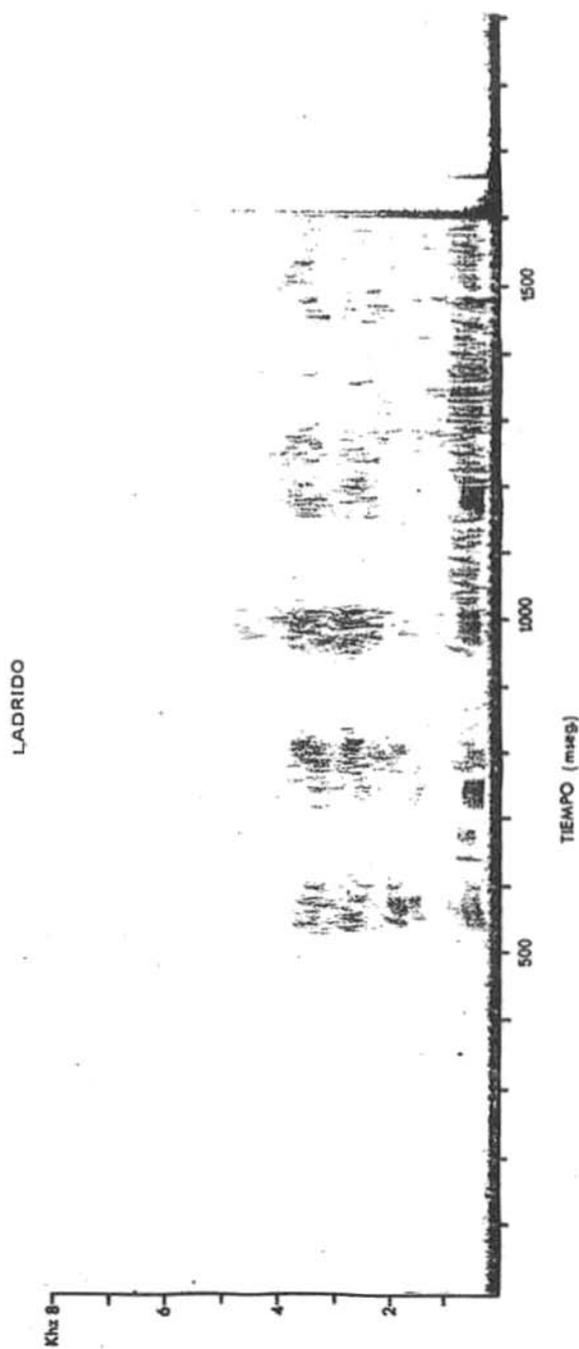


Fig. 42

Esta pauta es característica de los machos y hembras adultos, y así, de un total de 120 observaciones, el 55 % fue realizado por machos adultos, el 32,5 % por hembras adultas y el 12,5 % por jóvenes, no registrándose ninguna vez su realización por crías.

El ladrido parece desencadenarse en momentos de máxima alarma, en que los sujetos están en la postura de alerta, o bien durante la huída. Así, de 92 casos registrados, 80 de ellos fueron emitidos ante la presencia del hombre, vehículo, o por perros, mientras que en sólo 12 casos se realizó mientras el ejecutante perseguía a un chigüire extraño al grupo.

Esta pauta parece provocar una intensa alarma y huída en el resto del grupo, así, de 98 registros, en 55 casos provocó la postura de alerta en algún miembro del grupo, en 36 casos hubo huída y en 8 casos no ocurrió nada en los congéneres.

### 27.— Sonido de llamada (Fig. 43)

El sujeto, estirando el cuello, emite un sonido agudo de alta intensidad, produciendo varios en sucesión. En el espectrograma se observa una base amplia de 0 a 2,5 khz, un vacío, y de nuevo se registran, con menor duración, frecuencias de 4 a 7 khz. La duración es de aproximadamente 3 mseg.

Este sonido se da principalmente en crías: así, de 49 registros, el 59 % corresponde a éstas, el 36,7 % a hembras adultas, el 2 % a hembras adultas y el 2 % a jóvenes.

El sonido de llamada se desencadena en madres al llamar a las crías, o viceversa: así, de 41 registros, 26 corresponden a hembra adulta llamando a las crías y 15 a crías llamando a la madre. Al ser las crías menos visibles y ser su sonido de llamada menos intenso, las proporciones de ejecución por madres y crías arriba indicada, quizá no refleja la realidad.

Esta señal induce al acercamiento por parte de la madre o de la cría: así, de 42 registros, en 29 provocaron la aproximación, en 9 se siguió de la cría mamando de la madre, y en 4 no hubo aparentemente respuesta.

### 28.— Castañeteo de dientes

El sujeto, en estado de máxima irritación, bien sea por la presencia del hombre al intentar capturarlo o por luchas intra o interespecíficas, castañetea los dientes al subir y bajar rápidamente la mandíbula, con lo que produce ese sonido característico.

### 29.— Chillido (Fig. 44)

El animal al ser agarrado por un predador, que puede ser una persona, o al ser mordido por un congénere, emite un chillido muy agudo (la emisión más fuerte es de 3-6khz) y de alta intensidad, generalmente entrecortado, aunque a veces también continuo. Cada sílaba del chillido suele durar 2 mseg.

SONIDO DE LLAMADA

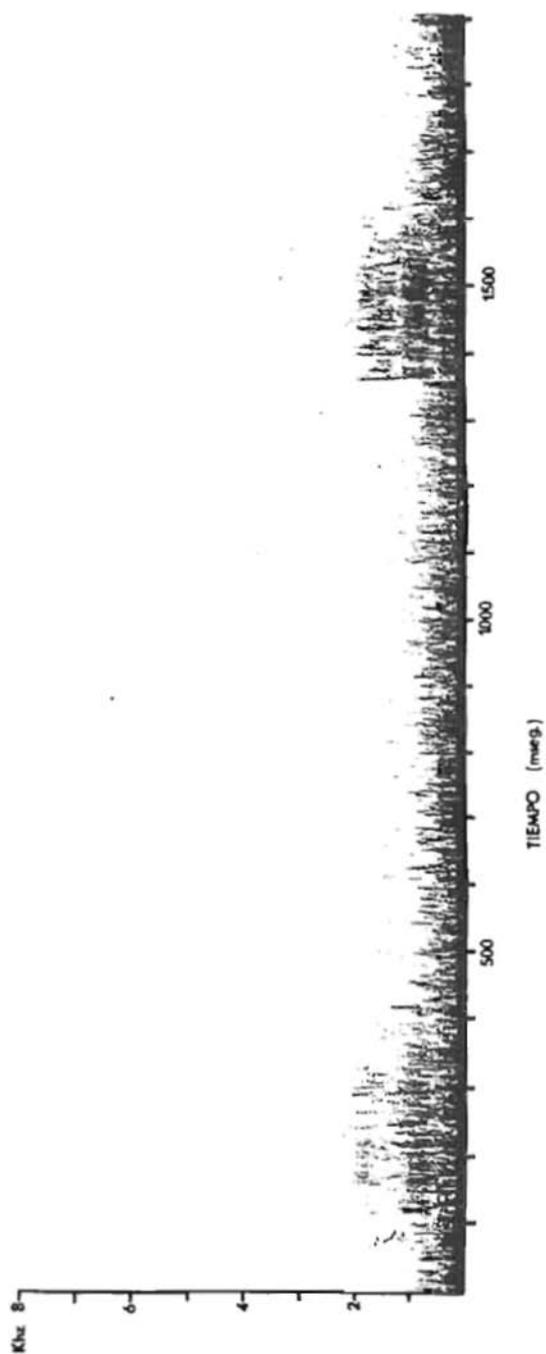


Fig. 43

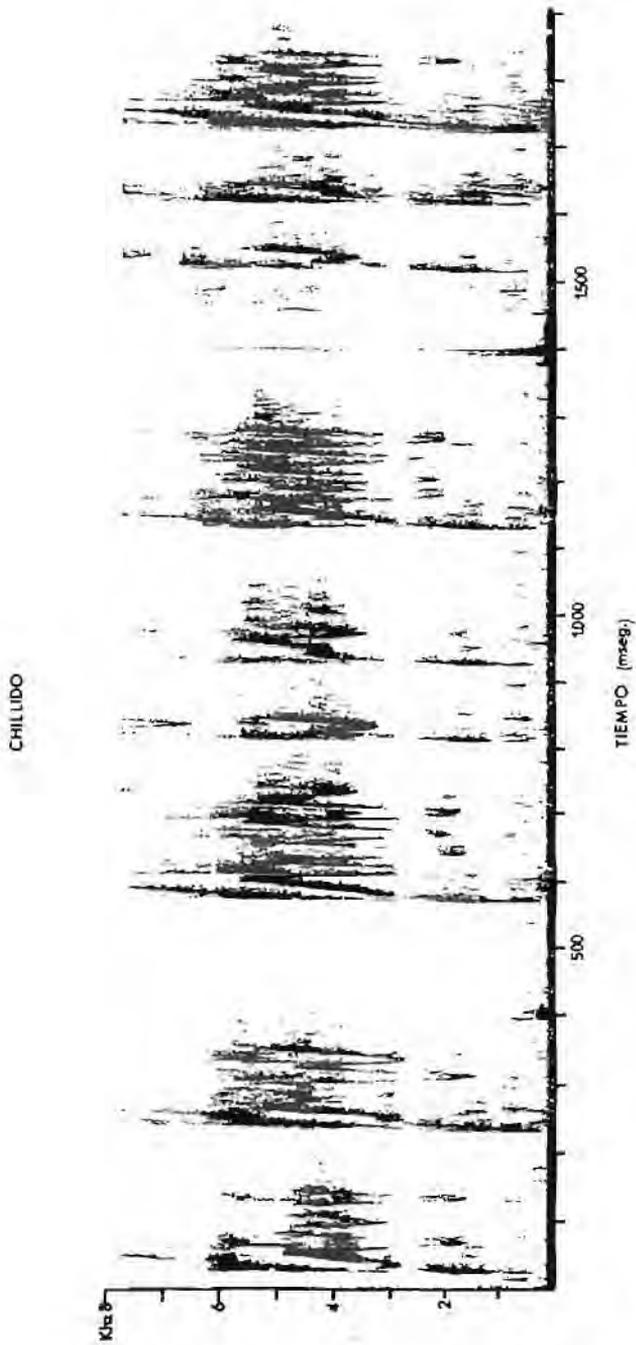


Fig. 44

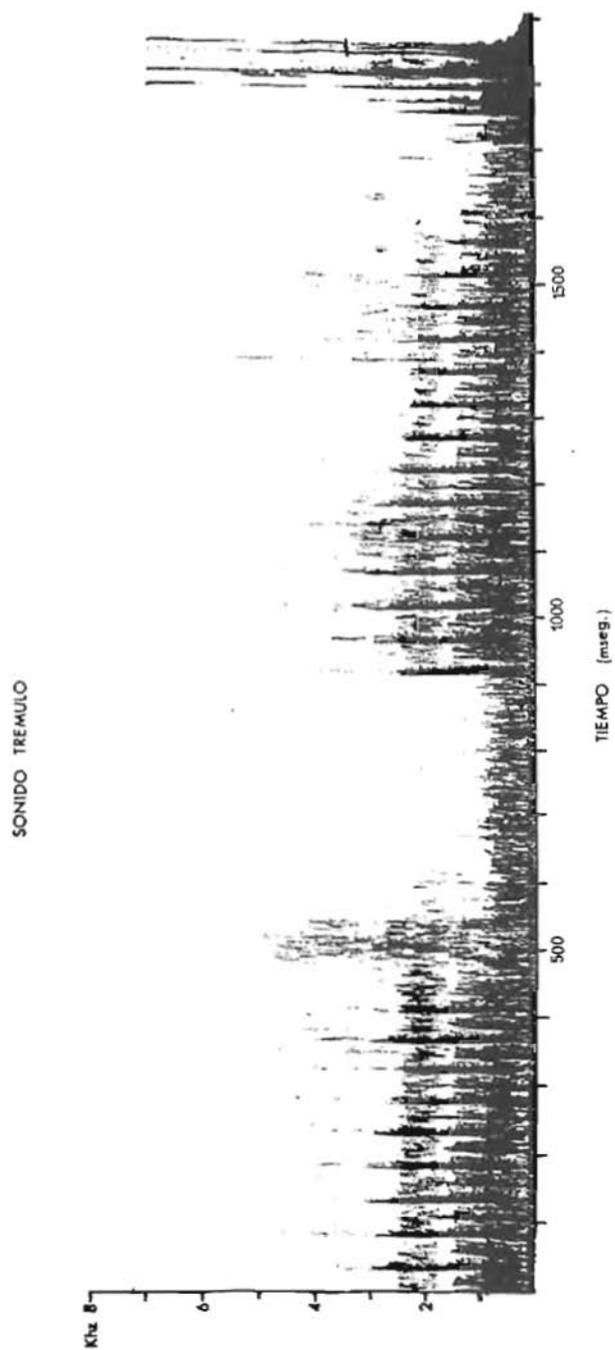


Fig. 45

### 30.— Sonido trémulo (Fig. 45)

Los chigüires emiten al desplazarse, acercarse, perseguir, etc. un sonido de baja intensidad, grave e intermitente. Cubre una gama de 0 a 7 khz y la separación entre las emisiones es de medio mseg.

De 18 veces que se escuchó este sonido, 7 de ellos fueron emitidos por crías, 5 por jóvenes, 4 por hembras y 2 por machos adultos.

Este sonido no provocó cambios en el comportamiento de los congéneres, siendo probable que contribuya a mantener la cohesión de la manada.

## CONCLUSIONES

El hábitat ocupado por el chigüire (borde de caños y lagunas) ha sido causa de adaptaciones morfológicas y de comportamiento, imprimiendo al animal características un tanto anfibias y, en ciertos casos, muy especializadas, lo que se hace especialmente patente si comparamos a estos animales con representantes de otras familias dentro de los Caviomorfos, entre los que el conjunto de adaptaciones de los capibaras ha llevado a incluir en una única familia (Hydrochoeridae) a las únicas dos especies del mismo género (*Hydrochoerus*).

Son evidentes especializaciones al hábitat anfibio el comportamiento de termorregulación y las pautas de refugio y cópula en agua. Esta última definida preferencia por copular en el agua no podemos relacionarla sino con la mayor facilidad de movimiento que implica la disminución de peso, aunque son posibles otras interpretaciones.

También con fines de termorregulación usan los chigüires el agua descansando sumergidos en ella durante las horas más calurosas del día, precisamente cuando más frecuentemente se da la cópula, así como erizando el pelo mojado cuando están fuera de las lagunas y caños.

Igualmente, ante un peligro externo, la forma en que nuestros chigüires huían de él era internándose en el agua, con preferencia incluso a internarse en el bosque. Esta huída debe tener como base la mayor facilidad de movimientos respecto a importantes predadores, ya que el chigüire avanza rápidamente sobre la superficie o bajo el agua, probablemente apoyando las patas en el fondo, y emergiendo a veces en un punto lejano de donde se sumergió. Esta forma de defensa debe ser muy efectiva contra la predación por félidos y cánidos, no así con el hombre, que dispone de armas de fuego y arrojadizas, ni contra la anaconda y el caimán de anteojos.

En cuanto al nivel de especialización de las pautas de comportamiento, es decir, el grado en que la estructura de los actos se aleja de la función biológica original, podemos decir que el etograma del chigüire es poco especializado, como lo prueba la gran similitud entre el elemento dirigir hocico y su probable origen evolutivo en el acto de morder; la agresión sin infligir daño

que supone la pauta empujar (mecánicamente apartar al oponente), y otros elementos que no han cambiado en absoluto su función primera no comunicativa.

Existen, sin embargo, en el etograma elementos especializados, como lo son las pautas de lucha, que, al igual que en otros roedores, como la rata y el ratón (Grant y McKintosh, 1963), incluye elementos muy alejados de la función original de morder. Las pautas sonoras, aunque pocas, son, naturalmente, especializadas, y es prácticamente imposible trazar su origen evolutivo.

Resulta interesante que el sonido de alarma, el ladrido, que consiste básicamente en una expulsión repentina de aire, unida a un sonido muy poco estructurado, está presente, además de en los chigüires, en gran variedad de mamíferos, quienes lo emiten en situaciones similares. Interpretamos esta convergencia en base a sus características de facilidad de producción y poca estructuración, o, dicho en otras palabras, llamamos ladrido a esos sonidos repentinos y poco estructurados.

El sonido trémulo reúne todas las características útiles de una señal de contacto, ya que al repetirse sin interrupción posibilita la fácil localización del sujeto emisor mediante detección de diferencias de fase en cada sílaba, siendo condición necesaria para el mantenimiento de la cohesión del grupo el que los miembros no pierdan el contacto entre sí.

Los sonidos de llamada, producidos por situaciones de stress, presentan características típicas de roedores, son chillidos sobre todo continuos y con cierta probabilidad deben incluir ultrasonidos, como es frecuente en la comunicación materno-filial en los roedores que se han estudiado.

En cuanto a las pautas de comportamiento sexual, las primeras estimulaciones del macho hacia la hembra parecen estar destinadas a detectar el estado sexual de ésta. De huir la hembra hacia el agua o apartarse del macho cuando ambos están en una charca, proseguirá el cortejo, que, junto con cópulas sucesivas, debe predisponer a la hembra para la fecundación, bien facilitando secreciones en el apartado genital o quizá provocando la ovulación. El macho no debe necesitar de mucha estimulación erótica para la erección (presentan hueso peneano), aunque puede precisar varias cópulas para la eyaculación.

## ESTRUCTURA DEL COMPORTAMIENTO INDIVIDUAL

### INTRODUCCION

Ya se revisó en el capítulo anterior el concepto de pauta fija de comportamiento. El catálogo de pautas (etograma) no dice nada acerca de la organización de la conducta, por lo que conviene superar esta fase, ya que los animales no ejecutan las pautas fijas al azar, sino que las ordenan en el tiempo según una estructura determinada, que en el lenguaje popular se recoge en la idea intuitiva de "estado de ánimo" o "estado emotivo".

Un enfoque al conocimiento de esa estructura es utilizar las pautas fijas de comportamiento y analizar las relaciones temporales entre ellas, de esta forma intentamos eliminar en lo posible la carga de subjetividad, que, no obstante, está presente en la elección primera que el etólogo hace de las pautas.

Con vistas a determinar esa estructura elegimos el análisis multivariante, según las técnicas de agrupaciones y de componentes principales. La búsqueda de esas agrupaciones de causalidad temporal fue iniciada por Wiepkema (1961), quien lo aplicó al estudio del cortejo en el pez *Rhodeus amarus*, obteniendo tres grupos de pautas (sexual, agresivo y no reproductor).

Posteriormente se han investigado estas agrupaciones según distintas técnicas, aplicadas al macaco rhesus (Altmann, 1965), niños (Blurton Jones, 1972), mono saimiri (Maurus y Pruscha, 1973), chimpancés (Van Hoof, 1973), gamos (Alvarez et al., 1974), babuino gelada (Alvarez y Cónsul, 1978) y lobos (Alvarez et al., en prensa). En todos estos estudios se han puesto en evidencia no sólo grupos objetivos de pautas, sino factores que explican resumidamente la organización total.

En esta línea, es el objetivo del presente estudio la determinación de la estructura temporal del comportamiento individual del capibara, lo que constituirá el primer estudio al respecto para roedores. La obtención de los datos sobre estructura intraindividual del comportamiento en estado natural ha sido muy raramente considerada, aunque estimamos es la mejor aproximación a la realidad, por lo que este enfoque aplicado en el presente estudio esperamos nos ayude a comprender la conducta de nuestros sujetos.

## MATERIAL Y METODOS

Se efectuaron observaciones en tres grupos de chigüires, compuestos de 6 machos y 8 hembras adultas, 12 jóvenes y 10 crías.

La toma de datos se realizó desde un vehículo todo terreno (marca Toyota, color verde oscuro), una vez que los capibaras se habían habituado a su presencia en las cercanías.

Durante la época húmeda, en la que la observación se hacía más dificultosa, dada la altura de la vegetación y la presencia de grandes cuerpos de agua, las observaciones se hicieron desde el interior de una casamata colocada a 3 metros de altura, lo que facilitó en gran medida las observaciones, sobre todo de las crías, que eran con frecuencia cubiertas por la hierba.

En cada momento, el observador se concentraba en todos los individuos visibles de un grupo, buscando y observando a continuación los restantes miembros del grupo.

Se registraron 2615 periodos de 5 minutos, es decir, durante todo el periodo de observación se anotaba el final de cada periodo, registrándose el comportamiento de los sujetos, situando la realización de las pautas en el interior del periodo en que ocurrían. Se anotaba además la clase de edad y sexo de cada ejecutante.

Todas estas observaciones se iban grabando en magnetofón al tiempo que ocurrían y los periodos de 5 minutos eran marcados por un contador de tiempo (magnetofón con cinta grabada). (Magnetofones micro-casset, Philips -0025, y prismáticos Leitz de 10 x 30).

Los individuos de uno de los grupos fueron marcados para su reconocimiento individual. Para ello se lanzaban hacia el animal huevos de gallina rellenos de pintura blanca, negra o roja. El marcaje se realizaba durante la noche, ayudándonos para mejor visibilidad de un faro de larga distancia.

A partir de los datos de secuencias individuales se obtuvieron matrices de transición antes-después, es decir, teniendo en cuenta qué acto seguía a cada acto. Las matrices comprenden únicamente las pautas ejecutadas con frecuencia superior a 30 y oscila el total de registros efectuados de 8487 en crías a 16.682 en hembras.

Se obtuvieron también matrices de contigüidad, es decir, considerando para cada pauta qué acto le era contiguo, sin tener en cuenta si le precedía o le seguía. Nos propusimos utilizar también la relación de contigüidad por la importancia que, a nuestro parecer, tiene la mera proximidad temporal, ya que es probable que un factor causal determinado se exprese mediante actos contiguos, sin importar la relación de precedencia. De igual forma que para el análisis antes-después, se desecharon las pautas de frecuencia inferior a 30.

Las matrices de los datos observados se normalizaron según la relación  $X_{ij} - \bar{X}_i - \bar{X}_j + \bar{X}$ , realizada mediante un programa Fortran para UNIVAC 1108.

A continuación se utilizó el análisis multivariante de componentes principales, según programa BMDP4M, y el análisis de agrupaciones según programa BMDP2M.

Todos los cálculos se realizaron en el Centro de Cálculo de la Universidad de Sevilla.

Una vez obtenida la estructura temporal según componentes principales, pensamos sería de interés analizar el flujo de comportamiento de un acto a otro del total, para ello no consideramos frecuencias absolutas de transición, sino la estandarización arriba indicada, con objeto de que la distinta frecuencia de realización de las pautas no enmascarara la tendencia del flujo de comportamiento a discurrir por los cauces más probables.

## RESULTADOS

### Análisis de agrupaciones

Se realizó el análisis de agrupaciones a partir de la matriz de contigüidad (considerando qué pautas son contiguas, sin tener en cuenta cual de ellas ocurre antes o después); este análisis agrupa las variables matriciales (elementos del etograma) según el índice de distancias euclidianas (suma de las varianzas para cada pareja de variables menos el doble de la covarianza) y la amalgamación por el método de distancias mínimas. A continuación presentamos los resultados de este análisis según clases de edad y sexo.

#### Machos adultos

En la Fig. 46 se presenta el dendrograma de las agrupaciones para los machos adultos.

Aquí se observa que la pauta *marcar con hocico* y *marcar con genitales* se encuentran unidas entre sí, apareciendo relativamente separadas de *locomoción* y *pastar*, con las que guardan, sin embargo, cierta relación.

Otra agrupación importante la constituyen *dirigir hocico* y *perseguir*, mientras que *descanso* y *huir* aparecen bastante independientes de todos los demás actos. Un gran bloque de pautas lo integra el resto de ellas; en él se aprecian, sin embargo, subgrupos de (1) *alerta-ladrido*, (2) *ventear-inmóvil-lucha-arrancada-olfatear*, (3) *sentarse-rascarse*, (4) *empujar-cópula*, y, relativamente independientes dentro de este gran bloque, las pautas *erizarse*, *revolcarse* y *aproximarse*.

#### Hembras adultas

En la Fig. 47 se presenta el dendrograma para las hembras adultas, en él se observa que, al igual que para los machos adultos, las pautas *pastar* y *locomoción* permanecen unidas entre sí, *marcar con genitales* y *marcar con hocico* forman también un subgrupo, pero, a diferencia de los machos, no se relacionan con *pastar* y *locomoción*. Existe un gran grupo, muy similar a otro

## MACHOS ADULTOS

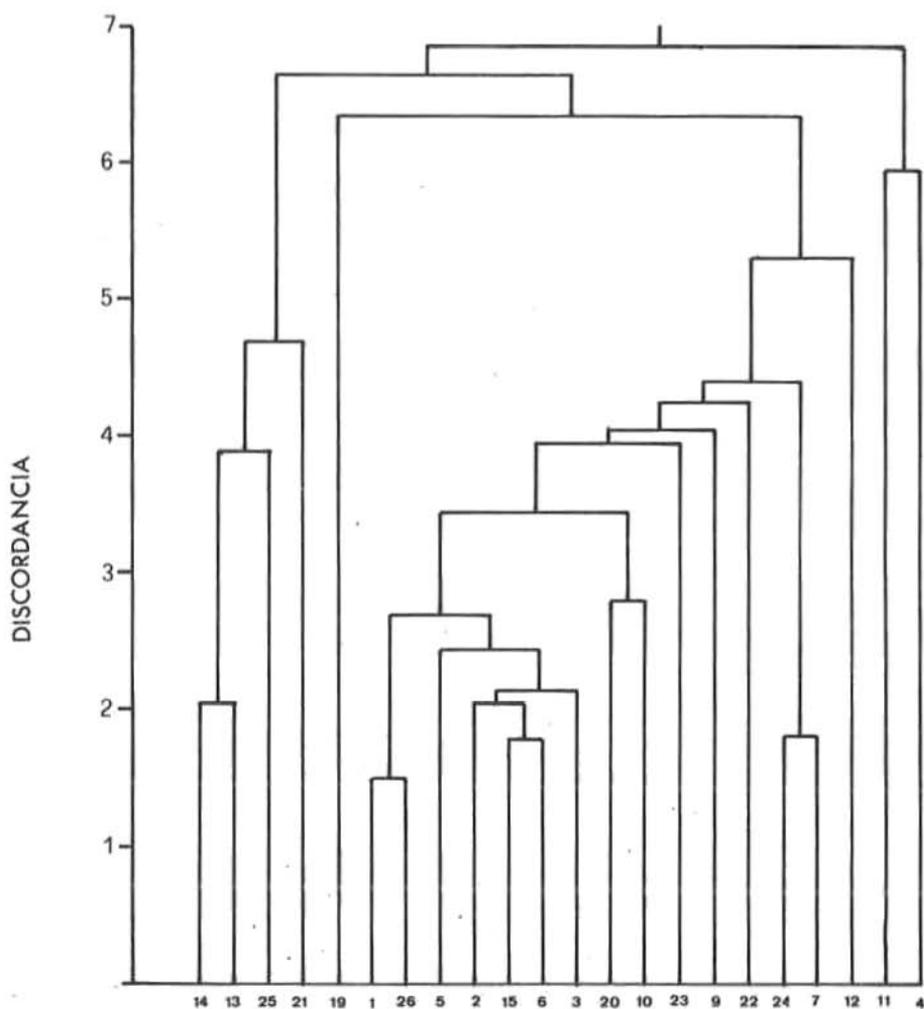


Fig. 46.— Estructura intraindividual. Representación de los resultados del análisis de agrupaciones para machos adultos.

1 Alerta. 2 Inmóvil. 3 Olfatear. 4 Dirigir hocico. 5 Ventear. 6 Arrancada. 7 Empujar. 8 Mamar. 9 Revolcarse. 10 Rascarse. 11 Perseguir. 12 Huir. 13 Marcar con genitales. 14 Marcar con hocico. 15 Luchar. 16 Juego. 17 Erección. 18 Bostezo. 19 Descanso. 20 Sentado. 21 Pastar. 22 Aproximarse. 23 Erizar pelaje. 24 Copular. 25 Locomoción. 26 Ladrado. 27 Sonido de llamada. 28 Castañeteo de dientes. 29 Chillido.

## HEMBRAS ADULTAS

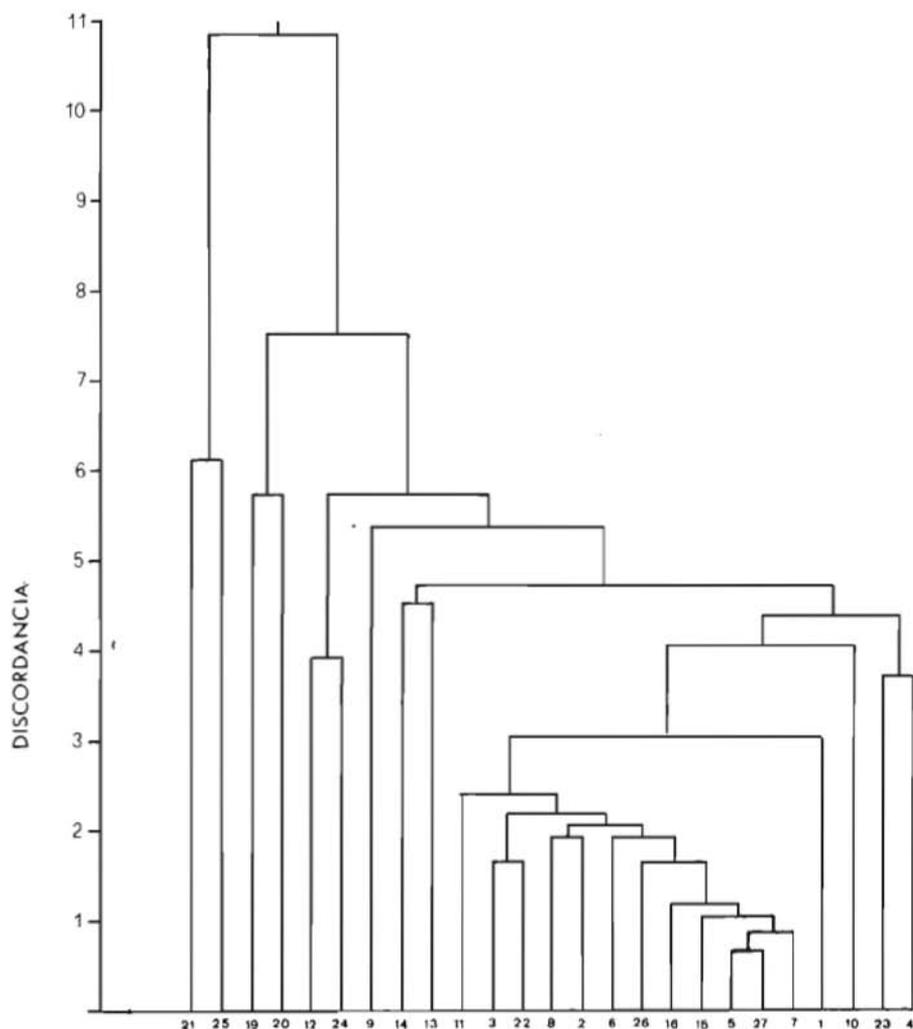


Fig. 47.— Estructura intraindividual. Representación de los resultados del análisis de agrupaciones para hembras adultas.

1 Alerta. 2 Inmóvil. 3 Olfatear. 4 Dirigir hocico. 5 Ventear. 6 Arrancada. 7 Empujar. 8 Mamar. 9 Revolcarse. 10 Rascarse. 11 Perseguir. 12 Huir. 13 Marcar con genitales. 14 Marcar con hocico. 15 Luchar. 16 Juego. 17 Erección. 18 Bostezo. 19 Descanso. 20 Sentado. 21 Pastar. 22 Aproximarse. 23 Erizar pelaje. 24 Copular. 25 Locomoción. 26 Ladrido. 27 Sonido de llamada. 28 Castañeteo de dientes. 29 Chillido.

## JOVENES

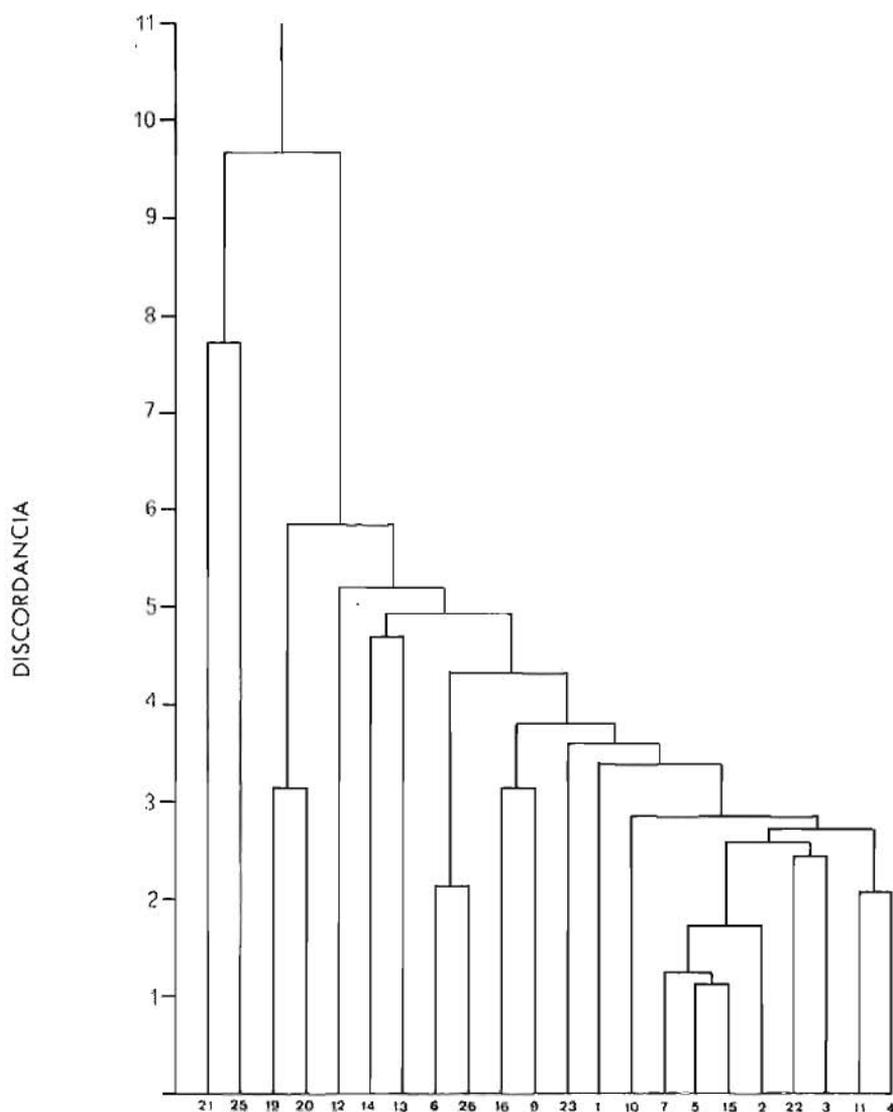


Fig. 48.— Estructura intraindividual. Representación de los resultados del análisis de agrupaciones para individuos jóvenes.

1 Alerta. 2 Inmóvil. 3 Olfatear. 4 Dirigir hocico. 5 Ventear. 6 Arrancada. 7 Empujar. 8 Mamar. 9 Revolcarse. 10 Rascarse. 11 Perseguir. 12 Huir. 13 Marcar con genitales. 14 Marcar con hocico. 15 Luchar. 16 Juego. 17 Erección. 18 Bostezo. 19 Descanso. 20 Sentado. 21 Pastar. 22 Aproximarse. 23 Erizar pelaje. 24 Copular. 25 Locomoción. 26 Ladrido. 27 Sonido de llamada. 28 Castañeteo de dientes. 29 Chillido.

ya presente en los machos adultos, que en las hembras lo integran las pautas: *perseguir*, *olfatear*, *aproximarse*, *dar de mamar*, *inmóvil*, *arrancada*, *ladrido*, *juego*, *luchar*, *ventear*, *sonido de llamada* y *empujar*. Este gran grupo reúne pautas particulares de las hembras, además de las ya agrupadas en los machos. Otras asociaciones son *huída-cópula* (en machos se asociaba *empujar-cópula*), *descansar-sentarse*, *dirigir hocico-erizar pelaje* y aisladas relativamente entre sí y de las demás, están *revolcarse*, *alerta* y *rascarse*.

### Jóvenes

En la Fig. 48 se aprecia, al igual que en hembras adultas, la asociación *pastar-locomoción*, muy separadas de las demás pautas. Próximas a éstas y al igual que en las hembras, se repiten las asociaciones *descansar-sentado* (ausente en machos). Un gran grupo, similar a grandes agrupaciones de pautas halladas en machos y hembras adultos lo integran: *rascarse*, *empujar*, *ventear*, *luchar*, *inmóvil*, *aproximarse*, *olfatear*, *perseguir* y *dirigir hocico*. Particulares de esta clase de edad parecen ser las agrupaciones *arrancada-ladrido* y *juego-revolcarse*, y aisladas de las demás lo están *erizar pelaje*, *alerta* y *huída*.

### Crías

Se mantiene en las crías la relación *descanso-locomoción-sentado-pastar*, grupo que en esta clase de edad alcanza la máxima cohesión (Fig. 49). En hembras adultas y jóvenes este bloque se mantiene, aunque desglosado en *pastar-locomoción* por un lado y *descanso-sentarse* por otro. Para el resto de las agrupaciones las crías aparecen como diferentes a las otras clases de edad: nos encontramos con los subgrupos *huir-alerta* y *olfatear-sonido de llamada-inmóvil*. El resto de los actos aparecen como relativamente independientes. Total (individuos de todas las clases de edad y sexo).

En la Fig. 50 se representa el dendrograma correspondiente al análisis de los datos totales, sin distinción de clases de edad y sexo. Se aprecian en él tres grupos, uno que denominamos "comer" con las pautas *pastar* y *locomoción*, un segundo grupo de "descanso" con las señales *descansar* y *sentarse*, y un gran grupo de relación social con un núcleo que denominamos de "relación social intensa", integrado por los subgrupos "agresión" formado por las pautas *perseguir* y *erizarse*, "alarma" con los actos *arrancada* y *ladrido*, "reconocimiento intraindividual" con las pautas *ventear*, *luchar* y *sonido de llamada*, así como también por pautas sexuales y sociales en general. El resto del gran grupo de "relación social" lo integran las pautas: *dirigir hocico*, *alerta*, *revolcarse*, *huída* y el grupo de "marcaje" con *marcar con genitales* y *marcar con hocico*.

### Análisis de componentes principales

Una vez obtenidas las matrices de transición y contigüidad, así como su estandarización según la relación anteriormente descrita, y realizando el análisis de componentes principales, se obtuvieron las agrupaciones y factores

## CRIAS

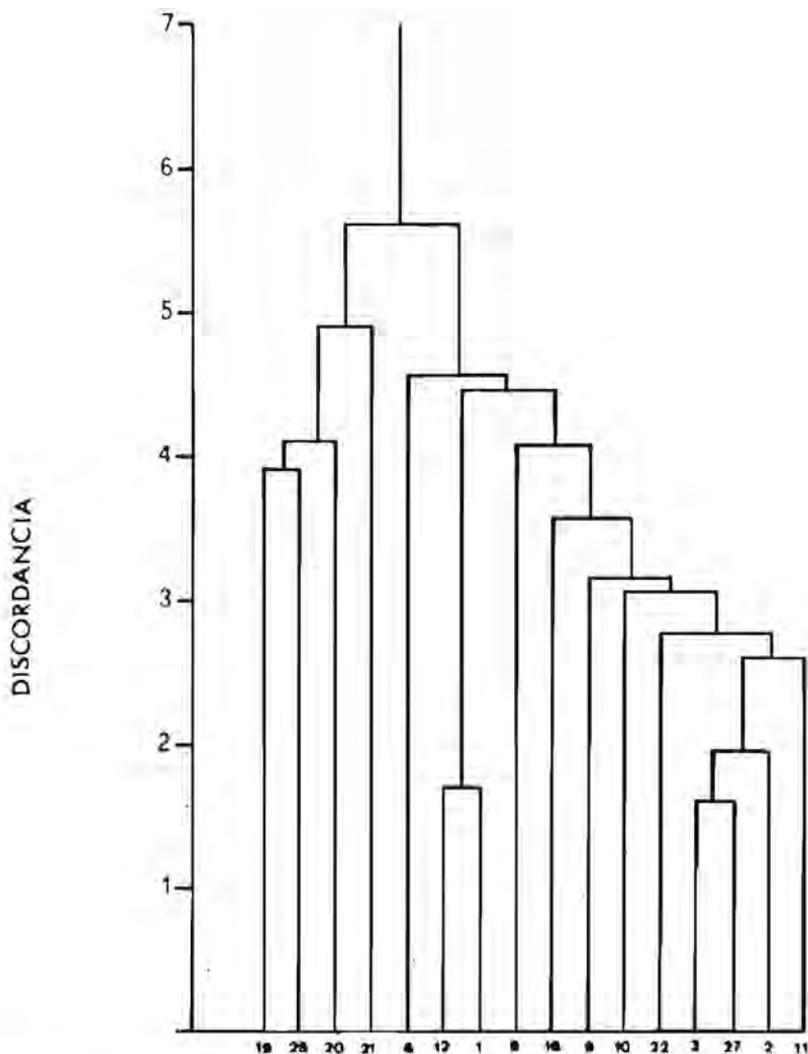


Fig. 49.— Estructura intraindividual. Representación de los resultados del análisis de agrupaciones para las crías.

1 Alerta. 2 Inmóvil. 3 Olfatear. 4 Dirigir hocico. 5 Ventear. 6 Arrancada. 7 Empujar. 8 Mamar. 9 Revolcarse. 10 Rascarse. 11 Perseguir. 12 Huir. 13 Marcar con genitales. 14 Marcar con hocico. 15 Luchar. 16 Juego. 17 Erección. 18 Bostezo. 19 Descanso. 20 Sentado. 21 Pastar. 22 Aproximarse. 23 Erizar pelaje. 24 Copular. 25 Locomoción. 26 Ladrado. 27 Sonido de llamada. 28 Castañeteo de dientes. 29 Chillido.

## TOTALES

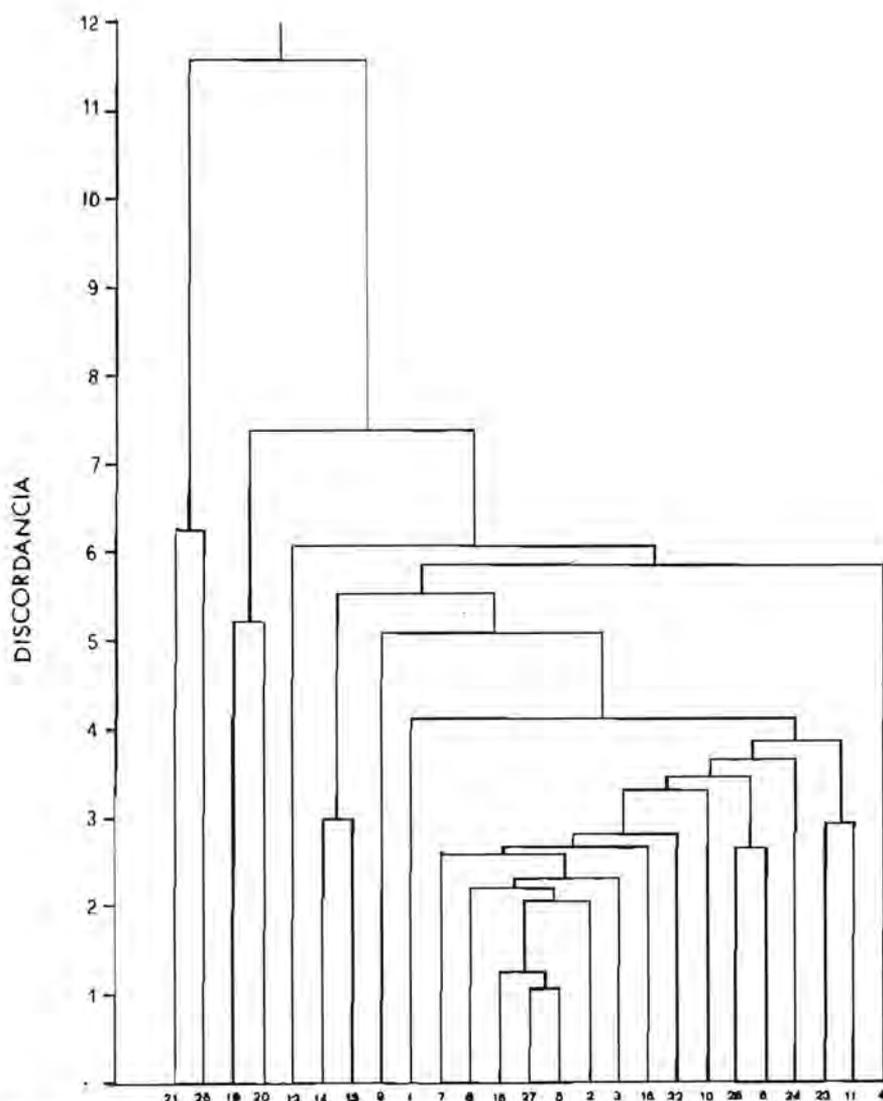


Fig. 50. - Estructura intraindividual. Representación de los resultados del análisis de agrupaciones para el total de los individuos.

1 Alerta, 2 Inmóvil, 3 Olfatear, 4 Dirigir hocico, 5 Ventear, 6 Arrancada, 7 Empujar, 8 Mamar, 9 Revolcarse, 10 Rascarse, 11 Perseguir, 12 Huir, 13 Marcar con genitales, 14 Marcar con hocico, 15 Luchar, 16 Juego, 17 Erección, 18 Bostezo, 19 Descanso, 20 Sentado, 21 Pastar, 22 Aproximarse, 23 Erizar pelaje, 24 Copular, 25 Locomoción, 26 Ladrido, 27 Sonido de llamada, 28 Castañeteo de dientes, 29 Chillido.

que a continuación presentamos, según clase de edad y sexo.

En las Tablas se representan los factores de carga de los elementos que componen el etograma sobre los cinco primeros ejes y la proporción de la varianza absorbida por cada eje, así como la representación gráfica de los factores.

### Machos adultos

Tanto en el análisis de contigüidad (Tabla 2 y Fig. 51) como en el de transición (Tabla 3 y Fig. 52) se observa que la absorción de la varianza por los cinco ejes ha sido superior al 80% , apreciándose un alto factor de carga sobre cada uno de ellos.

TABLA 2.— Análisis de contigüidad de pautas. Factores de carga de las pautas de comportamiento (multiplicados por cien) sobre los cinco ejes primeros y su varianza absorbida (machos adultos).

Elementos de conducta	Componentes				
	I	II	III	IV	V
Arrancada . . . . .	94	14	3	13	9
Alerta . . . . .	89	-6	18	10	7
Ladrear . . . . .	89	16	28	-4	4
Luchar . . . . .	86	26	8	12	17
Ventear . . . . .	80	6	-9	21	3
Olfatear . . . . .	73	29	6	2	3
Inmóvil . . . . .	66	10	17	4	0
Rascarse . . . . .	64	10	13	65	18
Dirigir hocico . . . . .	-67	0	30	-18	-25
Copular . . . . .	17	95	8	+6	-2
Empujar . . . . .	10	95	10	-11	-5
Perseguir . . . . .	-50	56	41	-27	-24
Pastar . . . . .	-53	-59	-19	-19	-32
Erizarse . . . . .	10	11	96	-14	0
Marcar con genitales . . . . .	-30	-45	-56	-33	-32
Marcar con hocico . . . . .	-32	-48	-53	-28	-29
Locomoción . . . . .	-50	-50	-52	10	7
Sentarse . . . . .	14	-17	-14	93	20
Revolcarse . . . . .	27	3	8	16	94
Descansar . . . . .	-18	-28	-12	41	64
Huir . . . . .	8	-26	-11	-3	-13
Aproximarse . . . . .	5	-9	15	-3	0
Proporción de la varianza . . . . .	40 %	20 %	11 %	9 %	5 %

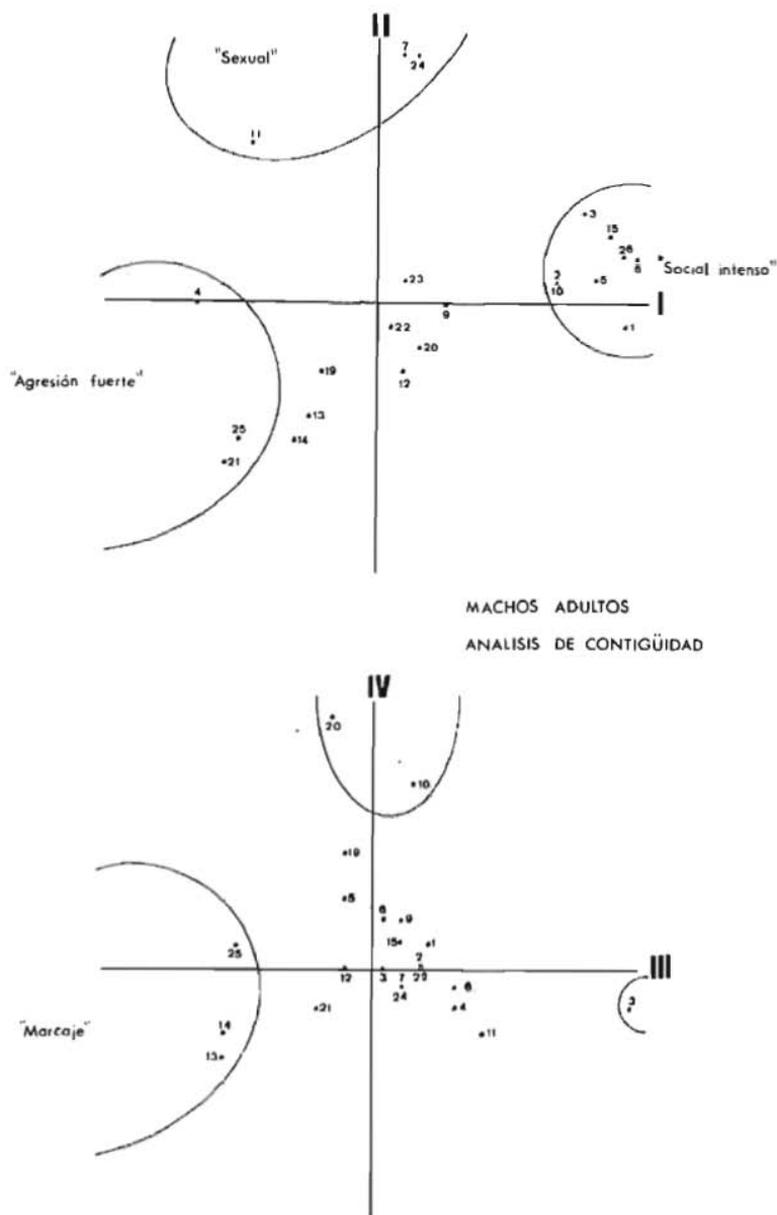


Fig. 51.— Estructura intraindividual. Representación de los factores de carga de las variables sobre los ejes obtenidos del análisis de componentes principales a partir de la matriz de contigüidad para machos adultos.

1 Alerta. 2 Inmóvil. 3 Olfatear. 4 Dirigir hocico. 5 Ventear. 6 Arrancada. 7 Empujar. 8 Mamar. 9 Revolcarse. 10 Raucarse. 11 Perseguir. 12 Huir. 13 Marcar con genitales. 14 Marcar con hocico. 15 Luchar. 16 Juego. 17 Erección. 18 Bostezo. 19 Descanso. 20 Sentado. 21 Pastar. 22 Aproximarse. 23 Erizar pelaje. 24 Copular. 25 Ladrado. 27 Sonido de llamada. 28 Castañeteo de dientes. 29 Chillido.

De los cinco factores solicitados del análisis aparecen del máximo interés los tres primeros, a los que damos de forma provisional, los siguientes nombres: I "social intenso"- "agresión fuerte", II "sexual"- "mantenimiento" y III "marcaje", si bien este último eje no aparece en el análisis de transición, donde es sustituido por mantenimiento, que aparecía absorbido principalmente en los ejes II y V.

El primer componente "social intenso"- "agresión fuerte" viene definido por la absorción de las pautas *arrancada, alerta, ladrado, luchar, ventear, olfatear, inmóvil, rascarse* (positiva) y *dirigir hocico, perseguir, pastar* y *locomoción* (negativo).

TABLA 3.— Análisis de transición de pautas. Factores de carga (multiplicados por cien) sobre los cinco primeros ejes y su varianza absorbida (machos adultos).

Elementos de conducta	Componentes				
	I	II	III	IV	V
Arrancada . . . . .	94	12	9	13	-3
Alerta . . . . .	86	-6	3	9	3
Ladrar . . . . .	86	14	3	-2	16
Luchar . . . . .	85	25	16	6	7
Olfatear . . . . .	76	24	4	3	6
Ventear . . . . .	70	5	8	26	-8
Rascarse . . . . .	70	7	18	55	7
Inmóvil . . . . .	67	18	1	6	7
Dirigir hocico. . . . .	-57	-31	-21	-22	20
Pastar . . . . .	-50	-50	-35	-21	-33
Copular . . . . .	19	96	-2	-1	-3
Empujar . . . . .	13	94	-9	-7	2
Perseguir . . . . .	-50	50	-21	-23	37
Revolcarse . . . . .	33	3	89	11	4
Descansar . . . . .	-14	-25	77	38	-12
Sentarse . . . . .	20	-8	25	91	-14
Erizarse . . . . .	5	-2	-3	-12	96
Locomoción . . . . .	-40	-32	18	15	-29
Marcar con hocico . . . . .	-29	-26	-18	-10	-23
Marcar con genitales. . . . .	-26	-36	-29	-21	-41
Huir. . . . .	10	-22	-8	1	-10
Aproximarse . . . . .	10	-7	6	4	-5
Porcentaje de la varianza. . . . .	39 %	18 %	11 %	8 %	6 %

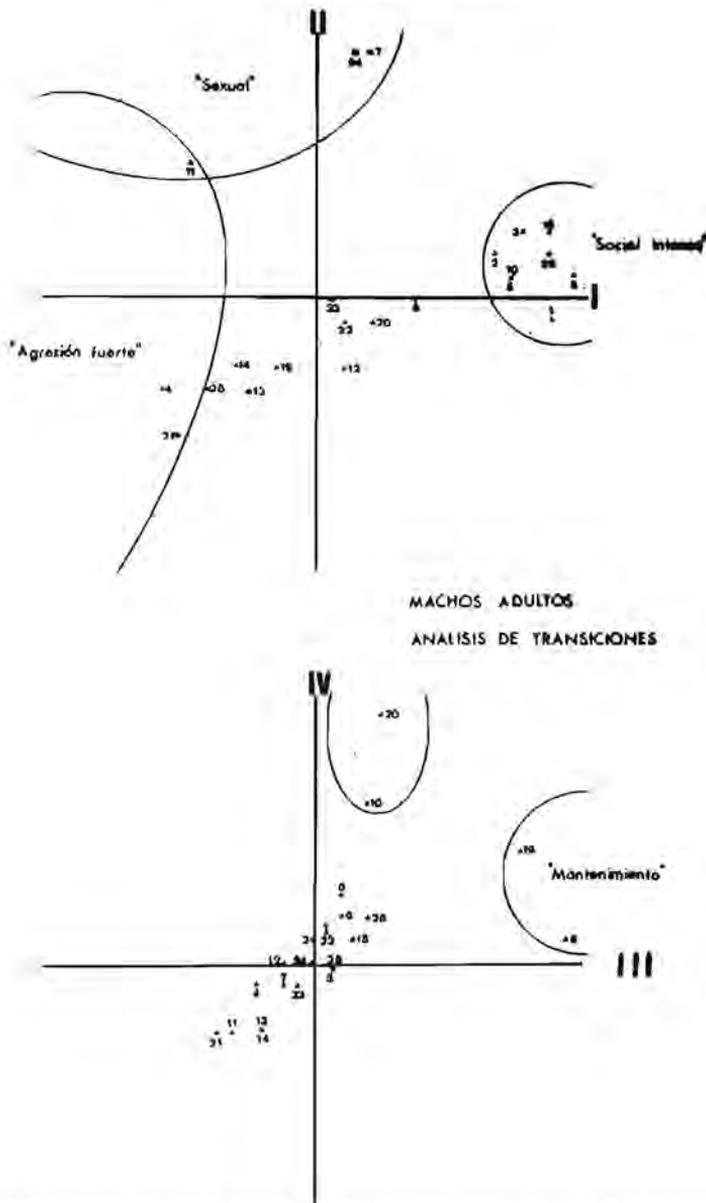


Fig. 52.— Estructura intraindividual. Representación de los factores de carga de las variables sobre los ejes obtenidos del análisis de componentes principales a partir de la matriz de transiciones para machos adultos.

1 Alerta. 2 Inmóvil. 3 Olfatear. 4 Dirigir hocico. 5 Ventear. 6 Arrancada. 7 Empujar. 8 Mamar. 9 Revolcarse. 10 Rascarse. 11 Perseguir. 12 Huir. 13 Marcar con genitales. 14 Marcar con hocico. 15 Luchar. 16 Juego. 17 Erección. 18 Bostezo. 19 Descanso. 20 Sentado. 21 Pastar. 22 Aproximarse. 23 Erizar pelaje. 24 Copular. 25 Locomoción. 26 Ladrado. 27 Sonido de llamada. 28 Castañeteo de dientes. 29 Chillido.

El componente "sexual"- "mantenimiento" está definido por las pautas *copular, empujar y perseguir* (positivo) y *pastar y locomoción* (negativo).

El eje III viene integrado por las pautas ligadas al marcaje territorial: *marcar con genitales, marcar con hocico* (negativo) y *erizarse* (positivo). Aunque en el análisis de transición absorbe las pautas *revolcarse y descansar*, encuadradas dentro de mantenimiento.

TABLA 4.— Análisis de contigüidad de pautas. Factores de carga (multiplicados por 100) sobre los cinco primeros ejes y su varianza absorbida (hembras adultas).

Elementos de conducta	Componentes				
	I	II	III	IV	V
Empujar . . . . .	99	3	3	0	-1
Sonido de llamada . .	99	4	-1	2	8
Ventear . . . . .	98	6	-2	1	1
Luchar . . . . .	97	5	3	0	4
Juego . . . . .	96	-2	-10	-2	9
Olfatear . . . . .	92	-4	13	8	0
Ladrear . . . . .	89	15	-4	-3	-2
Inmóvil . . . . .	88	9	-11	-5	-5
Arrancada . . . . .	87	3	7	-3	-7
Aproximarse . . . . .	87	-11	28	-7	-7
Dar de mamar . . . . .	87	-7	7	15	2
Perseguir . . . . .	80	-7	50	-6	-7
Alerta . . . . .	50	27	2	-8	-6
Locomoción . . . . .	-86	-32	-9	-15	-9
Pastar . . . . .	-86	-23	2	-20	-34
Descansar . . . . .	-63	-34	-32	5	22
Copular . . . . .	23	94	-12	-7	-2
Huir . . . . .	-15	93	-3	-11	-9
Dirigir hocico . . . .	-2	-15	95	-12	-12
Erizarse . . . . .	22	18	50	-16	-5
Rascarse . . . . .	41	-8	-12	87	52
Sentarse . . . . .	-42	-24	-13	75	7
Revolcarse . . . . .	6	-12	-14	6	94
Marcar con genitales .	3	-16	-8	-22	-22
Marcar con hocico . .	-24	-13	1	-22	-23
Porcentaje de la varianza . . . . .	54 %	13 %	10 %	7 %	4 %

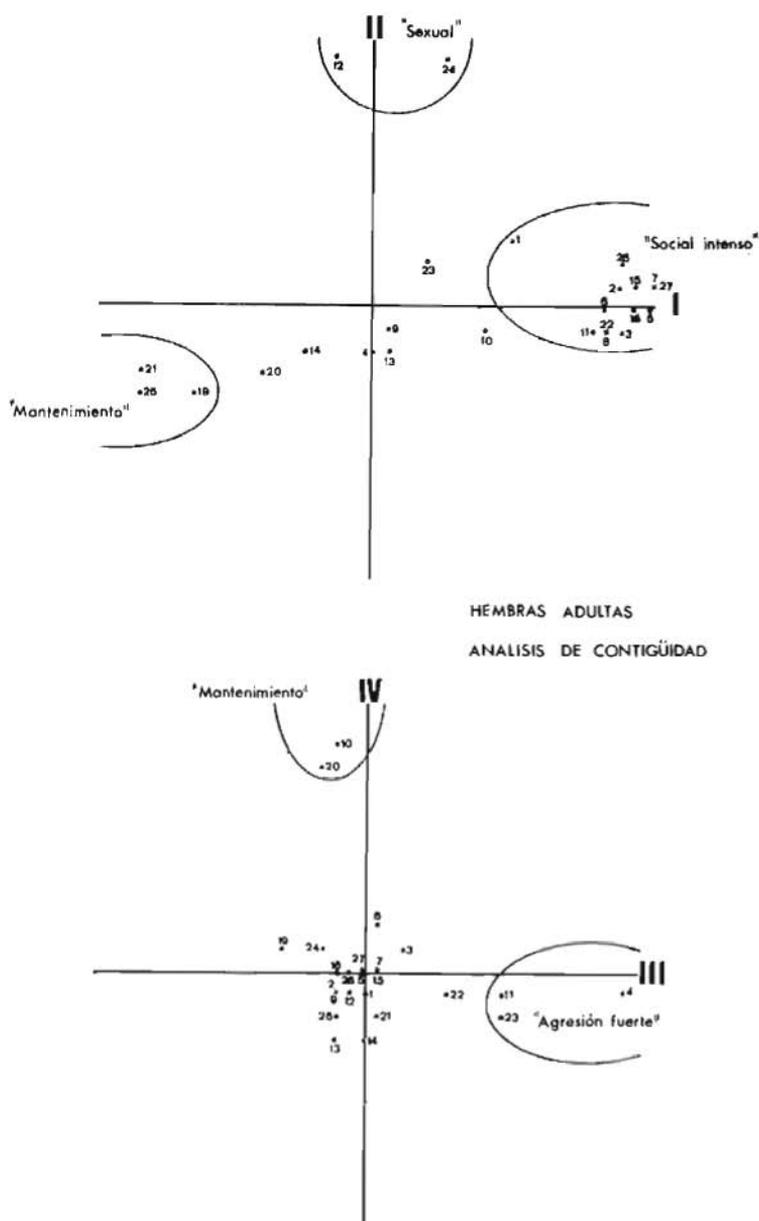


Fig. 53.— Estructura intraindividual. Representación de los factores de carga de las variables sobre los ejes obtenidos del análisis de componentes principales a partir de la matriz de contigüidad para hembras adultas.

1 Alerta. 2 Inmóvil. 3 Olfatear. 4 Dirigir hocico. 5 Ventear. 6 Arrancada. 7 Empujar. 8 Mamar. 9 Revolcarse. 10 Rascarse. 11 Perseguir. 12 Huir. 13 Marcar con genitales. 14 Marcar con hocico. 15 Luchar. 16 Juego. 17 Erección. 18 Boatezo. 19 Descanso. 20 Sentado. 21 Pastar. 22 Aproximarse. 23 Erizar pelaje. 24 Copular. 25 Locomoción. 26 Ladrido. 27 Sonido de llamada. 28 Castañetec de dientes. 29 Chillido.

## Hembras adultas

La proporción de la varianza absorbida en los análisis de contigüidad (Tabla 4 Fig. 53) y de transición (Tabla 5 Fig. 54) es superior al 75 % en los cinco ejes solicitados. De ellos aparecen como de alto interés, al igual que para los machos adultos, los tres primeros, absorbiendo más del 70 % de la varianza total. Estos ejes los definimos como I "social intenso", "mantenimiento", II "sexual" y III "agresión fuerte".

TABLA 5.— Análisis de transición de pautas. Factores de carga (multiplicados por 100) sobre los cinco primeros ejes y su varianza absorbida (hembras adultas).

Elementos de conducta	Componentes				
	I	II	III	IV	V
Luchar. . . . .	98	3	0	0	1
Empujar . . . . .	98	2	2	1	-1
Sonido de llamada . . .	97	13	3	1	-4
Ventear . . . . .	96	4	0	0	-5
Juego . . . . .	96	-2	-2	2	-11
Ladran. . . . .	91	13	-2	-1	-8
Olfatear. . . . .	87	-6	7	-1	15
Arrancada . . . . .	86	2	0	-5	4
Inmóvil . . . . .	85	10	-4	-1	-14
Dar de mamar. . . . .	77	-5	1	2	4
Perseguir . . . . .	75	-7	5	-4	33
Aproximarse . . . . .	66	-13	-8	-13	0
Locomoción . . . . .	-88	-30	-16	-13	-9
Pastar . . . . .	-83	-20	-21	-35	3
Descansar . . . . .	-67	-30	9	35	-25
Huir. . . . .	-9	96	-8	-7	-3
Copular . . . . .	27	94	-6	-2	-11
Rascarse. . . . .	50	-7	84	3	-12
Sentado . . . . .	-50	-21	72	4	-7
Revolcarse. . . . .	8	-11	2	93	-12
Dirigir hocico. . . . .	-8	-15	-11	-12	93
Alerta. . . . .	36	4	-3	-9	5
Erizarse. . . . .	9	14	-16	-11	30
Marcar con genitales.	-18	-12	-19	-22	0
Marcar con hocico	1	-12	-18	-20	-8
Porcentaje de la varianza. . .	51 %	13 %	9 %	7 %	4 %

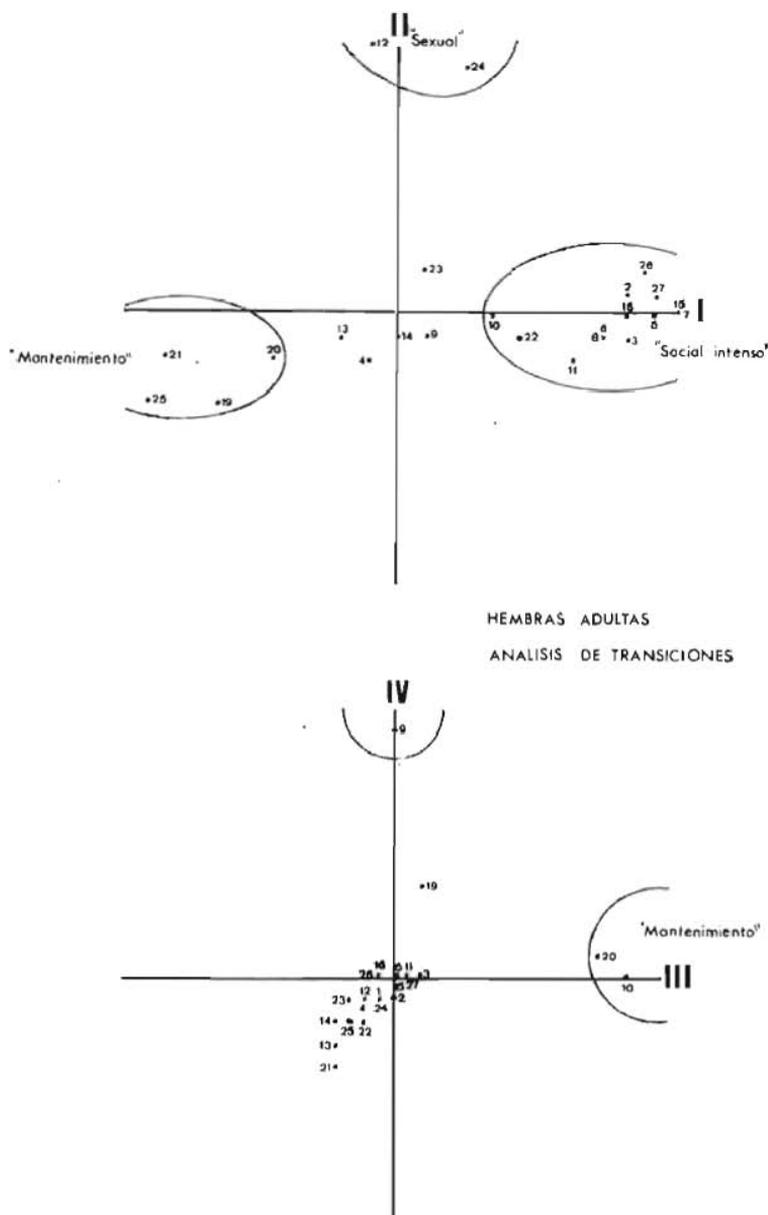


Fig. 54.— Estructura intraindividual. Representación de los factores de carga de las variables sobre los ejes obtenidos del análisis de componentes principales a partir de la matriz de transiciones para hembras adultas.

1 Alerta. 2 Inmóvil. 3 Olfatear. 4 Dirigir hocico. 5 Ventear. 6 Arrancada. 7 Empujar. 8 Mamar. 9 Revolcarse. 10 Rascarse. 11 Perseguir. 12 Huir. 13 Marcar con genitales. 14 Marcar con hocico. 15 Luchar. 16 Juego. 17 Erección. 18 Bostezo. 19 Descanso. 20 Sentado. 21 Pastar. 22 Aproximarse. 23 Erizar pelaje. 24 Copular. 25 Locomoción. 26 Ladrado. 27 Sonido de llamada. 28 Castañeteo de dientes. 29 Chillido.

El componente "social intenso"- "mantenimiento" está compuesto por las pautas: *empujar, sonido de llamada, ventear, luchar, juego, olfatear, ladrar, inmóvil, arrancada, aproximarse, dar de mamar, perseguir* y *alerta* (positivo) y *locomoción, pastar* y *descanso* (negativamente).

El componente "agresión fuerte" viene definido por las pautas *dirigir hocico, erizarse* y *perseguir*, aunque estos actos se agrupan solamente en el análisis de contigüidad, pues en el de transición el tercer eje absorbe las pautas *rascarse* y *sentarse*, integradas dentro de mantenimiento.

TABLA 6.— Análisis de contigüidad de pautas. Factores de carga (multiplicados por 100) sobre los cinco primeros ejes y su varianza absorbida (subadultos).

Elementos de conducta	Componentes				
	I	II	III	IV	V
Ventear. . . . .	89	25	19	-5	14
Inmóvil. . . . .	89	21	13	-1	11
Rascarse . . . . .	83	4	4	-22	-15
Luchar . . . . .	83	33	15	6	29
Empujar . . . . .	81	27	18	-7	28
Olfatear . . . . .	71	15	9	-7	8
Aproximarse . . . . .	60	26	4	-5	16
Alerta . . . . .	50	16	27	41	2
Locomoción . . . . .	-86	-23	-22	-1	-21
Dirigir hocico . . . . .	33	89	0	-7	0
Perseguir . . . . .	60	69	10	5	20
Erizarse . . . . .	50	65	4	52	12
Arrancada . . . . .	6	-1	97	-8	1
Ladrar . . . . .	44	9	86	0	11
Huir . . . . .	-21	-1	-11	95	-5
Juego. . . . .	32	3	2	-9	90
Sentarse . . . . .	-11	-32	-29	-31	-58
Revolcarse . . . . .	37	-2	-2	-18	25
Marcar con hocico . . . . .	-28	-11	-18	-14	-5
Marcar con genitales . . . . .	-5	-2	-10	-2	-1
Descansar . . . . .	-26	-38	-30	-21	-1
Pastar . . . . .	-23	-25	-21	1	-2
Porcentaje de la varianza . . . . .	48 %	12 %	8 %	8 %	6 %

## Jóvenes

La proporción de la varianza absorbida en ambos análisis es superior al 80 % en los cinco primeros ejes alcanzándose hasta el 45 % de absorción sobre el primer eje en ambos casos.

De los cinco factores solicitados de ambos análisis (Tablas 6 y 7, Fig. 55 y 56) sólo los tres primeros presentan un alto interés en la comprensión de la estructura del comportamiento de los jóvenes: I ("social intenso"), II ("agresión fuerte") y III, que absorbe también pautas que en los análisis anteriores hemos integrado dentro del grupo "social intenso".

TABLA 7.— Análisis de transición de pautas. Factores de carga (multiplicados por 100) sobre los cinco primeros ejes y su varianza absorbida (jóvenes subadultos).

Elementos de conducta	Componentes				
	I	II	III	IV	V
Ventear . . . . .	94	2	-12	7	4
Luchar . . . . .	91	17	-21	17	-5
Ladrear . . . . .	88	8	-17	5	31
Empujar . . . . .	88	15	-20	8	1
Inmóvil . . . . .	87	2	-9	13	6
Olfatear . . . . .	80	-3	-3	16	-2
Rascarse . . . . .	71	4	38	-1	-6
Perseguir . . . . .	64	-1	-15	40	0
Locomoción . . . . .	-88	-10	-7	-17	-15
Pastar . . . . .	-79	-41	-7	-26	-18
Descansar . . . . .	-51	48	32	-22	-17
Revolcarse . . . . .	34	88	13	1	-9
Juego . . . . .	12	79	-34	-11	-21
Sentarse . . . . .	-25	-4	90	-4	-10
Dirigir hocico . . . . .	33	-6	-2	91	1
Alerta . . . . .	23	-19	-8	2	93
Erizarse . . . . .	39	-15	-24	29	18
Arrancada . . . . .	28	4	-4	3	3
Aproximarse . . . . .	16	-8	-15	8	-7
Marcar con genitales . . . . .	4	-22	-16	-3	-1
Marcar con hocico . . . . .	-32	-29	-9	-5	-11
Huir . . . . .	-39	-32	-10	-6	36
Porcentaje de la varianza . . . . .	45 %	15 %	9 %	6 %	5 %

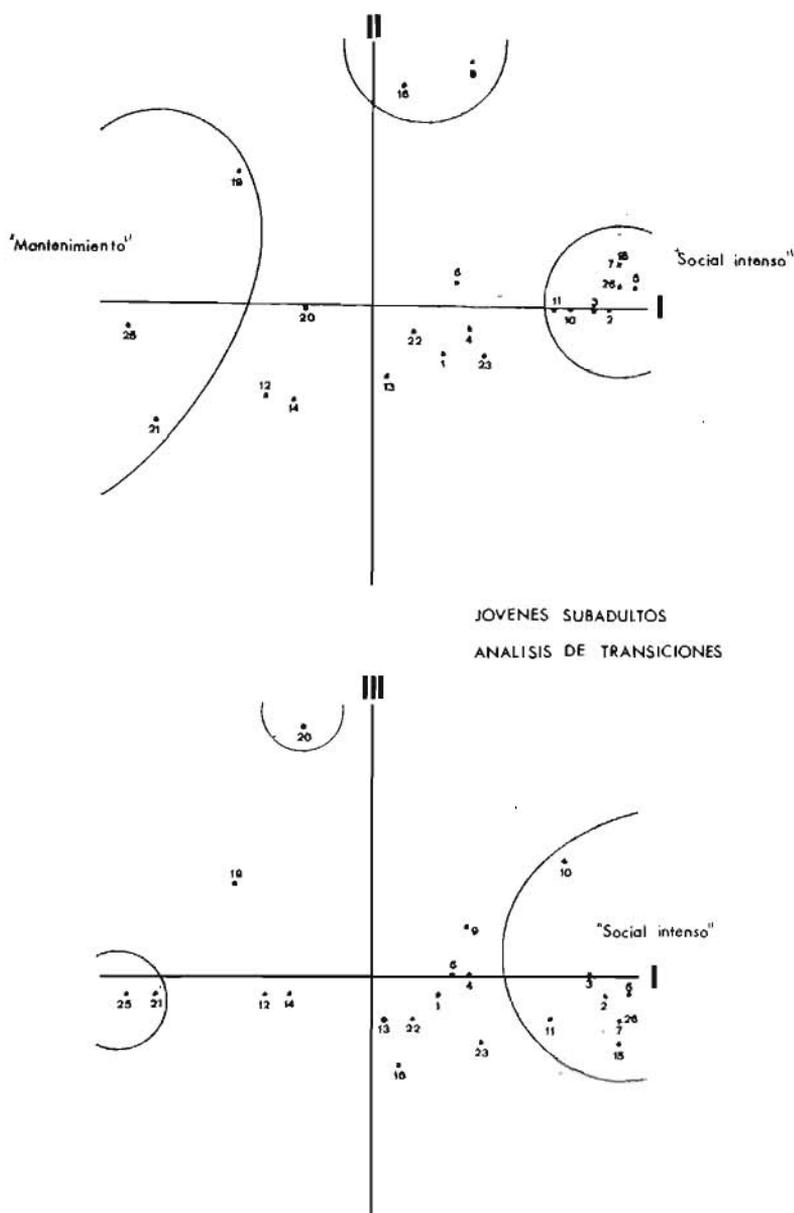


Fig. 55.— Estructura intraindividual. Representación de los factores de carga de las variables sobre los ejes obtenidos del análisis de componentes principales a partir de la matriz de contigüidad para los jóvenes.

1 Alerta. 2 Inmóvil. 3 Olfatear. 4 Dirigir hocico. 5 Ventear. 6 Arrancada. 7 Empujar. 8 Mamar. 9 Revolcarse. 10 Rascarse. 11 Perseguir. 12 Huir. 13 Marcar con genitales. 14 Marcar con hocico. 15 Luchar. 16 Juego. 17 Erección. 18 Bostezo. 19 Descanso. 20 Sentado. 21 Pastar. 22 Aproximarse. 23 Erizar pelaje. 24 Copular. 25 Locomoción. 26 Ladrido. 27 Sonido de llamada. 28 Castañeteo de dientes. 29 Chillido.

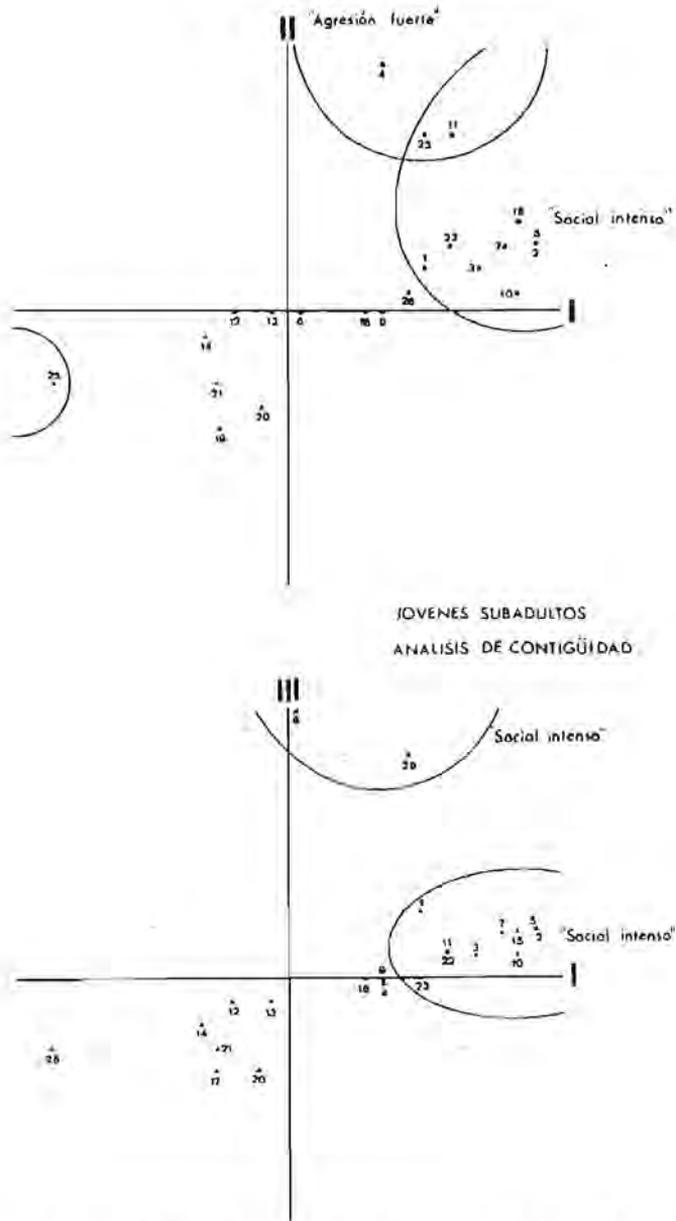


Fig. 56.— Estructura intraindividual. Representación de los factores de carga de las variables sobre los ejes obtenidos del análisis de componentes principales a partir de la matriz de transiciones para los jóvenes.

1 Alerta. 2 Inmóvil. 3 Olfatear. 4 Dirigir hocico. 5 Ventear. 6 Arrancada. 7 Empujar. 8 Mamar. 9 Revolcarse. 10 Raascarse. 11 Perseguir. 12 Huir. 13 Marcar con genitales. 14 Marcar con hocico. 15 Luchar. 16 Juego. 17 Erección. 18 Bostezo. 19 Deacano. 20 Sentado. 21 Pastar. 22 Aproximarse. 23 Erizar pelaje. 24 Copular. 25 Locomoción. 26 Ladrido. 27 Sonido de llamada. 28 Castañeteo de dientes. 29 Chillido.

De esta forma, en el componente social intenso, absorbido por los ejes II y III, están presentes las pautas: *ventear, inmóvil, rascarse, luchar, empujar, olfatear, aproximarse, alerta, arrancada y ladrar*, mientras que en el componente "agresión fuerte" se integran las pautas: *dirigir hocico, perseguir y erizarse*.

#### Crías

Tanto en los análisis de contigüidad como en el de transición se aprecia una absorción de la varianza superior al 75 % en los cinco primeros ejes.

De los cinco factores solicitados al análisis, los tres primeros son los que absorben la mayor parte de los elementos del etograma.

En el análisis de contigüidad nos encontramos con los factores: I "social intenso" (*sonido de llamada, olfatear e inmóvil*) en la parte positiva y "mantenimiento" (*descansar y sentarse*) en la parte negativa. El factor II, de "alarma" de este análisis viene definido por *huída y alerta*. En el eje III de "juego" se integran *juego y perseguir* (véase Tabla 8 y Fig. 57).

TABLA 8.— Análisis de contigüidad de pautas. Factores de carga (multiplicados por 100) sobre los cinco primeros ejes y su varianza absorbida (crías).

Elementos de conducta	Componentes				
	I	II	III	IV	V
Sonido de llamada. . . . .	92	1	13	24	13
Olfatear . . . . .	73	17	22	37	23
Inmóvil. . . . .	61	6	10	35	35
Descansar. . . . .	-64	-44	-20	-24	-7
Sentarse. . . . .	-63	-39	-57	4	-16
Huir . . . . .	8	97	-14	-6	-10
Alerta . . . . .	11	92	-4	-1	-5
Juego. . . . .	13	-31	89	-11	23
Perseguir. . . . .	50	6	64	27	16
Rascarse . . . . .	28	-14	-6	92	15
Locomoción . . . . .	-41	-31	-4	-59	-28
Revolcarse . . . . .	19	-9	24	17	92
Pastar . . . . .	-50	6	-23	-27	-53
Mamar. . . . .	20	-22	-15	13	2
Arrancada . . . . .	0	17	1	-8	-12
Aproximarse. . . . .	43	-6	2	6	3
Porcentaje de la varianza . . . . .	44 %	19 %	13 %	7 %	5 %

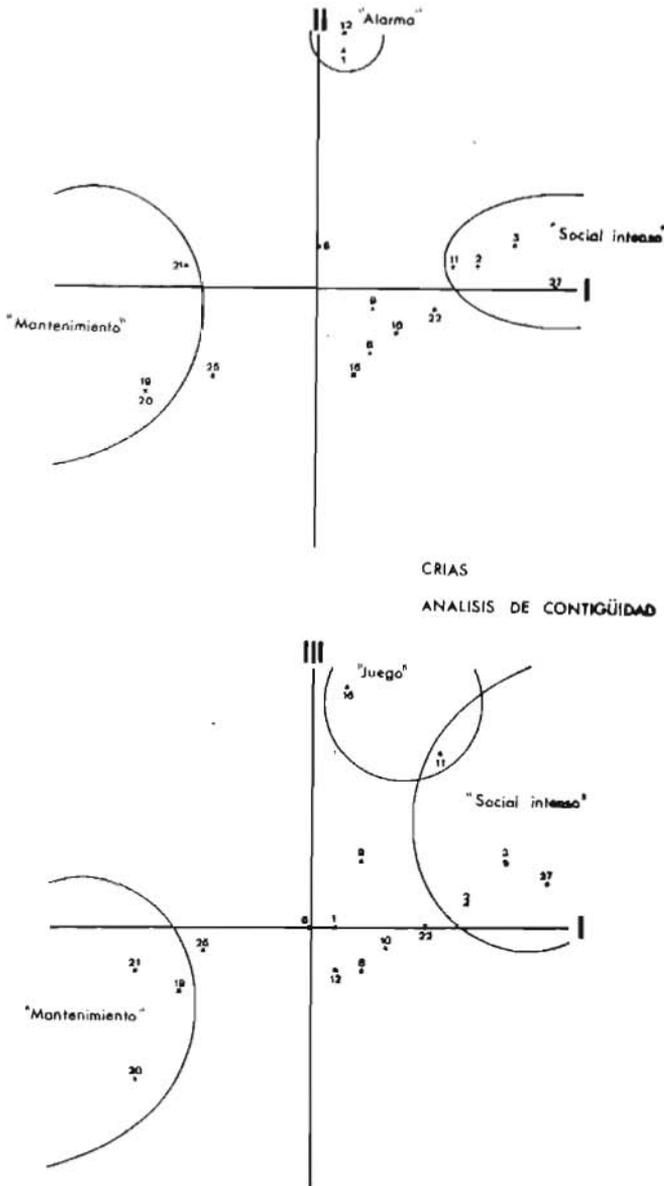


Fig. 57.— Estructura intraindividual. Representación de los factores de carga de las variables sobre los ejes obtenidos del análisis de componentes principales a partir de la matriz de contigüidad para las crías.

1 Alerta. 2 Inmóvil. 3 Olfatear. 4 Dirigir hocico. 5 Ventear. 6 Arrancada. 7 Empujar. 8 Mamar. 9 Revolcarse. 10 Rascarse. 11 Perseguir. 12 Huir. 13 Marcar con genitales. 14 Marcar con hocico. 15 Luchar. 16 Juego. 17 Erección. 18 Bostezo. 19 Descanso. 20 Sentado. 21 Pastar. 22 Aproximarse. 23 Erizar pelaje. 24 Copular. 25 Locomoción. 26 Ladrado. 27 Sonido de llamada. 28 Castañeteo de dientes. 29 Chillido.

En cuanto al análisis de transición (Tabla 9 y Fig. 58) para los individuos jóvenes, el eje I de "alarma" lo integran también *huir* y *alerta*. El eje II, de "juego-mantenimiento" lo integran *juego* y *perseguir* en la parte positiva y *descansar* y *sentarse* en la parte negativa. En el eje III aparecen opuestos *mamar* y *locomoción*.

TABLA 9.— Análisis de transición de pautas. Factores de carga (multiplicados por 100) sobre los cinco primeros ejes y su varianza absorbida (crias).

Elementos de conducta	Componentes				
	I	II	III	IV	V
Huir. . . . .	98	4	0	1	-2
Alerta. . . . .	89	-4	-10	-9	-5
Perseguir . . . . .	3	80	19	32	17
Juego . . . . .	-80	76	-18	-17	18
Sentarse . . . . .	-33	-72	5	10	-30
Descansar . . . . .	-37	-50	-42	-18	18
Mamar. . . . .	-13	-2	94	0	2
Rascarse . . . . .	-9	2	0	95	12
Locomoción . . . . .	-38	-5	-50	-53	-29
Revolcarse . . . . .	-9	25	2	17	90
Pastar. . . . .	-2	-25	-36	-22	-50
Aproximarse . . . . .	-7	8	31	0	-6
Arrancada . . . . .	21	4	-9	-6	-7
Inmóvil . . . . .	-2	20	8	21	21
Sonido de llamada . .	0	18	0	23	17
Olfatear. . . . .	10	38	38	39	22
Porcentaje de la varianza. . .	35 %	19 %	12 %	10 %	6 %

Total (individuos de todas las clases de edad y sexo)

La consideración de los datos totales, tanto en el análisis de contigüidad como en el de transición, (Tablas 10 y 11 y Fig. 59 y 60) resulta en más del 75% de la varianza absorbida por los cinco factores solicitados.

Considerando las variables con un factor de carga sobre los ejes superior a 0,5, detectamos como factores de mayor interés los cuatro primeros a los cuales denominaremos: I "social intenso"- "mantenimiento", II "agresión fuerte", III "marcaje territorial" y IV "alarma".

El componente I ("social intenso"- "mantenimiento") reúne las siguientes

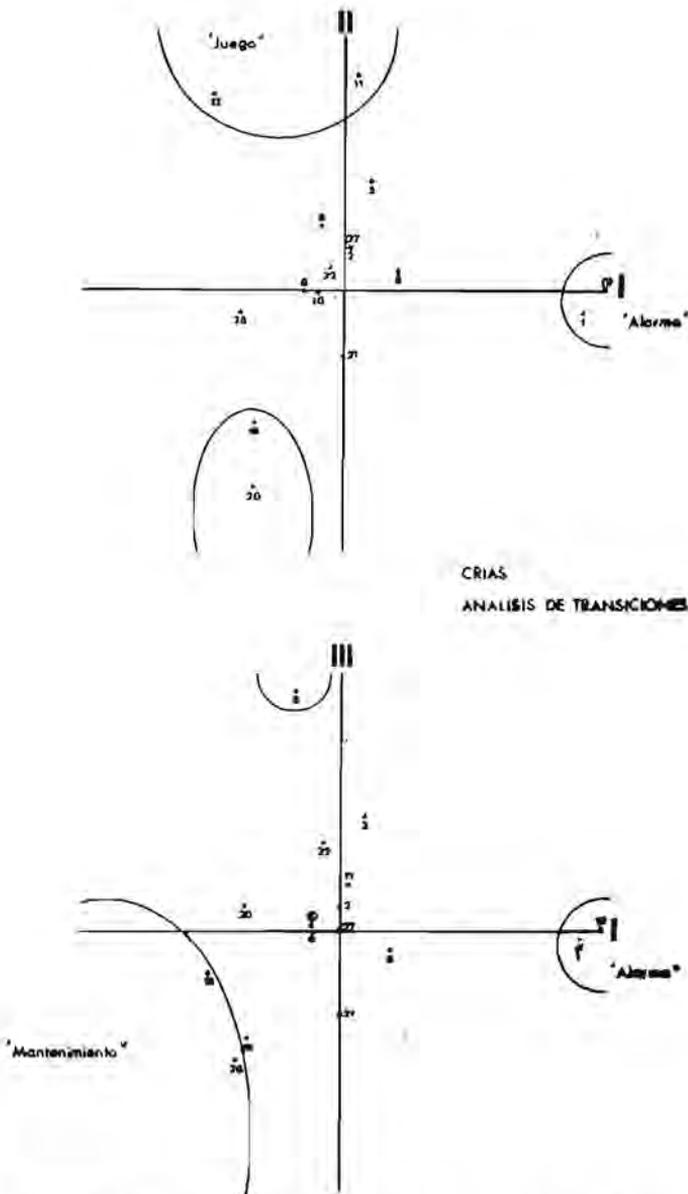


Fig. 58.— Estructura intraindividual. Representación de los factores de carga de las variables sobre los ejes obtenidos del análisis de componentes principales a partir de la matriz de transición para las crías.

1 Alerta. 2 Inmóvil. 3 Olfatear. 4 Dirigir hocico. 5 Ventear. 6 Arrancada. 7 Empujar. 8 Mamar. 9 Revolcarse. 10 Rascarse. 11 Peraeguir. 12 Huir. 13 Marcar con genitales. 14 Marcar con hocico. 15 Luchar. 16 Juego. 17 Erección. 18 Bostezo. 19 Descanso. 20 Sentado. 21 Pastar. 22 Aproximarse. 23 Erizar pelaje. 24 Copular. 25 Locomoción. 26 Ladrado. 27 Sonido de llamada. 28 Castañeteo de dientes. 29 Chillo.

pautas social intensas en el polo positivo: *ventear, inmóvil, sonido de llamada, luchar, olfatear, mamar, empujar, ladrar, copular, rascarse, juego* y aproximarse y las siguientes pautas de "mantenimiento" en el polo negativo: *locomoción, pastar, descansar y sentarse*.

El componente de "agresión fuerte" está formado por: *dirigir hocico, perseguir y erizarse*.

TABLA 10.—Análisis de contigüidad de pautas. Factores de carga (multiplicados por 100) sobre los cinco primeros ejes y su varianza absorbida (suma de los totales de todos los individuos).

Elementos de conducta	Componentes				
	I	II	III	IV	V
Ventear . . . . .	95	6	-1	-3	16
Inmóvil . . . . .	95	7	-13	5	1
Sonido de llamada . .	94	3	-5	-6	16
Luchar . . . . .	93	12	-7	-1	14
Olfatear . . . . .	87	15	-3	-2	12
Mamar . . . . .	87	-6	-24	-13	6
Empujar . . . . .	80	28	-8	-10	8
Ladrar . . . . .	77	2	-12	17	44
Copular . . . . .	67	12	-13	29	-4
Rascarse . . . . .	63	-14	-30	-15	9
Juego . . . . .	60	-5	-22	-25	26
Aproximarse . . . . .	59	33	-15	-16	-5
Locomoción . . . . .	-84	-25	17	-19	-15
Pastar . . . . .	-84	-14	23	1	-15
Descansar . . . . .	-64	-40	-37	-30	-28
Sentarse . . . . .	-50	-35	-41	-9	-15
Dirigir hocico . . . .	-14	95	5	-10	-1
Perseguir . . . . .	42	78	-1	-13	1
Erizarse . . . . .	50	72	-16	27	-5
Marcar con genitales .	-20	-2	92	-1	-5
Marcar con hocico . .	-21	-3	87	-10	-7
Huir . . . . .	-22	-6	2	93	-3
Alerta . . . . .	28	-3	-12	78	38
Arrancada . . . . .	28	-1	-5	11	95
Revolcarse . . . . .	13	-15	-33	-17	-6
Proporción de la varianza . . . . .	50 %	13 %	9 %	7 %	5 %

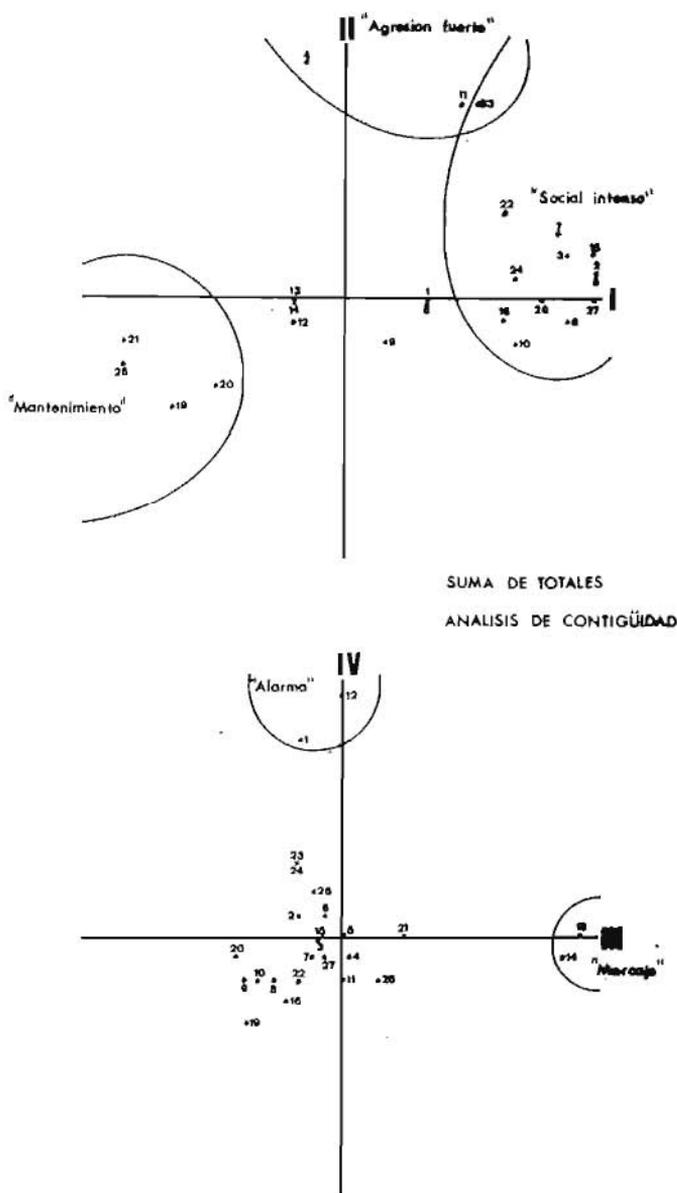


Fig. 59.—Estructura intraindividual. Representación de los factores de carga de las variables sobre los ejes obtenidos del análisis de componentes principales a partir de la matriz de contigüidad para el total de los individuos.

1 Alerta. 2 Inmóvil. 3 Olfatear. 4 Dirigir hocico. 5 Ventear. 6 Arrancada. 7 Empujar. 8 Mamar. 9 Revolcarse. 10 Rasarse. 11 Perseguir. 12 Huir. 13 Marcar con genitales. 14 Marcar con hocico. 15 Luchar. 16 Juego. 17 Erección. 18 Boatezo. 19 Descanso. 20 Sentado. 21 Pastar. 22 Aproximarse. 23 Erizar pelaje. 24 Copular. 25 Locomoción. 26 Ladrido. 27 Sonido de llamada. 28 Castañeteo de dientes. 29 Chillido.

El eje III del análisis de transición ("marcaje territorial"), se integra de *marcaje con hocico* y *marcaje con genitales*.

El eje IV del análisis de transición absorbe las pautas de "alarma" que son *alerta* y *huída*.

TABLA II.—Análisis de transiciones de pautas. Factores de carga (multiplicados por 100) sobre los cinco primeros ejes y su varianza absorbida (suma de los totales de todos los individuos).

Elementos de conducta	Componentes				
	I	II	III	IV	V
Ventear . . . . .	95	1	2	4	-9
Sonido de llamada . .	94	-2	10	4	-15
Luchar . . . . .	94	8	6	0	-11
Ladrear . . . . .	91	3	-3	-6	0
Inmóvil . . . . .	86	0	-3	0	-3
Empujar . . . . .	83	18	5	-7	-14
Olfatear . . . . .	80	14	32	5	-7
Copular . . . . .	79	2	-12	-10	30
Mamar . . . . .	72	3	40	10	-9
Juego . . . . .	50	-20	13	-13	-32
Locomoción . . . . .	-86	-30	-1	-16	-16
Pastar . . . . .	-78	-12	-12	-21	8
Descansar . . . . .	-68	-34	-3	19	-17
Dirigir hocico . . .	-23	90	25	-6	-3
Perseguir . . . . .	44	80	-16	-10	-20
Erizarse . . . . .	43	77	-14	-12	19
Aproximarse . . . .	13	2	98	-3	-9
Rascarse . . . . .	50	-11	-1	80	-15
Sentarse . . . . .	-50	-26	-5	72	-5
Huir . . . . .	-13	-4	-12	-13	90
Marcar con hocico . .	-16	-1	-3	-14	-1
Marcar con genitales.	-18	-9	-12	-19	-4
Alerta . . . . .	13	-2	-5	-5	36
Arrancada . . . . .	33	-2	-1	0	-1
Revalcarse . . . . .	16	-13	-8	4	-15
Porcentaje de la varianza . . . . .	44 %	14 %	9 %	7 %	6 %

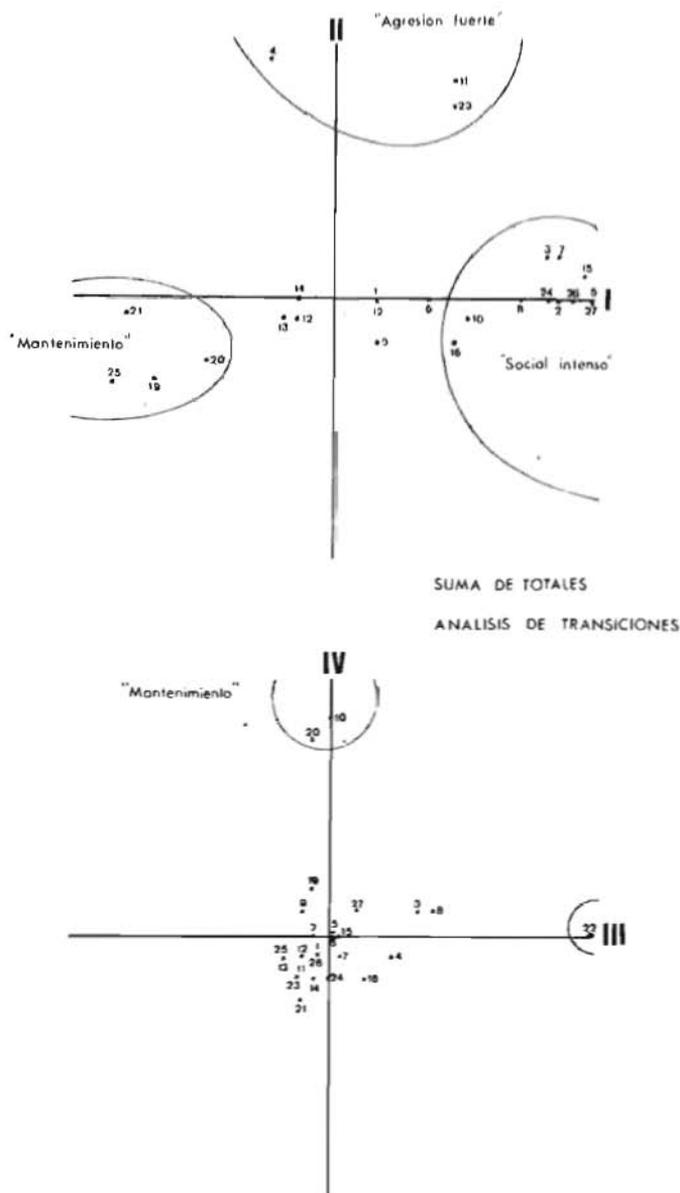


Fig. 60.— Estructura intraindividual. Representación de los factores de carga de las variables sobre los ejes obtenidos del análisis de componentes principales a partir de la matriz de transiciones para el total de los individuos.

1 Alerta. 2 Inmóvil. 3 Olfatear. 4 Dirigir hocico. 5 Ventear. 6 Arrancada. 7 Empujar. 8 Marcar. 9 Revolcarse. 10 Rasarse. 11 Perseguir. 12 Huir. 13 Marcar con genitales. 14 Marcar con hocico. 15 Luchar. 16 Juego. 17 Erección. 18 Bostezo. 19 Descanso. 20 Sentado. 21 Pastar. 22 Aproximarse. 23 Erizar pelaje. 24 Copular. 25 Locomoción. 26 Ladrado. 27 Sonido de llamada. 28 Castañeteo de dientes. 29 Chillido.

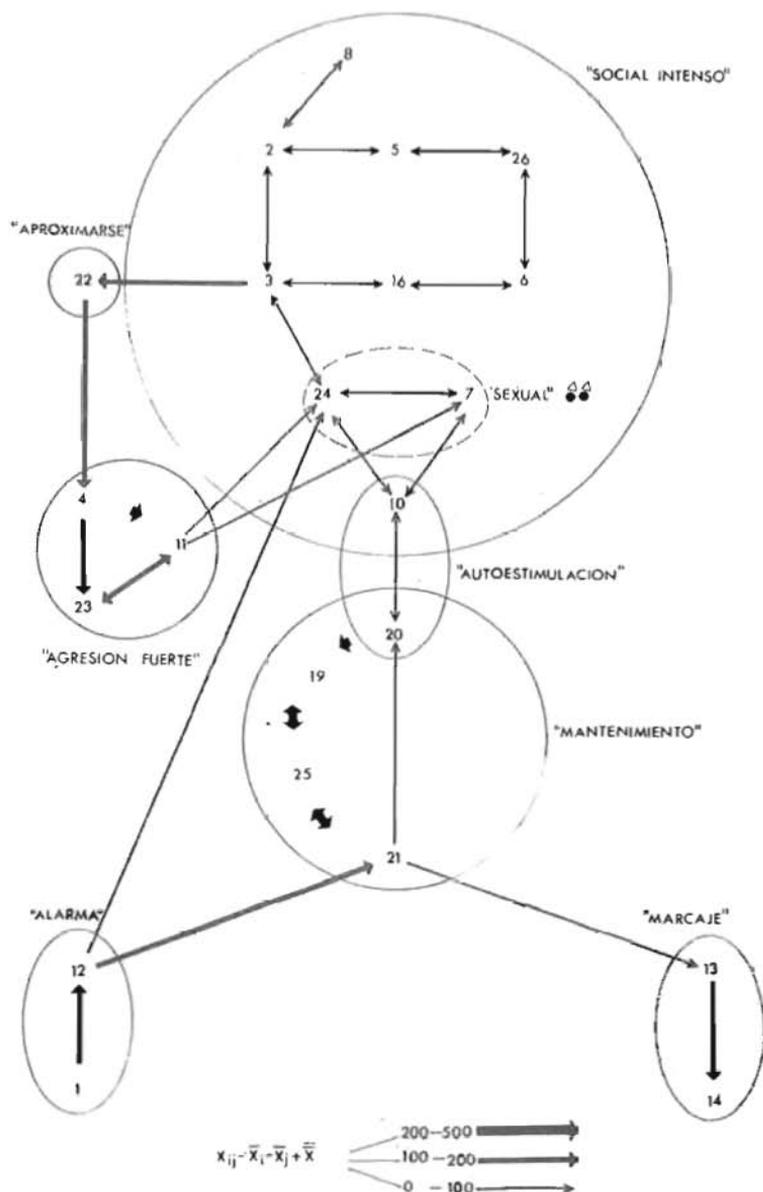


Fig. 61.— Estructura intraindividual. Representación gráfica del flujo de transiciones según la relación  $X_{ij} - \bar{X}_i - \bar{X}_j + \bar{X}$  entre todas las pautas consideradas. Las agrupaciones aquí representadas son un fiel reflejo de los resultados anteriores.

1 Alerta. 2 Inmóvil. 3 Olfatear. 4 Dirigir hocico. 5 Ventear. 6 Arrancada. 7 Empujar. 8 Mamar. 9 Revolcarse. 10 Rascarse. 11 Perseguir. 12 Huir. 13 Marcar con genitales. 14 Marcar con hocico. 15 Luchar. 16 Juego. 17 Erección. 18 Bostezo. 19 Descanso. 20 Sentado. 21 Pastar. 22 Aproximarse. 23 Erizar pelaje. 24 Copular. 25 Locomoción. 26 Ladrado. 27 Sonido de llamada. 28 Castañeteo de dientes. 29 Chillido.

### Flujo de transiciones

A partir de la matriz de transición total estandarizada analizamos el flujo de comportamiento de unos actos a otros.

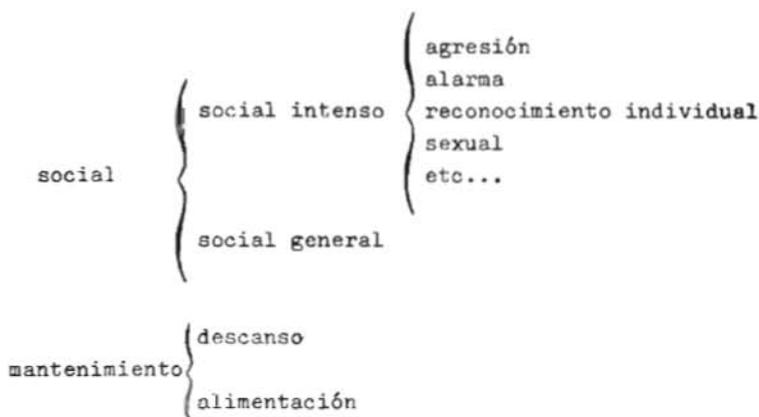
Basándonos en los resultados de los apartados anteriores de este capítulo, construimos las seis agrupaciones más aparentes, y, con esta base, representamos en la Fig. 61 el flujo de transiciones entre todas las pautas. Los núcleos considerados fueron: "social intenso", "aproximarse", "agresión fuerte", "mantenimiento", "alarma", "marcaje" y "autoestimulación". En la representación aparecerán las transiciones dentro y entre estos núcleos según otras intensidades del valor de estandarización.

Es en primer lugar aparente que las transiciones más importantes se dan dentro de los mismos núcleos. En cuanto a las transiciones internucleares, el grupo de pautas de autoestimulación, compuesto por las pautas *rascarse* y *sentado*, enlaza las agrupaciones incompatibles de "social intenso" y "mantenimiento". Asimismo, la pauta *pastar* conecta el "mantenimiento" con "marcaje" y "alarma". "Social intenso", "aproximarse" y "agresión fuerte" están a su vez conectados en un ciclo cerrado, en que la relación con el gran núcleo de "social intenso" se realiza a través precisamente de las pautas sexuales (*olfatear*, *copular* y *empujar*).

La huida de las hembras (pautas del núcleo de "alarma") se conecta también con el grupo "social intenso" a través de la pauta sexual *copular*.

### CONCLUSIONES

El análisis de agrupamiento nos proporciona ya interesantes asociaciones, que hemos catalogado:



Esta visión se refinó con la aplicación de los componentes principales, que ponen en evidencia un eje que sitúa en extremos incompatibles las agrupaciones "social" y "mantenimiento", compartiendo ambos grupos antagónicos la agrupación de "autoestimulación".

Ligados al extremo positivo del eje "social-mantenimiento" se hacen patentes las agrupaciones "aproximación" y "agresión fuerte", y ligadas al extremo negativo las de "marcaje" y "alarma".

La consideración de transiciones, es decir, del flujo de ejecución de las pautas en el tiempo, pone de manifiesto que las secuencias se dan, sobre todo, dentro de las agrupaciones de que venimos hablando, conectando además las agrupaciones más relacionadas. Se da también especialización en pautas de conexión, es decir, cualquier acto no es útil encauzando el flujo, sino sólo ciertos de ellos; así, el grupo de "mantenimiento" se relaciona en forma variable con el social intenso a través de tan sólo la unión entre *sentado* y *rascarse*, pautas en apariencia irrelevantes, de igual modo *marcar con genitales* y *huir* unen unos grupos a la gran agrupación de "mantenimiento".

De igual forma, dentro de la gran agrupación de "social intenso", y entrando principalmente por la pauta de *rascarse* (si la actividad previa es de "mantenimiento"), parece que, ineludiblemente, se hubiese de cruzar por el corredor de las pautas sexuales (que conectan directamente con "alarma" en las hembras), para ya esos actos sexuales relacionarse en círculos cerrados con "social general" o con "aproximación" y "agresión".

El que las pautas de "autoestimulación" se sitúen entre los grandes grupos incompatibles apoyan la idea ya clásica de su connotación conflictiva y quizá también de su función disipadora de la agresión, como lo apuntaron Poirier (1974) para primates colobinos, Alvarez et al. (1975) para el gamo (Alvarez y Cónsul, 1978) para el babuino gelada.

## COMUNICACION

### INTRODUCCION

Una vez más fue Darwin, en el "Origen de las especies", (1859) quien llamó la atención por primera vez sobre problemas de comunicación animal y su evolución, sobre todo al tratar de los displays (exhibiciones o pavoneos) y los desencadenadores.

Naturalistas posteriores se ocuparon también de estas exhibiciones ritualizadas, prestando sobre todo atención al comportamiento sexual y al agresivo. Huxley (1914) quedó impresionado por el grado de ritualización de las exhibiciones de cortejo del Somormujo Lavanco (*Podiceps cristatus*), al que dedicó un tratado de gran impacto. Tinbergen (1951,1953) se dedicó principalmente al estudio del comportamiento del Pez Espinoso (*Gasterosteus aculeatus*) y de las gaviotas (*Larus, Rissa*), y sus publicaciones al respecto han sido, sin duda, las más influyentes en la elaboración de estos conceptos, transformando la idea que se tenía sobre el concepto de ritualización.

La comunicación durante el cortejo se atribuyó ya por Darwin y Huxley a "selección sexual" y "selección sexual mutua", respectivamente, en que la excitación mutua de la pareja durante la conducta sexual estimula la producción hormonal y sincroniza a la pareja, desembocando en el apareamiento con éxito.

En cuanto al comportamiento agresivo, se aprecia en estado natural un variado grado de ritualización, incluyendo los conceptos de amenazas, territorio, jerarquías, etc... Los factores comunes a la ritualización de la agresión han sido, al parecer, la reducción del gasto energético y de los posibles daños que se podrían infligir a los congéneres, de forma que con simples exhibiciones (amenazas) se obtiene el mismo resultado que con la agresión original no elaborada.

Ahora bien, ¿qué entendemos por comunicación? Siguiendo a Wilson (1976) definimos como comunicación la acción de una parte de un organismo (o célula) que altera los patrones de conducta de otro organismo (o célula), según función adaptativa de uno o de ambos participantes.

La comunicación juega también un importante papel en el gregarismo, ya

que es mediante este proceso como se mantiene la cohesión entre los componentes de la sociedad, ayudando también a protegerla contra peligros externos.

La cuantificación del proceso comunicativo se inició en 1949 por Shannon-Weaver, quien ideó una fórmula matemática que permitía medir la intensidad relativa de las distintas señales:  $H(x) = -\sum p(i) \log_2 p(i)$ , donde  $p(i)$  es la probabilidad de ejecución de cada acto  $x_i$ . Este enfoque fue usado en varios estudios de diferentes especies, por ejemplo en *Apis mellifera* (Haldane y Spurway, 1954); en cangrejos (Hazlett y Bossert, 1965); en macaco rhesus (Altman, 1965); etc.

La aplicación de este método presenta, sin embargo, varias ventajas e inconvenientes, entre las primeras están la independencia de la escala usada y el poder utilizar variables continuas o discretas y entre los inconvenientes tenemos, entre otros, la inexactitud del cálculo de probabilidades y el no poner en relieve distintos aspectos de la comunicación, como es la metacomunicación. Según esto, Wilson (1976) no aconseja su uso en vertebrados, relegando la aplicación de este método a invertebrados.

Posteriormente se han utilizado distintos enfoques al tema de la comunicación, basados sobre todo en la comparación de valores observados con esperados según el azar (Hazlett y Bossert, 1965, en cangrejos; Arias de Reyna, 1977, en córvidos; Haldane y Spurway, 1954 en *Apis mellifera*).

Un avance en el conocimiento de la comunicación viene dado por la utilización de técnicas analíticas multivariantes. Estos métodos, utilizados por primera vez para conducta intraindividual por Wiepkema (1961), han sido poco utilizados en el estudio de procesos comunicativos. Cabe señalar su aplicación en el comportamiento competitivo agresivo de distintas especies de córvidos (Arias de Reyna, 1977) y en el babuino gelada (Alvarez y Cónsul, 1978).

Es nuestra intención con el presente estudio profundizar en los procesos comunicativos de los capibaras, lo que constituirá el primer estudio al respecto sobre roedores, los resultados pensamos además que tendrán especial relevancia por haberse obtenido en estado natural.

## MÉTODOS

Se realizaron observaciones en tres grupos sociales de capibaras, con un total de 36 animales, sin distinción de la clase de edad y sexo, durante un periodo de 46 días.

Se registraron periodos de 15 segundos, anotando el ejecutante de la pauta y la ejecución de una nueva pauta (es decir, cuando tenía lugar un cambio) por cualquiera de los restantes miembros del grupo. Se consideran las transiciones sólo cuando la posible señal y respuesta no estaban separadas por más de un periodo de 15 segundos.

TABLA 12.—Grado de facilitación e inhibición de cada pauta sobre todo el etograma, según los valores del coeficiente de excitricidad (q) de cada transición.

	Facilitación ←										→ Inhibición		
	20	20 a 10	10 a 0	0 a 0	0 a 1	1 a 2	2 a 3	3 a 4	4 a 5	5 a 6	6 a 7	7 a 8	8
1. ALERGA				1	6, 6	7, 23, 25	4	14, 12, 7, 24, 16, 16, 4, 2, 9, 19, 20, 20					
2. TÍGVEL			3, 24		8	7, 20	21	14, 17, 11, 12, 1, 15, 23, 16, 6, 5, 2, 5, 26, 19, 24, 22					
3. OLIFATEAR				2	3	3, 16	4, 15, 23, 20, 22	16, 15, 24, 1, 9, 25, 19, 21, 23, 11, 6, 24, 8				12	
4. OLIFATEAR MECIO	12					15, 23, 5	1, 24	14, 3, 20, 22				4, 13, 12, 7, 24, 16, 5, 6, 2, 9, 12	21, 25
5. LENTAR					12	4, 13, 23	3, 25, 22	11, 1, 7, 3, 24, 14, 16, 4, 8, 2, 9, 20, 19, 25, 22					12
6. ARAACADA				6		12, 1, 8	2, 21	13, 11, 7, 3, 24, 15, 23, 16, 5, 8, 5, 15, 20, 23, 22				4, 18	
7. CAPUAS			24					14, 12, 22, 16, 2, 20, 25	2, 12, 11, 12, 1, 7, 3, 6, 50, 1, 9, 26, 18, 21, 27				
8. GALAR	8	2					20	4, 14, 11, 7, 3, 24, 6, 15, 23, 16, 5, 9, 24, 19, 24, 21, 22				13, 12, 1	
9. REVOLUCAR	9					10		4, 14, 11, 7, 3, 24, 16, 23, 6, 5, 8, 9, 20, 17, 23, 21, 22				13, 12, 1, 25	
11. PUNTEAR				6	24, 16	14, 15	7, 17, 23, 2, 22	4, 5, 19, 20, 22				1, 12, 7, 3, 4, 9, 21	25
12. WIA	7			11	21	24, 17, 20	10, 13, 3, 25	4, 15, 24, 23, 22				16, 6, 5, 2, 6, 9	12, 1
13. MANEA CON CENTALES		15					19	4, 1, 3, 24, 2, 6, 21, 26, 16, 20, 21, 22, 2, 25				11, 7, 24, 15, 16, 6, 2, 25	12
14. MANEA CON HOCOT			13			14, 11	15, 25	4, 1, 7, 3, 24, 16, 6, 5, 8, 9, 2, 26, 10, 20, 20				12, 23, 21	
15. LUGAR			15		6	11, 5	11, 23, 25	4, 14, 12, 7, 3, 24, 16, 6, 5, 8, 9, 2, 26, 10, 20, 20, 21, 22, 25				1	
16. JUNTO		10	9	22	11	6	7, 23, 19	4, 12, 9, 24, 14, 5, 4, 2, 26, 27				14, 13, 1, 21, 25	
19. DESCANO	19			13			9	4, 14, 12, 11, 12, 1, 7, 3, 24, 15, 23, 16, 5, 23, 16, 9, 8, 2, 25, 23, 21					
20. SENTARSE	20						4	11, 12, 11, 12, 1, 7, 3, 24, 15, 23, 16, 5, 3, 8, 2, 9, 26, 20, 21, 25, 22					
21. PASTAR	21						19	11, 7, 3, 24, 15, 16, 5, 4, 2, 9, 26, 20, 22				14, 13, 11, 12, 1, 23, 6, 25	
22. APOLATARSE		6	1	3			21, 8, 3	14, 1, 7, 24, 15, 16, 26, 19, 20, 22				13, 11, 12, 6, 9, 21, 25	
23. BRINAR				4, 2		7, 25	4, 15, 23	14, 12, 11, 12, 1, 7, 3, 24, 15, 23, 16, 5, 4, 2, 26, 20, 21					
24. COLLAR				11	5	12	7, 5, 25	14, 12, 11, 12, 1, 7, 3, 24, 15, 23, 16, 5, 4, 2, 26, 20, 21, 22				4, 13, 20	
25. COORDINAR	25						11	14, 7, 3, 24, 15, 3, 4, 2, 9, 26, 19, 20, 22				4, 13, 12, 1, 23, 16, 6, 21	
26. LADRIDO			12, 1			20	10, 6, 3, 19	7, 3, 24, 15, 4, 2, 9, 20, 25, 22				4, 14, 13, 11, 23, 21	

A partir de los datos obtenidos, se elaboró una matriz de señales-respuestas, donde se refleja cuantitativamente la pauta realizada por el ejecutante y la respuesta del receptor. Se estandarizó esta matriz según la relación:  $q = (o-e) / \sqrt{e}$ , siendo  $q$  el coeficiente de excentricidad,  $o$  la frecuencia observada en la transición señal-respuesta y  $e$  la esperada según el azar.

A partir de la matriz estandarizada, se elaboró la Tabla, donde se pone de manifiesto una gradación de las señales-respuestas, desde respuestas facilitadas ( $q > 0$ ) a inhibidas ( $q < 0$ ) para cada acto señal.

De igual forma, a partir de la matriz estandarizada se realizó un análisis de agrupaciones según el programa BMDP2M y un análisis de componentes principales según el programa BMDP4M.

## RESULTADOS

### Gradiente de facilitación-inhibición

En la tabla 12 donde aparecen los valores del coeficiente de excentricidad ( $q$ ) de cada transición, se refleja el grado de facilitación e inhibición que cada pauta ejerce sobre todo el etograma. En el primer caso (altos valores positivos de  $q$ ) observamos un grupo de pautas de efecto contagioso, es decir, que provocan la ejecución de sí mismas en los congéneres, así, de gran efecto contagioso ( $q > 20$ ) son las señales: *mamar*, *revolcarse*, *descanso*, *sentarse*, *pastar* y *locomoción* y en un grado menor ( $20 > q > 6$ ): *arrancada*, *marcar con genitales*, *luchar juego* y *alerta*.

Un efecto contagioso ligeramente diferente corresponde a pautas que desencadenan la ejecución no de sí mismas, sino de otras de su mismo grupo, según la estructura intraindividual: este es el caso del *ladrido*, que facilita la ejecución de pautas del grupo "alarma" (*huída* y *alerta*  $10 > q > 8$ ), de *inmóvil*, que desencadena el grupo "sexual" (*olfatear* y *cópula*) y *marcar con hocico*, que facilita "marcaje" (*marcar con genitales*).

Otros actos de indudable efecto facilitario son la señal *dirigir hocico*, que desencadena la huída ( $q = 19,5$ ) ésta a su vez, induce la aparición de la pauta *empujar* ( $q = 10,1$ ) y, a su vez, empujar desencadena la *cópula* ( $q = 8,4$ ).

La señal *aproximarse* desencadena comunicativamente el *dirigir hocico* así como, con menor frecuencia, *mamar* y *olfatear* ( $20 > q > 6$ ).

De tanta importancia como la facilitación es la inhibición de unos actos por otros, así, la pauta *dirigir hocico* coarta la ejecución de *pastar* y *locomoción* ( $-4 > q$ ) el *marcaje con genitales* tiene efecto disminuyendo la frecuencia de *huída* ( $q = -4,4$ ) y la huída misma inhibe la ejecución de sí misma y de *alerta* ( $-4 > q$ ).

## Análisis de agrupaciones

Tal como se aprecia en la Fig. 62, existe un gran grupo de señales, que aparece como un gran racimo a la derecha de la representación, y que podíamos catalogar, considerando su efecto comunicativo, de función general social. Este gran grupo se compone de cinco actos aislados y pequeñas asociaciones o subgrupos de pautas:

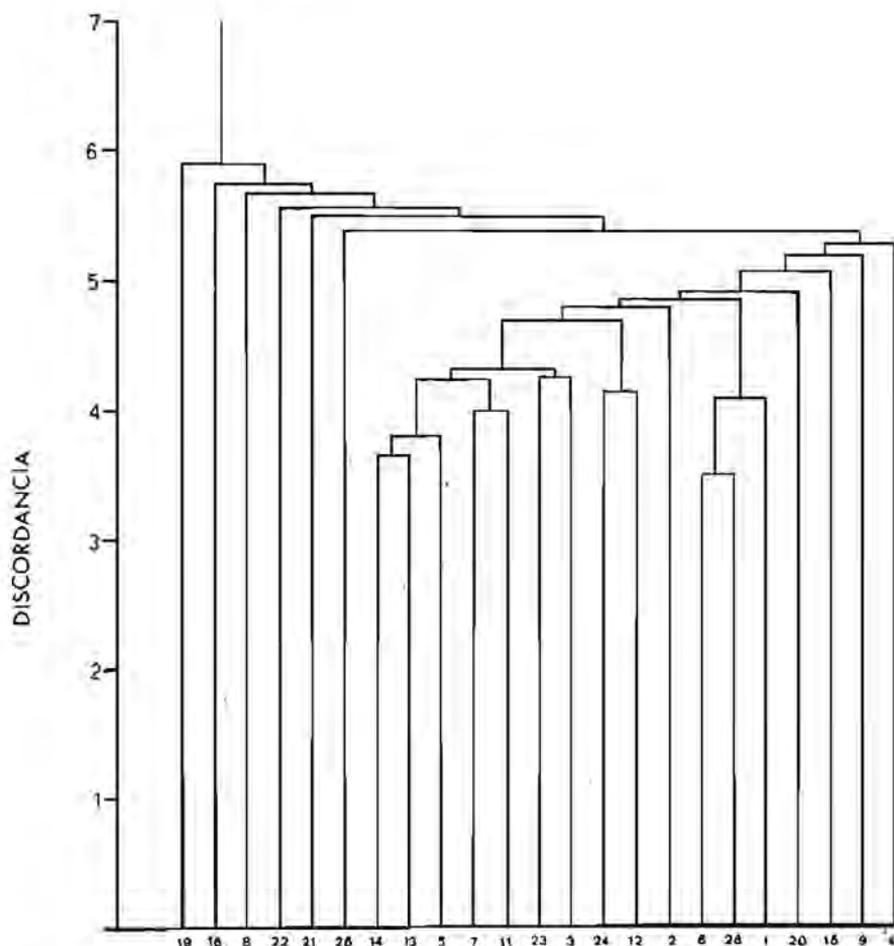


Fig. 62.— Estructura de la comunicación. Representación de los resultados del análisis de agrupaciones para el total de los individuos.

1 Alerta. 2 Inmóvil. 3 Olfatear. 4 Dirigir hocico. 5 Ventear. 6 Arrancada. 7 Empujar. 8 Mamar. 9 Revolcarse. 10 Raacarse. 11 Perseguir. 12 Huir. 13 Marcar con genitales. 14 Marcar con hocico. 15 Luchar. 16 Juego. 17 Erección. 18 Bostezo. 19 Descanso. 20 Sentado. 21 Pastar. 22 Aproximarse. 23 Erizar pelaje. 24 Copular. 25 Locomoción. 26 Ladrado. 27 Sonido de llamada. 28 Castañeteo de dientes. 29 Chillido.

- (1) Señales desencadenadoras de marcaje (*ventear, marcar con genitales y marcar con hocico*).
- (2) Señales desencadenantes de cópula (*perseguir y empujar*).
- (3) Señales desencadenantes de inmovilidad (*olfatear y erizarse*).
- (4) Señales productoras de persecución (*huida y cópula*).
- (5) Señales productoras de alarma (*alerta, ladrido y arrancada*).

TABLA 13.—Factores de carga (multiplicados por 100) sobre los cinco primeros ejes y su varianza absorbida.

Elementos de conducta	Componentes				
	I	II	III	IV	V
Ladrido . . . . .	88	-23	-12	-8	-12
Alerta . . . . .	84	-8	-21	-13	-17
Arrancada . . . . .	79	-5	-4	0	-3
Marcar con genitales . .	-12	95	-2	-8	-5
Marcar con hocico . . .	-13	94	-7	-5	-6
Perseguir . . . . .	-17	1	91	2	-20
Empujar . . . . .	-12	-10	89	2	12
Descansar . . . . .	-8	-8	0	97	-4
Aproximarse . . . . .	-9	-1	7	82	-2
Inmóvil . . . . .	-11	-6	-4	-4	97
Mamar . . . . .	-16	-14	-12	-7	57
Dirigir hocico . . . . .	-17	2	-9	-5	6
Huida . . . . .	15	-40	-19	-19	-23
Olfatear . . . . .	-14	-8	5	-20	9
Copular . . . . .	-6	1	7	-5	-1
Luchar . . . . .	7	0	-3	-6	0
Erizarse . . . . .	5	14	-15	-5	-6
Ventear . . . . .	7	-13	-11	-8	10
Revolcarse . . . . .	-13	-12	-6	1	-7
Sentarse . . . . .	-8	-3	2	-4	-3
Pastar . . . . .	-18	-10	-2	-5	-10
Locomoción . . . . .	-21	-11	2	-10	-3
Juego . . . . .	8	-17	-1	7	4
Porcentaje de la varianza . . . . .	17 %	12 %	10 %	9,3 %	7,3 %

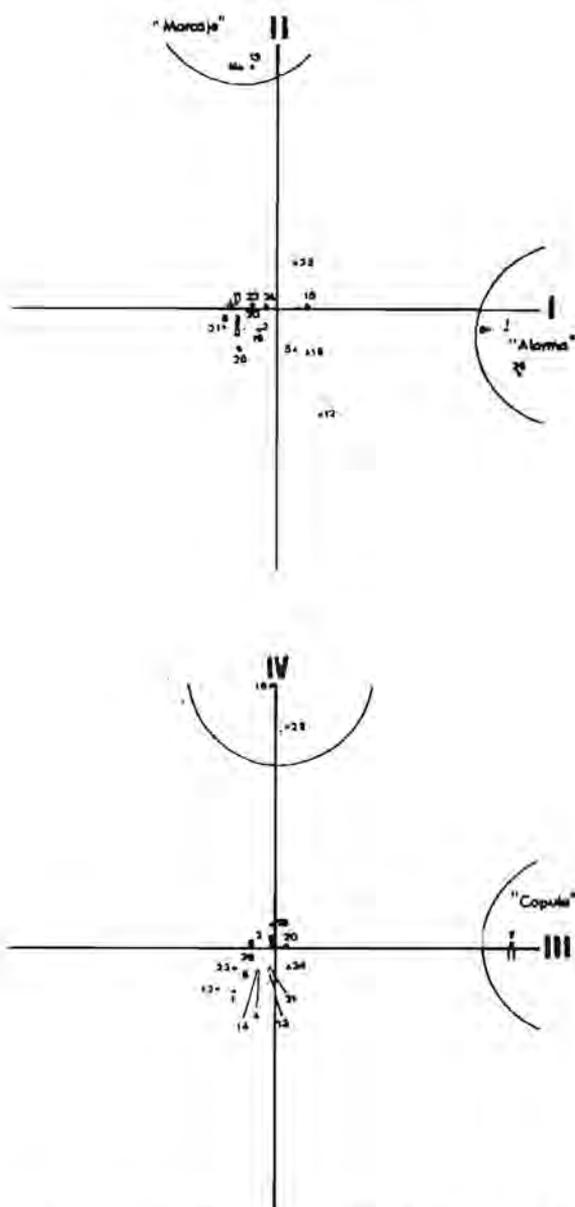


Fig. 63.— Estructura de la comunicación. Representación de los factores de carga de las variables sobre los ejes obtenidos del análisis de componentes principales para todos los individuos.

I Alerta. 2 Inmóvil. 3 Olfatear. 4 Dirigir hocico. 5 Ventear. 6 Arrancada. 7 Empujar. 8 Marcar. 9 Revolcarse. 10 Rascarse. 11 Perseguir. 12 Huir. 13 Marcar con genitales. 14 Marcar con hocico. 15 Luchar. 16 Juego. 17 Erección. 18 Bostezo. 19 Descanso. 20 Sentado. 21 Pastar. 22 Aproximarse. 23 Erizar pelaje. 24 Copular. 25 Locomoción. 26 Ladrido. 27 Sonido de llamada. 28 Castañeteo de dientes. 29 Chillido.

### Análisis de componentes principales

Las agrupaciones y factores comunicativos que proporciona este análisis se presentan en Tabla 13 y Fig. 63. La varianza total absorbida en los cinco primeros ejes fue de 55,6% .

El primer eje lo integran las pautas de "comunicación de alarma": *ladrido*, *alerta* y *arrancada* y se corresponde exactamente al subgrupo que denominamos "señales productoras de alarma", según el análisis de agrupaciones.

El segundo eje, de "comunicación de marcaje", lo definen principalmente los actos *marcar con hocico* y *marcar con genitales*, se corresponde a la correspondiente asociación del subgrupo desencadenante de marcaje según análisis de agrupaciones.

El tercer eje, de "comunicación de cópula", lo componen sobre todo los actos *empujar* y *perseguir*, correspondiéndose exactamente al subgrupo desencadenante de cópula del análisis de agrupaciones.

### CONCLUSIONES

Los resultados de los diferentes enfoques aplicados al tema de la comunicación del capibara los juzgamos altamente satisfactorios, ya que se identifican ciertos actos como señales, se define su connotación comunicativa y se agrupan las señales de significado similar, evaluándose la importancia relativa de los factores comunicativos.

El componente comunicativo principal, la alarma, es indiscutible y se corresponde a grandes rasgos con los resultados del análisis del comportamiento intraindividual, es decir, se trata de un contagio de alarma en sentido amplio. La gran importancia de comunicar alarma se corresponde con la necesidad de evitar la predación a lo que, sin duda, la vida en grupo ha debido contribuir en sumo grado, es decir, muchos individuos vigilantes, comunicando alarma cuando ésta ocurre, deben influir decisivamente en la supervivencia.

El segundo componente comunicativo, la inducción de marcaje, es también un proceso contagioso en sentido amplio. Sus implicaciones serán discutidas en relación con el uso del ambiente.

El eje de inducción de la cópula, integrado sobre todo por *perseguir* y *empujar*, y en menor grado por la *cópula* misma y *olfatear*, implica un cortejo muy poco elaborado, correspondiéndose con la estructura poco vascular del pene y la presencia de hueso peneano, es decir, que, en lo que respecta al macho, no precisa de mucha estimulación para la erección. En lo que atañe a las hembras, la exteriorización de su receptividad sexual parece radicar en simplemente ser perseguida y defenderse, necesitando, al parecer, ser estimulada mecánicamente en la zona genital por empujones del macho que la pretende.

## INTERACCIONES Y FUNCIONES SOCIALES

### INTRODUCCION

El esquema de interacciones constituye uno de los criterios más fiables de estructura social. Como tal entendemos la estructura cuantitativa de la red de direccionalidades, es decir, la frecuencia en que individuos determinados realizan pautas de conducta concretas hacia ciertos sujetos receptores.

El concepto clásico de dominancia se nutre principalmente de este concepto, sobre todo de la concentración de la ejecución y recepción de la direccionalidad de ciertas pautas agresivas en individuos determinados, en relación también con el acceso a estímulos. Según esto, la idea de dominancia jerárquica no constituiría sino uno o varios casos particulares del esquema de interacciones.

Individuos en posiciones jerárquicas claves pueden además desempeñar trabajos sociales especializados (protección, vigilancia, guía, etc.), lo que es posible determinar mediante cuantificación de pautas determinadas (concepto de funciones sociales). El uso simultáneo en estudios de organización social de los esquemas de interacciones y de los niveles de ejecución de actos especializados caracterizaría en forma muy matizada y global la posición de cada individuo en la sociedad, por lo que nos proponemos utilizar este enfoque en el presente estudio.

Otro criterio de estructura social es la distancia interindividual, que, vista para el conjunto del grupo, podemos visualizar como la geografía interna del mismo grupo. Dado que este concepto se relaciona sobre todo con las interacciones dentro de la misma sociedad, lo trataremos en este capítulo en lugar del correspondiente al uso del espacio.

Respecto a la estructura de los grupos sociales de chigüires, aunque ya los descubridores del siglo XVI llamaron la atención sobre características de liderazgo y jerarquía social, poco se sabe actualmente sobre este aspecto. Tan sólo Ojasti (1973) informa sobre la existencia de una organización jerárquica en grupos cerrados, así como de una menor tolerancia entre los machos adultos. También González Jiménez (com. pers.), nos refiere el caso de 8 a 10 chigüires residentes en un cercado de la Universidad de Maracay, matando en

forma persistente a 10 congéneres que se iban introduciendo experimentalmente en el cercado.

## MÉTODOS

### Interacciones y funciones sociales

La toma de datos se efectuó sobre un grupo previamente marcado y sobre dos grupos sin marcar, con un total de 6 machos adultos, 8 hembras adultas, 12 jóvenes y 10 crías.

Se registraron las actividades de cada individuo, incluidas en periodos de 5 minutos, durante todo el tiempo de observación, anotando además la clase de edad y sexo del ejecutante y receptor en los grupos no marcados y la identidad de ambos en el caso de individuos marcados.

En base al etograma, se utilizaron en este apartado las pautas clasificadas en direccionales (*dirigir hocico, perseguir, empujar y olfatear*) y no direccionales (*pastar, sentarse, descanso, locomoción, alerta, inmóvil, ventear, arrancada, huida, marcar con genitales, marcar con hocico, juego y sonido de llamada*).

A partir de los datos registrados, se cuantificaron las pautas direccionales y se confeccionó una matriz para cada pauta, teniendo en cuenta el ejecutante y el receptor. A partir de las frecuencias observadas se obtuvo una tasa por clase de edad y sexo a base de dividir esas frecuencias matriciales de cada clase por el número de individuos que componían su clase, a continuación se confeccionaron sociogramas de círculos concéntricos para cada pauta direccional, al estilo de los empleados anteriormente por Northway (1940) y Bronfenbrenner (1945) en elecciones sociales de niños y por Alvarez (1973) y Alvarez et al. (1975) en interacciones de primates y ungulados.

Igualmente, se cuantificaron las pautas no direccionales anotando el número de periodos de cinco minutos en que aparecían los siguientes elementos continuos: *pastar, descansar, sentarse y locomoción* y, así como la frecuencia con que se observaban las pautas instantáneas o no continuas: *alerta, inmóvil, ventear, arrancada, huida, marcar con genitales, marcar con hocico, juego, ladrido y sonido de llamada*.

Las frecuencias obtenidas para cada clase de edad y sexo en los grupos no marcados se dividieron por el número de machos, hembras, jóvenes y crías que comprendía a cada clase y por el número de periodos registrados, obteniéndose así una tasa de ejecución de pautas no direccionales por periodo e individuo de cada clase, lo que constituirá la base de las comparaciones.

Igualmente, las frecuencias de realización de los individuos del grupo marcado se dividieron por el número de periodos registrados, obteniéndose así una tasa de pautas no direccionales por individuos y periodo, a continuación, con el fin de clarificar adecuadamente los datos y aportar sugerencias

sobre factores causales, se realizó un análisis multivariante de componentes principales sobre la matriz resultante según el programa BMDP4M.

### Geografía interna

Los datos de geografía interna se basaron en el reconocimiento individual de los componentes de un grupo (para ello se procedió previamente al marcaje de los individuos) y a lo largo del tiempo de estudio se procedió durante 114 días a registrar la geografía interna de este grupo, anotando al final de cada periodo de 10 minutos la disposición en el espacio mediante un esquema de la situación de cada individuo según proyección vertical, lo que el observador dibujaba sobre el papel, considerando las distancias que separaban a los miembros comprendidas en los intervalos: 0-1 m, 1-4 m, 4-10 y 10-infinito m. (rango de lejanía, respectivamente, de 1 a 4). Al mismo tiempo se registraba la actividad que cada individuo localizado desarrollaba en el momento del registro.

A partir de estos datos se obtuvieron cuatro matrices simétricas (una para cada rango de lejanía), donde se reflejaba la frecuencia en que cada intervalo de distancia separaba a cada miembro del grupo respecto a los demás; se construyeron tablas diferentes para la época seca y húmeda y para las actividades *descansando* o *pastando*, o bien si al menos la mitad de los individuos se encontraban *pastando* o *descansando*.

A partir de esas cuatro matrices se obtuvo un índice de lejanía para cada posible pareja de sujetos, multiplicando por ello cada rango de lejanía de cada pareja posible de animales por su frecuencia de aparición, sumando a continuación las casillas análogas de las cuatro tablas de los rangos de lejanía y constuyendo una sola tabla con ellas.

Una medida de las tendencias gregarias de cada sujeto se obtuvo sumando los índices de lejanía hacia todos los restantes miembros del grupo, así se obtiene un gradiente de lejanía que incluye las tendencias gregarias de cada sujeto hacia el total del grupo, (esta medida resultaría de las sumas parciales de filas en la tabla final de índices de lejanía).

Además, se anotaba el orden en la disposición de los miembros del grupo cuando éste se desplazaba de un lugar a otro, ya que solían hacerlo en fila india.

## RESULTADOS

### Interacciones y funciones sociales

#### Pautas no direccionales

Considerando las tasas por clase de edad y sexo de las pautas continuas no direccionales (*pastar*, *sentado*, *descanso* y *locomoción*) que presentamos

TABLA 14.—Tasas de ejecución de pautas no direccionales, continuas y no continuas por clase de edad y sexo.

	CONTINUAS				NO CONTINUAS									
	Pastar	Sentado	Descanso	Locomoción	Alerta	Inmovil.	Vertear	Arrancada	Huida	Morar con genitales	Morar con hocico	Juego	Ladrillo	Sonido de llamada
♂	0,089	0,024	0,036	0,034	0,055	0,064	0,042	0,013	0,147	0,204	0,173	—	0,043	—
♀	0,068	0,043	0,013	0,024	0,063	0,059	0,011	0,017	0,121	0,130	0,072	0,014	0,017	0,011
JUV.	0,036	0,052	0,024	0,030	0,042	0,021	—	0,031	0,137	0,060	0,082	0,071	—	—
INF.	0,034	0,053	0,025	0,024	0,076	0,022	—	0,071	0,067	—	—	0,053	—	0,022

en Tabla 14, se observa en primer lugar que, en cuanto a las actividades *pastar*, *descansar* y *locomoción*, son los machos adultos los más activos, mientras que la postura *sentado*, es ejecutada más frecuentemente por las crías, siendo los machos los que menos tiempo emplean en esta posición. Los jóvenes dedican casi tan poco tiempo a *pastar* como las crías y las hembras adultas y crías son, al parecer, las que menos se desplazan (*locomoción*).

Las actividades de *pastar* y *sentarse*, según estas distribuciones, guardan una relación inversa entre sí, siendo directa la relación entre las actividades *pastar* y *locomoción*.

También en la Tabla 14 se presentan las tasas por clase de edad y sexo correspondiente a las pautas no direccionales "instantáneas" (*alerta*, *inmóvil*, *ventear*, *arrancada*, *huir*, *marcar con genitales*, *marcar con hocico*, *juego*, *ladrido* y *sonido de llamada*). En estas distribuciones observamos en primer lugar un más alto nivel de ejecución por parte de los machos adultos, quienes manifiestan una tendencia mucho más marcada a ejecutar los actos: *inmóvil*, *ventear*, *marcar con genitales*, *marcar con hocico* y *ladrido*, todas ellas con una gran connotación comunicativa de "alarma" y "marcaje", mientras que las crías muestran una alta tasa para pautas de "juego" y "alerta" (*arrancada*, *alerta*, *juego* y *sonido de llamada*).

La pauta *huída* es más frecuentemente realizada por hembras adultas, sin duda debido al carácter sexual que adquiere; los machos y jóvenes realizan *huída* menos frecuentemente, siendo en este caso, una forma de evitar la agresión. Las crías muy raramente huyen.

Como un conjunto, los cambios que tienen lugar en la ejecución total de todas las pautas consideradas durante la maduración del individuo desde cría a joven y a adulto de ambos sexos, se presentan en la Fig. 64.

El grupo analizado en detalle, es decir, aquel en que se conocía la identidad de cada ejecutante, se acomoda, en general, a lo expuesto para las clases de edad y sexo (véase Tabla 15). Con objeto de determinar si existía concentración de tendencias a ejecutar actividades determinadas en individuos concretos, es decir, si se daban funciones especializadas, se obtuvo, a partir de las tasas de la Tabla anterior, la matriz de correlación entre las distribuciones de pautas, y a partir de ahí se realizó el análisis multivariante en componentes principales, normalizando las tasas según la relación  $X_{ij} - \bar{X}_i - \bar{X}_j + \bar{X}_{ij}$ .

Los resultados de este análisis se expresan en la Tabla 16, donde aparecen los factores de carga de cada variable (pautas) sobre los cinco primeros ejes obtenidos, así como la proporción de la varianza absorbida por cada factor. Son del máximo interés los tres primeros factores, que, conjuntamente, absorben más del 90 % de la varianza total.

El primero de estos componentes viene definido positivamente por pautas de juego y alerta, como son: *juego*, *alerta*, *locomoción*, *arrancada*, *sentado* y *huir* y negativamente por la pauta de descanso (Tabla 16 y Fig. 65). Al eje II lo definen pautas ligadas al marcaje territorial: *marcar con hocico*, *mar-*

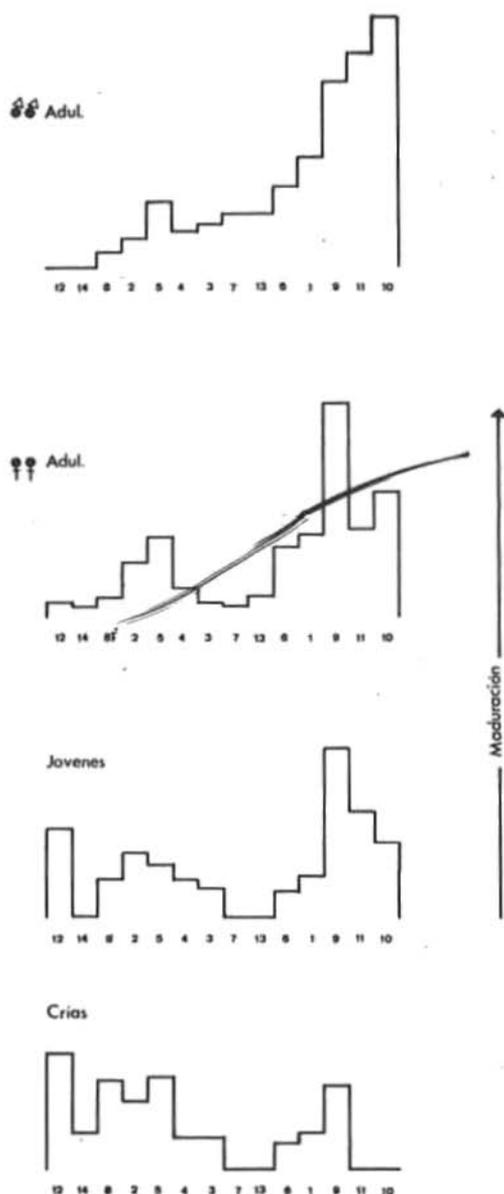


Fig. 64.— Perfil total de tasa de ejecución de pautas no direccionales por los individuos de las diferentes clases de edad y sexo.

1 Pastar. 2 Sentado. 3 Descanso. 4 Locomoción. 5 Alerta. 6 Inmóvil. 7 Ventear. 8 Arrancada. 9 Huir. 10 Marcar con genitales. 11 Marcar con hocico. 12 Juego. 13 Ladrado. 14 Sonido de llamada.

TABLA 15.—Tasas de ejecución de pautas no direccionales realizadas por los individuos del grupo marcado.

	CONTINUAS				NO CONTINUAS							
	Pesca	Sentido	Desembo	Locomoción	Alarido	Inmovil	Verticar	Arrojarse	Huir	Mercar con genitales	Mercar con hocico	Juego
♂ <sup>1</sup>	0,230	0,050	0,710	0,140	0,055	0,019	0,089	—	0,021	0,077	0,089	—
♂ <sup>2</sup>	0,380	0,100	0,510	0,100	0,021	0,027	0,020	0,010	0,080	0,104	0,070	—
♀ <sup>1</sup>	0,110	0,090	0,800	0,100	0,023	0,010	—	—	0,045	0,013	0,010	—
♀ <sup>2</sup>	0,280	0,040	0,660	0,110	0,025	0,011	—	—	0,019	0,020	0,023	—
♀ <sup>3</sup>	0,260	0,020	0,700	0,070	0,012	0,010	—	—	0,014	0,022	0,020	—
♀ <sup>4</sup>	0,300	0,090	0,590	0,110	0,016	0,013	—	—	0,023	0,032	0,046	0,012
JUV.1	0,280	0,080	0,630	0,110	0,024	—	—	0,010	0,036	0,057	0,030	0,018
JUV.2	0,250	0,140	0,600	0,150	0,023	0,011	—	0,010	0,026	0,041	0,028	0,013
Cr-1a	0,220	0,270	0,500	0,190	0,103	0,023	—	0,082	0,080	0,010	0,012	0,106

car con genitales y ventear. El tercer componente absorbe en el polo positivo el acto de *pastar* y en el negativo los de *descanso* y *ventear*. Por último, hay que añadir que los ejes IV y V absorben, respectivamente, sólo las pautas *inmóvil* y *huída*.

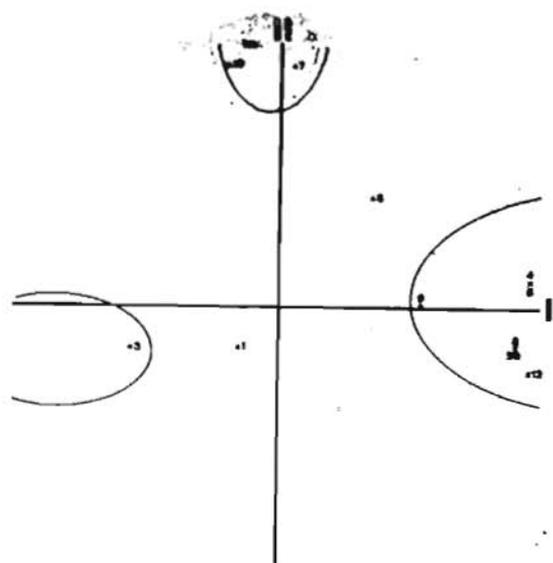
Representados los individuos (muestras de valores para cada variable) sobre los ejes obtenidos del análisis (Fig. 66) se observa, en el eje I, separada la cría del resto de los individuos, ya que, como se aprecia en Tabla 15, es ella precisamente la máxima ejecutante de las pautas que definen positivamente este eje. En cuanto a esto, la cría se contrapone a las hembras 1, 2 y 3, precisamente las que más realizan *descanso*, que define negativamente el eje I, la cría es quien menos ejecuta esta pauta.

En el eje II (parte positiva) se localizan precisamente los únicos dos machos adultos del grupo, que son los que más a menudo realizan *ventear*, *marcar con genitales* y *marcar con hocico*, que definen positivamente el eje II.

El eje III, definido por *pastar* versus *descanso* y *ventear*, sitúa positivamente a ♂ 2 y ♀ 4 y negativamente a ♂ 1 y ♀ 1. Aunque ♂ 2 y ♀ 4 son precisamente quienes más pastan, su clasificación conjunta precisa una explicación más detallada, pues estos dos animales también se desplazan a menudo juntos, alejándose unidos frecuentemente del resto del grupo. ♂ 1 y ♀ 1 tienen, al parecer, sobre todo en común el alto nivel de *descanso* que realizan.

TABLA 16.—Factores de carga (multiplicados por 100) sobre los cinco primeros ejes y su varianza absorbida. (Pautas no direccionales).

Elementos de conducta	Componentes				
	I	II	III	IV	V
Juego . . . . .	94	-25	12	7	12
Alerta . . . . .	93	7	-21	19	7
Locomoción . . . . .	93	10	-8	5	-9
Arrancada . . . . .	92	-20	13	16	22
Sentado . . . . .	88	-18	18	15	25
Huir . . . . .	56	3	25	32	72
Descanso. . . . .	-54	-18	-80	-18	-8
Marcar con hocico . . . . .	-11	96	-5	17	-12
Marcar con genitales. . . . .	-20	90	26	0	26
Ventear . . . . .	2	88	-41	19	-8
Pastar. . . . .	-17	-18	96	2	11
Inmóvil . . . . .	34	39	12	82	20
<b>Porcentaje de la</b>					
<b>varianza . . . . .</b>	<b>48 %</b>	<b>26 %</b>	<b>17 %</b>	<b>5 %</b>	<b>3 %</b>



Pautas no direccionales

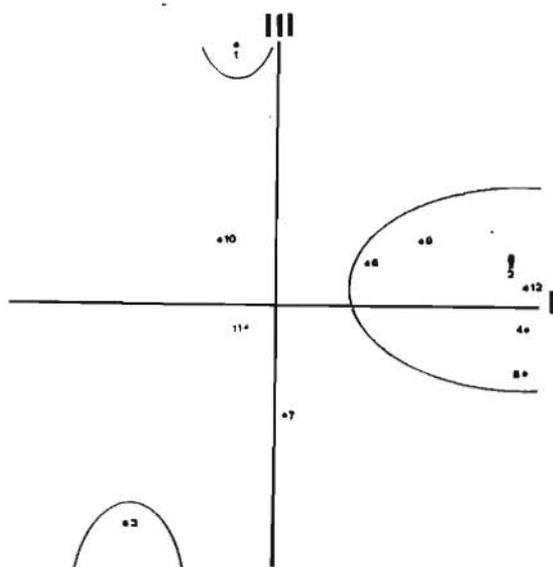


Fig. 65.— Funciones sociales. Representación de los factores de carga de las variables sobre los ejes obtenidos del análisis de componentes principales a partir de los datos de la Tabla 15.

1 Pastar. 2 Sentado. 3 Descanso. 4 Locomoción. 5 Alerta. 6 Inmóvil. 7 Ventear. 8 Arrancada. 9 Huir. 10 Marcar con genitales. 11 Marcar con hocico. 12 Juego.

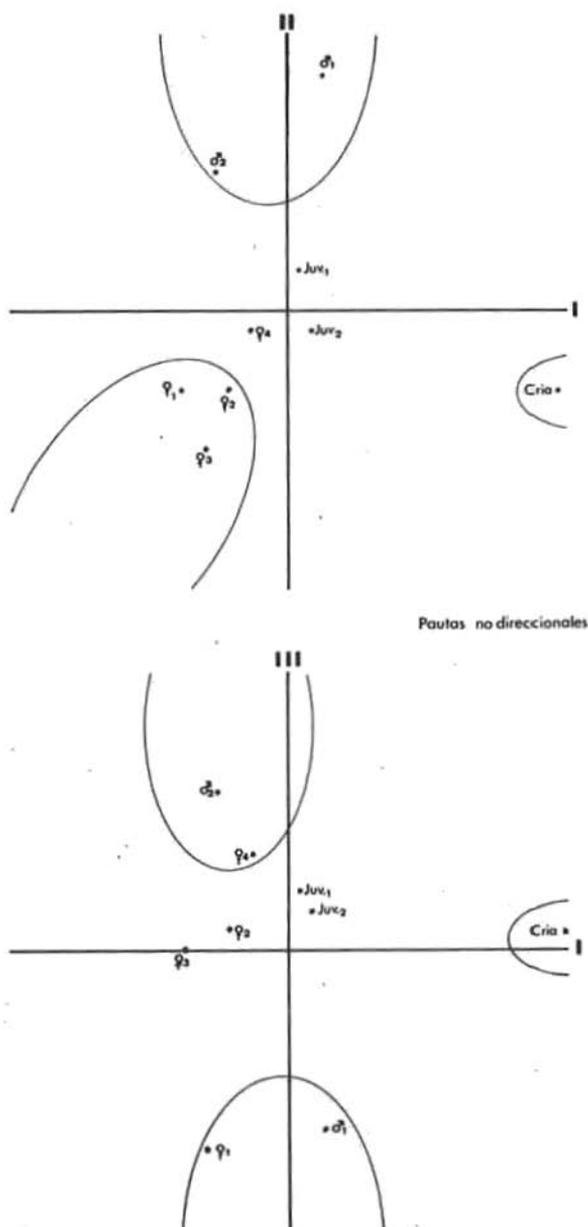


Fig. 66.— Funciones sociales. Representación de las coordenadas de los individuos sobre los ejes obtenidos del análisis de componentes principales a partir de los datos de la Tabla 15.

1 Pastar. 2 Sentado. 3 Descanso. 4 Locomoción. 5 Alerta. 6 Inmóvil. 7 Ventear. 8 Arrancada. 9 Huir. 10 Marcar con genitales. 11 Marcar con hocico. 12 Juego.

**Pautas direccionales**

La cuantificación de la direccionalidad de las pautas *dirigir hocico*, *perseguir*, *empujar* y *olfatear*, según tasa por individuo ejecutante y receptor, se representa en Tablas 17 y 18. Igualmente, a partir de estas tablas se construyeron los sociogramas representados en las Figs. 67 y 68, respectivamente.

TABLA 17.—Tasas de direccionalidad de las pautas *dirigir hocico* y *perseguir* según la clase de edad y sexo.

DIRIGIR HOCICO	♂♂	♀♀	JUV.	INF.	Σ
♂♂	275	109	125	18	527
♀♀	3	43	143	64	253
JUV.	—	1	89	46	136
INF.	—	—	—	5	5
Σ	278	153	357	133	921

## PERSEGUIR

	♂♂	♀♀	JUV.	INF.	Σ
♂♂	132	174	47	3	356
♀♀	4	19	78	15	116
JUV.	—	2	70	52	124
INF.	—	—	12	42	52
Σ	136	195	205	112	648

En Tabla 17, Fig. 67 se representa la direccionalidad de la pauta *dirigir hocico* por parte de cada clase de edad y sexo, observándose que la mayoría de los machos realizan esta pauta hacia otros machos y menos frecuentemente hacia jóvenes y hembras. Las hembras ejecutan esta actividad principalmente hacia los jóvenes y, en menor grado, hacia las crías y otras hembras, no realizándola casi nunca dirigida hacia los machos. Los jóvenes realizan esta pauta preferentemente hacia otros jóvenes y hacia las crías, nunca hacia los adultos. Las crías casi nunca *dirigen hocico*, y cuando lo hacen es sólo hacia otras crías. El gradiente de ejecución fluye pues de machos adultos a hembras adultas, de éstas a jóvenes, y de jóvenes a crías.

TABLA 18.—Tasa de direccionalidad de las pautas empujar y olfatear según la clase de edad y sexo.

EMPUJAR

	♂♂	♀♀	JUV.	INF.	Σ
♂♂	—	164	3	5	172
♀♀	2	1	—	15	18
JUV.	—	—	81	92	173
INF.	—	—	32	36	68
Σ	2	165	116	148	431

OLFATEAR

	♂♂	♀♀	JUV.	INF.	Σ
♂♂	3	68	30	10	111
♀♀	26	17	28	46	117
JUV.	20	34	96	56	206
INF.	8	64	25	30	127
Σ	57	183	179	142	561

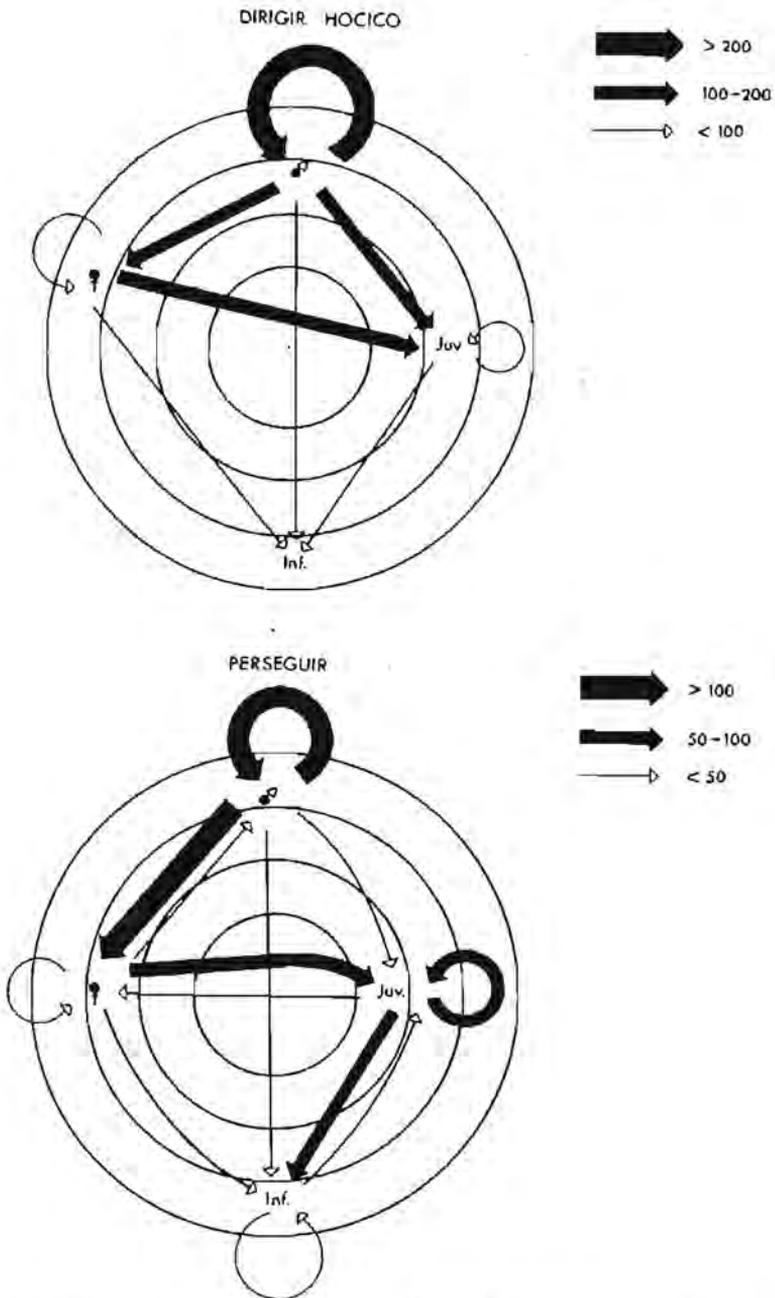


Fig. 67.— Sociogramas por clase de edad y sexo para las pautas *dirigir hocico* y *perseguir*.

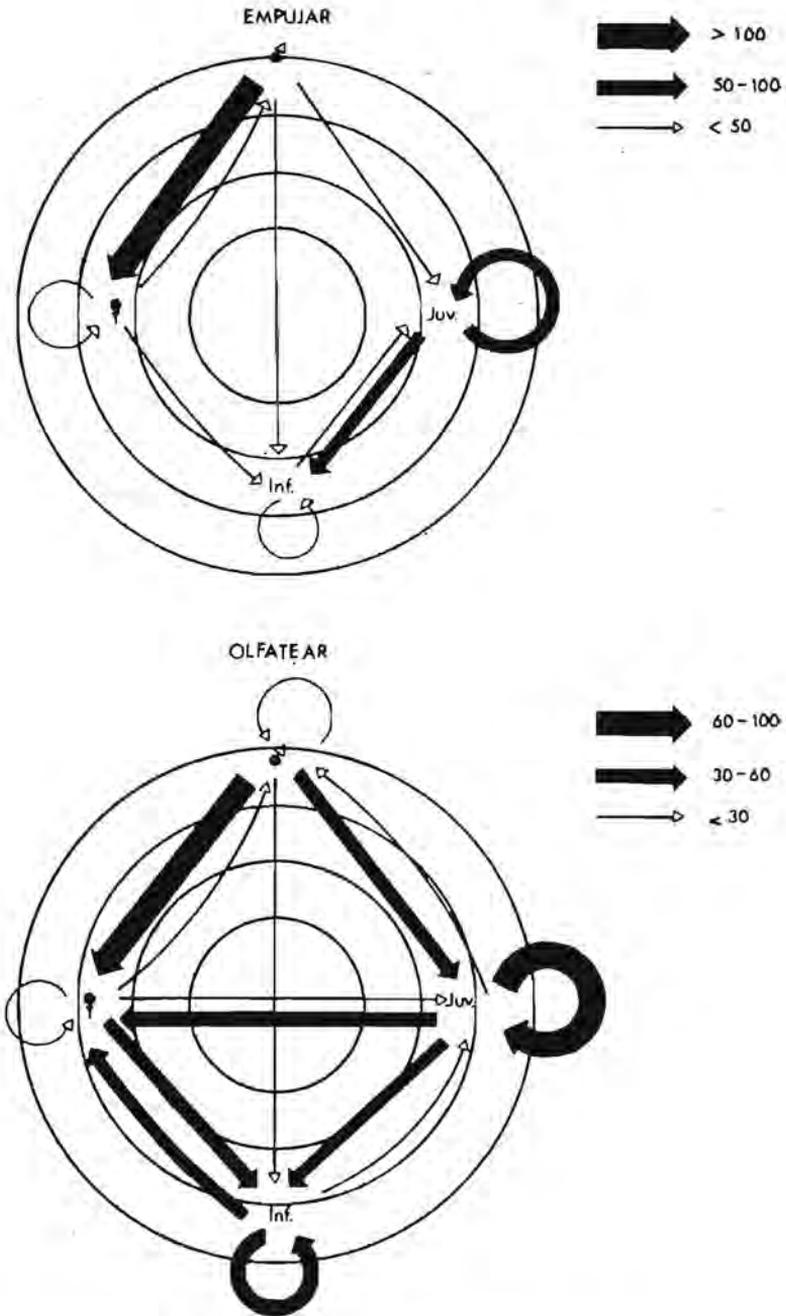


Fig. 68.— Sociogramas por clase de edad y sexo para las pautas empujar y olfatear.

En Tabla 17 y Fig. 67 presentamos la matriz y el sociograma de direccionalidad de la pauta *perseguir*, para cada clase de animales. En ellos aparecen los machos como los que más frecuentemente persiguen a las hembras, dirigiendo este acto con menos frecuencia hacia otros machos. Las hembras y los jóvenes suelen perseguir a los jóvenes, y las crías se persiguen generalmente entre sí.

TABLA 19.—Frecuencias de direccionalidad para las pautas *dirigir hocico* y *perseguir* entre los individuos del grupo marcado.

## DIRIGIR HOCICO

	$\sigma^1$	$\sigma^2$	$\varphi 1$	$\varphi 2$	$\varphi 3$	$\varphi 4$	JUV. 1	JUV. 2	Cría	$\Sigma$
$\sigma^1$	189	15	14	9	1	4	4	5	241	
$\sigma^2$		13	11	9	4	2	3	6	48	
$\varphi 1$				2	4	4	5	10	25	
$\varphi 2$				1	6	9	6	17	36	
$\varphi 3$					3	9	5	18	35	
$\varphi 4$						6	3	12	23	
JUV. 1							3	6	9	
JUV. 2								4	6	
Cría										
$\Sigma$	191	28	25	21	18	36	28	78	425	

## PERSEGUIR

	$\sigma^1$	$\sigma^2$	$\varphi 1$	$\varphi 2$	$\varphi 3$	$\varphi 4$	JUV. 1	JUV. 2	Cría	$\Sigma$
$\sigma^1$	62	43	24	7					1	157
$\sigma^2$		29	10	10	4			1	1	55
$\varphi 1$									2	2
$\varphi 2$							1	2	4	7
$\varphi 3$							4	1	1	6
$\varphi 4$		2					12	11	3	28
JUV. 1								20	18	38
JUV. 2							14		12	26
Cría							3	7		10
$\Sigma$	84	72	34	17	4	34	42	42	42	329

Las tasas correspondientes a *empujar* (Tabla 18, Fig. 68) indican que los machos ejecutan principalmente esta pauta hacia las hembras, seguidos en importancia por los jóvenes, quienes empujan únicamente a las crías y a otros jóvenes. Las crías realizan esta pauta sólo hacia los jóvenes y hacia otras crías.

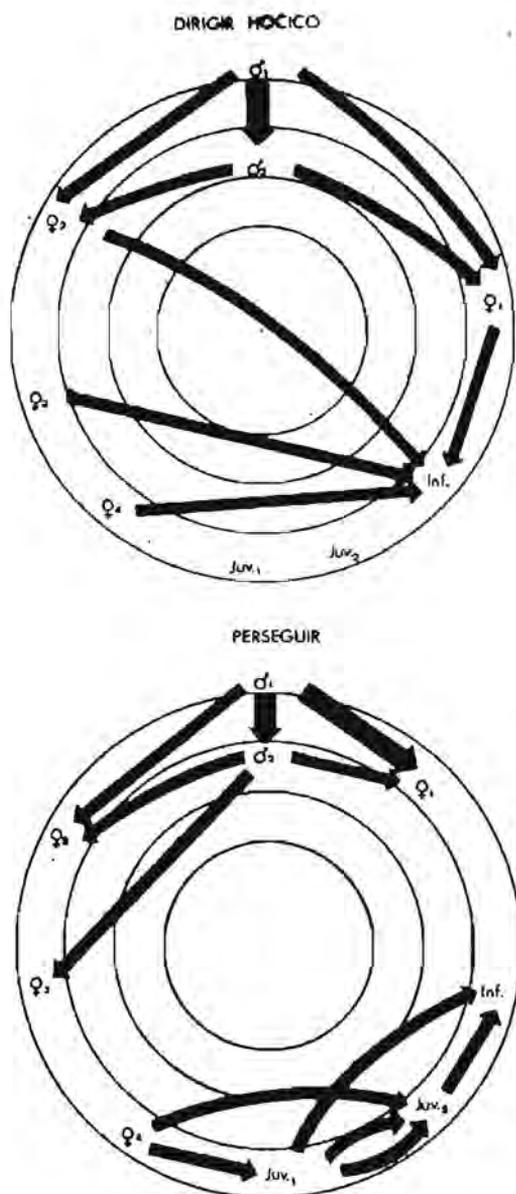


Fig. 69.— Sociogramas para las pautas *dirigir hocico* y *perseguir* correspondientes al grupo marcado.

Las tasas de direccionalidad para la pauta *olfatear* (Tabla 18, Fig. 68) apuntan hacia los jóvenes como los más activos, dirigiendo esta pauta sobre todo hacia otros jóvenes y, en menor grado, hacia las crías. Los machos concentran su olfateo en las hembras, y éstas en las crías, dirigiéndolo estas últimas hacia las hembras. Los machos son casi únicamente olfateados por hembras y jóvenes.

TABLA 20.—Frecuencias de direccionalidad para las pautas *empujar* y *olfatear* entre los individuos del grupo marcado.

EMPUJAR

	$\sigma^1$	$\sigma^2$	$\varphi^1$	$\varphi^2$	$\varphi^3$	$\varphi^4$	JUV. 1	JUV. 2	Cría	$\Sigma$
$\sigma^1$			34	26	7	5			1	73
$\sigma^2$			25	12	4	15		1	1	59
$\varphi^1$										
$\varphi^2$									7	7
$\varphi^3$									6	6
$\varphi^4$		2							2	4
JUV. 1								27	15	42
JUV. 2							31		20	51
Cría							9	8		17
$\Sigma$		2	60	38	11	20	40	35	52	259

OLFATEAR

	$\sigma^1$	$\sigma^2$	$\varphi^1$	$\varphi^2$	$\varphi^3$	$\varphi^4$	JUV. 1	JUV. 2	Cría	$\Sigma$
$\sigma^1$		1	8	7	5	1	4	2	5	34
$\sigma^2$			1	2	8	8	1	2	2	24
$\varphi^1$	5	1				1	2	1	15	25
$\varphi^2$	3				2	1	2		9	17
$\varphi^3$		2		3		2	1	2	3	13
$\varphi^4$	2	4	2	3	1		3	3	12	30
JUV. 1	5		2		5	6		18	26	62
JUV. 2	6		4		3	7	20		22	62
Cría	7	1	22	12	15	11	16	9		93
$\Sigma$	28	9	39	27	40	37	49	37	94	360

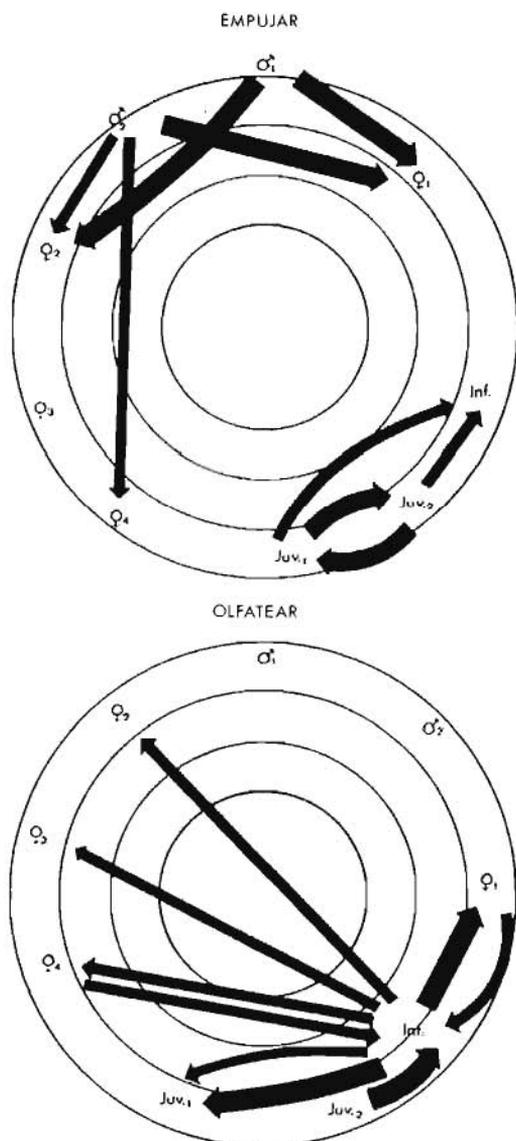


Fig. 70.— Sociogramas para las pautas *empujar* y *olfatear* correspondientes al grupo marcado.

Considerando el grupo marcado, se presenta en Tablas 19 y 20 y Fig. 69 y 70 la frecuencia de las anteriores pautas dirigidas entre los 9 componentes del grupo. En primer lugar, y comenzando por la pauta *dirigir hocico*, se mantiene el gradiente de intensidad de ejecución (machos-hembras-jóvenes-crías), aunque ♂ 1 destaca sobre todos los demás animales, por su alta tasa, sobre todo debido a su gran tendencia a dirigir esta pauta hacia ♂ 2. Las hembras *dirigen hocico* sobre todo hacia la cría, probablemente en respuesta a las

continuas molestias que ésta les ocasiona. Sin embargo, el efecto no es una mera respuesta, pues similares molestias de la cría hacia los machos se encontraban con mayor tolerancia por parte de ellos.

En cuanto a *perseguir*, la tendencia se mantiene similar a la ya descrita para las clases de edad y sexo. Son los machos los que más frecuentemente persiguen, especialmente ♂ 1, quien lo realiza sobre todo hacia el otro macho adulto y hacia ♀ 1, quien mostró a lo largo del estudio más periodos de receptividad sexual que las otras hembras. Los jóvenes persiguen sólo a otro joven y a la cría y ésta a los dos jóvenes.

La pauta *empujar* presenta un nivel total de ejecución en consonancia con los resultados obtenidos para las clases de animales (machos adultos y jóvenes presentan mayor nivel). Los machos empujan casi solamente a las hembras, sobre todo ♂ 1. Los jóvenes se empujan entre sí y a la cría, y ésta, aunque en menor grado, a los jóvenes. Las hembras empujan a la cría, no así su madre (♀ 2).

La distribución de direccionalidades de *olfatear* dentro del grupo se acomoda a los resultados para clases de edad y sexo, siendo los jóvenes y cría los que presentan mayor nivel de ejecución. Los jóvenes también olfatean preferentemente al otro joven y a la cría, y ésta precisamente a su madre, quien preferentemente olfatea también a su cría.

Apoyándonos en los buenos resultados obtenidos en la clasificación de pautas no direccionales según análisis en componentes principales, nos propusimos añadir a las distribuciones de la Tabla 15 las frecuencias totales de ejecución y recepción por individuo de las cuatro pautas direccionales consideradas (véase Tabla 21). El análisis resultó eficiente, pues en los 5 primeros ejes obtenidos se absorbió una varianza total del 95%.

Los factores de carga de las variables consideradas aparecen en Tabla 22 y Fig. 71 y 72 donde se reiteran las agrupaciones obtenidas con el análisis de pautas no direccionales, viéndose enriquecidos esos grupos por la adición de las 8 nuevas variables, según esto, podríamos identificar las nuevas categorías de la siguiente forma:

I. Alerta, juego, locomoción, recepción de olfateo (CRIÁ)	<u>VERSUS</u>	Descanso, recepción de dirigir hocico. (HEMBRAS)
II. Marcaje, ventear, sexual, agresivo (MACHOS ADULTOS)	<u>VERSUS</u>	Descanso, recepción de olfatear y empujar. (HEMBRAS)
III. Pastar, recepción de agresión (MACHO SUMISO HEMBRA SUMISA)	<u>VERSUS</u>	Descanso, ventear, agresión, alerta (MACHO DOMINANTE HEMBRA DOMINANTE)

TABLA 21.—Tasas de ejecución de pautas no direccionales y de ejecución y recepción de las direccionales por los individuos del grupo marcado.

	Pautas no direccionales											Pautas direccionales								
	PASTAR	SENTADO	DESCANSO	LOCOMOCION	ALERTA	INMOVIL	VENTEAR	ARRANCADA	HUIDA	MARCAR CON DENTALES	MARCAR CON HOCICO	JUEGO	DIRIGIR HOCICO (s/execution)	DIRIGIR HOCICO (reception)	PERSEGUIR (s/execution)	PERSEGUIR (reception)	EMPUJAR (s/execution)	EMPUJAR (reception)	OLFATEAR (s/execution)	OLFATEAR (reception)
♂ <sub>1</sub>	0,230	0,060	0,710	0,140	0,055	0,019	0,059	—	0,021	0,077	0,059	—	241	—	157	1	73	—	34	28
♂ <sub>2</sub>	0,360	0,100	0,510	0,100	0,021	0,027	0,020	0,010	0,030	0,104	0,070	—	191	48	35	84	59	2	24	9
♀ <sub>1</sub>	0,110	0,080	0,600	0,100	0,023	0,010	—	—	0,045	0,013	0,010	—	28	25	2	22	—	60	39	25
♀ <sub>2</sub>	0,280	0,040	0,660	0,110	0,025	0,011	—	—	0,019	0,020	0,023	—	25	38	7	34	7	38	17	27
♀ <sub>3</sub>	0,260	0,020	0,700	0,070	0,012	0,010	—	—	0,014	0,022	0,020	—	21	35	6	17	6	11	13	40
♀ <sub>4</sub>	0,300	0,090	0,590	0,110	0,016	0,013	—	—	0,023	0,002	0,045	0,012	18	23	28	4	4	20	30	37
JUV.1	0,280	0,080	0,530	0,110	0,024	—	—	0,010	0,030	0,057	0,030	0,013	36	9	38	34	42	40	62	49
JUV.2	0,250	0,140	0,600	0,150	0,023	0,011	—	0,010	0,026	0,041	0,028	0,013	28	6	26	42	51	36	62	37
ORNA	0,220	0,270	0,500	0,190	0,103	0,023	—	0,092	0,090	0,010	0,012	0,106	71	—	10	42	17	32	93	94

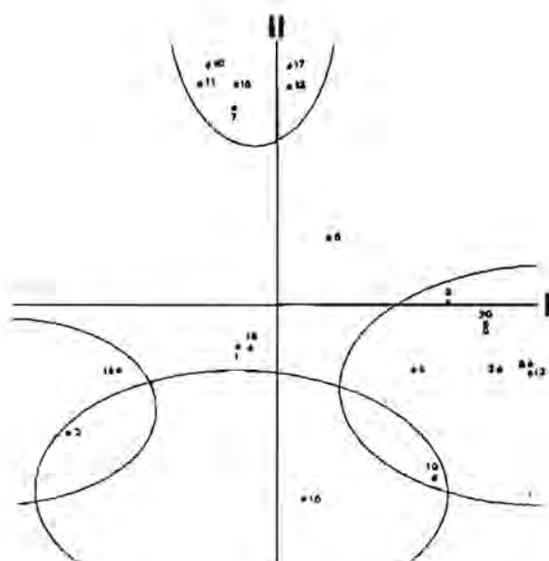
TABLA 22. - Factores de carga (multiplicados por 100) sobre los cinco primeros ejes y su varianza absorbida. (Pautas direccionales y no direccionales).

Elementos de conducta	Componentes				
	I	II	III	IV	V
Arrancada . . . . .	96	-30	-7	6	12
Juego . . . . .	95	-29	-5	-7	3
Sentado. . . . .	87	-23	2	19	7
Olfatear (receptor). . . . .	81	-8	-3	-2	-45
Alerta . . . . .	80	-9	-48	-14	16
Huir . . . . .	66	-3	3	64	25
Olfatear (ejecutante). . . . .	62	-66	-14	-27	-26
Locomoción . . . . .	52	-22	-21	-24	-8
Descanso . . . . .	-79	-49	-20	-17	-22
Dirigir hocico (receptor). . . . .	61	-23	49	23	36
Empujar (ejecutante) . . . . .	4	94	-12	4	-17
Marcar con genitales . . . . .	-23	93	16	12	-1
Marcar con hocico . . . . .	-29	83	-15	-32	23
Dirigir hocico (ejecutante). . . . .	3	82	-41	1	35
Perseguir (ejecutante) . . . . .	-13	80	-46	-34	3
Ventear . . . . .	-14	74	-56	-23	23
Empujar (receptor) . . . . .	10	-76	-13	35	-41
Pastar . . . . .	-14	-17	97	3	0
Perseguir (receptor) . . . . .	-8	-16	10	97	4
Inmóvil. . . . .	19	25	-5	10	95
Porcentaje de la varianza . . . . .	40 %	28 %	13 %	7 %	6 %

### Geografía interna

En las Tablas 23 a 25 se presentan los índices de lejanía para todas las posibles parejas de individuos en las épocas seca y lluviosa en los casos en que el grupo pastaba y/o descansaba y en la Tabla 26 se aparece el gradiente de lejanía, que corresponde a las tendencias gregarias de cada individuo hacia todo el resto del grupo.

En primer lugar, y considerando las tendencias gregarias totales (Tabla 26), se observa que los adultos, y especialmente el ♂ 2, son más distantes respecto al conjunto del grupo, es decir, son menos cohesivos que los jóvenes y las crías; estos últimos, por el contrario, aparecen los más cercanos al resto del grupo.



Pautas direccionales y no direccionales

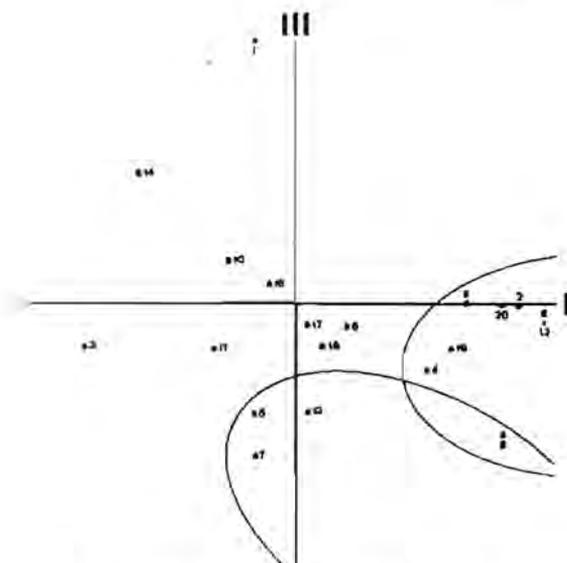


Fig. 71.— Funciones sociales. Representación de los factores de carga de las variables sobre los ejes obtenidos del análisis de componentes principales a partir de los datos de la Tabla 21.

1 Pastar. 2 Sentado. 3 Deacano. 4 Locomoción. 5 Alerta. 6 Inmóvil. 7 Ventear. 8 Attrancada. 9 Huir. 10 Marcar con genitales. 11 Marcar con hocico. 12 Juego. 13 Dirigir hocico (ejecutante). 14 Dirigir hocico (receptor). 15 Perseguir (ejecutante). 16 Perseguir (receptor). 17 Empujar (ejecutante). 18 Empujar (receptor). 19 Olfatear (ejecutante). 20 Olfatear (receptor).

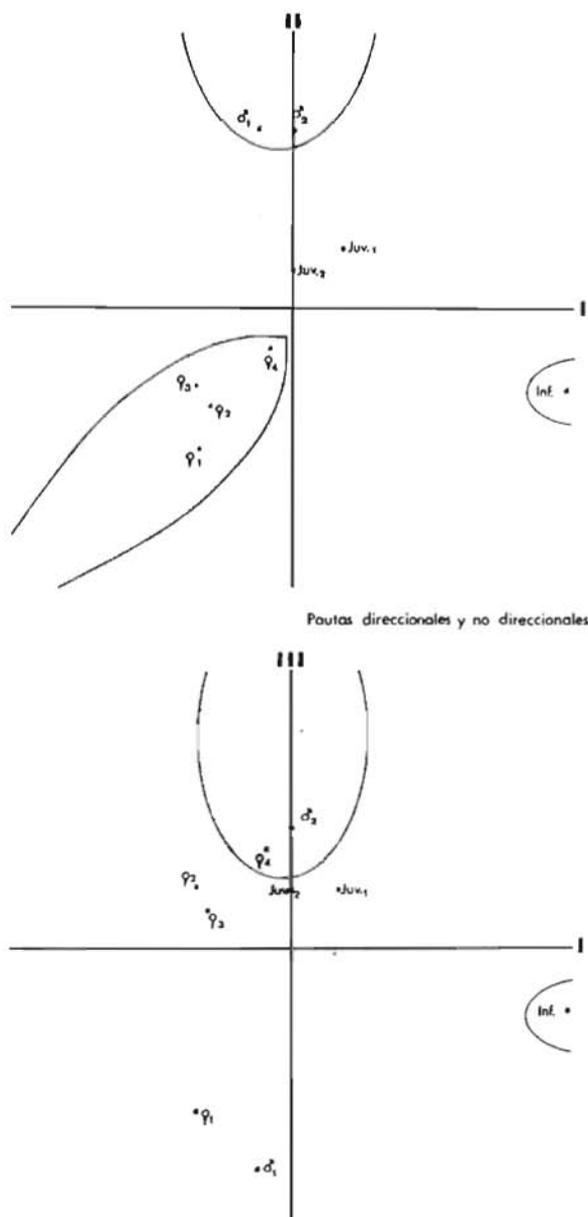


Fig. 72.— Funciones sociales. Representación de las coordenadas de los individuos sobre los ejes obtenidos del análisis de componentes principales a partir de los datos de la Tabla 21.

1 Pastar. 2 Sentado. 3 Descanso. 4 Locomoción. 5 Alerta. 6 Inmóvil. 7 Ventear. 8 Arrancada. 9 Huir. 10 Marcar con genitales. 11 Marcar con hocico. 12 Juego. 13 Dirigir hocico (ejecutante). 14 Dirigir hocico (receptor). 15 Perseguir (ejecutante). 16 Perseguir (receptor). 17 Empujar (ejecutante). 18 Empujar (receptor). 19 Olfatear (ejecutante). 20 Olfatear (receptor).



TABLA 24.—Índices de lejanía entre los miembros del grupo marcado durante la época seca y lluviosa. Actividad: todo el grupo pastando.

	$\sigma_2^1$	$\varphi_1$	$\varphi_2$	$\varphi_3$	$\varphi_4$	JUV.1	JUV.2	Drfa
$\sigma_1^1$	134	112	129	127	130	127	137	119
$\sigma_2^1$		125	114	129	106	109	107	101
$\varphi_1$			120	124	123	124	130	110
$\varphi_2$				104	114	110	125	106
$\varphi_3$					125	127	135	126
$\varphi_4$						111	116	92
JUV.1							91	85
JUV.2								93

	$\sigma_2^1$	$\varphi_1$	$\varphi_2$	$\varphi_3$	$\varphi_4$	JUV.1	JUV.2	Drfa
$\sigma_1^1$	196	150	176	164	166	164	165	175
$\sigma_2^1$		200	196	218	206	206	167	131
$\varphi_1$			170	172	174	172	166	149
$\varphi_2$				133	188	152	167	148
$\varphi_3$					162	239	165	174
$\varphi_4$						114	179	171
JUV.1							102	138
JUV.2								131

TABLA 25.—Índices de lejanía entre los miembros del grupo marcado durante la época seca y lluviosa. Actividad: parte del grupo pastando y parte descansando.

	♂ <sub>2</sub>	♀ <sub>1</sub>	♀ <sub>2</sub>	♀ <sub>3</sub>	♀ <sub>4</sub>	JUV. 1	JUV. 2	Gría
♂ <sub>1</sub>	80	76	72	77	74	77	72	76
♂ <sub>2</sub>		83	85	94	81	87	91	88
♀ <sub>1</sub>			85	71	75	72	73	56
♀ <sub>2</sub>				57	70	78	70	76
♀ <sub>3</sub>					74	75	78	62
♀ <sub>4</sub>						68	63	70
JUV. 1							59	54
JUV. 2								63

	♂ <sub>2</sub>	♀ <sub>1</sub>	♀ <sub>2</sub>	♀ <sub>3</sub>	♀ <sub>4</sub>	JUV. 1	JUV. 2	Gría
♂ <sub>1</sub>	100	87	92	85	100	105	110	100
♂ <sub>2</sub>		112	104	119	93	100	107	109
♀ <sub>1</sub>			104	69	97	106	98	89
♀ <sub>2</sub>				89	92	95	97	96
♀ <sub>3</sub>					101	100	105	73
♀ <sub>4</sub>						87	93	89
JUV. 1							84	78
JUV. 2								89

El ♂ 2 es completamente indiscriminado en su grado de lejanía hacia los restantes miembros del grupo durante el descanso en la época lluviosa, mientras que en la época seca, y también mientras el grupo descansa, es más discriminado, ya que se encuentra relativamente cercano respecto a ♀ 4 y más alejado de ♀ 3. Es interesante destacar que con frecuencia este macho acompañaba a ♀ 3 en sus desplazamientos, habiendo sido además esta hembra observada copulando en dos ocasiones con el ♂ 2. Esta hembra parece ser la adulta de menor edad del grupo, y la que precisamente tuvo menor número de partos, así como un comportamiento maternal deficiente, por lo que la mortandad de sus crías fue alta.

TABLA 26.—Gradiente de lejanía. Se presentan las tendencias gregarias de cada individuo respecto a todo el resto del grupo.

componentes del grupo	pastando		descansando		past.-desc.	
	época seca	época húmeda	época seca	época húmeda	época seca	época húmeda
♂ 1	193,3	179,9	127,1	179,8	91,8	76
♂ 2	196,3	230,5	116	160,7	106,2	86
♀ 1	178,6	177,1	121,6	169,9	95,6	74,2
♀ 2	186,6	173,6	115,6	162	96,4	74,4
♀ 3	209,1	178,3	125,8	181,3	92,4	72
♀ 4	192,5	184,4	115	172,7	94,2	72,2
Juv 1	190,3	162,4	110,8	163,6	94,8	70,5
Juv 2	164	174,1	117	141,5	98,2	71,5
Inf	175,1	167	104,3	153,2	90,7	68,5

Es de destacar también la alta cohesión entre ♀ 1 y su cría (Inf.), tal como se aprecia en Tabla 23, desde el nacimiento de esta cría hasta contar con varios meses de edad. Al ir ganando la cría cierta independencia respecto a la madre, fue aumentando la distancia entre ambas, al tiempo que, llegando al estadio juvenil, se hizo más cohesiva hacia los jóvenes y otras crías. Los jóvenes y crías, sin considerar la actividad que el grupo desarrolla ni la época del año, se mantienen más cercanos entre sí que hacia los adultos.

Mientras el grupo pasta (Tabla 26), los adultos también aparecen más distantes del grupo que las otras clases de edad, siendo también relativamente indiscriminados en la separación hacia los demás individuos. La ♀ 3 está, sin embargo, generalmente bastante más alejada de los dos machos adultos que de las otras clases de edad, siendo mínima su distancia hacia la ♀ 2.

Una reacción observada únicamente durante intensa lluvia fue el agrupamiento de todos los individuos del grupo en una asociación compacta dentro del agua, es decir, si comenzaba un intenso aguacero mientras los sujetos pastaban, éstos se dirigían hacia el cuerpo de agua más cercano y permanecían semisumergidos en posturas de descanso y muy juntos unos a otros, hasta que disminuía la intensidad de la lluvia. Si una hembra era acompañada de sus crías recién paridas, en lugar de internarse en el agua permanecían en la orilla, lo más cerca posible del resto del grupo.

En lo referente a la disposición de los individuos durante los desplazamientos (recordemos que suelen desplazarse caminando en fila india) es interesante destacar que de los 34 casos registrados, en 28 de ellos (82%) fue precisamente alguno de los dos machos adultos el que se situaba en primer o último lugar (véase Tabla 27); hay que destacar, sin embargo, la aparente mayor tendencia de ♂ 1 respecto a ♂ 2 a situarse en último lugar durante estos desplazamientos.

TABLA 27.—Frecuencia de disposición de los dos machos adultos en primer y último lugar durante los desplazamientos del grupo (en fila india).

	<u>En primer</u> <u>lugar</u>	<u>En último</u> <u>lugar</u>
♂ 1	7	12
♂ 2	6	3
<hr/>		
Total	13	15
<hr/>		
	Total 28	

De los 34 registros, en 27 de ellos las 4 hembras se situaron en el centro del grupo, mientras que las crías en 30 ocasiones se situaron en el centro y los jóvenes en 24 de ellas.

## CONCLUSIONES

Las asociaciones cerradas y la composición constante en que se agrupan los chigüires dan pie a una profunda complejidad en su estructura social. Basándose en estos grupos estables, los capibaras han desarrollado una sociedad provista de especialización de funciones y de jerarquías de dominancia, donde los miembros se integran según distintos grados de cohesión.

Visto el conjunto de los datos y sin desdeñar observaciones ocasionales de sucesos fortuitos, pero de gran importancia para el grupo, podemos concluir que el núcleo aglutinante de la sociedad de chigüires lo constituye el macho dominante, cuya compañía es buscada al ejercer activamente la función de protección. El núcleo de mayor radio (Fig. 73) incluiría a las hembras, jóvenes y crías, tendiendo estas últimas a mantenerse cerca de su madre y constituyendo un solo núcleo con ella; otro nudo de cohesión lo constitui-

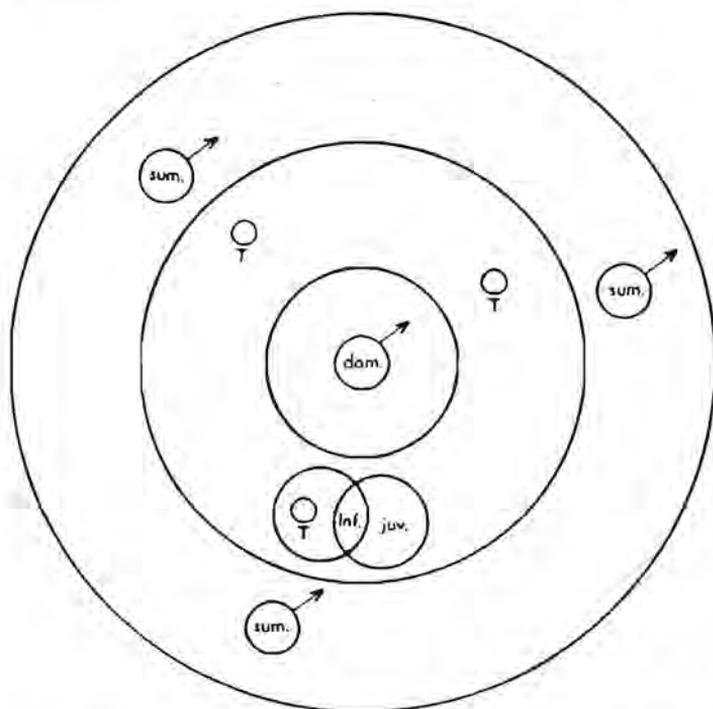


Fig. 73.— Representación esquemática de los miembros de un grupo, en relación con las atracciones que parecen mantener la cohesión.

ría la relación entre jóvenes y crías. En la periferia del grupo se situarían los machos sumisos, pretendientes sobre todo a copular con las hembras.

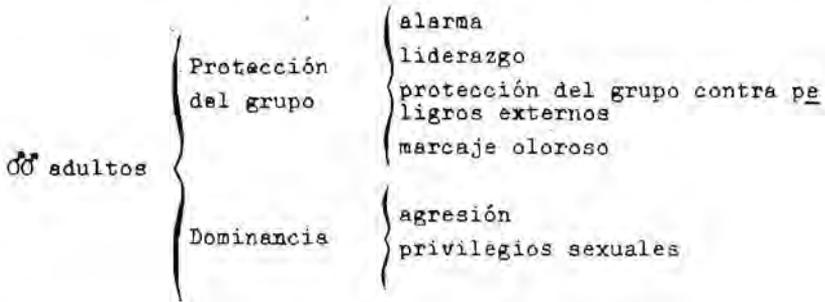
El macho dominante utiliza su agresión hacia los machos del propio grupo sobre todo para mantener sus privilegios sexuales. Ejerce además hacia el resto del grupo, incluidos los machos sumisos, una función protectora, que es solicitada por los compañeros ante cualquier peligro, así como activamente arrogada y ejercida por el mismo macho dominante.

La dependencia de la cría respecto a su madre es otra fuente de cohesión, y las relaciones de juego de las crías con los jóvenes y quizá también de estos últimos con sus madres debe ayudar a mantener unido al grupo.

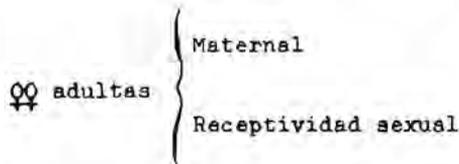
Los machos sumisos se mantendrán en el grupo, aunque en su periferia, merced a la atracción sexual que demuestran hacia las hembras en celo. La respuesta por parte del macho dominante es posesiva respecto a esas hembras, atacando y tratando de expulsar a los machos sumisos hacia la periferia.

Las funciones sociales se van pues delimitando, son relativamente nítidas y se asocian con determinada clase de edad y sexo y con individuos concretos.

La función social desarrollada por los machos adultos, y primordialmente por el de mayor tamaño y de caracteres sexuales secundarios más desarrollados, es una combinación de protección del grupo y dominancia, según los siguientes componentes:



Las hembras adultas desempeñan una función social doble:



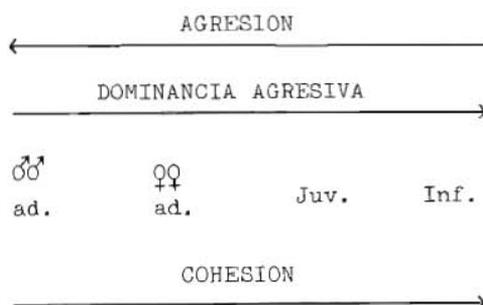
Los jóvenes desarrollan principalmente una función de juego:



Las crías se sitúan en la función social:



La dominancia agresiva entre las clases de animales fluye en sentido macho adulto - hembra adulta - jóvenes - crías, siendo de notar que éste es el gradiente de disminución de agresividad total y de incremento de tendencias cohesivas hacia el conjunto del grupo, tal como se representa a continuación:



La relación directa entre el tamaño de la glándula de marcaje (carácter sexual masculino más notable) y la función social de protección y dominancia concuerda con datos similares para el conejo (Mykytowycz, 1968).

En el caso de las hembras, la dominancia agresiva que ♀ 1 desarrollaba hacia todas las demás, debe probablemente relacionarse con su madurez, ya que, además de parecer de mayor edad que las demás, presentó mayor número de partos, lo que Ojasti (1973), por otra parte, encontró relacionado directamente con el peso corporal. Su más acentuada madurez respecto a las demás hembras lo demostró también en la existencia de periodos de receptividad sexual más largos.

Quedan corroboradas las funciones sexuales masculinas de los machos (defendiendo este privilegio mediante una jerarquía de dominancia) y sexual femenina de las hembras, por la observación continuada de que el macho dominante se mantenía cerca y realizaba conducta sexual principalmente hacia la hembra más madura (también más dominante, ♀ 1) y, en menor grado, hacia las otras dos hembras maduras, mientras que el macho sumiso se veía obligado por el dominante a limitar su compañía y actividad sexual sobre todo hacia la hembra menos madura (y la más sumisa, ♀ 4).



## USO DEL ESPACIO

### INTRODUCCION

Las adaptaciones propias de cada especie condicionan enteramente el uso característico que hacen del espacio. Así, el modelo de organización social de los mamíferos guarda estrecha relación con las características del área de campeo, zonas nucleares, territorios, etc.

El concepto de *área de campeo*, concebido como el espacio total que el individuo o grupo recorre habitualmente, es de gran utilidad y conlleva interesantes implicaciones en la utilización de los recursos. También de importancia, sobre todo en los mamíferos, es la idea de *área nuclear*, entendida como la zona más utilizada (de máxima frecuencia de presencias) dentro del área de campeo.

Los animales no se limitan, sin embargo, a estar presentes en un lugar, lo usan, utilizan los recursos presentes a base de ejecutar las pautas de su etograma. Respecto a esto, en algunos estudios de campo se ha localizado la ejecución de comportamientos concretos en zonas determinadas del área de campeo, aunque sin la mira puesta en trazar el uso total del espacio por los animales, lo que sería realizable a base de adscribir actividades concretas del etograma de la especie a las zonas de su ejecución, tema que desarrollaremos en el presente capítulo.

El concepto de *territorio*, empleado por primera vez, no por azar, en aves cánoras por Howard (1920), viene definido como la zona de área de campeo que los individuos residentes defienden contra los intrusos, generalmente de la misma especie o de especies afines. La idea, en apariencia útil pero tan relativa en cuanto a qué se entiende por "defender" que puede incluso impedir la elaboración de conceptos más verdaderos o más matizados, ha sido de amplia aplicación en aves, no resultando tan útil en mamíferos. En el presente estudio trataremos las actividades sin prejuicios en cuanto a qué es "defender", dando igual importancia a la mera presencia, las agresiones de distinto tipo, marcaje del terreno, etc.

Respecto al uso del espacio por el chigüire, contamos tan sólo con menciones bibliográficas sobre sus hábitos territoriales. También los llaneros ha-

blan de la fuerte querencia de los grupos hacia la tierra en que viven, existiendo incluso la leyenda de que los chigüires prefieren morir antes que emigrar.

Ojasti (1973), empleando captura y recaptura de chigüires, obtiene un 80% de los individuos marcados que no exceden el kilómetro en el recorrido entre captura y recaptura, mientras que las recientes investigaciones de Gill et al. (1976) indican una extensión del área de campeo entre 10 a 15 Ha, observando que los bordes del área total son compartidos por grupos vecinos.

## MÉTODOS

Tras varios meses de búsqueda de los grupos idóneos para el estudio del uso del espacio, se pudieron localizar dos que reunían las mejores condiciones al respecto, uno de ellos fue previamente marcado y estaba localizado en la laguna La Carmera, ubicada al borde de la mata del mismo nombre. Esta laguna medía 250 m de longitud por 120 de anchura y una profundidad media de 82 cm en la época seca, ascendiendo el nivel de las aguas hasta un máximo de 1,40 m en la época de lluvias.

Este grupo estaba compuesto al comienzo del estudio por 2 machos adultos, 4 hembras adultas, 2 jóvenes y 1 cría. En los múltiples intentos de seguir al grupo ininterrumpidamente durante todo el día, se pudo conseguir esto en 27 días completos (14 en época seca y 13 en época de lluvias). En múltiples ocasiones fuera de esos 27 días se interrumpió en algún momento la observación por diversas causas, desde desaparecer el grupo huyendo hacia el bosque a impedir la observación misma algún intenso aguacero.

Los días de observación se agruparon en dos periodos, de acuerdo con la época del año y el nivel que alcanzaban las aguas, considerando que el periodo seco del año de estudio se extendía desde diciembre a junio y el periodo de lluvias de julio a noviembre.

El grupo no marcado habitaba el borde del Caño Mucuritas, lo componían 2 machos adultos, 3 hembras adultas, 6 jóvenes y 5 crías. Fue posible seguir y observar a este grupo ininterrumpidamente a lo largo del día en un total de 13 días, todos ellos durante la época de lluvias.

A lo largo de cada día de observación para ambos grupos se registraron las actividades de cada individuo miembro, comprendidas estas actividades en periodos de cinco minutos. Los registros de conducta, dentro de cada periodo, se grababan directamente en cinta magnética, utilizando para ello un dictáfono de microcassettes, y al final de cada periodo, se localizaba la situación del grupo sobre un mapa de la zona.

A partir de los datos registrados y en base a la mera presencia del grupo en la zona, se obtuvo una representación del área de campeo total tanto a lo largo del año como en las dos estaciones, así como los recorridos lineales día a día y totales en estos periodos.

La cuantificación de la relación entre actividades concretas y lugares determinados llevó a la construcción de mapas, donde, en base al etograma, se representó la distribución espacial, para ambas estaciones, de las pautas *descanso*, *pastar*, *cópula*, *marcaje* y *dirigir hocico*, esta última actividad dirigida hacia otros miembros del grupo y hacia individuos extraños.

Para las pautas *descanso* y *pastar* se realizaron curvas de nivel que equidistaban entre sí intervalos fijos de frecuencia de ejecución, obteniéndose así zonas de preferente ejecución de las pautas consideradas (áreas de concentración de frecuencias). Se relacionaron finalmente las áreas resultantes con las sendas transitadas por los chigüires para desplazarse y dejadas en el terreno en el área de campeo.

## RESULTADOS

Dividiremos el estudio del uso del espacio según los siguientes apartados:

### Zonas de presencia

Los registros periódicos de presencia de los dos grupos elegidos demuestran la existencia de un *área de campeo* definida para cada grupo. Su extensión, según la época del año, se presenta a continuación:

	<u>Epoca</u> <u>seca</u>	<u>Epoca de</u> <u>lluvias</u>	<u>Area total</u> <u>ocupada</u>
Grupo 1 (marcado)	9,5 Ha	9,7 Ha	12,4 Ha
Grupo 2 (no marcado)	—	8,9 Ha	—

Los mapas correspondientes aparecen en las Figs. 72, 73 y 74.

Llama en primer lugar la atención la gran similitud en las medidas de extensión del área de campeo para las tres medidas obtenidas en los dos grupos para distintas épocas del año. Por otra parte, es de destacar que, si bien el área total visitada a lo largo del año por los miembros del grupo 1 llega a ser de 12 Ha., en cada época del año concreta el área se mantiene entre 9,5 y 9,7 Ha, como se ve con muy escasa variación. Es decir, los límites del área de campeo, su contorno, puede variar, tal como se comprueba comparando Fig. 72 y 73, pero la extensión de la zona visitada por este grupo se mantiene relativamente constante.

Conviene no limitar la utilización de los registros de presencia a una mera determinación del área de campeo; y así, la consideración de concentraciones de frecuencias de presencia en cada zona nos llevó a comprobar la máxima

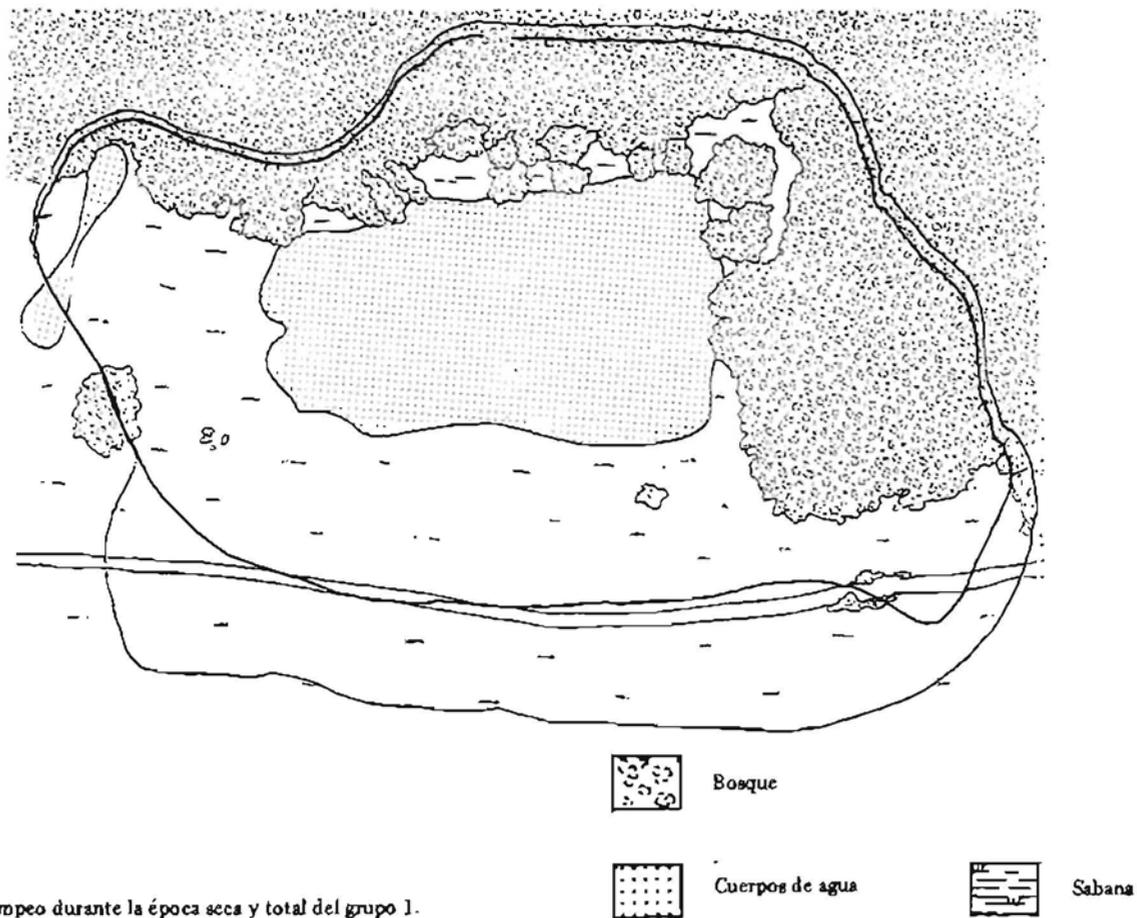


Fig. 74.- Area de campoo durante la época seca y total del grupo 1.

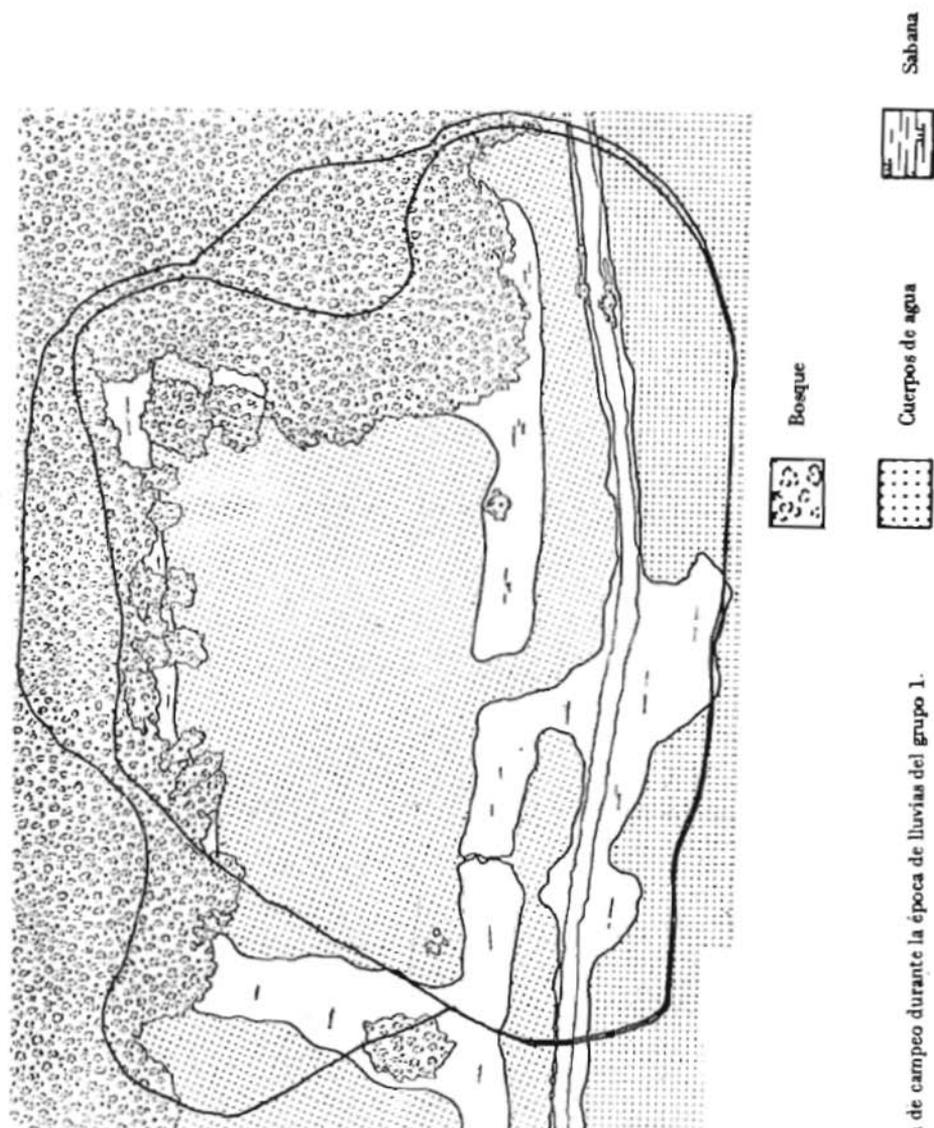


Fig. 75. — Area de campo durante la época de lluvias del grupo 1.

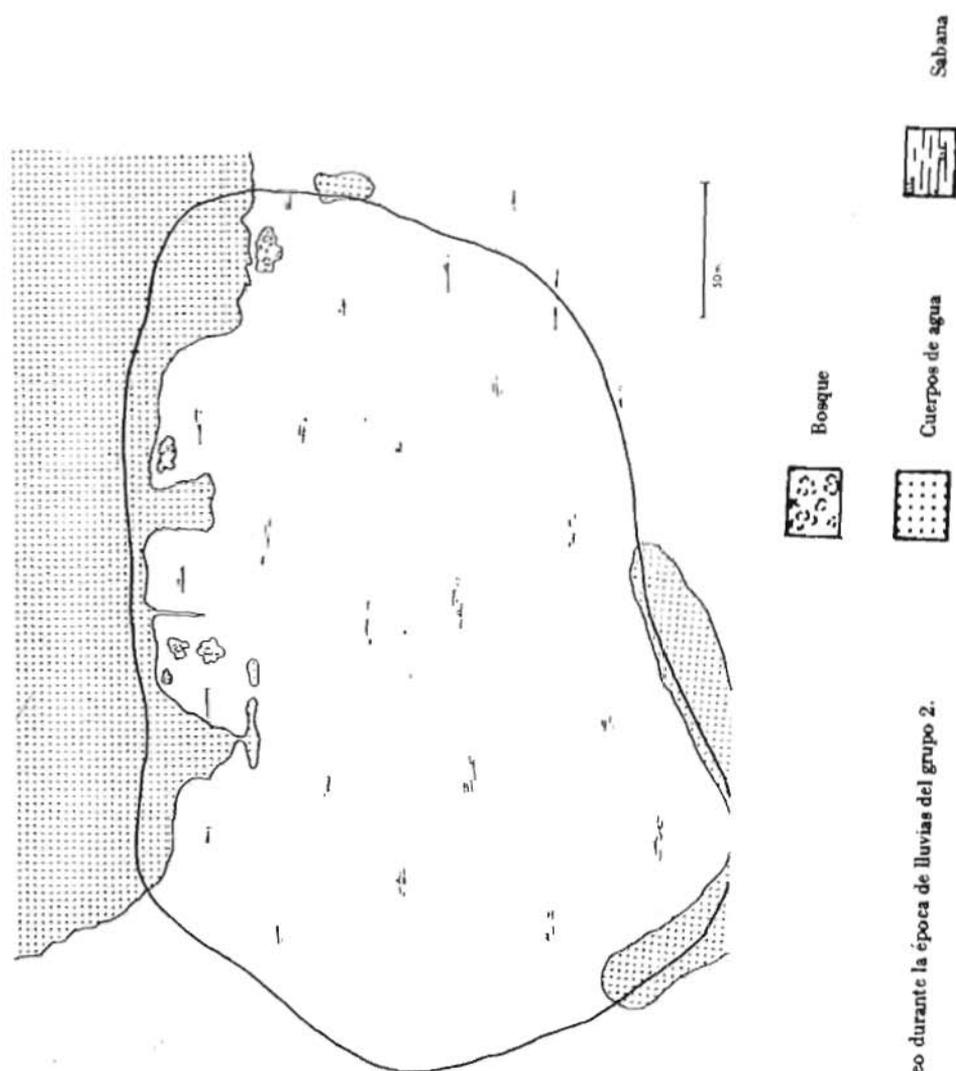


Fig. 76. —Area de campo durante la época de lluvias del grupo 2.

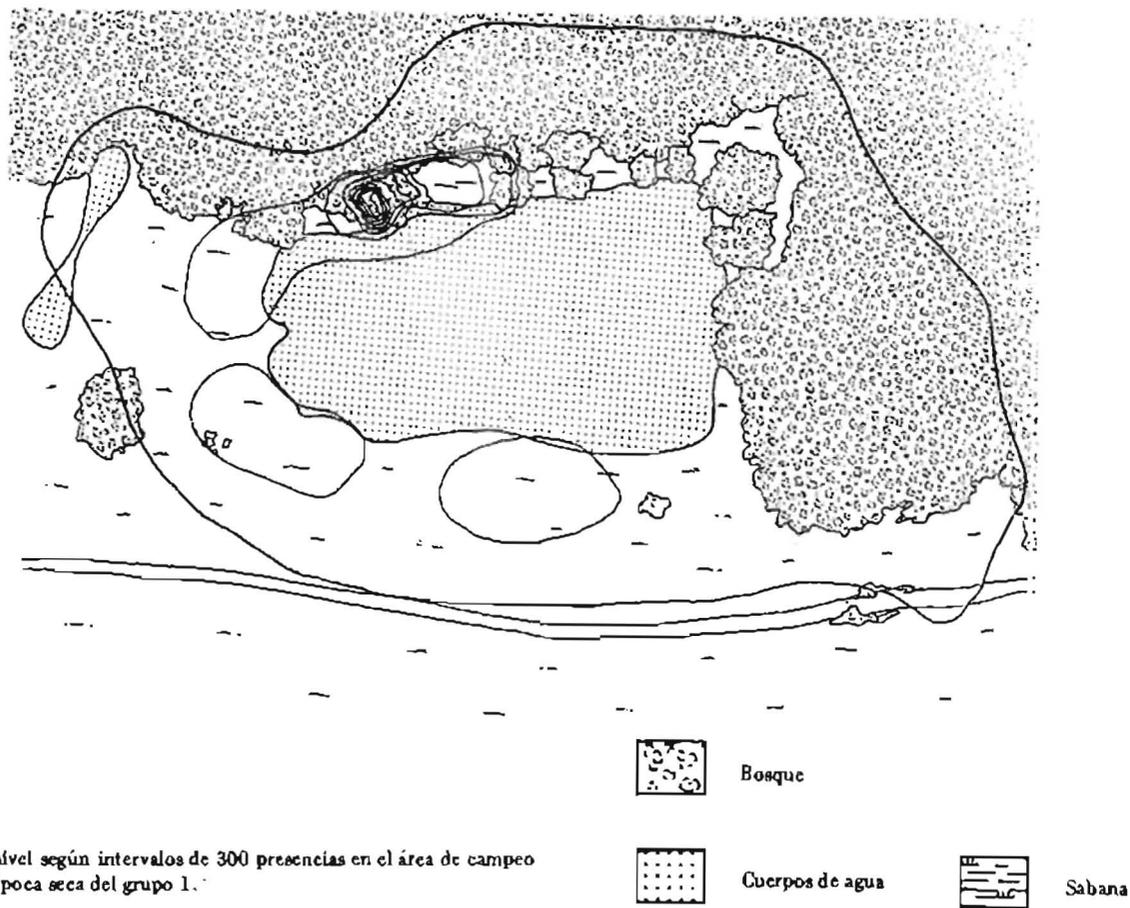


Fig. 77.— Curvas de nivel según intervalos de 300 presencias en el área de campo durante la época seca del grupo 1.

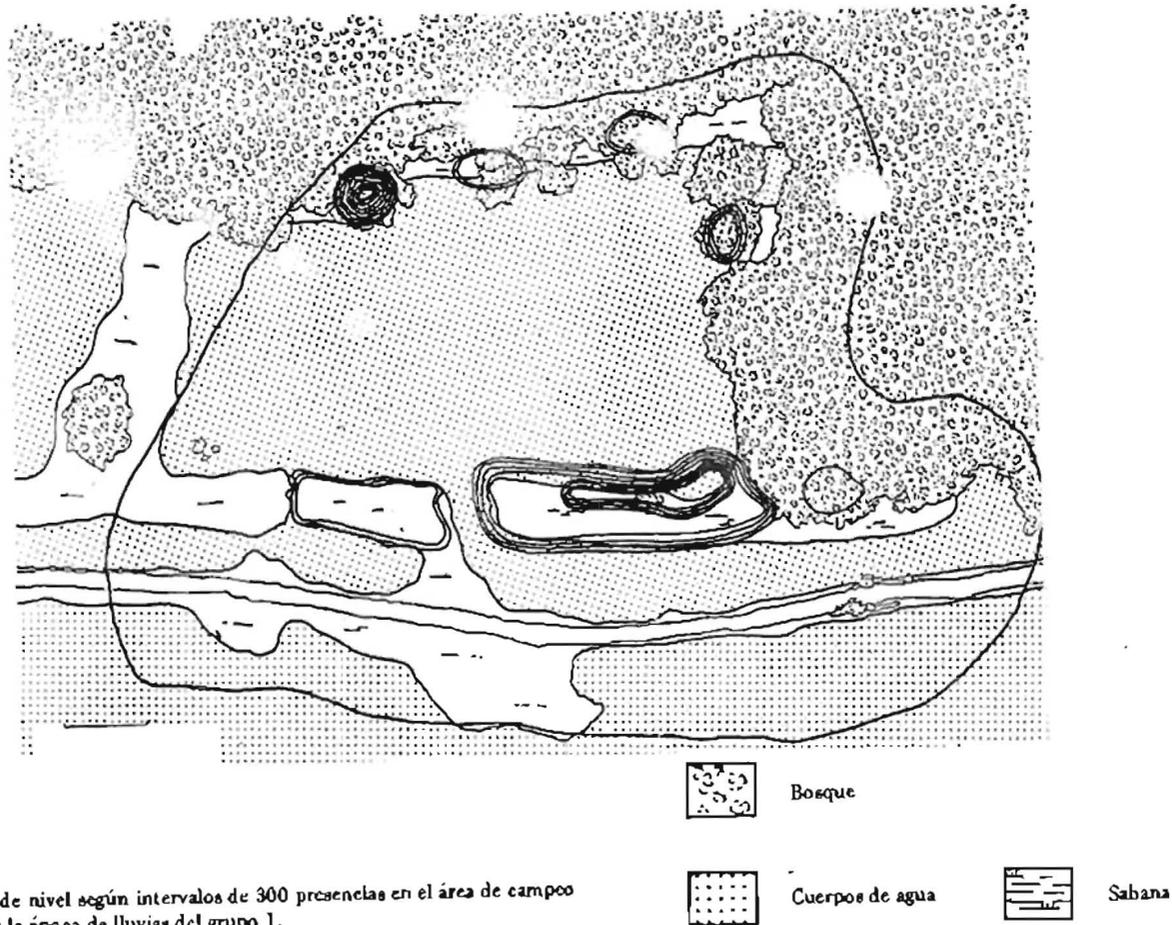


Fig. 78.— Curvas de nivel según intervalos de 300 presencias en el área de campos durante la época de lluvias del grupo 1.

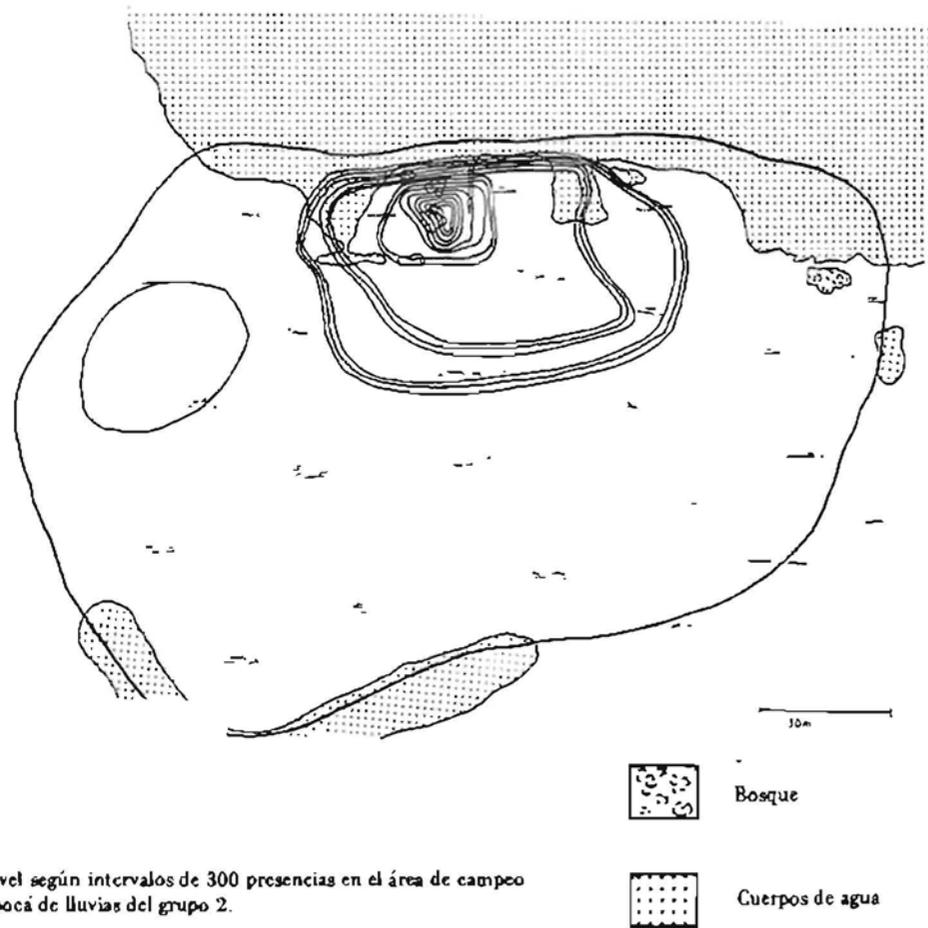


Fig. 79.— Curvas de nivel según intervalos de 300 presencias en el área de campo durante la época de lluvias del grupo 2.

utilización de determinada zona (*área nuclear* en la terminología clásica para mamíferos), tal como se ve en Fig. 75 y 76 para el grupo 1 y Fig. 77 para el grupo 2.

Considerando el caso del grupo 1 en primer lugar, durante la época seca apreciamos un núcleo de gran importancia (*área nuclear*), zona localizada precisamente en el borde del bosque y la laguna. Durante la época de lluvias esa zona nuclear se disgrega, y, al tiempo que persiste en el mismo punto entre laguna y bosque, se da también, con igual importancia, en el lado opuesto de la laguna.

Si nos concentramos en el grupo 2 (Fig. 77), para datos sólo de época de lluvias, nos encontramos con un sólo área nuclear bien definida, precisamente en el borde del caño, bajo un grupo de árboles.

### Desplazamientos

Si se consideran en primer lugar los desplazamientos totales para uno de los grupos seguidos ininterrumpidamente a lo largo de 27 días completos (Fig. 78 y 79), se observan, en primer lugar en la época seca, dos importantes nudos de desplazamientos, localizándose el más importante en el área nuclear, y existiendo otro de menor interés en uno de los núcleos de menor frecuencia de presencias. Se da también una tendencia a desplazarse siguiendo el borde de la laguna. Durante la época de lluvias se aprecia una disgregación de los nudos de comunicación, dándose más un paso de un área nuclear a la otra y una mayor dispersión total.

Los valores de los desplazamientos diarios del grupo observado se presentan a continuación:

	<u>Variación</u>	<u>Media</u>	—
Epoca seca	450-1.950 m	1.121 m	408
Epoca de lluvias	450-1.200 m	785 m	261

La comparación de las distribuciones de recorridos diarios para la época seca y lluviosa resultó estadísticamente significativa ( $t = 2,53$   $p < 0,05$ ). Es decir, los individuos del grupo observado recorren diariamente mayores trayectos en la época seca que en la de lluvias.

Concentrándonos ya en los trayectos recorridos a las distintas horas, se representan los registros en la serie de mapas de la Fig. 80 para la época seca y en los de la Fig. 81 para la lluviosa, así como los correspondientes al grupo 2 (época lluviosa) en Fig. 82.

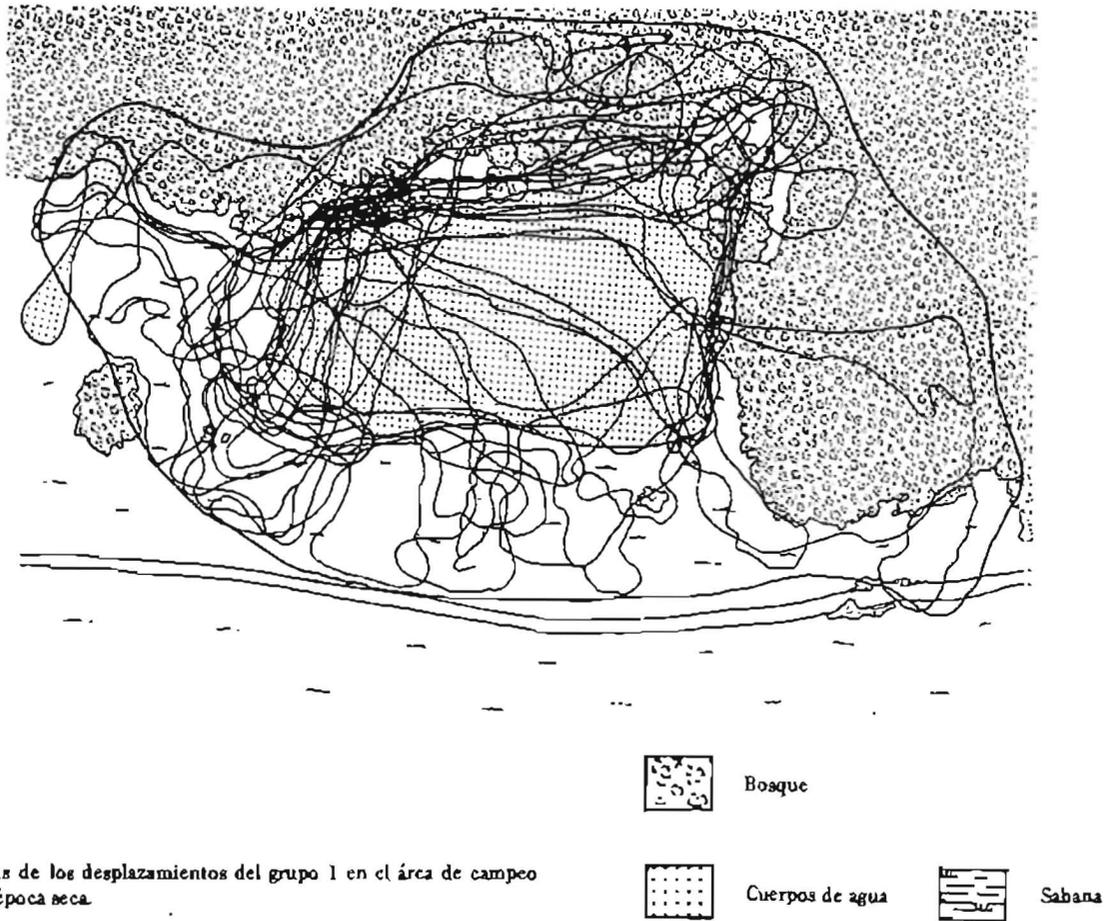


Fig. 80.— Trayectorias de los desplazamientos del grupo I en el área de campo durante la época seca.

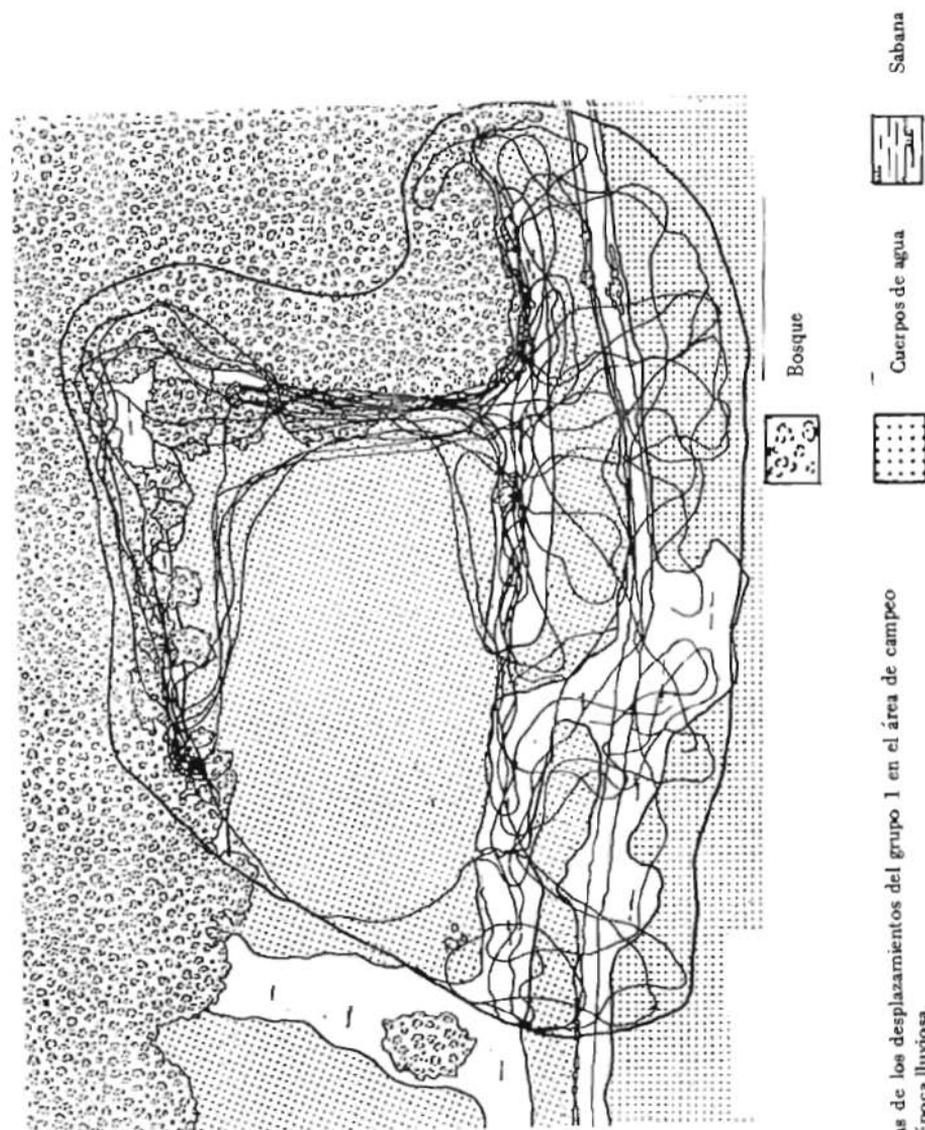
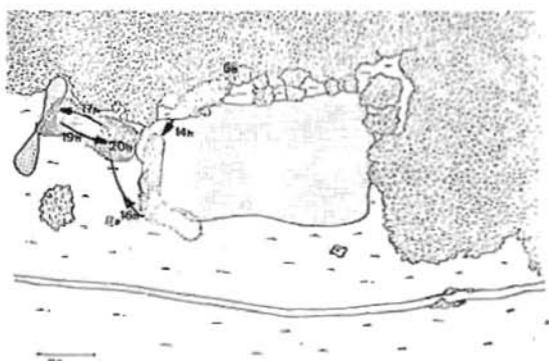
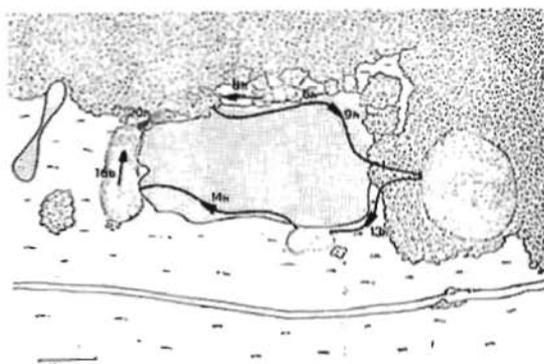


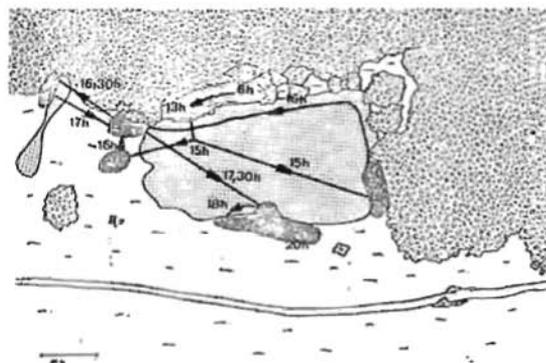
Fig. 81.— Trayectorias de los desplazamientos del grupo I en el área de campo durante la época lluviosa.



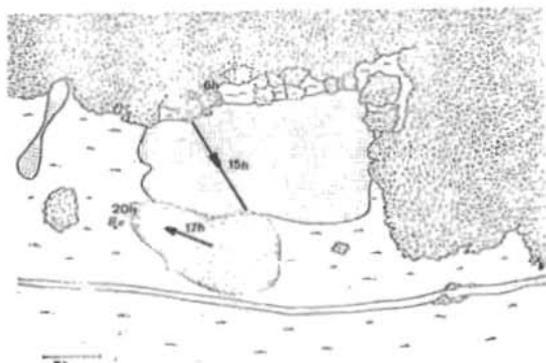
29 - III - 1976



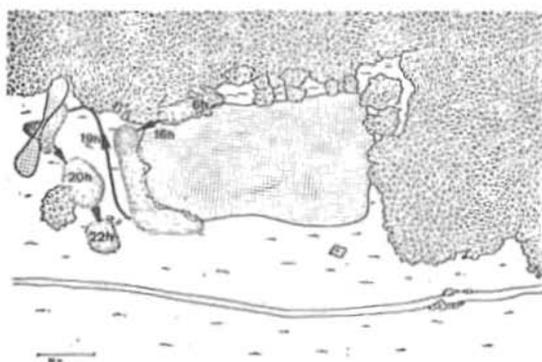
30 - III - 1976



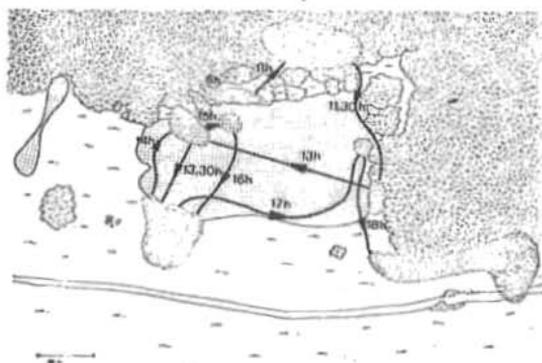
31 - III - 1976



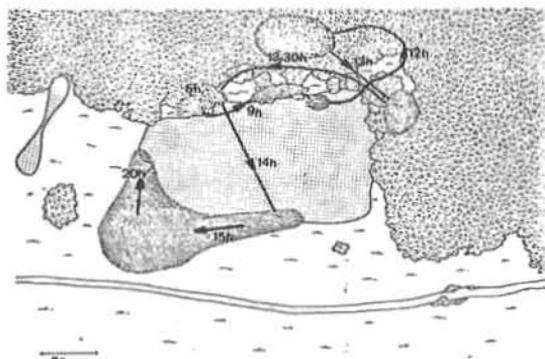
1 - IV - 1976



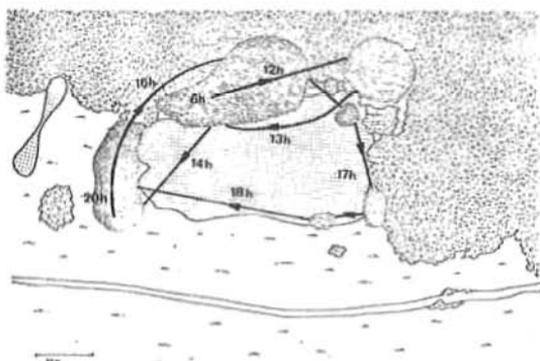
2 - IV - 1976



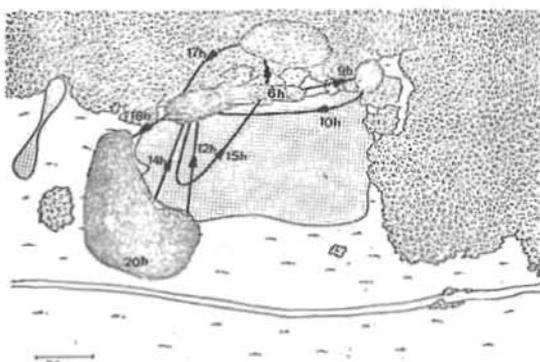
21 - IV - 1976



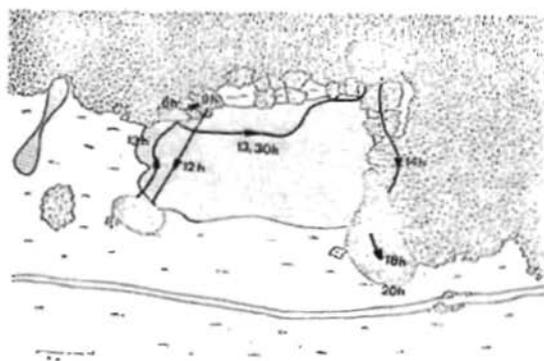
22 - IV - 1976



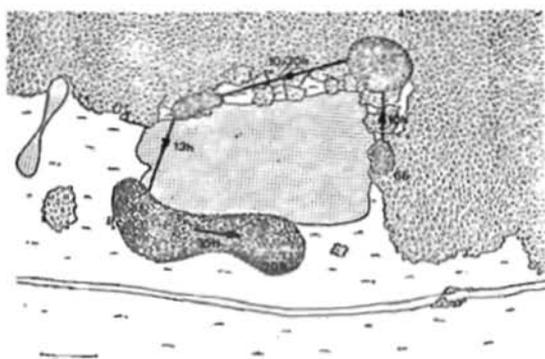
25 - IV - 1976



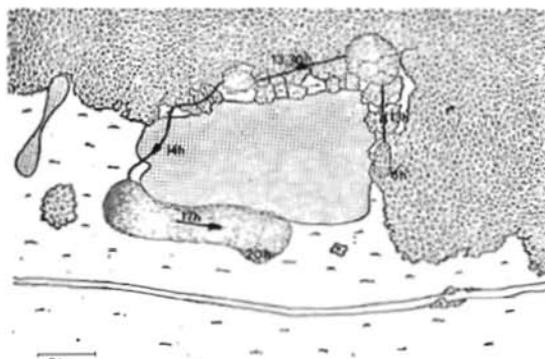
29 - IV - 1976



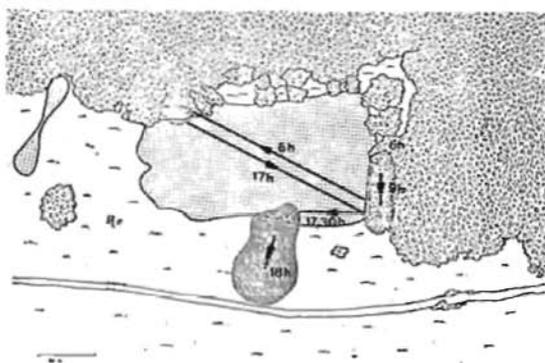
4 - VI - 1976



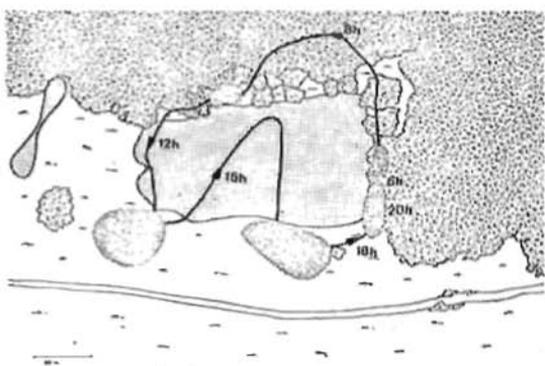
5 - VI - 1976



6 - VI - 1976



8 - VI - 1976



11 - VI - 1976

Fig. 82.— Desplazamientos del grupo 1 durante los días en que fue observado ininterrumpidamente desde el amanecer hasta el anochecer durante la época seca. Las cifras sobre las áreas reconocidas indican la hora de ocupación.



Bosque



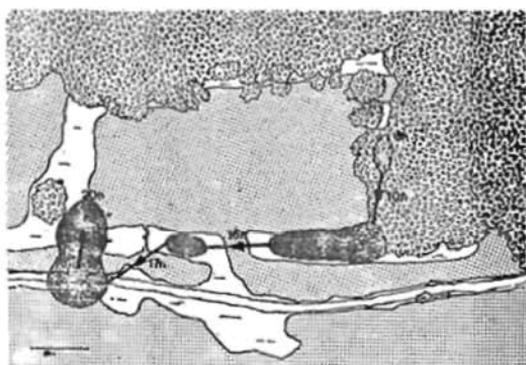
Sabana



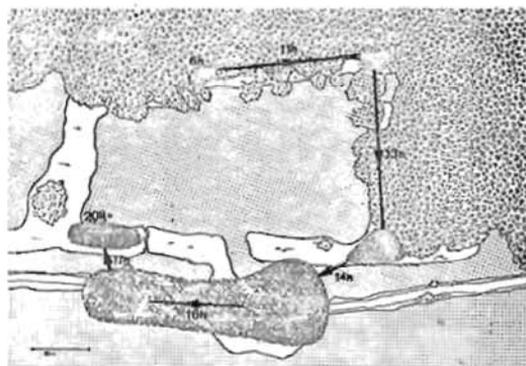
Cuerpos de agua



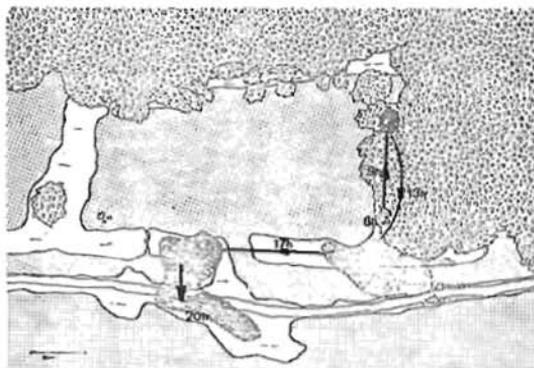
Localización del grupo



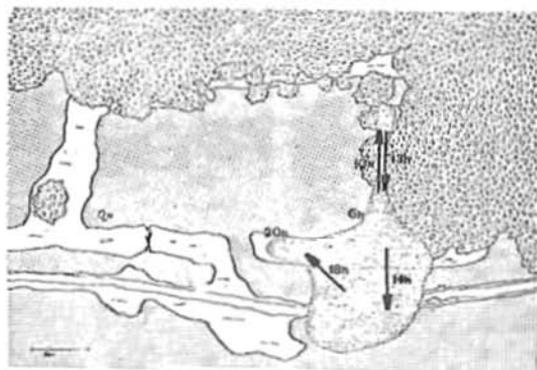
13 - VII - 1976



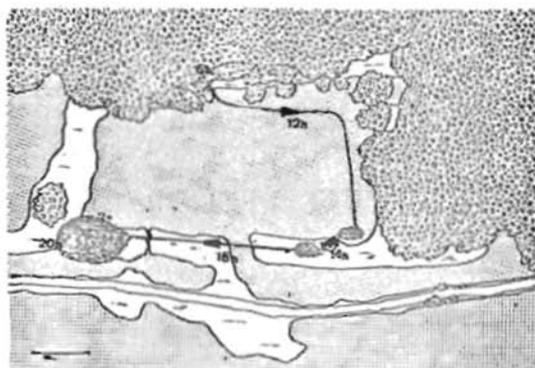
14 - VII - 1976



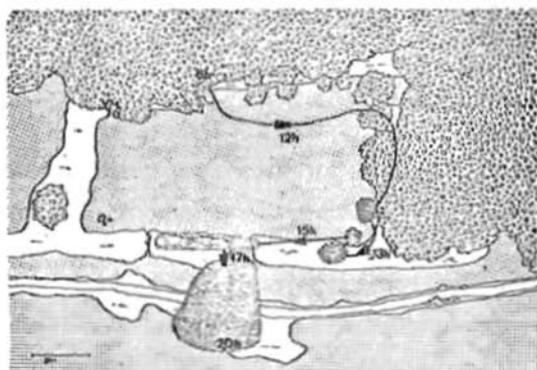
15 - VII - 1976



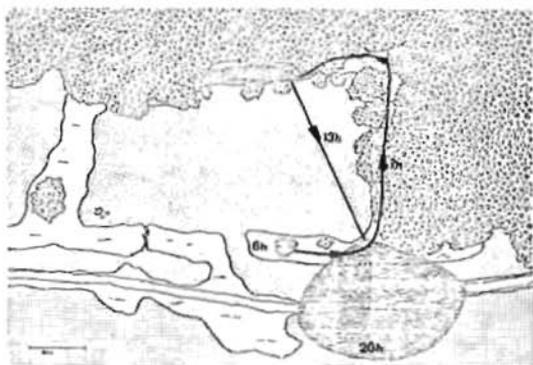
19 - VII - 1976



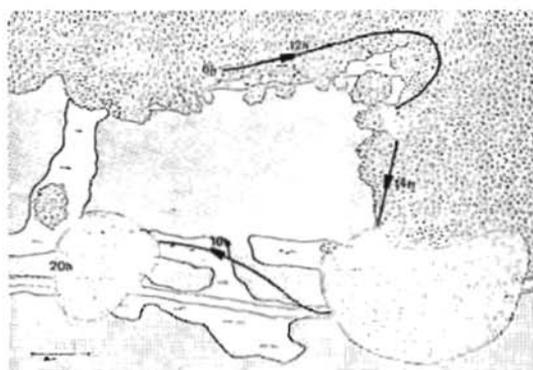
6 - X - 1976



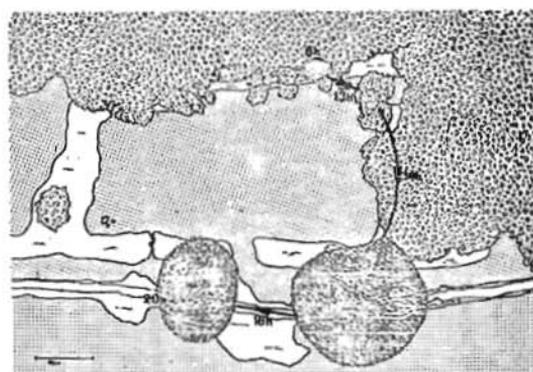
18 - X - 1976



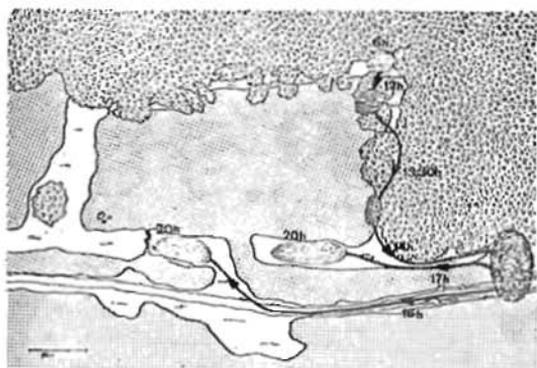
21 - X - 1976



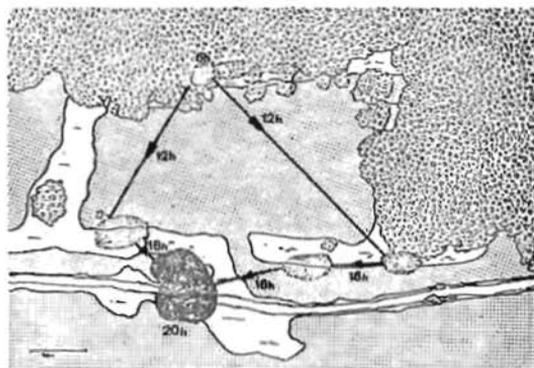
22 - X - 1976



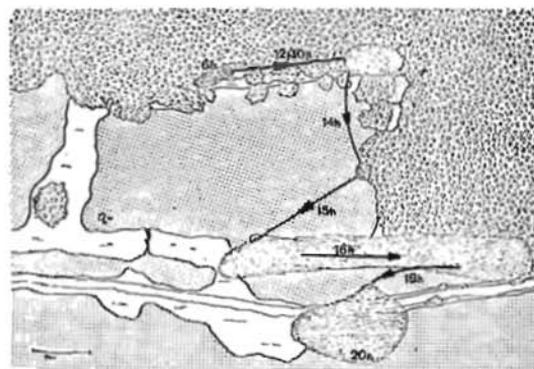
24 - X - 1976



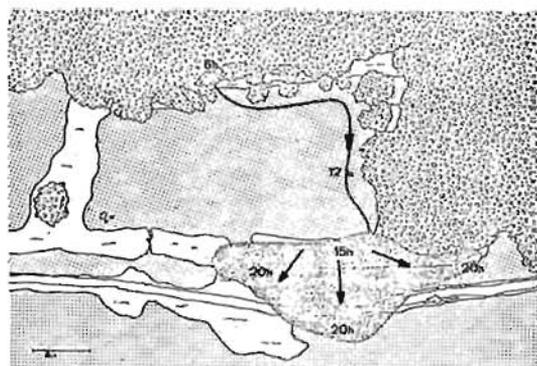
25 - X - 1976



27 - X - 1976



28 - X - 1976



29 - X - 1976

Fig. 83.— Desplazamientos del grupo 1 durante los días en que fue observado ininterrumpidamente desde el amanecer hasta el anochecer durante la época lluviosa. Las cifras sobre las áreas recorridas indican la hora de ocupación.



Bosque



Sabana



Cuerpos de agua



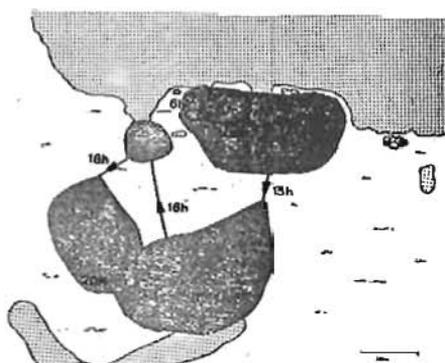
Localización del grupo

Llama en primer lugar la atención en estos datos lo constante de la hora de salida del área nuclear (medias de 12,30 h. y 12,00 h. para épocas seca y lluviosa, respectivamente, del grupo 1 y 12,10 h. para la época lluviosa del grupo 2).

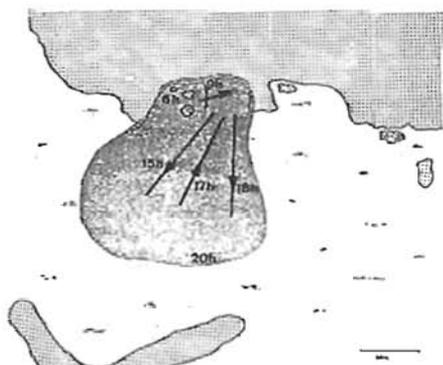
Considerados los biotopos visitados se aprecia mayor constancia en los valores de horas de entrada al agua (grupo 1: 13,36 h. para sequía y lluvias, grupo 2: 13,30 h.), comparado con el traslado a la sabana (grupo 1: 16,06 h. y 13,30 h., grupo 2: 15,50 h.).

### Las actividades en el espacio

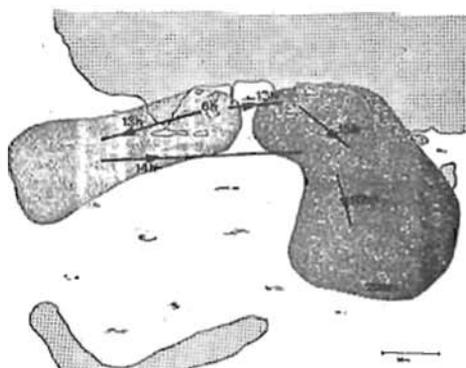
Este enfoque contempla la ejecución de 6 pautas distintas, localizadas en el espacio y visualizada la concentración según curvas de nivel de intervalo constante para las pautas *descanso* y *pastar*, y según localización puntiforme para el resto de las pautas.



1 - VIII - 1976



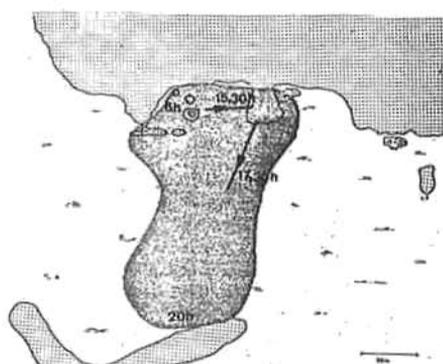
15 - VIII - 1976



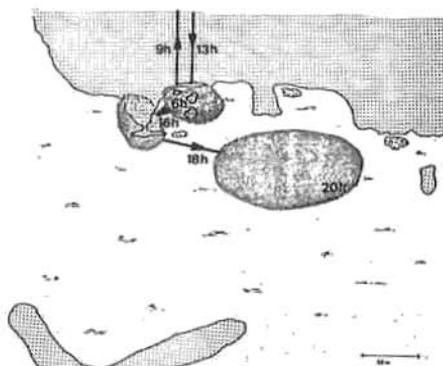
17 - VIII - 1976



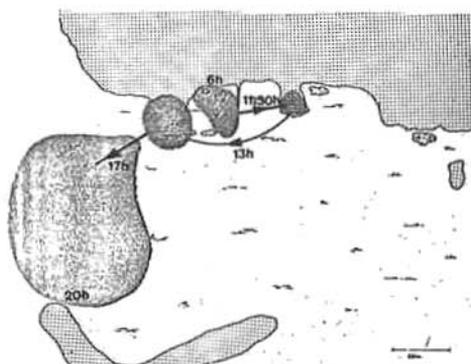
27 - VIII - 1976



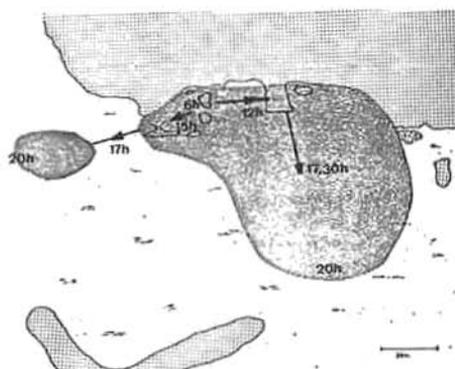
19 - IX - 1976



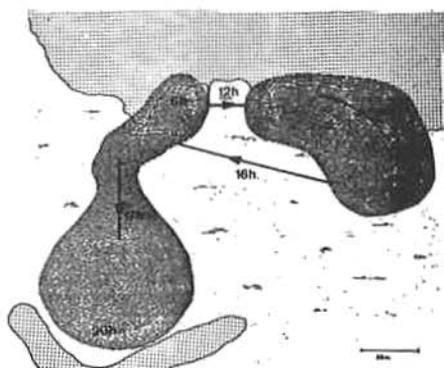
20 - IX - 1976



22 - IX - 1976



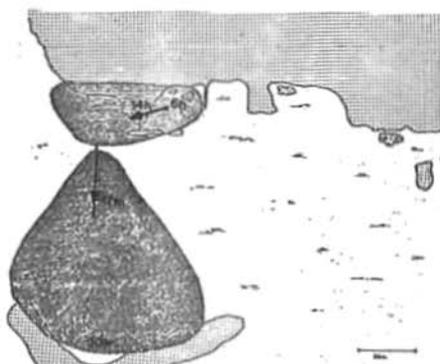
7 - X - 1976



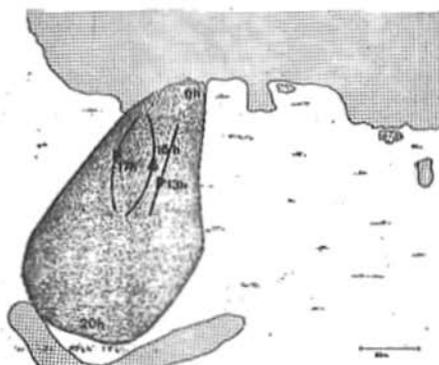
3 - XI - 1976



5 - XI - 1976



6 - XI - 1976



9 - XI - 1976

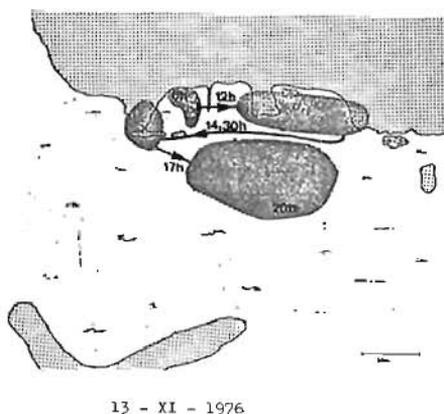


Fig. 84.— Desplazamientos del grupo 2 durante los días en que fue observado ininterrumpidamente desde el amanecer hasta el anochecer durante la época lluviosa. Las cifras sobre las áreas recorridas indican la hora de ocupación.



Sabana



Bosque



Localización del grupo



Cuerpos de agua

Comenzando con el grupo 1, y concretamente por la pauta de *descanso*, durante la época seca (Fig. 83) se aprecia una máxima concentración en la zona que antes calificamos como área nuclear, en el borde del bosque y la laguna. La disgregación del área nuclear durante las lluvias, tan evidente cuando consideramos mera presencia, corre muy paralela, incluso en pequeños detalles, con la disgregación de la zona de descanso (Fig. 84).

En cuanto al pastoreo, el efecto de concentración es inverso al observado para descansar, es decir, los animales pastan en zonas más amplias durante la época seca, concentrándose sobre todo en una zona emergida del borde de la laguna durante las lluvias (Fig. 85 y 86). Durante la sequía suelen ser diferentes las zonas de pastoreo y descanso (compárense las Fig. 83 y 85), mientras que durante las lluvias los animales también descansan en la zona más pastoreada, aunque concentran el doble de descanso en el antiguo área nuclear (Figs. 84 y 86), también usada como de preferente descanso.

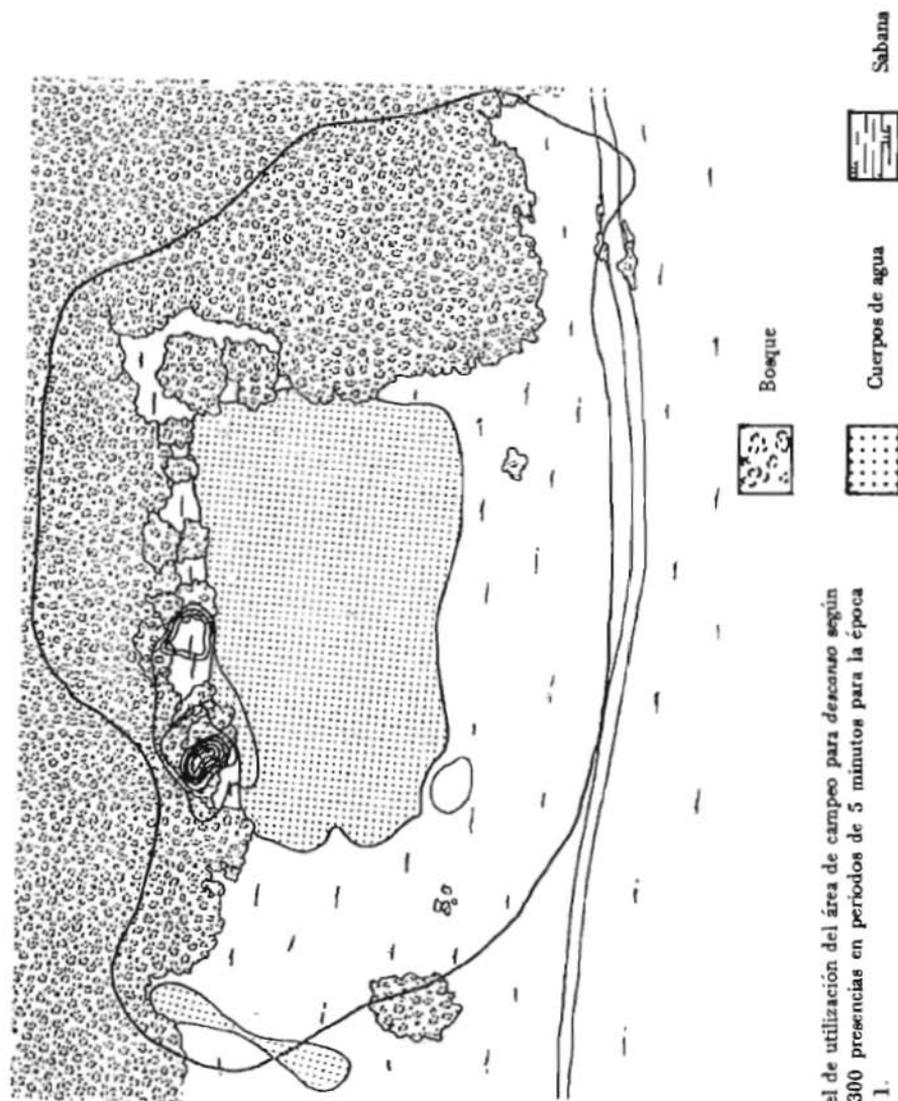


Fig. 85.— Curvas de nivel de utilización del área de campo para *decaono* según intervalos de 300 presencias en periodos de 5 minutos para la época seca del grupo 1.

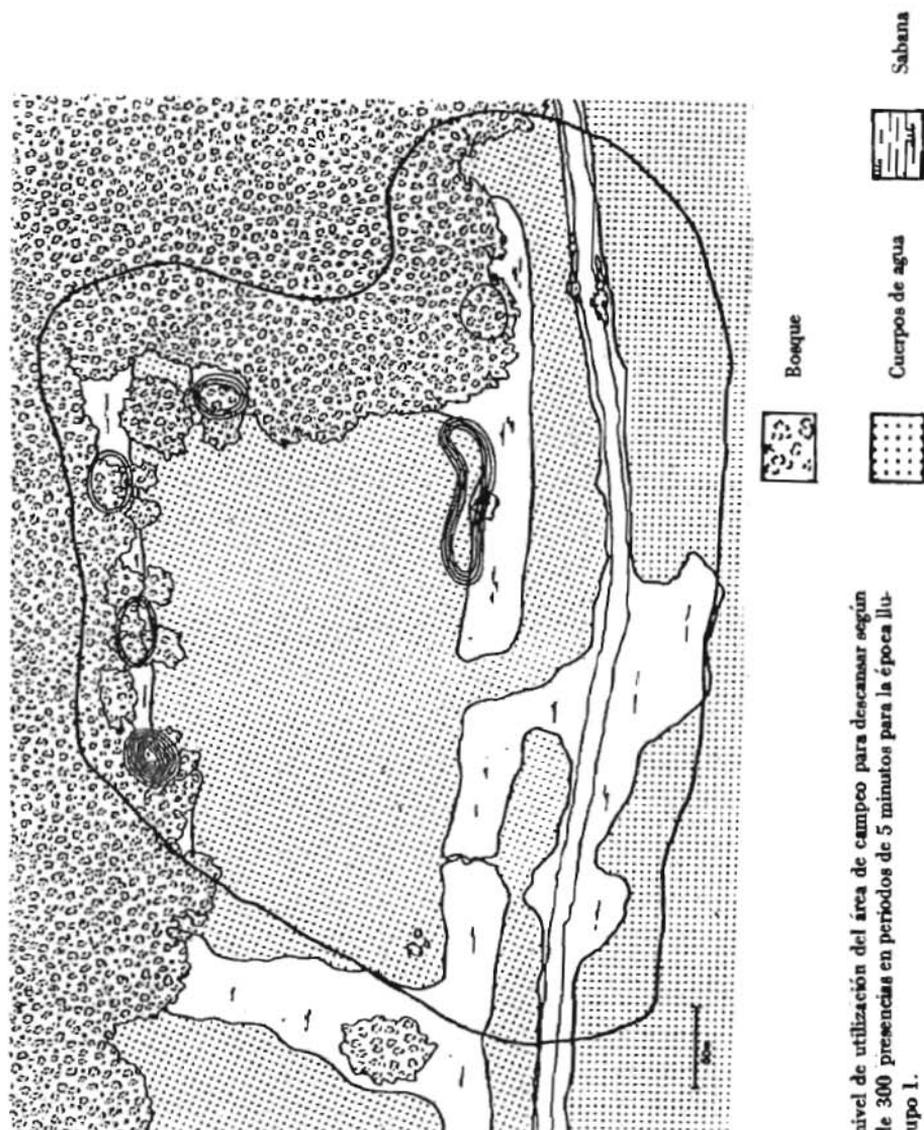


Fig. 86. — Curvas de nivel de utilización del área de campo para descansar según intervalos de 300 presencias en periodos de 5 minutos para la época lluviosa del grupo 1.

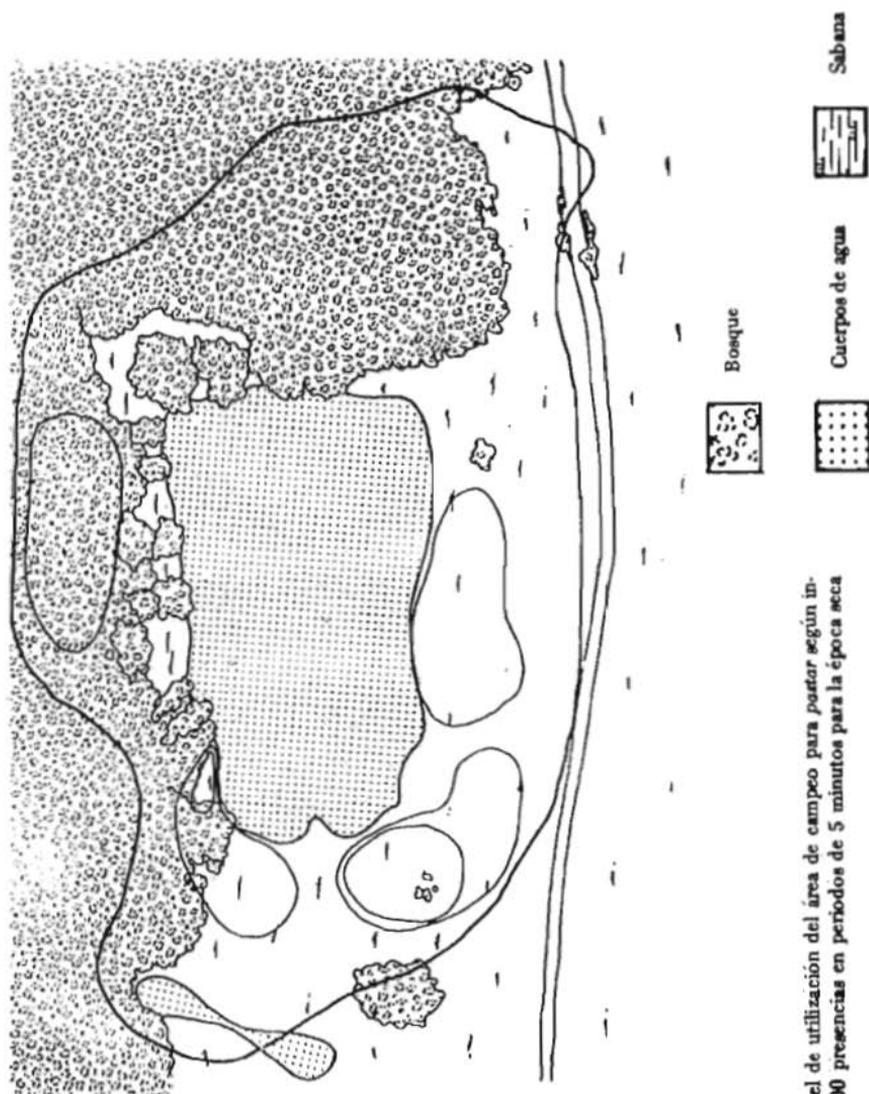


Fig. 87.— Curvas de nivel de utilización del área de campo para *pastar* según intervalos de 200 presencias en períodos de 5 minutos para la época seca del grupo 1.

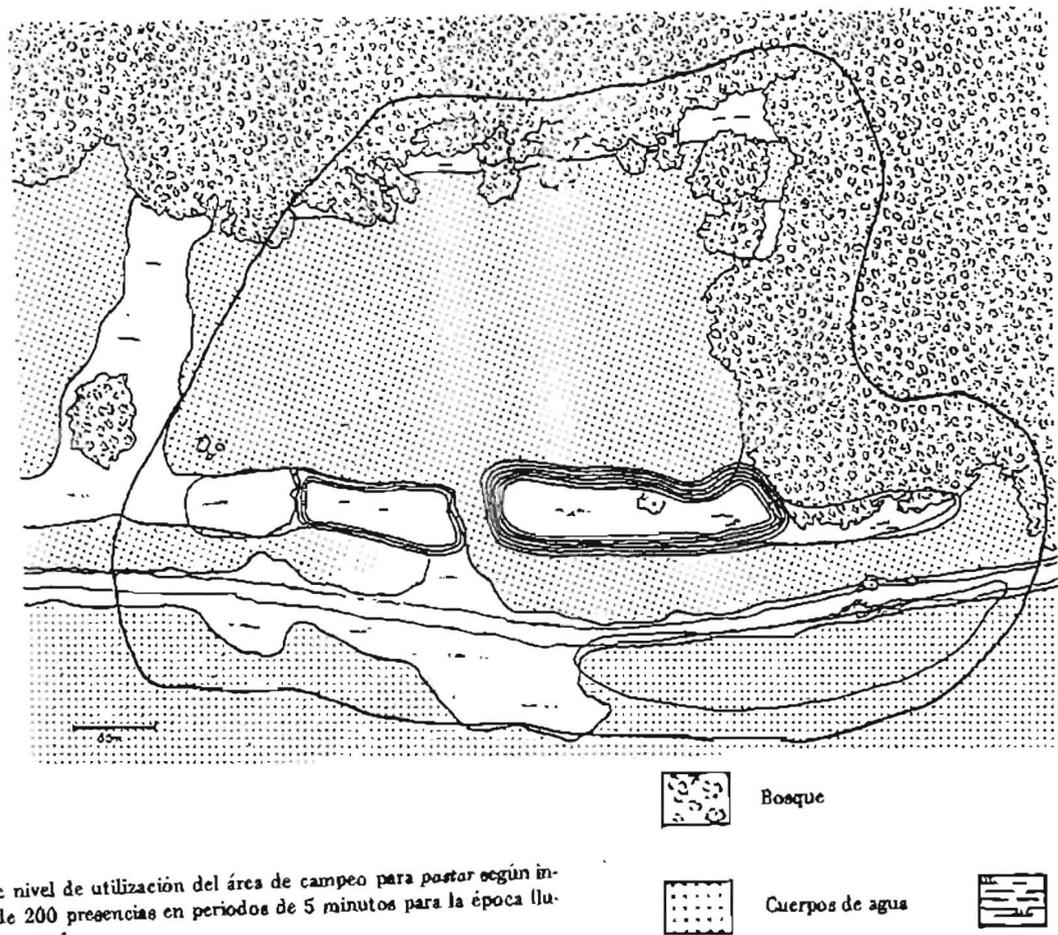


Fig. 88.— Curvas de nivel de utilización del área de campeo para pastar según intervalos de 200 presencias en periodos de 5 minutos para la época lluviosa del grupo 1.

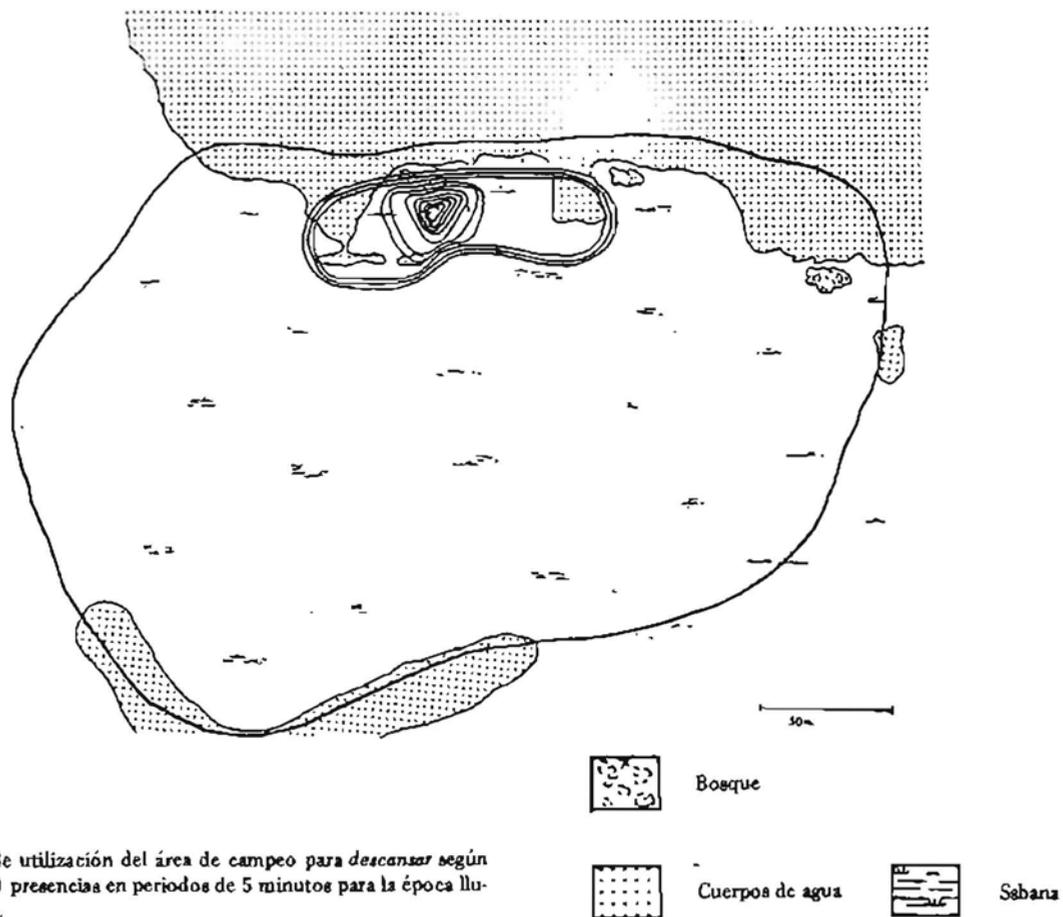


Fig. 89.— Curvas de nivel de utilización del área de campo para *descansar* según intervalos de 300 presencias en periodos de 5 minutos para la época lluviosa del grupo 2.

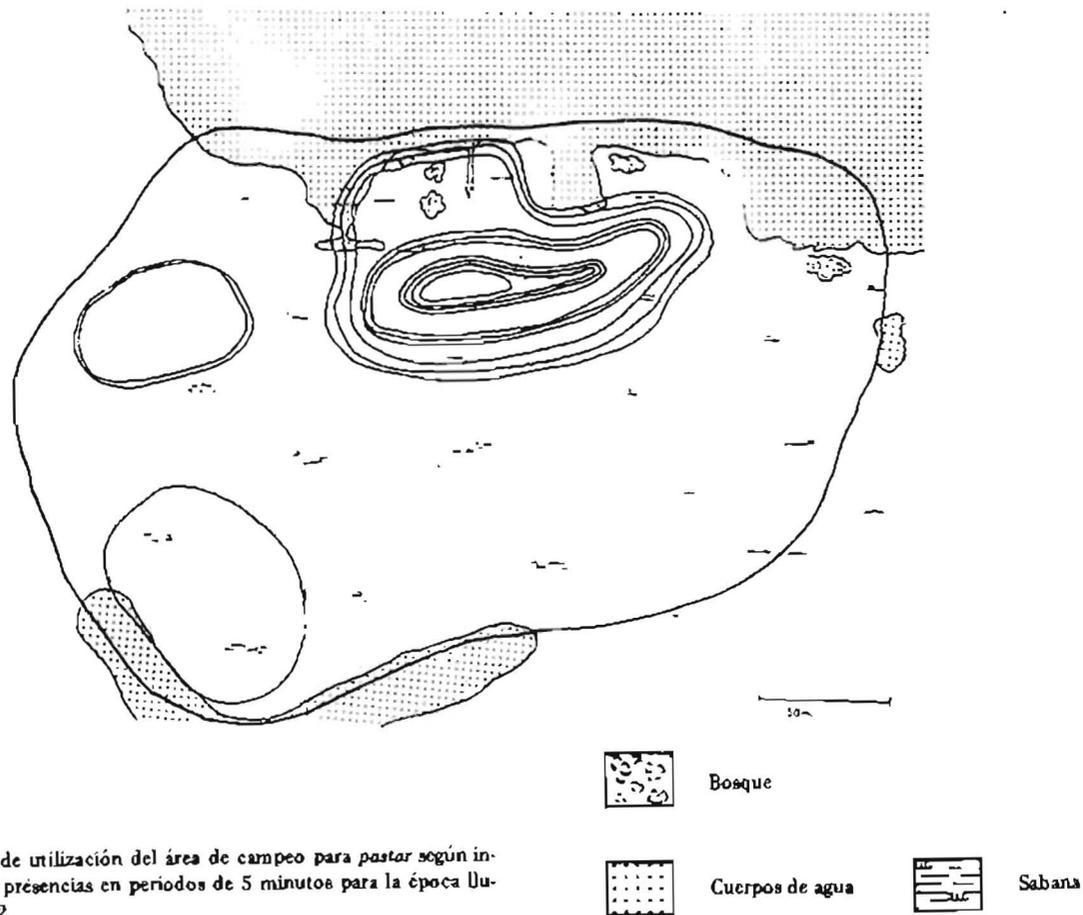


Fig. 90.— Curvas de nivel de utilización del área de campeo para *pastar* según intervalos de 200 presencias en periodos de 5 minutos para la época lluviosa del grupo 2.

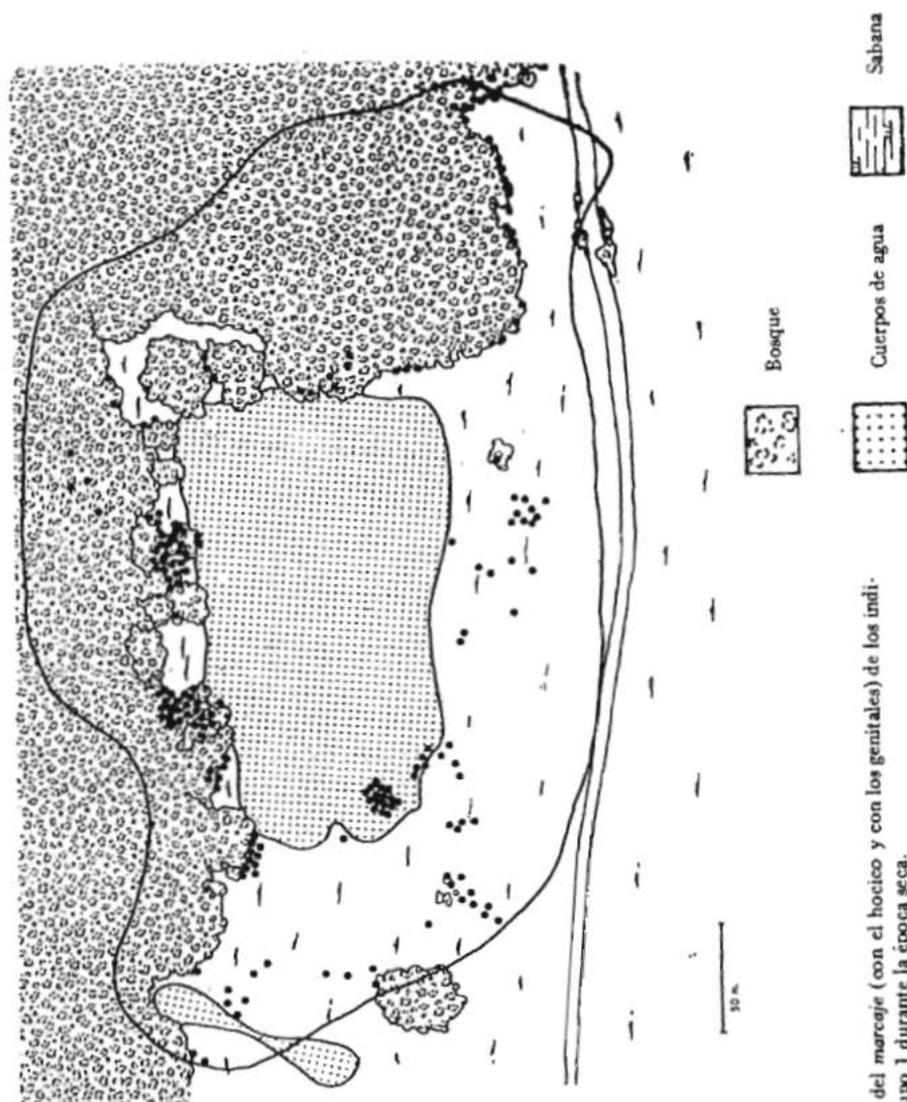


Fig. 91.— Localización del marcete (con el hocico y con los genitales) de los individuos del grupo 1 durante la época seca.

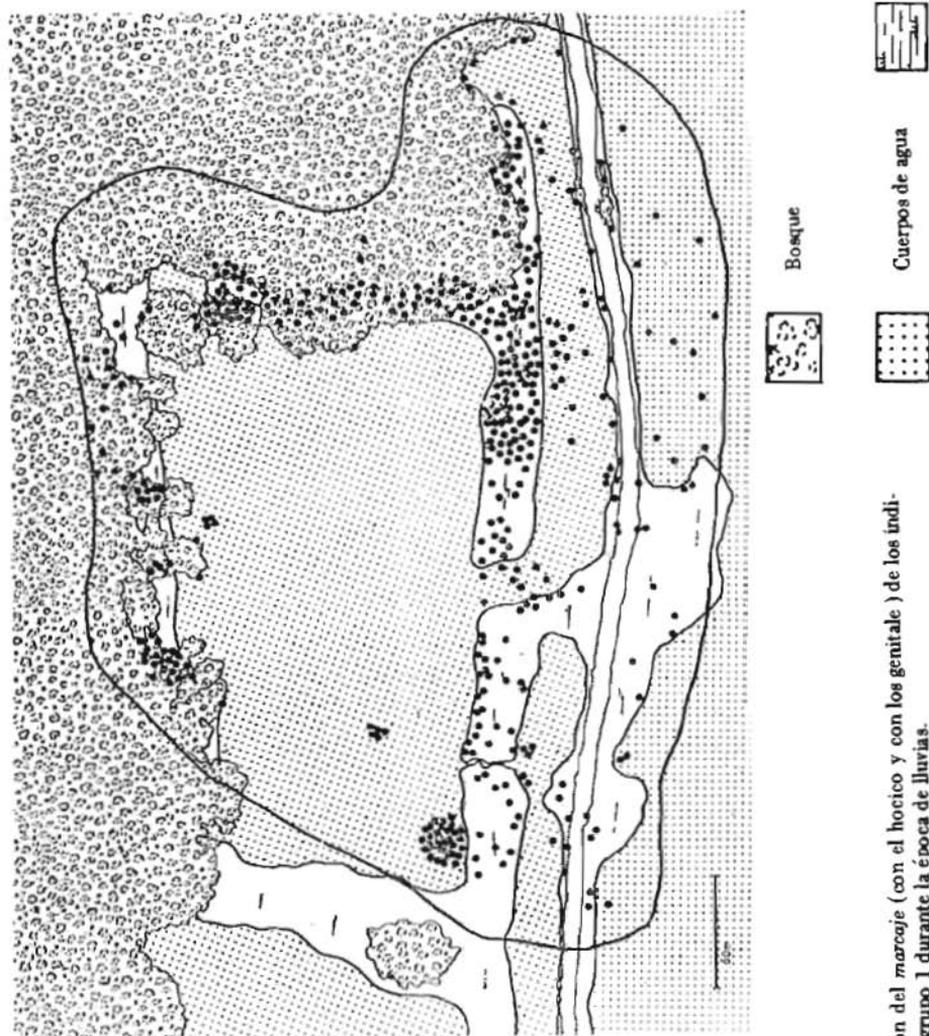


Fig. 92.— Localización del marçaje (con el hocico y con los genitales) de los individuos del grupo 1 durante la época de lluvias.

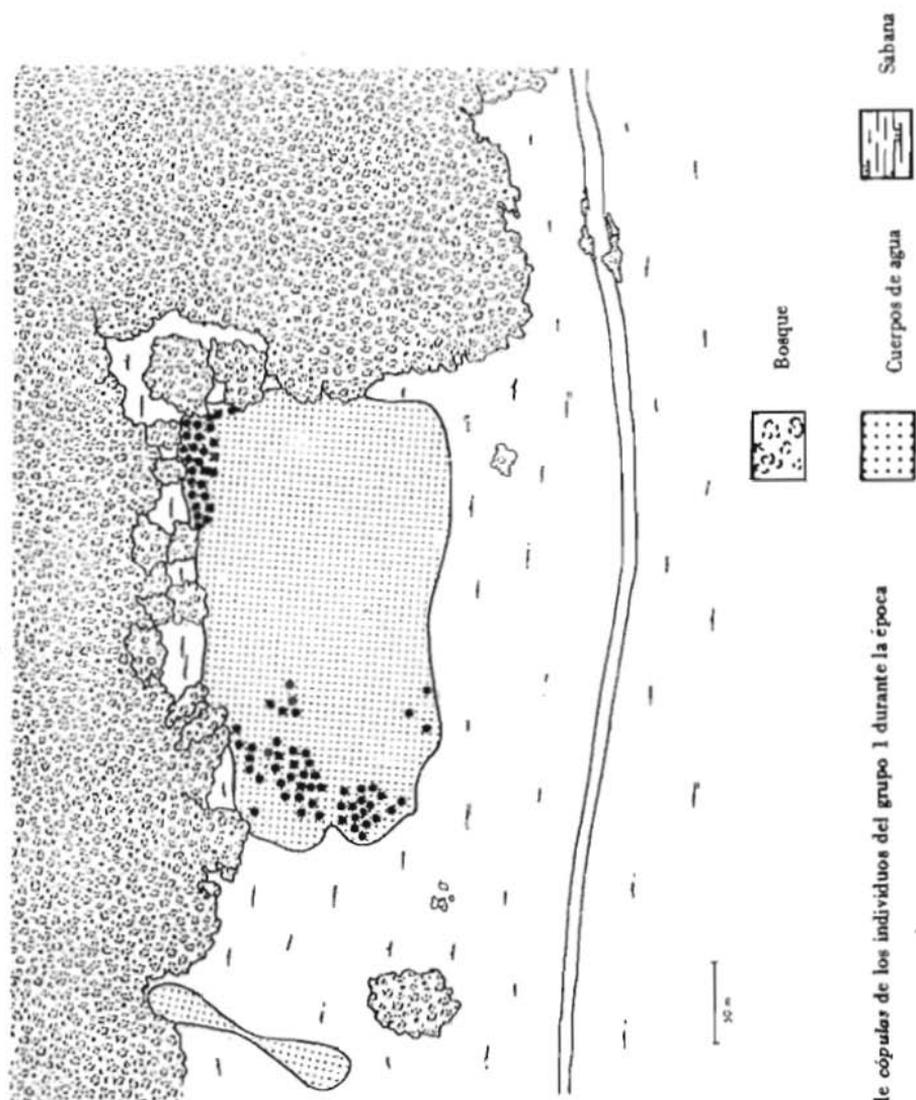


Fig. 93.— Localización de cópulas de los individuos del grupo 1 durante la época seca.

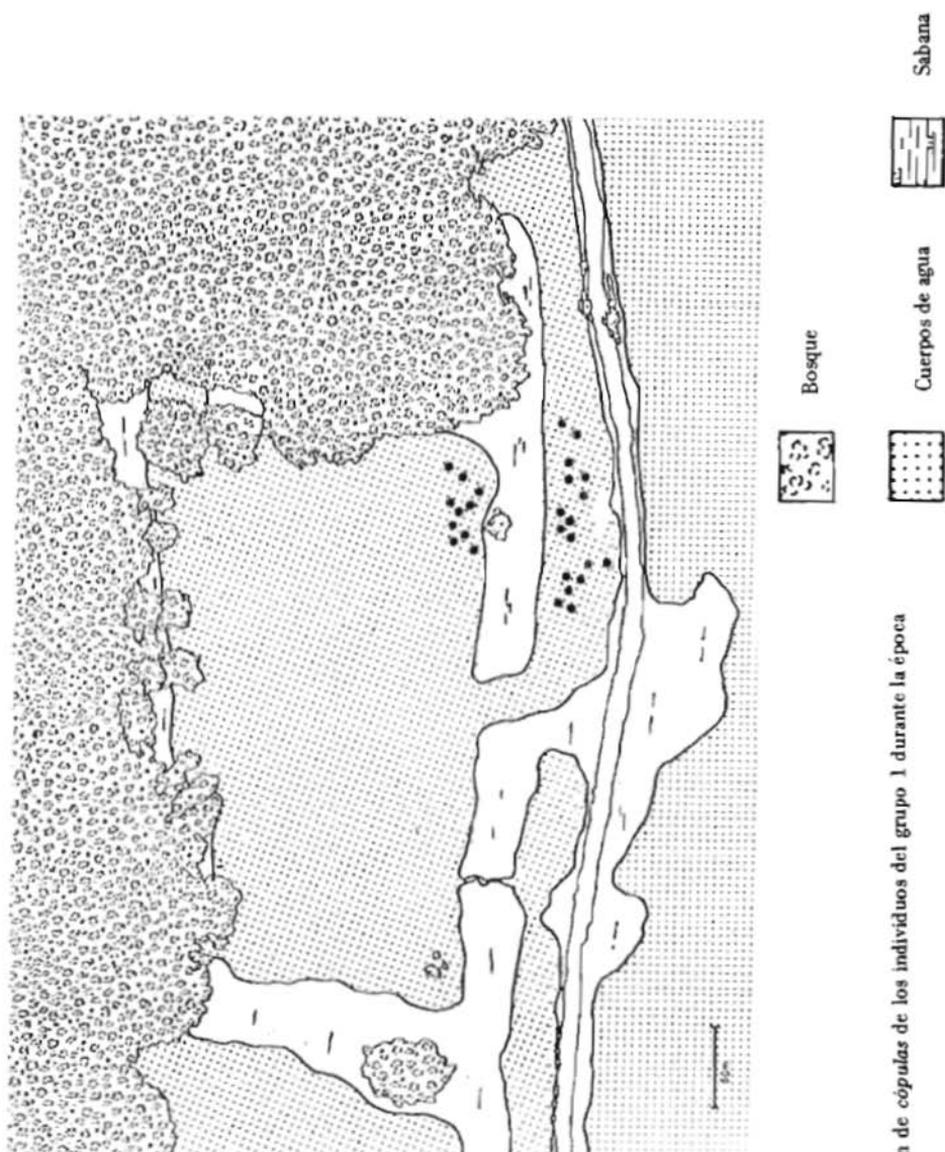


Fig. 94. — Localización de cópulas de los individuos del grupo 1 durante la época de lluvias.

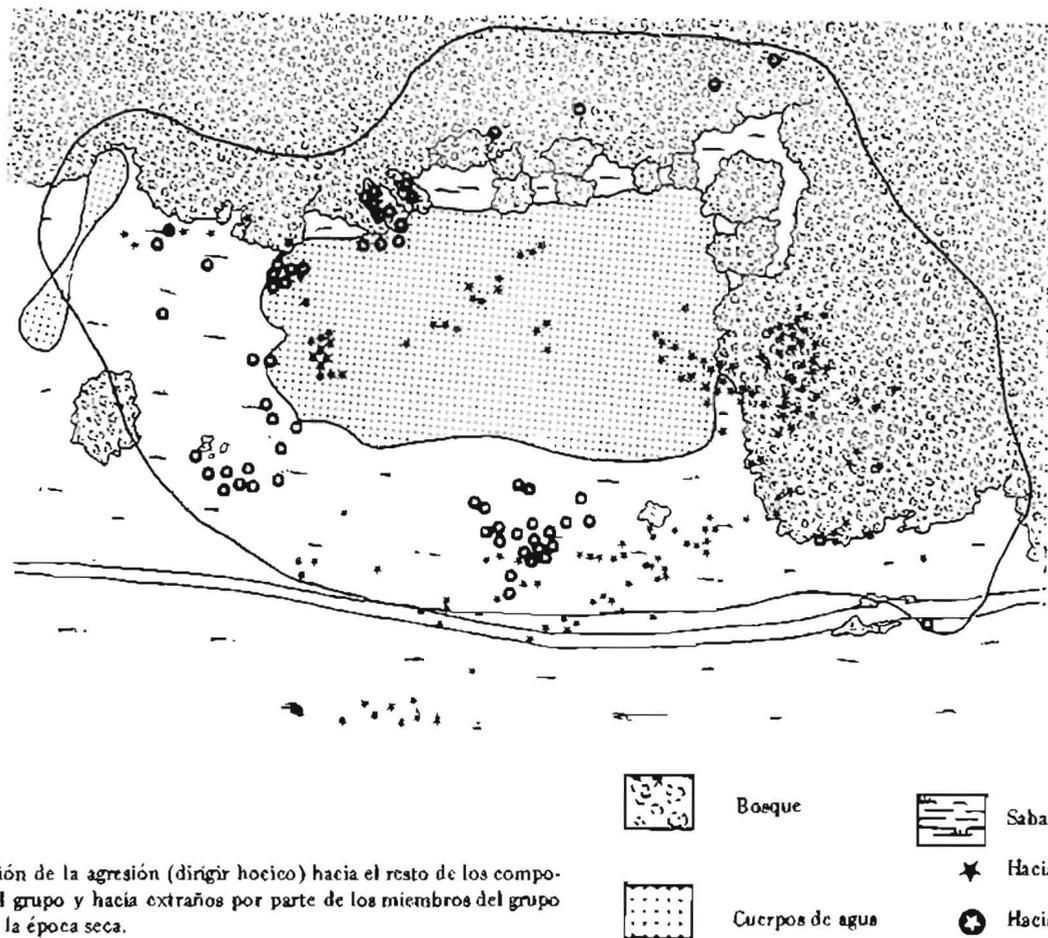


Fig. 95.— Localización de la agresión (dirigir hocico) hacia el resto de los componentes del grupo y hacia extraños por parte de los miembros del grupo 1 durante la época seca.

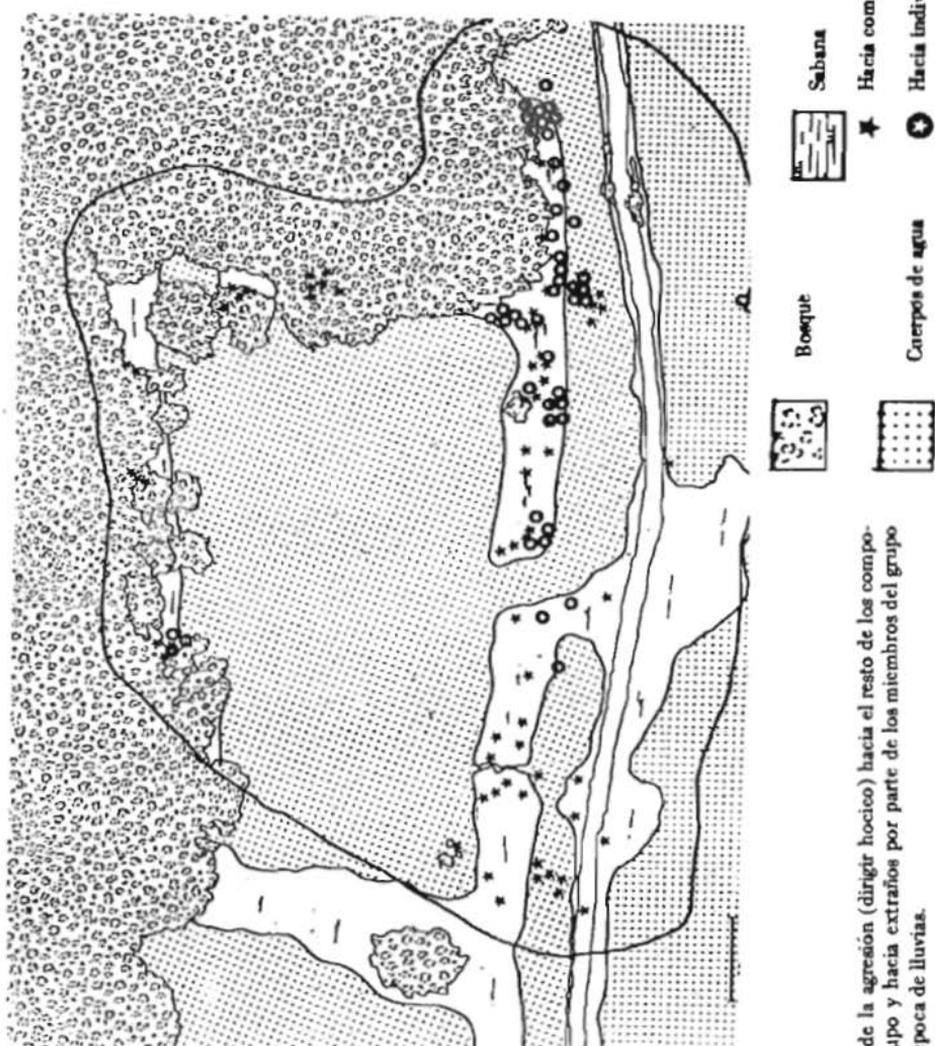


Fig. 96. — Localización de la agresión (dirigir hocico) hacia el resto de los componentes del grupo y hacia extraños por parte de los miembros del grupo I durante la época de lluvias.

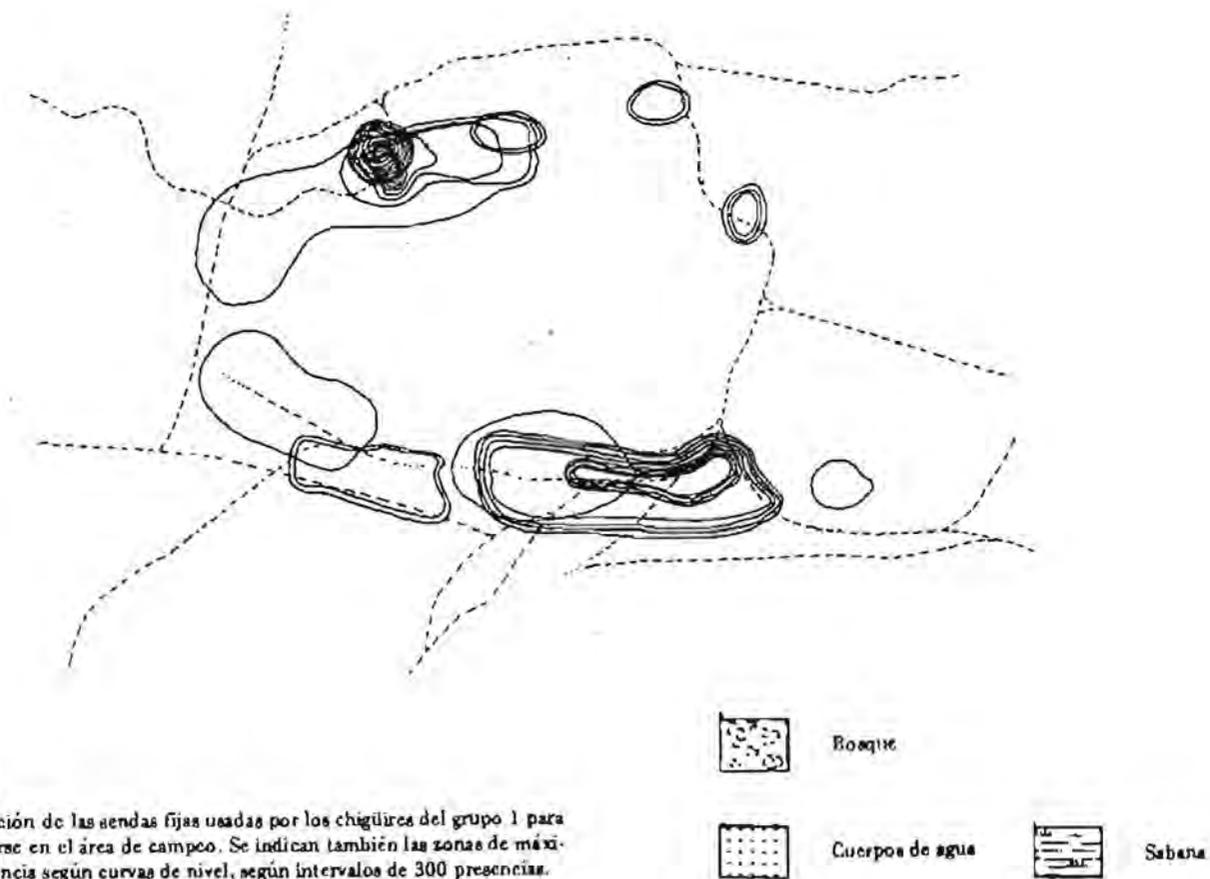


Fig. 97.— Localización de las aendas fijas usadas por los chiguire del grupo 1 para desplazarse en el área de campo. Se indican también las zonas de máxima presencia según curvas de nivel, según intervalos de 300 presencias.

Para el grupo 2, según datos obtenidos en época lluviosa (Fig. 87), el descanso se concentra en una zona muy determinada, que coincide con el área nuclear, en el borde del caño y bajo los árboles. El pastoreo (Fig. 88), sin embargo, se distribuye en la sabana adyacente, en menor frecuencia a medida que los animales se alejan del área de descanso.

En cuanto a la pauta *marcaje*, que aparece localizada para el grupo 1 en Figs. 89 y 90, observamos un mayor nivel de ejecución en los lugares de paso o de descanso, o bien en los puntos donde encuentran lugares idóneos para el marcaje, con presencia de ramas, troncos en el terreno o emergiendo del agua, etc.

La cópula se realiza siempre en el agua (Figs. 91 y 92), al parecer con preferencia en zonas de poca profundidad.

La agresión hacia compañeros del grupo y hacia animales extraños (Figs. 93 y 94 para ambas épocas del año) revela que en ambas estaciones el ataque se realiza en cualquier zona del área de campeo, preferentemente en las áreas más visitadas. Existe, sin embargo, una tendencia al ataque a los intrusos en los bordes de las zonas de máxima frecuencia de pastoreo.

En cuanto a la localización de las sendas dejadas por los chigüires sobre el terreno y utilizadas en sus desplazamientos cotidianos, es evidente en la Fig. 95 que los individuos las usan uniendo zonas de pastoreo y de descanso. Estas sendas bordean la laguna y a veces se internan en el bosque, en dirección a árboles de mango con frutos (*Mangifera indica*), o bien cruzan el bosque en cortos tramos hacia zonas de pastoreo en la sabana.

Algunas de estas sendas son utilizadas también por ganado vacuno, caballos, venados y otros mamíferos.

## CONCLUSIONES

En primer lugar, la utilización exhaustiva del sustrato por los chigüires les debe venir muy en gran parte facilitada por el gran conocimiento que, metro a metro, tiene cada individuo del área de campeo, ya que, en base a nuestros datos, los chigüires deben conocer bien sólo la pequeña extensión de su área de campeo. Y aún ese escaso terreno lo usan de manera muy cauta, pues la mayor parte del tiempo suelen residir en una zona de no más de una hectárea.

Si en lugar de considerar la mera presencia se tienen en cuenta las actividades realizadas, llama también la atención el uso de zonas muy determinadas para el descanso, pastoreo, cópulas e itinerarios de desplazamientos: así, la zona de descanso coincide, al parecer, con el biotopo que ofrece máxima protección contra la predación, es decir, zona intermedia entre laguna y bosque, pudiendo los animales huir a uno y otro lugar dependiendo del predador que ataque. El pastoreo, por otra parte, se realiza prácticamente sólo en zonas localizadas de la sabana, a donde se llega generalmente por sendas fijadas.

La variación diaria es tratada por los capibaras con gran ritmicidad, sobre todo en lo que respecta al comienzo de la actividad (salida del área nuclear) y hora de introducirse en el agua. La hora de comenzar a pastar se adelanta, sin embargo, en la época lluviosa. Estas preferencias y variaciones deben depender, sobre todo, de las condiciones climáticas predominantes, probablemente en relación con las variaciones diarias en humedad y temperatura.

La acomodación del uso del espacio a las marcadas diferencias estacionales se manifiesta principalmente en la disgregación del área nuclear y de descanso con las lluvias, fenómeno inverso a la concentración de las zonas de pastoreo en este tiempo.

De acuerdo con las frecuencias mismas de presencia y ejecución, puede afirmarse que el área nuclear depende, sobre todo, de la zona elegida para el descanso. Atribuimos las variaciones estacionales observadas en estas dos características a la subida de las aguas, que entorpece así el uso de un punto muy concreto para descansar, con lo que la zona de descanso se disgrega. La concentración del pastoreo en una zona determinada durante las lluvias se debe, sin duda, a que, al darse las condiciones óptimas de abundancia de hierba en este momento, no precisan los chigüires de buscar alimento en zonas alejadas, lo que se relaciona con el hecho de que la longitud de los desplazamientos diarios en esta época disminuye significativamente respecto a los tramos recorridos durante la sequía, tiempo en que, en busca del más escaso alimento, los animales deben recorrer mayores distancias.

Otra causa de la disgregación del área de descanso con las lluvias debe residir en que, al pastar en un lugar más concreto, descansan también en él, con lo que el área de descanso se descompone.

El gran conocimiento que los chigüires tienen del área que ocupan se traduce pues en un aprovechamiento máximo de los recursos, pudiendo en un momento determinado encontrar rápido refugio ante el ataque de un predador o bien, con el mínimo esfuerzo, pastar en las zonas de mejor hierba, desarrollando, en suma, todas las actividades vitales en los lugares óptimos.

## CONCLUSIONES

Introducida ya la información bibliográfica pertinente en cada capítulo del estudio, pretendemos en estas conclusiones llegar a una visión sintética de la conducta de los chigüires, en un esfuerzo por aunar y simplificar toda la información, tanto la obtenida a lo largo de la investigación como las ya referidas en la información bibliográfica.

La mayor parte de las adaptaciones etológicas del chigüire se comprenden en la mejor forma como dependientes por una parte de la posición que ocupa como presa en el ecosistema del Llano y por otra parte su especialización a la vida acuática.

Su gran tamaño y alta tasa reproductiva transforman al chigüire en presa apetecible para los grandes predadores. Estas causas pensamos que han determinado en el curso evolutivo aspectos tan diferentes como el ritmo de actividad, la estructura de su conducta y de su comunicación, el carácter de los grupos sociales y la utilización del espacio.

El ritmo diario de actividad sin duda depende de su alimentación vegetariana, de las condiciones climáticas predominantes y de la protección contra la predación. La alimentación nocturna en la sabana debe proporcionar a los animales alimento de mayor calidad, pues es a estas horas cuando la hierba está más hidratada; el calor reinante dificulta además el uso intensivo de la sabana durante el día, tiempo en que prefieren los chigüires recogerse bajo la sombra de los árboles y refrescarse en el agua de caños o lagunas.

La estructura individual refleja un marcado dualismo en el comportamiento de los animales. Por un lado viene reunida toda la conducta de tratamiento del ambiente, bien mediante el gran núcleo básico de uso básico del sustrato, alimentándose en él y adoptando las posturas y movimientos precisos en cada microhábitat, y, en relación con este gran centro básico, marcando el área o alertándose respecto a los elementos de peligro en ese hábitat. La otra faceta de la estructura individual (unida a lo anterior por las pautas conflictivas de autoestimulación, en lo que coincide con ungulados y primates) lo constituye toda la conducta social, descompuesta en un gran nú-

cleo de comportamiento social intenso, que incluye pautas sexuales y de relación interindividual, y, a modo de satélites de este gran núcleo, se sitúan la agresión y la aproximación a congéneres.

Aún más destacada queda la influencia ecológica sobre la conducta si consideramos la estructura de la comunicación: a todo animal presa, y en el llano el chigüire es sobre todo una presa, le interesa sobre todo comunicar alarma, precisamente el grupo de señales de mayor importancia en la comunicación entre nuestros sujetos. La importancia de la inducción al marcaje de nuevo revela el interés que el uso exclusivo de una zona tiene para los chigüires.

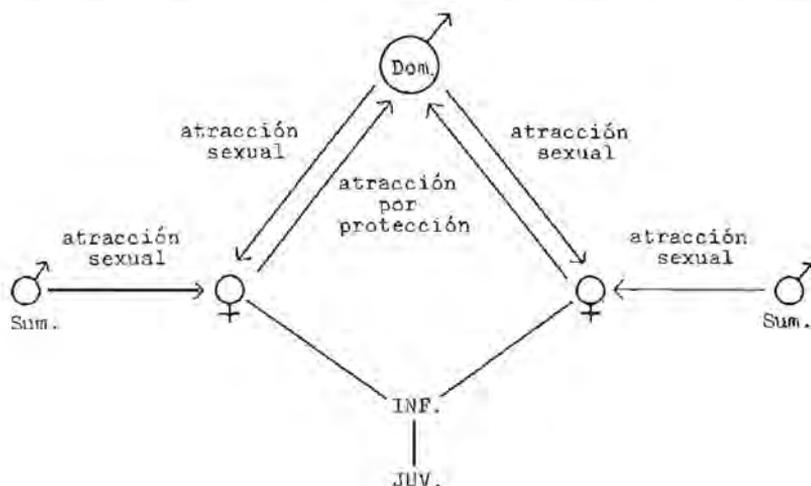
En la búsqueda de correlaciones ecológicas con la conducta del capibara, podemos visualizar la evolución de su estructura social característica como controlada sobre todo por la dominancia agresiva de los machos y por la protección del grupo contra peligros externos.

La estricta dominancia de un sólo macho sobre los privilegios sexuales lleva a que la mayoría de las crías en el grupo sean hijos suyos. A través de esta selección sexual mantenida por agresiones se han obtenido machos de mayor peso corporal que las hembras y más musculosos y agresivos, características éstas que, dirigidas contra los predadores, forman el mejor ingrediente para la protección del grupo. Representamos el posible curso evolutivo en el siguiente esquema:



Esa función protectora cumple a su vez funciones de cohesión aglutinando a los miembros del grupo alrededor del macho dominante, que protege al grupo al tiempo que se mantiene cercano a las hembras, atraído sexualmente por ellas. Las hembras atraen también al resto de los machos, quienes, perteneciendo al grupo y siendo repelidos con frecuencia por el macho dominante, se sitúan en su periferia.

La agrupación de hembras con sus crías y jóvenes es antiquísima en la historia de los mamíferos, se basa en la dependencia de los hijos respecto a sus madres y no precisa muchas explicaciones. Esta interpretación de las fuerzas cohesivas de los grupos la representamos en el siguiente diagrama:



La dominancia agresiva, relativamente lineal, añade una sincronización a las actividades y funciones sociales del grupo y debe contribuir a su cohesión.

Las funciones de protección se ven en gran medida facilitadas por la que-rencia a una zona muy determinada, así como al conocimiento muy exacto que los animales tienen del terreno. Igualmente, la permanencia en un área de descanso estratégico y muy localizado, el tránsito diario por las mismas sendas y el marcaje con que impregnan todo el área de campeo deben facilitar mucho al macho dominante la protección de su grupo, no sólo contra la predación sino también ante ingerencias de chigüires extraños en el área del grupo.

En los chigüires de nuestra población el territorio se confunde con el área de campeo, ya que las agresiones intergrupo pueden ocurrir en cualquier punto del área comúnmente utilizada. De hecho, el concepto de territorio, descrito y útil para aves desde 1920 (Howard, 1920) no pensamos sea de amplia aplicación a mamíferos, llevándonos incluso a sugerir, en base a nuestras observaciones, que, al menos para el chigüire, el concepto de territorio pierde interés por pasar, a nuestro parecer, a integrarse en un concepto más amplio, que entendemos como un gradiente total de distancias individuales diferenciadas en cuanto al ejecutante y al receptor, de forma que, tomando como ejemplo a un macho adulto de capibara, los umbrales decrecientes de distancia de ataque seguirían el siguiente orden aproximado.

♂ ad.	♀♀ ad. e inf. del propio grupo
	♀♀ receptoras de otros grupos
	juv. del propio grupo
	inf. y juv. de otros grupos
	♂♂ ad. del propio grupo
	♂♂ ad. de otros grupos

Como se aprecia en este gradiente, es posible concebir las relaciones agresivas y su componente espacial sin acudir al concepto más inexacto y ambiguo de territorialidad.

Las partes de este gradiente que tuvieran que ver con grupos extraños se encuadrarían dentro del concepto clásico de territorialidad, aunque consideramos que el esquema propuesto podría explicar en forma más realista y sintética el mecanismo.

Naturalmente, este gradiente de umbrales de distancias mínimas de ataque variará acorde con la edad y sexo del individuo ejecutante e incluso con la hora del día, época del año e incluso con la existencia de obstáculos sobre el terreno.

Una característica del marcaje olfativo en nuestros animales, y común a muchos otros mamíferos, es lo indiscriminado de su distribución en todos los recorridos del área de campeo, lo que nos lleva a considerar esta conducta, en relación con el concepto de defensa territorial, como un aviso generalizado de presencia, es decir, que en la forma como al parecer ocurre también en el gato doméstico (Leyhausen, 1965), los intrusos al área de campeo juzgan de la presencia o cercanía, e, indirectamente, de la probabilidad de ataque por individuos residentes, según el grado de extinción que las señales olfativas depositadas, es decir, del tiempo desde que fueron depositadas.

El área ocupada y defendida ayuda pues a cumplir en el chigüire prácticamente todas las funciones vitales, como son la disponibilidad de alimento y de refugio antipredador, proveyendo además de todas las necesidades reproductivas.

## RESUMEN

El estudio de campo sobre la sociobiología del chigüire (*Hydrochoerus hydrochaeris*) se realizó en el Hato "El Frío", en los llanos de Venezuela, durante los meses de febrero de 1976 a mayo de 1977.

En cuanto a la reproducción, el máximo de fecundaciones ocurre en los meses de abril a junio, con un periodo de gestación que oscila entre 109 a 128 días. El número de partos puede llegar ocasionalmente a dos por año, oscilando el número de crías en los partos registrados de 3 a 4, de los que el 67% sobrevivieron al estadio juvenil.

Las crías son precoces, permaneciendo en periodo de lactancia hasta 3,5 meses, a pesar de lo cual pastan a partir de la primera semana de edad.

En el pasado la predación procedía anteriormente de los felinos, cocodrilos y de las poblaciones humanas indígenas, siendo hoy día ejercida por los colonizadores, perros asilvestrados y babos.

El chigüire presenta simbiosis con un gran número de aves que los desparasitan, siendo los más frecuentes el tordito (*Quiscalus lugubris*) y el garrapatero (*Machetornis rixosa*). Es indiferente frente a las iguanas (*Iguana iguana*), picures (*Dasyprocta fuliginosa*) y araguatos (*Alouatta seniculus*), y son, en cierto modo, incompatibles con el ganado vacuno y caballar y con el venado (*Odocoileus virginianus*).

En cuanto al tamaño y composición de los grupos se observa en la época seca una acumulación de grupos en los caños, mientras que el aumento del nivel de las aguas durante las lluvias origina una dispersión de los grupos. El efecto de las anormales inundaciones en uno de los recorridos durante el tiempo de estudio hizo disminuir el número de animales, continuando, al parecer los mismos grupos originales. La fuerte sequía y la predación humana elimina también individuos al final de la época seca, reintegrándose los supervivientes en los grupos originales. En suma, los grupos sociales son bastante constantes.

Los chigüires son nocturnos y crepusculares vespertinos. Presentan mayor actividad durante la época lluviosa, desplazándose de unas zonas más cncharcada a otras. En la época seca se desplazan únicamente desde los pastiza-

les a los escasos cuerpos de agua, lo que les ayuda en gran manera en la termorregulación.

En el ritmo diario de actividad se aprecia una utilización de los caños a partir de las 12 horas, trasladándose al atardecer a la sabana, donde permanecen pastando toda la noche, hasta el amanecer, momento en que regresan a las zonas de descanso.

Se describen en detalle las pautas del etograma, presentándose un perfil de frecuencias totales de ejecución según las distintas clases de edad y sexo.

En los resultados del análisis de la estructura intraindividual del comportamiento, se observan dos asociaciones de pautas incompatibles, que reunimos en los grandes grupos de "social" y "mantenimiento", compartiendo ambos la agrupación de "autoestimulación", que parece tener una connotación conflictiva y disipadora de agresiones. Se aprecia además una cierta especialización de pautas de conexión interactos, pautas éstas útiles para relacionar distintas agrupaciones de pautas entre sí.

En el capítulo de comunicación, se pone de relieve la gran importancia del componente de "alarma", decisivo para la supervivencia en este animal presa. También se pone de manifiesto el efecto contagioso de inducción al marcaje, así como la inducción de la cópula, revelándonos lo poco elaborado del cortejo en chigüires.

El grupo social está constituido por un núcleo central que comprende al macho dominante con las hembras adultas y los individuos jóvenes y crías. Las crías con sus madres constituyen un sólo núcleo, mientras que los jóvenes presentan una fuerte cohesión hacia las crías. Alrededor de este núcleo se sitúan los machos sumisos, atraídos hacia las hembras y tratando con muchísima frecuencia de copular con ellas.

Las funciones sociales se aprecian bien delimitadas y nítidas, adscribiéndose bastante claramente a individuos de ciertas clases de edad y sexo, o a individuos concretos. Así, la función social del macho adulto más fuerte del grupo es de "protección al grupo" y de "dominancia".

Las hembras adultas presentan función social "maternal" y de "receptividad sexual". Los jóvenes se dedican principalmente al "juego", mientras que las crías presentan "dependencia materna" y altas tasas de "juego" y de "alerta".

Tanto la dominancia agresiva como la cohesión fluyen en sentido decreciente en el orden: machos adultos - hembras adultas - jóvenes - crías, en dirección inversa al grado total de ejecución de agresiones.

Los chigüires presentan un área de campeo muy marcada y constante, lugar donde desarrollan todas las actividades vitales. Así, existen las zonas de descanso muy concretas en la época seca, disgregándose con las lluvias como resultado de la subida del nivel de las aguas. Contrariamente, las zonas de pastoreo, amplias durante la época seca debido a la escasez de pasto, se hacen más concretas con las lluvias, por ser en esta época abundante el pasto y no precisar los chigüires de largos desplazamientos en busca de alimento.

## AGRADECIMIENTOS

Deseo expresar mi agradecimiento al Dr. Fernando Alvarez, director de esta tesis que supo orientarme a lo largo de todo el trabajo, al Dr. Javier Castroviejo por el aliento e impulso que me ha prestado en todo momento, a la familia Maldonado, dueños del Hato "El Frío", quienes me prestaron todo tipo de ayuda, a mis tíos Justino y Emilia de Azcárate por la ayuda y cariñosa acogida de que fui objeto.

Igualmente he de expresar mi agradecimiento a los llaneros del Hato "El Frío", en especial a Félix León y Esteban Torres; a mis amigos Franca Jordá, Francisco Braza, Carlos Ibáñez, Solís Fernández, Jesús Alvarez, Martín Correa y a mi mujer Pilar Díaz de Losada que convivieron en el Hato "El Frío" y me ayudaron en todo momento.

Al Centro Iberoamericano de Cooperación y al Programa Internacional de Cooperación con Iberoamérica que me facilitaron los viajes a América contribuyendo, además, a la realización de este estudio. A la Fundación para la Defensa de la Naturaleza, división de Fauna del Ministerio del Ambiente y Recursos Naturales Renovables, en las personas de Higinio Bartolomé, D. Charles Dewer y Sra. de la Vega por su apoyo técnico durante mi estancia en Venezuela.

A todo el personal de la Estación Biológica de Doñana y al Centro de Cálculo de la Universidad de Sevilla, en especial a D. Juan Almorza por los consejos y ayuda prestada.

Tengo que agradecer la elaboración de las figuras a Margarita Carballido, por los dibujos a Joaquín López Rojas y al profesor Quilis por la elaboración de los sonogramas.

En especial a mi mujer, Pilar Díaz de Losada, por su dedicación, ayuda y comprensión a lo largo de todo el estudio.



## BIBLIOGRAFIA

ALIO MINGO, E., G. ISRAELINZNTZ, A. LIZARRALDE y C. O. MEJIAS. 1968. Bases para el desarrollo de un plan de control de aguas y recuperación de tierras en el estado de Apure. Ministerio de Obras Públicas. Caracas.

ALTMANN, S.A. 1965. Sociobiology of rhesus monkeys. II. Stochastics of social communication. *J. Theoret. Biol.*, 8: 490-522.

ALVAREZ, F., F. BRAZA, y A. NORZAGARAY. 1975. Etograma cuantificado del gamo (*Dama dama*) en libertad. Doñana, *Acta Vertebrata*, 2: 93-142.

ALVAREZ, F. y C.C. de ALVAREZ. 1978. The structure of social behaviours in *Theropithecus gelada*. *Primates* 19: 45-59.

ALVAREZ et AL. (en prensa). Application of principal components analysis to sociometric data.

ANCHIETA, J. de S.J. 1938. Cartas, informacoes, fragmentos históricos e sermoes. *Civilizacao Brasileira*, S.A. Rio de Janeiro.

ANDERSON, S. y J. KNOX. 1967. *Recent Mammals of the World*. The Ronald Press Company, Nueva York.

ARIAS DE REYNA, L. 1977. Comportamiento competitivo agresivo en córvidos gregarios de Andalucía. Tesis Doctoral. Univ. de Sevilla.

ASDELL, S.A. 1946. *Patterns of Mammalia Reproduction*. Ithaca, Nueva York.

AZARA, F. 1782. *Viajes por la América Meridional*. Espasa Calpe. Madrid. 1969.

BARLOW, J.C. 1969. Observation on the biology of rodents in Uruguay. *Life. Sci. Contr.*, R. Ont. Mus., 75: 1-59.

BEARD, J.S. 1953. The savanna vegetation of northern tropical America. *Ecological monographs*, 197: 149-215.

BIDER, J.R. 1962. Dynamics and the temporo-espatial relations of a vertebrate community. *Ecology* 43: 634-646.

BLURTON JONES, N. 1972. Categories of child-child interaction. In: *Ethological studies of child behaviour*, N. Blurton Jones (ed), Cambridge University Press, Londres, pp. 97-127.

BORRERO, H., J.I. 1967. *Mamíferos Neotropicales*. Universidad del Valle, California.

BRAZA, F. 1978. *El Araguato Rojo (Alouatta seniculus)* Tesis Doctoral. Univ. de Sevilla.

BRISSON, M.J. 1756. *Regnum animale in classes IX distributum, five synopsis methodica*. Ed. altera auctior. T. Haank, Lugduni Batavorum.

BRONFENBRENNER, N. 1945. The measurement of sociometric status. *Structure and Developmen. Sociom. Mongr.* 6.

- BUFFON, G.L.L. 1844. Oeuvres Completes, avec des Extraits de Daubenton. IV, Bur. Public. Illustrées, Paris.
- BURMEISTER, H. 1854. Systematische Uebersicht der Thiere Brasiliens. Georg. Reineer., Berlin.
- CABRERA, A y YEPES, J. 1940. Mamíferos Sud-Americanos. Comp. Argent. Edit., Buenos Aires.
- CABRERA, A. 1960. Catálogo de Mamíferos de América del Sur. II. Rev. Mus. Argent. Cienc. Nat. Bernardino Rivadavia 4: 309-732.
- CARBALHO, C.T. 1961. Esboco mastofaunístico de Territorio de Rio Branco. Rev. Biol Trop. 9: 1-15.
- CHATFIELD, C. y R.E. LEMON 1970. Analysis sequences of behavioural events. J. Theoret. Biol. 29: 427-445.
- CRANDALL, L.S. 1964. The Management of Wild Mammals in Captivity. Univ. Chicago Press.
- CRUZ, M. 1974. Notas sobre comportamiento del chigüire (*Hydrochoerus hydrochaeris hydrochaeris*) en confinamiento. I Seminario Colombo-Venezolano de Chigüires y Babillas. Bogotá.
- DARWIN, C.R. 1872. The Expression of the Emotions in Man and Animals. Londres.
- DARWIN, C.R. 1859. El Origen de las Especies. E.D.A. F. Madrid.
- DONALDSON, S.L., T.B. WIRTZ y A.E. HITE. 1975. The social behaviour of capybaras. Intern. Zoo Yearbook. Vol. 15.
- ELLERMAN, J.R. 1940. The Families and General of Living Rodents. Vol I y II Brit. Mus. Nat. Hist., Londres.
- ESCOBAR y GONZALEZ JIMENEZ 1974. Variación estacional de la frecuencia relativa de las especies vegetales consumidas por los chigüires (*Hydrochoerus hydrochaeris*) en el llano inundable. Acta Científica Venezolana. 1.
- GIL, A., PEREA, J. y RUIZ, S. 1976. Hábitos territoriales y comportamiento social del chigüire. II. Seminario sobre chigüires y babas. Univ. Central de Venezuela. Maracay. Venezuela.
- GILL, T. 1872. Arrangement of the families of mammals with analytical tables. Smithsonian Misc. Coll., 11: VI 1-98. Washington.
- GOELDI, E.A. 1893. Os mamíferos do Brasil. Monographias Brasileiras N° 1. Livrario Classica de Alves y Cia., Río de Janeiro.
- GOLANI, I.A. y MENDELSSOHN, I. 1971. Precopulatory sequences in Jackals. Behaviour. 38.
- GOLANI, I. 1973. A multi-dimensional scalogram analysis of precopulatory behaviour sequences in the jackal (*Canal aureus*). Behaviour 44: 89-112.
- GOLDMAN, E.A. 1912. New Mammals from eastern Panama. Smithsonian Misc. Coll. 60: 1-18.
- GRANT, E.C. y J.H. MACKINTOSH, 1963. A comparison of the social postures of some common laboratory rodents. Behaviour. 21: 246-259.
- GRANT, E.C. 1963. An analysis of the social behaviour of the male laboratory rat. Behaviour. 21: 260-281.
- HALDANE, J.B.S. y H. SPURWAY, 1954. A statistical analysis of communication in *Apis mellifera* and a comparison with communication in others animals. Insec. Sociaux 1: 247-283.
- HAZLETT, B.A. y W.H. BOSSERT, 1965. A statistical analysis of the aggressive communication systems of some Hermit Crabs. Ann. Behav. 13: 357-373.
- HEINROTH, O. 1910 Beitrage zur Biologie namentlich Ethologie und Physiologie der Anatiden. V International Ornithologisches Kongress, Ver., 5. pp. 589-702.
- HOWARD, H.E. 1920. Territory in Bird Life. John Murray, Londres.

HUMBOLDT, A. 1820. Viaje a las regiones equinocciales del Nuevo Continente. Hecho en 1799, 1800, 1801, 1802, 1803, 1804 por A. de Humboldt y A. Bonpland. Ed. del Ministerio de Educación, Caracas, 1956.

HUXLEY, J.S. 1914. The courtship habits of the great crested grebe (*Podiceps cristatus*); with and addition of the theory of sexual selection. Zool. Soc. Proc. (Londres), 2: 491-562.

KRAGLIEVICH, L. 1930. Los más grandes carpinchos actuales y fósiles de la subfamilia Hydrochoerinae. Anal. Soc. Cient. Argent. 110: 233-250, 340-358.

KRUMBIEGEL, I. 1940. Die Säugetiere der Südamerika Expeditionem Prof. Dr. Kriegs. 6 Wasserschweine und Viscaciidae. Zool. Anz. 132: 97-115.

LEHRMAN, D.S. 1953. Una crítica de la teoría de Lorenz del comportamiento del instinto. Quarterly Review of Biology. 28: 337-363.

LEYHAUSEN, P. 1965. The communal organization of solitary mammals. Symposia of the zoological Society of London. 14: 249-263.

LISBOA, F.C. 1967. História dos animais e arvores de Maranhao. 1-194. Publ. Arquiv. Hist. Ultramarino, Lisboa.

MARCGRAVE, J. 1648. Historia natural do Brasil. Imprensa Oficial do Estado. Sao Paulo, 1942.

MARLER, P. 1961. The logical analysis of animal communication. J. Theor. Biol. 1: 295-317.

MAURUS, M. y H. PRUSCHA, 1973. Classification of social signals in squirrel monkeys by means of cluster analysis. Behaviour, 47: 106-128.

MAYAUDON TARBES, H. 1976. Helminfos del chigüire (*Hydrochaerus hydrochaeris*) de Venezuela. II Seminario de chigüires y babas. Univ. Centr. Venez. Maracay, Venezuela.

MEDINA, P.G. 1966. Consideraciones sobre la periodicidad de la reproducción de los animales de caza de Venezuela y sus implicaciones para la actividad cinegética. M.A.C. Maracay.

MONDOLFI, E. 1957. Mamíferos de Venezuela: el chigüire. El Farol. 168: 38-40.

MONES, A. 1973. Estudios sobre la familia *Hydrochoeridae* (Rodentia) II Introducción e historia taxonómica. Rev. Brasil. Biol. 33: 277-283.

MONES, A. 1975. Estudios sobre la familia *Hydrochoeridae*. Comunicaciones Paleontológicas del Museo de Historia Natural de Montevideo. 1975.

MOOJEN, J. 1952. Os roedores do Brasil. Bibli. Cient. Bras. Ser. A-II: 1-214, Inst. Nac. Livro. Rio de Janeiro.

MYERS, 1933. Notes on the vegetation of the Venezuelan llanos. Jour. Ecol. 21: 335-349.

MYKYTOWYCZ, R. 1968. Territorial marking by rabbits. Sci. Amer. 218: 116-126.

NORTHWAY, M.L. 1940. A method for depicting social relationships by sociometric testing. Sociometric., III.

OJASTI, J. 1968. Notes on the anating behaviour of the capybara. J. Mamm. 49: 534-535.

OJASTI, J. 1973. Estudio Biológico del chigüire o capibara. Fondo Nacional de Investigaciones Agropecuarias. Caracas. 1973.

PISO, G. 1658. Historia Natural e Medica da India Ocidental. Inst. Nac. do Livro. Rio de Janeiro. 1957.

POIRIER, F.E. 1974. Colobine aggression: A review. In: primate Aggression, Territoriality and Xenophobia, R.L. Holloway (ed), Academic Press, Nueva York.

RAMIA, M. 1966. Tipos de sabanas en el estado de Apure. C. B. R. Caracas.

RAMIA, M. 1967. Tipos de sabana en Los Llanos de Venezuela. Bol. Soc. Venez. Cienc. Nat. 28: 264-288.

- RENGGER, J.R. 1830. *Naturgeschichte der Saengethiere un Paraguay*. Basel.
- RICHARDS, P.W. 1964. *The Tropical rain forest*. Cambridge.
- ROHL, E. 1956. *Fauna descriptiva de Venezuela*. Madrid.
- SARMIENTO, G. y M. MONASTERIOS, 1971. Corte ecológico del estado de Guárico. *Contribución*, 51. Estación Biológica de Los Llanos. Venezuela.
- SHANNON, C.E. y W. WEAVER, 1949. *The mathematical theory of communication*, University of Illinois Press, Urbana.
- SIEGEL, S. 1956. *Nonparametric statistics for the behavioral sciences*. McGraw-Hill, Nueva York.
- SOARES DE SOUSA, G. 1587. *Noticia do Brasil*, Departamento do Assuntos Culturais do M.E.C. Sao Paulo. Brasil, 1974.
- STADEN, J. 1556. *Vera historia y descripcion de un Pais de la salvages desnudas feroces gentes devoradoras de hombres situado en el Nuevo mundo de America*. Ed. Coni. Buenos Aires. 1944.
- TAMAYO, F. 1964. *Ensayo de clasificación de sabanas de Venezuela*. Universidad Central de Venezuela. Caracas.
- TATE, G.H.H. 1935. The taxonomy of the genera of Neotropical hytricoid rodents. *Bull. Amer. Mus. Hist. Nat. Hist.*, 68: 295-447.
- THORPE, W.H. 1963. *Learning and instruct in animals*. Methnen y Co., Ltd., Londres.
- TINBERGEN, N. 1915. *The study of instinct*. Oxford University Press, Nueva York.
- TINBERGEN, N. 1953. *The herring gull's world*. Collins, Londres.
- TRAPIDO, H. 1949. Gestation period, young and maximum weight of isthmian capybara (*Hydrochoerus isthmius goldman*). *Jour. Mammalogy*, 30: 433.
- VAN HOOFF, J.A.R.A.M., 1973. A structural analysis of the social behaviour of a semicaptive group of chimpanzees. In: *Social Communication and Movement*. M. Von Cranach y I. Vine (eds.), Academic Press, Londres, pp. 75-162.
- VARESCHI, 1968. *Sabanas del Valle de Caracas*. M. Crema, ed. Estudios de Caracas, 1: 19-118. Univ. Centr. de Venezuela.
- VAZQUEZ DE ESPINOSA, 1629. *Compendio y descripción de las Indias Occidentales*. IV Cent. de la Fundación de la Antigua Guatemala. 1943.
- WALKER, E.P. 1968. *Mammals of the World*. Segunda Ed. Baltimore.
- WHITMAN, C.O. 1919. *The behaviour of pigeons*. Carnegie Inst. of Wash. Pub. 257, pp. 1-161.
- WIEPKEMA, P.R. 1961. An ethological analysis of the reproductive behaviour of the bitterling (*Rhodeus amarus*, Bloch). *Arch. Neerl. Zool.*, 14: 103-199.
- WILSON, E.O. 1976. *Sociobiology. The new syntesis*. The Belknap Press of Harvard University Press Cambridge, Massachusetts, y Londres, Inglaterra.
- WOOD, A.E. 1955. A revised classification of the Rodents. *Jour. Mammalogy*, 36: 165-187.

## SUMMARY

This study of the sociobiology of the capybara (*Hydrochoerus hydrochaeris*) was realized in the Hato "El Frio", in the Venezuelan Llanos, from February 1976 to May 1977.

With regard to reproduction, the peak of fertilization occurs within the months of April to June, the gestation period oscillating from 109 to 128 days. The number of deliveries can occasionally reach two per year, the newborns varying between 3 and 4, of which only 67% of these newborns reached the juvenile stage.

The newborns are extremely precocious, weaning occurring at 3,5 months of age, in spite of the fact that they have begun to graze at the end of their first week of life.

In the past, predation came mainly from felines, crocodiles and the indigenous human population, whereas nowadays it is practiced by colonizers, wild dogs and alligators.

The capybara presents symbiosis with a great number of birds, which are useful as deparasitizers. The most frequent of these birds being the tordito (*Quiscalus lugubris*) and the garrapatero (*Machetornis riposa*). The Capybara acts indifferently towards the iguana (*Iguana iguana*), the agouti (*Dasyprocta fuliginosa*) and the howler monkeys (*Alouatta seniculus*), and are somewhat incompatible with cattle, horses and deer (*Odocoileus virginianus*).

Referring to their group size and composition it is noted that in the dry season these group accumulate in the streams, meanwhile, on the contrary, when there is an abundance of water due to rains, these groups disperse. The lowering in number of individuals as a result of abnormal inundation (on the scores obtained in a transect) had no effect on the location of the original group. During the intense dry spells and due to human predation, similar effects were noted: elimination great number of individuals and reintegration of the survivors in the original groups. Resuming, in effect, the social groups are mainly consistent.

The capybara are mainly active at night and late evening. They show a

higher level of activity during the rainy season, time in which they move from one puddle area to another.

In the dry season, however, they move only from their grazing areas to the scarce accumulations of water, which is in a great way, their manner of thermoregulation.

As a daily routine, they show a generalized habit of going to the stream areas around noon, moving in the evening towards the savannah, when they wander the whole night, until dawn, the time they return to their resting grounds.

The catalog of the patterns of behavior is described in detail and a frequency profile of performances is presented for the age and sex classes.

In the results of the analysis of behaviour structure, two groups incompatible patterns are found: "social" and "maintainance" groups, both sharing the "self-stimulation" category, which appears to have and conflictive connotation, as well as a aggression dissipating effect. One also appreciates a certain degree of specialitation of some acts in connecting other behaviour.

In the issue of communication we must note the great importance of the "alarm" component, desicive for survival. We also noted a contagions effects of marking behaviour and sexual mounting. The courtship itself was not very elaborated. The social group is made up of a central nucleus of the dominant male, adult female, the young the newborns. The mothers with their function as a unit within the group, the juvenile animals showing strong cohesion towards newborns. The submissive males locate around this nucleus, being attracted towards the females and truying very often to copulate with them.

The social functions appear well delimited, being adscribed to certain classes or individuals. Thus, the functions of group protection and dominance belong to the strongest male in the group.

The adult female serves "maternal" and "sexually receptive" functions. The juvenile animals dedicate mainly to "play", while the newborn are "dependent upon their mothers" and at the same time dedicate much time to "play" and "alertness".

Both the aggressive dominance and cohesion decrease along the classes in this order: adult males, adult females, youngsters and newborn, whereas the level of aggression changes in the opposite direction.

The capybaras show a well defined and constant home range, where they develop all of their vital activities. Thus, we find very specific resting grounds in the dry season, and as a result of the raising of the water level in the rainy season, these areas are broken apart. Contrarily, their grazing areas, which are extensive during the dry season due to the scarcity of pasture, are limited or confined during the rainy season, a result of the abundance of pasture at this time, when the capybara does not need to wander around to feed.





NORMAS PARA LOS AUTORES DE TRABAJOS A PUBLICAR  
EN DOÑANA ACTA VERTEBRATA

1. Doñana Acta Vertebrata está abierta a trabajos que traten cualquier aspecto de la zoología de vertebrados.
2. Los originales deberán presentarse por duplicado; el texto mecanografiado a doble espacio, con amplios márgenes y por un solo lado del papel.
3. Las figuras (dibujos o fotografías) así como los cuadros, se presentarán aparte del texto, indicando al dorso o al margen nombre del autor, título del trabajo y número de referencia en el texto. Cada uno de ellos debe llevar un encabezamiento y/o pie, que se presentará en folio aparte con la correspondiente numeración. Los dibujos, deben realizarse preferentemente con tinta negra sobre papel vegetal; las líneas y símbolos deben ser suficientemente gruesos para permitir la reducción.
4. Al margen del texto se indicará el lugar aproximado que se desca ocupen los cuadros o figuras.
5. Los trabajos originales, con excepción de las notas breves, han de ir acompañados por un resumen en castellano y otro, incluyendo el título, en inglés, francés o alemán. En ellos se indicará de forma escueta lo esencial de los métodos, resultados y conclusiones obtenidas. Igualmente pueden ir en dos idiomas los pies de las figuras y el encabezamiento de los cuadros.
6. Además del título original, el autor debe proporcionar un título resumido y suficientemente explicativo de su trabajo que no debe ocupar más de 35 espacios de mecanografía, destinado a encabezar las páginas.
7. El apartado "Agradecimiento", si lo hubiera, debe figurar tras el texto y antes de la lista de referencias bibliográficas.
8. Cuantas palabras en el texto deseen resaltarse de una forma especial, así como los nombres científicos de géneros y especies, deben figurar subrayados en el original. Los nombres de los autores que aparecen en el texto y figuran asimismo en la lista bibliográfica final deben llevar doble subrayado.
9. La lista de referencias bibliográficas, que deben ser completas, ha de disponerse según el orden alfabético de los autores citados. Varios trabajos de un mismo autor deben disponerse por orden cronológico, sustituyendo a partir del segundo de ellos el nombre del citado autor por un línea recta. Si se recogen varios trabajos de un mismo autor y año se indicarán con las letras a, b, c..., ej.:

CARRIÓN, M. (1975 a)...  
— (1975 b)...

El nombre de la revista (con la abreviatura reconocida oficialmente) se indicará subrayado, así como el título de los libros. Tras éstos debe citarse la editorial, el nombre de la ciudad en que se han publicado y el número de páginas. A continuación se ofrecen algunos ejemplos:

Cabrera, A. (1905): Sobre las ginetas españolas. *Bol. Soc. Esp. Hist. Nat.* 5: 259-267.

Valverde, J. A. (1967): *Estructura de una comunidad de vertebrados terrestres.*

C. S. I. C., Madrid. 217 pp.

Witschi, E. (1961): Sex and secondary sexual characters. pp. 115-168 in Marshall,

A. J. (ed). *Biology and Comparative Physiology of Birds*, Vol. 2. Academic Press, New York and London.

10. Tanto el apartado "Material y Métodos" como los resúmenes, apéndices y cualquier otra porción que los autores consideren oportuno, haciéndolo constar, se publicarán en letra pequeña (tpo. 8).
11. La dirección del autor o autores, así como sus nombres deben figurar al final de la lista de referencias bibliográficas.
12. El número de separatas que se entregarán gratuitamente a los autores de los trabajos publicados en D. A. V. será de 50 (un autor), 80 (dos autores) ó 100 (3 ó más autores). A la aceptación del trabajo por parte de la revista, puede solicitarse por escrito un número adicional de separatas, cuyo importe será abonado a la entrega de las mismas.

