

UNIVERSIDAD COMPLUTENSE DE MADRID
FACULTAD DE CIENCIAS BIOLÓGICAS

SOCIOBIOLOGIA DEL CHIGUIRE
(Hydrochoerus hydrochaeris)

Tesis que presenta Tomás de
Azcárate y Bang para optar
al grado de Doctor en Cien-
cias Biológicas.

Madrid, Noviembre de 1978.



Fdo. Tomás de Azcárate y Bang

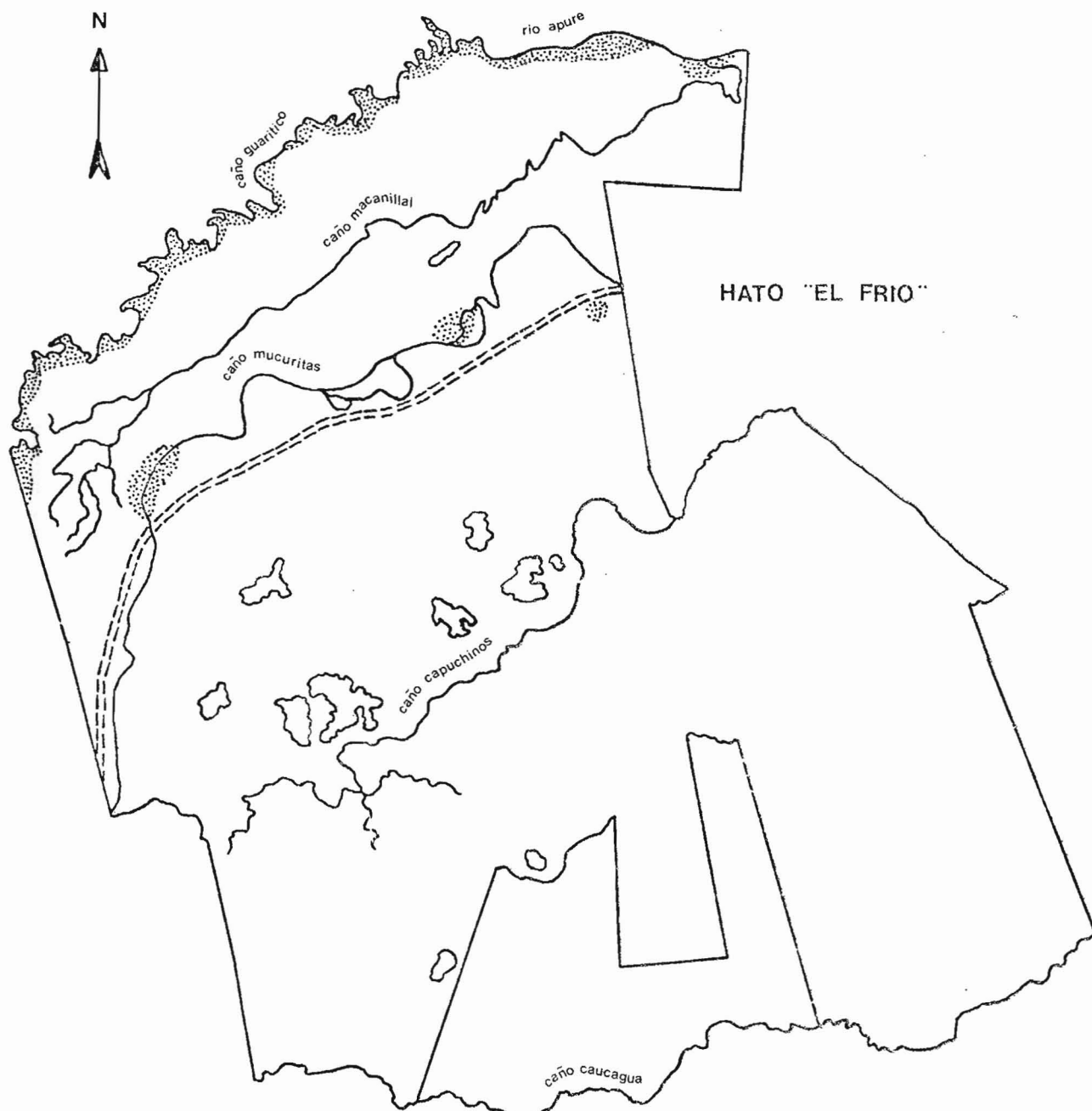
EL CATEDRÁTICO PONENTE

Fdo. Francisco Bernis Madrazo

EL DIRECTOR DE TESIS



Fdo. Fernando Alvarez González



--- CARRETERA



..... BOSQUES

INDICE

	Pag.
INTRODUCCION	1
Morfología	4
Hábitat	6
Régimen alimenticio	7
Clasificación	9
Evolución	10
Distribución	11
Nombres vulgares	12
Reproducción	12
Comportamiento	16

AREA DE ESTUDIO

Los llanos de Venezuela	18
Zona concreta del área de estudio	20

RELACIONES INTERESPECIFICAS

Predación	27
Parasitismo	33
Simbiosis	34
Indiferencia	36
Incompatibilidad	37

TAMAÑO Y COMPOSICION DE LOS GRUPOS

Introducción	39
Métodos	39
Resultados	40
Conclusiones	43

	Pag.
Gradiente de facilitación-inhibición	97
Análisis de agrupaciones	99
Análisis de componentes principales	99
Conclusiones	100
INTERACCIONES Y FUNCIONES SOCIALES	
Introducción	102
Métodos	103
Resultados	106
Pautas no direccionales	106
Pautas direccionales	109
Geografía interna	113
Conclusiones	115
USO DEL ESPACIO	
Introducción	119
Métodos	120
Resultados	122
Zona de presencia	122
Desplazamientos	124
Las actividades en el espacio	125
Conclusiones	127
CONCLUSIONES	130
RESUMEN	137
GRATITUD	141
BIBLIOGRAFIA	143

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 fue 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", aporta 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 mas 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) quien 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

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), caimanes 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 solamente 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 dio 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 fue 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

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 digitígrado, 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 solamente 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, están

en Río Frío (Colombia) (Allen, 1916; en Mones, 1973).

La fórmula dentaria es:

$I \frac{1}{4}$, $C \frac{0}{0}$, $Pm \frac{1}{4}$, $M \frac{3}{3} \times 2 = 20$. 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 vivientes. 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 histricomorfos (Agouti, Dasyprocta, etc.) aunque presentan un hueso peneano o báculo alargado y con la parte posterior en forma de U. Este báculo es casi imperceptible 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; Carbalho, 1961; Anderson, 1967; Walker, 1968; Barlow, 1969; Ojasti, 1973 y Escobar, 1974) consiste en plantas acuáticas y grámíneas 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) seña-

dos 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 Caviioidea (Kraglievich, 1930), familia Hydrochoeridae (Gill, 1872) y subfamilia Hydrochoerinae (Kraglievich, 1930).

El género Hydrochoerus (Brisson, 1756), aunque prelinneano, es generalmente aceptado, dado que la Comisión Internacional de la Nomenclatura Zoológica (Opinión 37, 19-11) 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 fue restringida esta especie a Pernambuco por Tate (1935) y posteriormente fue corregida y localizada en el Rio São Francisco, Estado 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,

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 disminuidas. La especie aquí estudiada (Hydrochoerus hydrochaeris) se encuentra en Colombia, Venezuela, Guayana, Brasil, este de Ecuador, Perú, Bolivia, Paraguay, Uruguay y norte de Argentina.

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.

cisamente 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 periodo 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.

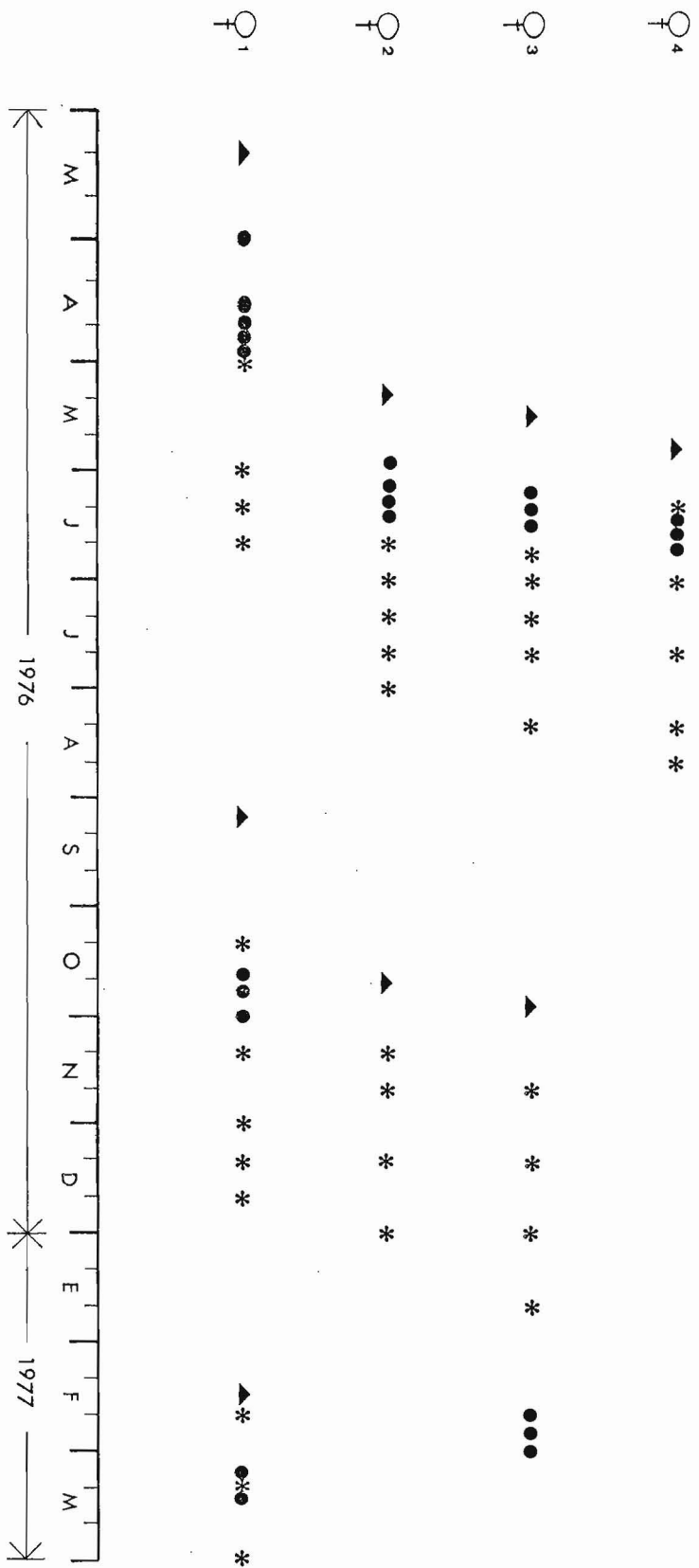
El periodo de gestación, según la mayoría de los autores es de 110 a 125 días (Trapido, 1949; Mondolfi, 1957; Crandall, 1964; Anderson, 1967; Walker, 1969 y Ojasti, - 1973).

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 periodo de 1 a 2 semanas, oscilando el periodo de gestación entre 109 a 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

- Cópula
- ▲ Parto
- * Lactancia



tro 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 periodo, 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 periodo 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

los chigüires son crepusculares y nocturnos, permaneciendo durante la mañana tumbados y durante las calurosas horas del mediodía 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 este 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.

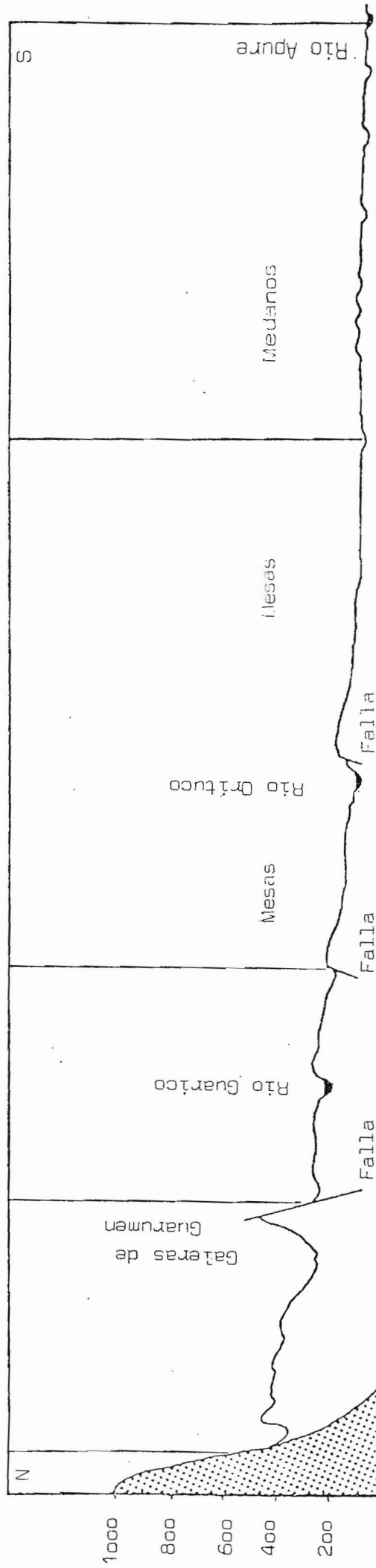
La formación geológica de los Llanos se debe a depósitos aluviales del Plioceno-Pleistoceno (Beard, 1953), depósitos ligeramente inclinados hacia el este y sur, según el curso de los ríos, es decir, hacia la gran cuenca del Orinoco.

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-meta-mórficos de la Cordillera de la Costa y el paisaje sedi-

Región serrana Región colineana Región de mesas y llanuras derivadas Llanuras de inundación y médanos



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 mediados 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.

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.

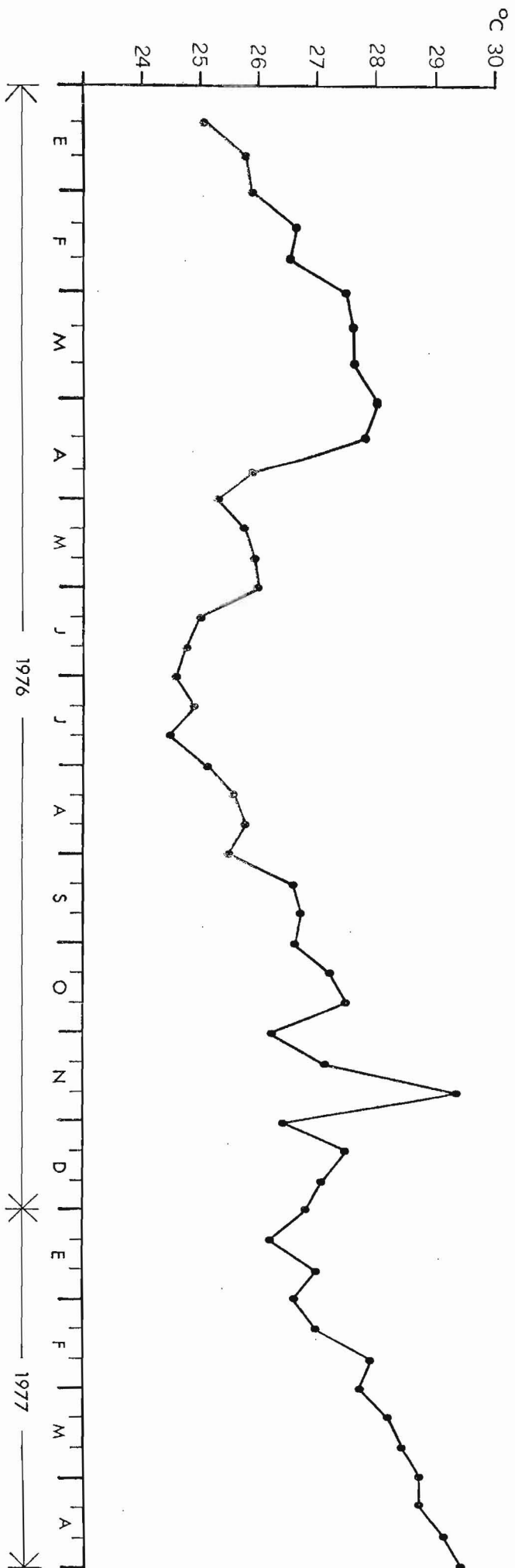
Consideramos el Estado de Apure dentro de lo que designamos como Llano Bajo (Ojasti, 1973) por su relieve, hidrografía y vegetación, aún cuando en el extremo occidental sobrepase la cota 100 m.

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:

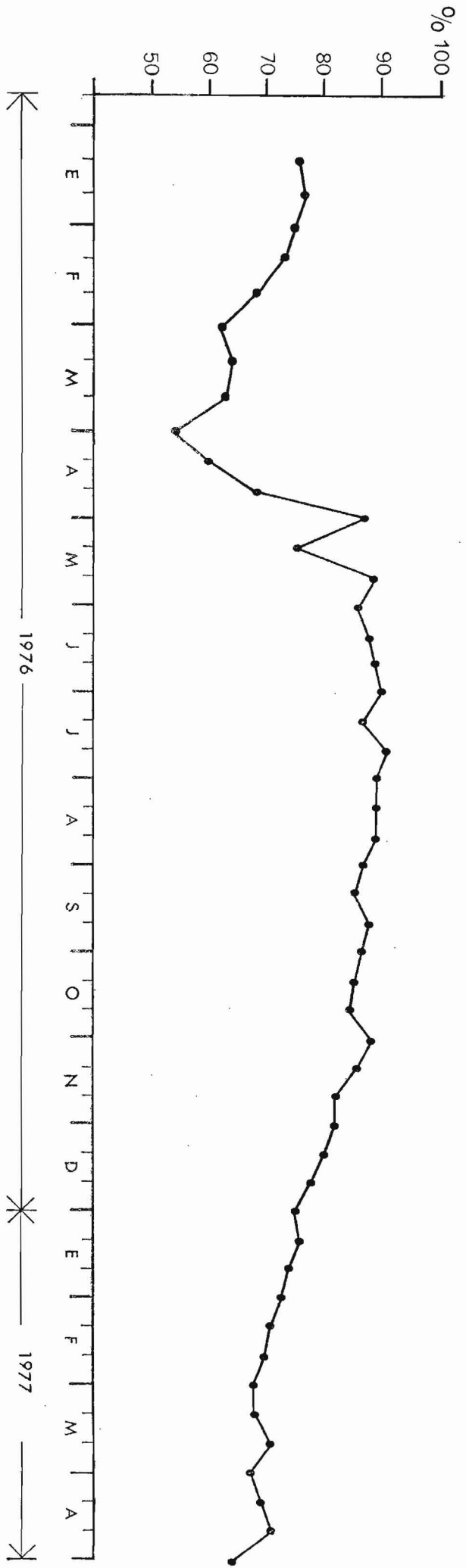
1.- Alto Apure:

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 Km². Lo caracterizan las sabanas de bancos y bajíos (Ramia, 1967). El área de estudio se localizó en esta región.

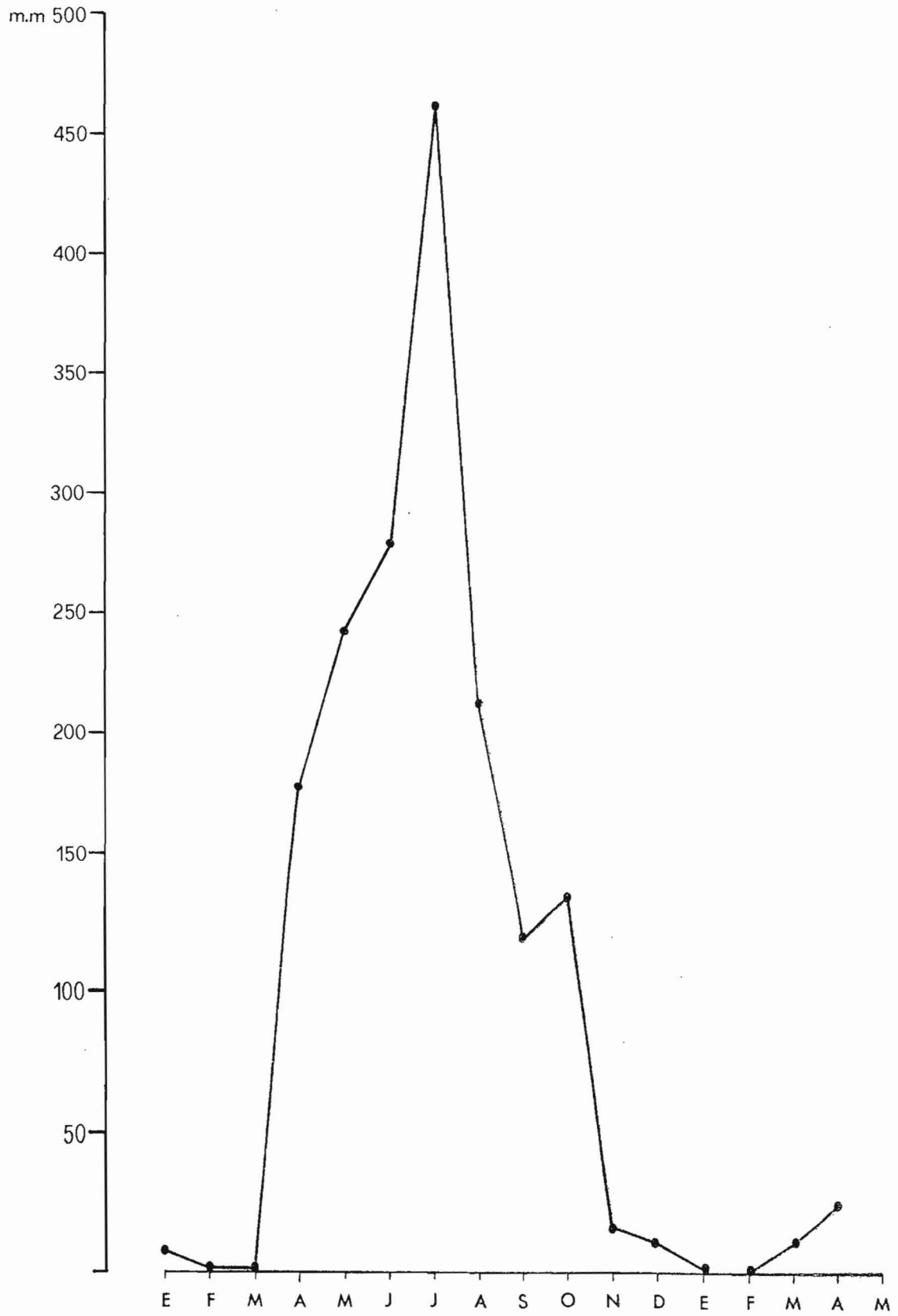
TEMPERATURA

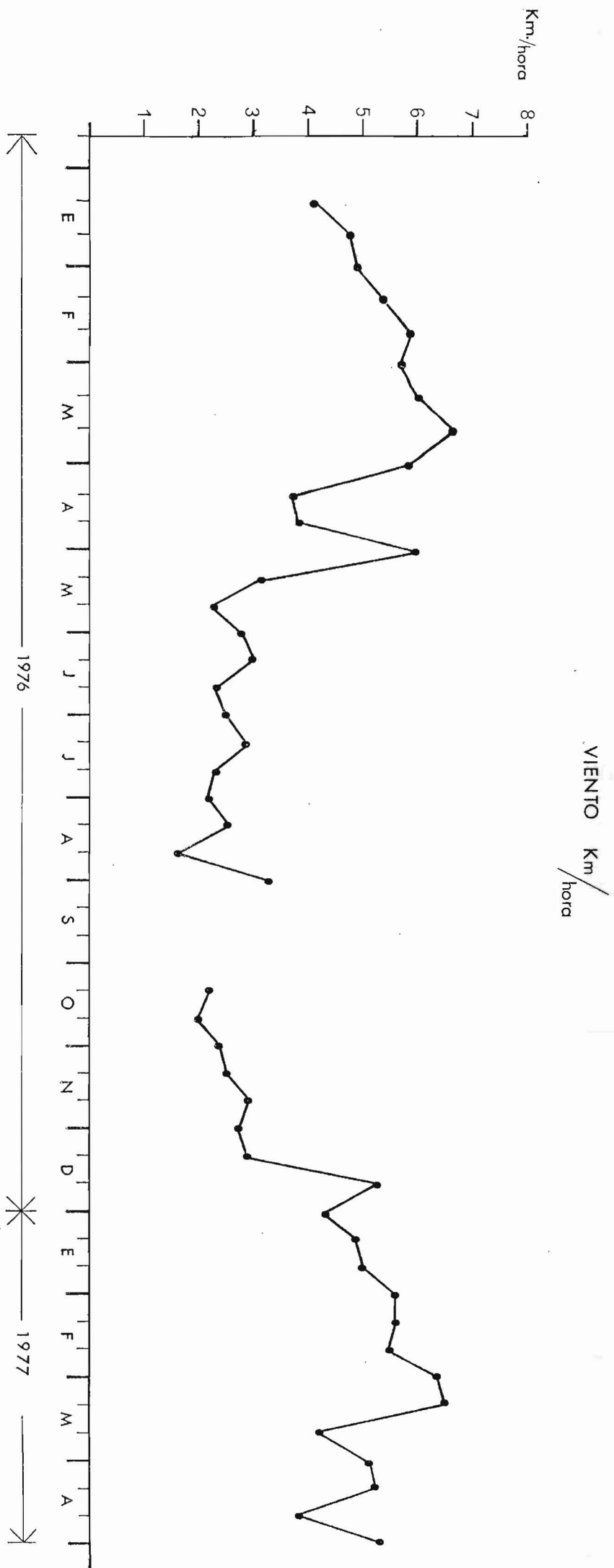


HUMEDAD RELATIVA



PRECIPITACION





ques 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 Semidecdua 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 la hojarasca.

za 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 prostata 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

nión de los viejos llaneros (el caimán fue 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 -

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 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,

PARASITISMO

Endoparásitos

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

En el intestino delgado se han identificado Monoecocystus decrescens (Cestoder) 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), Protozoophaga obesa, 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 Rhicephalus 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).

Tabla 1. Ocasiones en que se observaron aves desparasitadoras limpiando chigüires.

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

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.

Unicamente 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 aquella lanzándose sobre la cría,

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 ali- mentaban 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 res- puesta por parte de ninguna de las dos especies.

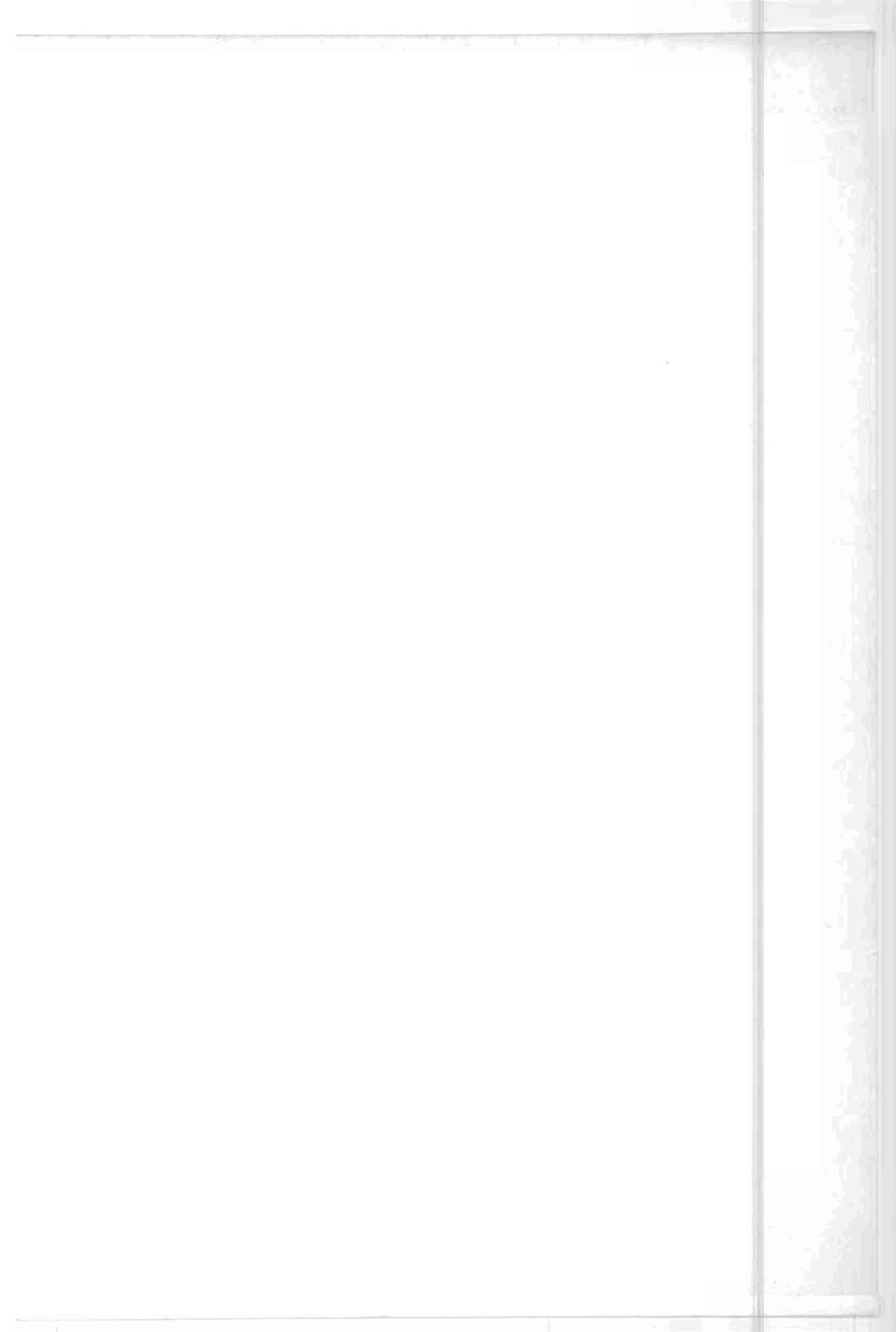
INCOMPATIBILIDAD

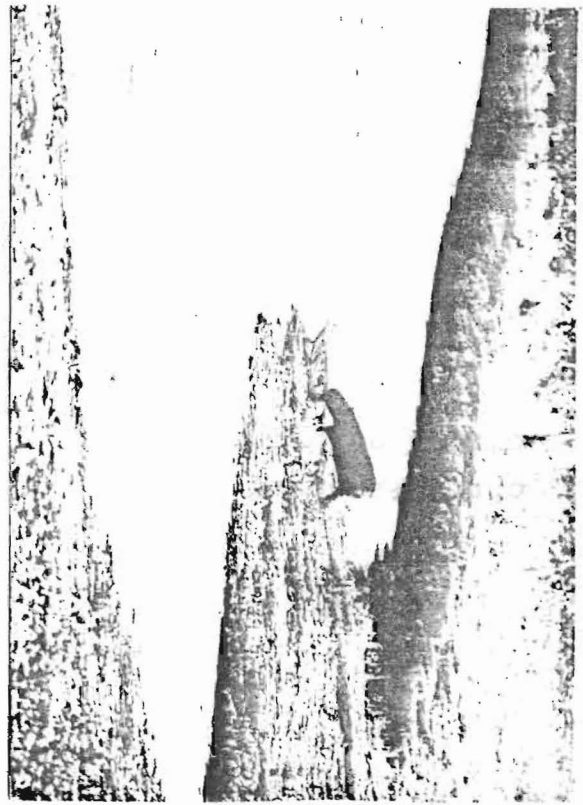
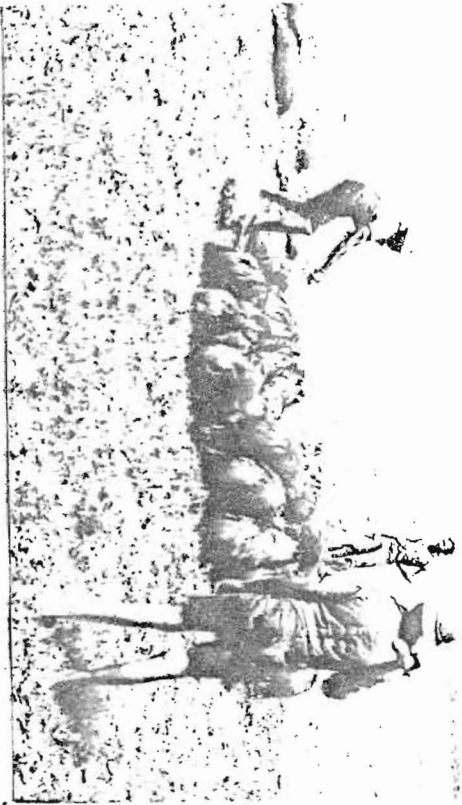
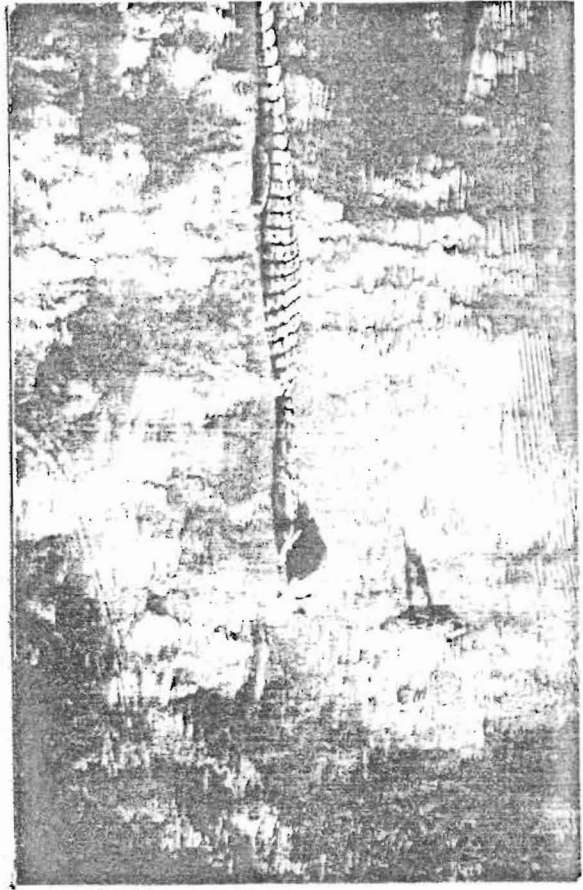
Presentamos a continuación varias observaciones sobre relaciones de dos especies con el chigüire, y aunque son - generalmente indiferentes, estos registros sugieren cierta incompatibilidad.

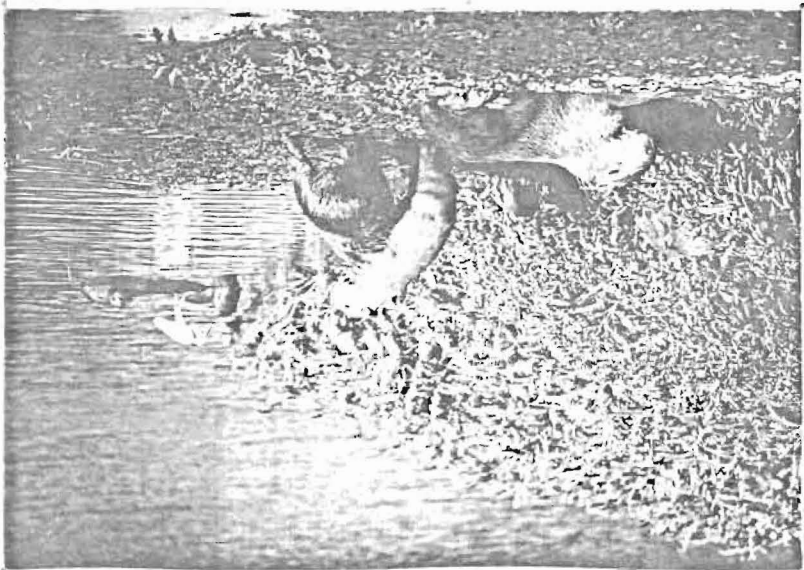
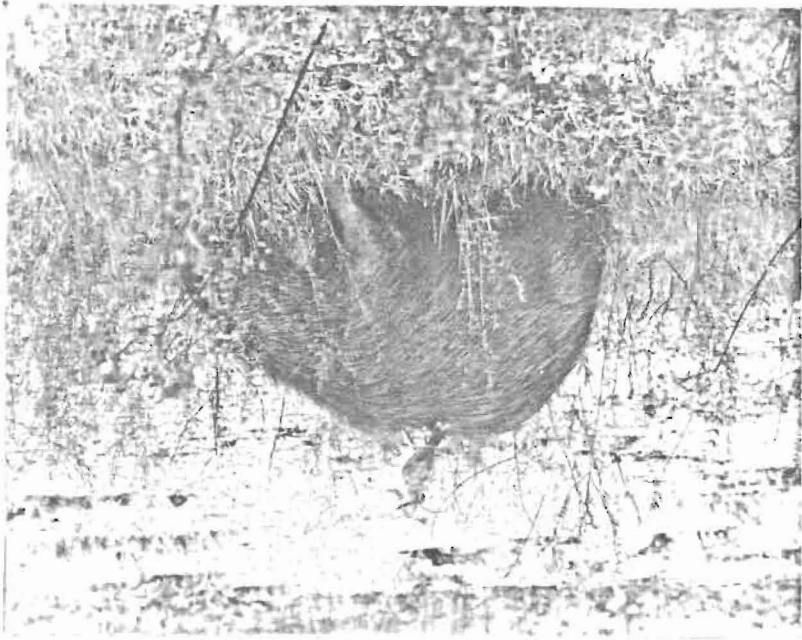
Ganado vacuno (Bos taurus) y caballar (Equus caballus)

El ganado vacuno y caballar y el chigüire generalmente muestran indiferencia entre sí, tolerándose mientras pas- tan, 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 aun- que 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







TAMANO 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 -

de las inundaciones fue 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.

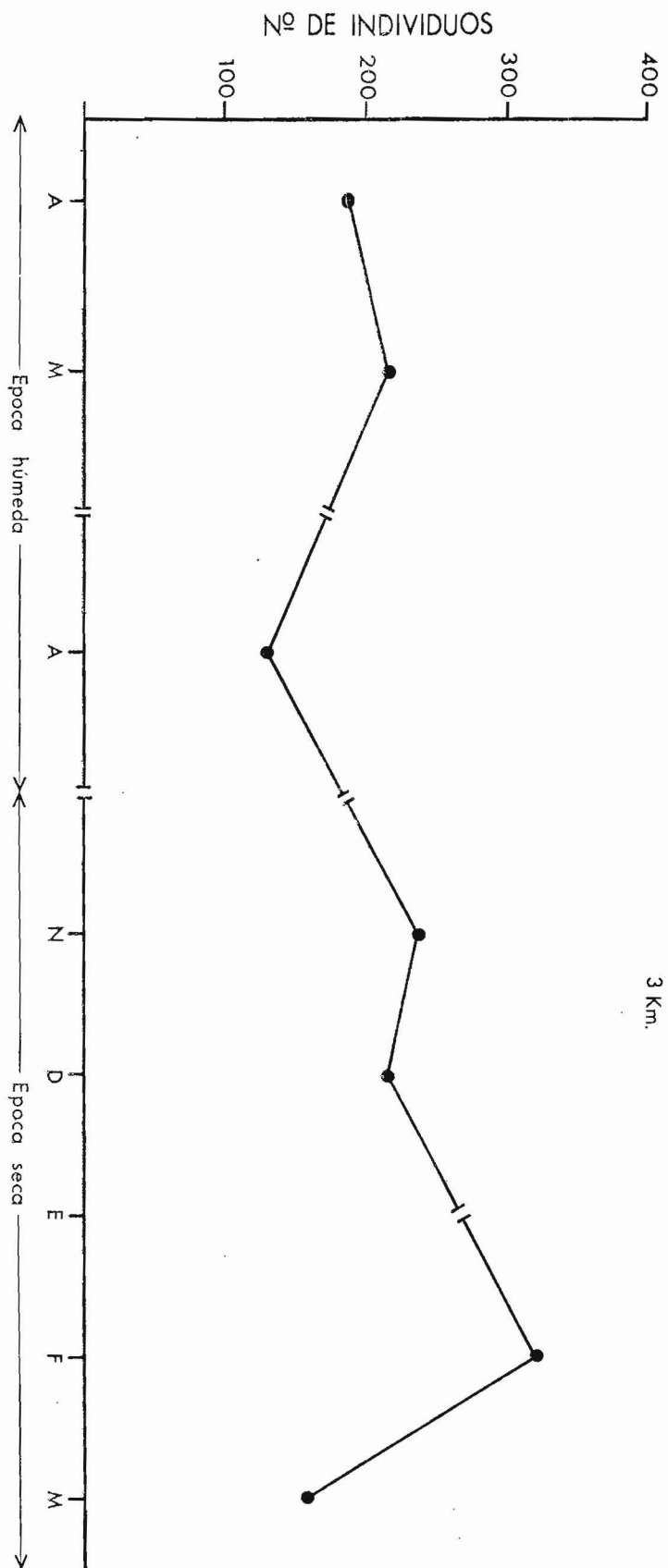
En relación con ésto, se aprecia en la Fig.11 un nivel muy constante en la población del Caño Mucuritas, aunque es patente un leve ascenso en la época seca, probablemente debido a la llegada de individuos de la sabana, buscando el agua del caño.

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.

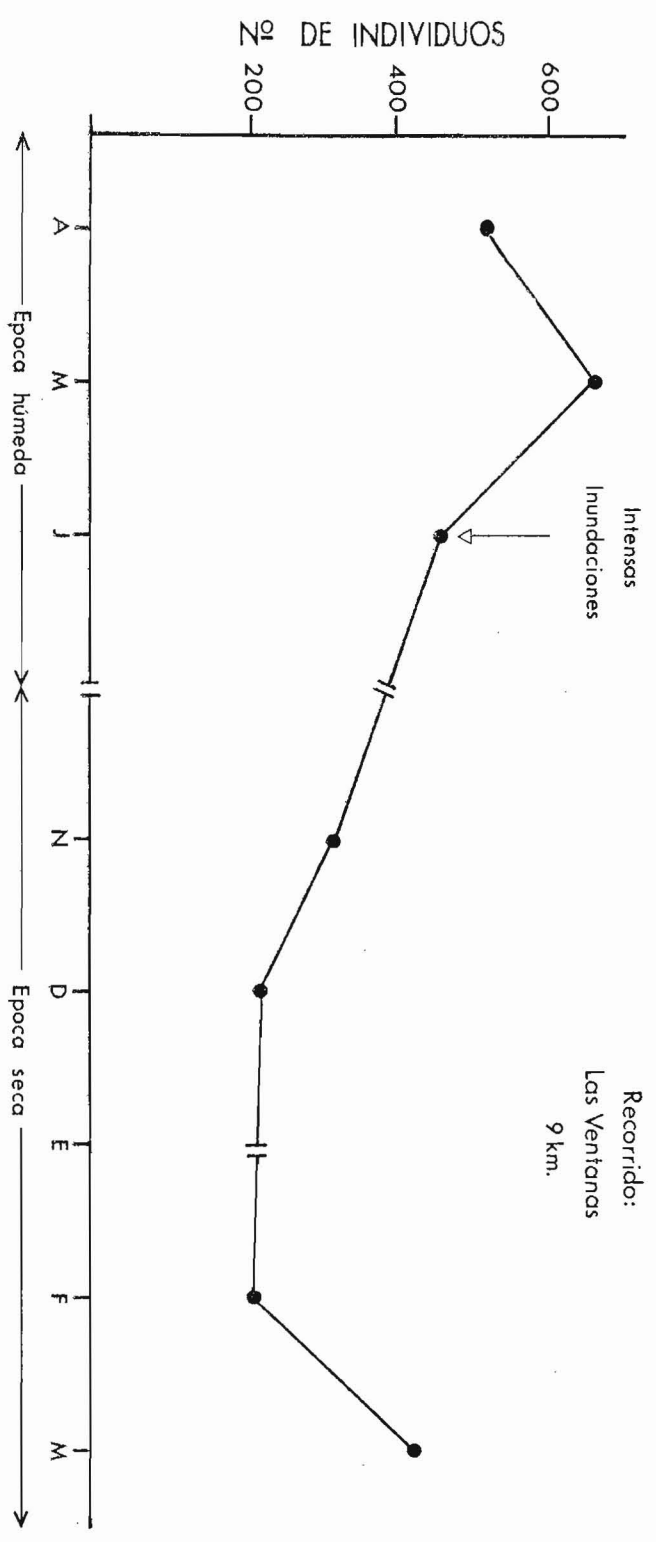
La sequía que sucedió a estas inundaciones fue incluso más intensa de lo habitual, con lo que la mortandad de los chigüires fue en aumento, y no sería hasta el final de la época seca en que se experimentaría un leve incremento en el número de individuos en la zona.

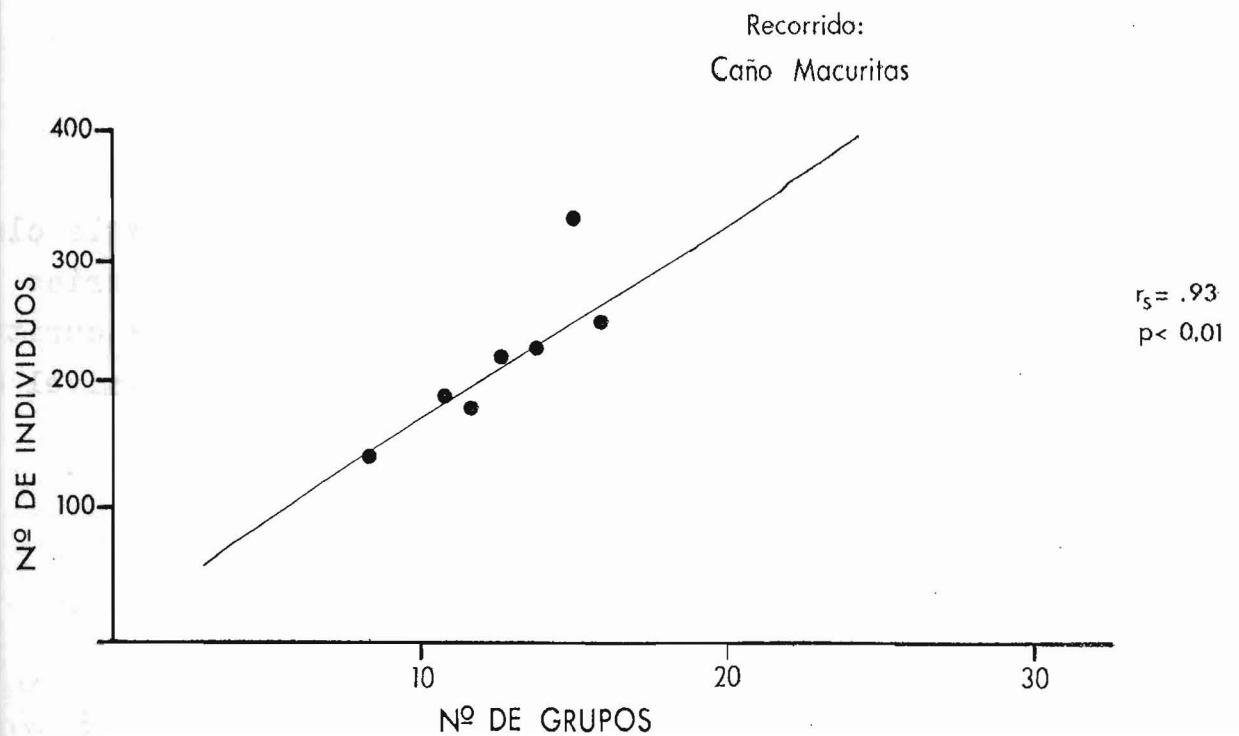
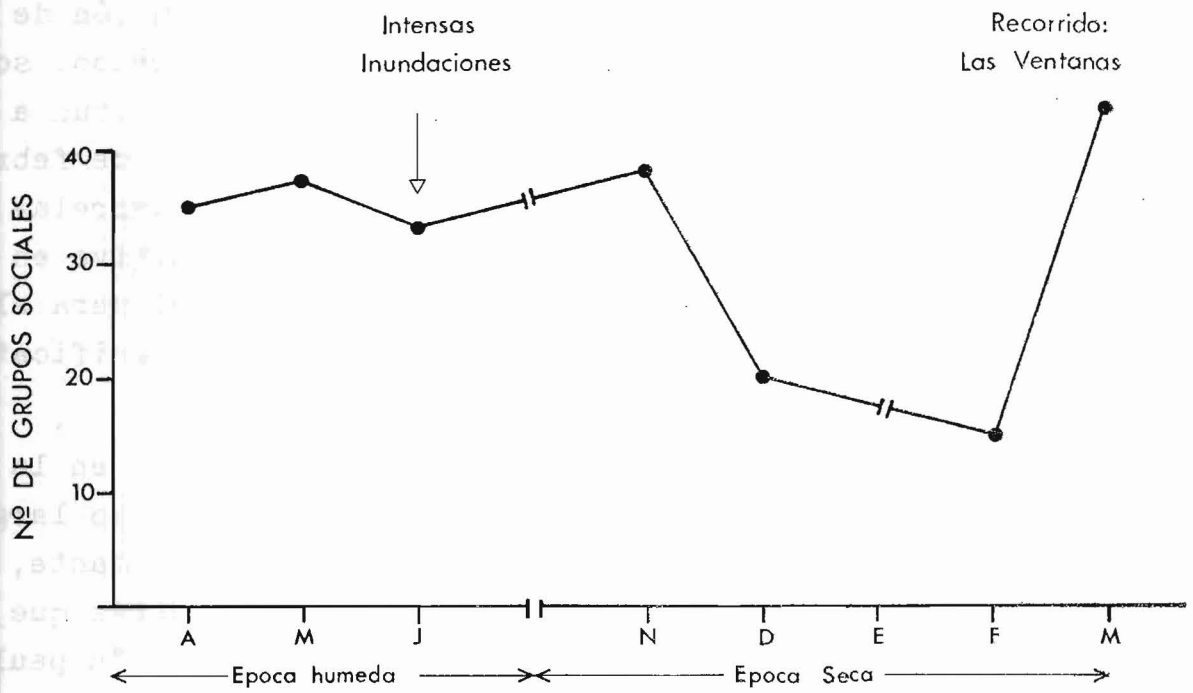
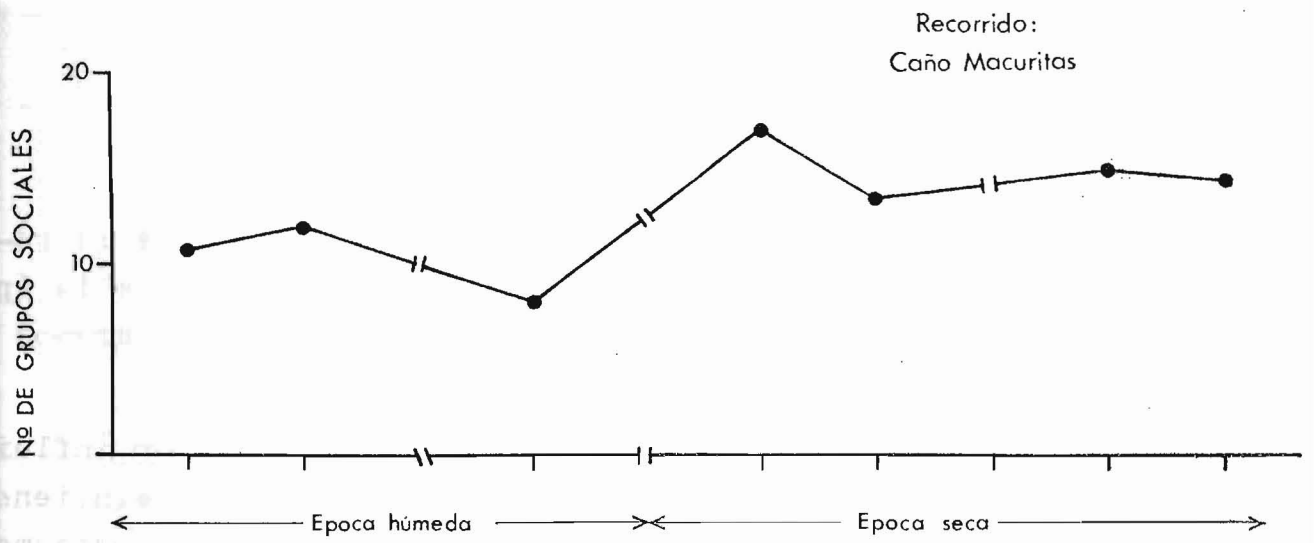
Frecuencia y tamaño de grupos sociales

En la Fig.13 (recorrido del Caño Mucuritas) vemos que



Recorrido:
Caño Mucuritas
3 Km.





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.

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).

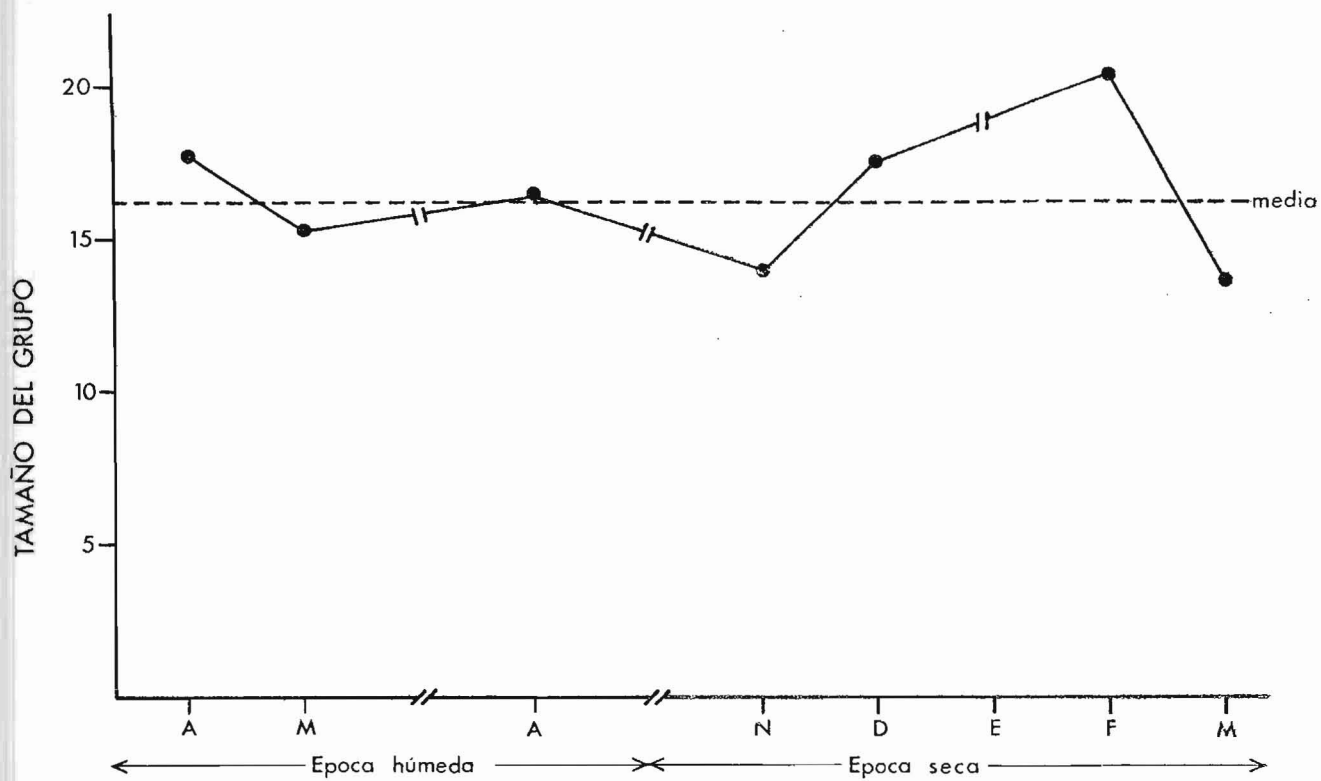
CONCLUSIONES

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 vecinos; este hecho se evidencia en la Fig. 11, 13 y 16.

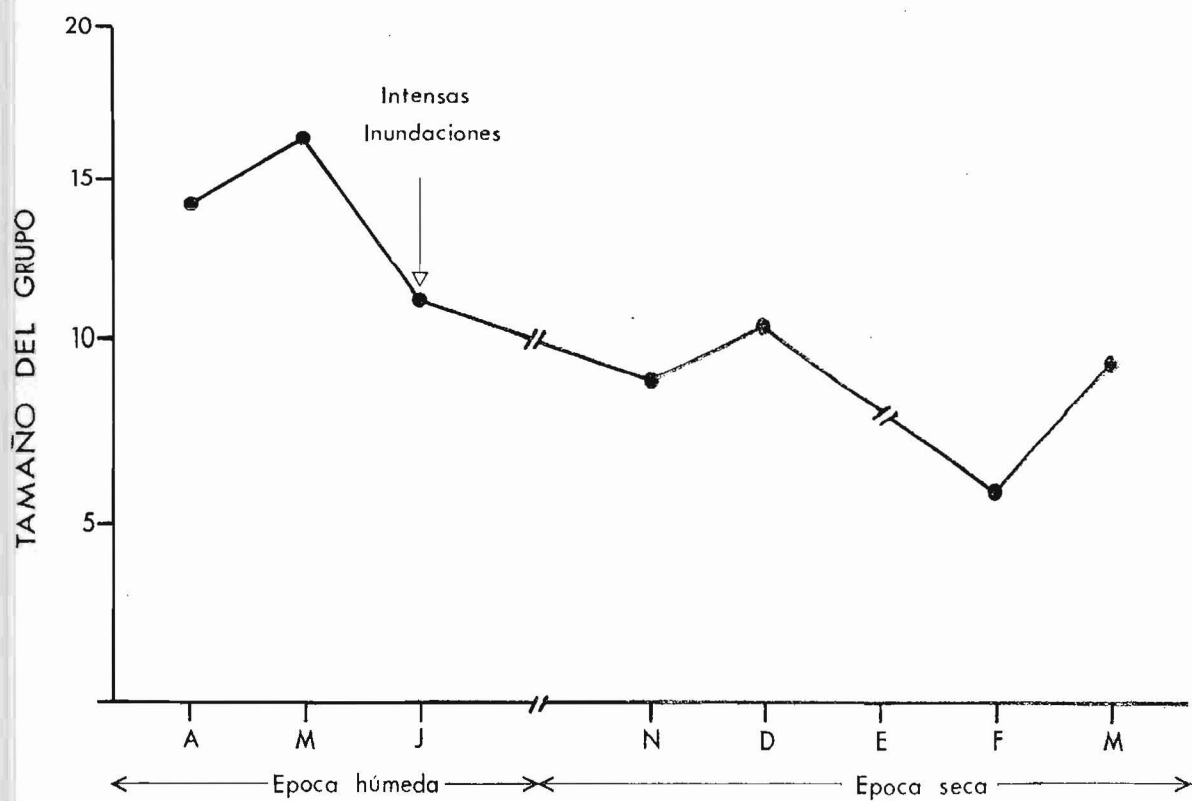
Si nos concentramos en el último registro de la época seca para este recorrido, el impacto de la fuerte sequía y la predación humana eliminando individuos adultos (Fig. 18 se hace evidente en un descenso de los valores correspondientes. El hecho de que, entre tanto, el número de grupos permanezca constante 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.11 y 13), aun

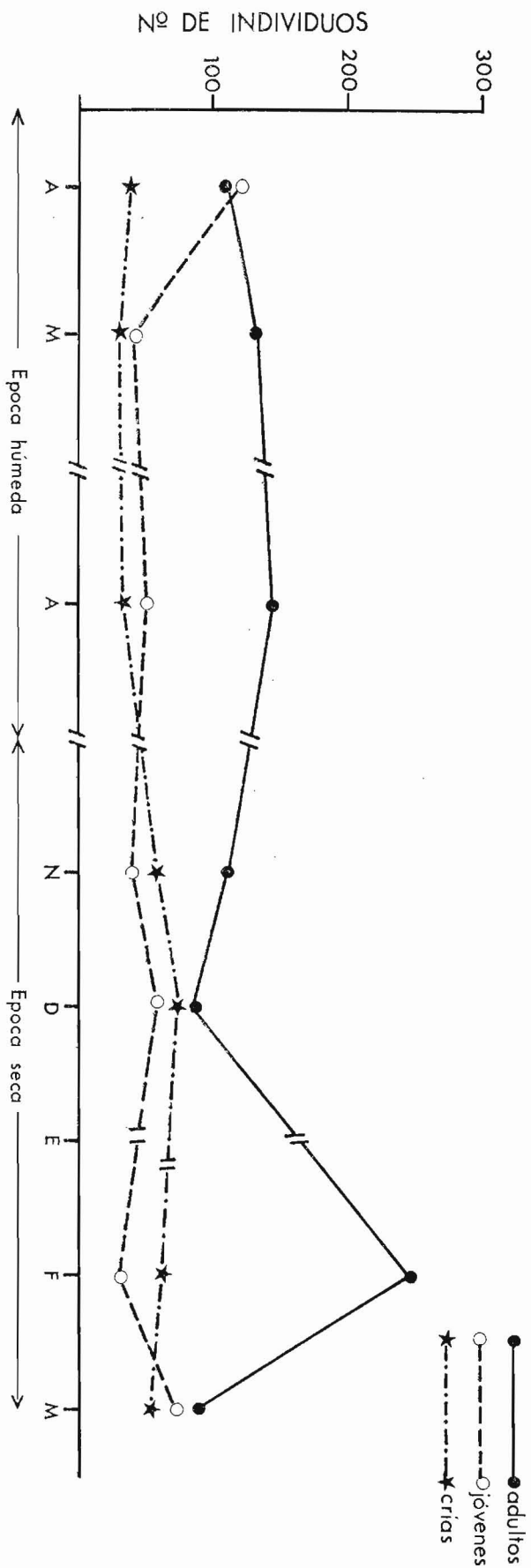
Recorrido:
Caño Mucuritas



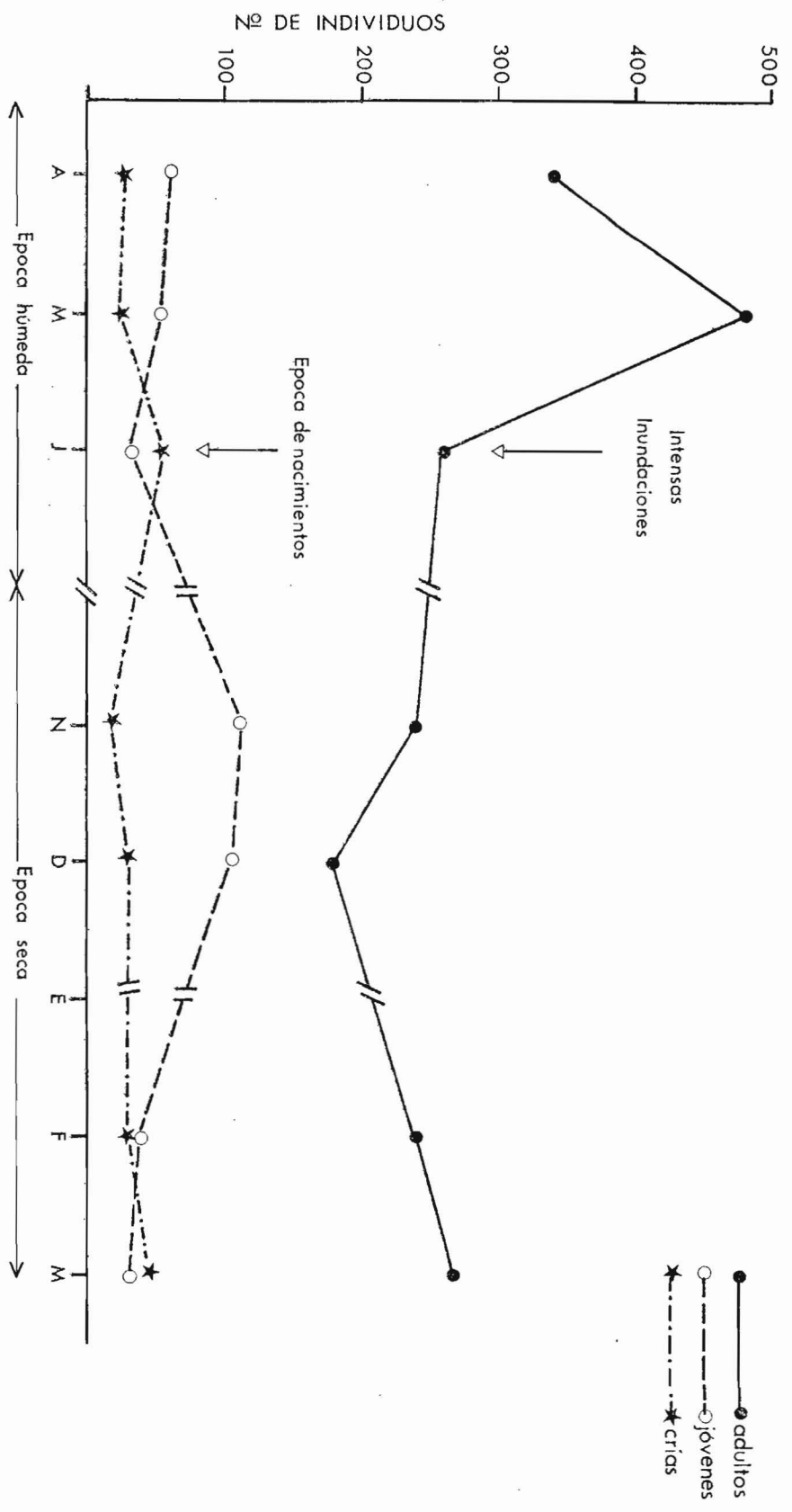
Recorrido:
Las Ventanas



Recorrido:
Caño Mucuritas



Recorrido:
Las Ventanas



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 objeti-

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

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).

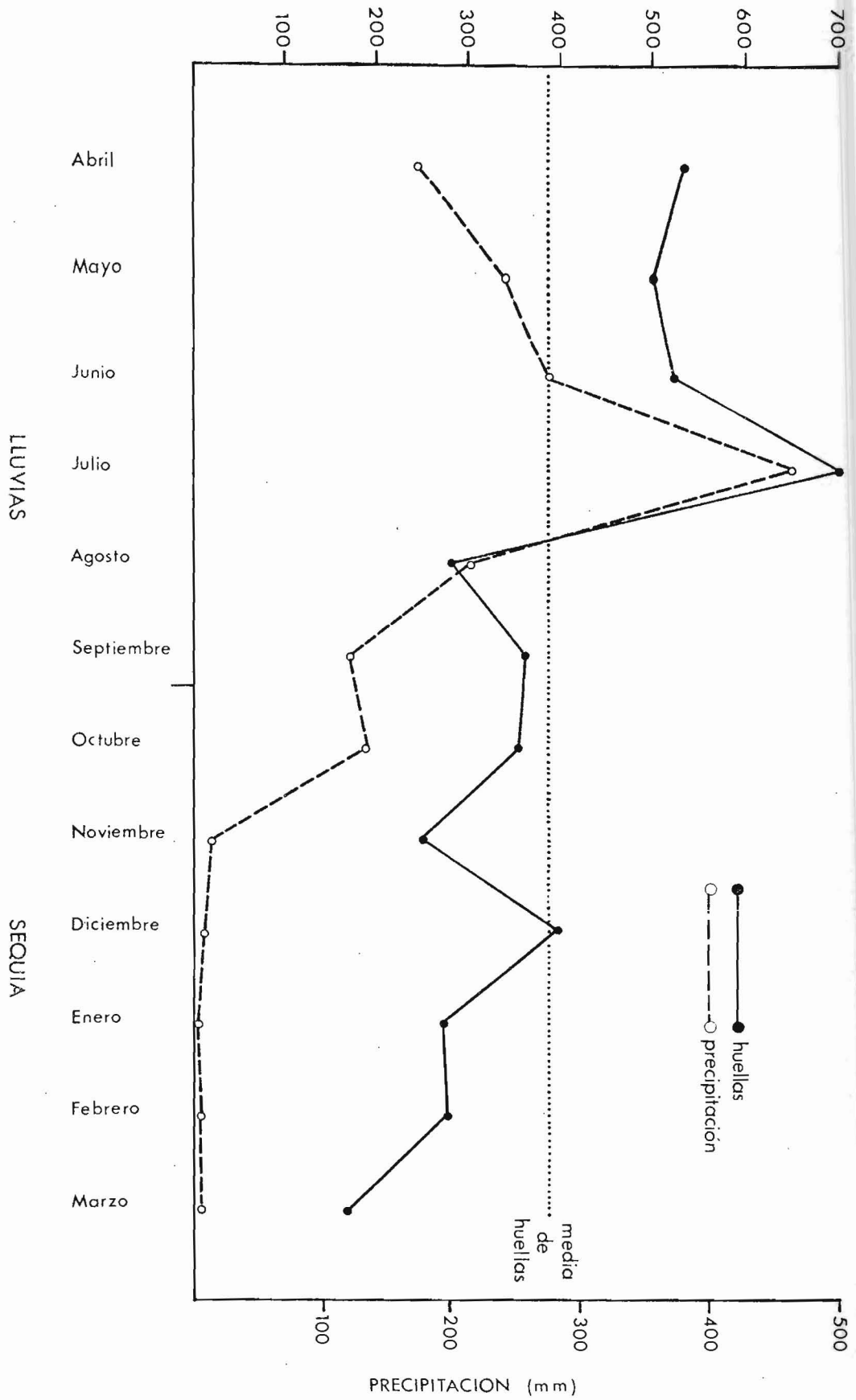
Una medida global de preferencia por cada biotopo nos viene dada por el total de huellas y sendas en los caños, sabana y selva. Vemos al respecto en Figs. 23 y 24 que el de selva es menos utilizado según ambos criterios que cualquiera de los otros dos biotopos, siendo las diferencias estadísticamente 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).

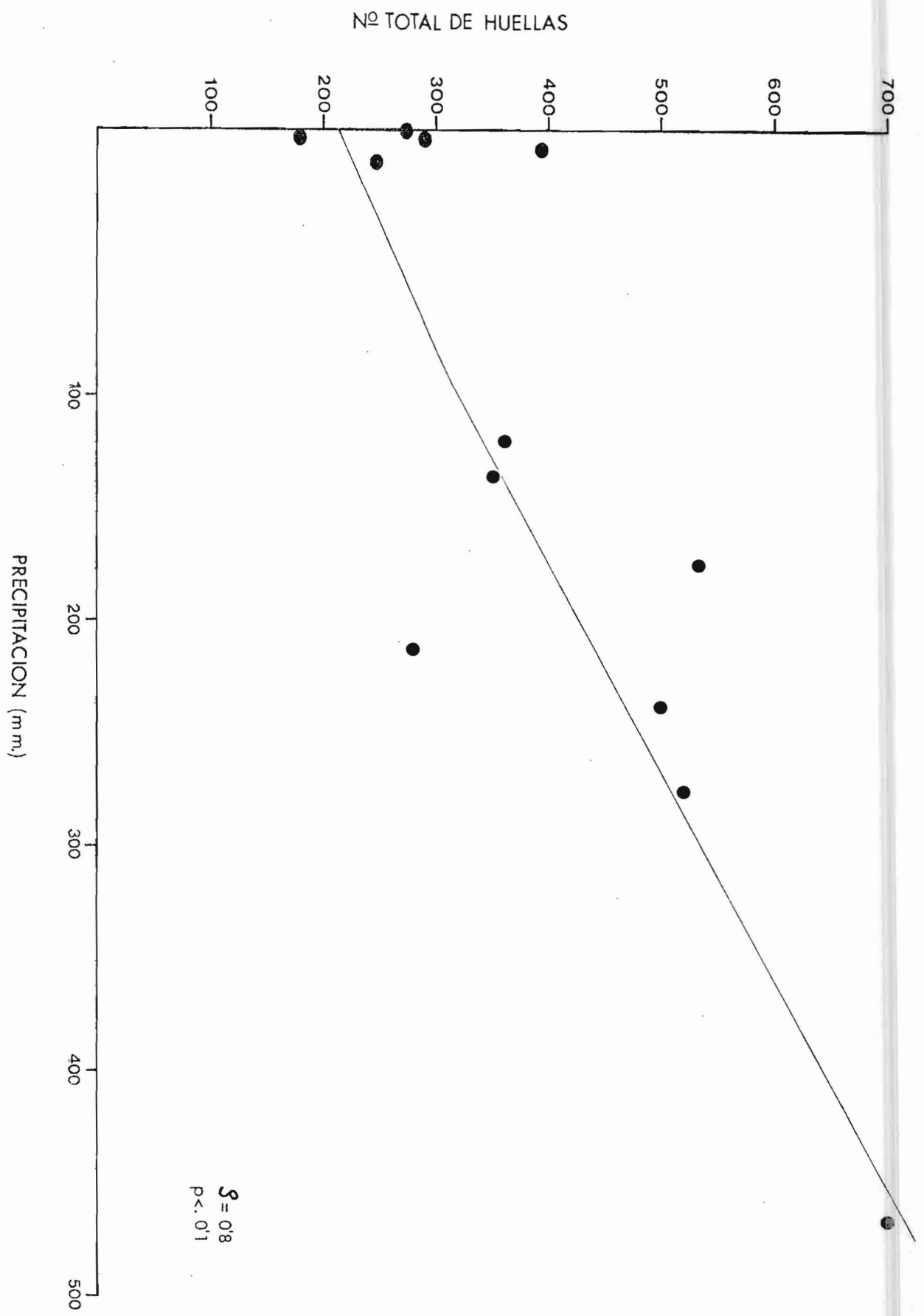
Según nuestros datos, la sabana y el caño son aproximadamente utilizados con igual intensidad (diferencias no estadísticamente significativas según criterios de huellas y sendas).

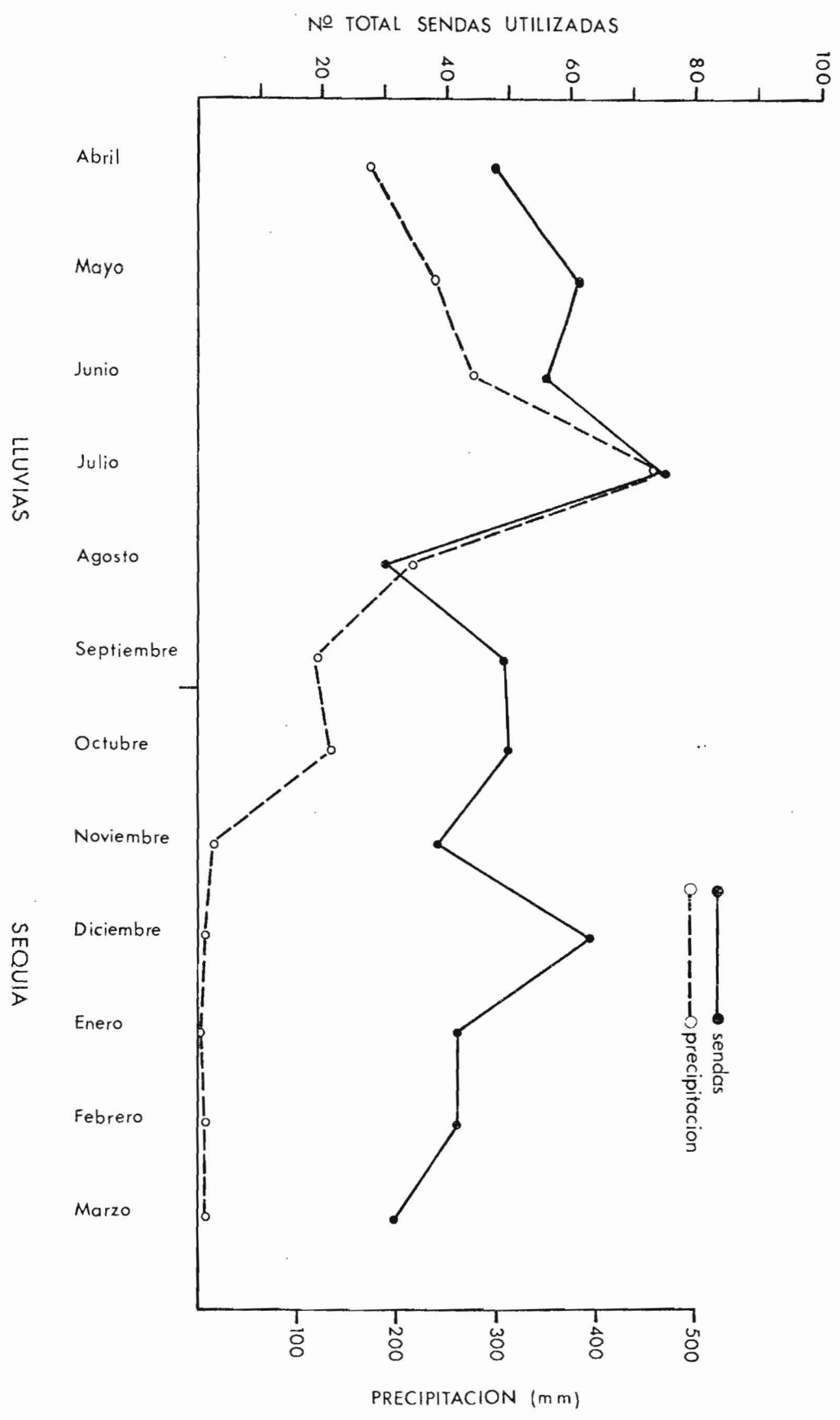
Ritmo diario de actividad

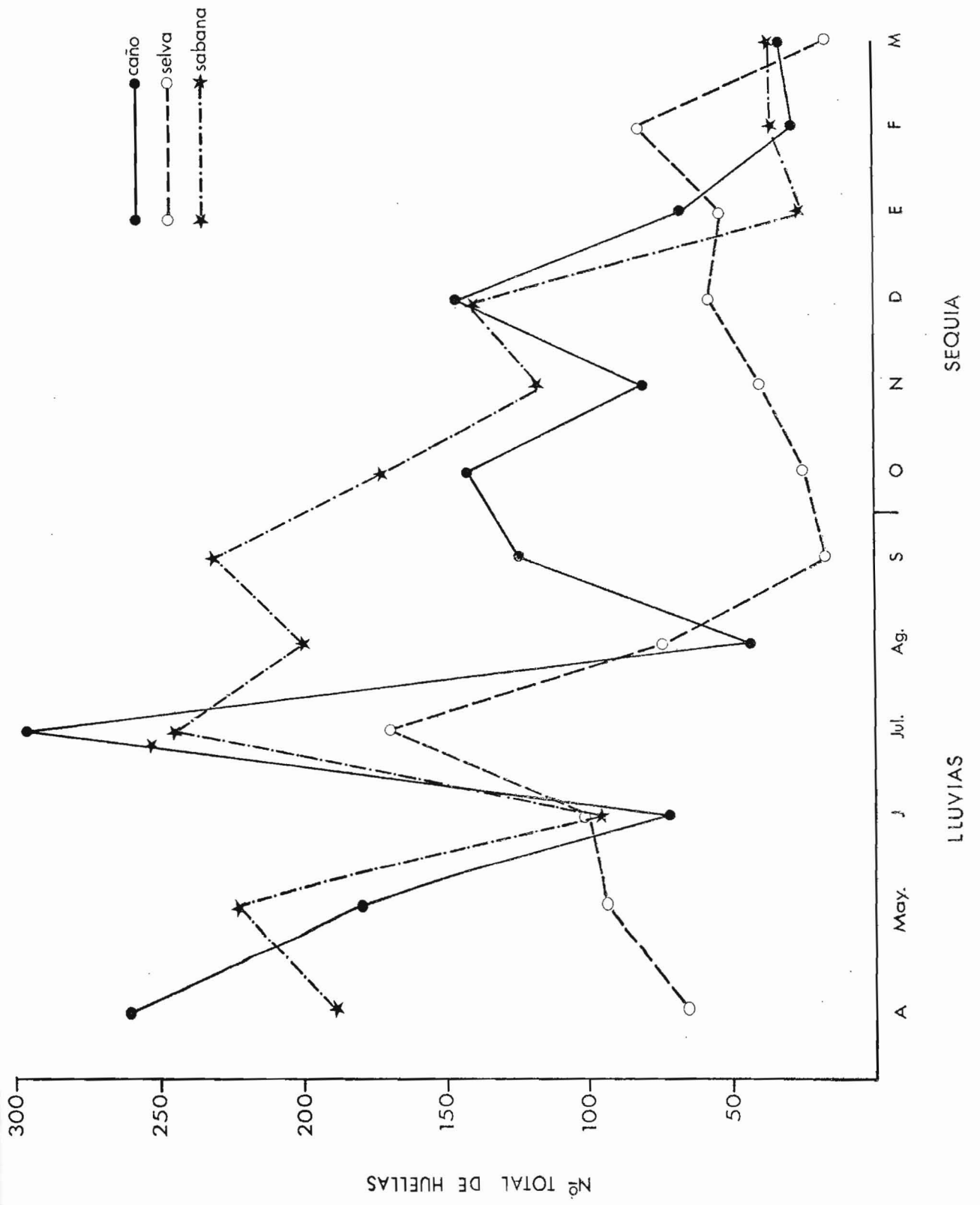
Si consideramos ya el número total de huellas y en cada uno de los ocho periodos en que se descompuso el día, observamos en la Fig. 25 y 26 una clara periodicidad a lo largo del día, notándose un incremento en la actividad a partir de las 15 horas, manteniéndose a un nivel similar durante toda la noche y hasta el amanecer,

Nº TOTAL DE HUELLAS









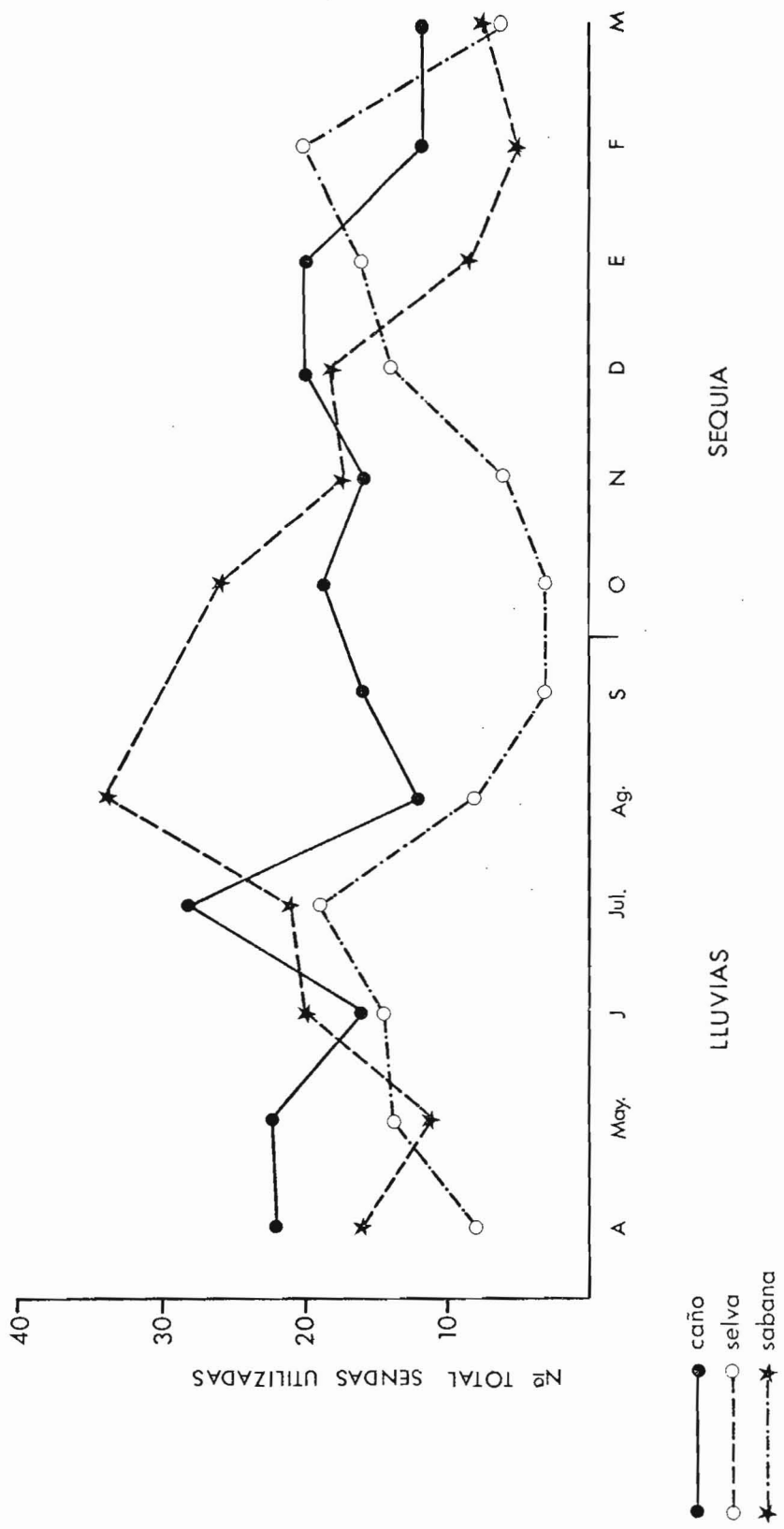
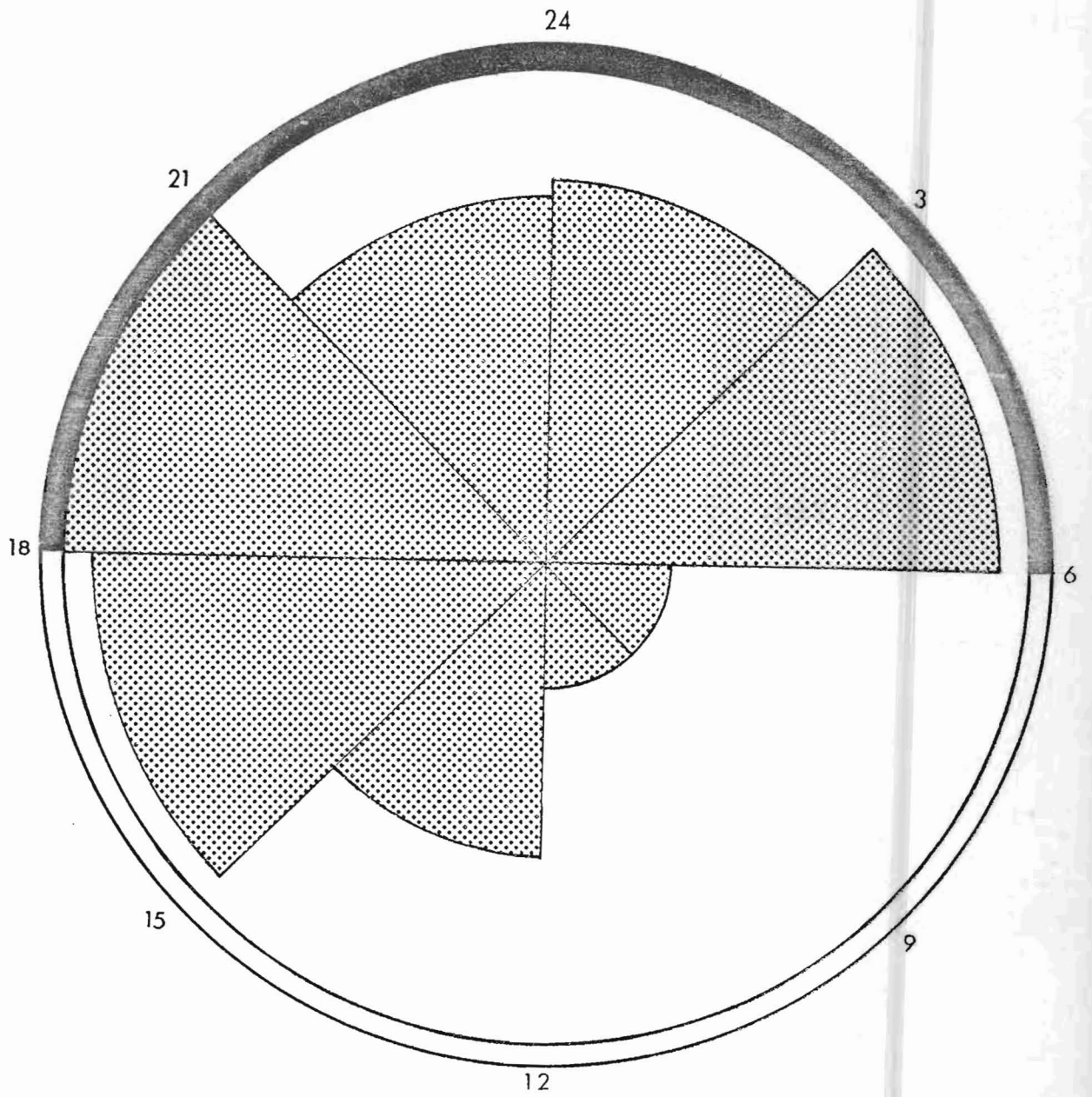


Fig. 25. Distribución del número total de huellas a lo largo del día durante todo el periodo de estudio.

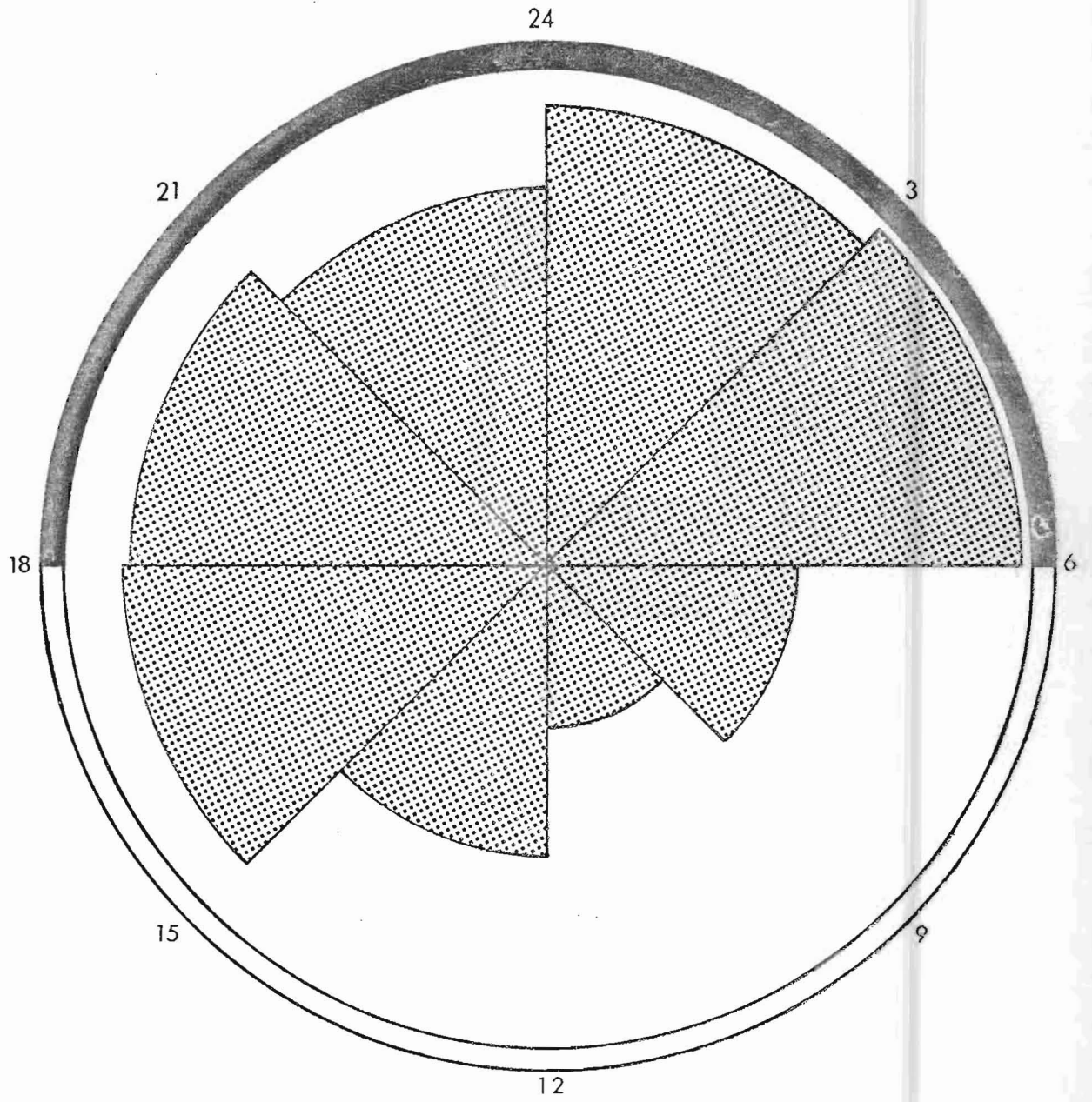
NOCHE



DIA

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

NOCHE



DIA

momento en que disminuye, para permanecer poco activos durante las calurosas horas del día (10 a 15 horas).

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 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).

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

Fig. 27. Frecuencia de huellas regis-
tradas a lo largo del día
en la época seca y lluviosa.

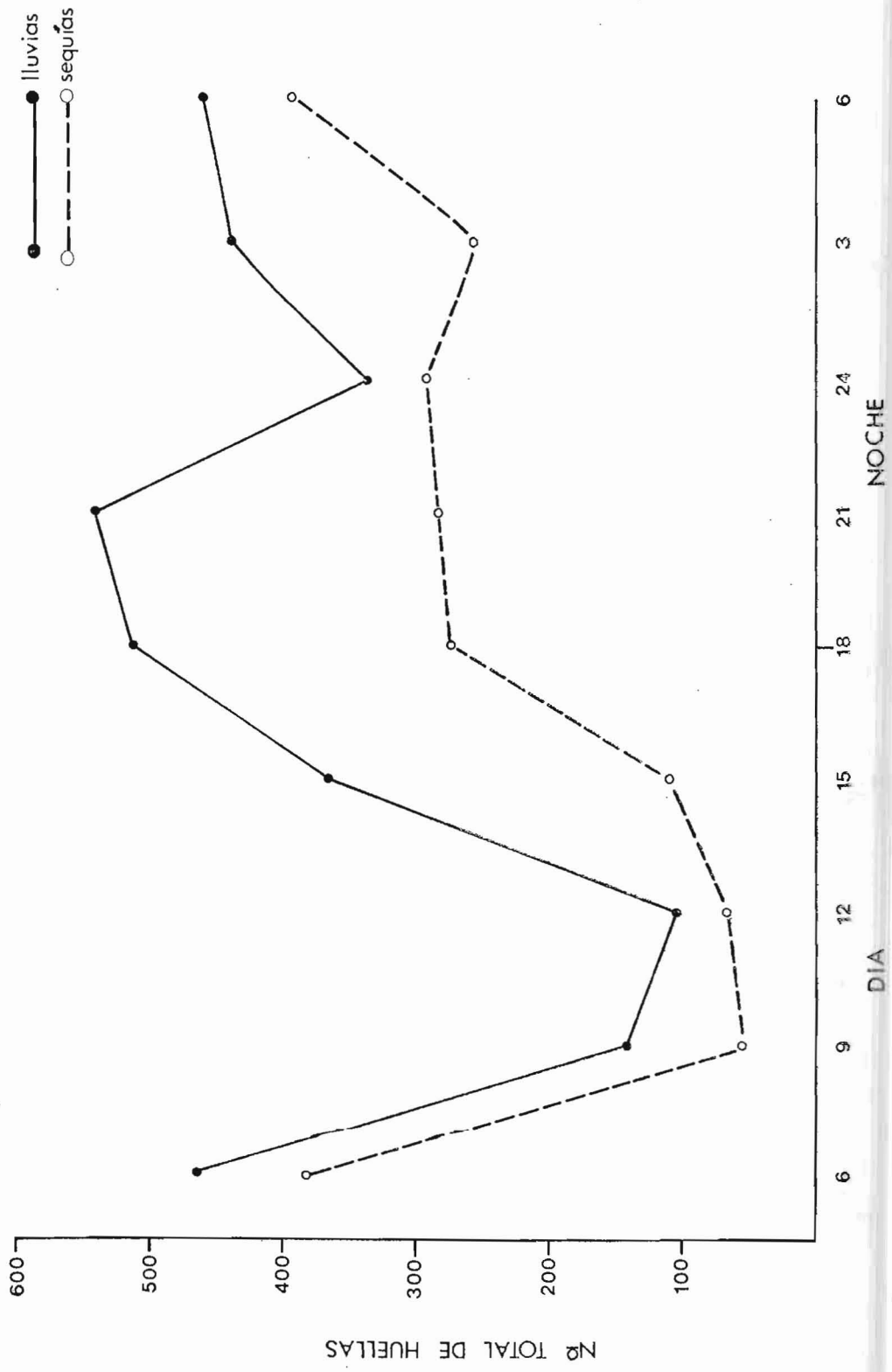


Fig. 28. Número de huellas registradas a lo largo del día en los distintos biotopos del área de estudio.

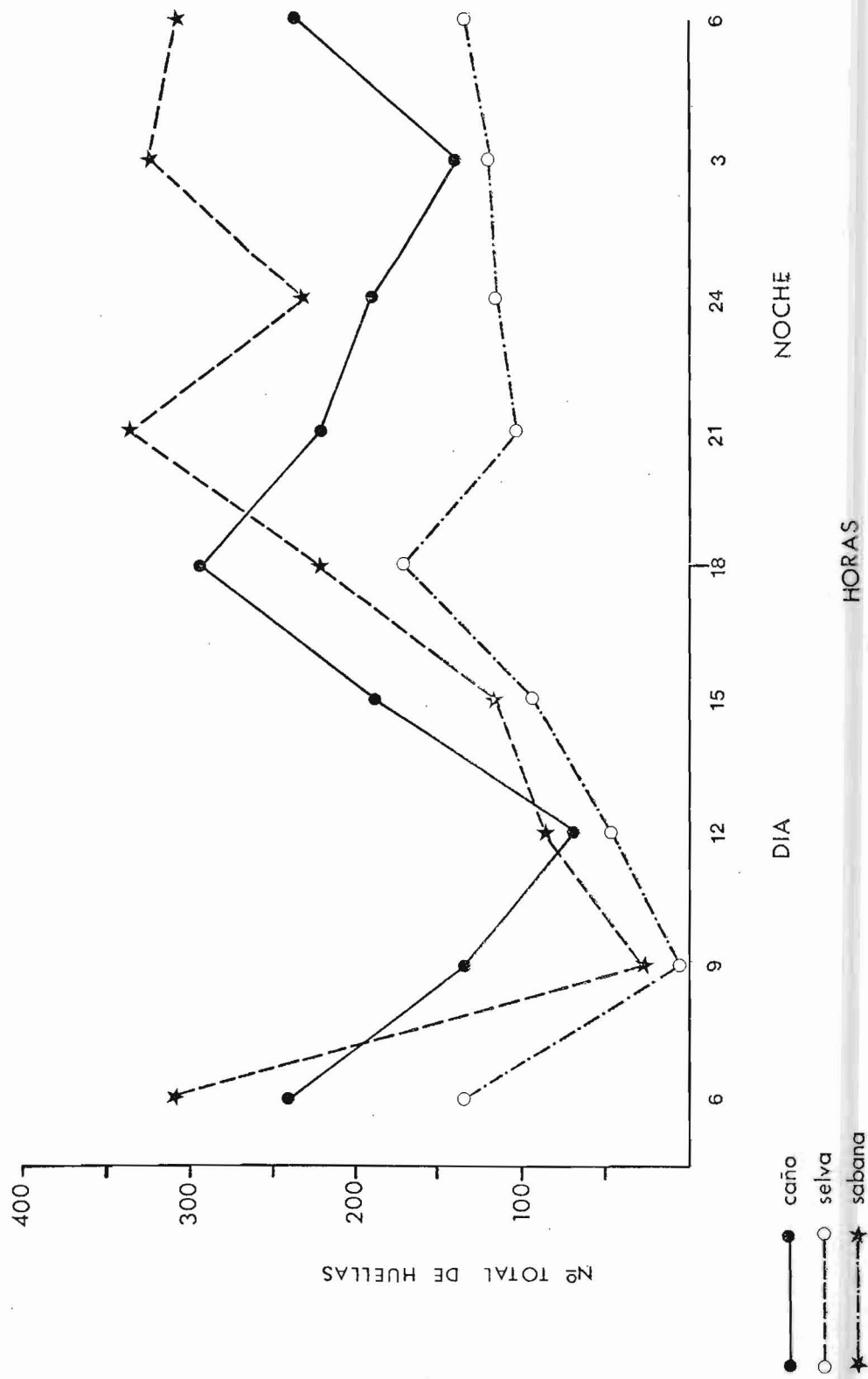


Fig. 29. Número total de sendas utilizadas a lo largo del día por los chigüires según la época de sequía o de lluvias.

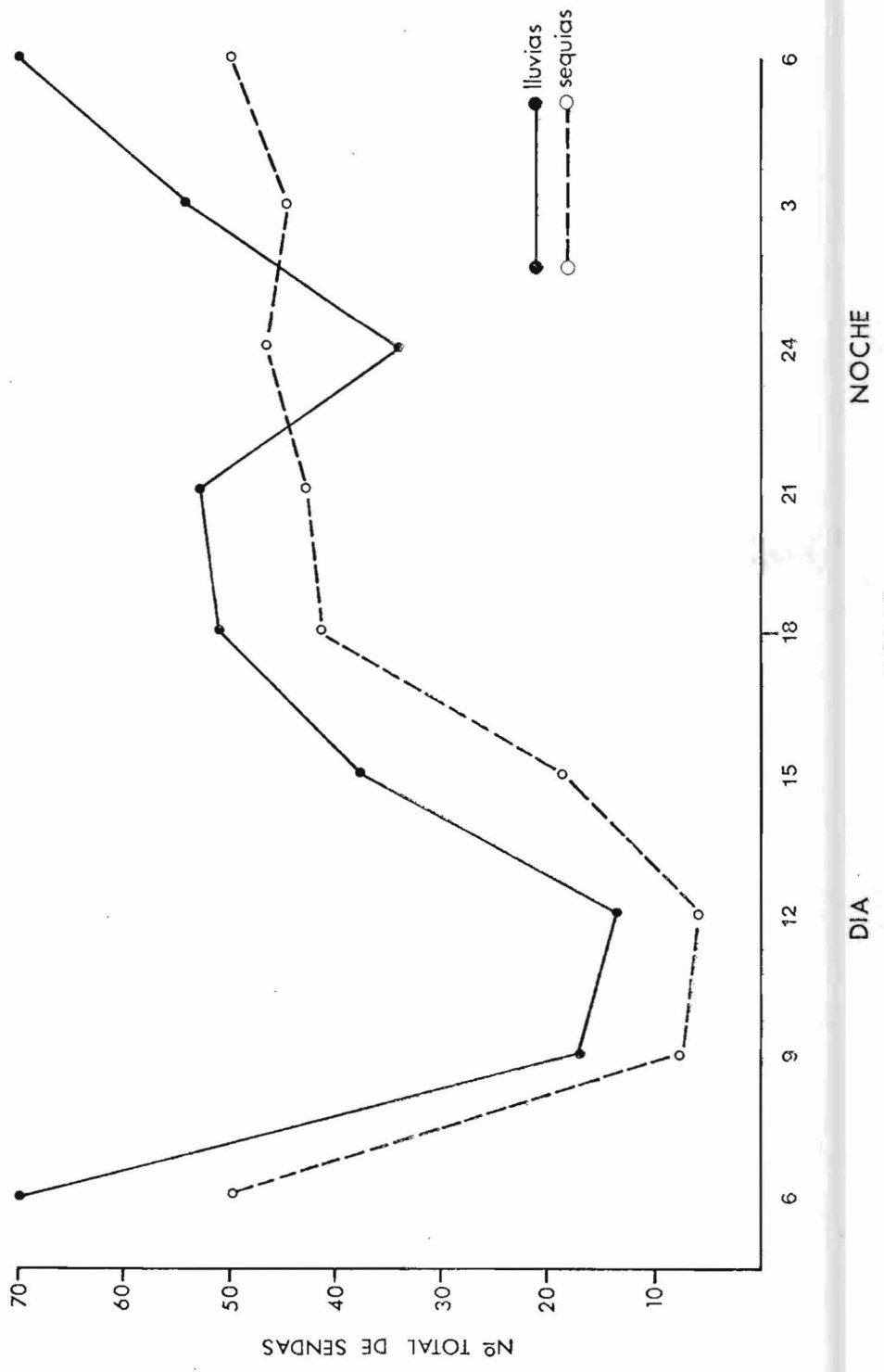
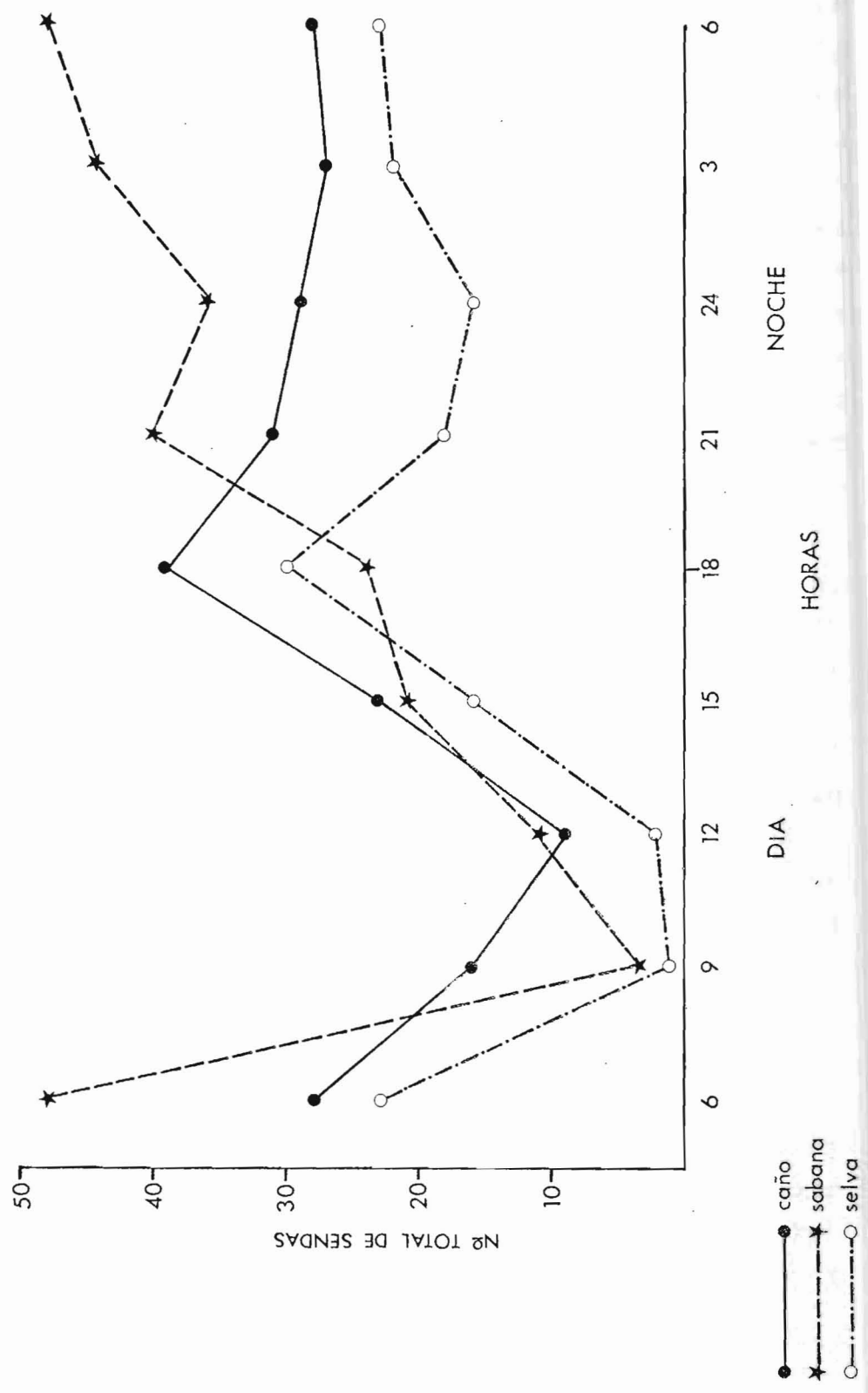


Fig. 30. Número total de sendas utilizadas por los chiguüires a lo largo del día según los biotopos que frecuentan en el área de estudio.



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 anti parásitos.

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 luga-

res 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 sabana 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 emocio nes en el hombre y los animales", sobre humanos, perros y varios animales domésticos, trata el comportamiento - descompuesto en elementos simples, que él llama expresio nes; no alcanza Darwin, sin embargo, a definir estos ele mentos, por lo que el descubrimiento queda en su obra en tre líneas.

Hubo de llegar el año 1919 en que Whitman en EE.UU., estudiando palomas, y Heinroth (1910), en Alemania, ob- servando patos y gansos, llamaron independiente y simul- táneamente la atención sobre la existencia de actos es- tereotipados, muy fijos y característicos de cada espe- cie, 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 norteamerica- nos tendieron a restar importancia a las pautas fijas - de comportamiento. Las escuelas europeas (Etología) y - norteamericana (Behaviorismo) que de aquí surgieron man- tuvieron por largo tiempo posiciones irreconciliables al respecto, en gran parte debido a un planteamiento erró- neo y simplista del problema.

Mantenida por los etólogos europeos la idea de la pauta fija con su connotación de "innata" (heredada e

incambiabile 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 divulguen.

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), Hum-

boldt (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 fue 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 si tuación general que precedía a la realización de cada pau ta. De esta manera, fue posible llegar a una idea general en cuanto a preferencias de ejecución y dirección, situa- ciones desencadenantes y efecto comunicativo sobre los - congéneres.

PAUTAS DE COMPORTAMIENTO

Se presentan a continuación los elementos del etogra- ma del chigüire:

1.- Alerta (Fig. 31)

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

Este comportamiento lo suelen realizar en mayor pro- porción 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 debi- dos principalmente a la presencia de chigüires extraños - al grupo, o bien situaciones de peligro creadas por anima- les de otra especie, ya que de un total de 270 observacio- nes, 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 si guen con la pauta que estaban previamente realizando, sin haber respuesta, y en el 17,9 % de los casos, ladran, 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 semi-cerrados.

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.

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 fue observada un total de 244 ocasiones, de ella, 36,2 % fue 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 % fue 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 chigüire, 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.

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 huída en el grupo v, así, de 181 registros, el 24,3 % provocaron alerta en algún individuo del grupo, el 15,4 % motivó la huída 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 hocico, el 51,5 % fue efectuado por machos adultos, el 30,5 % por jóve-

nes, 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 fro-tándolo mediante movimientos laterales contra el sustra-

to, quedando, si es en 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 198 % corresponde a éstas, el 25,8 % a jóvenes, el 24 % a machos adultos y - el 99 % 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 ga

nado 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 es tiran entre tanto las patas posteriores pudiendo incluso orinar sobre la vegetación.

Este tipo demarcaje 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.

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, solamente 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.

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.

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 delante

ras 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 3,5 % a crías.

En este comportamiento de lucha, de 65 registros de "unir hocico" solamente 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 intervie-

nen generalmente animales jóvenes: así, de 242 registros, en el 46,6 % eran éstos, el 34,2 % se trataba 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 otros animales del grupo, sobre todo a los jóvenes y crías; sin embargo, puede llevar al comportamien- to de lucha, tanto en jóvenes como en adultos. Es así que de 141 casos registrados, si bien en 106 no hubo respuesta con- creta, en 35 casos desencadenó el comportamiento de lucha.

Durante este comportamiento generalmente emiten el so nido trémulo.

17.-Erección

La erección se observa raramente, en el presente estu- dio solamente en tres ocasiones, en que un macho adulto, mientras dirigía hocico hacia otro macho adulto, presenta- ba erección, con movimientos del pene hacia arriba y aba- jo, aumentando la frecuencia de los movimientos.

Esta pauta fue observada después de perseguir repeti- das veces el ejecutante al receptor, continuándose des- pués 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 miem-

bros 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, masti-cándola con movimientos anteroposteriores de la mandíbula.

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 ejecu-tante 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 cuer-po.

De un total de 391 registros, en 45 % ocurrió en ma-chos 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 huída, 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 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 cua-

les 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.

25.-Locomoción (Fig. 38 y 39)

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.

26.-Ladrido (Fig. 40)

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

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 huida. 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 huida 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 huida y en 8 casos no ocurrió nada en los congéneres.

27.-Sonido de llamada (Fig. 41)

El sujeto, estirando el cuello, emite un sonido agudo de alta intensidad, produciendo varios en sucesión. En el espectograma 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. 42)

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 3-6 Khz) y de alta intensidad, generalmente entrecortado, aunque a veces también continuo. Cada sílaba del chillido suele durar 2 mseg.

30.-Sonido trémulo (Fig. 43)

Los chigüires emiten al desplazarse, acercarse, per-

seguir, 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 disminu-

ción 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

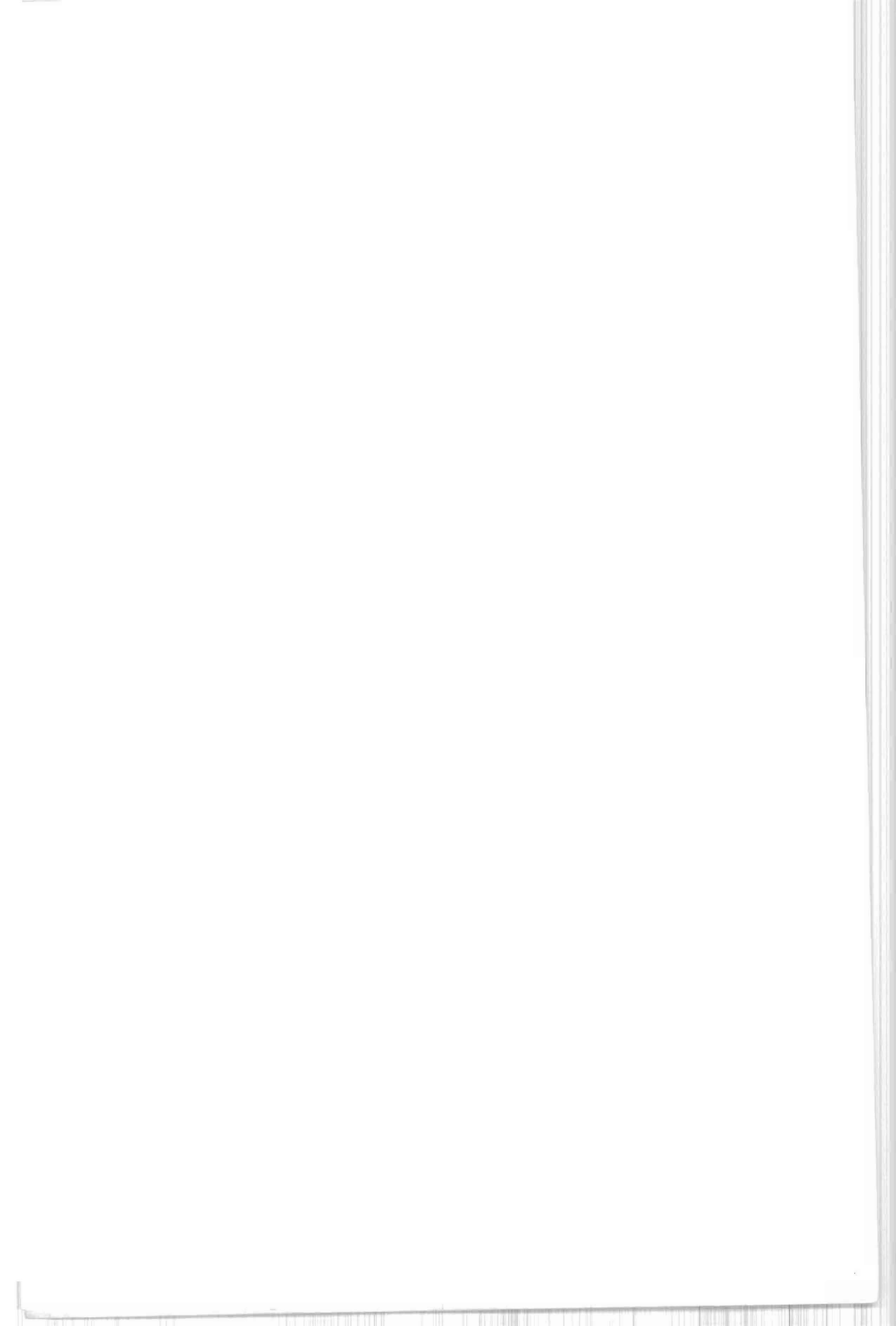
función original de morder. Las pautas sonoras, aunque pocas, son, naturalmente, especializadas, y es prácticamente imposible trazar su origen evolutivo.

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.

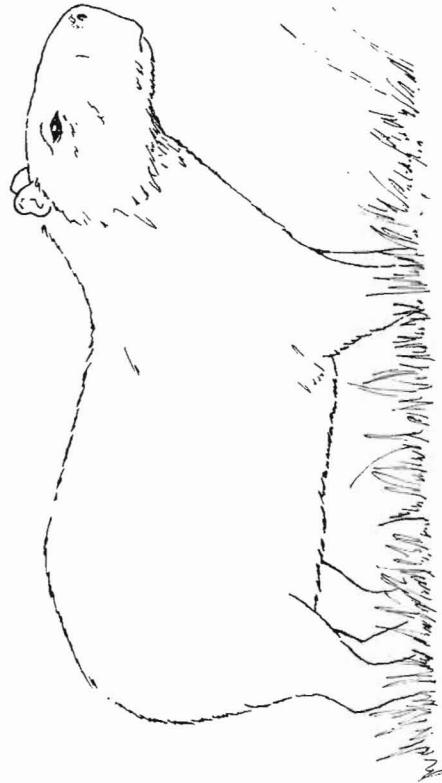
Los sonidos de llamada, producidos por situaciones de stress, presentan características típicas de roedores, son chillidos sobre todo continuos y con cierta probabilidad deben incluir ultrasonidos, como es frecuente en la comunicación materno-filial en los roedores que se han estudiado.

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 aparato genital o quizá provocando la ovulación.

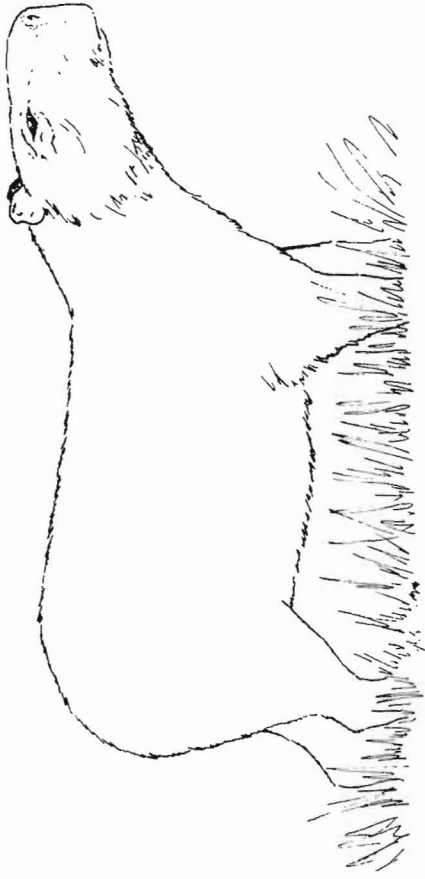


El macho no debe necesitar de mucha estimulación erótica para la erección (presentan hueso peneano), aunque puede precisar varias cópulas para la eyaculación.

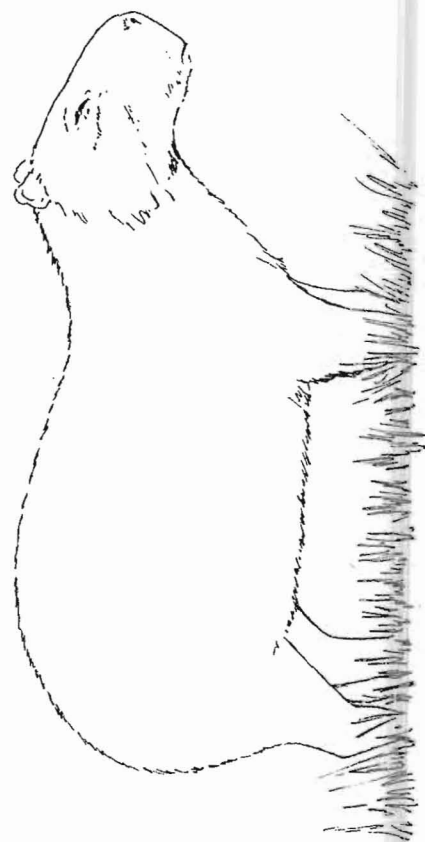
Fig. 31



ALERTA

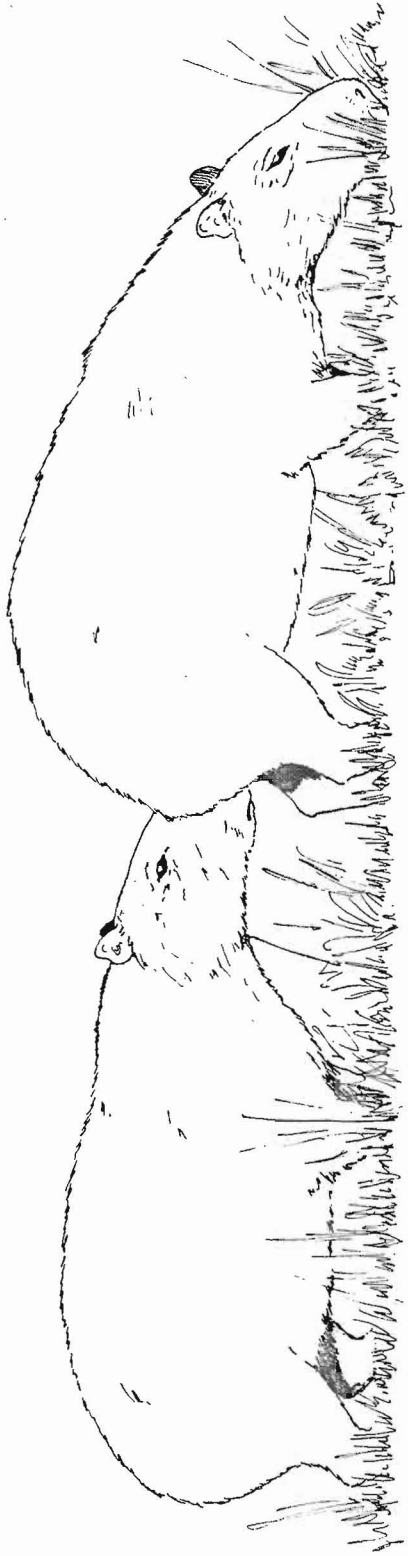


VENTEAR

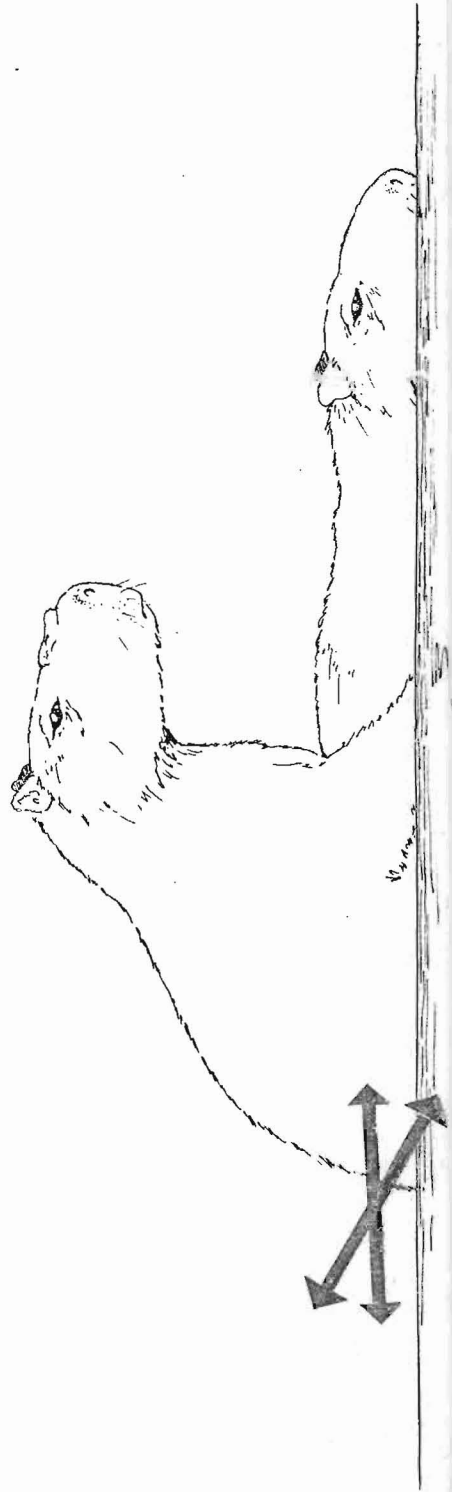


INMOVIL

Fig. 32

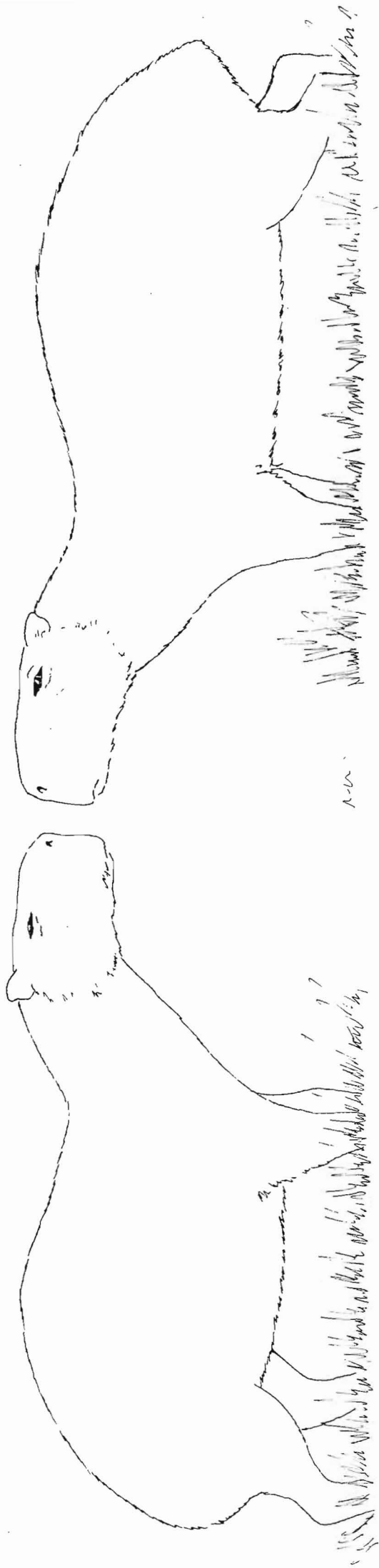


OLFATEAR GENITALES



COPULA

Fig. 33

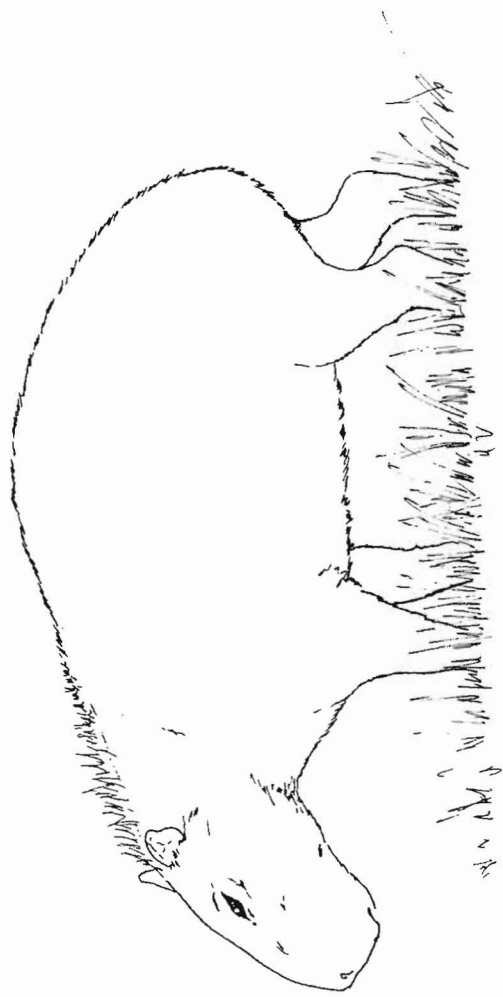


DIRIGIR HOCICO - LUCHA

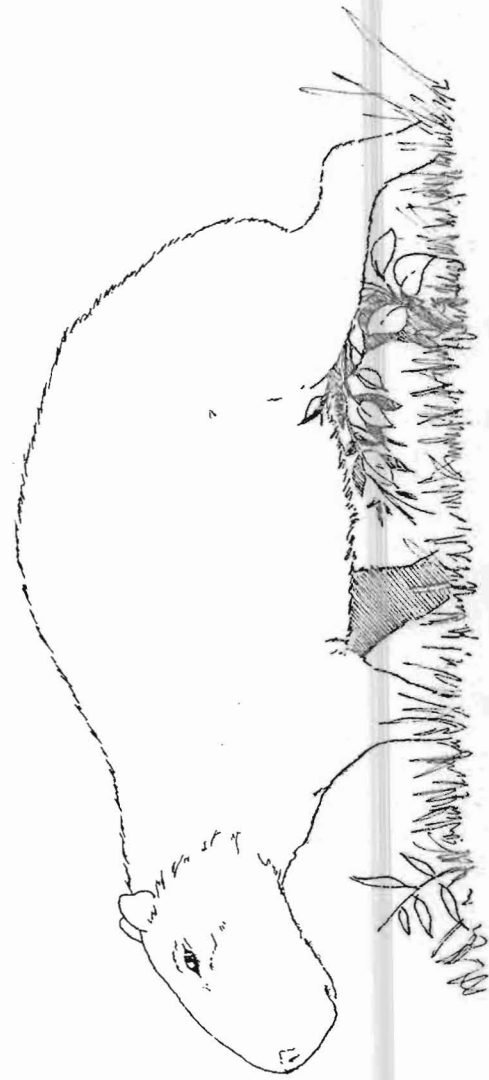


ESTIRAR CUELLO - LUCHA

Fig. 34

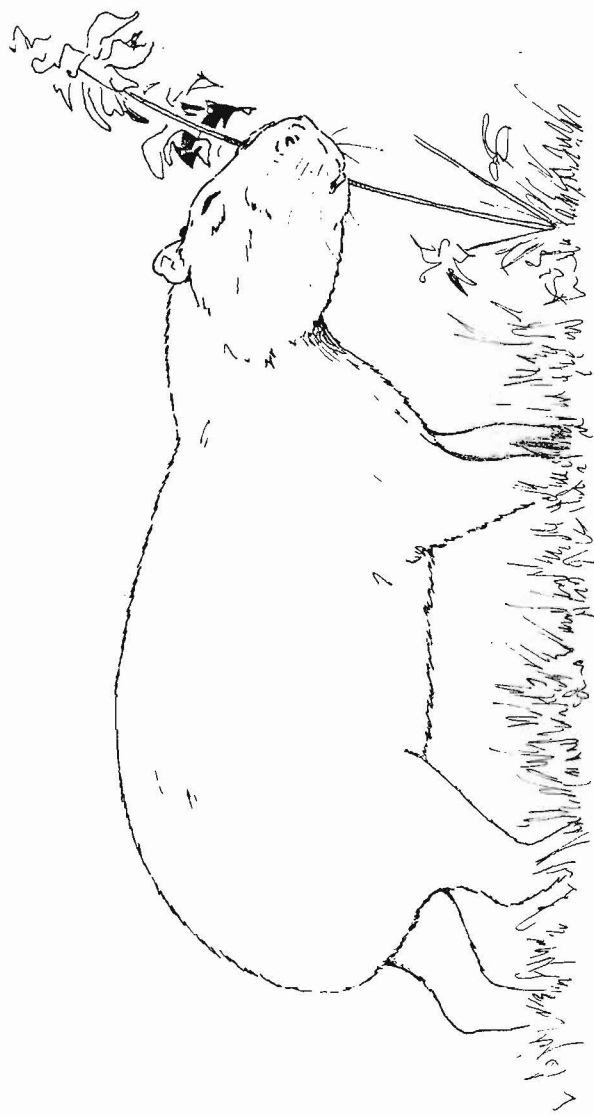


ERIZAR PELAJE



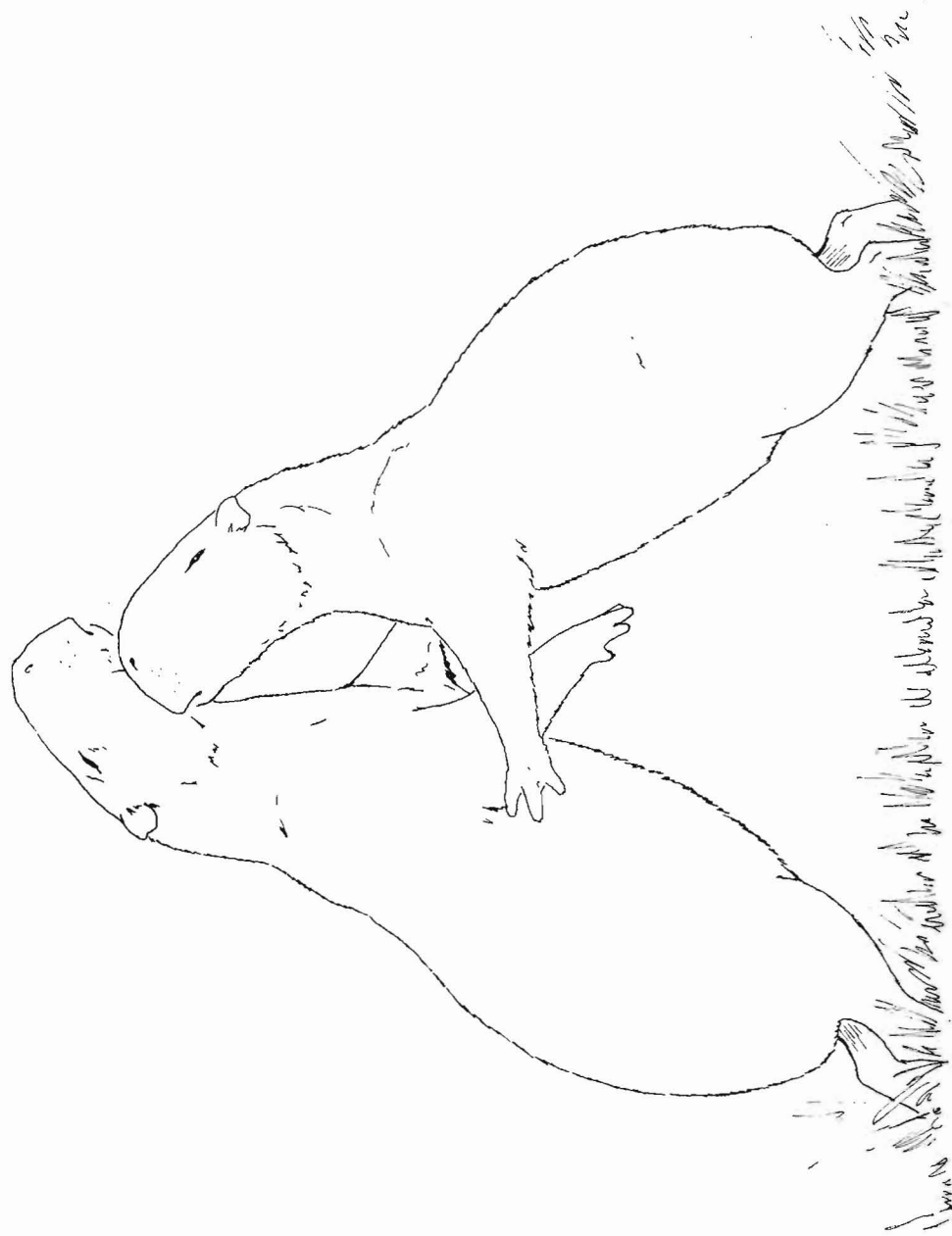
MARCAJE CON GENITALES

Fig. 35



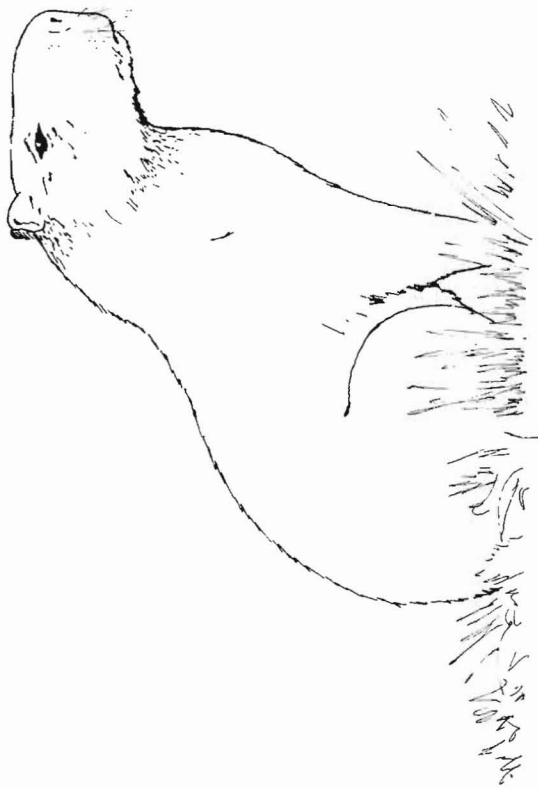
MARCAR CON HOCICO

Fig. 36



ABRAZO — LUCHA

Fig. 37



SENTADO

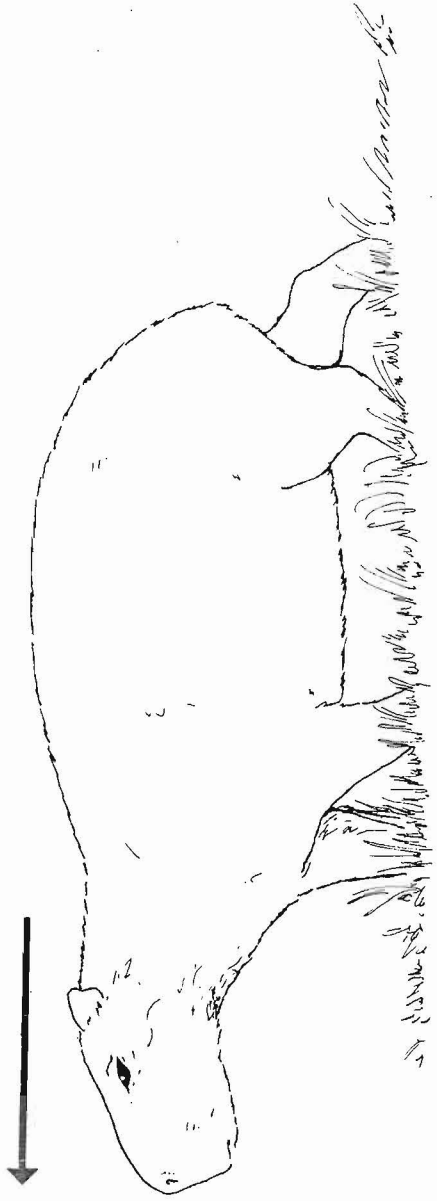


DESCANSO

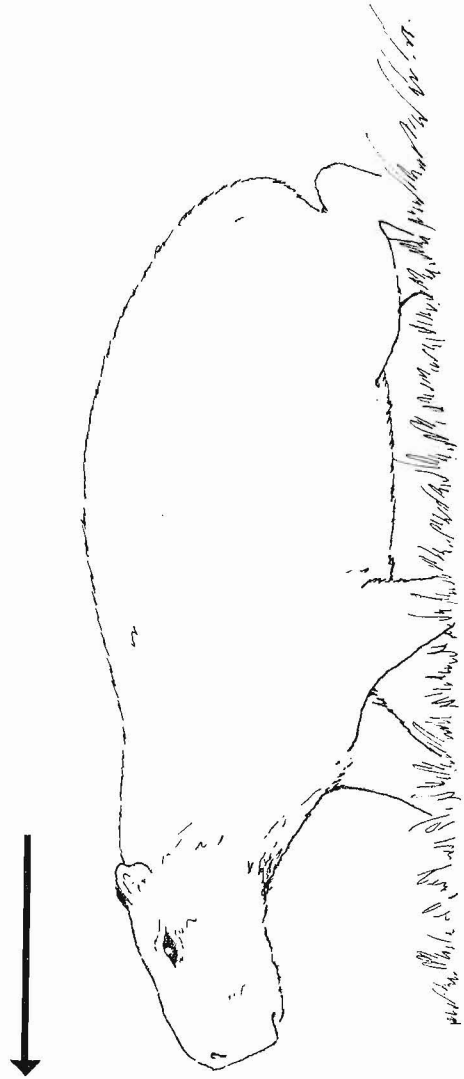


ACOSTADO

Fig. 38

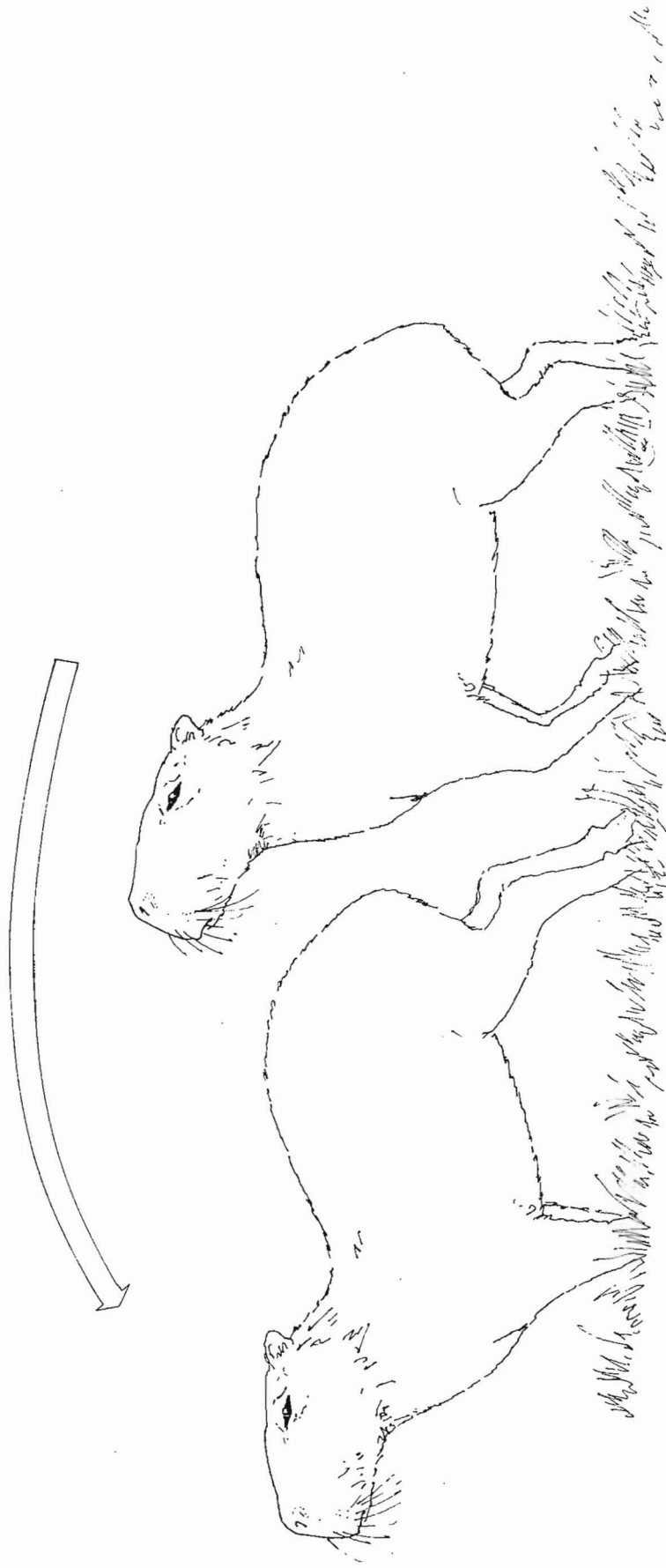


PASO DE ANDADURA



TROTE

Fig. 39



GALLOPE

Fig. 40

LADRIDO

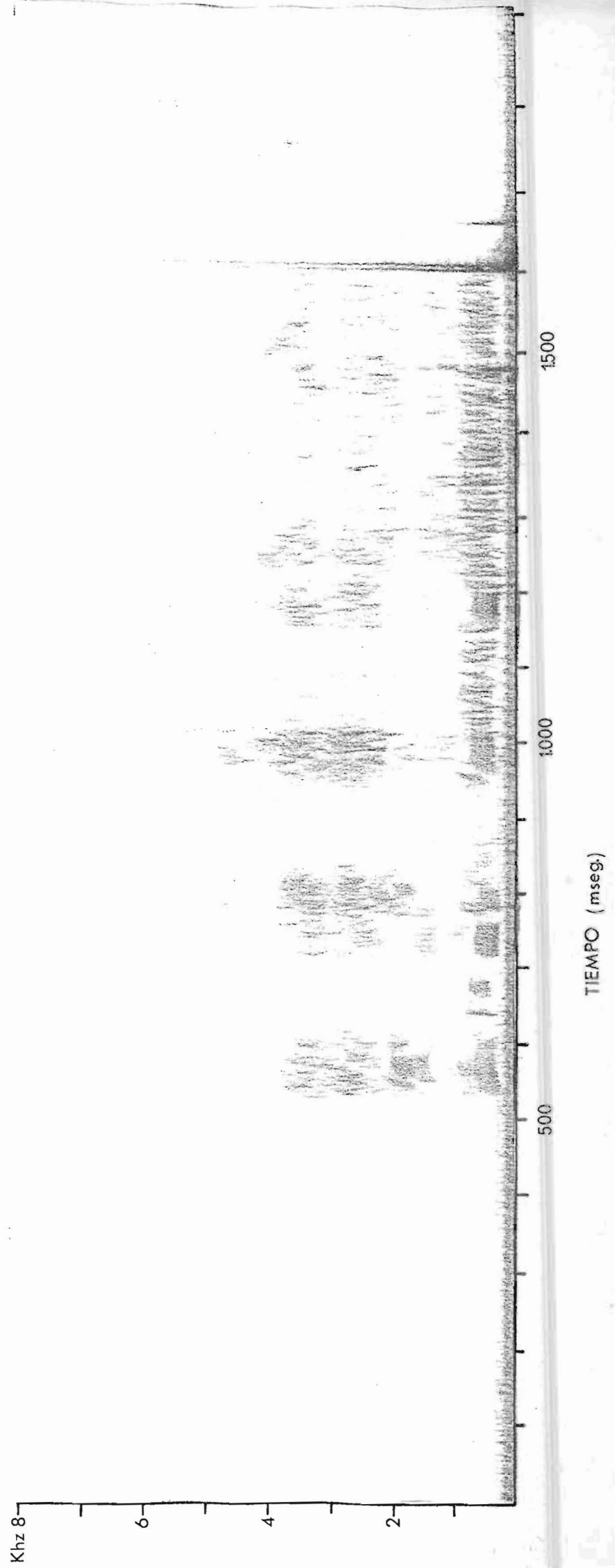


Fig. 41

SONIDO DE LLAMADA

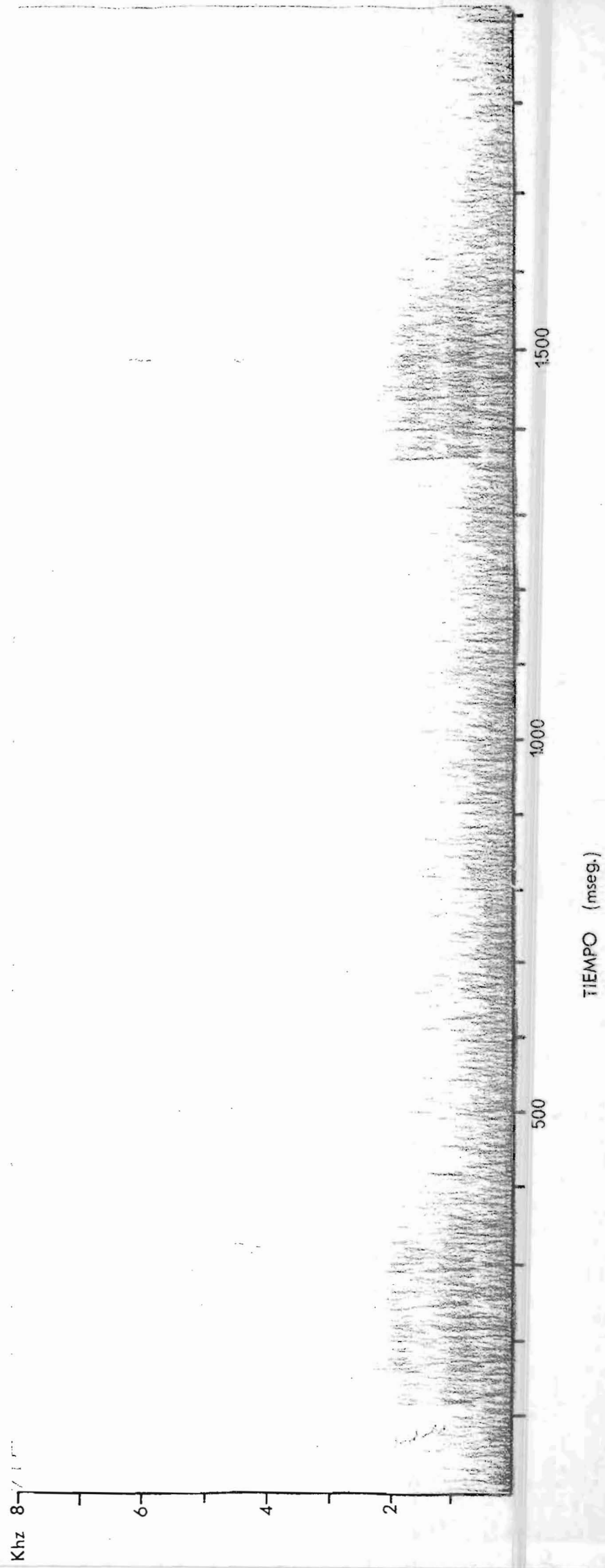


Fig. 42

CHILLIDO

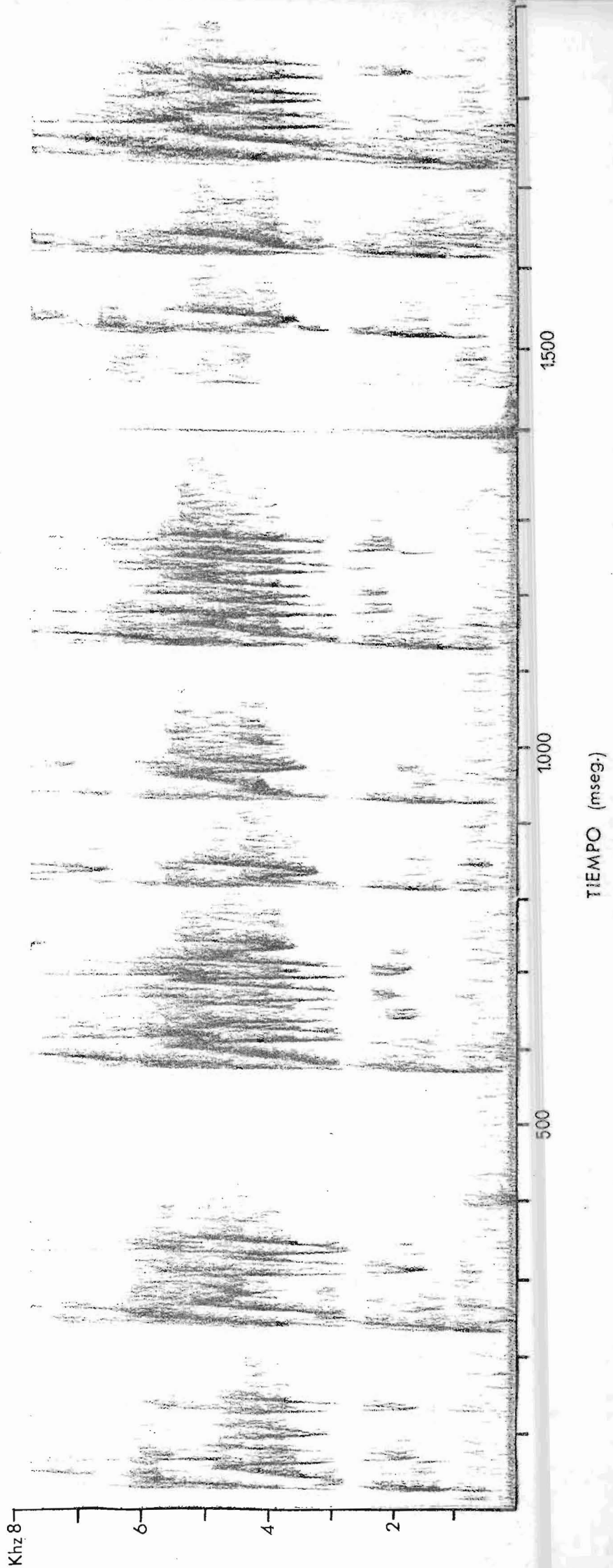
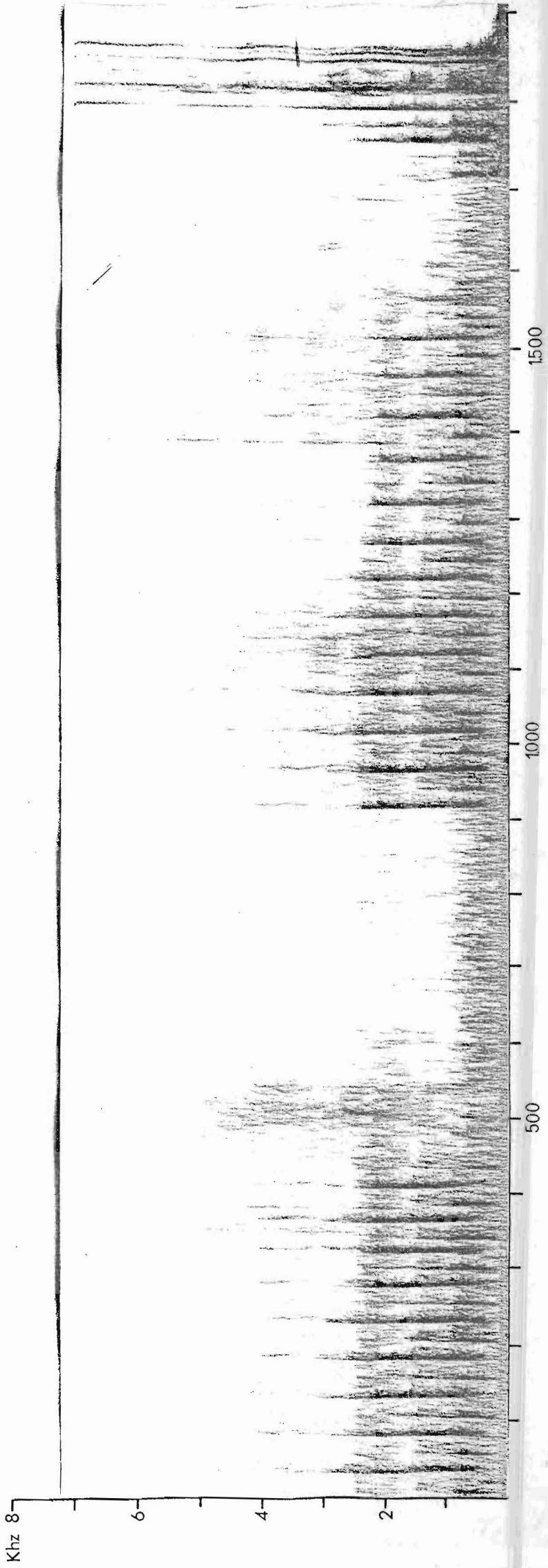


Fig. 43

SONIDO TREMULO



TIEMPO (mseg.)

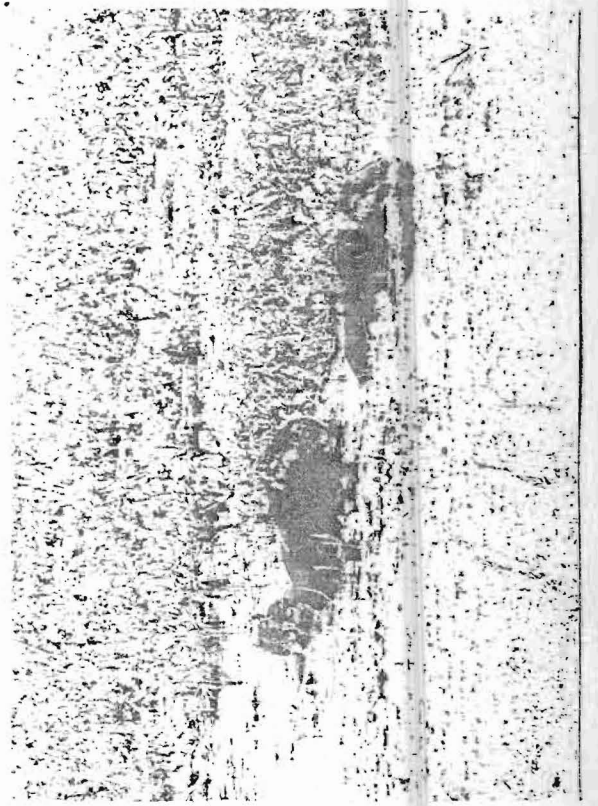
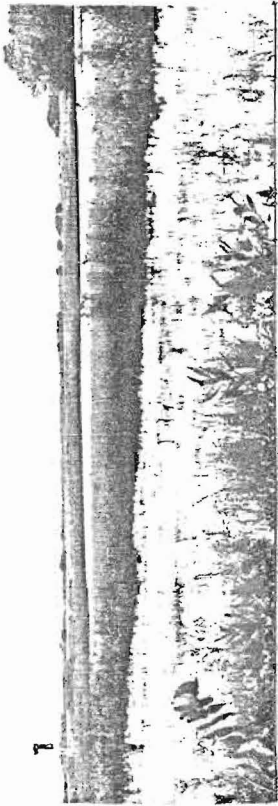
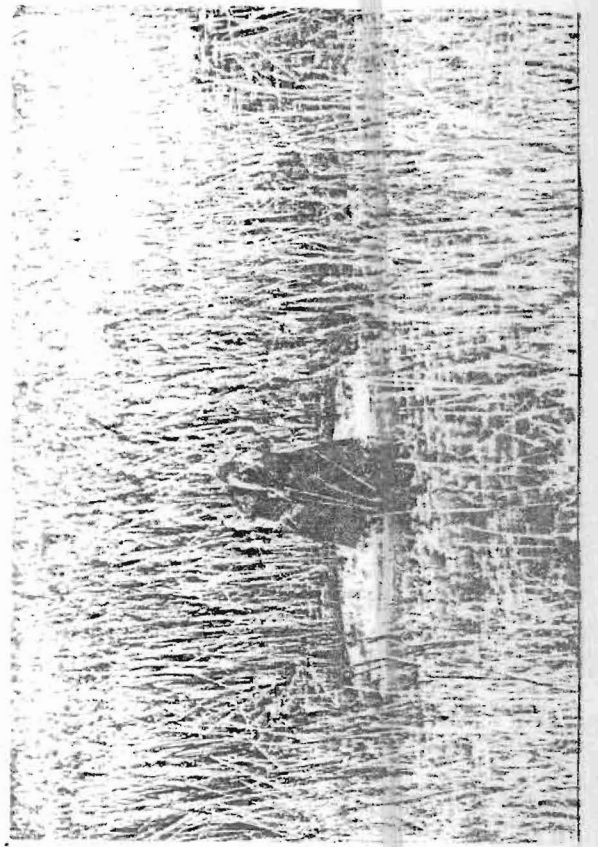
LAMINA III

Area de campeo de uno de
los grupos observados y
casamata de observación.

Huida

Desplazamiento

Abrazo - Lucha



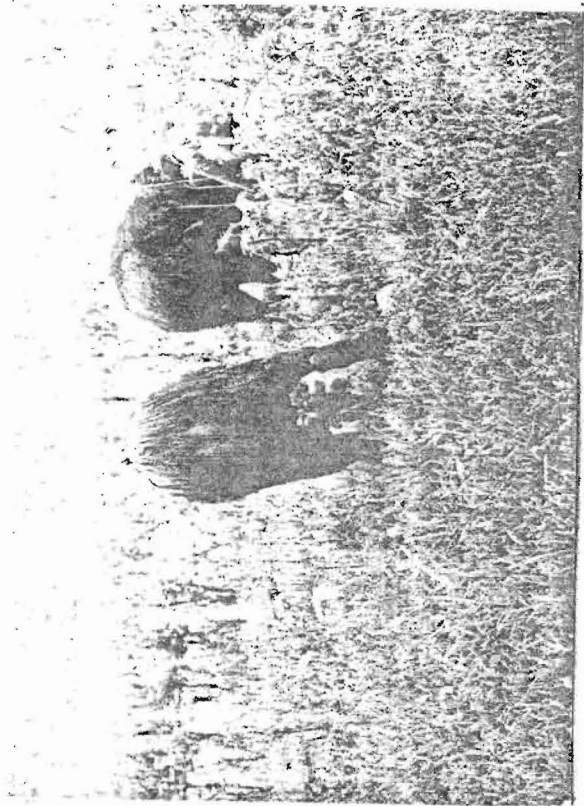
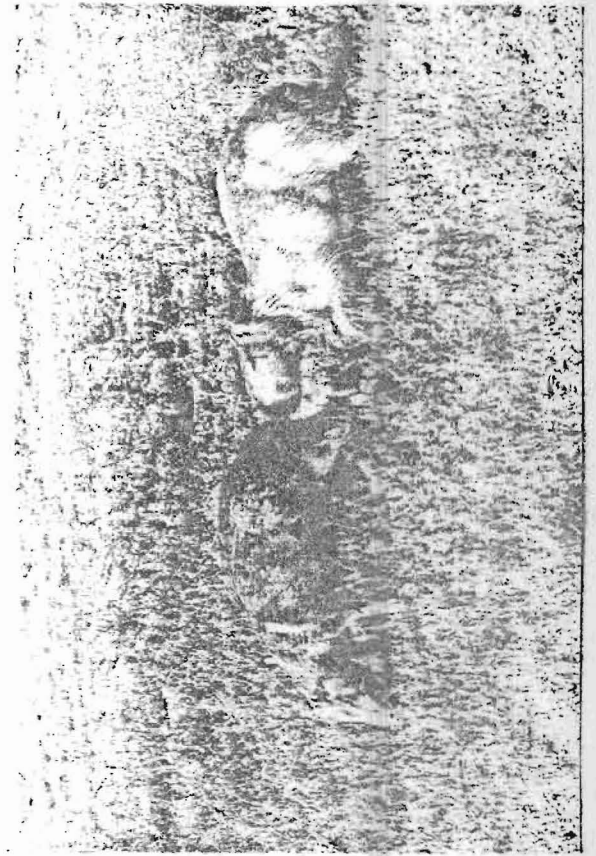
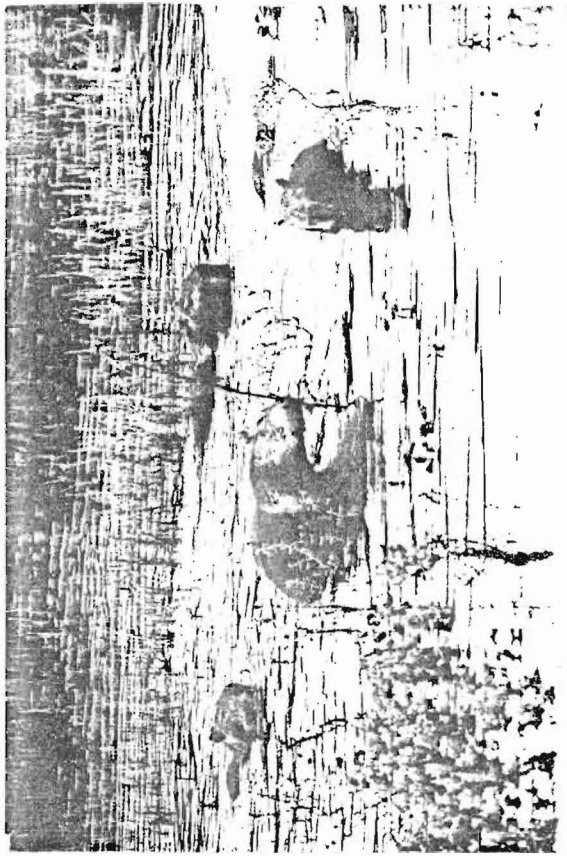
LAMINA IV

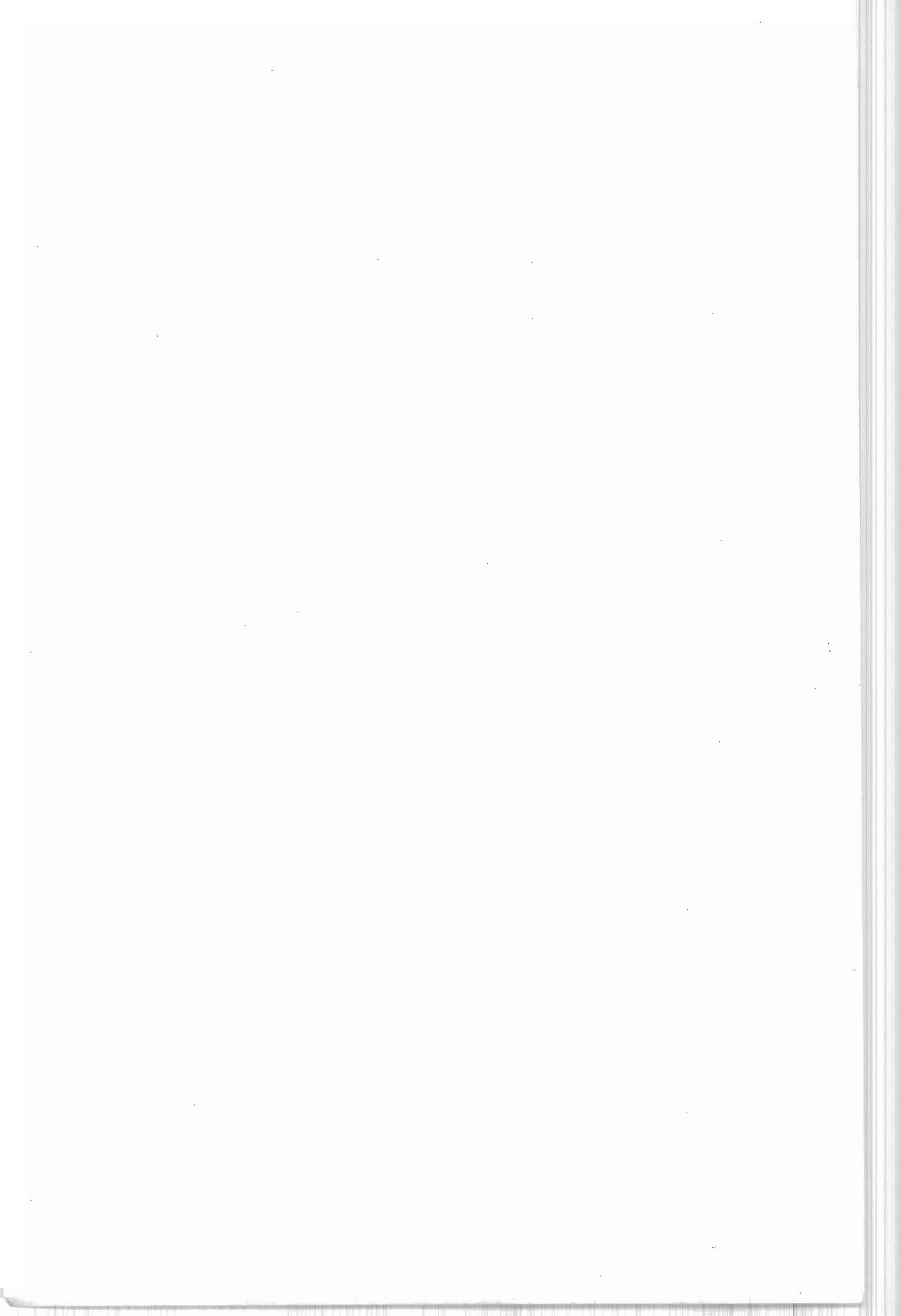
Marcar con genitales

Marcar con hocico

Perseguir

Olfatear





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 Wiekema (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 adultos, 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 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 2.615 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 8.487 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 $X_{ij} - \bar{X}_i - \bar{X}_j + \bar{\bar{X}}$, 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.44 se presenta el dendograma de las agrupaciones para los machos adultos.

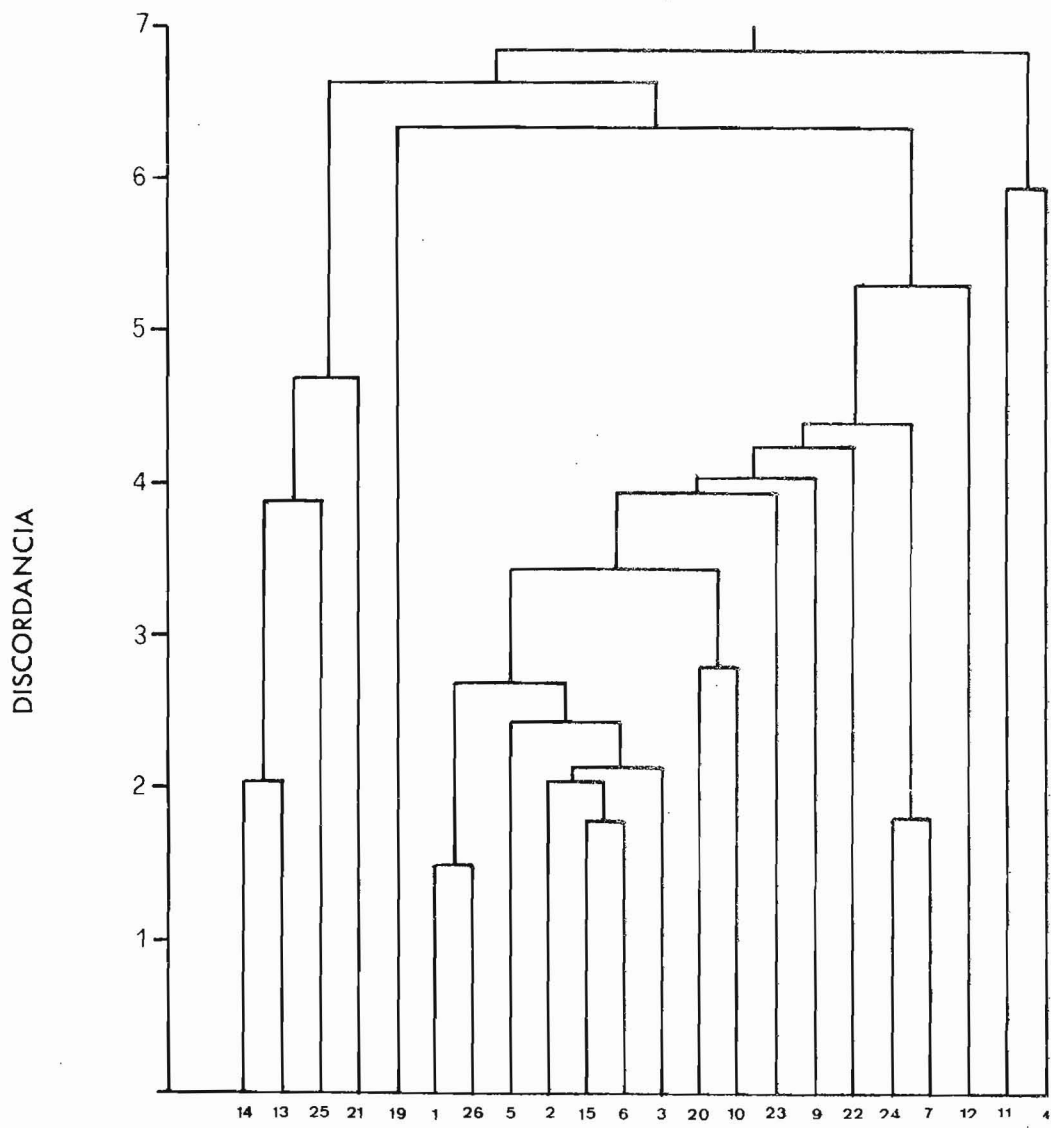
Aquí se observa que la pauta marcar con hocico y marcar con genitales se encuentran unidas entre sí, apareciendo relativamente separadas de locomoción y pastar, con las que guardan, sin embargo, cierta relación.

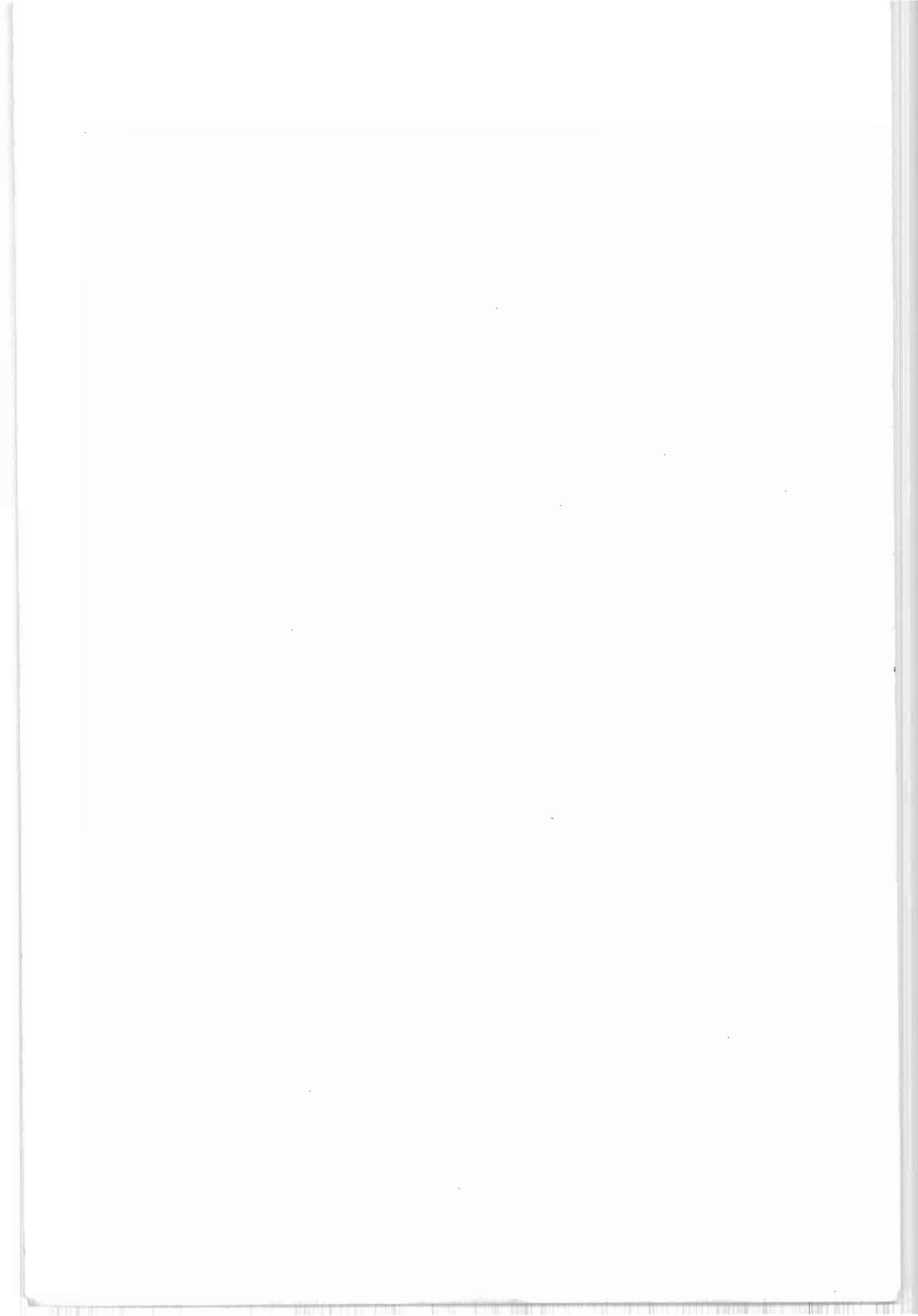
Otra agrupación importante la constituyen dirigir hocico y perseguir, mientras que descanso y huir aparecen bastante independientes de todos los demás actos. Un gran bloque de pautas lo integra el resto de ellas; en él se aprecian, sin embargo, subgrupos de (1) alerta-ladrido, (2) ventear-inmóvil-lucha-arrancada-olfatear,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

Fig. 44. Estructura intraindividual. Representación de los resultados del análisis de agrupaciones para machos adultos.

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

MACHOS ADULTOS





Hembras adultas

En la Fig. 45 se presenta el dendograma 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 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. 46 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.

Fig. 45. Estructura intraindividual. Representación de los resultados del análisis de agrupaciones para hembras adultas.

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

HEMRAS ADULTAS

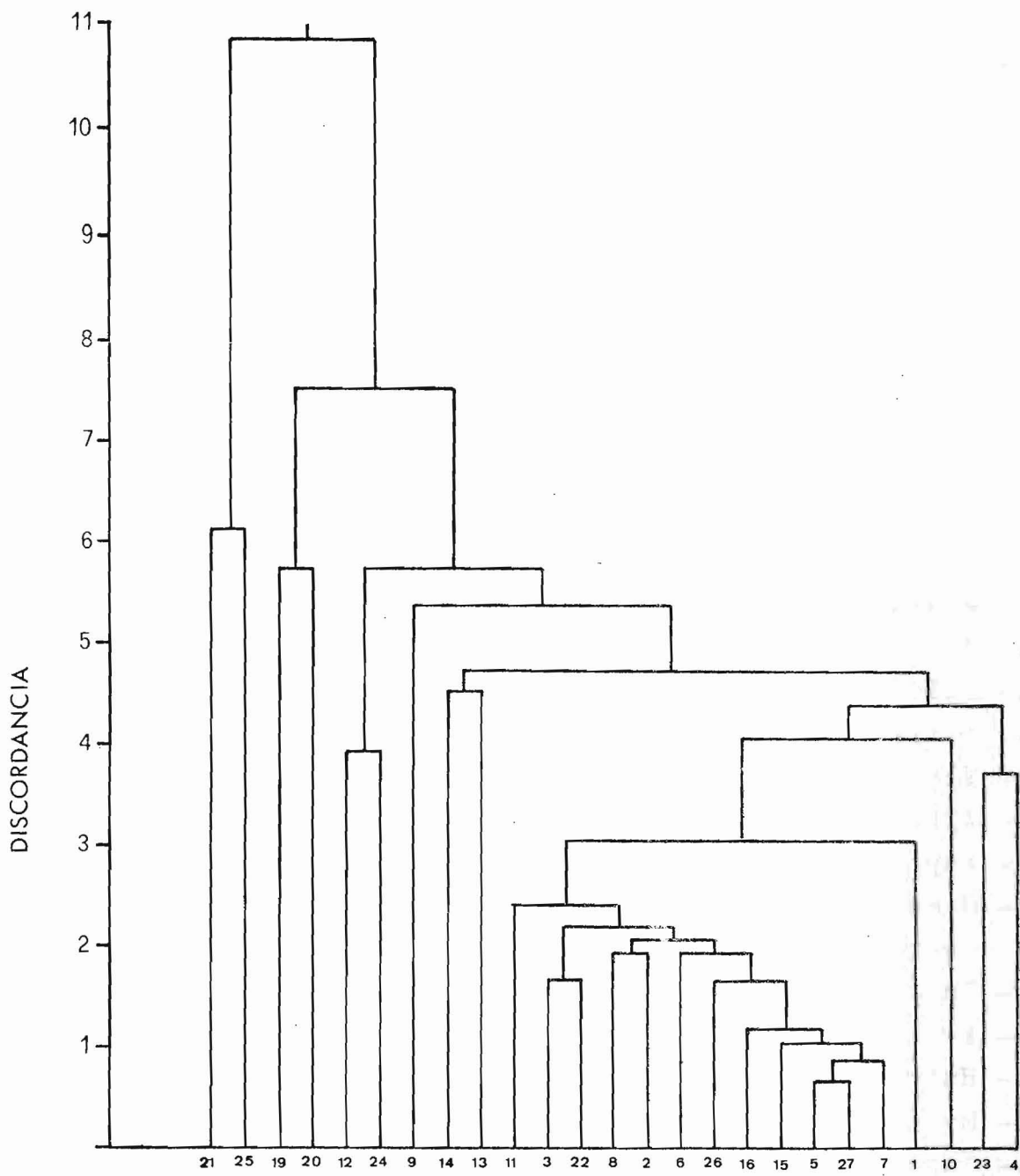
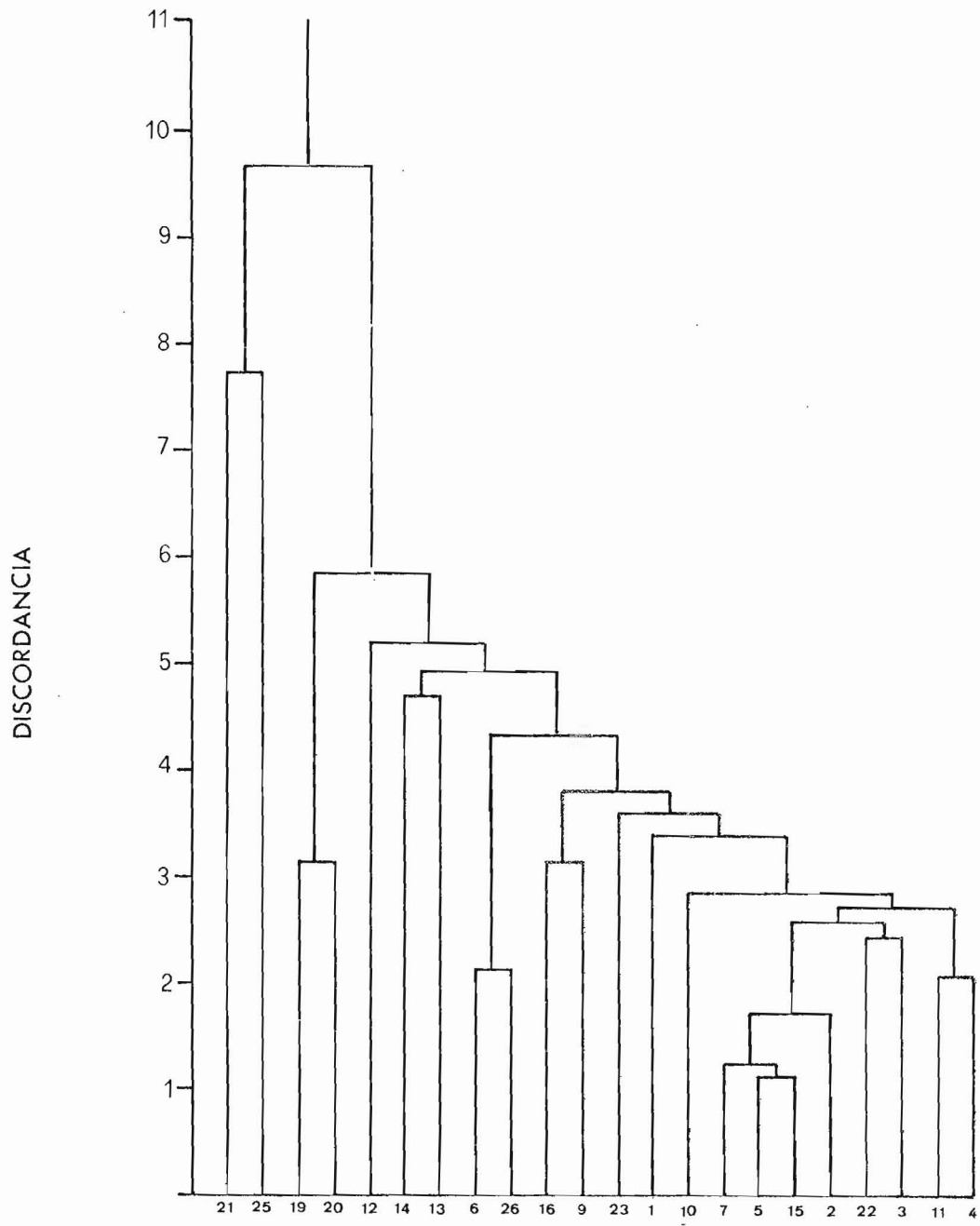


Fig. 46. Estructura intraindividual. Representación de los resultados del análisis de agrupaciones para individuos jóvenes.

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

JOVENES





Crías

Se mantiene en las crías la relación descanso-locomoción-sentado-pastar, grupo que en esta clase de edad alcanza la máxima cohesión (Fig. 47). 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. 48 se representa el dendograma 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 arran cada 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.

Fig. 47. Estructura intraindividual. Representación de los resultados del análisis de agrupaciones para las crías.

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

CRIAS

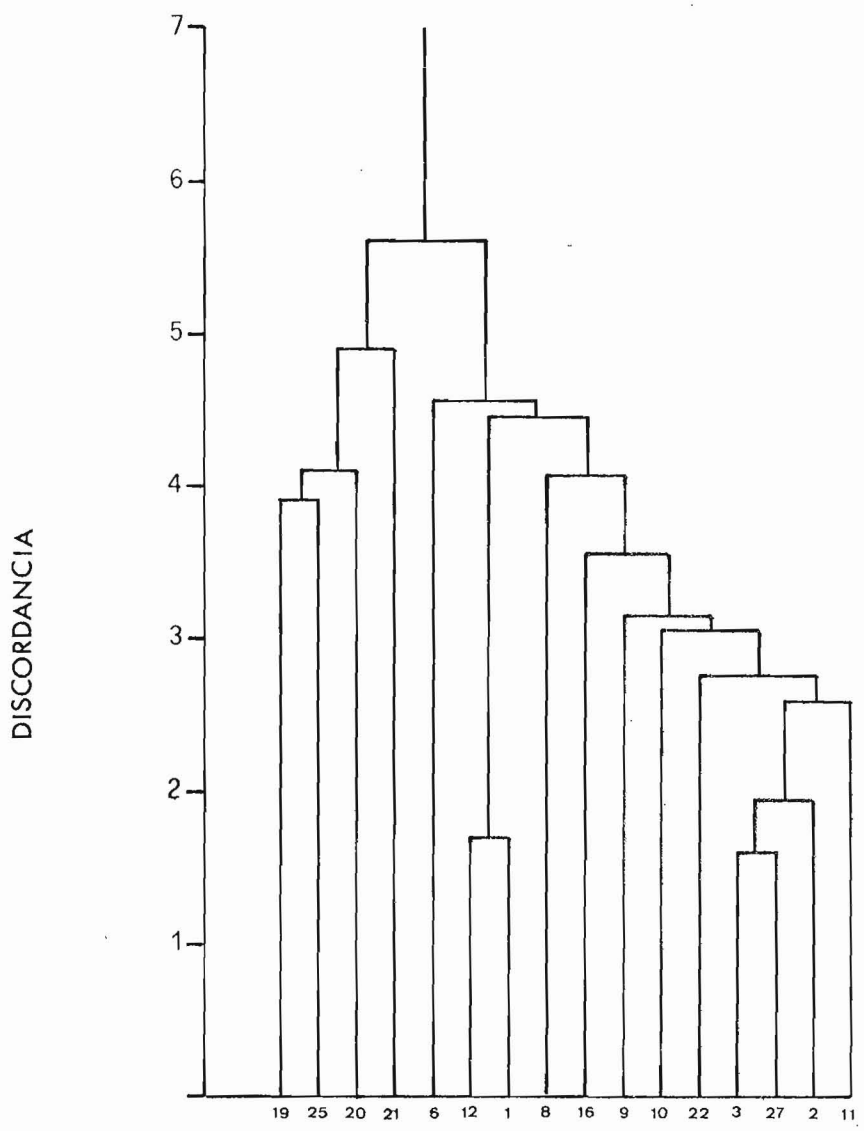
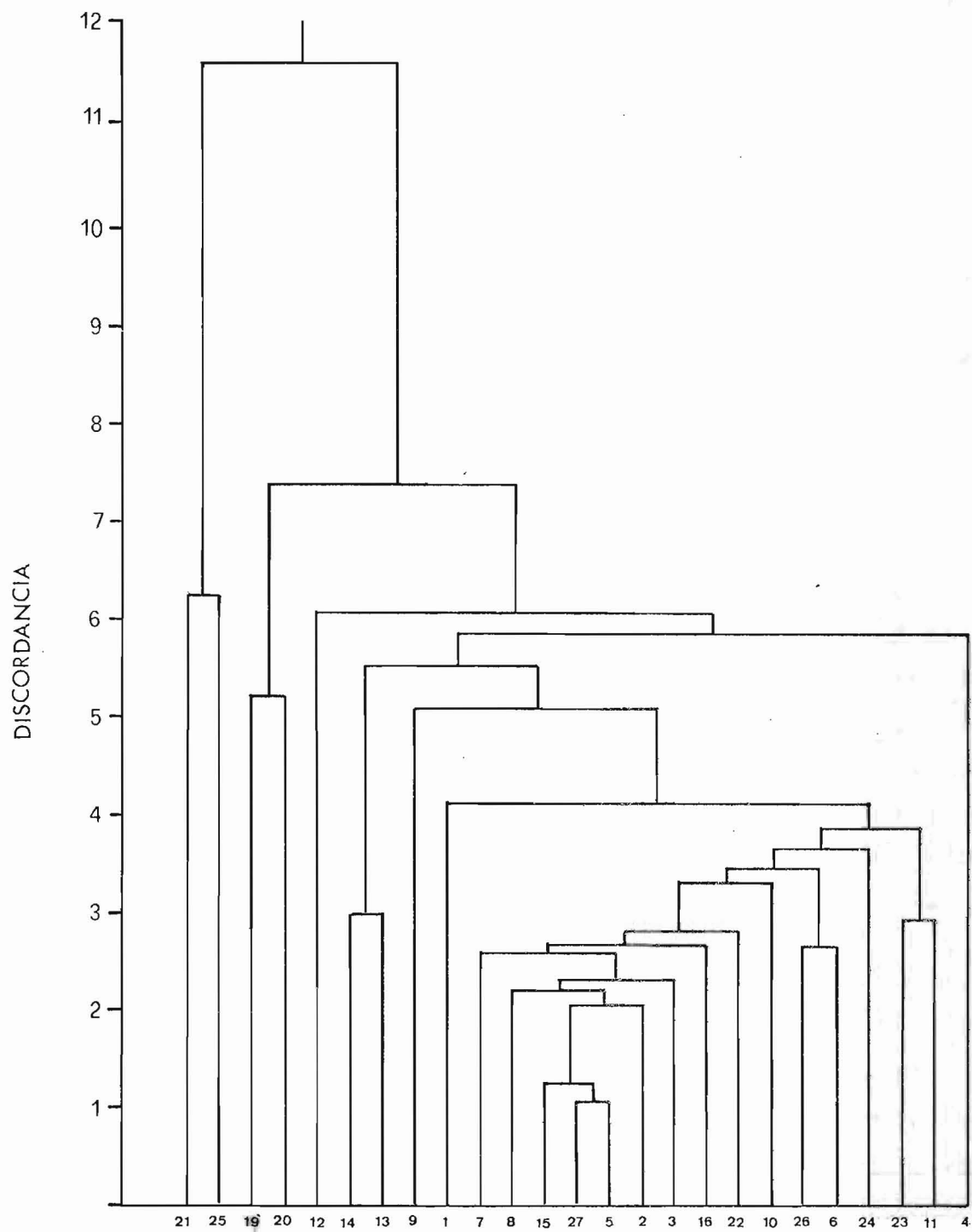


Fig. 48. Estructura intraindividual. Representación de los resultados del análisis de agrupaciones para el total de los individuos.

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

TOTALES



Análisis de componentes principales

Una vez obtenidas las matrices de transición y contigüidad, así como su estandarización según la relación anteriormente descrita, y realizado el análisis de componentes principales, se obtuvieron las agrupaciones y factores 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. 49) como en el de transición (Tabla 3 y Fig. 50) 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.

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.

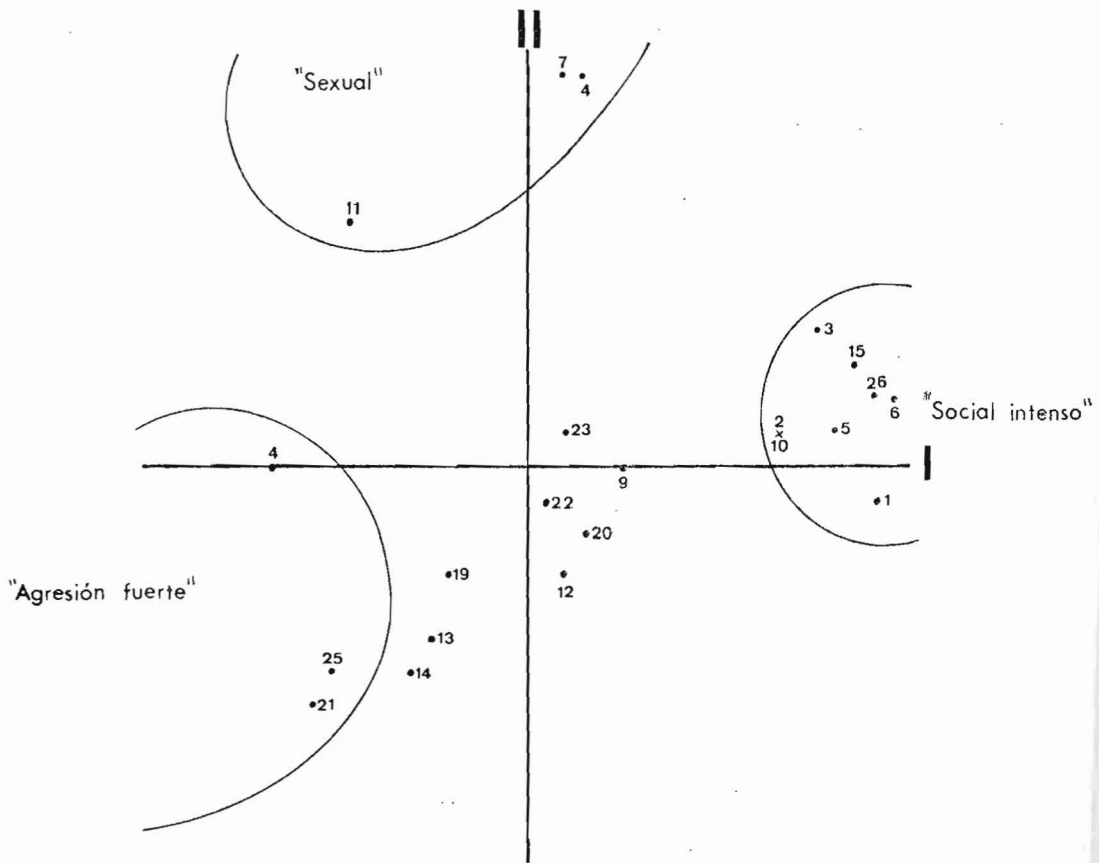
El primer componente "social intenso"- "agresión fuerte" viene definido por la absorción de las pautas arrancada, alerta, ladrido, luchar, ventear, olfatear, inmóvil, rascarse (positiva) y dirigir hocico, perseguir, pastar y

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).

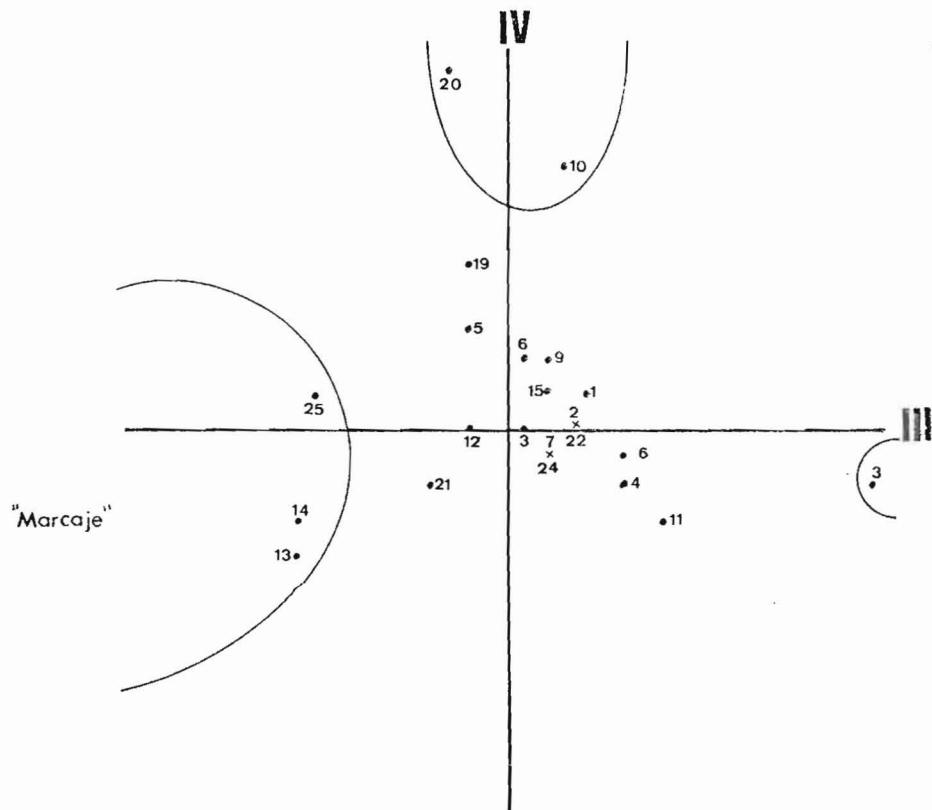
Elementos de conducta	Componentes				
	I	II	III	IV	V
Arrancada	94	14	3	13	9
Alerta	89	-6	18	10	7
Ladrear	89	16	28	-4	4
Luchar	86	26	8	12	17
Ventear	80	6	-9	21	3
Olfatear	73	29	6	2	3
Inmóvil	66	10	17	4	0
Rascarse	64	10	13	65	18
Dirigir hocico	-67	0	30	-18	-25
Copular	17	95	8	-6	-2
Empujar	10	95	10	-11	-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. 49. 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 | 16.- Juego |
| 2.- Inmóvil | 17.- Erección |
| 3.- Olfatear | 18.- Bostezo |
| 4.- Dirigir hocico | 19.- Descanso |
| 5.- Ventear | 20.- Sentado |
| 6.- Arrancada | 21.- Pastar |
| 7.- Empujar | 22.- Aproximarse |
| 8.- Mamar | 23.- Erizar pelaje |
| 9.- Revolcarse | 24.- Copular |
| 10.- Rascarse | 25.- Locomoción |
| 11.- Perseguir | 26.- Ladrido |
| 12.- Huir | 27.- Sonido de llamada |
| 13.- Marcar con genitales | 28.- Castañeteo de dientes |
| 14.- Marcar con hocico | 29.- Chillido |
| 15.- Luchar | |



MACHOS ADULTOS
ANALISIS DE CONTIGÜIDAD



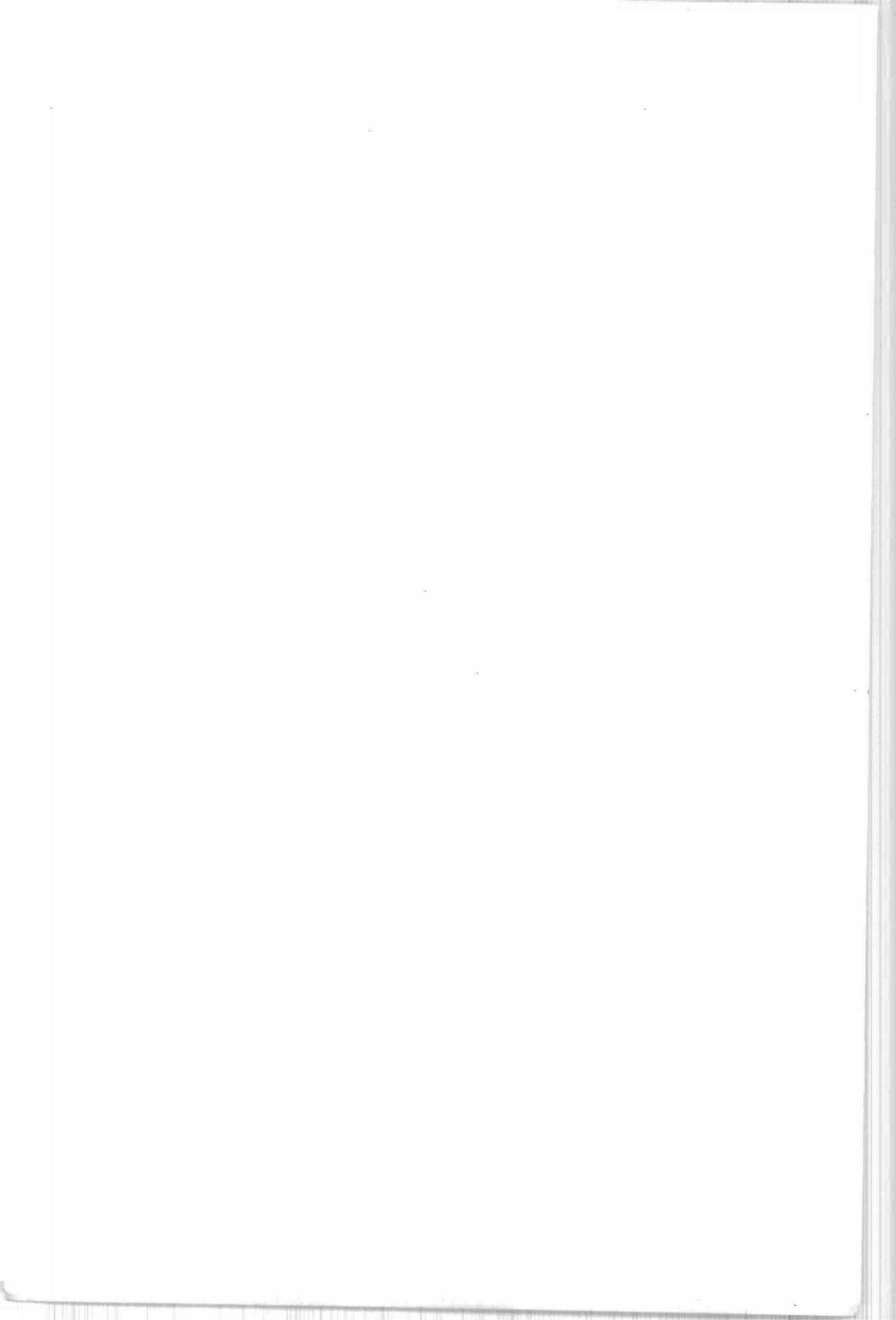
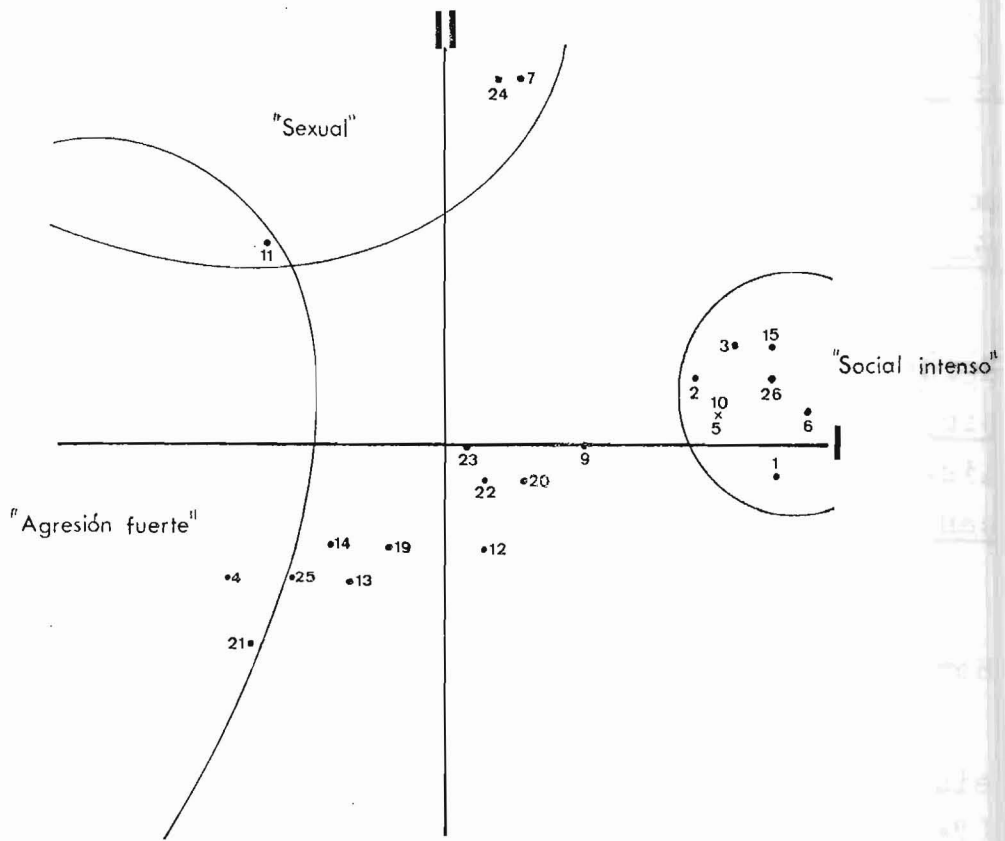


Tabla 3 - Análisis de transición de pautas. Factores de carga (multiplicados por cien) sobre los cinco primeros ejes y su varianza absorbida (machos adultos).

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 %

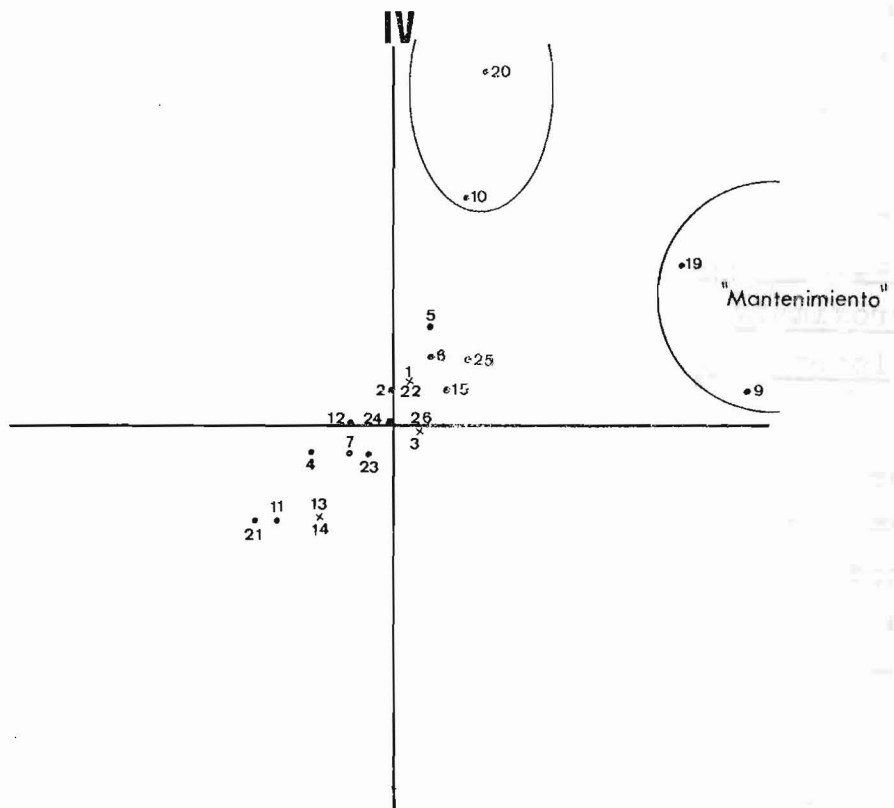
Fig. 50. Estructura intraindividual. Representación de los factores de carga de las variables sobre los ejes obtenidos del análisis de componentes principales a partir de la matriz de transiciones para machos adultos.

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



MACHOS ADULTOS

ANALISIS DE TRANSICIONES



locomoción (negativo).

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.

Hembras adultas

La proporción de la varianza absorbida en los análisis de contigüidad (Tabla 4 Fig. 51) y de transición (Tabla 5 Fig. 52) 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".

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).

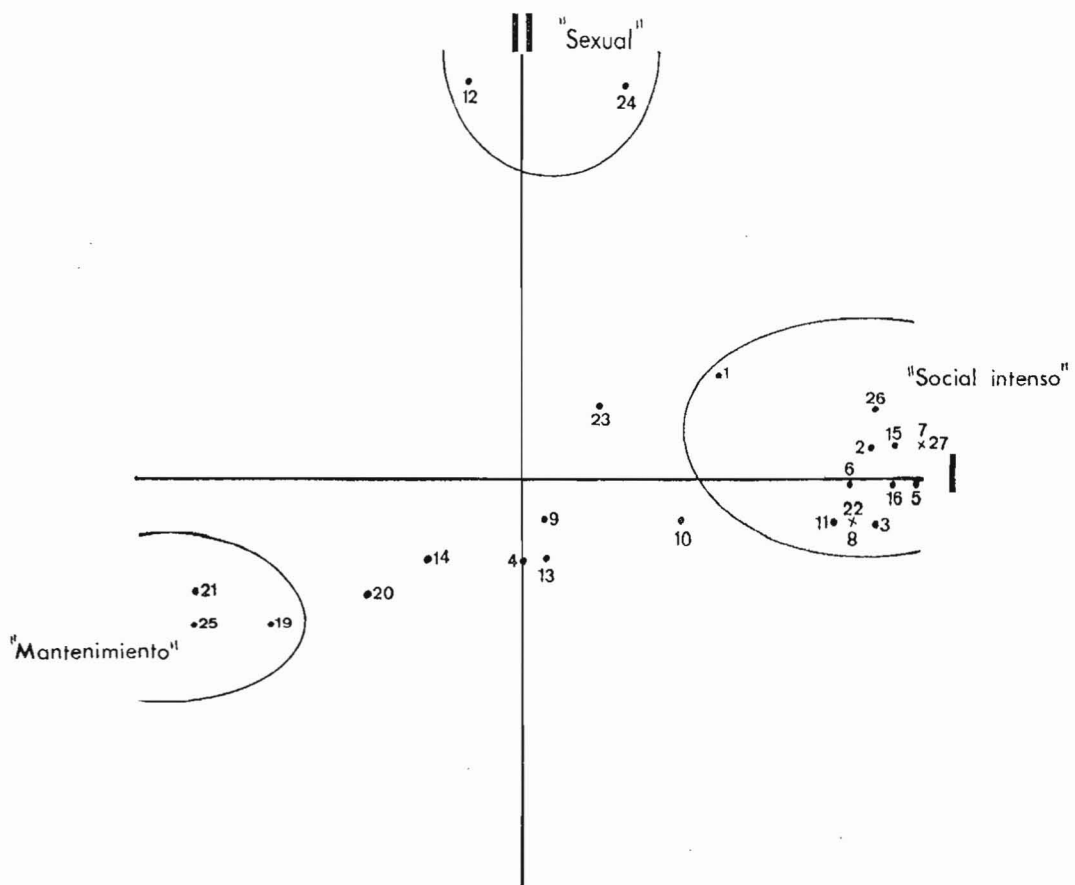
El componente "agresión fuerte" viene definido por las pautas dirigir hocico, erizarse y perseguir, aunque estos actos se agrupan solamente en el análisis de contigüidad, pues en el de transición el tercer eje absorbe las pautas rascarse y sentarse, integradas dentro de mantenimiento.

Tabla 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
Ladrar	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. 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 hembras adultas.

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



HEMBRAS ADULTAS

ANALISIS DE CONTIGÜIDAD

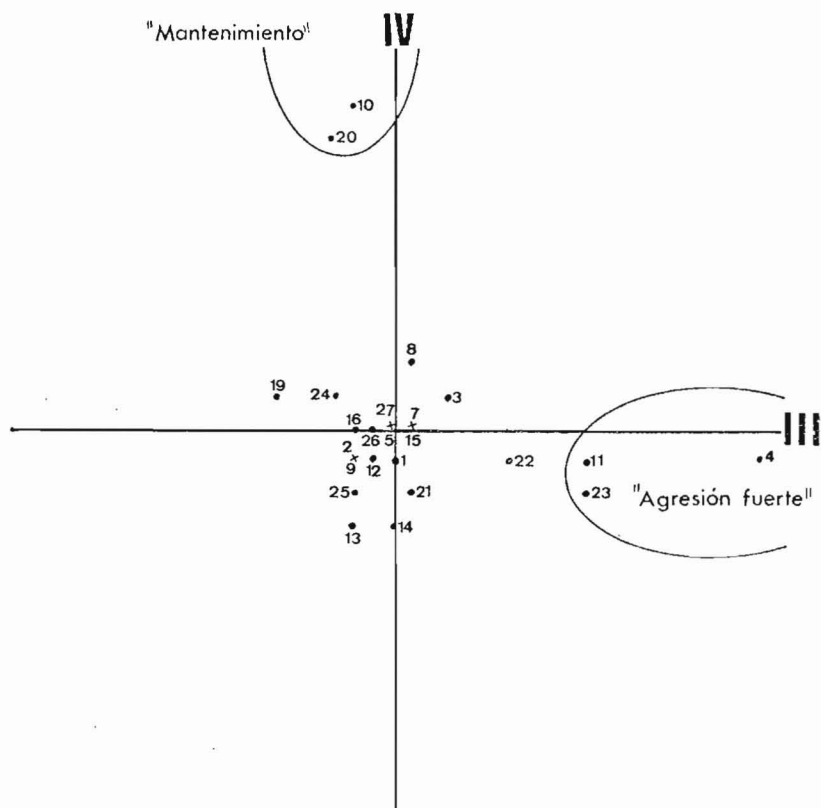


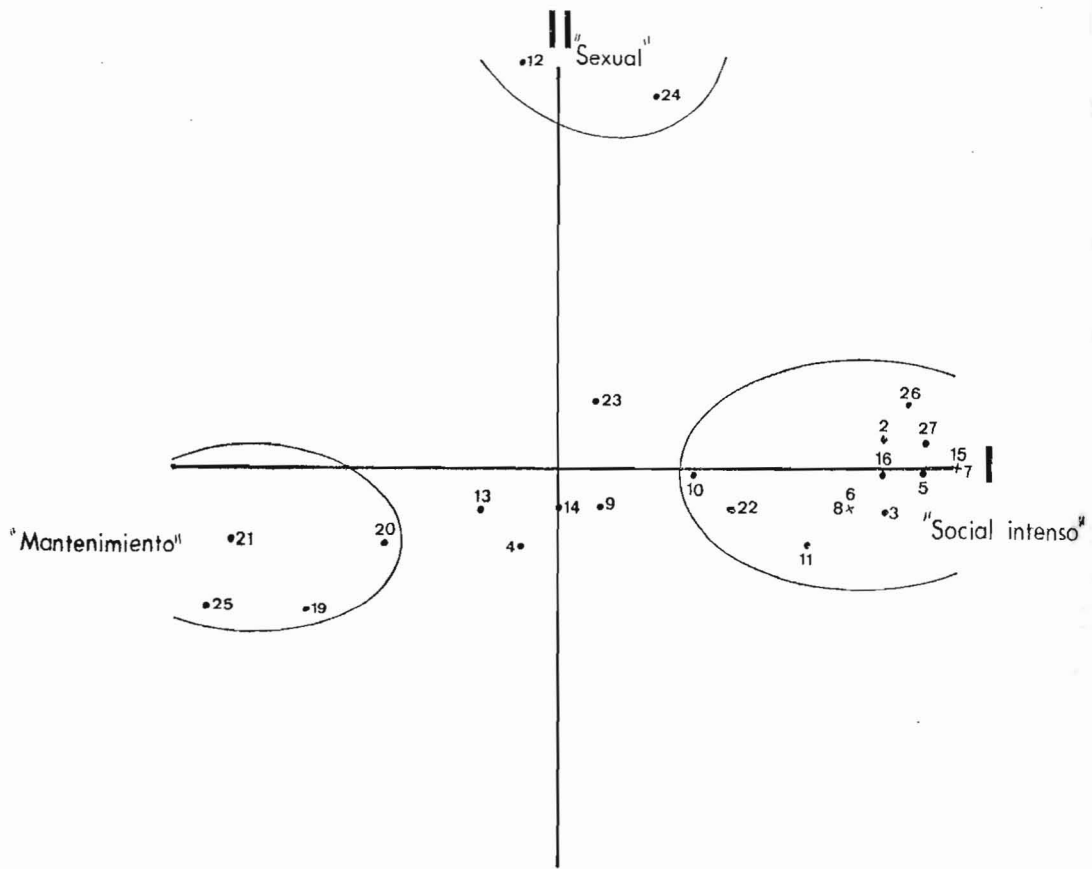


Tabla 5 - Análisis de transición de pautas. Factores de carga (multiplicados por 100) sobre los cinco primeros ejes y su varianza absorbida (hembras adultas).

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
Ladrear.	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
Marcas con genitales.	-18	-12	-19	-22	0
Marcas con hocico	1	-12	-18	-20	-8
Porcentaje de la varianza. . .	51 %	13 %	9 %	7 %	4 %

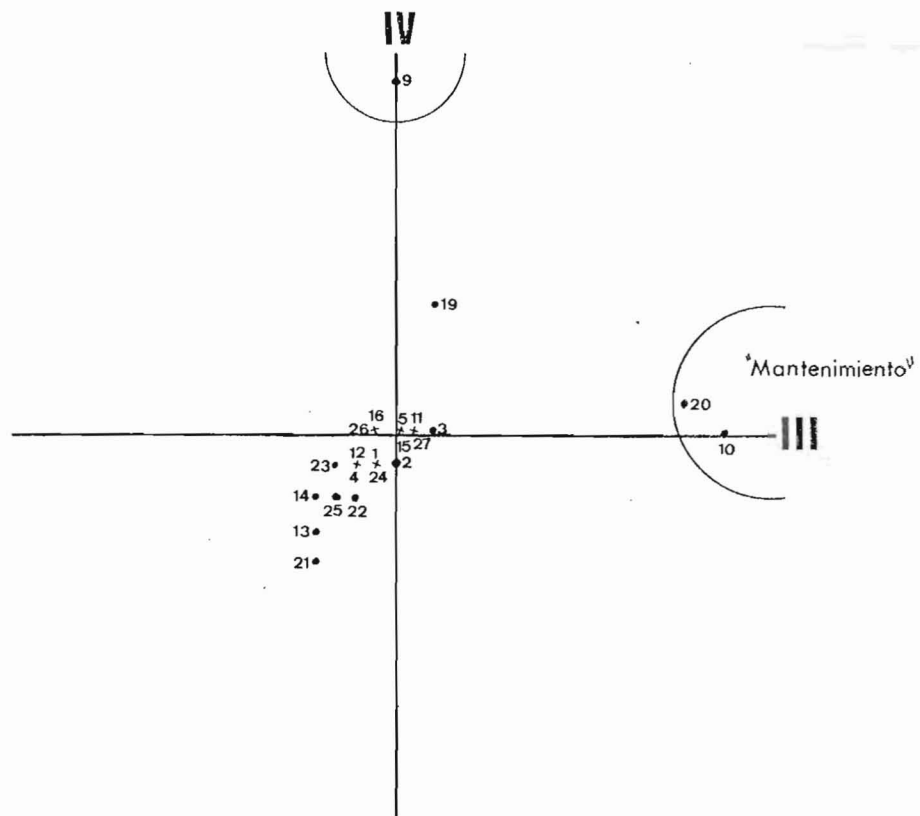
Fig. 52. Estructura intraindividual. Representación de los factores de carga de las variables sobre los ejes obtenidos del análisis de componentes principales a partir de la matriz de transiciones para hembras adultas.

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



HEMBRAS ADULTAS

ANALISIS DE TRANSICIONES



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. 53 y 54) solamente 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".

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.

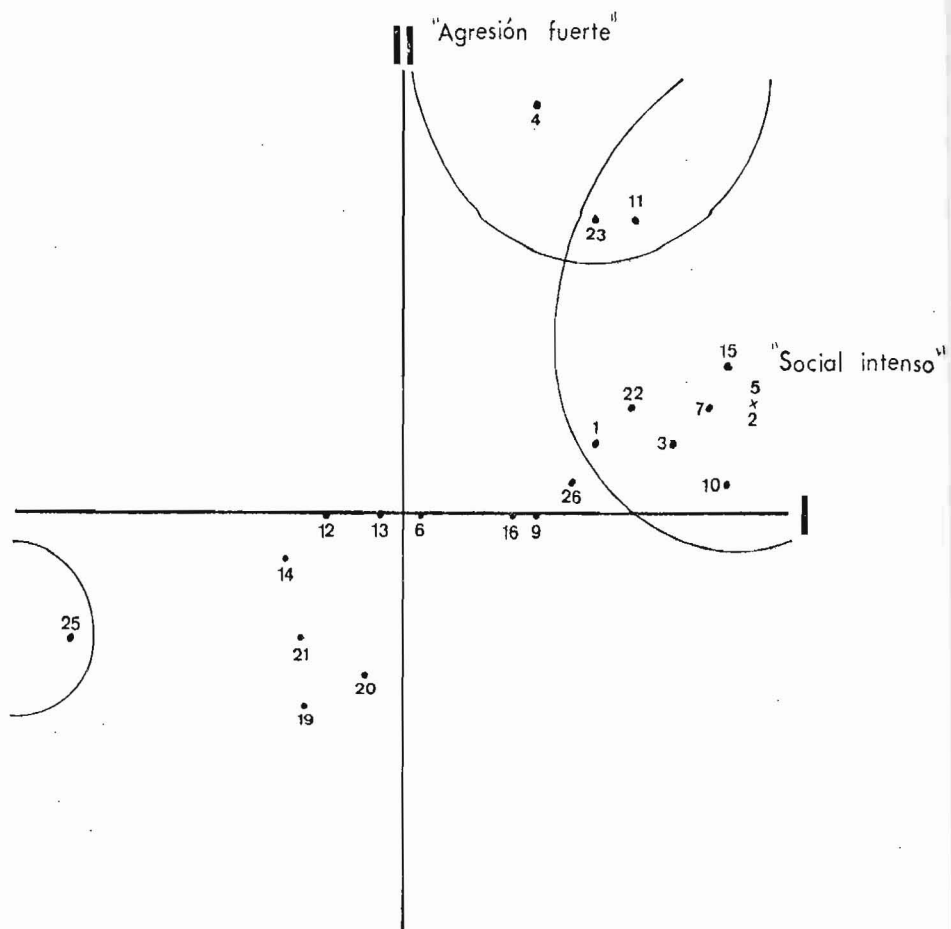
En el análisis de contigüidad nos encontramos con los factores: I "social intenso" (sonido de llamada, olfatear e inmóvil) en la parte positiva y "mantenimiento" (descansar y sentarse) en la parte negativa. El factor II,

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 %

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 los jóvenes.

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



JOVENES SUBADULTOS
ANALISIS DE CONTIGÜIDAD

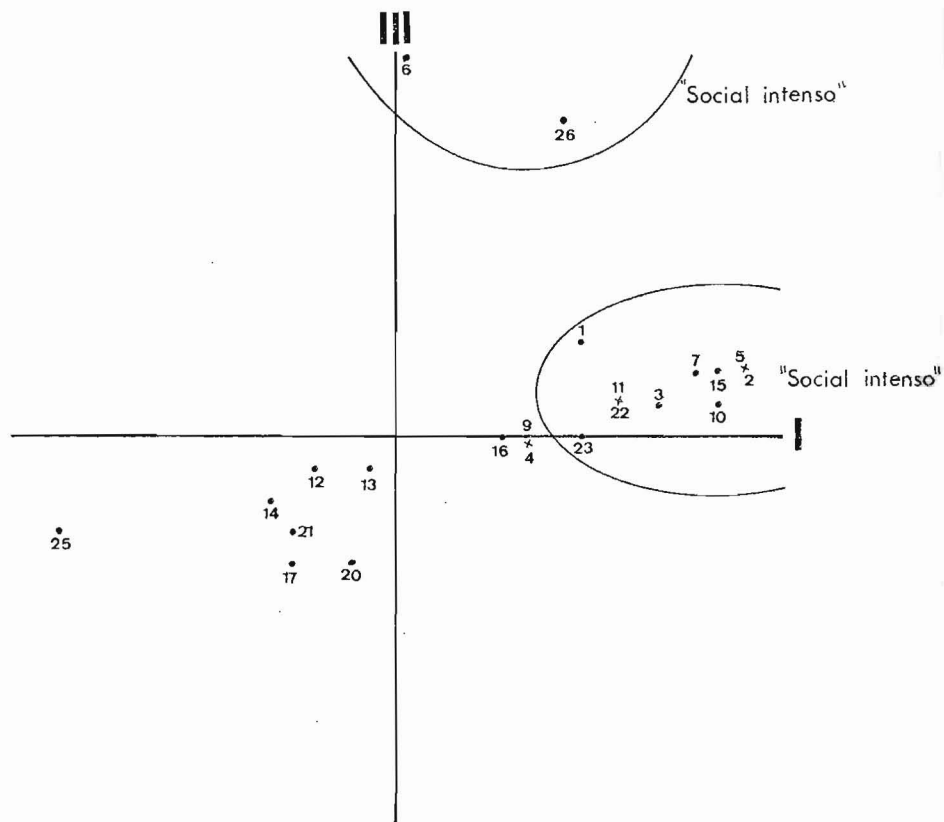


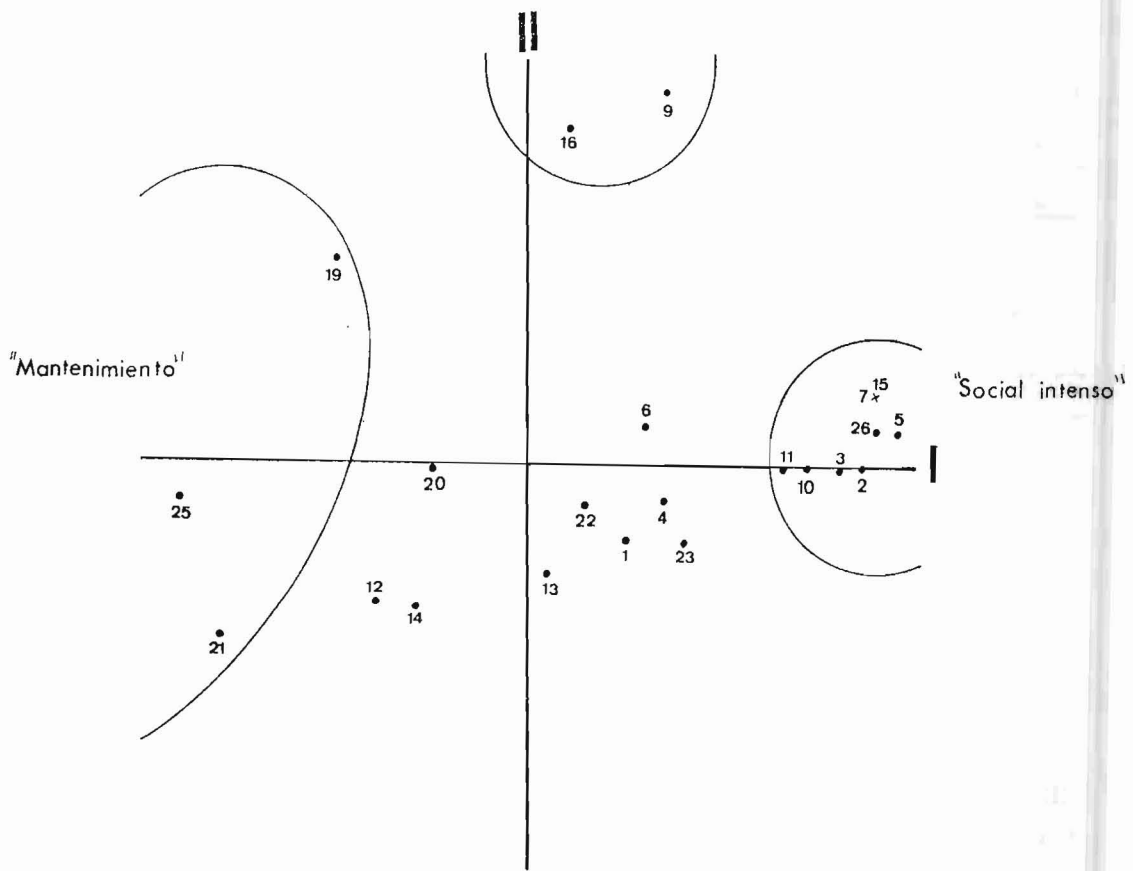


Tabla 7 - Análisis de transición de pautas. Factores de carga (multiplicados por 100) sobre los cinco primeros ejes y su varianza absorbida (jóvenes subadultos).

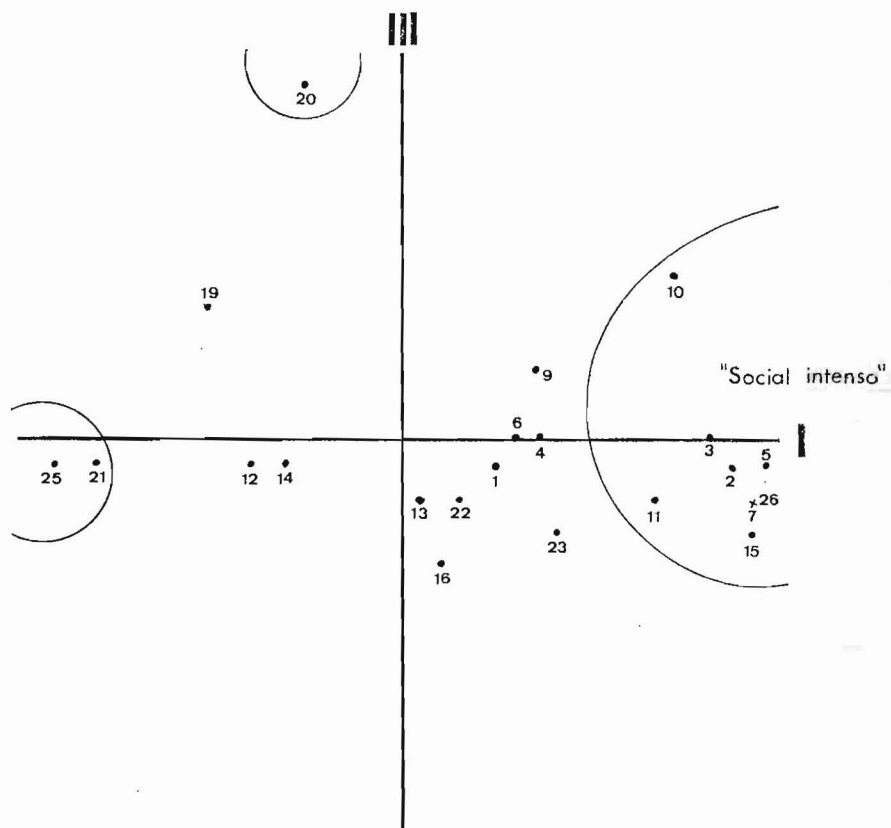
Elementos de conducta	Componentes				
	I	II	III	IV	V
Ventear.	94	2	-12	7	4
Luchar	91	17	-21	17	-5
LadRAR	88	8	-17	5	31
Empujar	88	15	-20	8	1
Inmóvil	87	2	-9	13	6
Olfatear	80	-3	-3	16	-2
Rascarse	71	4	38	-1	-6
Perseguir	64	-1	-15	40	0
Locomoción	-88	-10	-7	-17	-15
Pastar	-79	-41	-7	-26	-18
Descansar.	-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 %	6 %

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 los jóvenes.

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



JOVENES SUBADULTOS
ANALISIS DE TRANSICIONES



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. 55)

En cuanto al análisis de transición (Tabla 9 Fig. 56) 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.

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. 57 y 58) resulta en más del 75 % de la varianza absorbida por los cinco factores solicitados.

Considerando las varianzas 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 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.

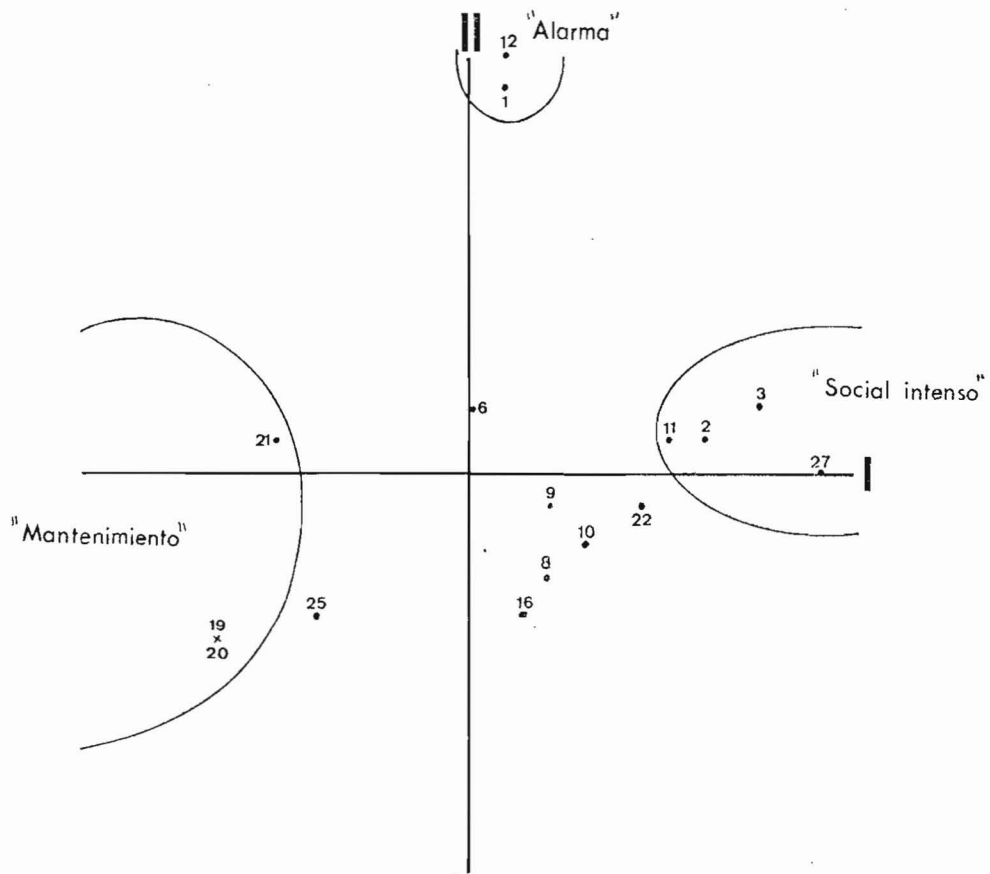
El eje III del análisis de transición ("marcaje territorial"), se integra de marcaje con hocico y marcaje

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 %

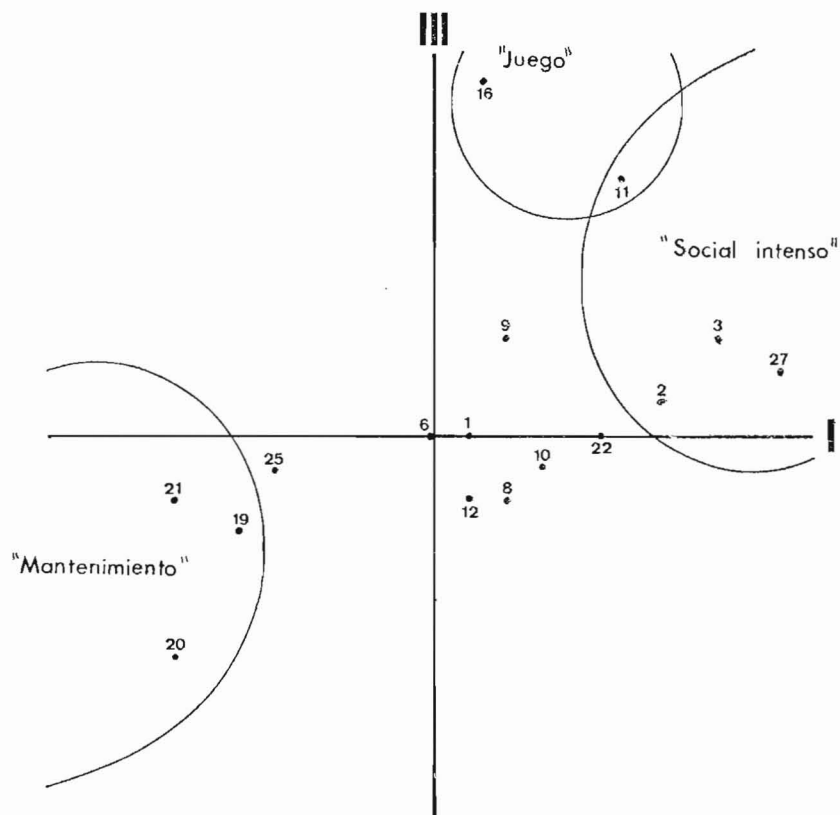
Fig. 55. Estructura intraindividual. Representación de los factores de carga de las variables sobre los ejes obtenidos del análisis de componentes principales a partir de la matriz de contigüidad para las crías.

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



CRIAS

ANALISIS DE CONTIGÜIDAD



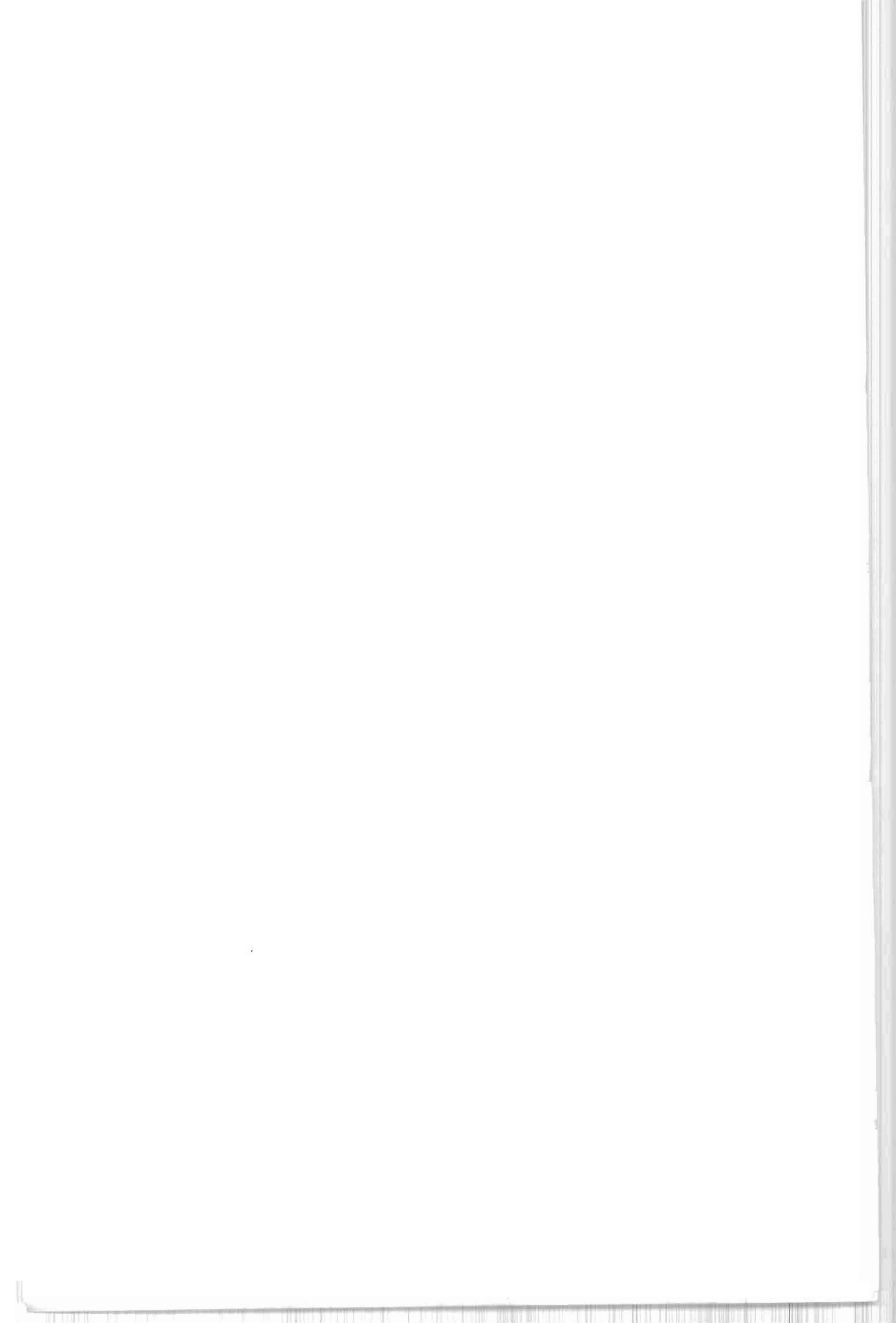
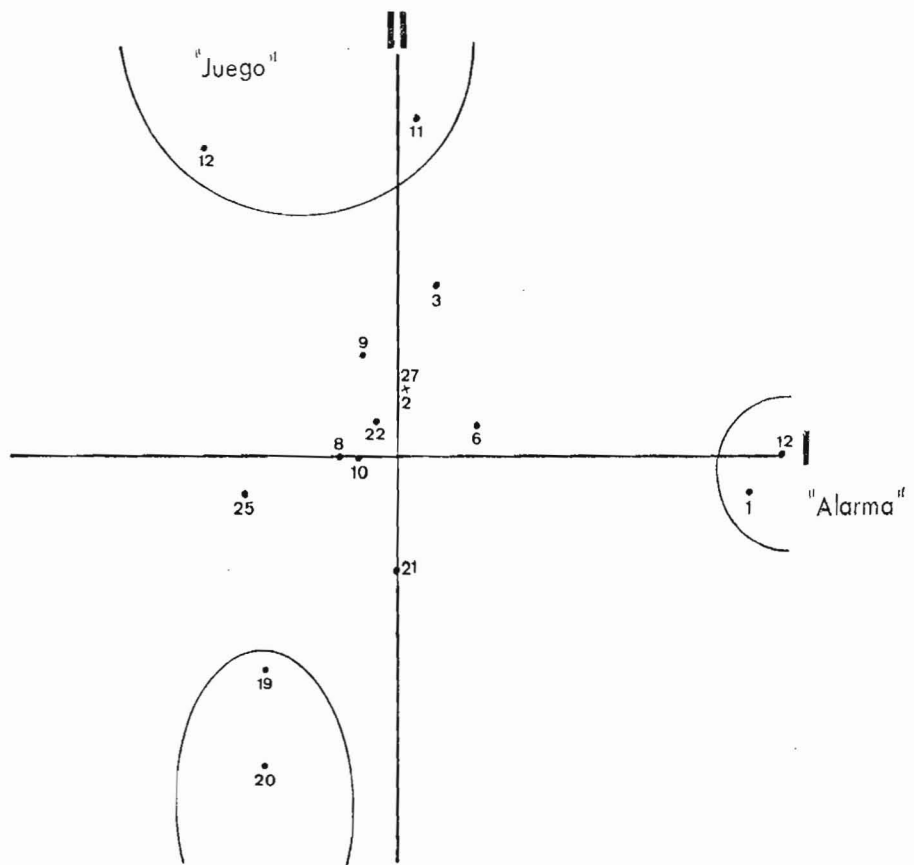


Tabla 9 - Análisis de transición de pautas. Factores - de carga (multiplicados por 100) sobre los cinco primeros ejes y su varianza absorbida (crías).

Elementos de conducta	Componentes				
	I	II	III	IV	V
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 %

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 transición para las crías.

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



CRIAS
ANALISIS DE TRANSICIONES

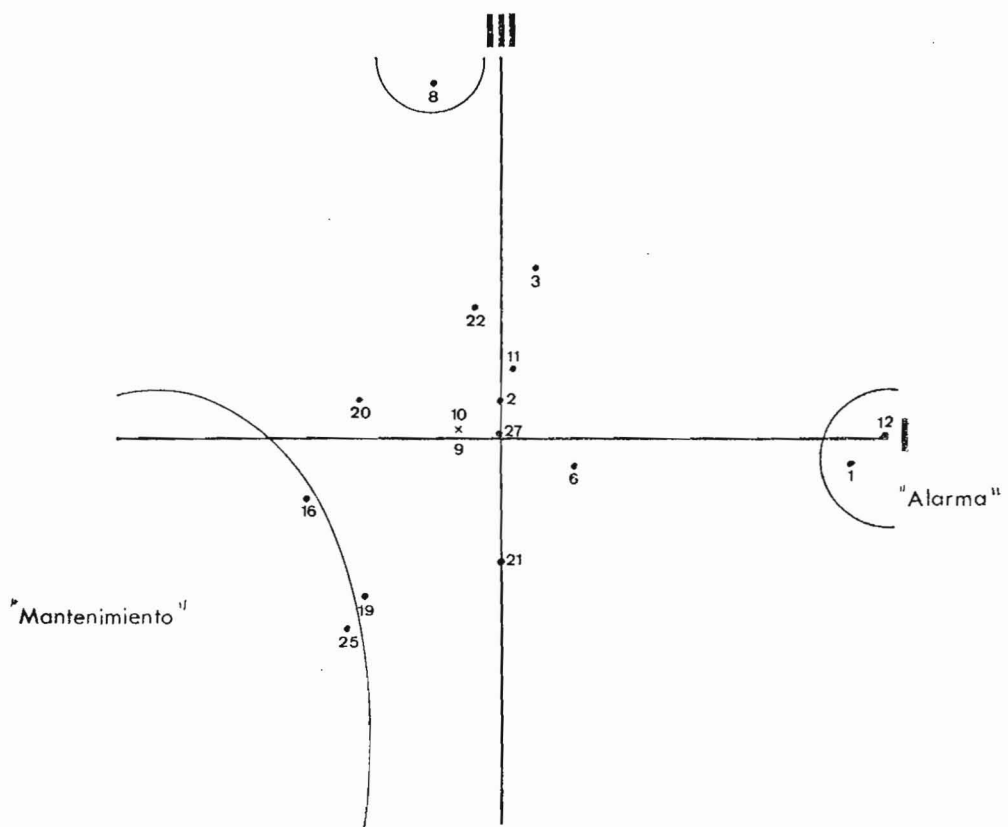


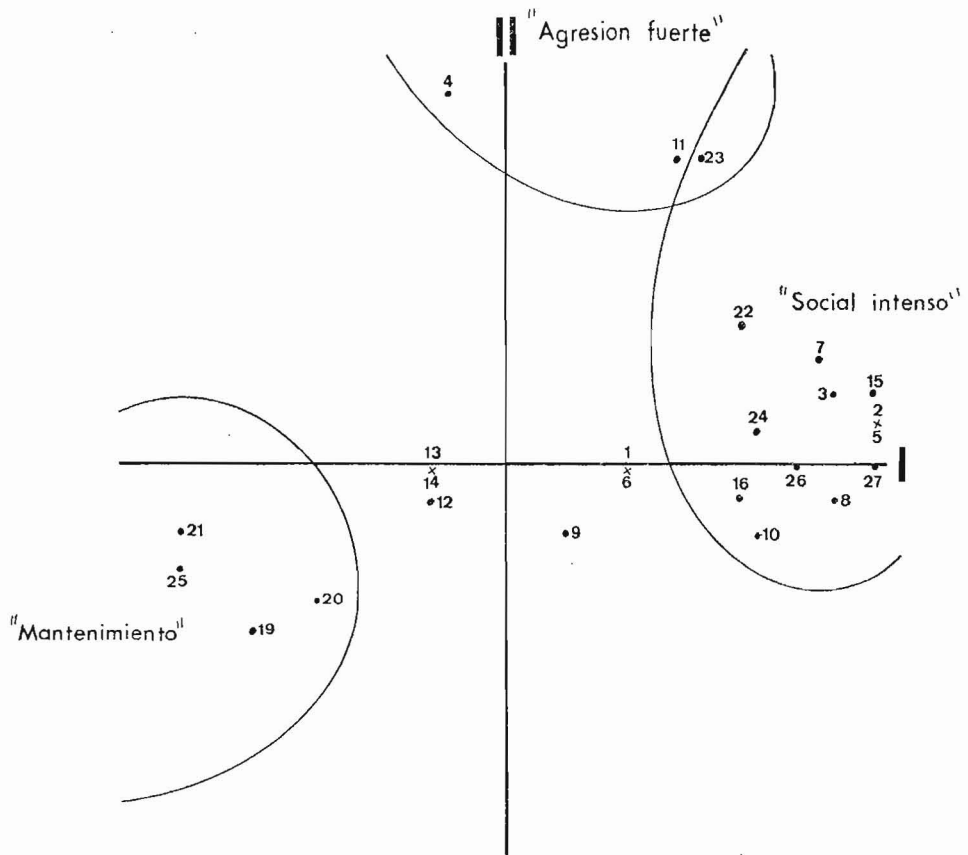


Tabla 10 - Análisis de contigüidad de pautas. Factores de carga (multiplicados por 100) sobre los cinco primeros ejes y su varianza absorbida (suma de los totales de todos los individuos)

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. 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 el total de los individuos.

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



SUMA DE TOTALES

ANALISIS DE CONTIGÜIDAD

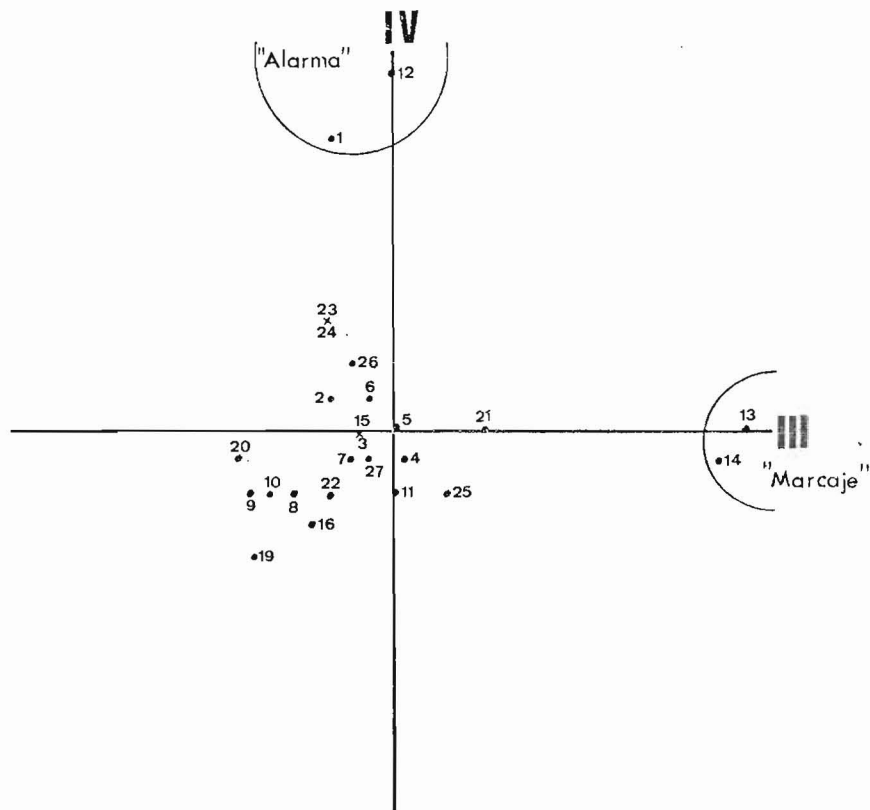


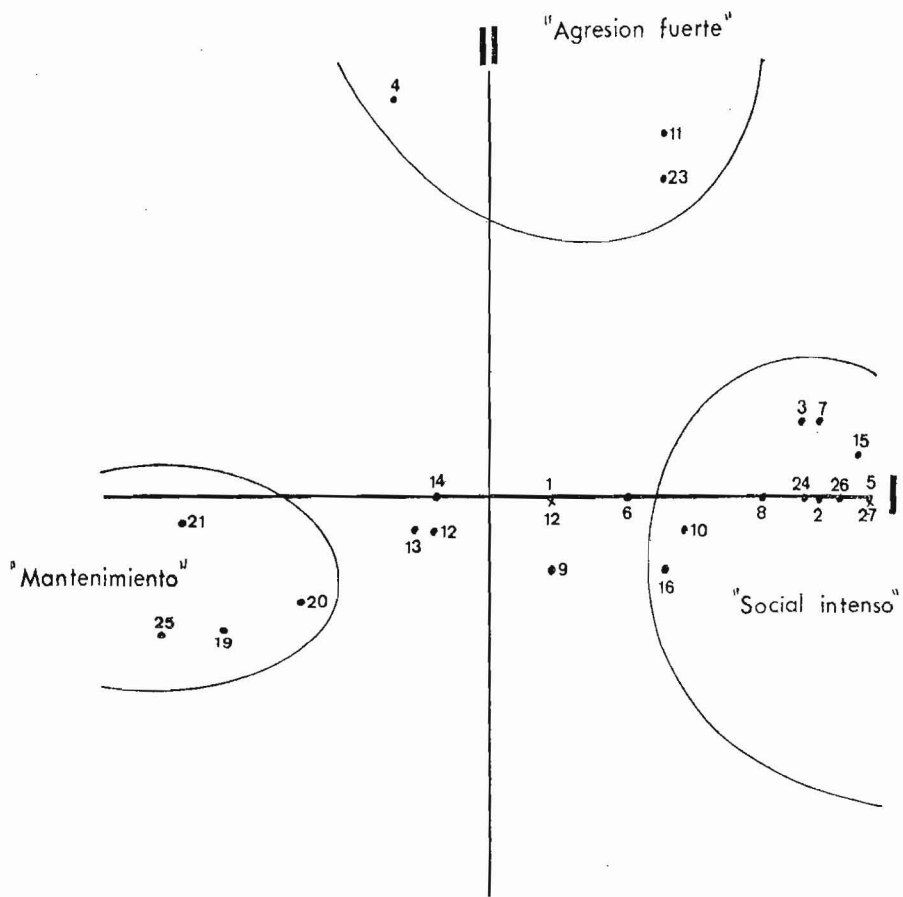


Tabla 11 - Análisis de transiciones de pautas. Factores - de carga (multiplicados por 100) sobre los cinco primeros ejes y su varianza absorbida (suma de los totales de todos los individuos).

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
LadRAR	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
Revolcarse	16	-13	-8	4	-15
Porcentaje de la varianza	44 %	14 %	9 %	7 %	6 %

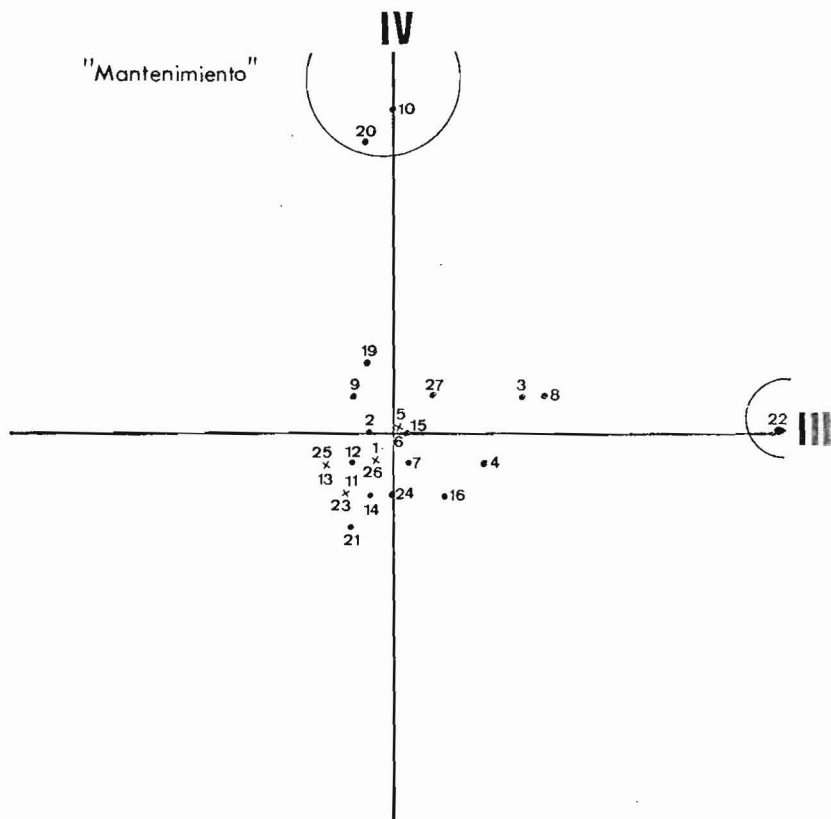
Fig. 58. Estructura intraindividual. Representación de los factores de carga de las variables sobre los ejes obtenidos del análisis de componentes principales a partir de la matriz de transiciones para el total de los individuos.

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



SUMA DE TOTALES

ANALISIS DE TRANSICIONES



1

con genitales.

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

Flujo de transiciones

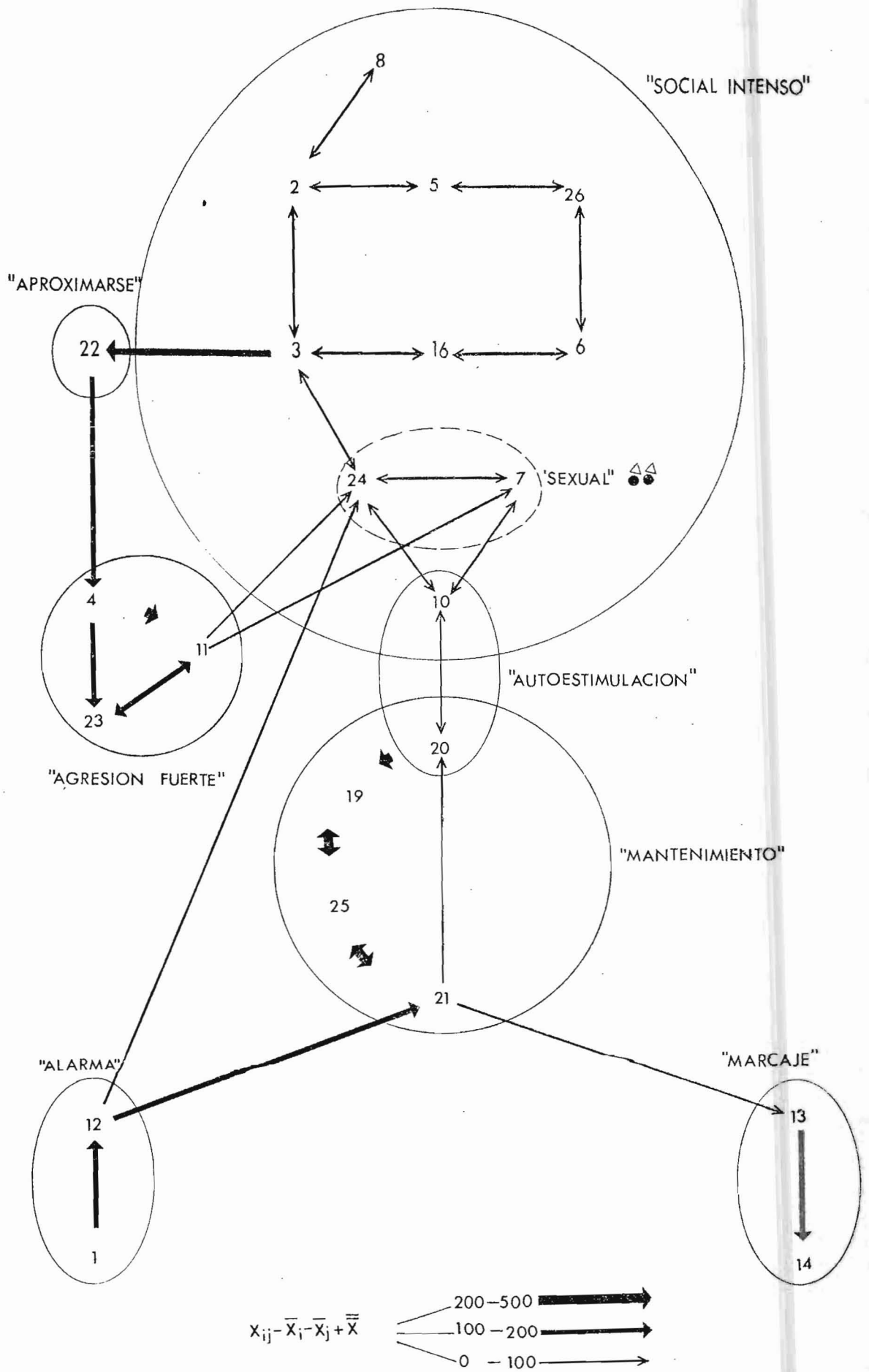
A partir de la matriz de transición total estandarizada analizamos el flujo de comportamiento de unos actos a otros.

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. 59 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, copu-

Fig. 59. Estructura intraindividual. Representación gráfica del flujo de transiciones según la relación $X_{ij} - \bar{X}_j - \bar{X}_i + \bar{\bar{X}}$ entre todas las pautas consideradas. Las agrupaciones aquí representadas son un fiel reflejo de los resultados anteriores.

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

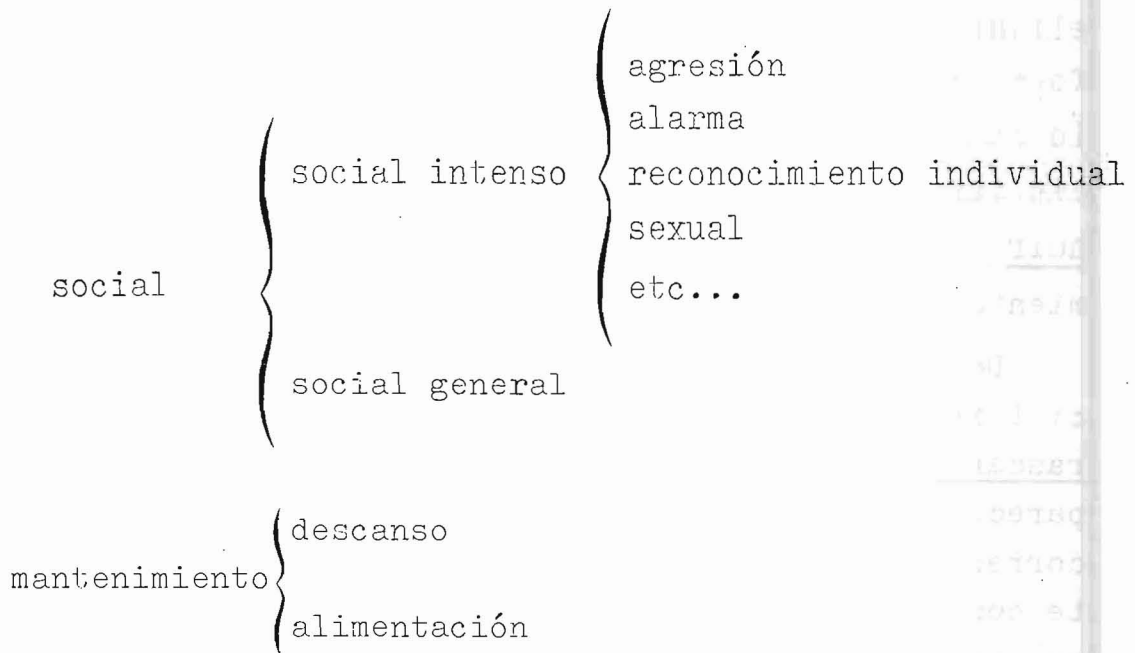


lar y empujar).

La huída 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 com

paración 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.

METODOS

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.

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 se ñal-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 inhibición ($q < 0$) para cada acto señal.

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

RESULTADOS

Gradiente de facilitación - inhibición

En la tabla 12 donde aparecen los valores del coe ficiente de excentricidad (q) de cada transición, se re flecta el grado de facilitación e inhibición que cada pau

ta 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 ($-4 > q$)

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

← facilitación →

→ inhibición →

	25	20 a 10	10 a 8	8 a 6	6 a 4	4 a 2	2 a 0	0 a -2	-2 a -4	-4
1 ALERTA			1	6, 5	3, 23, 26	4	14, 12, 7, 24, 15, 16, 8, 2, 9, 19, 20, 22	13, 11, 21, 25		
2 INMOVIL		3, 24		8	7, 20	21	14, 13, 11, 12, 1, 15, 23, 16, 6, 5, 2, 9, 26, 19, 25, 22			
3 OLFATEAR			2	7	3, 16	4, 15, 23, 20, 22	14, 13, 24, 1, 9, 26, 19, 21, 25, 11, 6, 5, 8	12		
4 DIRIGIR HOCICO	12				15, 23, 5	1, 26	14, 3, 20, 22,	4, 13, 11, 7, 24, 16, 6, 8, 2, 9, 19	21, 25	
5 VENTEAR				14	4, 13, 23	5, 25, 22	11, 1, 7, 3, 24, 15, 16, 6, 8, 2, 9, 26, 19, 20, 21	12		
6 ARRANCADA			6		12, 1, 6	2, 21	13, 11, 7, 3, 24, 15, 23, 16, 5, 8, 9, 19, 20, 25, 22	4, 14		
7 EMPUJAR		24				13, 15, 23, 16, 2, 20, 25	4, 14, 11, 12, 1, 7, 3, 6, 5, 8, 9, 26, 19, 21, 22			
8 MAMAR	6	2				25	4, 14, 11, 7, 3, 24, 6, 15, 23, 16, 5, 9, 26, 19, 20, 21, 22	13, 12, 1		
9 REVOLCARSE	9				16		4, 14, 11, 7, 3, 24, 15, 23, 6, 5, 8, 2, 26, 19, 20, 21, 22	13, 12, 1, 25		
11 PERSEGUIR			6	24, 16	14, 15	1, 13, 23, 2, 26	4, 5, 19, 20, 22	11, 12, 7, 3, 8, 9, 21	25	
12 HUIR	7		11	21	24, 19, 20	14, 13, 3, 25	4, 15, 26, 23, 22	16, 6, 5, 2, 8, 9	12, 1	
13 MARCAR CON GENITALES		13			14		4, 1, 3, 23; 5, 8, 2, 26, 19, 20, 21, 22,	11, 7, 24, 15, 16, 6, 9, 25	12	
14 MARCAR CON HOCICO		13			14, 11	15, 25	4, 1, 7, 3, 24, 16, 6, 5, 8, 2, 9, 26, 19, 20, 22	12, 23, 21		
15 LUCHAR		15		6	11, 5	12, 23, 26	4, 14, 13, 7, 3, 24, 16, 8, 2, 9, 19, 20, 21, 22, 25,	1		
16 JUEGO	16	9	22	11	6	3, 23, 19	4, 12, 7, 24, 15, 5, 8, 2, 26, 20	14, 13, 1, 23, 25		
19 DESCANSO	19		13			9	4, 14, 13, 11, 12, 1, 7, 25, 3, 24, 15, 6, 23, 16, 5, 8, 2, 26, 20, 21			
20 SENTARSE	20					4	14, 13, 11, 12, 1, 7, 3, 24, 15, 23, 16, 6, 5, 8, 2, 9, 26, 29, 21, 25, 22			
21 PASTAR	21					19	4, 7, 3, 24, 15, 16, 5, 8, 2, 9, 26, 20, 22	14, 13, 11, 12, 1, 23, 6, 25		
22 APROXIMARSE	4	8	3			23, 5, 2	14, 1, 7, 24, 15, 16, 26, 19, 20, 22	13, 11, 12, 6, 9, 21, 25		
23 ERIZARSE			5, 2		3, 25	4, 15, 22	14, 13, 11, 12, 1, 7, 24, 23, 16, 6, 8, 9, 26, 19, 20, 21			
24 COPULAR			11	7	12	1, 5, 25	14, 3, 24, 15, 23, 16, 6, 8, 2, 9, 26, 19, 20, 22	4, 13, 20		
25 LOCOMOCION	25					11	14, 7, 3, 24, 15, 5, 8, 2, 9, 26, 19, 20, 22	4, 13, 12, 1, 23, 16, 6, 21		
26 LADRIDO		12, 1			26	16, 5, 5, 19	7, 3, 24, 15, 8, 2, 9, 20, 25, 22	4, 14, 13, 11, 23, 21		

Análisis de agrupaciones

Tal como se aprecia en la Fig. 60, 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:

- (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 (huída y cópula)
- (5) Señales productoras de alarma (alerta, ladrido y arrancada)

Análisis de componentes principales

Las agrupaciones y factores comunicativos que proporciona este análisis se presentan en Tabla 13 y Fig. 61. 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 defi

nen 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.

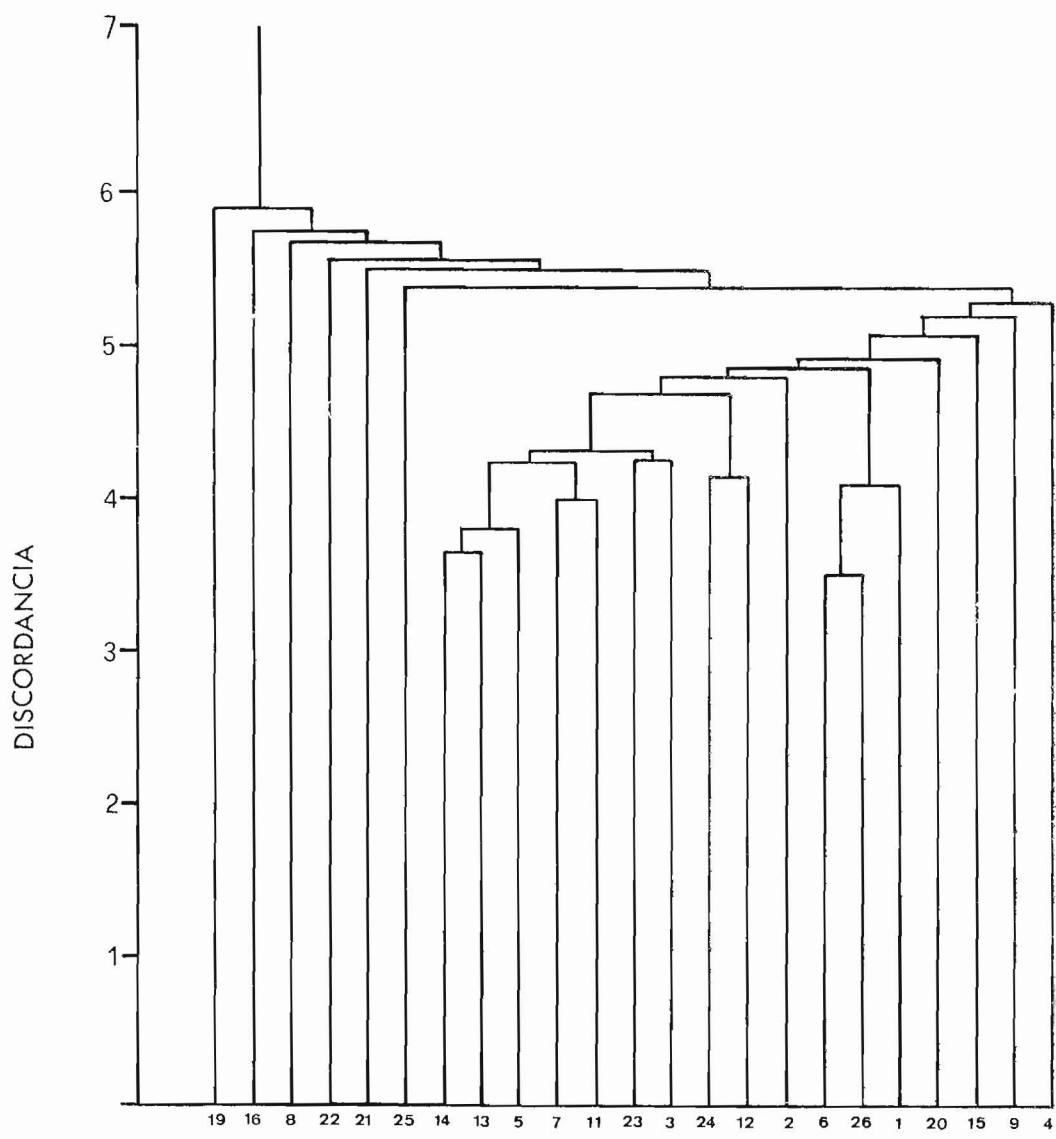
CONCLUSIONES

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.

Fig. 60. Estructura de la comunicación. Representación de los resultados del análisis de agrupaciones para el total de los individuos.

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



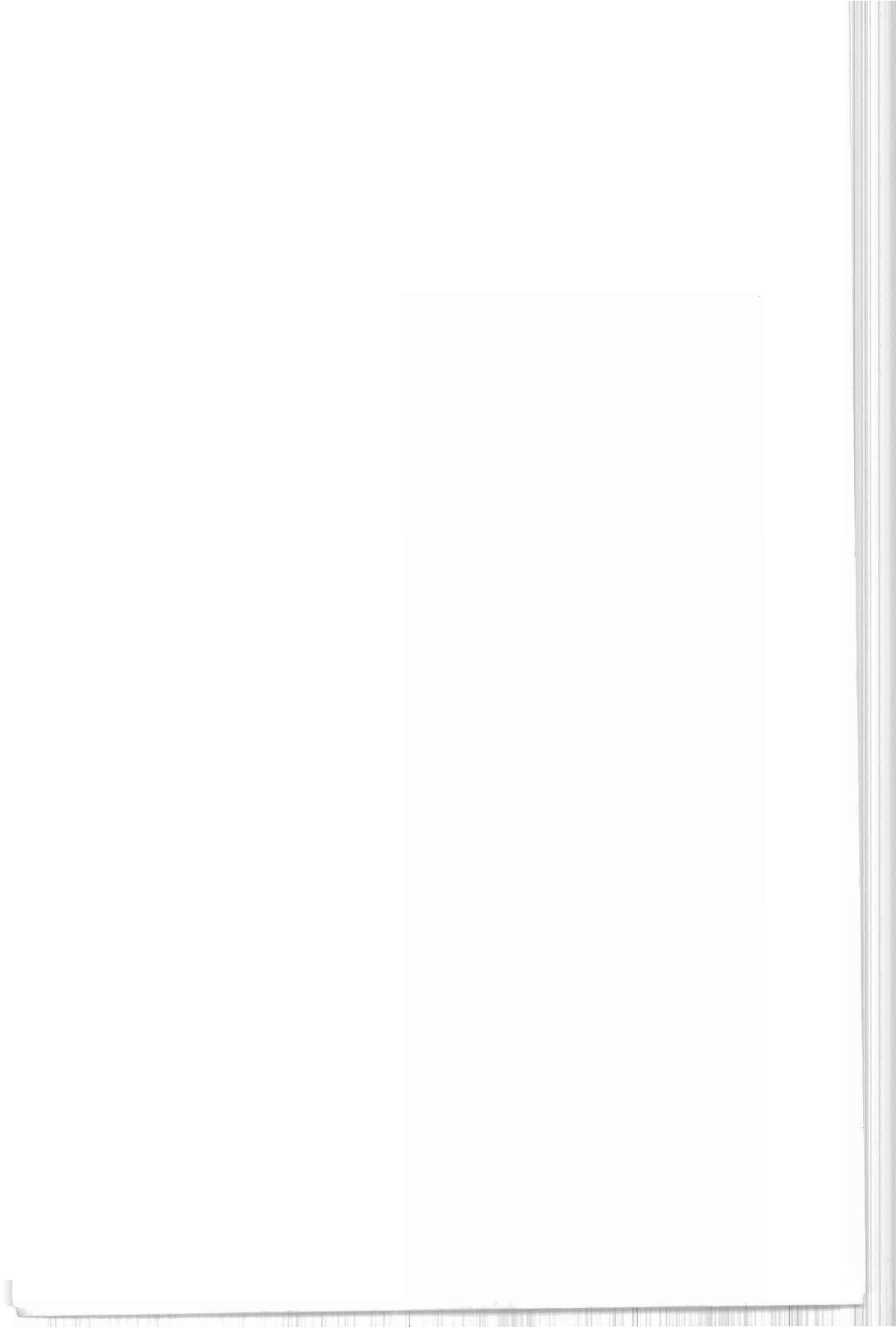
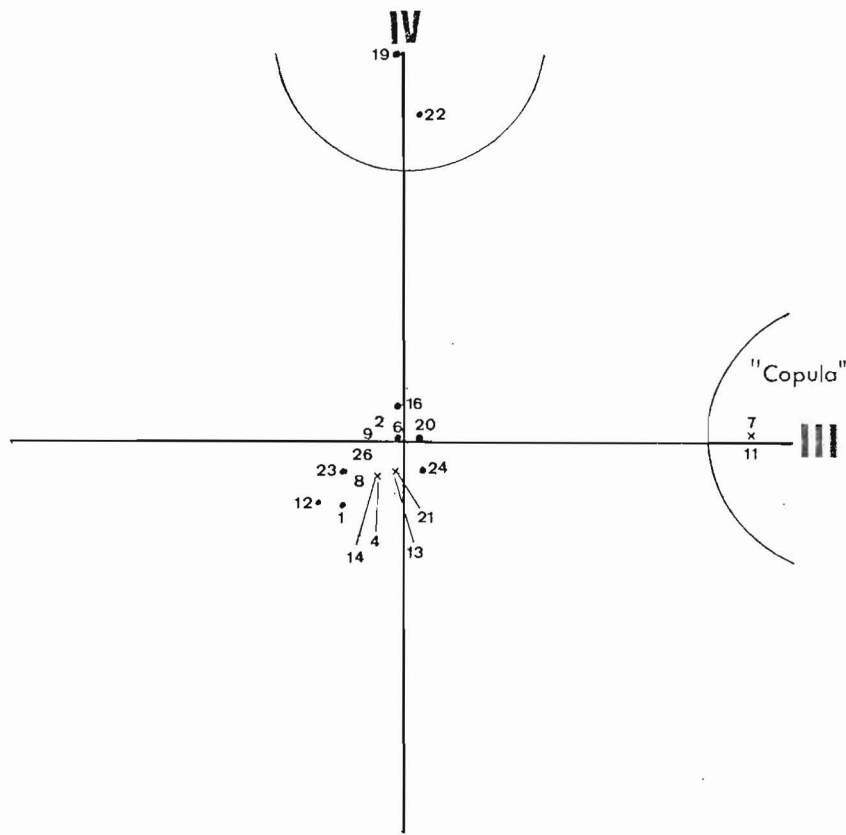
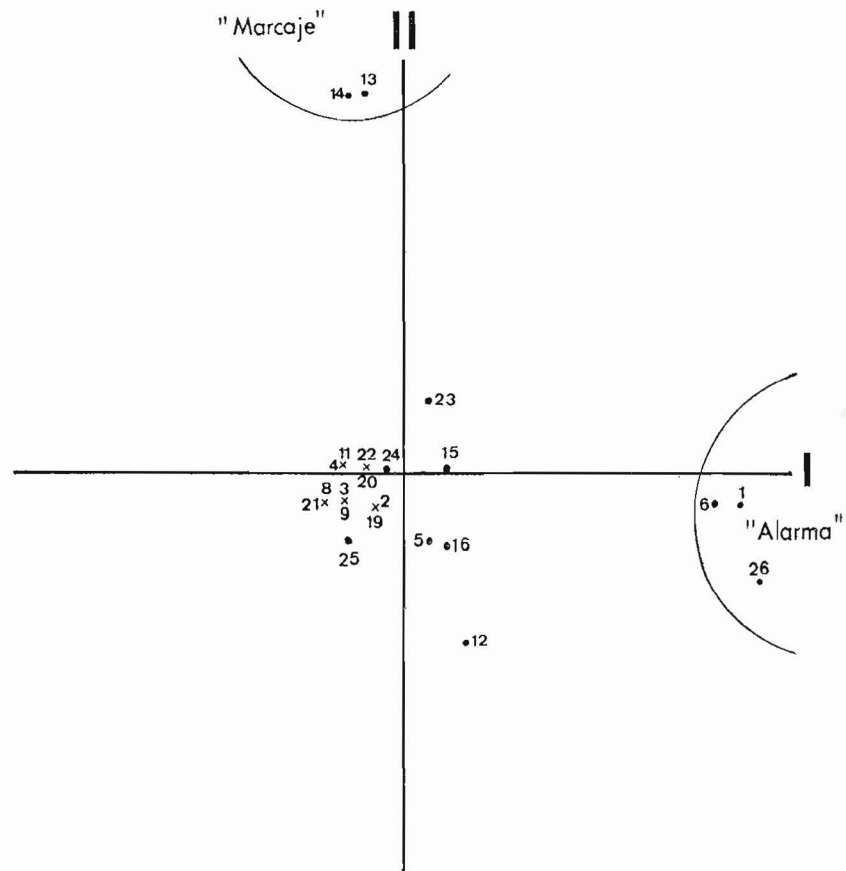


Tabla 13 .- Factores de carga (multiplicados por 100) sobre los cinco primeros ejes y su varianza absorbida.

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
Huída	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. 61. 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.

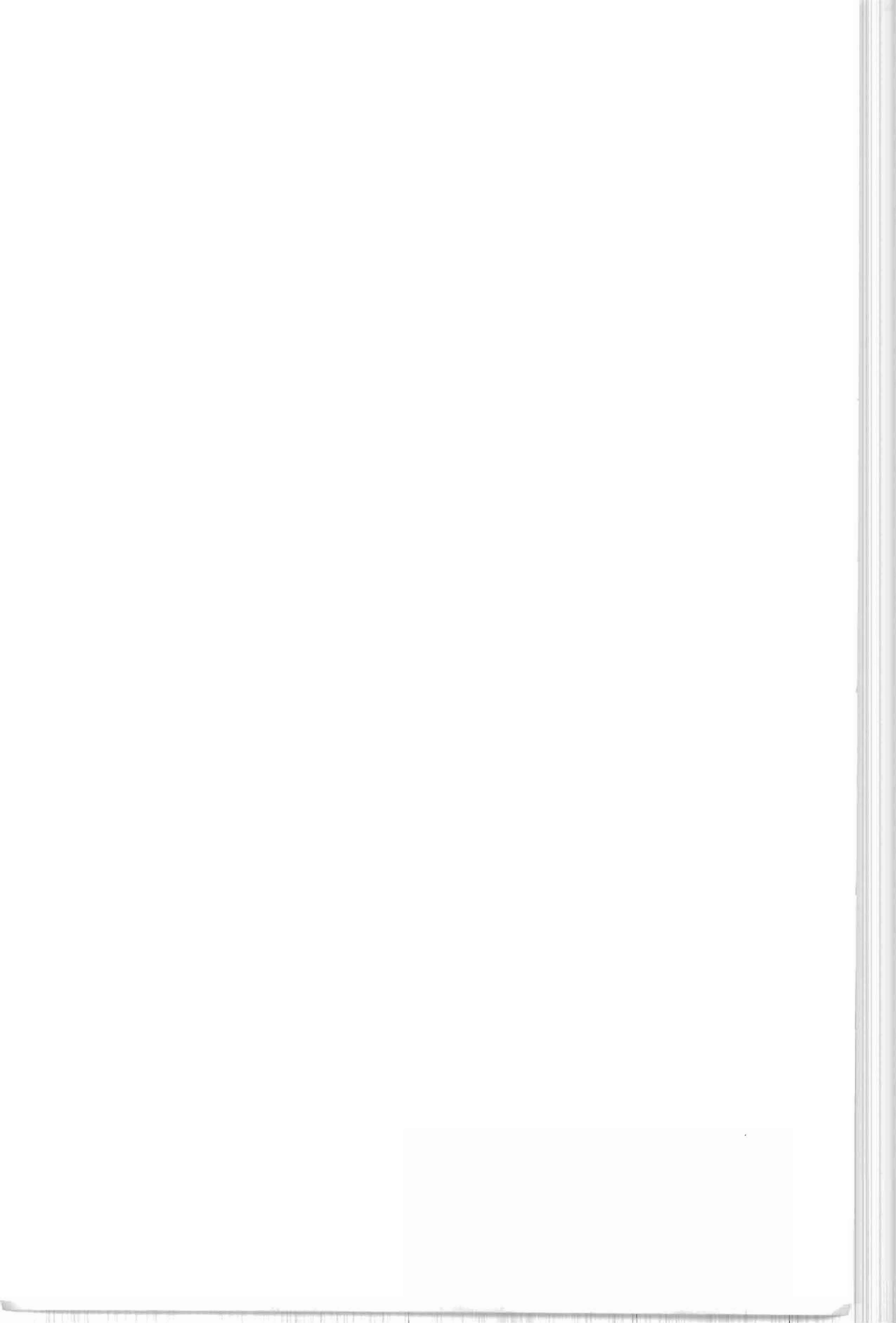
- | | |
|---------------------------|----------------------------|
| 1.- Alerta | 16.- Juego |
| 2.- Inmóvil | 17.- Erección |
| 3.- Olfatear | 18.- Bostezo |
| 4.- Dirigir hocico | 19.- Descanso |
| 5.- Ventear | 20.- Sentado |
| 6.- Arrancada | 21.- Pastar |
| 7.- Empujar | 22.- Aproximarse |
| 8.-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



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 detenerse, 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 principal-mente 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 (pro-tección, vigilancia, guía, etc.), lo que es posible deter-minar mediante cuantificación de pautas determinadas (con-cepto de funciones sociales). El uso simultáneo en estu-dios de organización social de los esquemas de interaccio-nes 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, le 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.

METODOS

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, huída, 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, huída, 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 individuo y periodo, a continuación, con el fin de clarificar adecuadamente los datos y apor-

tar 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 m 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 para 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 construyendo 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 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).

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

	INF.	JUV.	PP.	DR.	
Pastar	0,034	0,036	0,068	0,089	CONTINUAS
Sentado	0,053	0,052	0,043	0,024	
Descanso	0,025	0,024	0,013	0,036	
Locomoción	0,024	0,030	0,024	0,034	
Alerta	0,076	0,042	0,063	0,055	NO CONTINUAS
Inmovil	0,022	0,021	0,059	0,064	
Ventear	—	—	0,011	0,042	
Arrancada	0,071	0,031	0,017	0,013	
Huida	0,067	0,137	0,171	0,147	
Marcar con genitales	—	0,060	0,100	0,204	
Marcar con hocico	—	0,082	0,073	0,173	
Juego	0,093	0,071	0,014	—	
Ladrido	—	—	0,017	0,043	
Sonido de llamada	0,029	—	0,011	—	

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 correspondientes 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. 62.

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 Ta

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

	CONTINUAS					NO CONTINUAS						
♂1	0,230	0,060	0,710	0,140	0,055	0,019	0,059	—	0,021	0,077	0,099	—
♂2	0,380	0,100	0,510	0,100	0,021	0,027	0,020	0,010	0,080	0,104	0,070	—
♀1	0,110	0,080	0,800	0,100	0,023	0,010	—	—	0,045	0,013	0,010	—
♀2	0,280	0,040	0,660	0,110	0,025	0,011	—	—	0,019	0,020	0,023	—
♀3	0,260	0,020	0,700	0,070	0,012	0,010	—	—	0,014	0,022	0,020	—
♀4	0,300	0,090	0,590	0,110	0,016	0,013	—	—	0,023	0,032	0,046	0,012
JUV.1	0,280	0,030	0,630	0,110	0,024	—	—	0,010	0,036	0,057	0,030	0,015
JUV.2	0,250	0,140	0,600	0,150	0,023	0,011	—	0,010	0,026	0,041	0,028	0,013
Grda	0,220	0,270	0,500	0,190	0,103	0,023	—	0,092	0,090	0,010	0,012	0,106

bla 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. 63). Al eje II lo definen pautas ligadas al marcaje territorial: marcar con hocico, marcar 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.

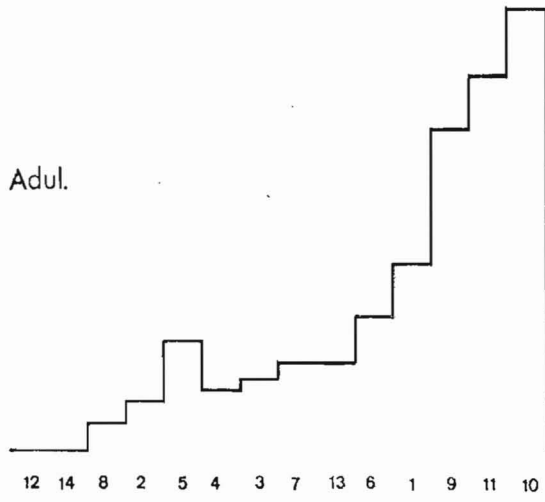
Representados los individuos (muestras de valores para cada variable) sobre los ejes obtenidos del análisis (Fig. 64) se observa, en el eje I, separada la cría del resto de los individuos, ya que, como se aprecia en Tabla 15, es ella precisamente la máxima ejecutante de las pautas que definen positivamente 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

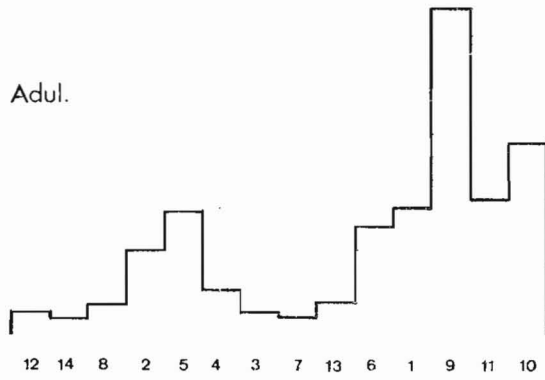
Fig. 62. Perfil total de tasa de ejecución de pautas no direccionales por los individuos de las diferentes clases de edad y sexo.

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

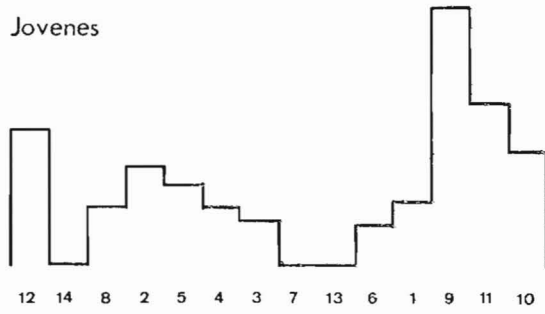
♂♂ Adul.



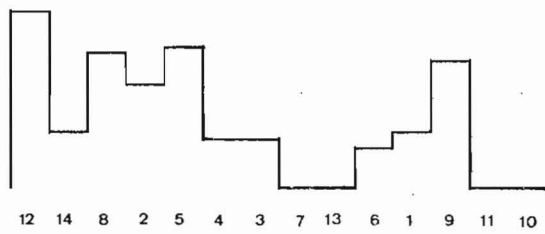
♀♀ Adul.



Jovenes



Crias



Maduración

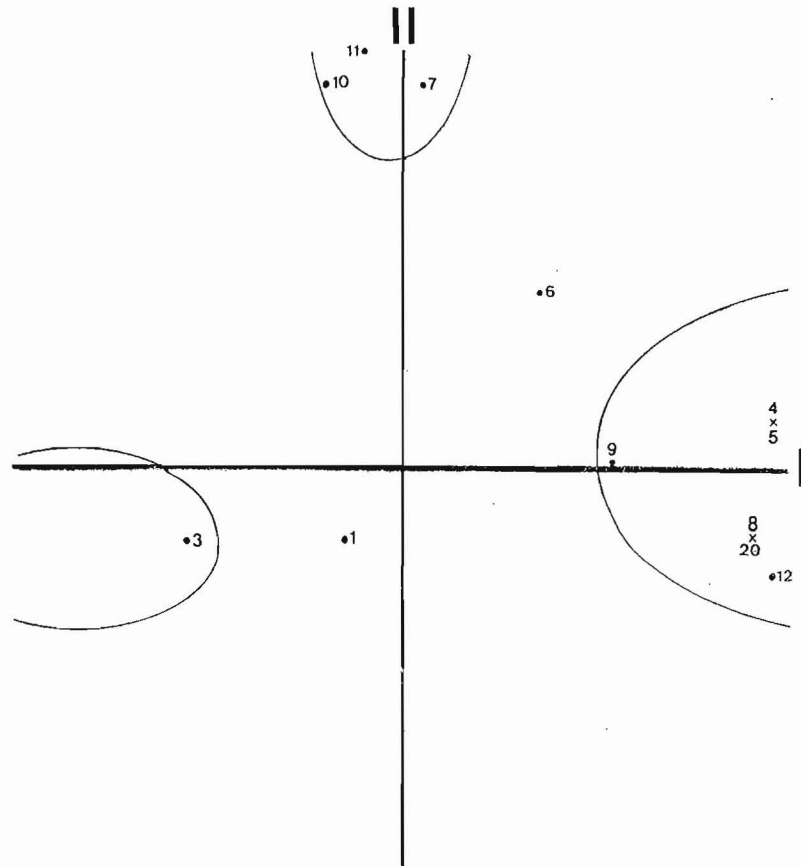


Tabla 16 .- Factores de carga (multiplicados por 100) sobre los cinco primeros ejes y su varianza absorbida. (Pautas no direccionales).

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
Porcentaje de la varianza	48 %	26 %	17 %	5 %	3 %

Fig. 63. 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 | 7.- Ventear |
| 2.- Sentado | 8.- Arrancada |
| 3.- Descanso | 9.- Huir |
| 4.- Locomoción | 10.- Marcar con genitales |
| 5.- Alerta | 11.- Marcar con hocico |
| 6.- Inmóvil | 12.- Juego |



Pautas no direccionales

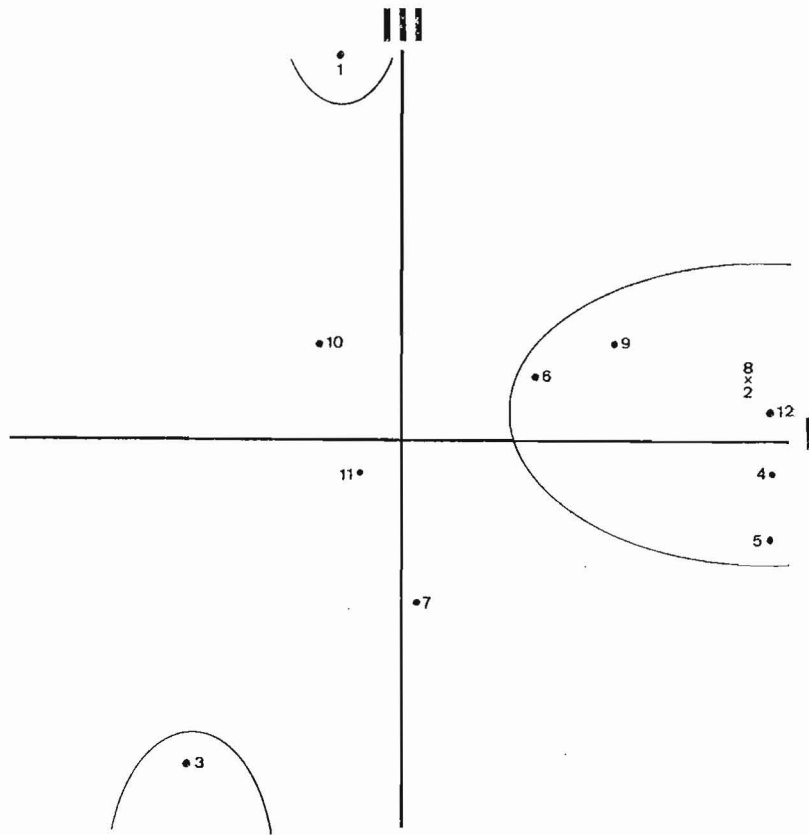
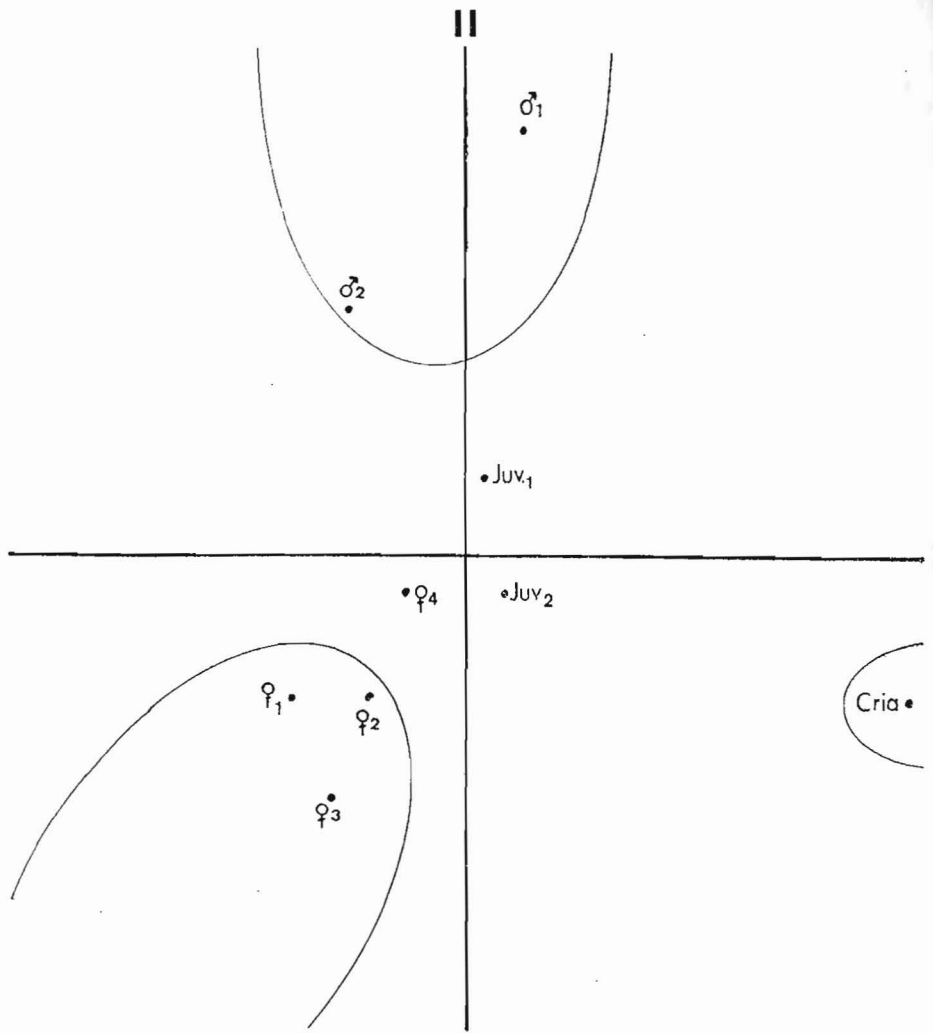
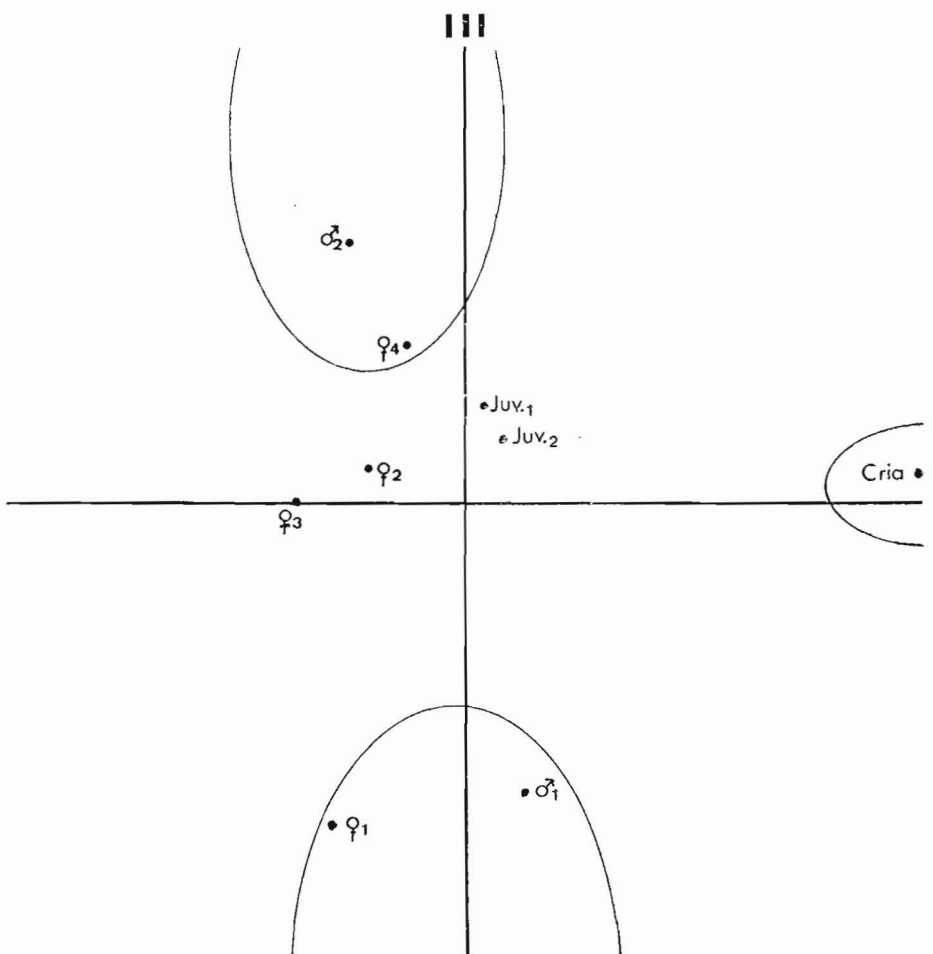


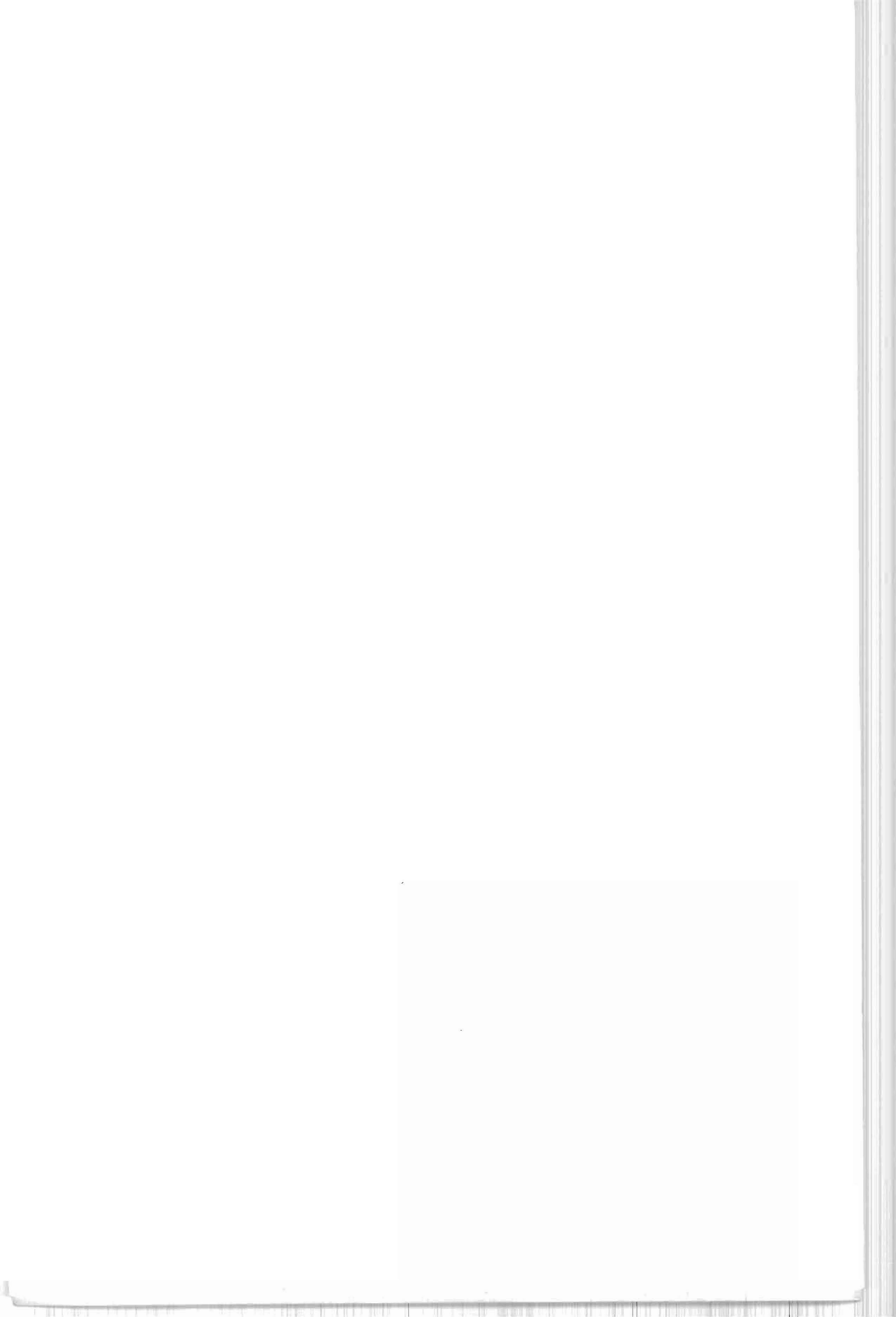
Fig. 64. Funciones sociales. Representación de las coordenadas de los individuos sobre los ejes obtenidos del análisis de componentes principales a partir de los datos de la Tabla 15.

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



Pautas no direccionales





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 desplazaban 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.

Pautas direccionales

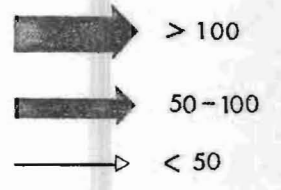
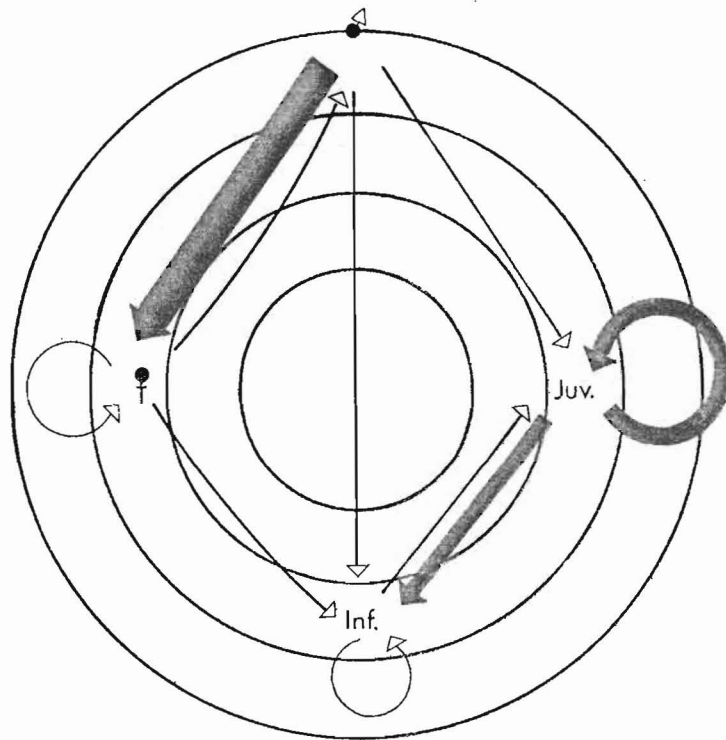
La cuantificación de la direccionalidad de las pautas dirigir hocico, perseguir, empujar y olfatear, según tasa por individuo ejecutante y receptor, se representa en Tablas 17 y 18. Igualmente, a partir de estas tablas se construyeron los sociogramas representados en las Fig. 65 y 66, respectivamente.

En Tabla 17, Fig. 65 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

Fig. 65. Sociogramas por clases de edad y sexo para las pautas dirigir hocico y perseguir.

Fig. 66. Sociogramas por clases de edad y sexo
para las pautas empujar y olfatear.

EMPUJAR



OLFATEAR

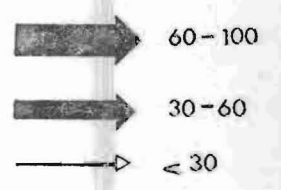
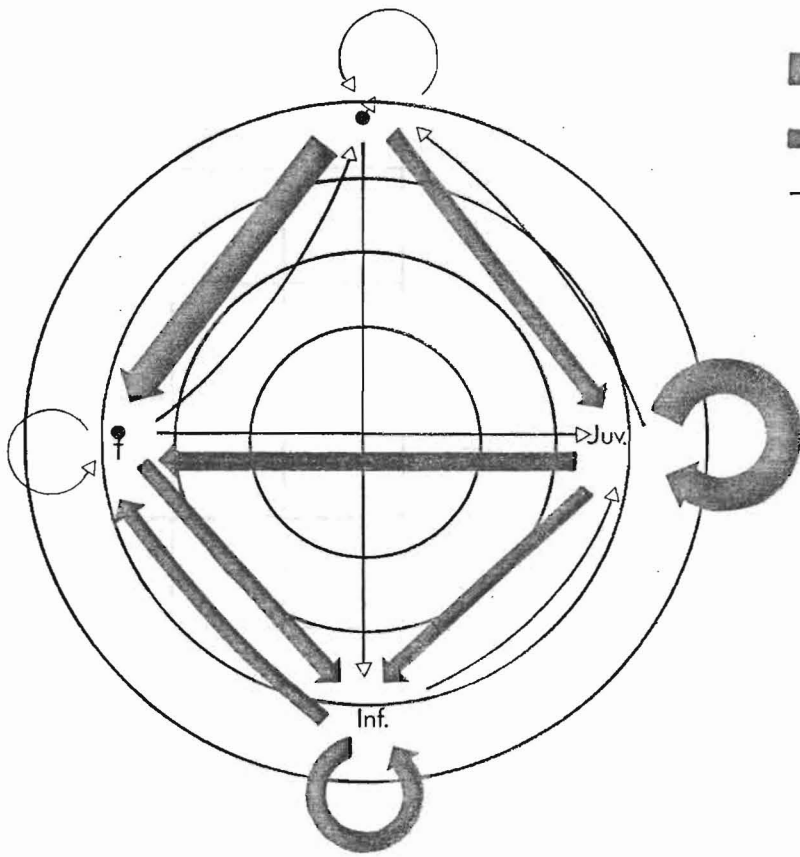


Tabla 17. Tasas de direccionalidad de las pautas dirigir hocio y perseguir segun la clase de edad y sexo

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

Tabla 18. Tasas 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

jóvenes a crías.

En Tabla 17 y Fig. 65 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.

Las tasas correspondientes a empujar (Tabla 18, Fig. 66) 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.

Las tasas de direccionalidad para la pauta olfatear (Tabla 18, Fig. 66) 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.

Considerando el grupo marcado, se presenta en Tablas 19 y 20 y Fig. 67 y 68 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 és-

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

DIRIGIR HOCICO

	♂ 1	♂ 2	♀ 1	♀ 2	♀ 3	♀ 4	JUV. 1	JUV. 2	Cría	Σ
♂ 1	189	15	14	9	1	4	4	5	241	
♂ 2		13	11	9	4	2	3	6	48	
♀ 1				2	4	4	5	10	25	
♀ 2				1	6	9	5	17	38	
♀ 3					3	9	5	18	35	
♀ 4						6	3	12	23	
JUV. 1							3	6	9	
JUV. 2							2	4	6	
Cría										
Σ	191	28	25	21	18	36	28	78	425	

PERSEGUIR

	♂ 1	♂ 2	♀ 1	♀ 2	♀ 3	♀ 4	JUV. 1	JUV. 2	Cría	Σ
♂ 1	82	43	24	7					1	157
♂ 2		29	10	10	4			1	1	55
♀ 1									2	2
♀ 2							1	2	4	7
♀ 3							4	1	1	6
♀ 4		2					12	11	3	28
JUV. 1								20	18	38
JUV. 2							14		12	26
Cría							3	7		10
Σ	84	72	34	17	4	34	42	42	42	329

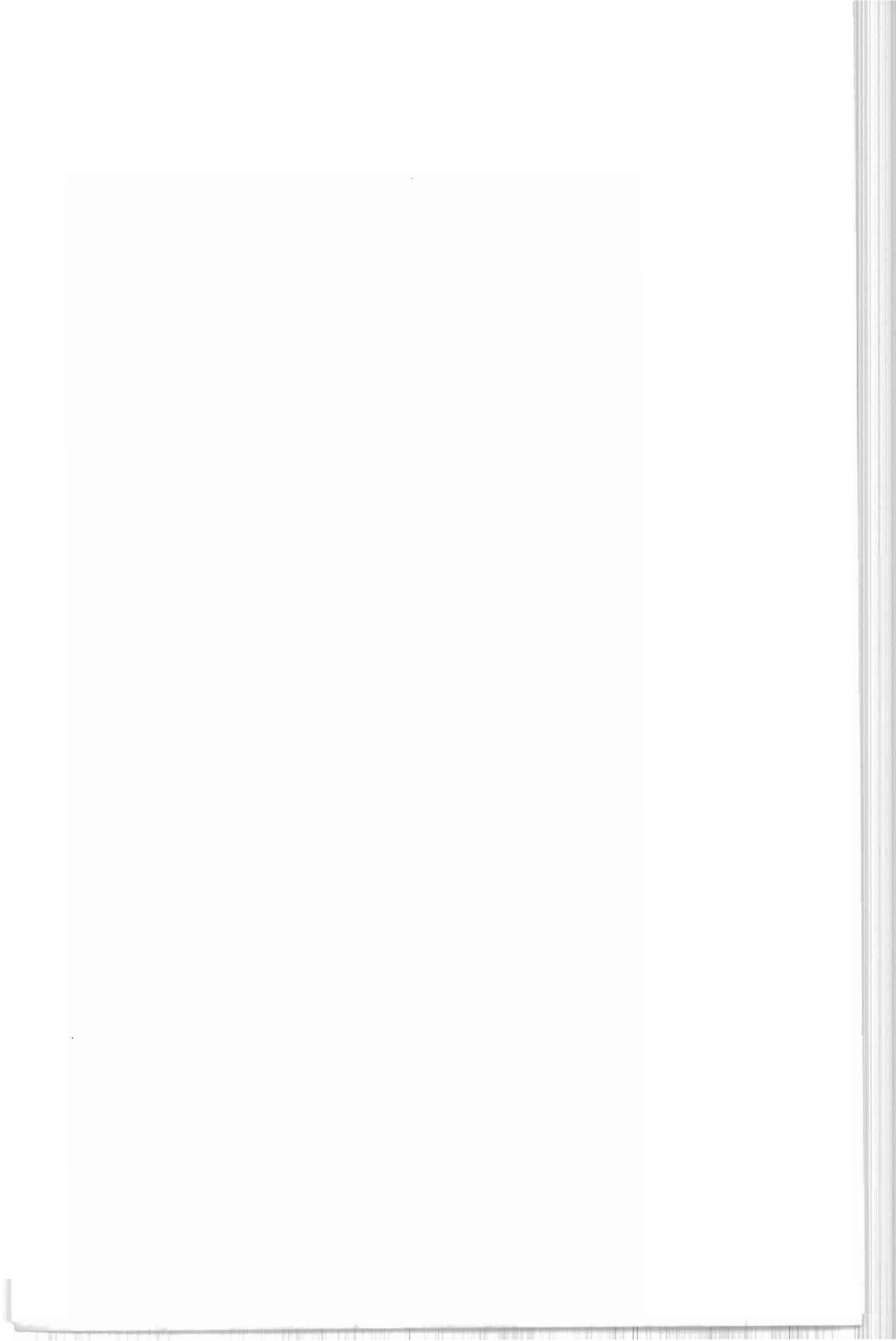


Tabla 20. Frecuencias de direccionalidad para las pautas empujar y olfatear entre los individuos del grupo marcado.

EMPUJAR

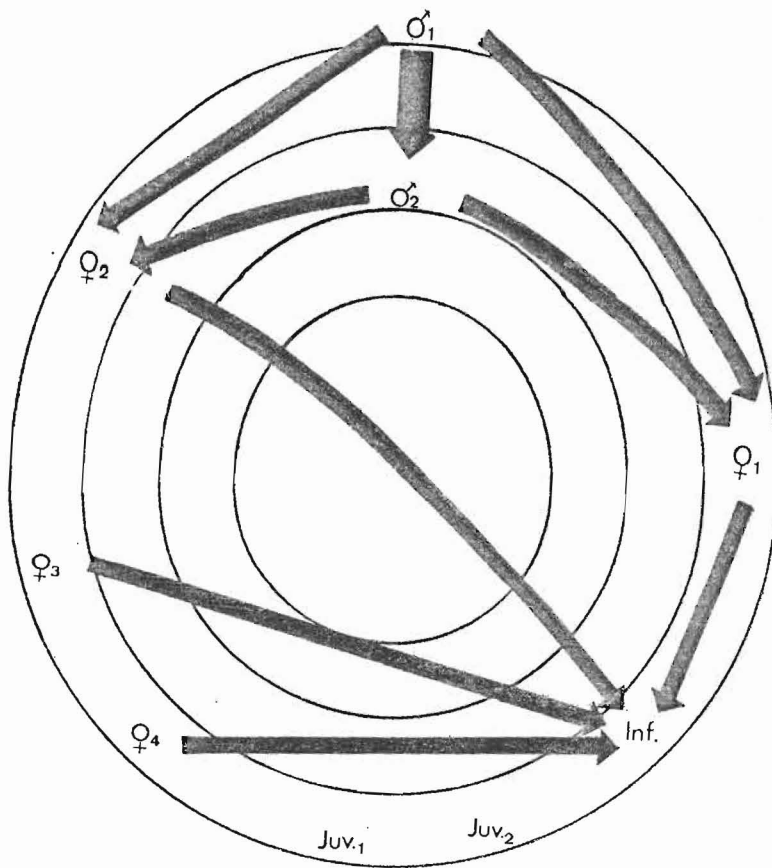
	♂ 1	♂ 2	♀ 1	♀ 2	♀ 3	♀ 4	JUV. 1	JUV. 2	Cría	Σ
♂ 1			34	26	7	5			1	73
♂ 2			26	12	4	15		1	1	59
♀ 1										
♀ 2									7	7
♀ 3									6	6
♀ 4		2							2	4
JUV. 1								27	15	42
JUV. 2							31		20	51
Cría							9	8		17
Σ		2	60	38	11	20	40	36	52	259

OLFATEAR

	♂ 1	♂ 2	♀ 1	♀ 2	♀ 3	♀ 4	JUV. 1	JUV. 2	Cría	Σ
♂ 1		1	8	7	6	1	4	2	5	34
♂ 2			1	2	8	8	1	2	2	24
♀ 1	5	1				1	2	1	15	25
♀ 2	3				2	1	2		9	17
♀ 3		2		3		2	1	2	3	13
♀ 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
Σ	28	9	39	27	40	37	49	37	94	360

Fig. 67. Sociogramas para las pautas dirigir hocico y perseguir correspondientes al grupo marcado.

DIRIGIR HOCICO



PERSEGUIR

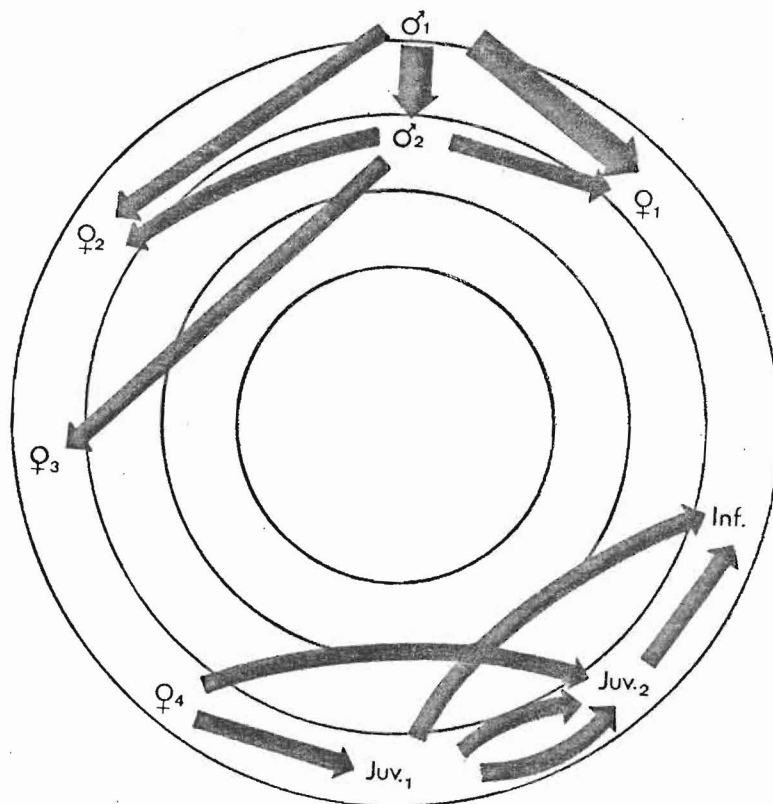
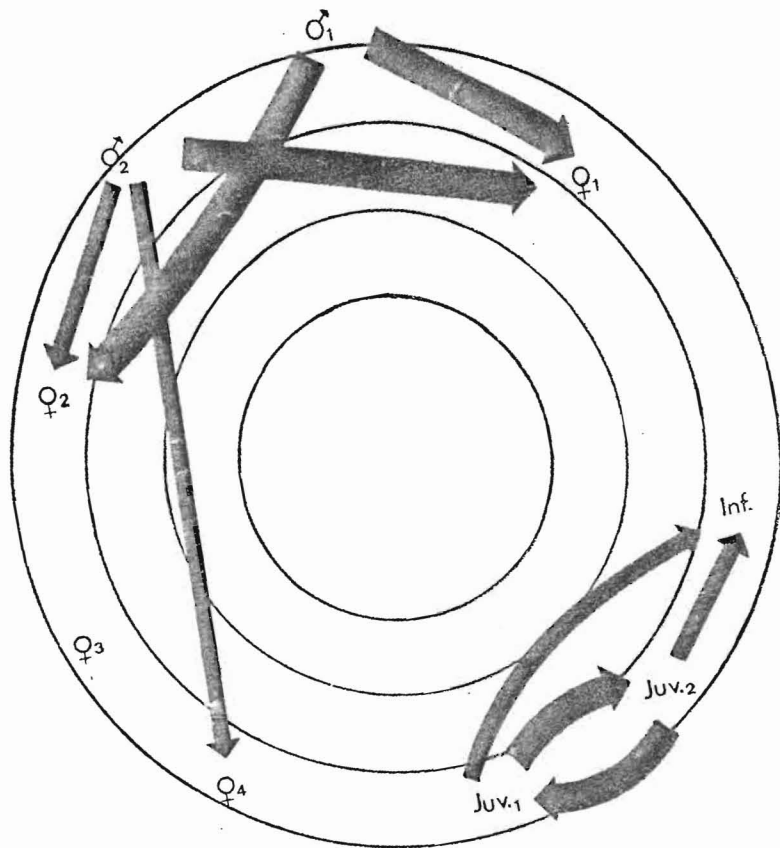
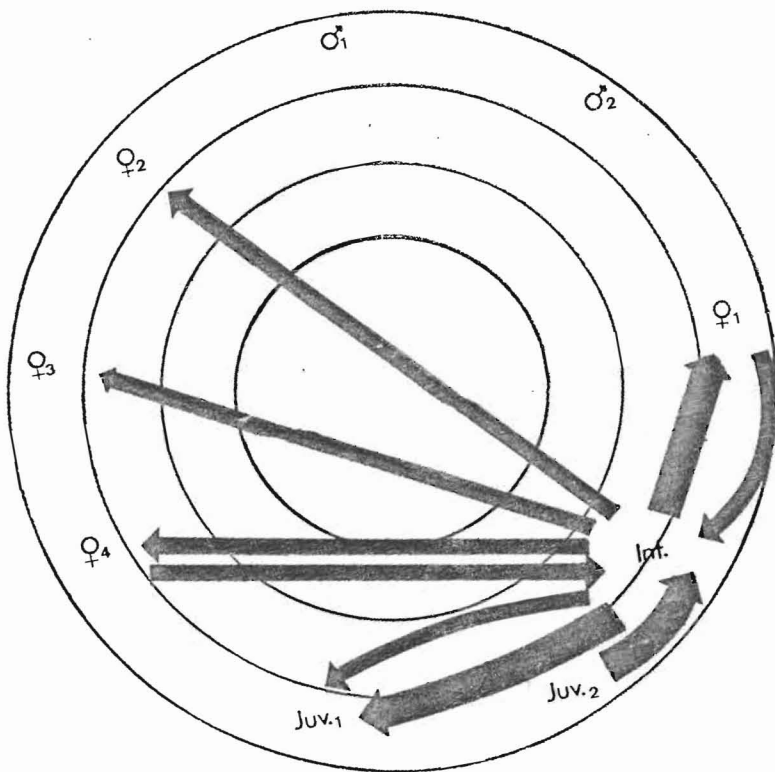


Fig. 68. Sociogramas para las pautas
empujar y olfatear corres-
pondientes al grupo marcado.

EMPUJAR



OLFATEAR





ta 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

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

	♂ ₁	♂ ₂	♀ ₁	♀ ₂	♀ ₃	♀ ₄	JUV. 1	JUV. 2	CRIA
PASTAR	0,230	0,380	0,110	0,230	0,250	0,300	0,230	0,250	0,220
SENTADO	0,050	0,100	0,030	0,040	0,020	0,020	0,020	0,140	0,270
DESCANSO	0,710	0,510	0,900	0,660	0,700	0,590	0,530	0,600	0,500
LOCOMOCION	0,140	0,100	0,100	0,110	0,070	0,110	0,110	0,150	0,190
ALERTA	0,055	0,021	0,023	0,025	0,012	0,016	0,024	0,023	0,103
INMOVIL	0,013	0,027	0,010	0,011	0,010	0,013	—	0,011	0,023
VENTEAR	0,059	0,020	—	—	—	—	—	—	—
ARRANCADA	—	0,010	—	—	—	—	0,010	0,010	0,002
HUIDA	0,021	0,030	0,045	0,019	0,014	0,023	0,030	0,026	0,030
MARCAR CON GENITALES	0,077	0,104	0,013	0,020	0,022	0,032	0,037	0,041	0,010
MARCAR CON HOCICO	0,099	0,070	0,010	0,023	0,020	0,045	0,030	0,028	0,012
JUEGO	—	—	—	—	—	0,012	0,013	0,013	0,105
DIRIGIR HOCICO (ejecutante)	241	191	28	25	21	18	36	28	73
DIRIGIR HOCICO (receptor)	—	48	25	39	35	23	9	6	—
PERSEGUIR (ejecutante)	157	55	2	7	6	28	38	26	10
PERSEGUIR (receptor)	—	84	72	34	17	4	34	42	42
EMPUJAR (ejecutante)	73	59	—	7	6	4	42	51	17
EMPUJAR (receptor)	—	2	60	38	11	20	40	36	52
OLFATEAR (ejecutante)	34	24	39	17	13	30	62	62	93
OLFATEAR (receptor)	28	9	25	27	40	37	49	37	94

↑ Pautas no direccionales
 ↓ Pautas direccionales

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. 69 y 70 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 (CRIA)	<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)

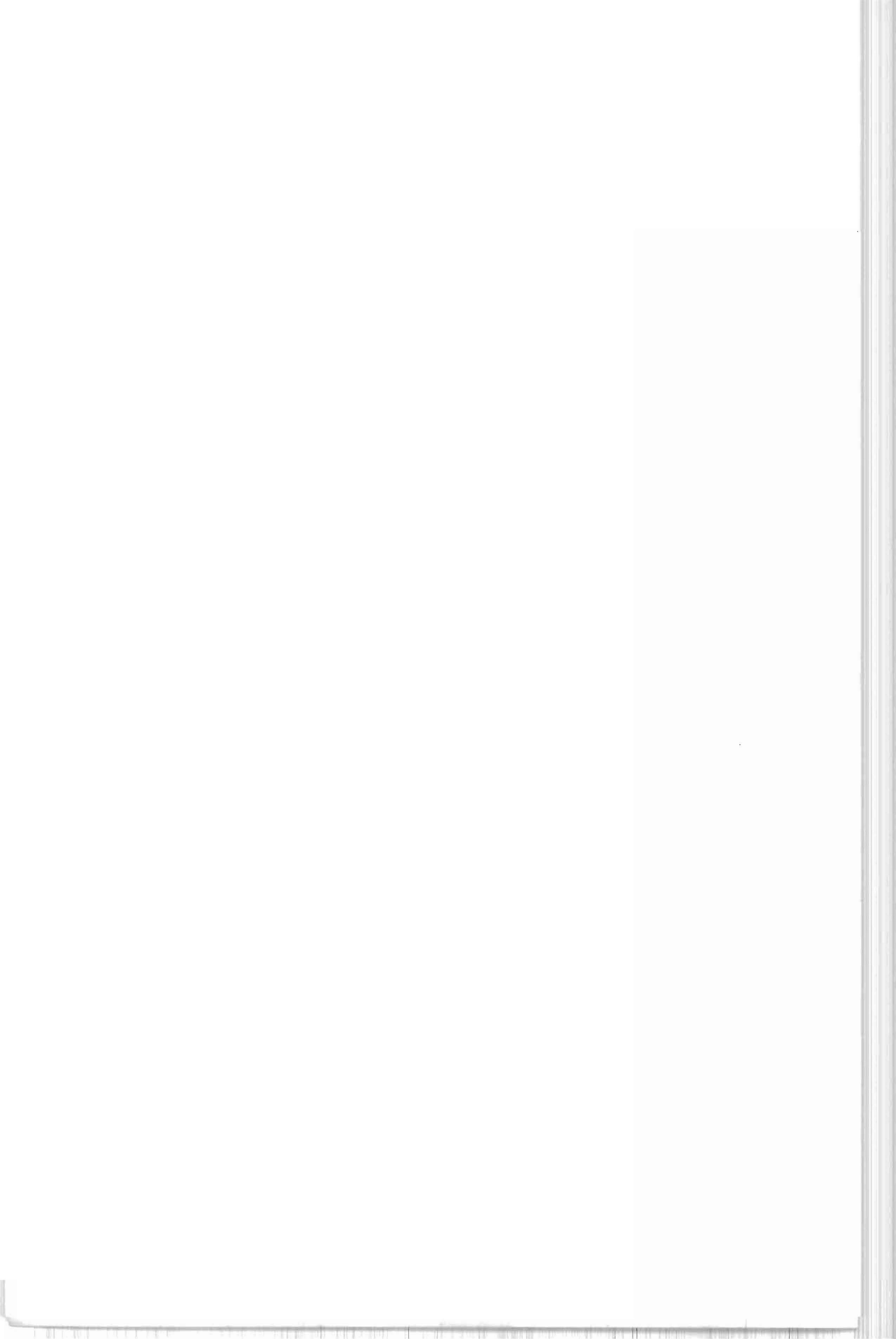
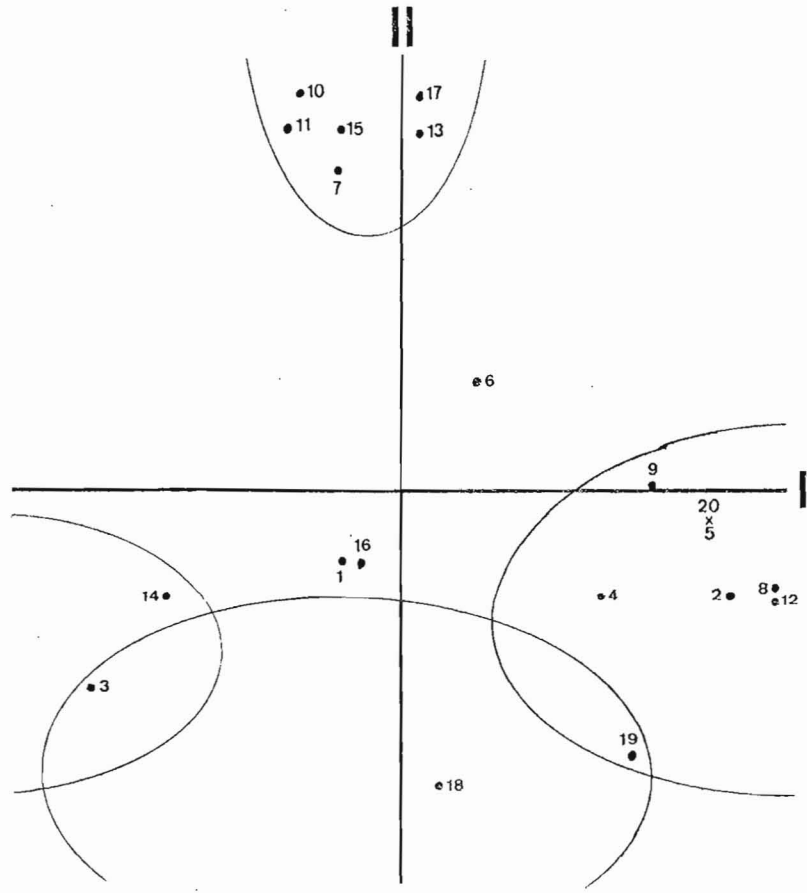


Tabla 22 .- Factores de carga (multiplicados por 100) sobre los cinco primeros ejes y su varianza absorbida. (Pautas direccionales y no direccionales).

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	-56	-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 %

Fig. 69. 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 | 14.- Dirigir hocico
(receptor) |
| 2.- Sentado | |
| 3.- Descanso | 15.- Perseguir
(ejecutante) |
| 4.- Locomoción | 16.- Perseguir
(receptor) |
| 5.- Alerta | 17.- Empujar
(ejecutante) |
| 6.- Inmóvil | 18.- Empujar
(receptor) |
| 7.- Ventear | 19.- Olfatear
(ejecutante) |
| 8.- Arrancada | 20.- Olfatear
(receptor) |
| 9.- Huir | |
| 10.- Marcar con genitales | |
| 11.- Marcar con hocico | |
| 12.- Juego | |
| 13.- Dirigir hocico
(ejecutante) | |



Pautas direccionales y no direccionales

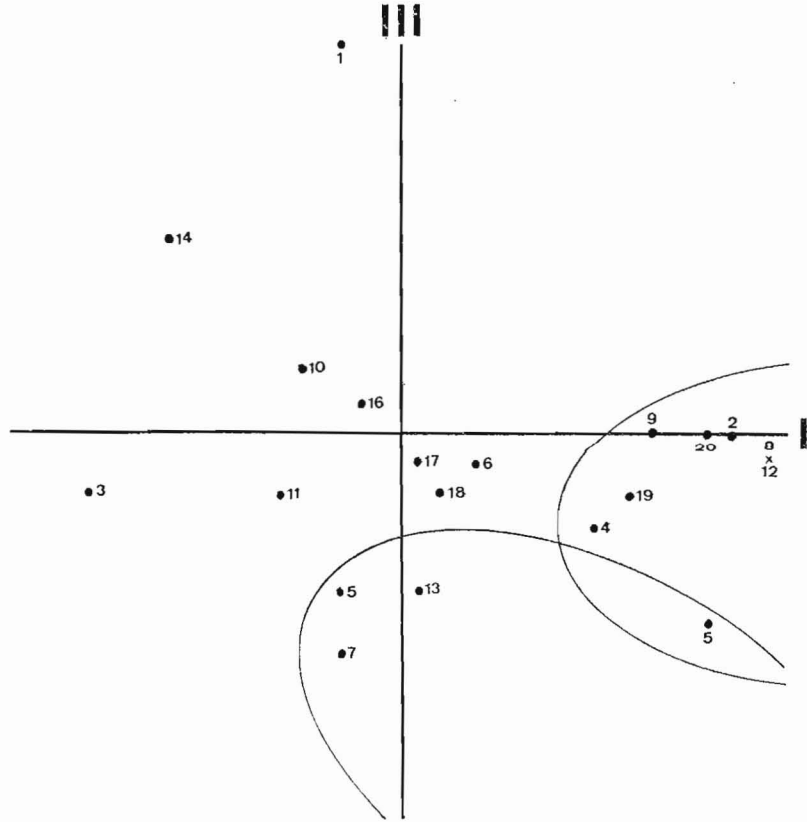
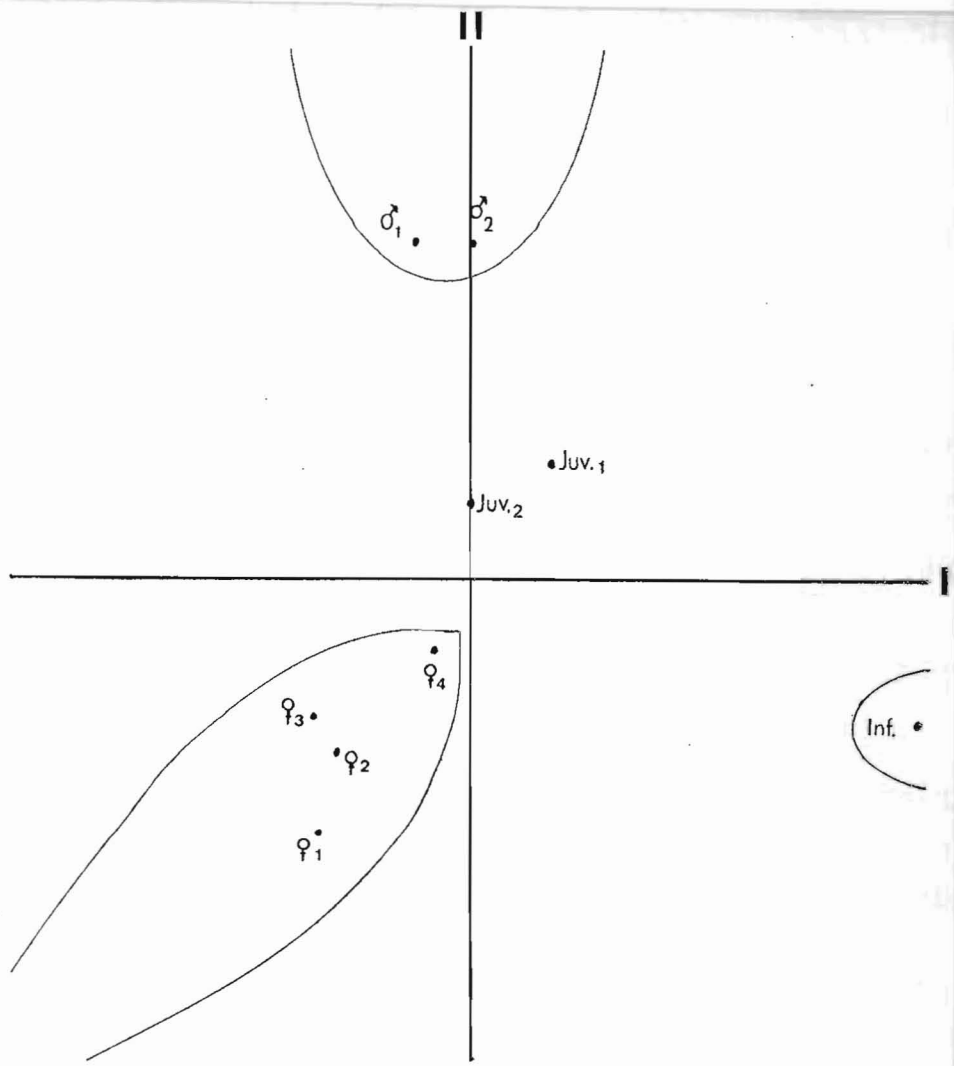
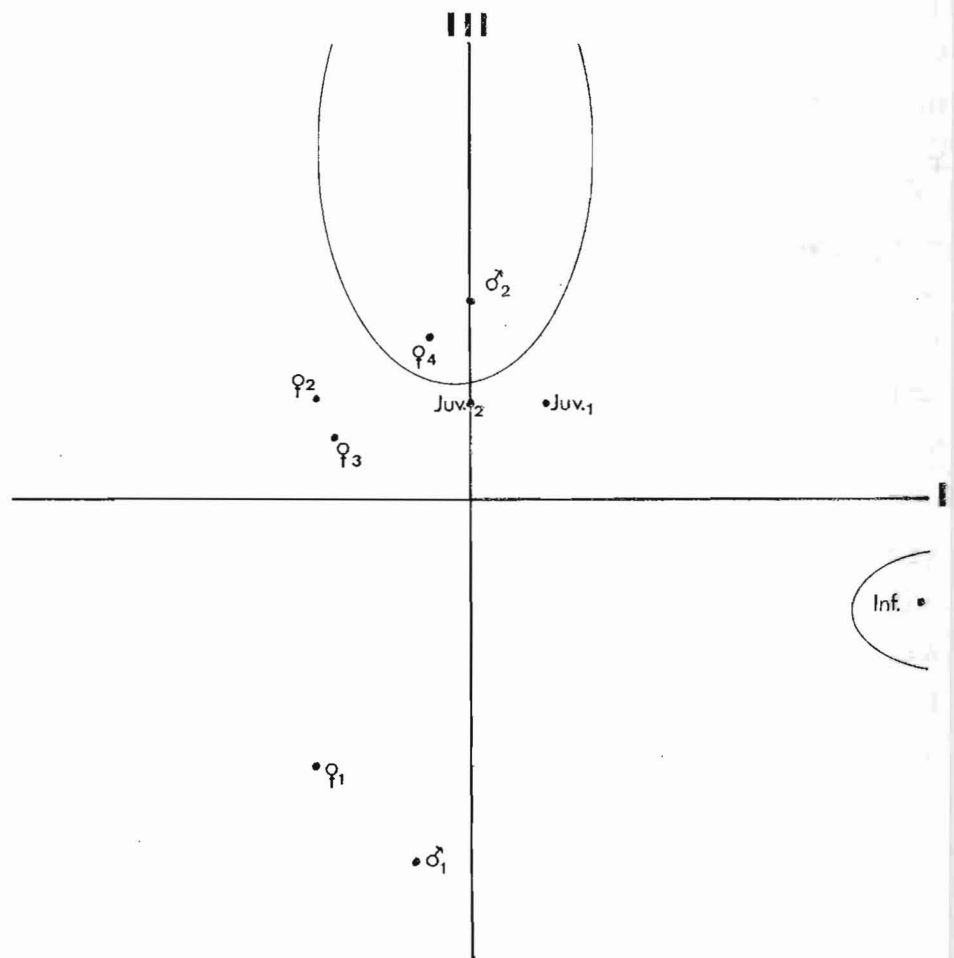


Fig. 70. Funciones sociales. Representación de las coordenadas de los individuos sobre los ejes obtenidos del análisis de componentes principales a partir de los datos de la Tabla 21.

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



Pautas direccionales y no direccionales



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.

El ♂ 2 es completamente indiscriminado en su grado de lejanía hacia los restantes miembros del grupo durante el descenso 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.

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 ha-

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

cia 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

N = 34

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 jó - venes en 24 de ellas.

CONCLUSIONES

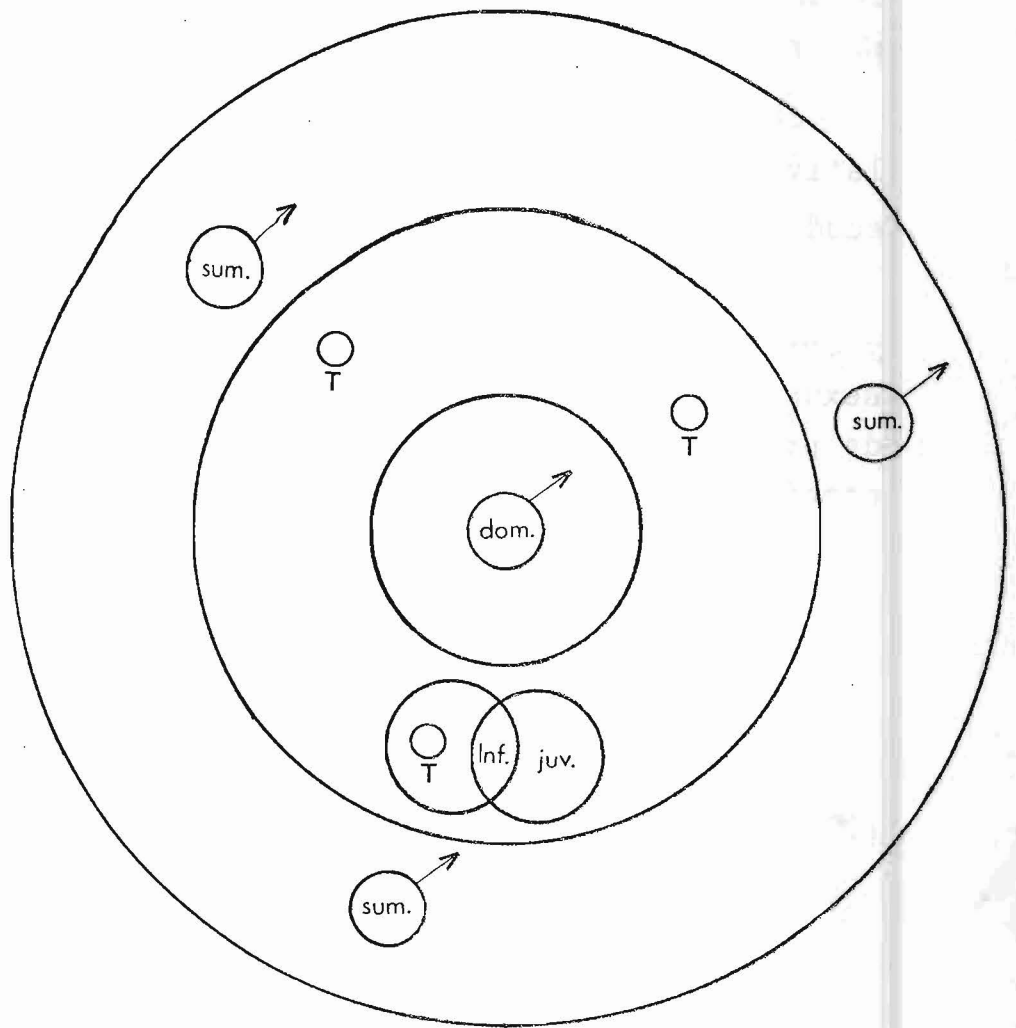
Las asociaciones cerradas y la composición constante - en que se agrupan los chigüires dan pie a una profunda complejidad en su estructura social. Basándose en estos grupos estables, los capibaras han desarrollado una sociedad provista de especialización de funciones y de jerarquías - de dominancia, 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. 71) incluiría a las hembras, jóvenes y crías, teniendo estas últimas a mantenerse cerca de su madre y constituyendo un solo núcleo con ella; otro nudo de cohesión - lo constituiría 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 el grupo.

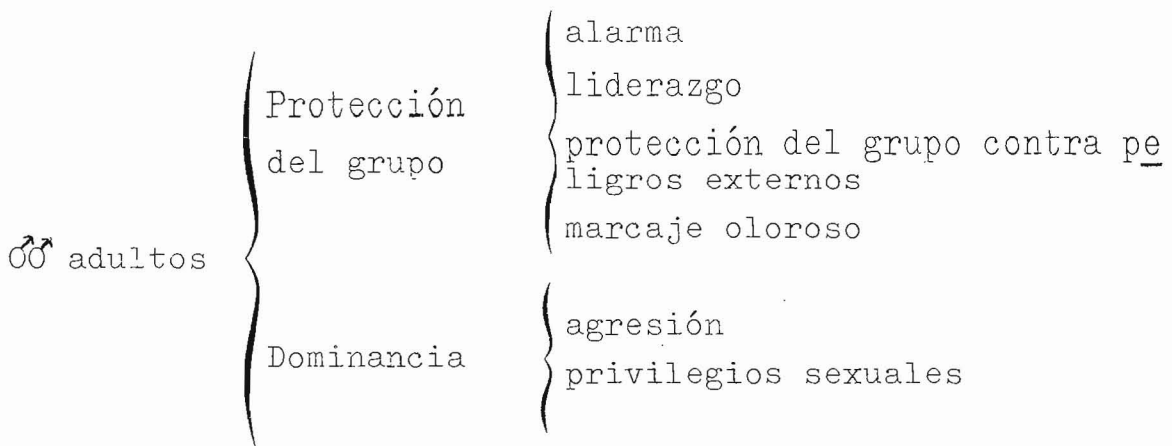
Fig. 71. Representación esquemática de los miembros de un grupo, en relación con las atracciones que parecen mantener la cohesión.



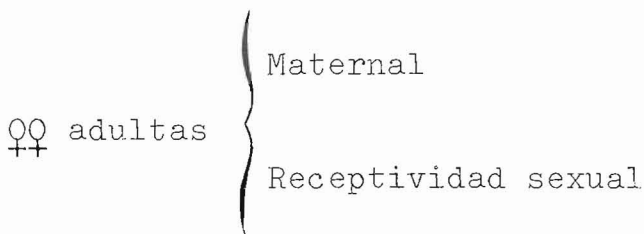
Los machos sumisos se mantendrán en el grupo, aunque - en su periferia, merced a la atracción sexual que demuestran hacia las hembras en celo. La respuesta por parte del macho dominante es posesiva respecto a esas hembras, atacando y tratando de expulsar a los machos sumisos hacia la periferia.

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 do-
ble:



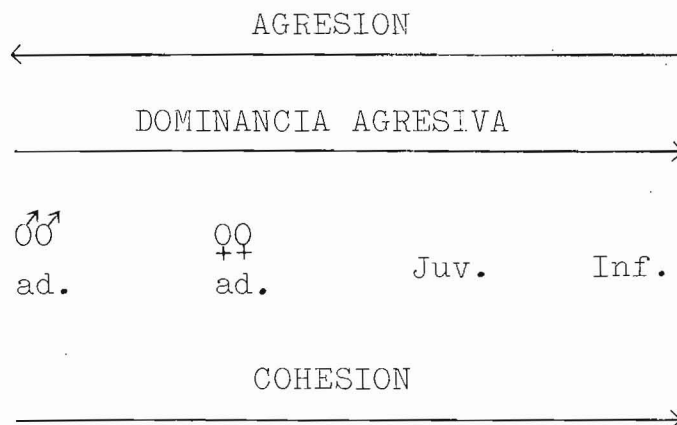
Los jóvenes desarrollan principalmente una función de juego:

Juv. { Juego

Las crías se sitúan en la función social:

Inf. { Dependencia materna
 { Juego
 { Alerta

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:

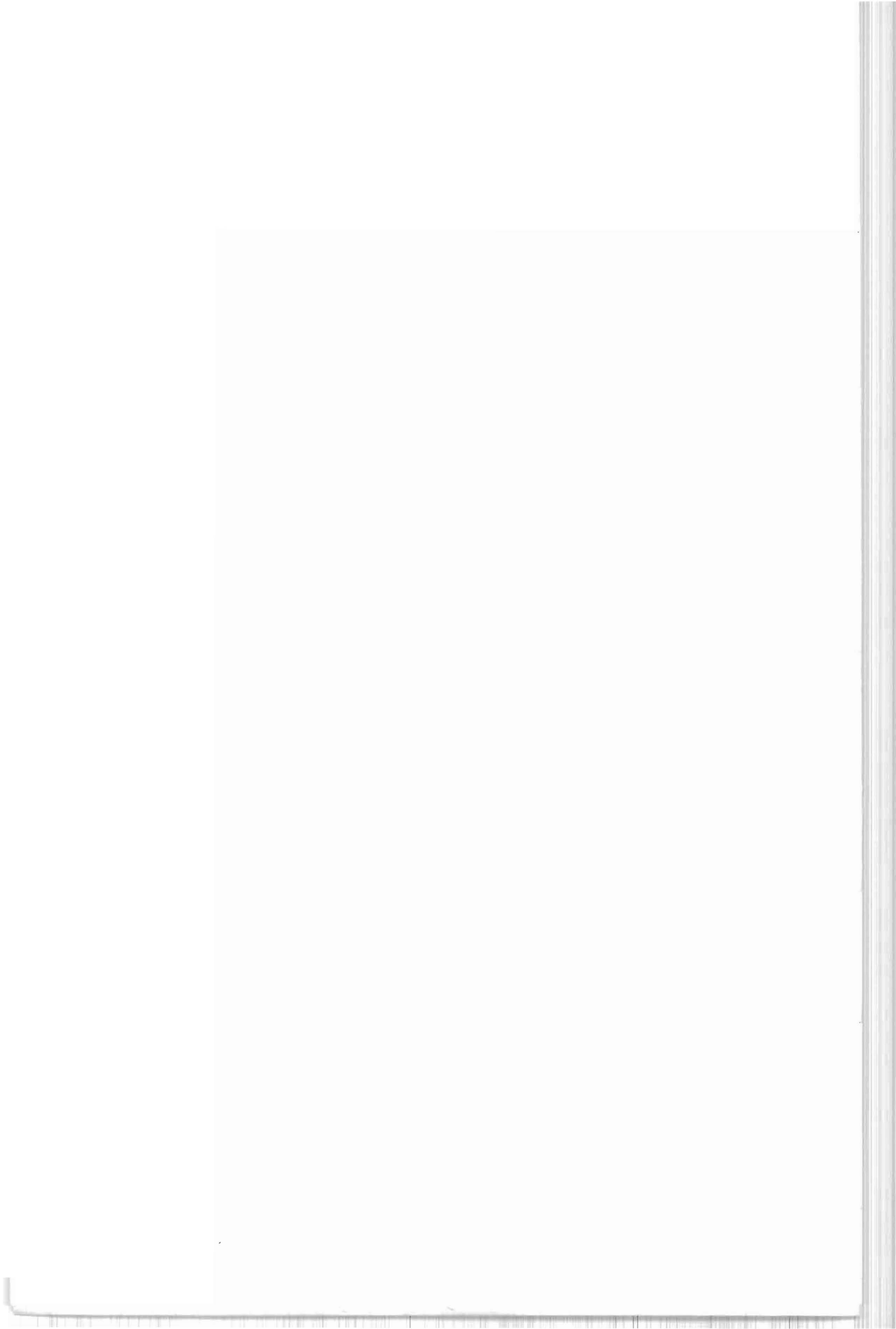


La relación directa entre el tamaño de la glándula de marcaje (carácter sexual masculino más notable) y la función social de protección y dominancia concuerda con datos similares para el conejo (Mykytowycz, 1968).

En el caso de las hembras, la dominancia agresiva que Q 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, Q 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, Q 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 hablan de la fuerte que- rencia de los grupos hacia la tierra en que viven, exis- tiendo incluso la leyenda de que los chigüires prefieren - morir antes que emigrar.

Ojasti (1973), empleando captura y recaptura de chigüi- res, obtiene un 80 % de los individuos marcados que no ex- cedan el kilómetro en el recorrido entre captura y recaptu- ra, 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.

METODOS

Tras varios meses de búsqueda de los grupos idóneos pa- ra 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 an- chura 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 ininte- rrumpidamente durante todo el día, se pudo conseguir ésto 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 diver- sas causas, desde desaparecer el grupo huyendo hacia el - bosque a impedir la observación misma algún intenso agua- cero.

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

El grupo no marcado habitaba el borde del Caño Mucuri- tas, 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 gru- pos se registraron las actividades de cada individuo miem- bro, comprendidas estas actividades en periodos de cinco minutos. Los registros de conducta, dentro de cada perio- do, se grababan directamente en cinta magnética, utilizan- do 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 representa-

ción del área de campeo total tanto a lo largo del año - como en las dos estaciones, así como los recorridos linea les 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 pre ferente 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 cam - peo 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 Fig. 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 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

Fig. 72. Area de campeo durante la época seca y total del grupo 1.



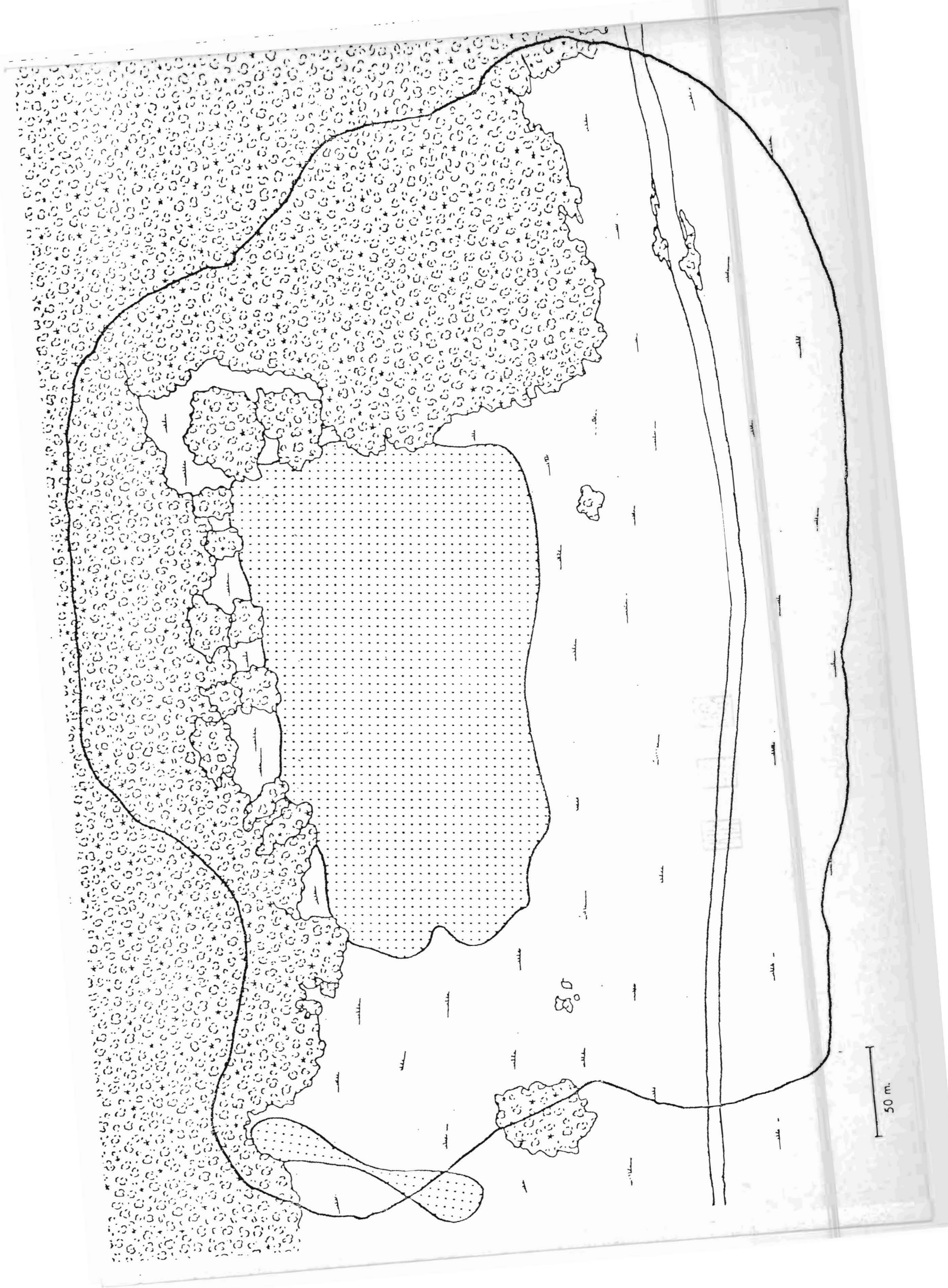
Bosque



Cuerpos de agua



Sabana



50 m.

Fig. 73. Area de campeo durante la época de lluvias del grupo 1.



Bosque



Cuerpos de agua



Sabana

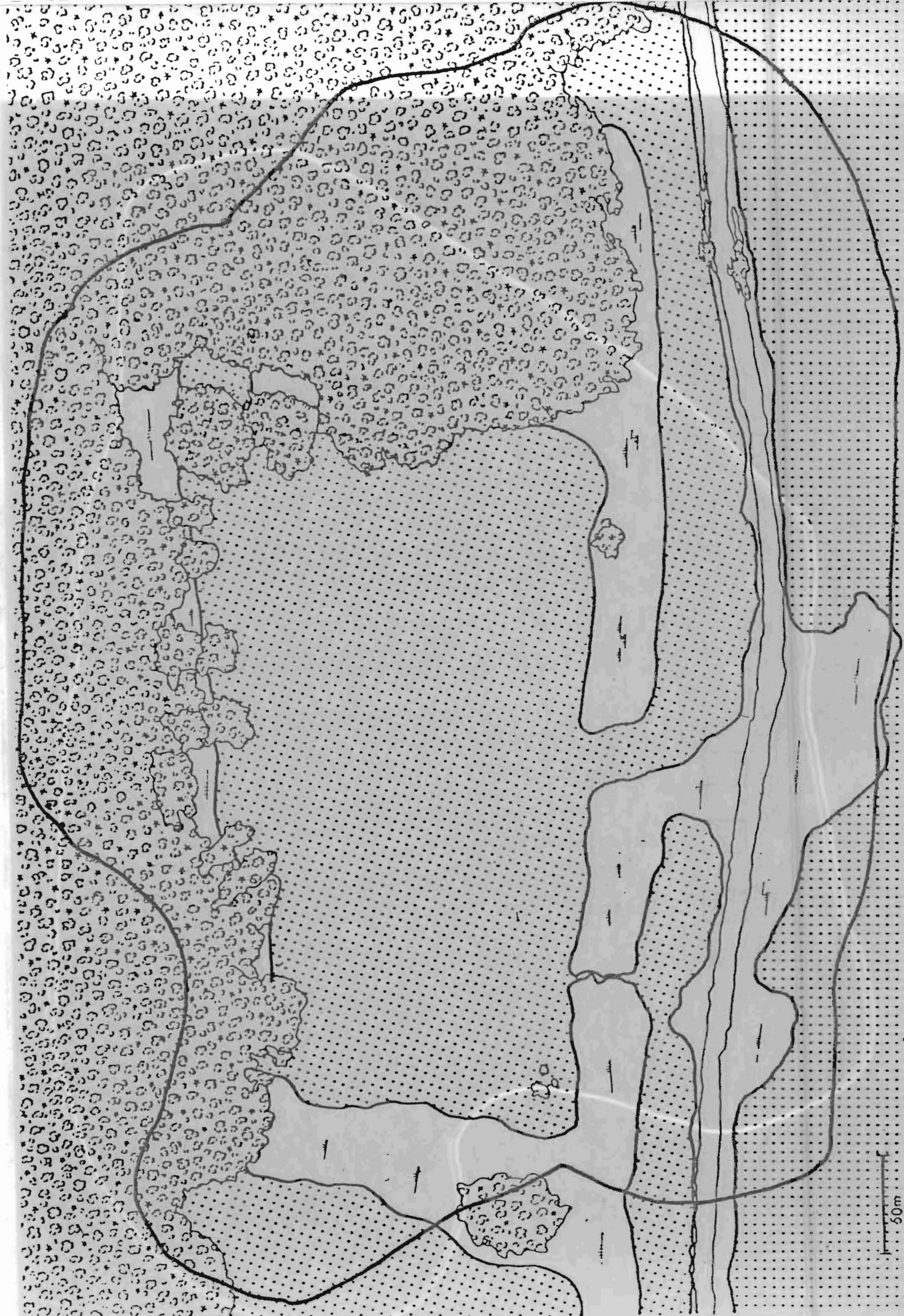


Fig. 74. Area de campeo durante la época de lluvias del grupo 2.



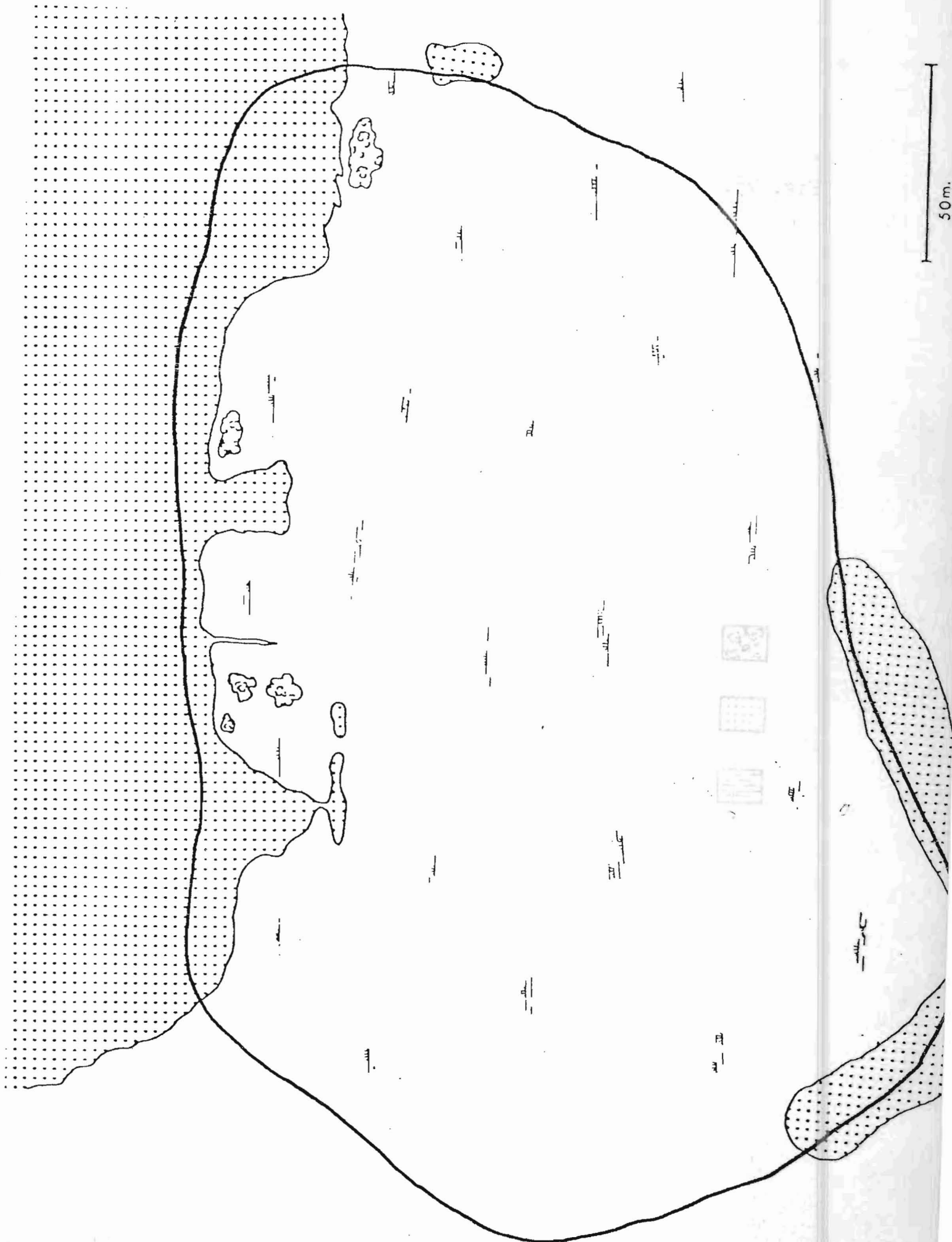
Bosque



Cuerpos de agua



Sabana



50 m.

Fig. 75. Curvas de nivel según intervalos de 300 presencias en el área de campeo durante la época seca del grupo 1.



Bosque



Cuerpos de agua



Sabana

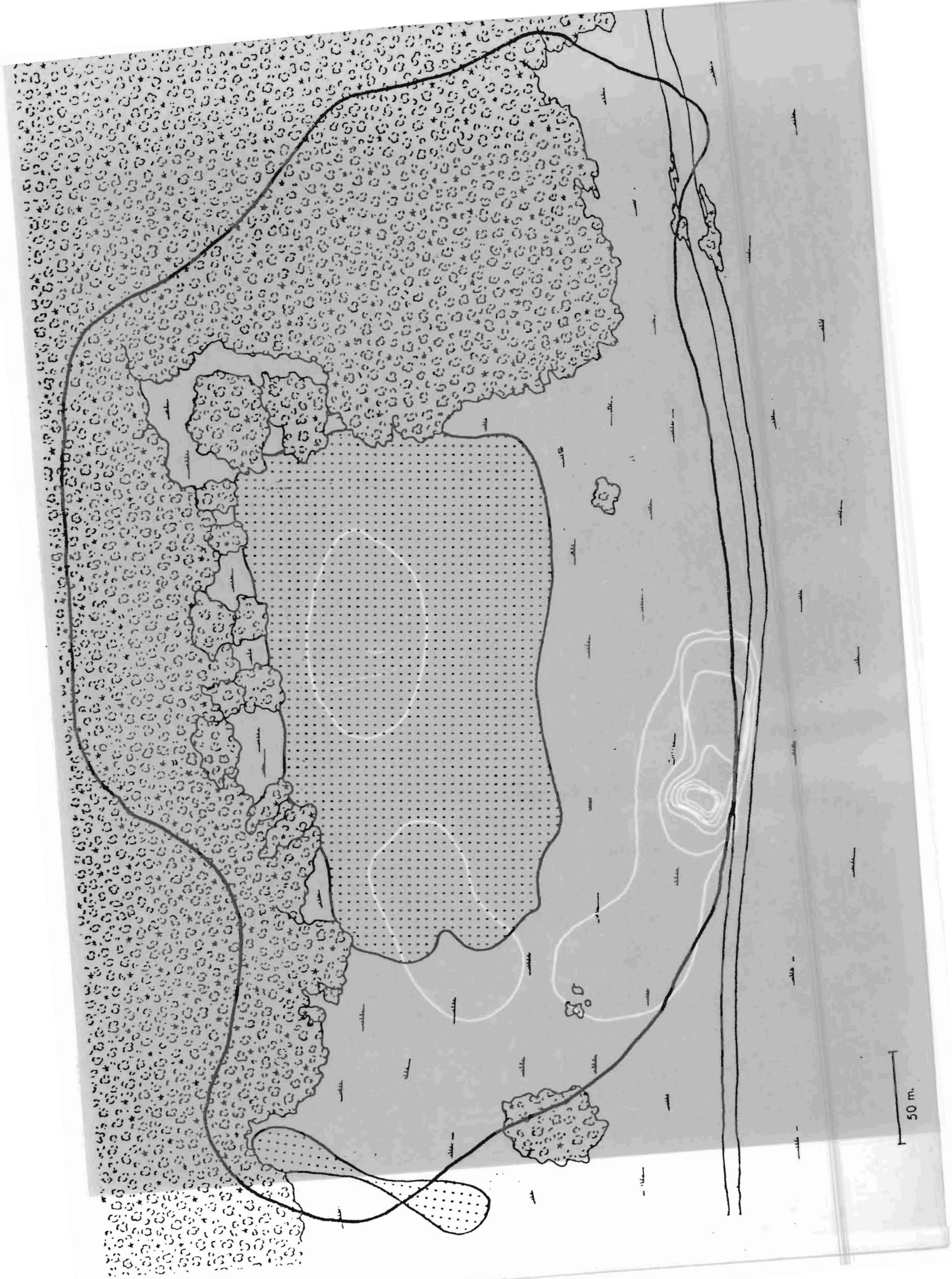


Fig. 76. Curvas de nivel según intervalos de 300 presencias en el área de campeo durante la época de lluvias del grupo 1.



Bosque



Cuerpos de agua



Sabana

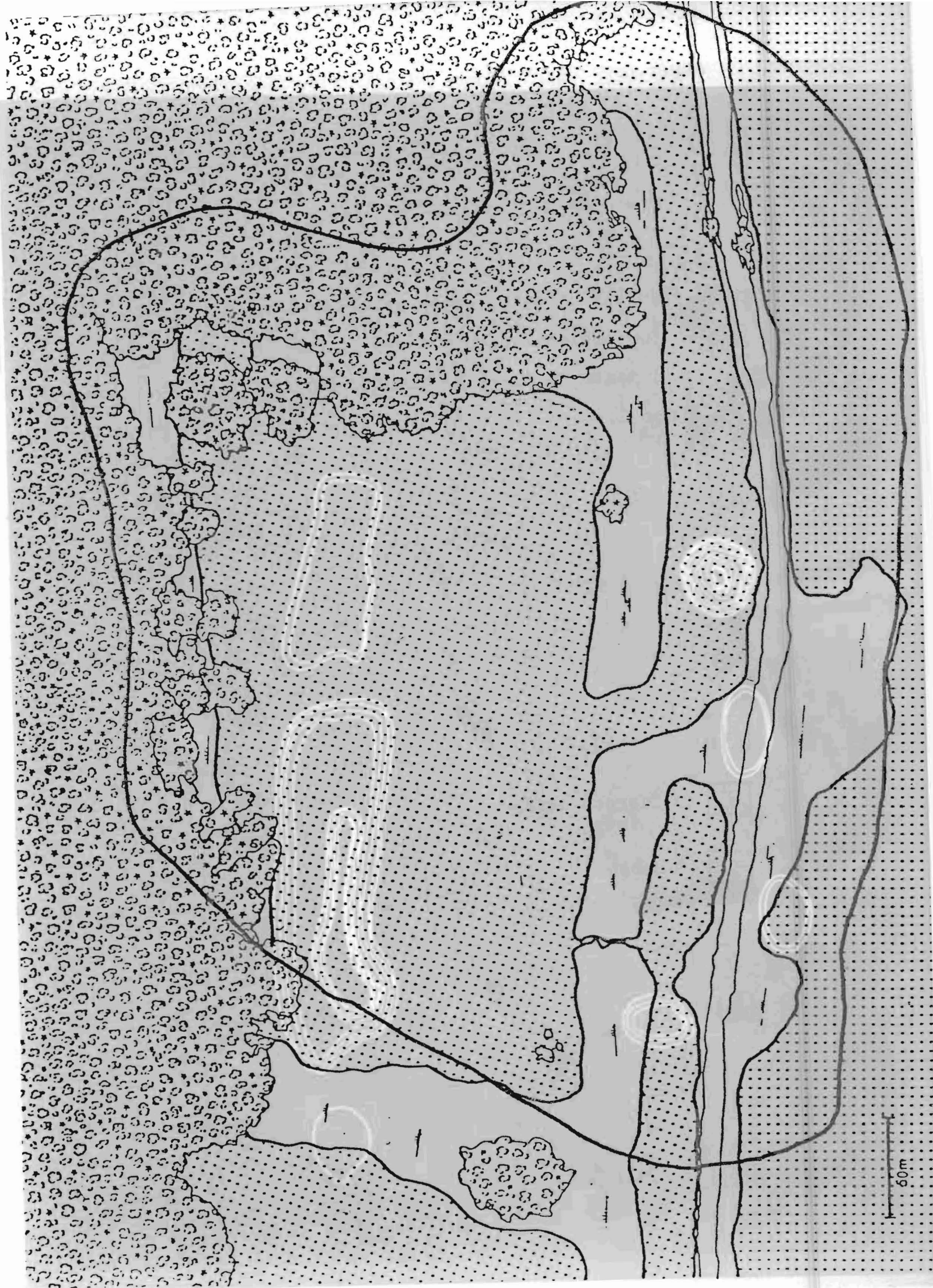


Fig. 77. Curvas de nivel según intervalos de 300 presencias en el área de campeo durante la época de lluvias del grupo 2.



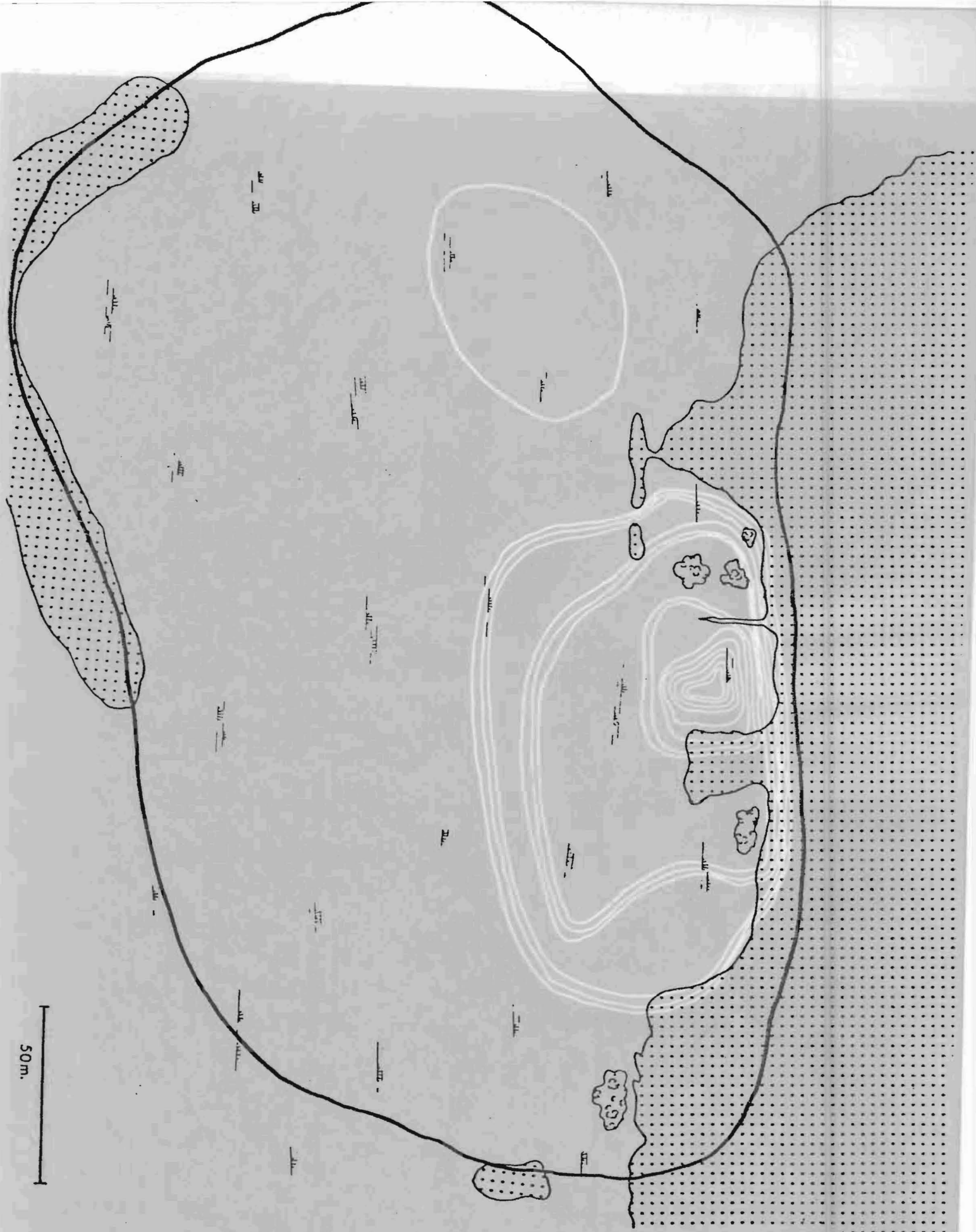
Bosque



Cuerpos de agua



Sabana





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

Fig. 78. Trayectorias de los desplazamientos
del grupo 1 en el área de campeo -
durante la época seca.



Bosque



Cuerpos de agua



Sabana

50 m.

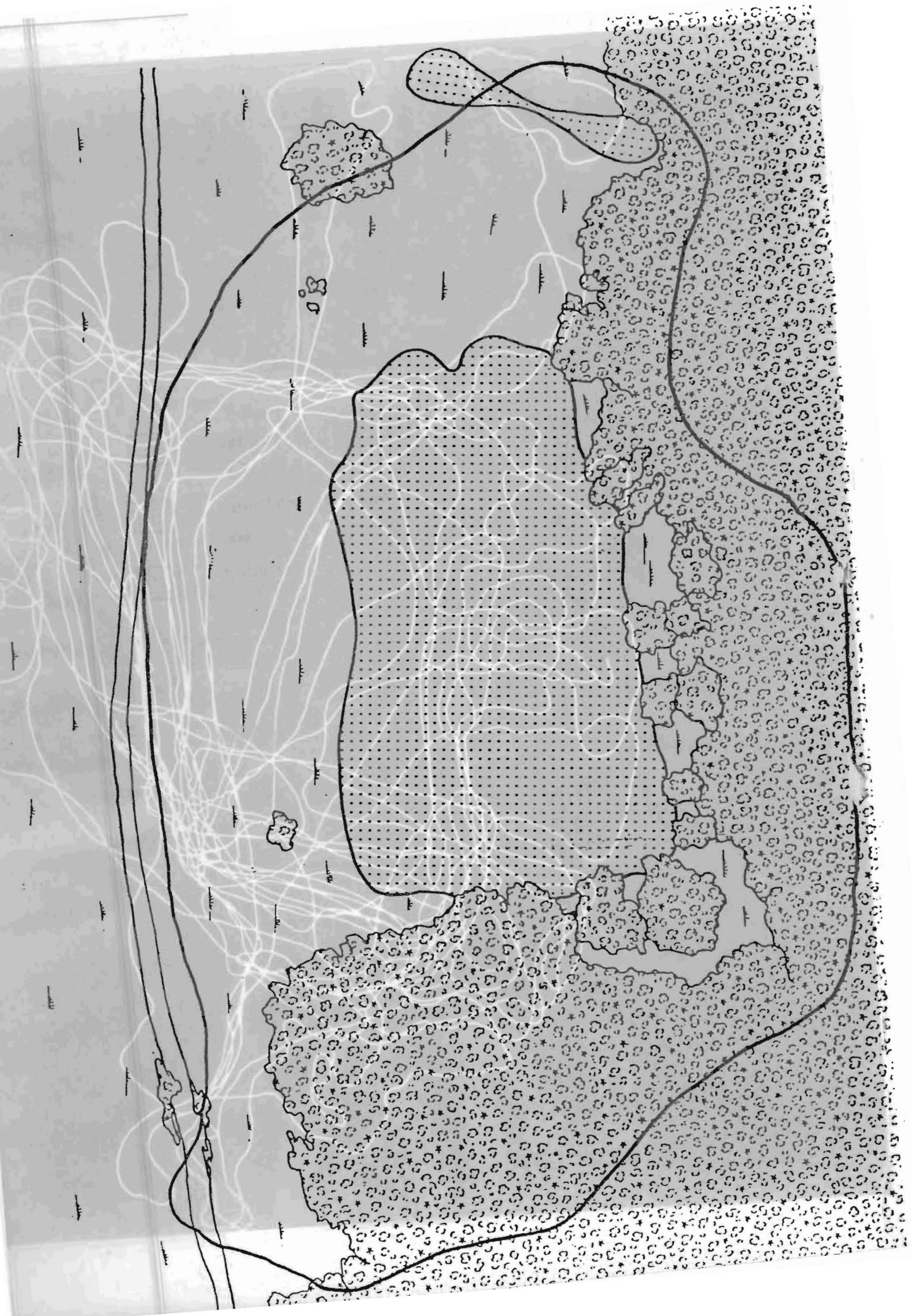


Fig. 79. Trayectorias de los desplazamientos del grupo 1 en el área de campeo durante la época lluviosa.



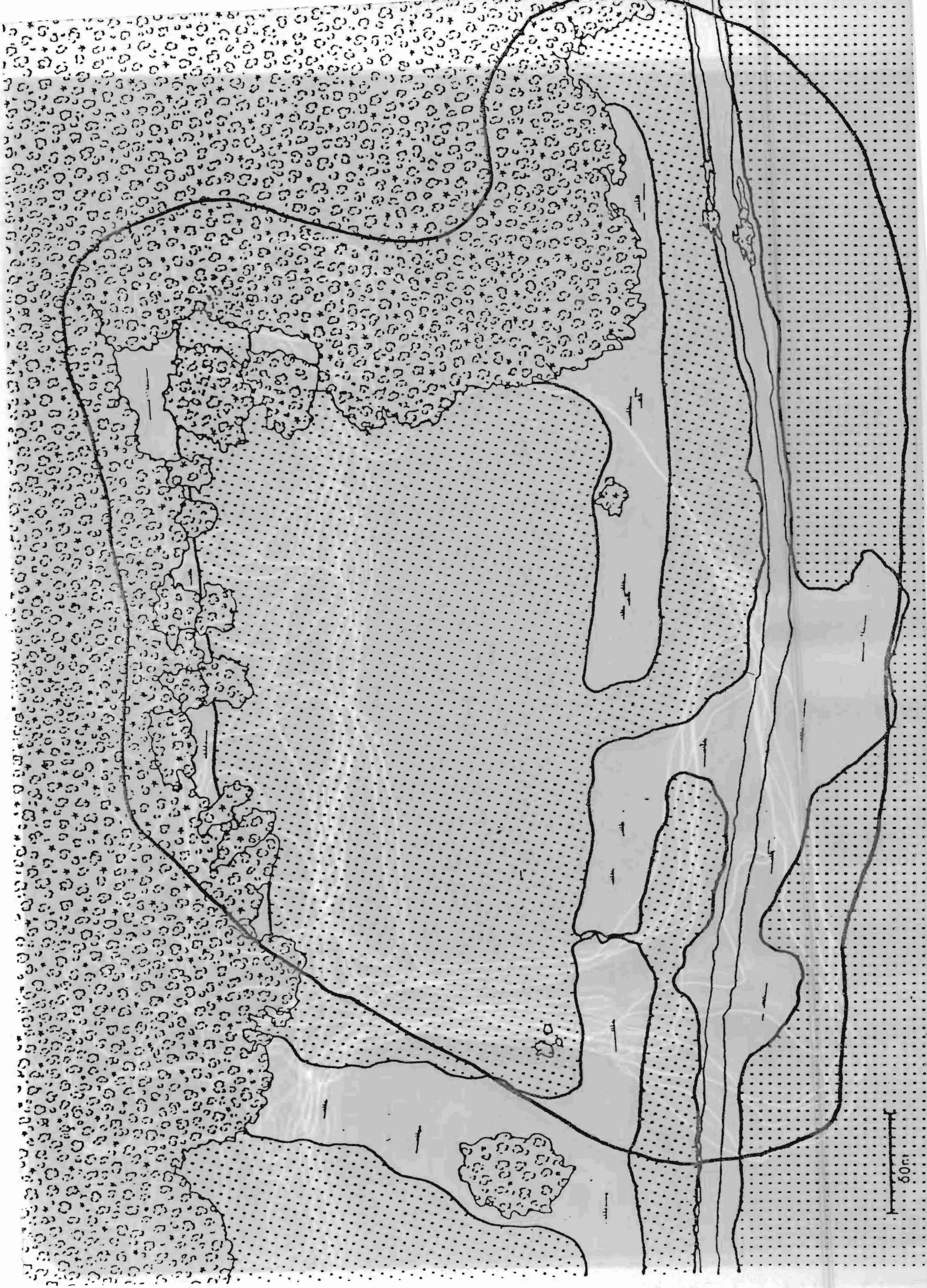
Bosque



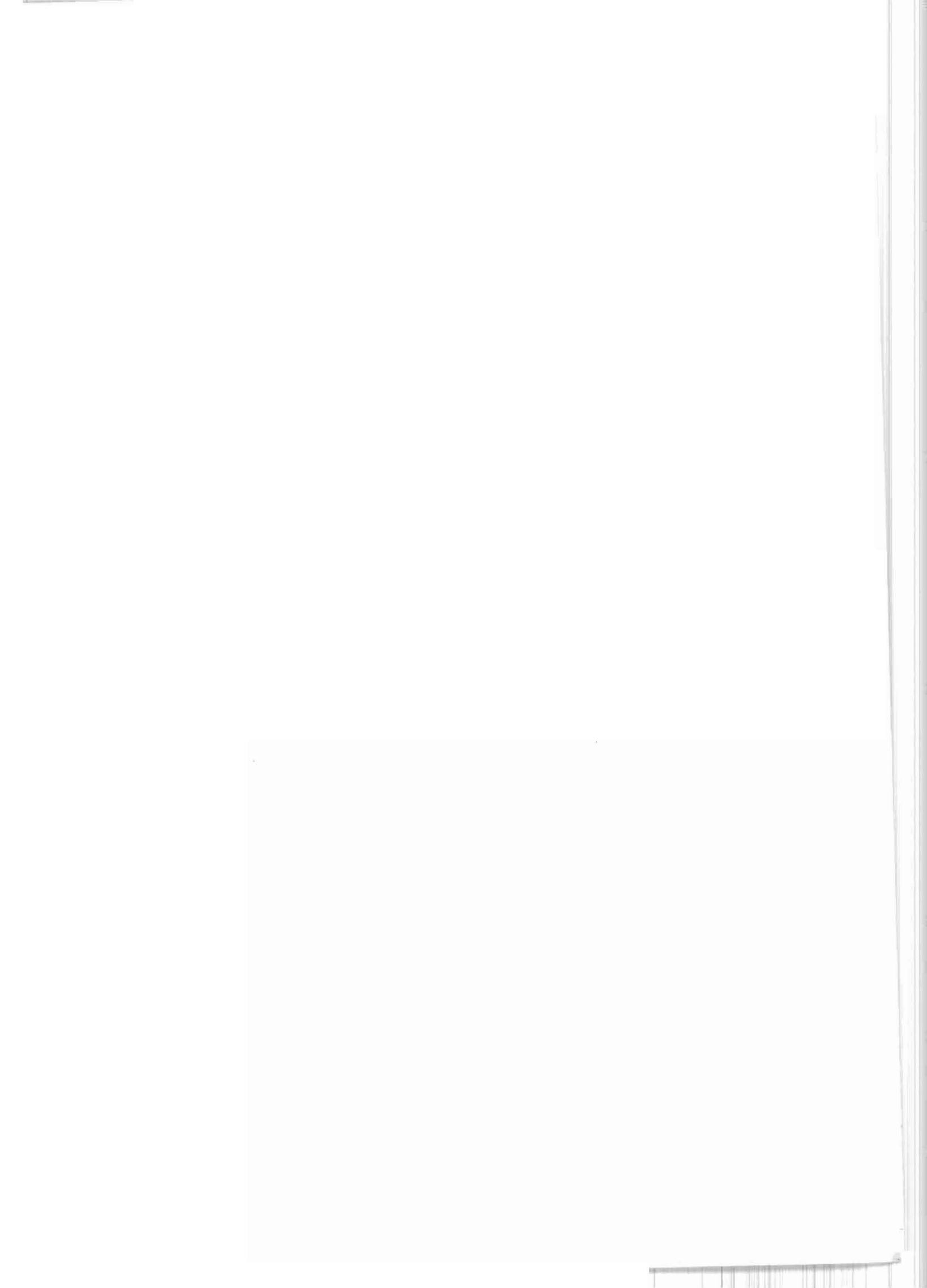
Cuerpos de agua



Sabana



60m



La comparación de las distribuciones de recorridos dia rios 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.

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.

Comenzando con el grupo 1, y concretamente por la pauta de descanso, durante la época seca (Fig. 83) se apre-

Fig. 80. 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 recorridas indican la hora de ocupación.



Bosque



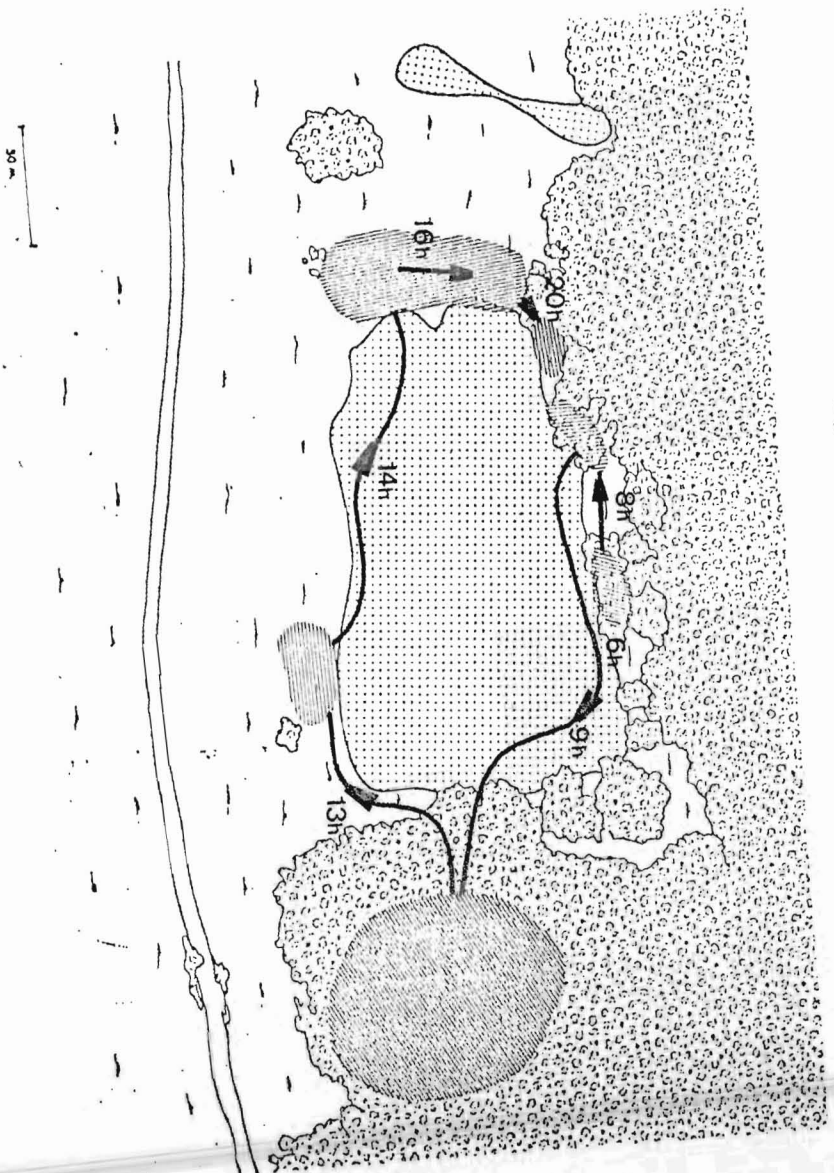
Cuerpos de agua



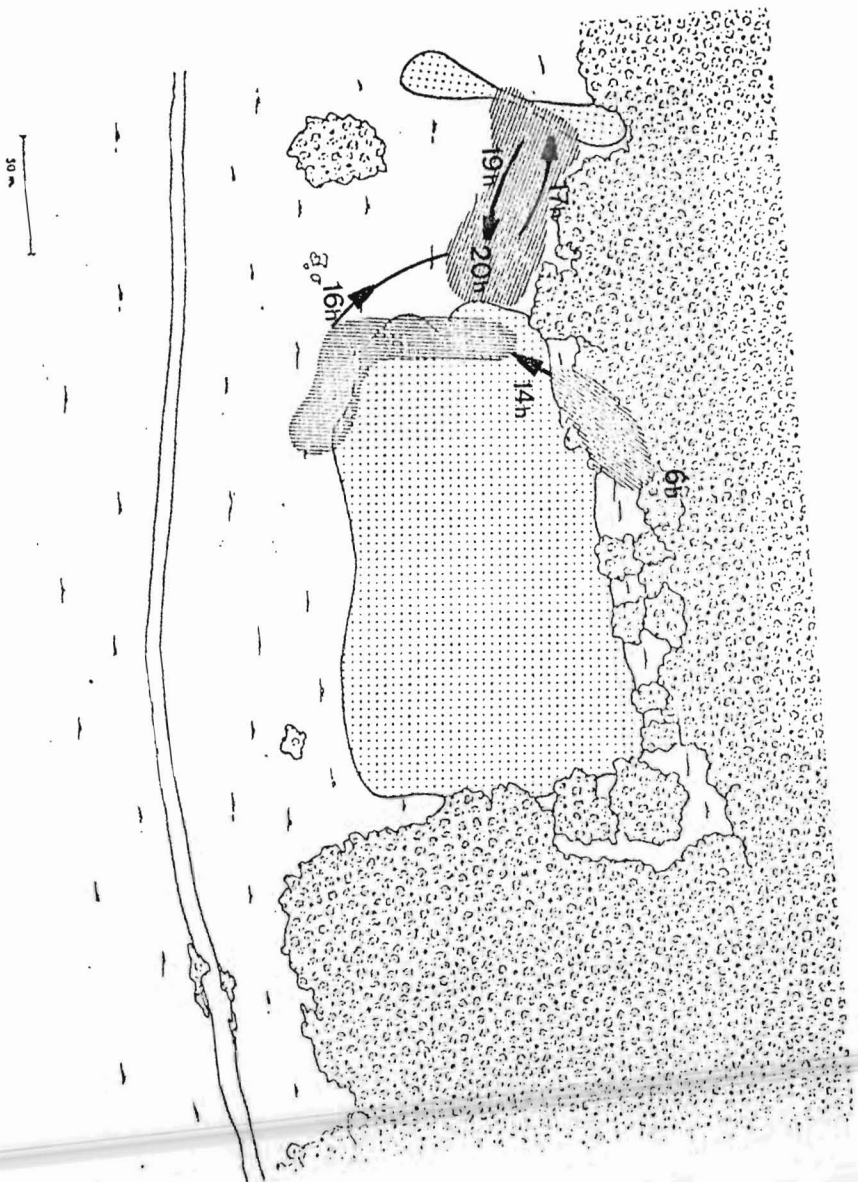
Sabana



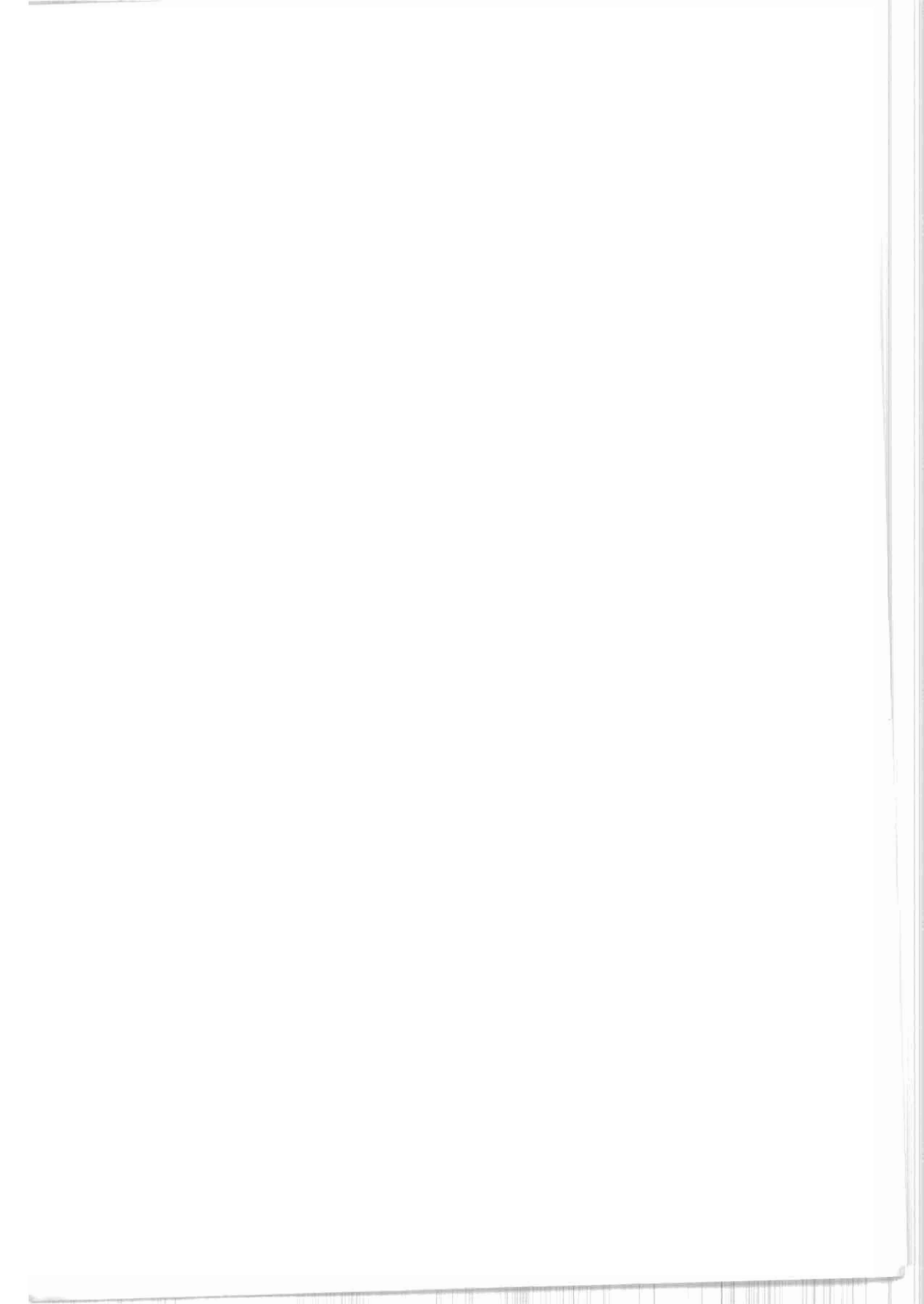
Localización del grupo

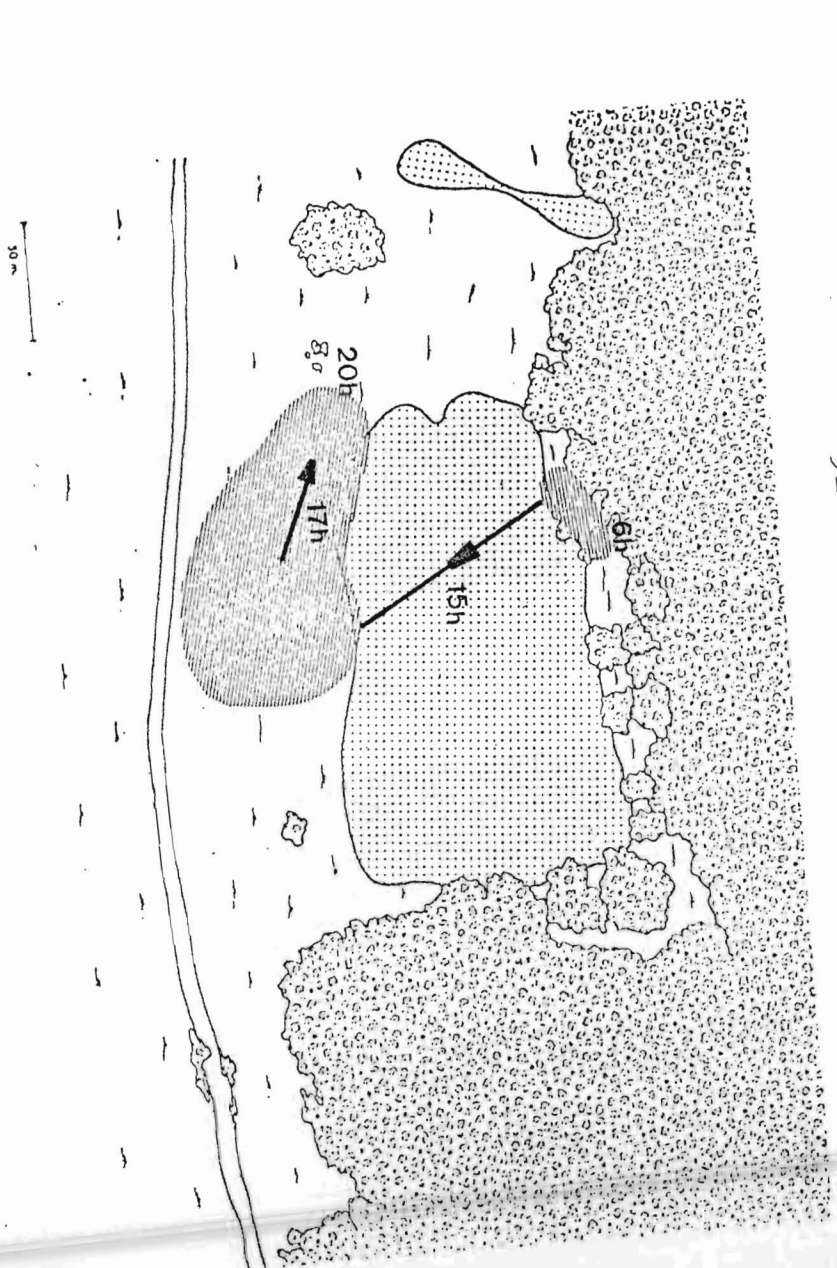


30 - III - 1976



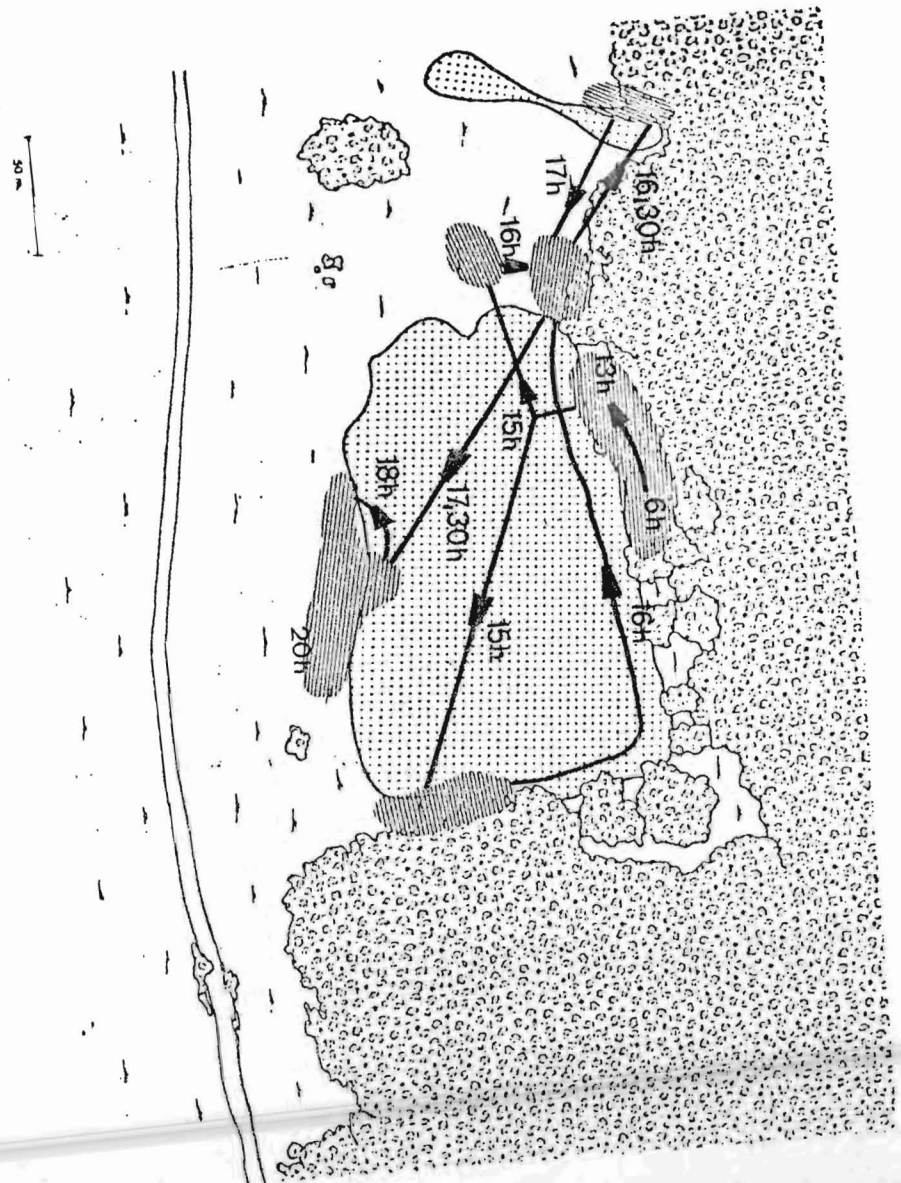
29 - III - 1976



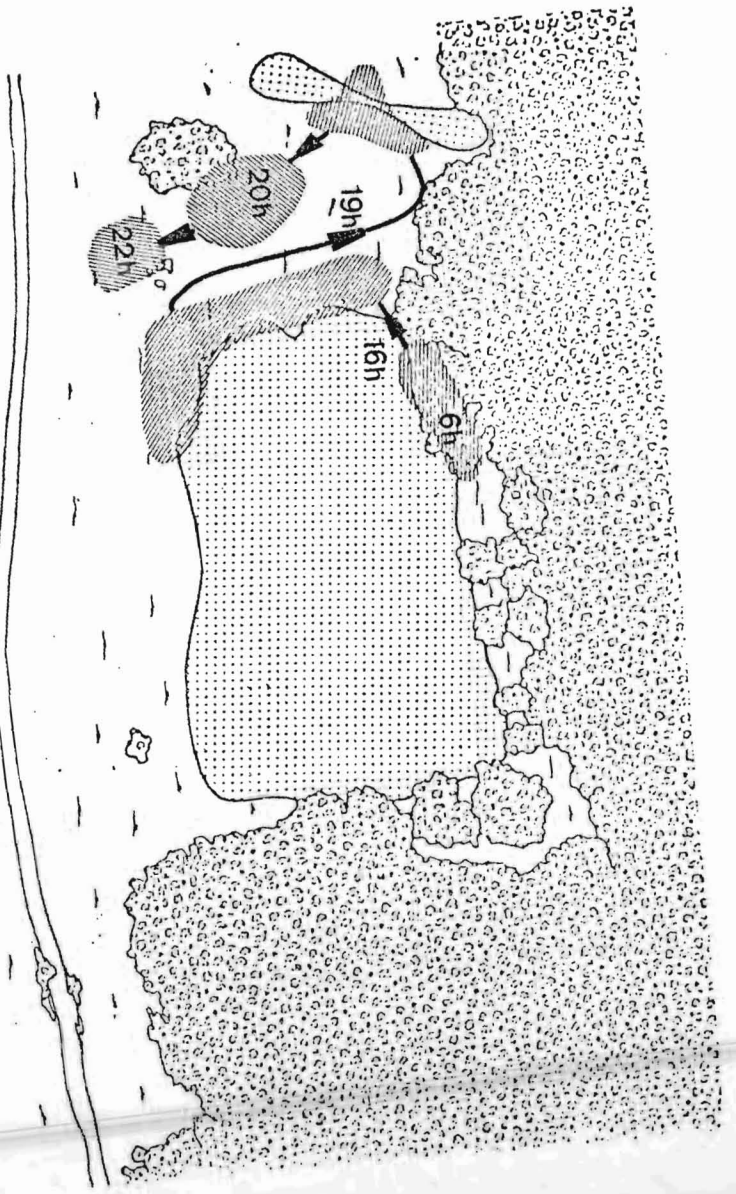


1 - IV - 1976

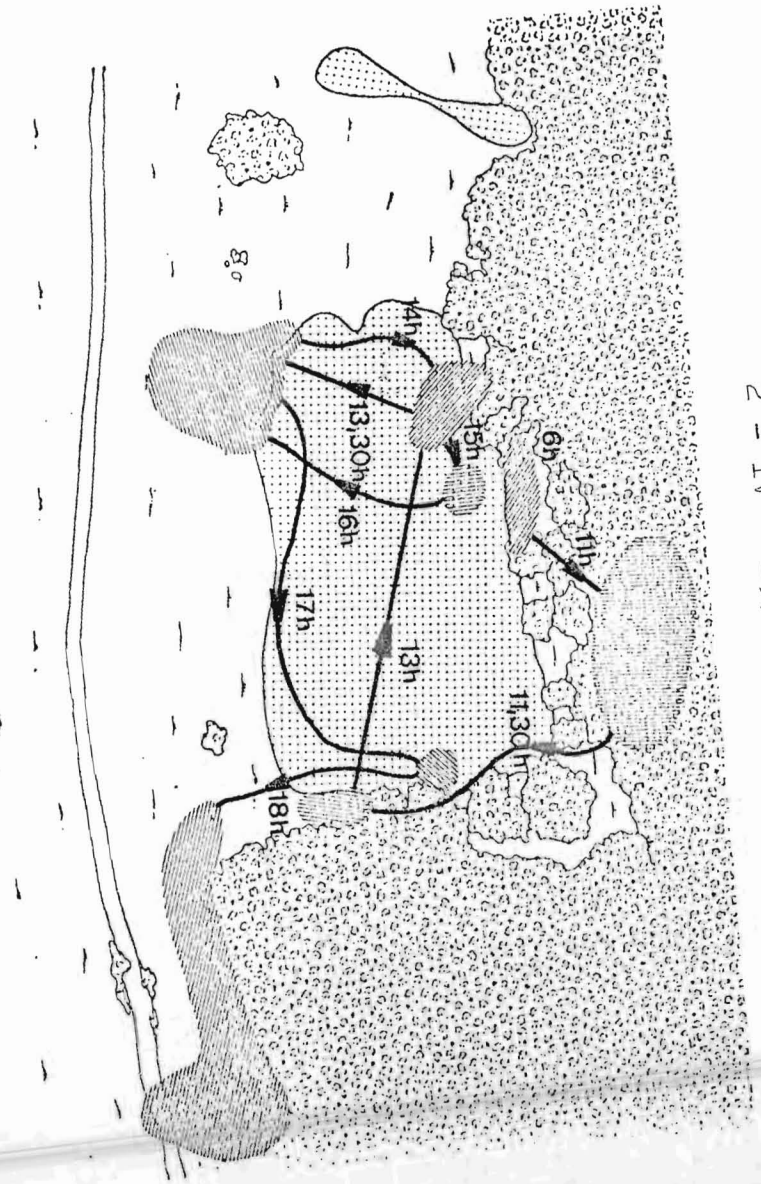
31 - III - 1976



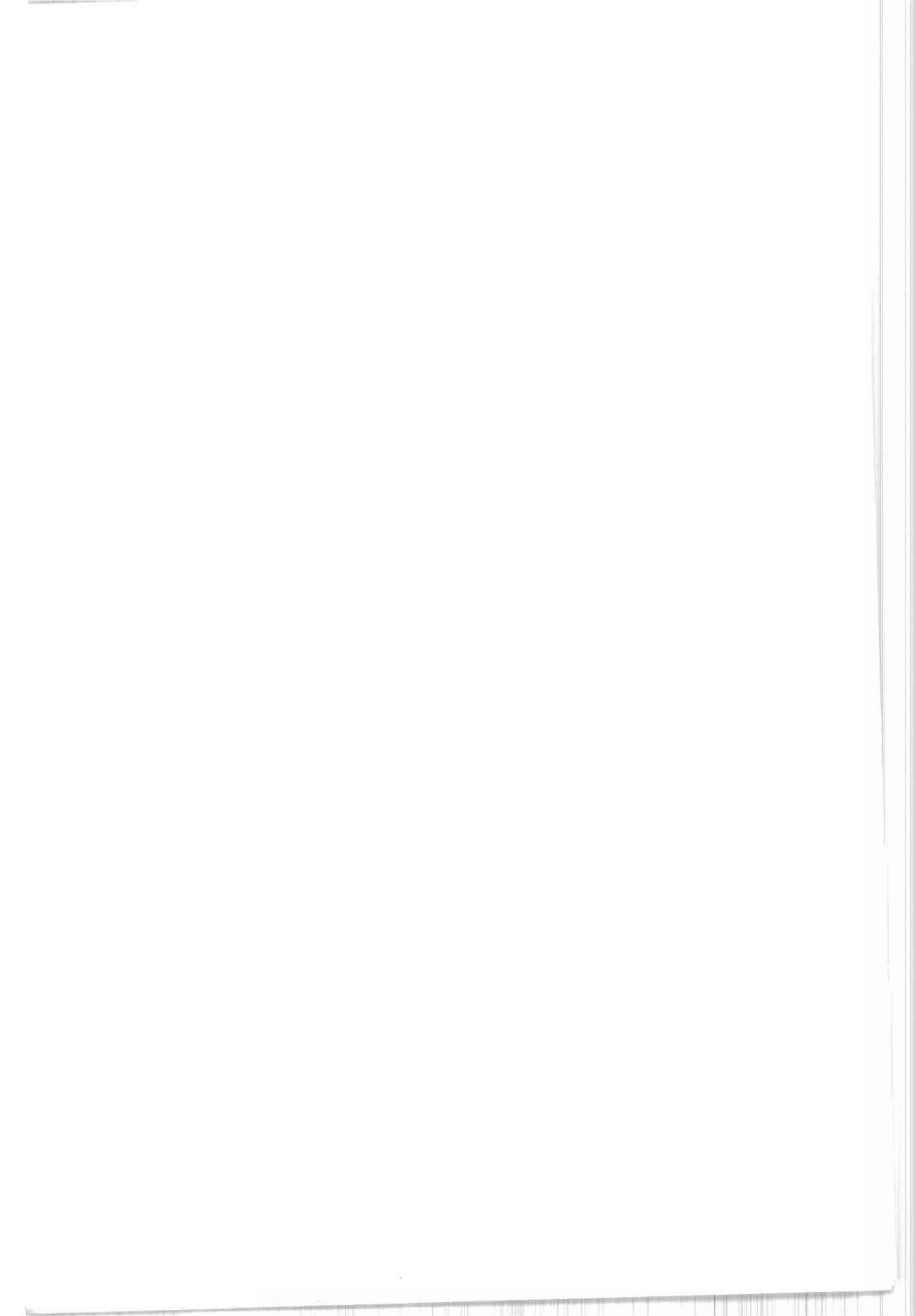


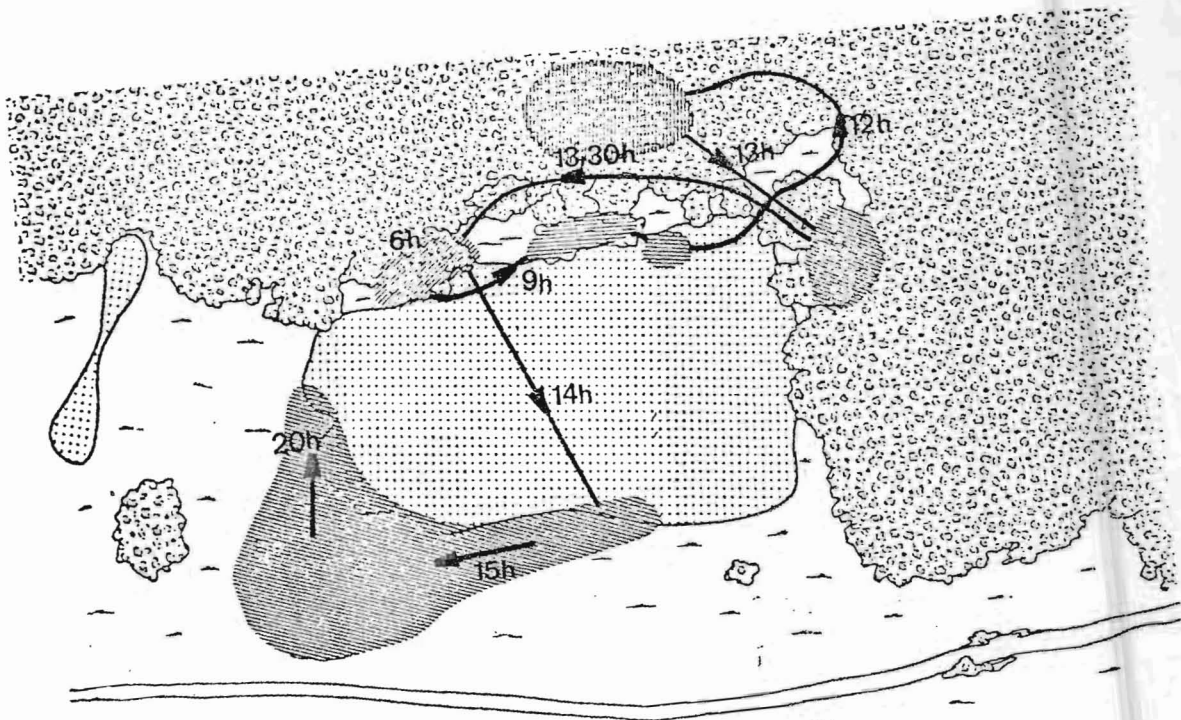


2 - IV - 1976

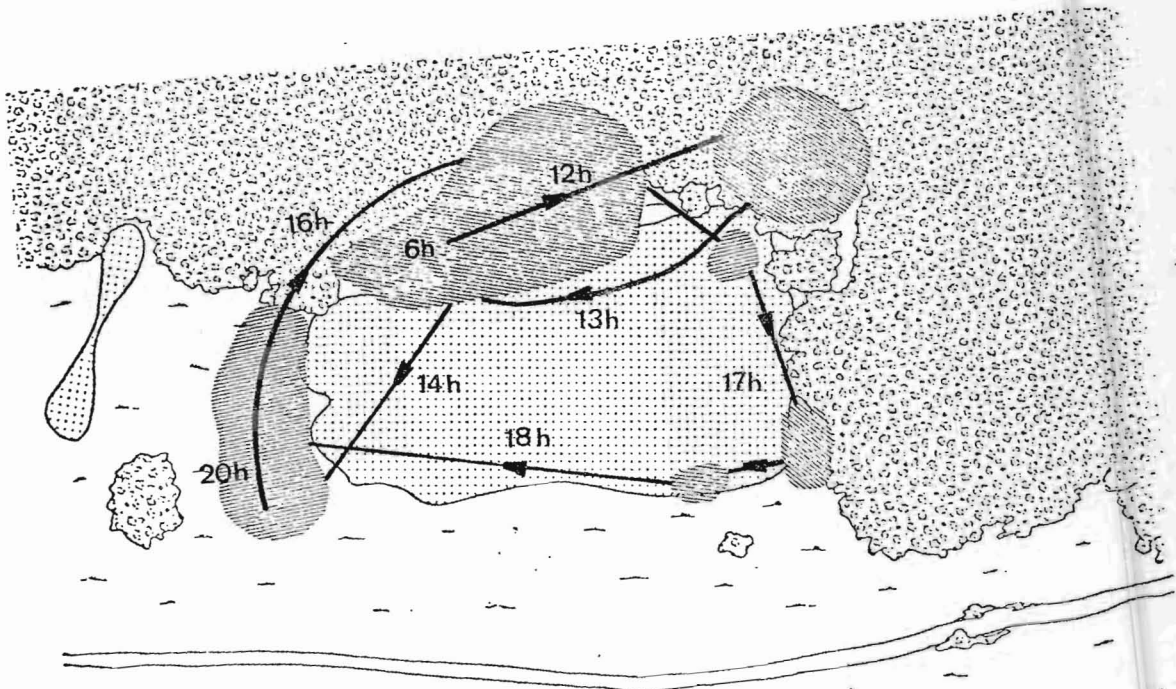


21 - IV - 1976

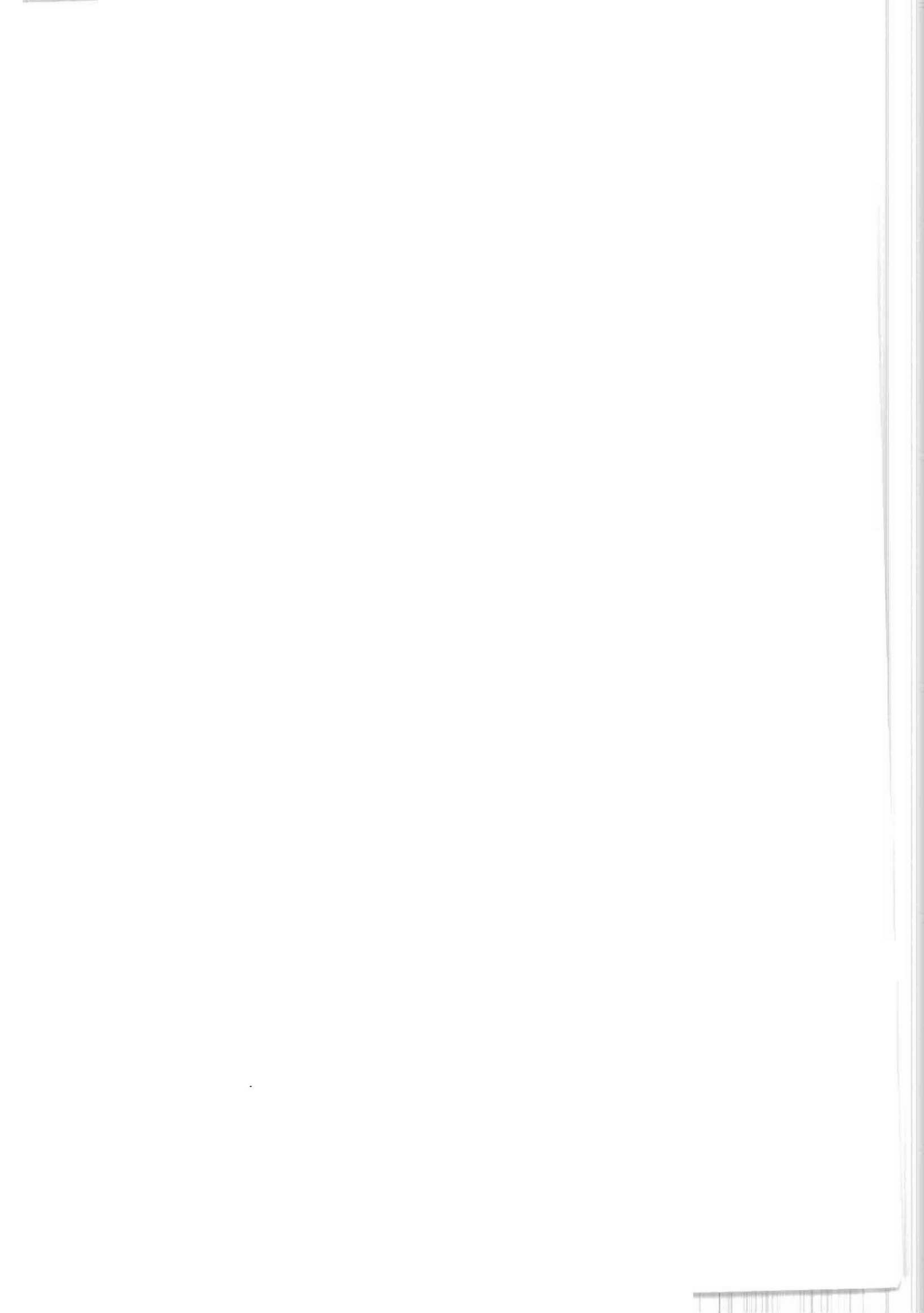


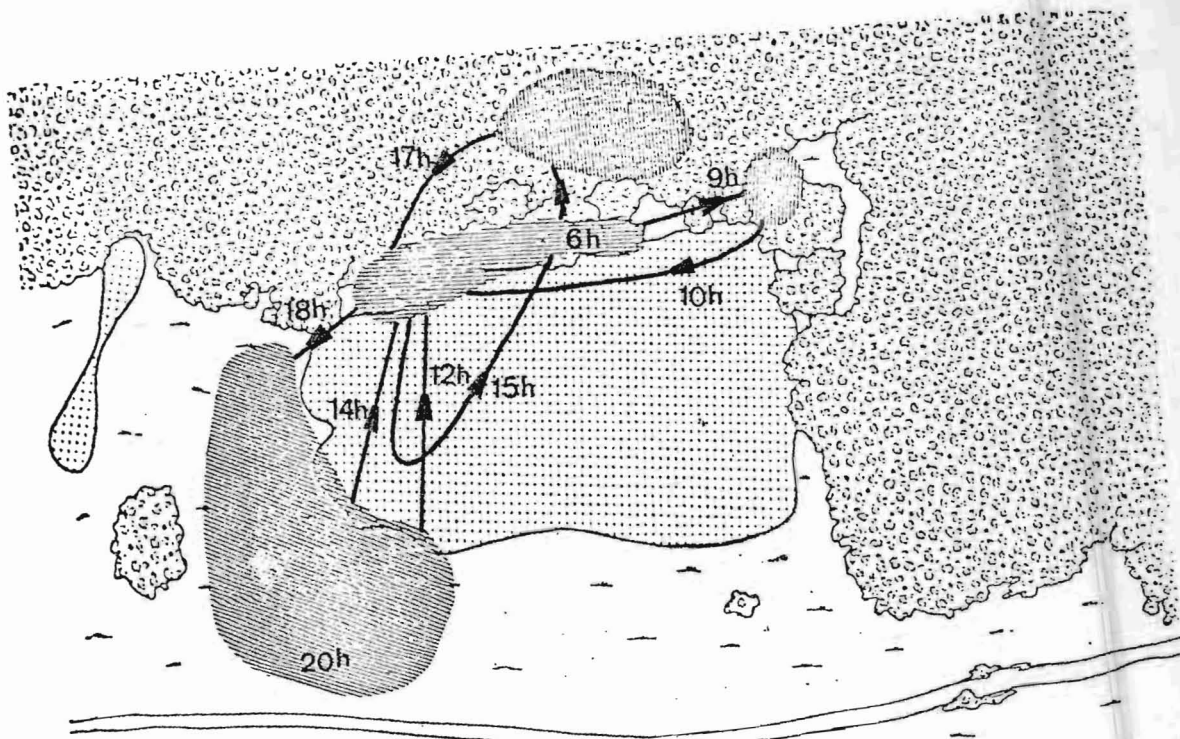


22 - IV - 1976

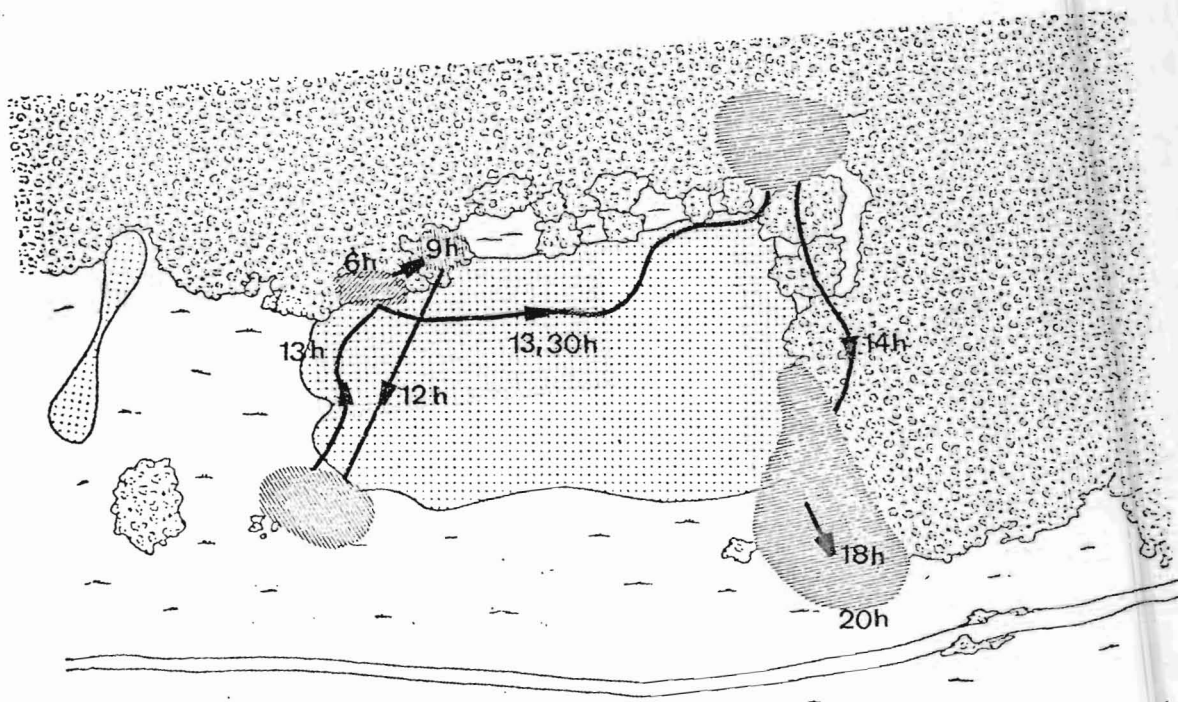


23 - IV - 1976



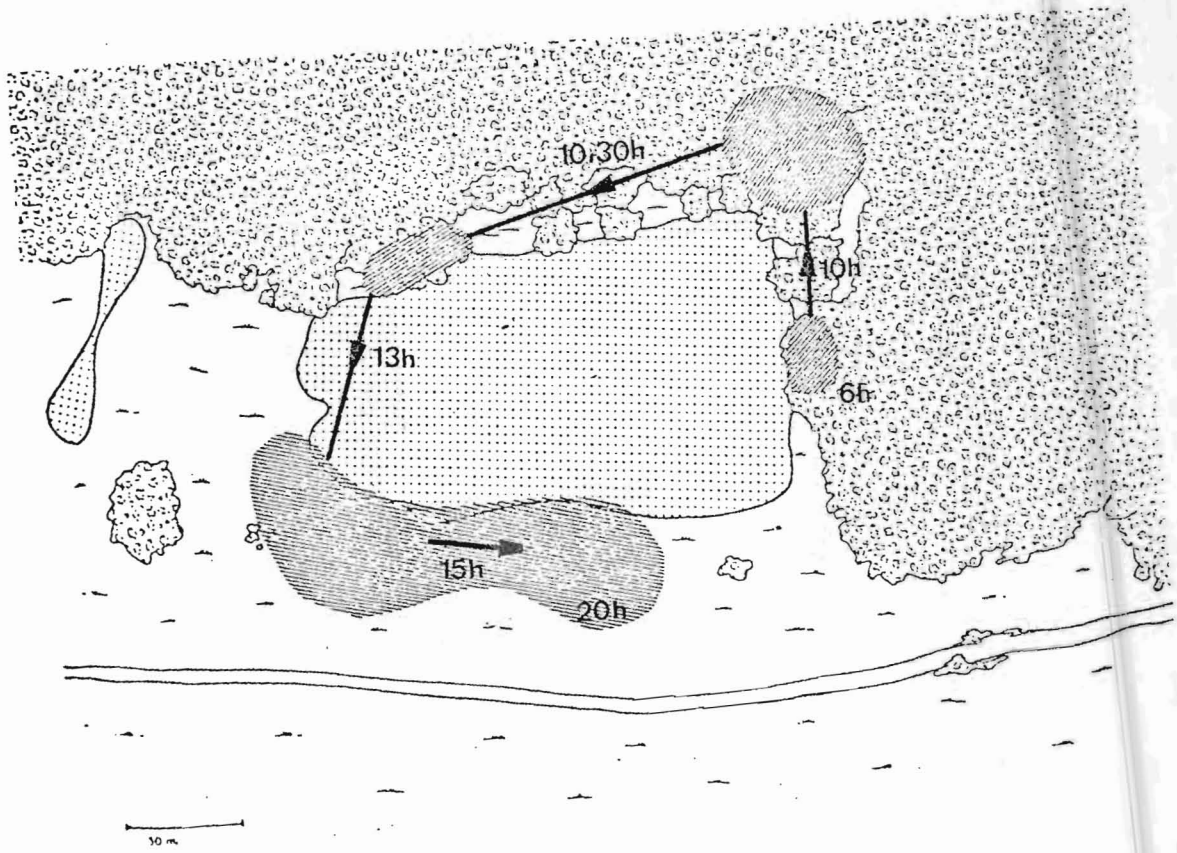


24 - IV - 1976

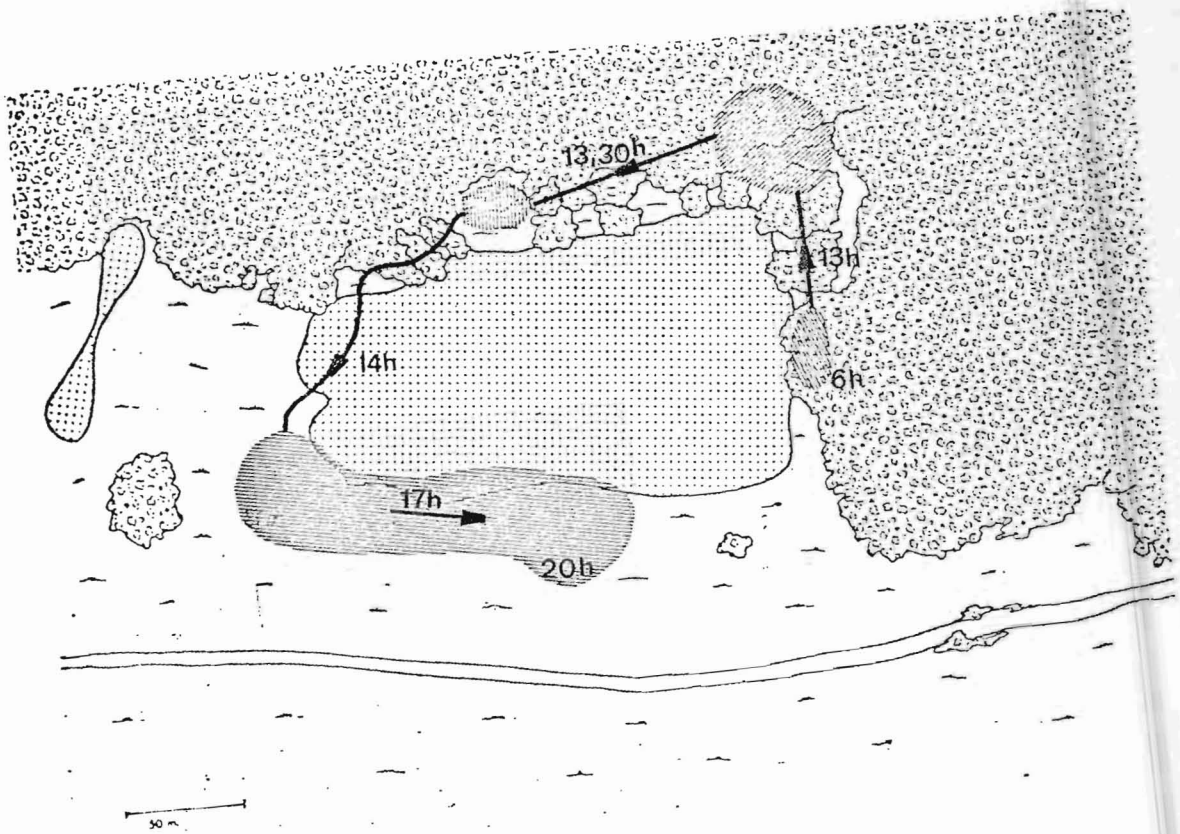


4 - VI - 1976

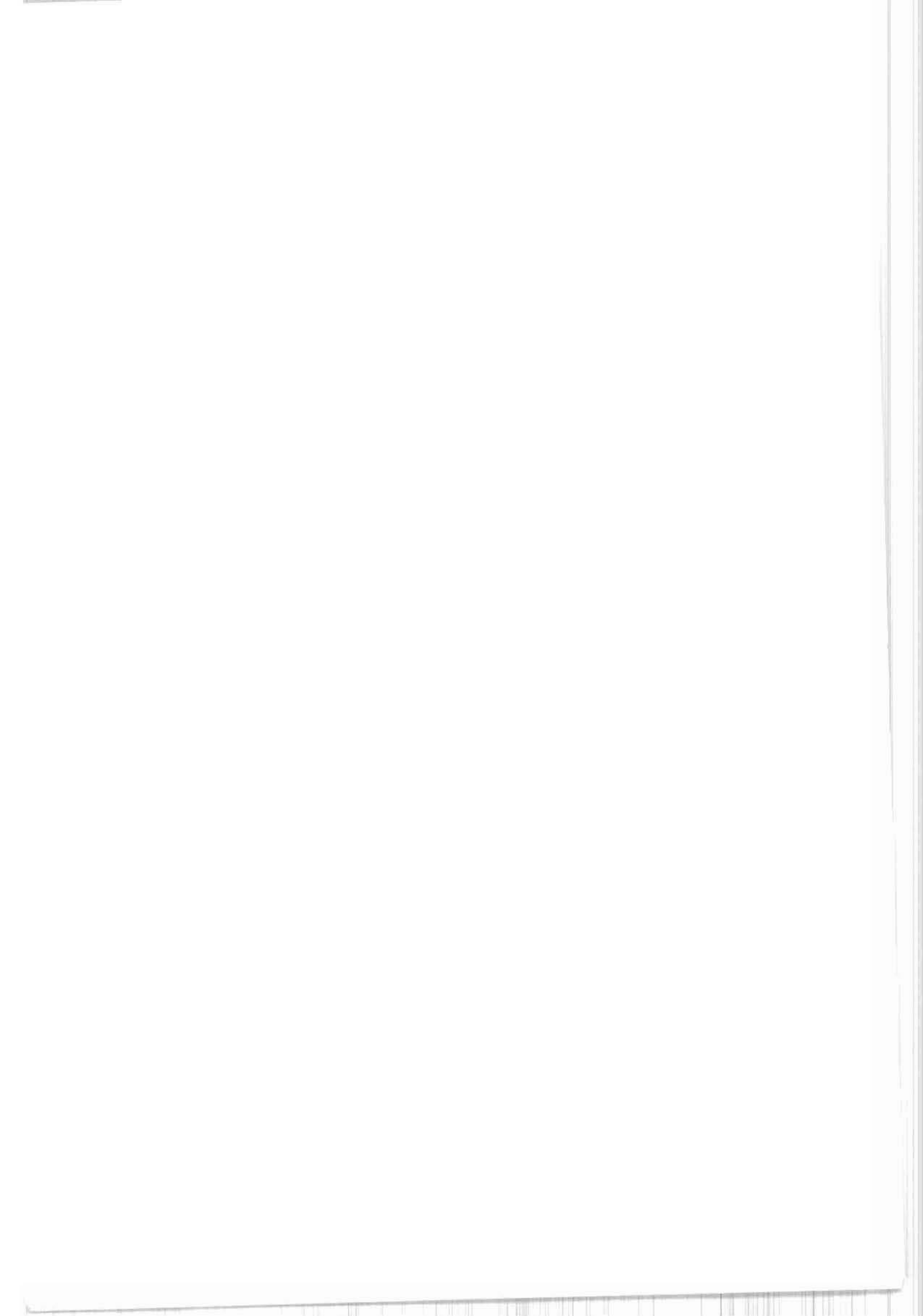




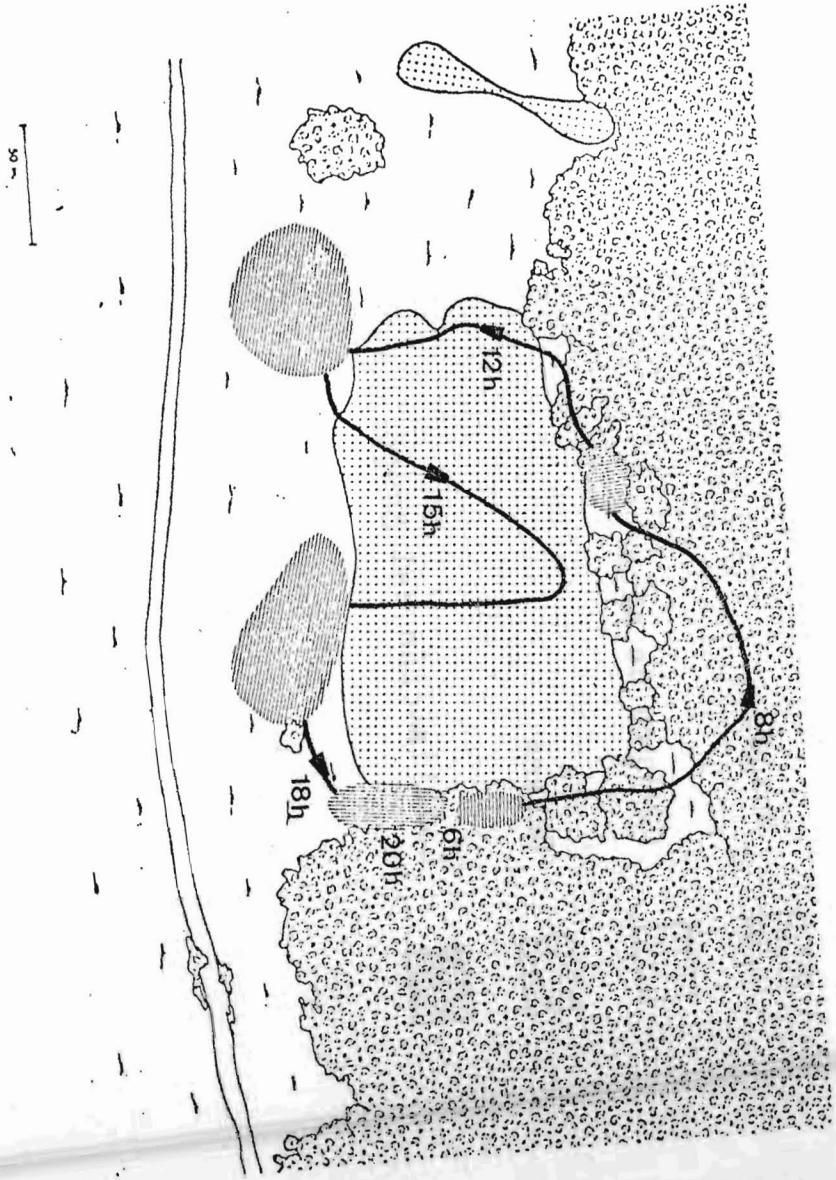
5 - VI - 1976



6 - VI - 1976



11 - VI - 1976



8 - VI - 1976

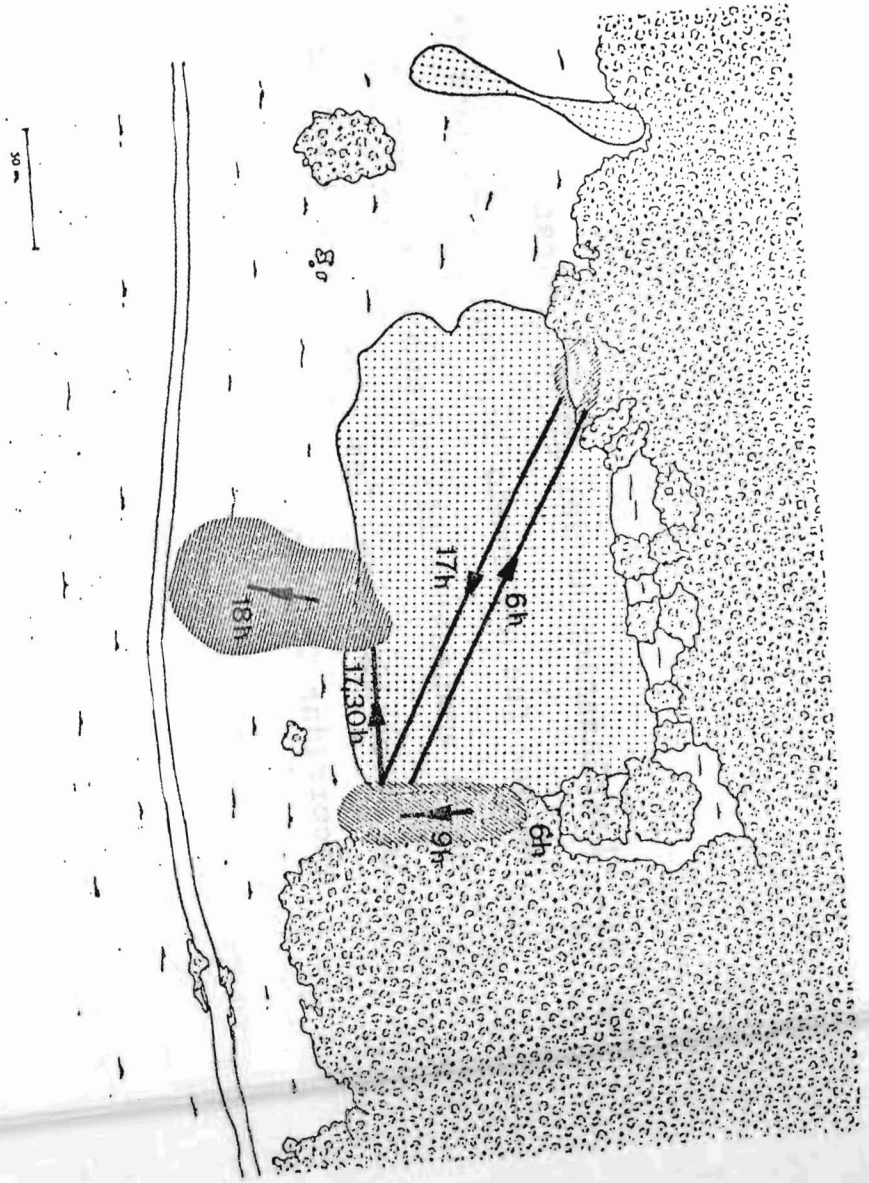


Fig. 81. Desplazamientos del grupo 1 durante los días en que fue observado ininterrumpidamente desde el amanecer hasta el anochecer durante la época lluviosa. Las cifras sobre las áreas recorridas indican la hora de ocupación.



Bosque



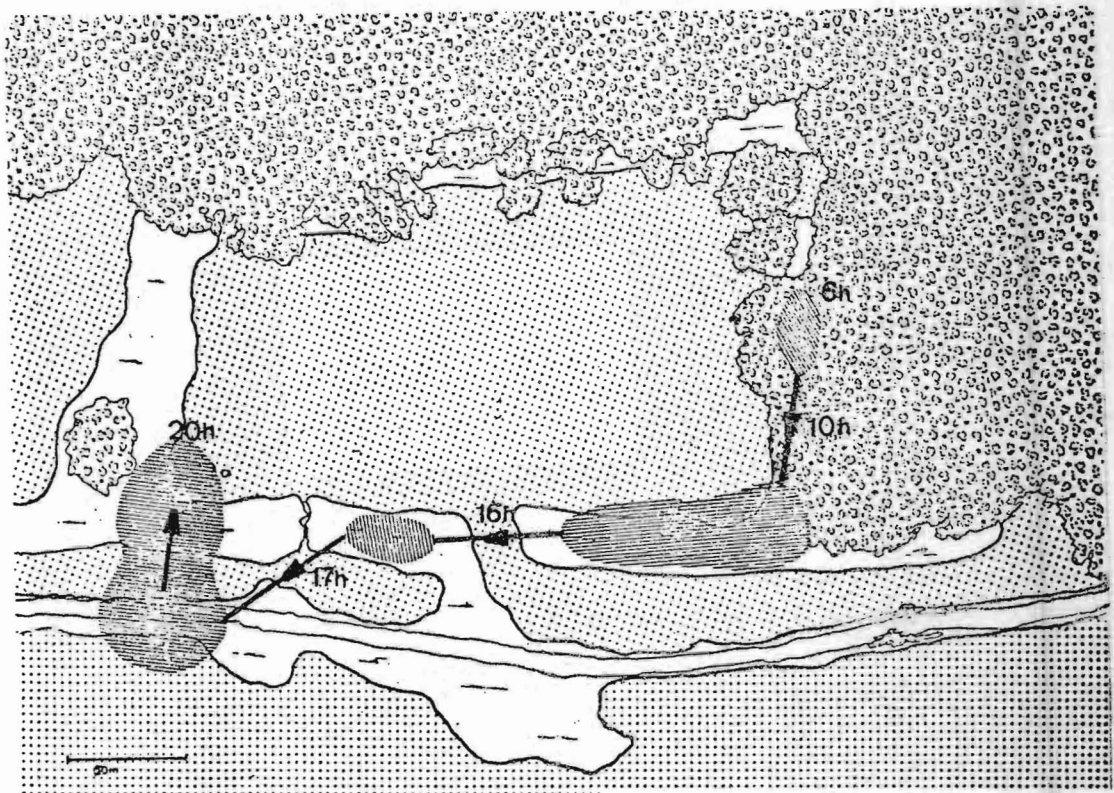
Cuerpos de agua



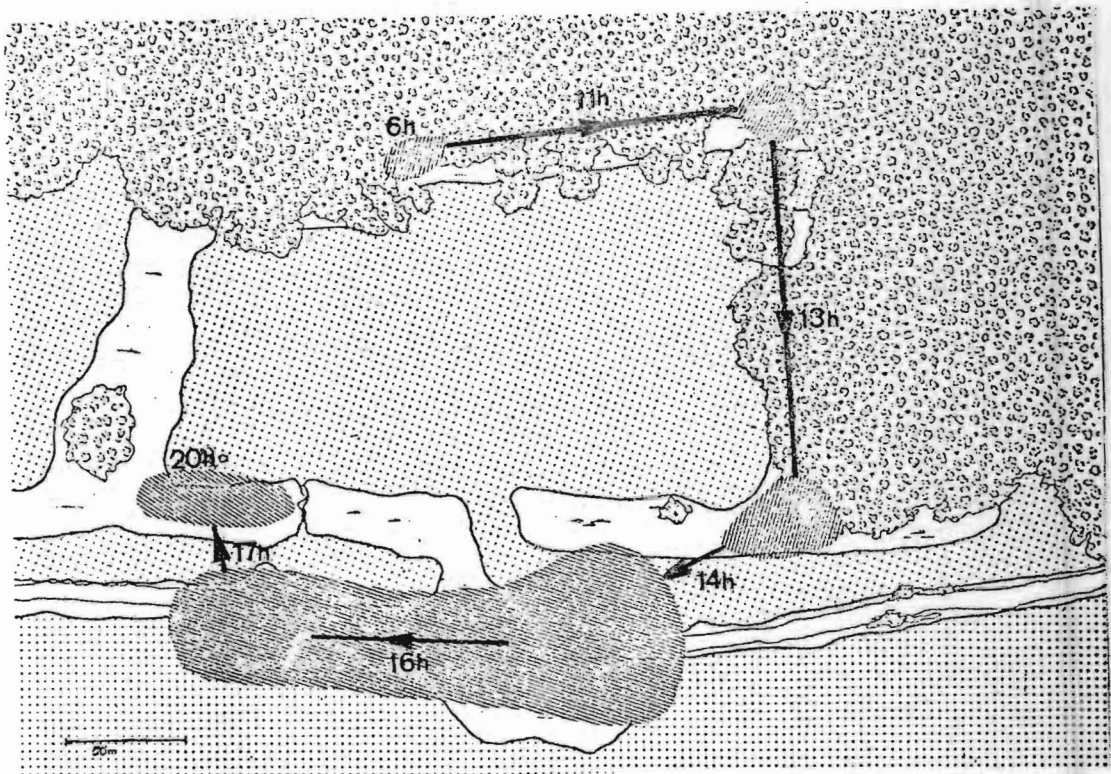
Sabana



Localización del grupo

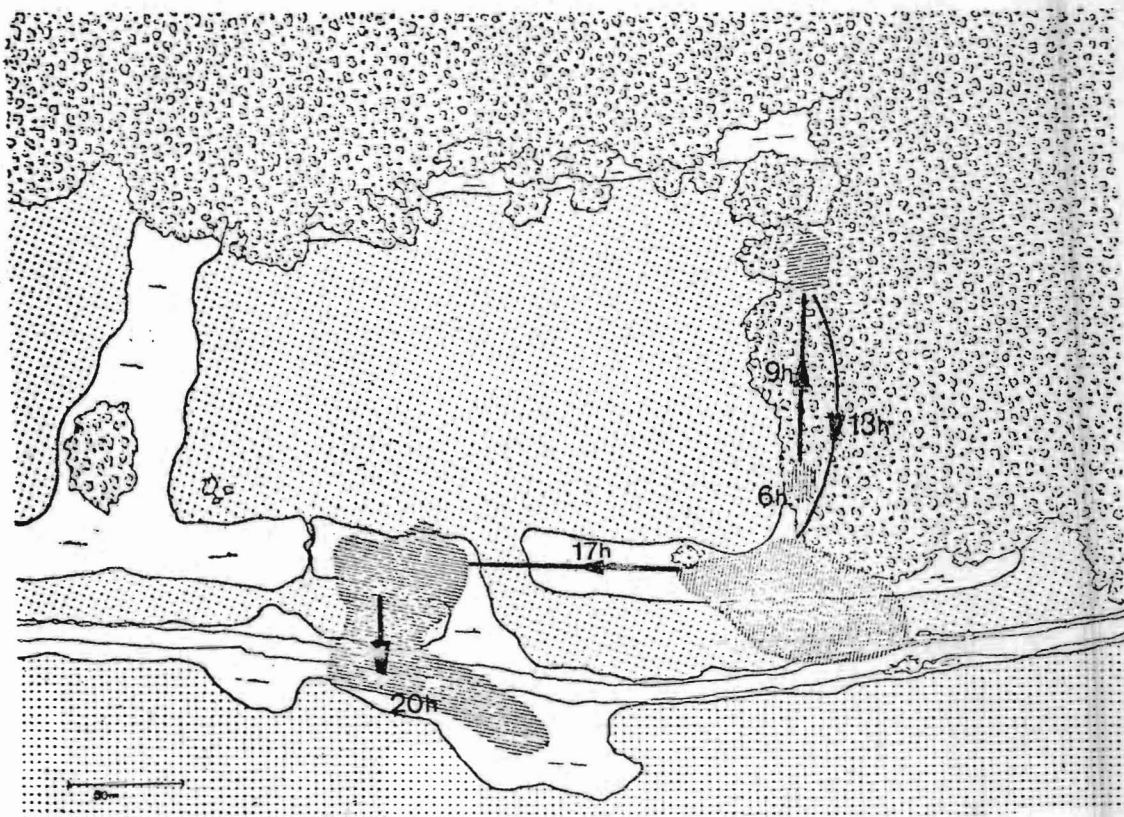


13 - VII - 1976

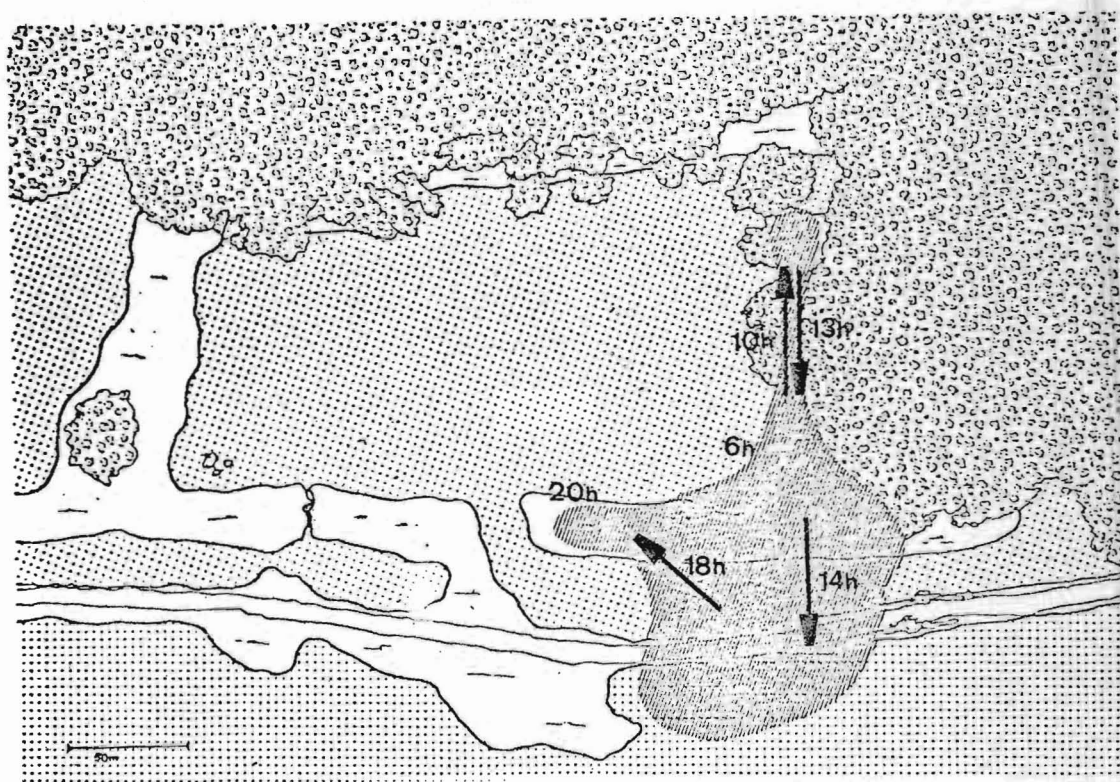


14 - VII - 1976



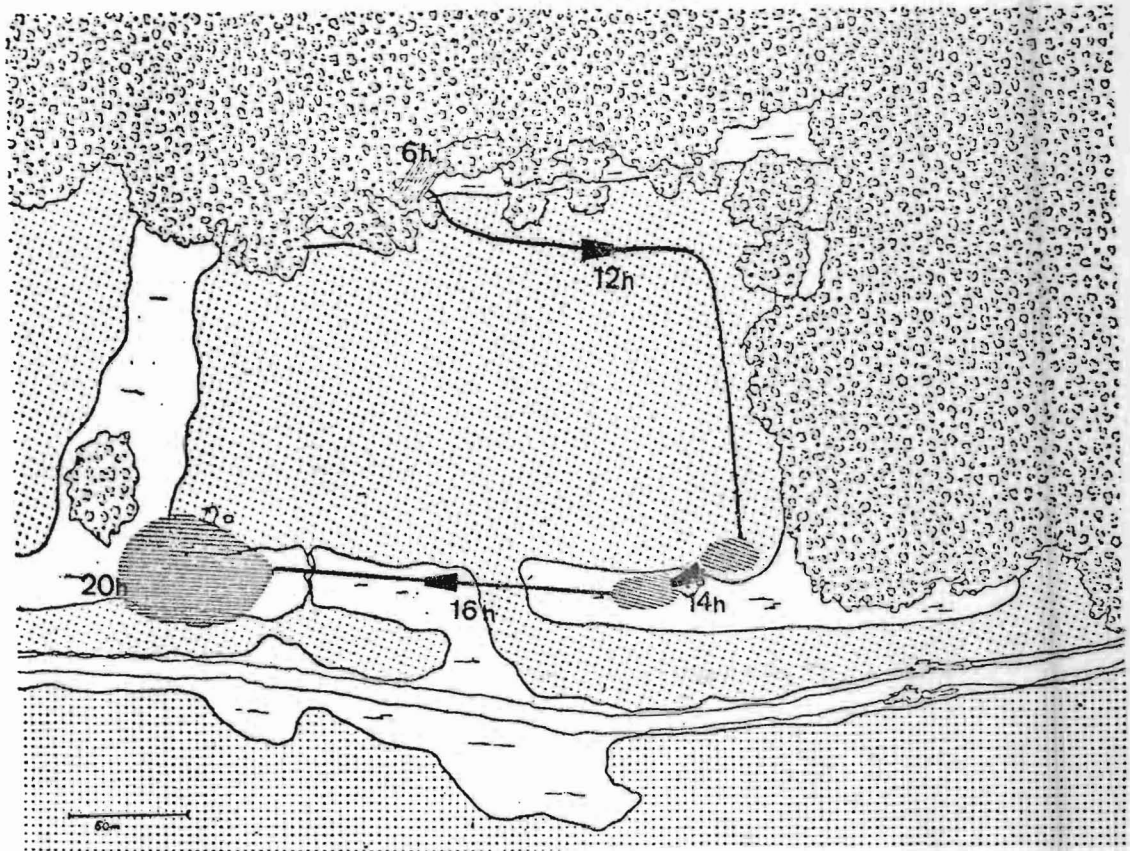


15 - VII - 1976

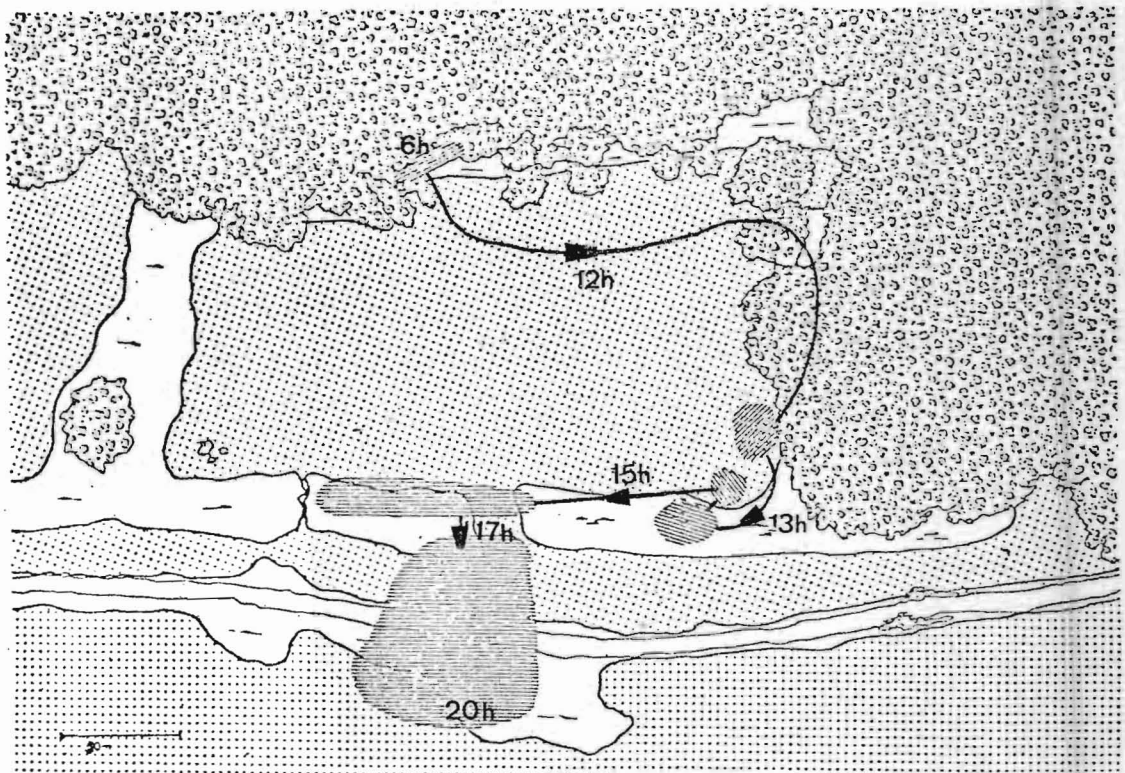


19 - VII - 1976



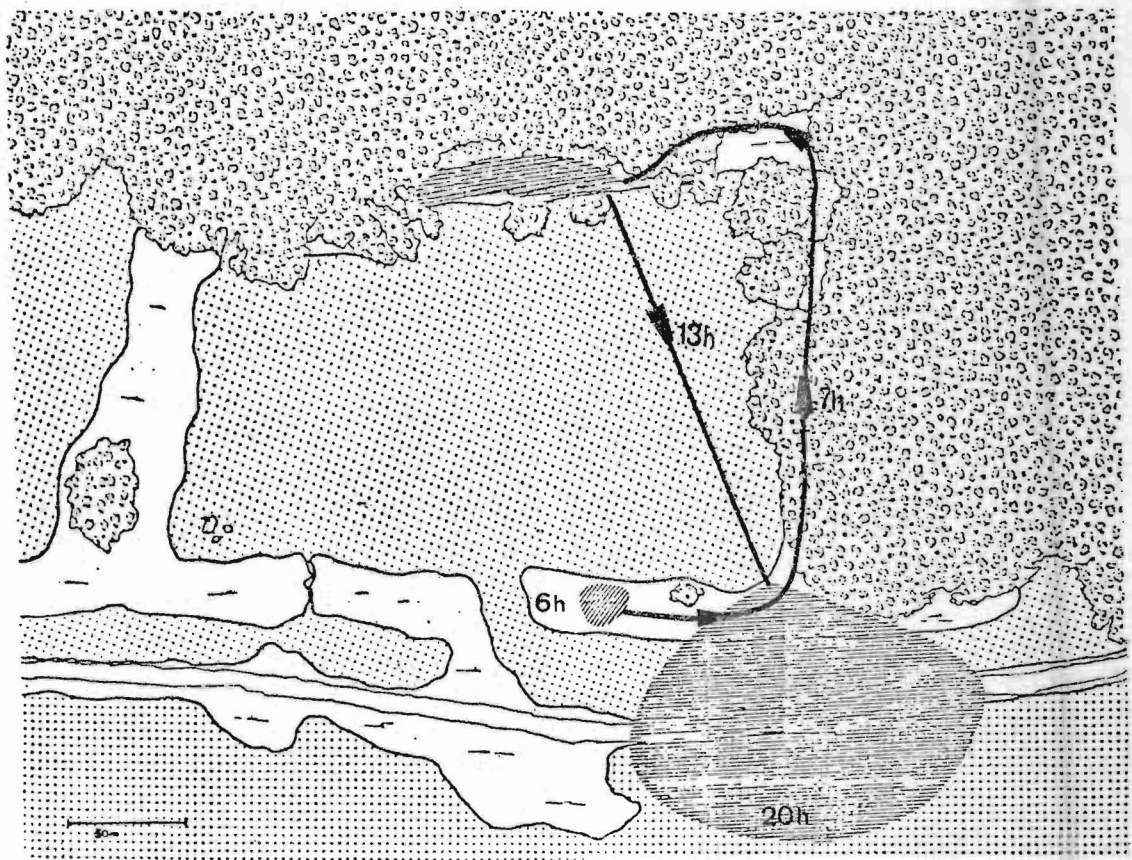


6 - X - 1976

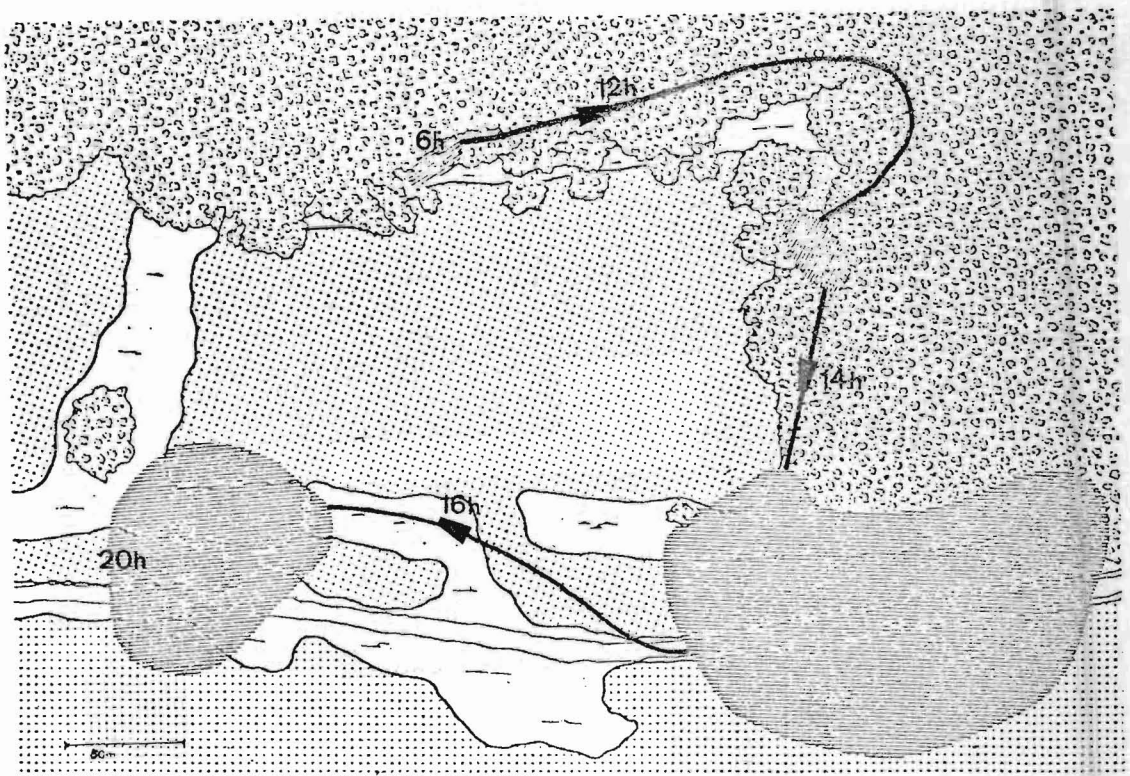


18 - X - 1976

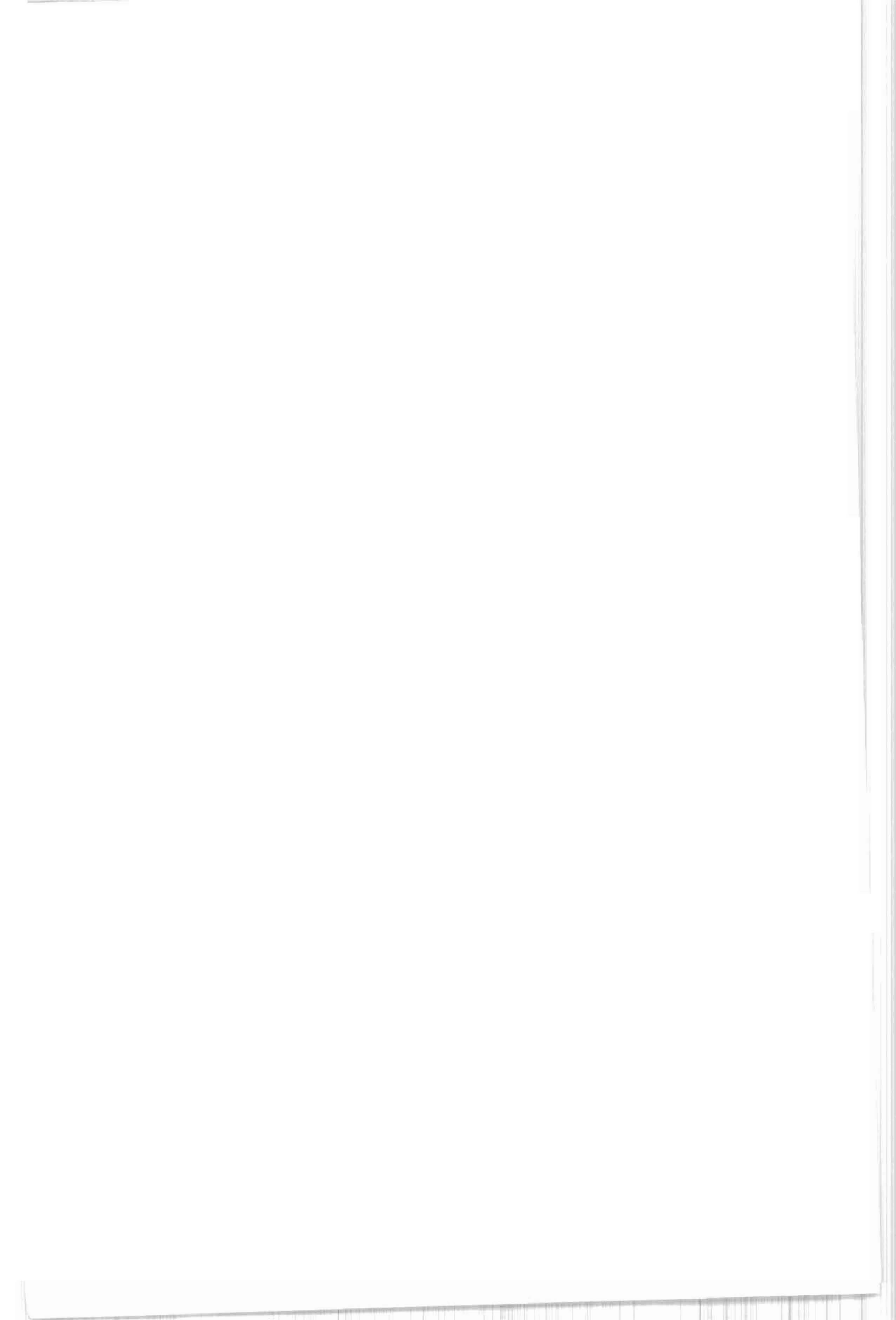


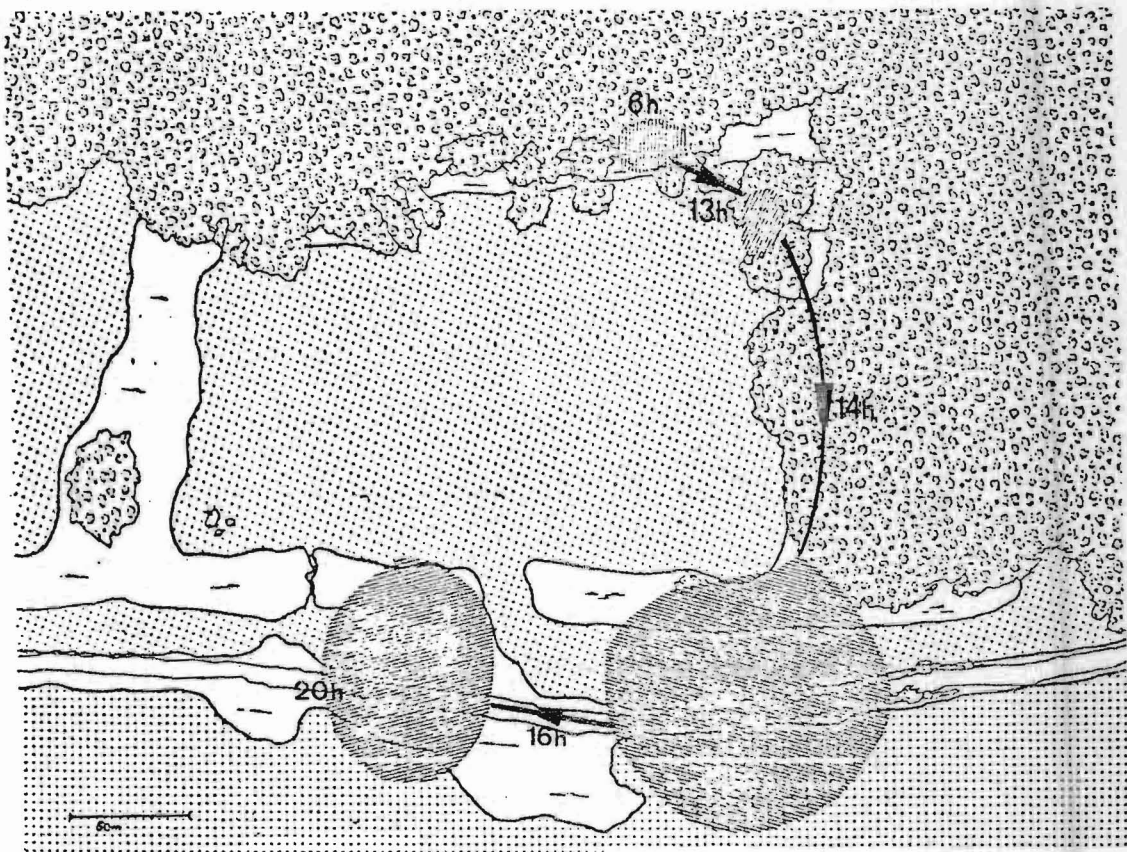


21 - X - 1976

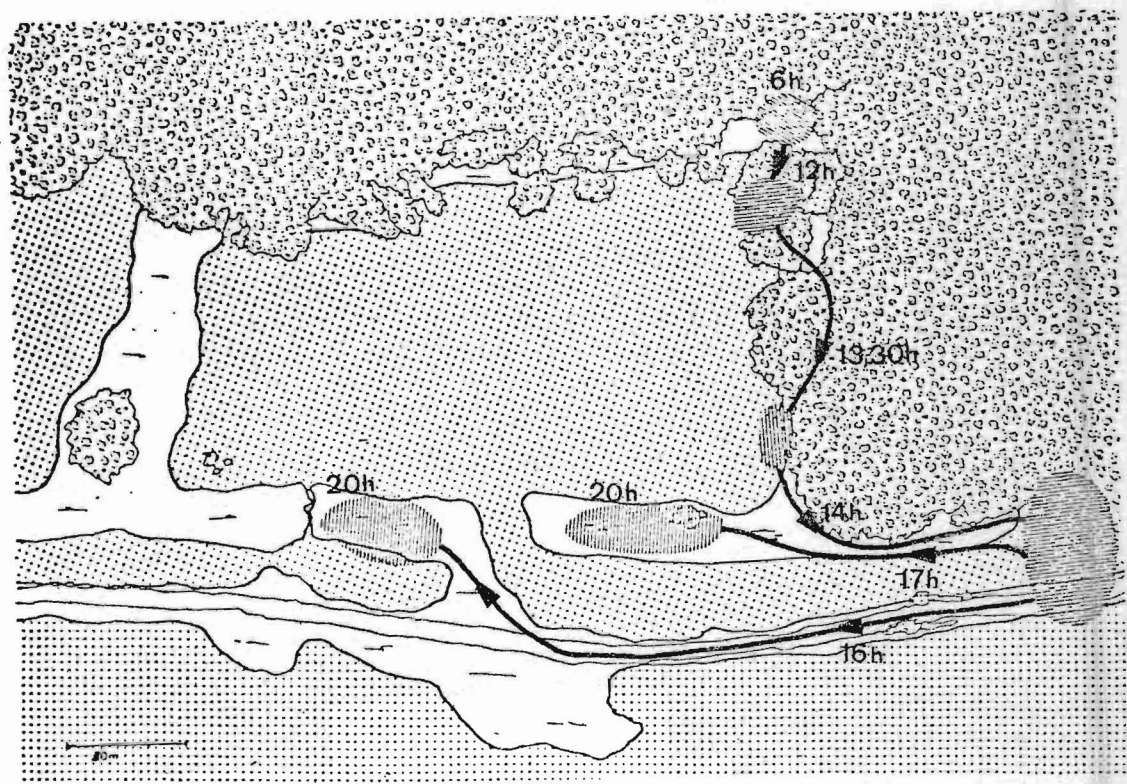


22- X - 1976



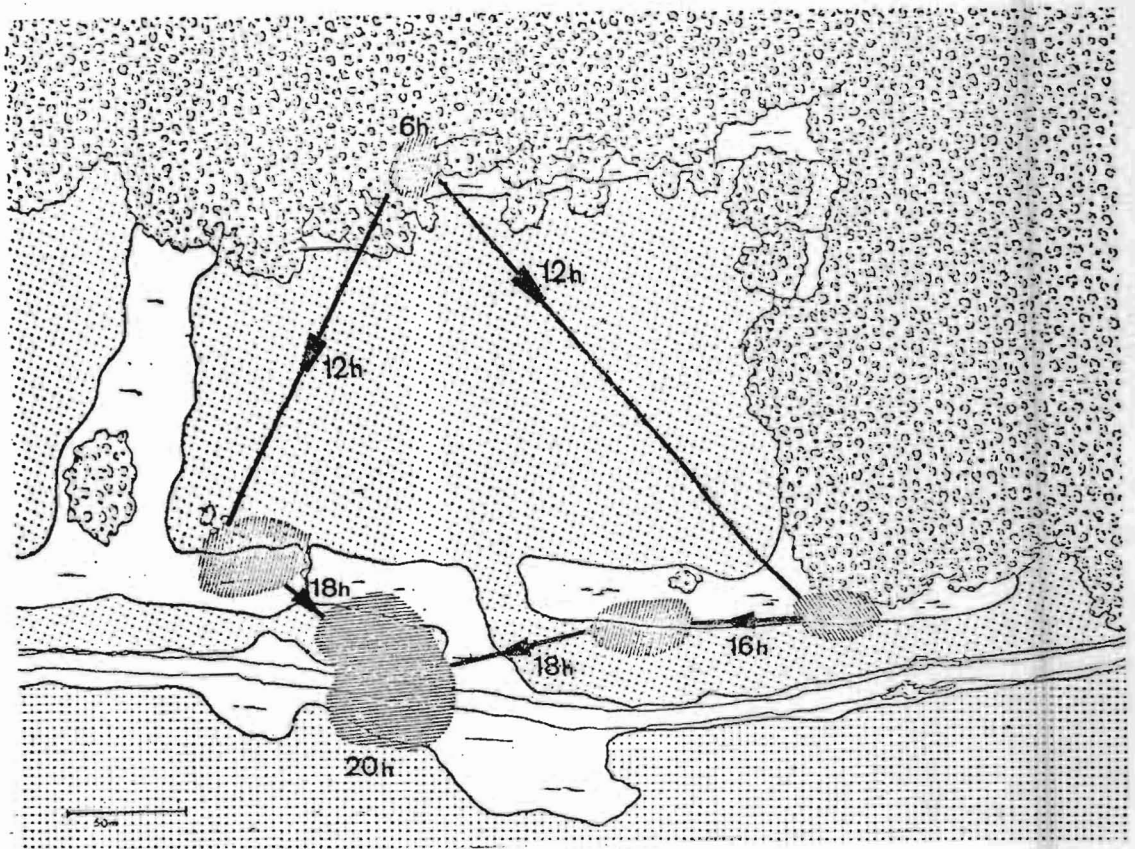


24 - X - 1976

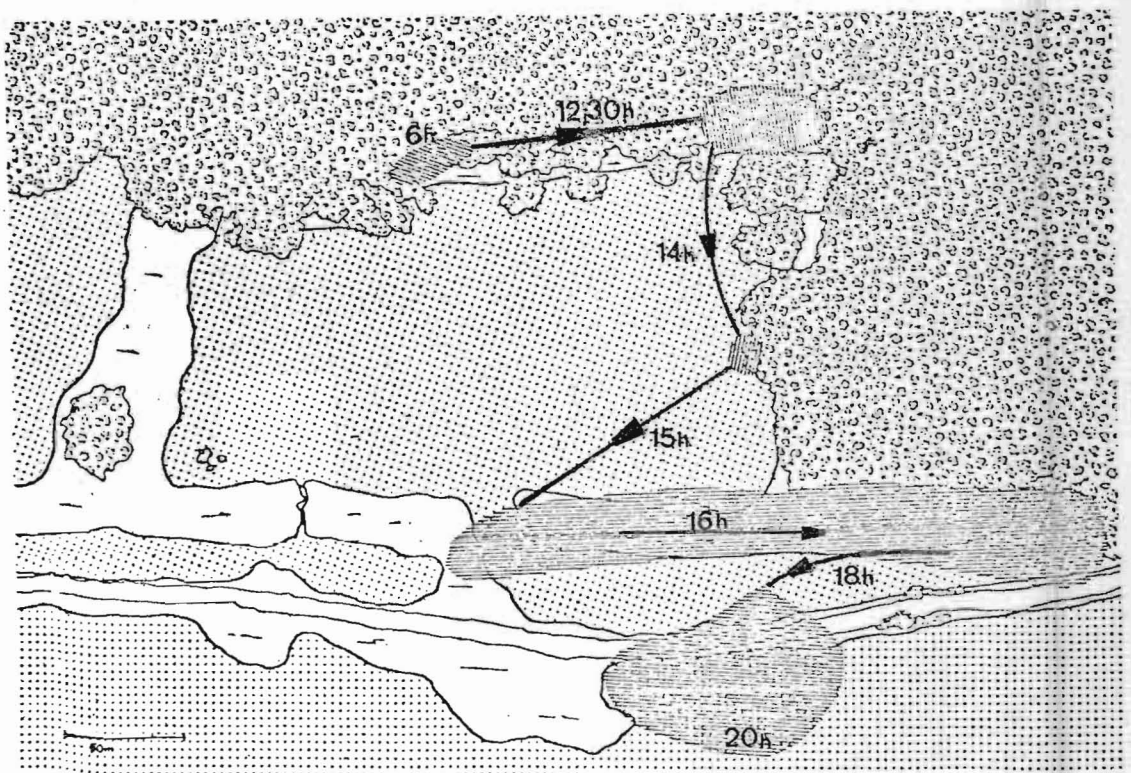


25 - X - 1976

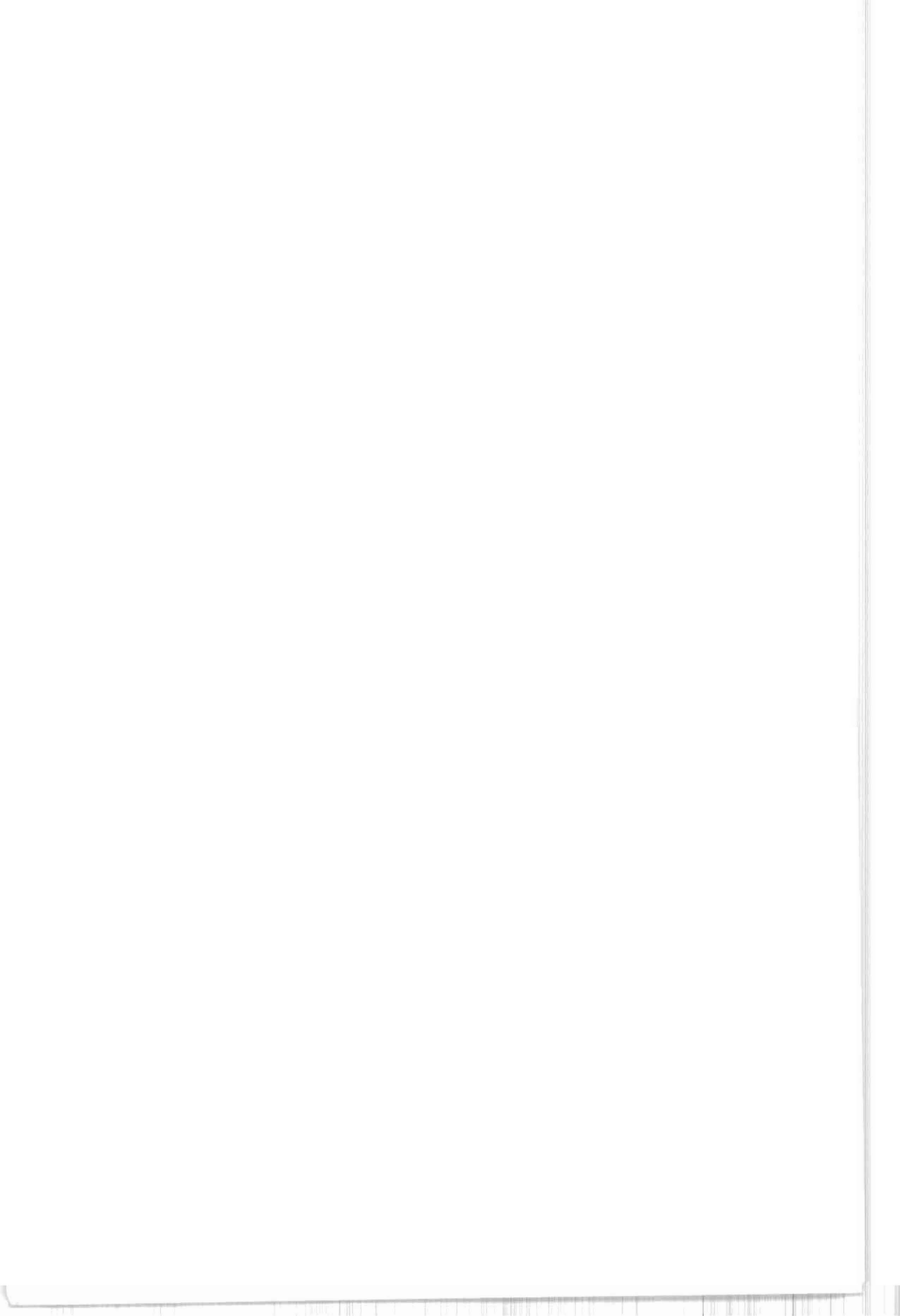


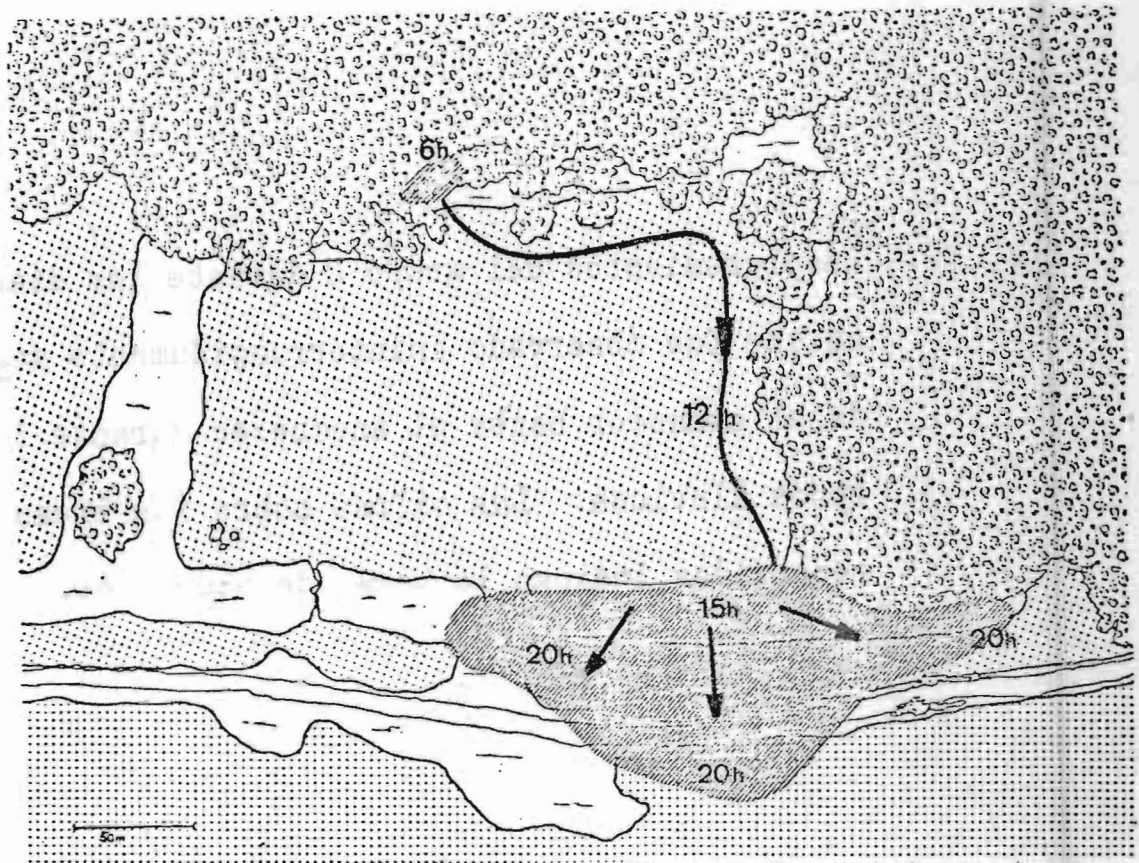


27 - X - 1976



28 - X - 1976





29 - X - 1976

Bosque
 Cuerpos de agua
 Sabana
 Localización de

Fig. 82. 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.



Bosque



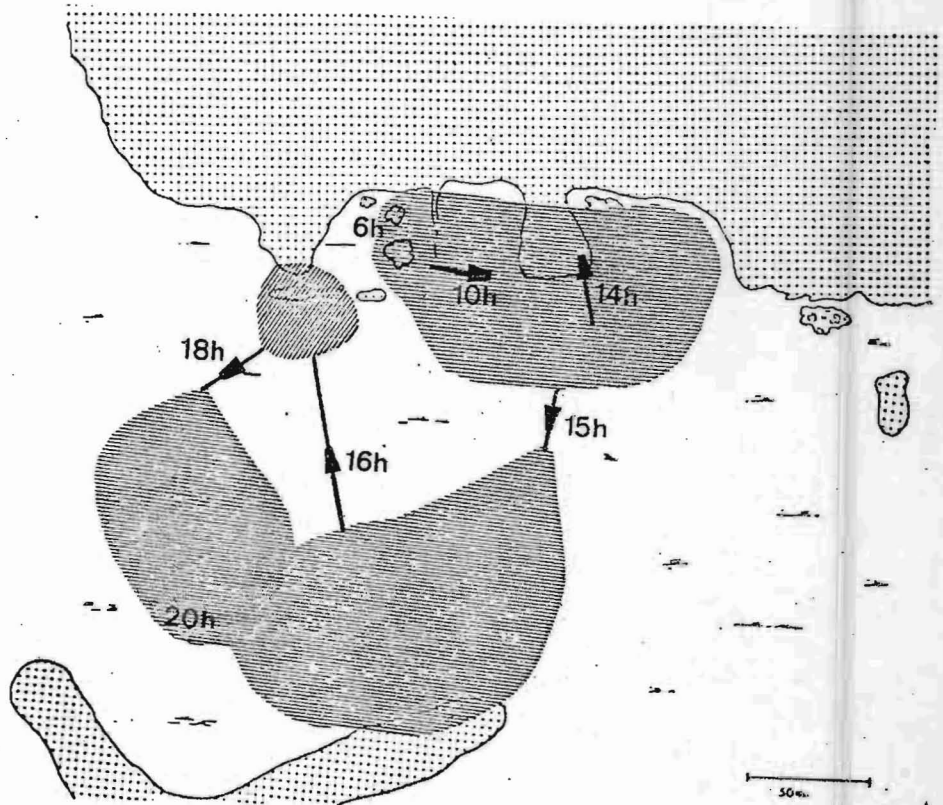
Cuerpos de agua



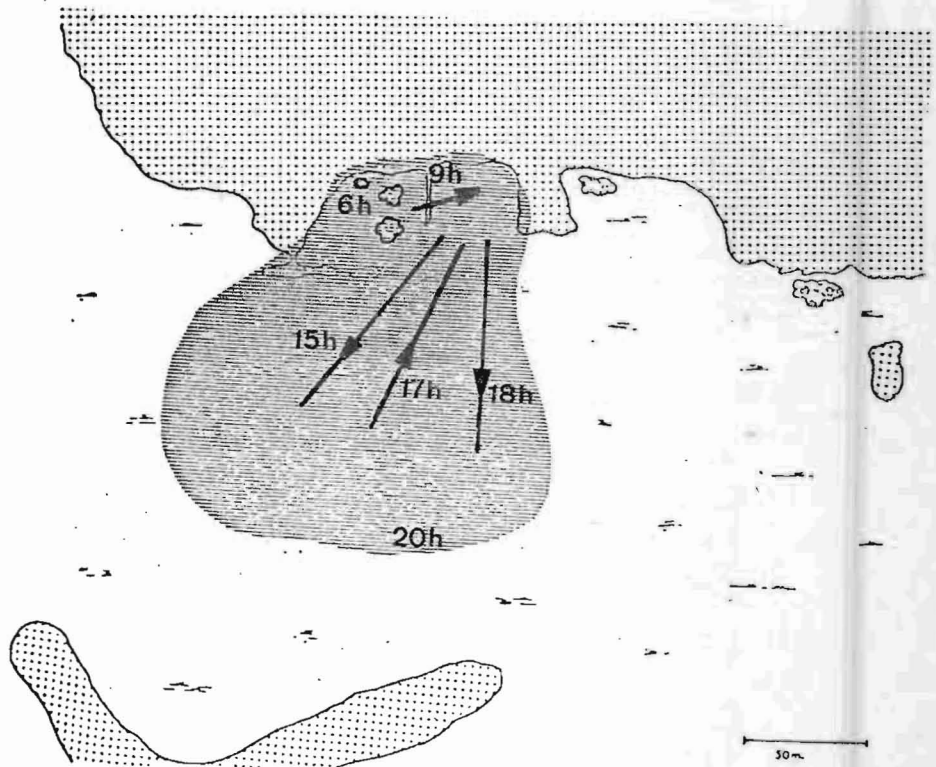
Sabana



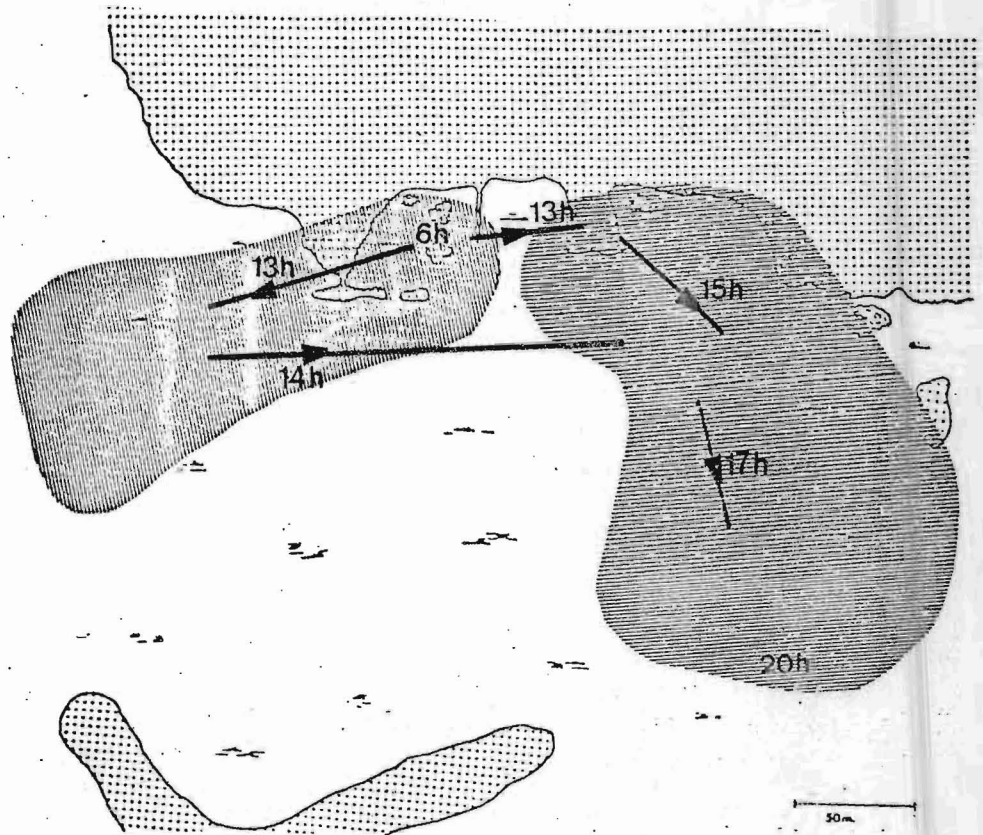
Localización del grupo



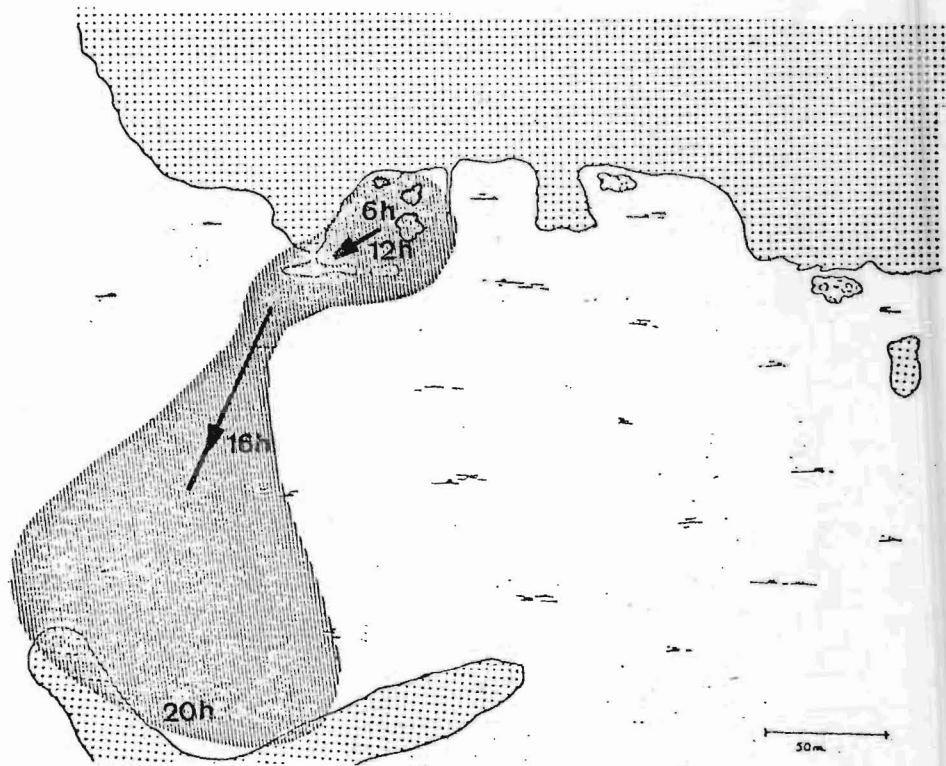
1 - VIII - 1976



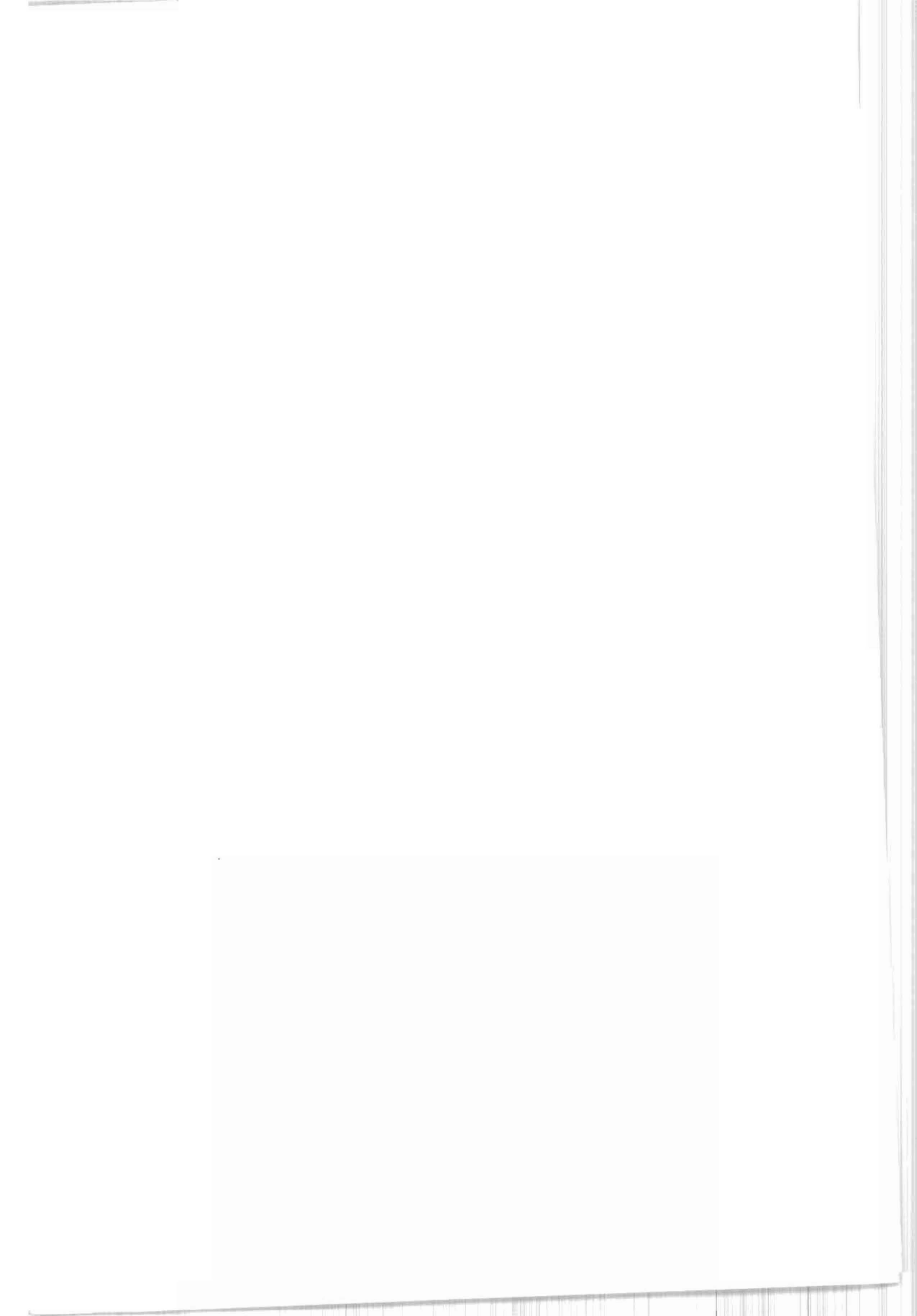
15 - VIII - 1976

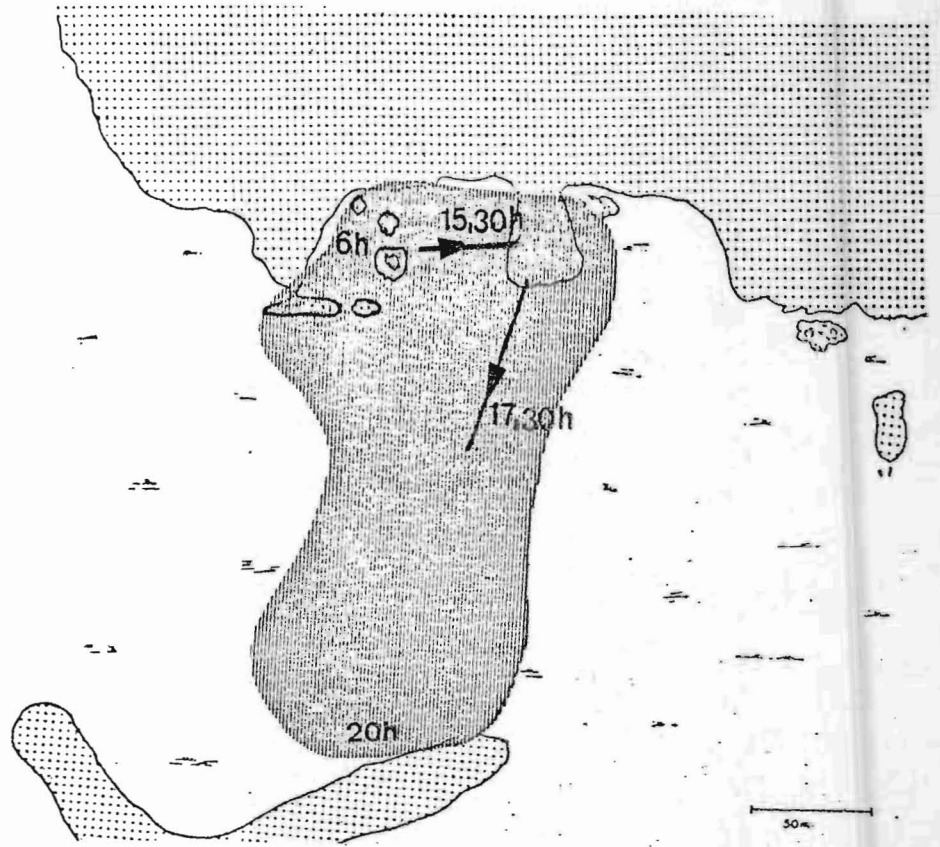


17 - VIII - 1976

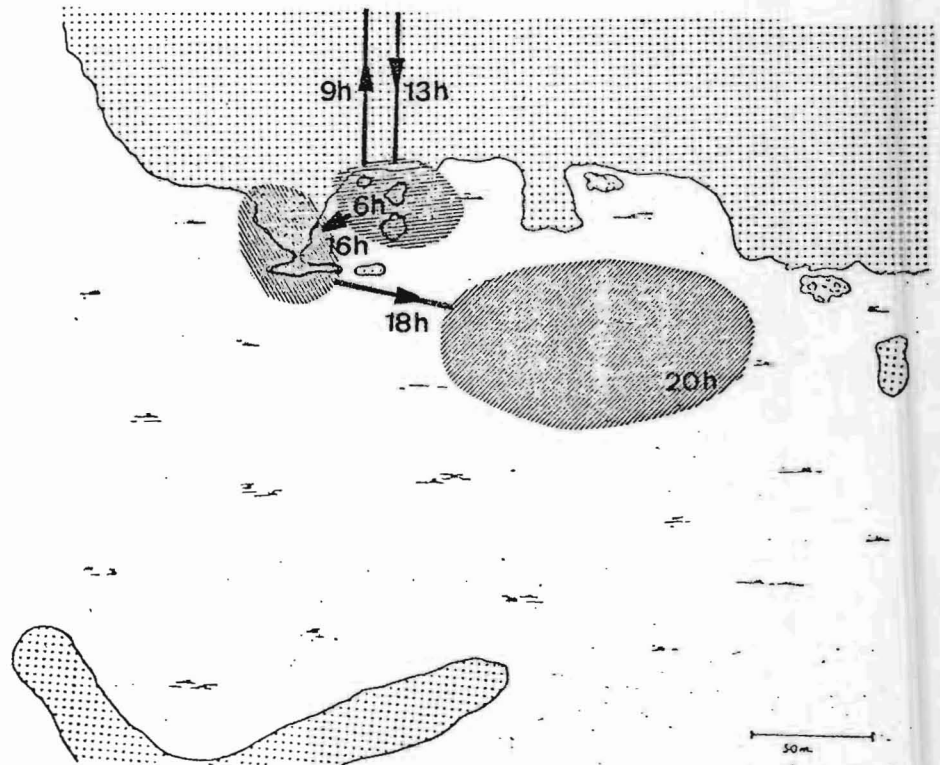


27 - VIII - 1976

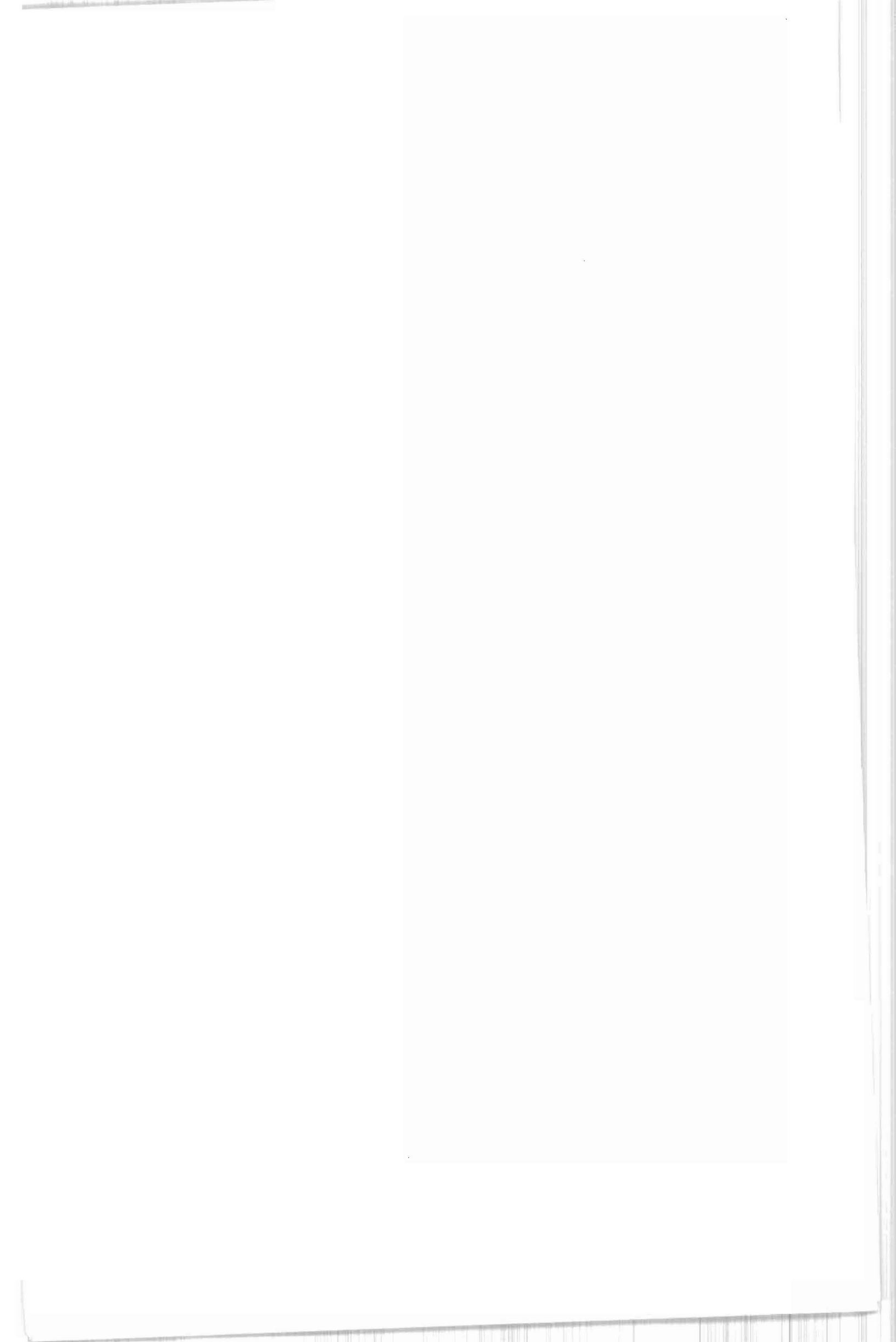


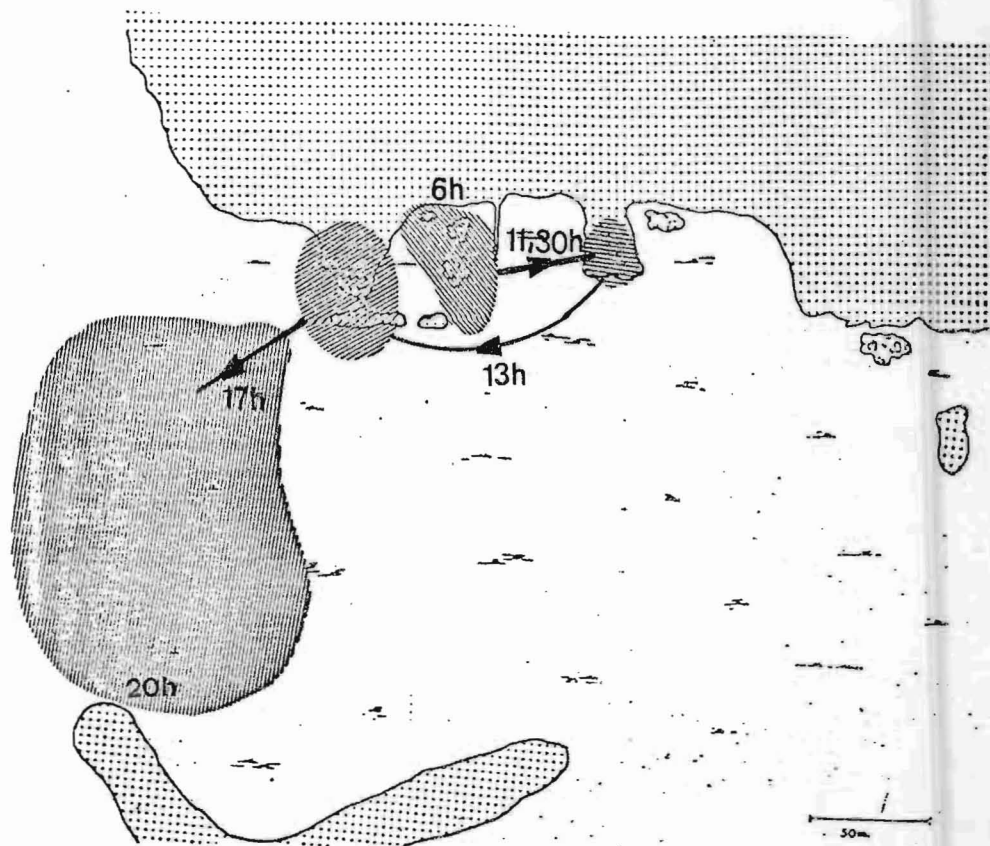


19 - IX - 1976

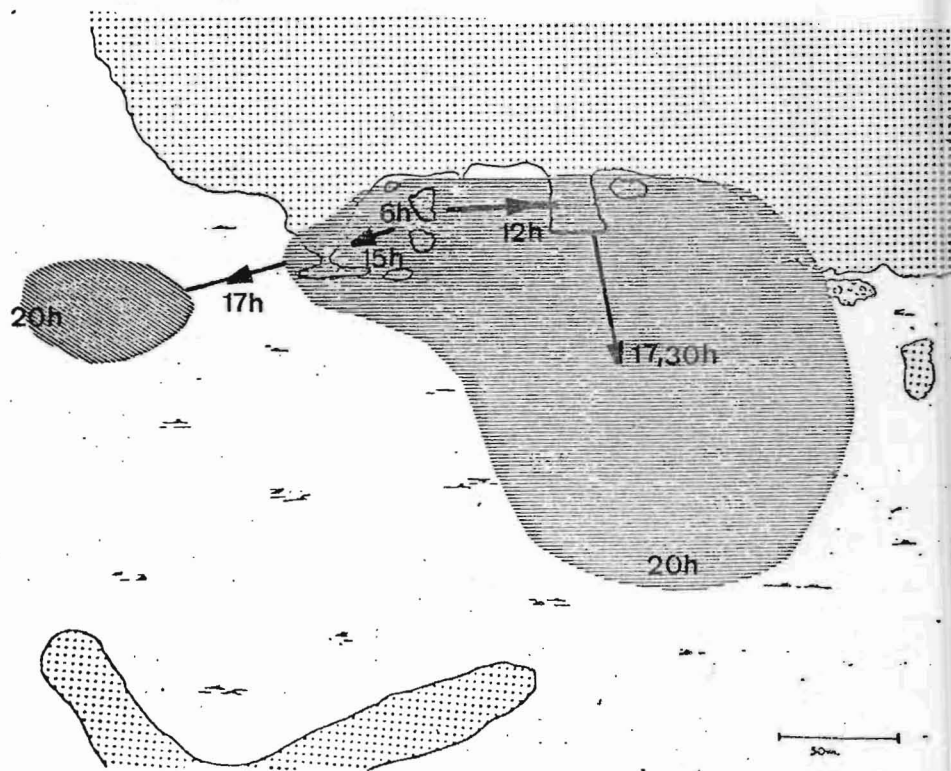


20 - IX - 1976

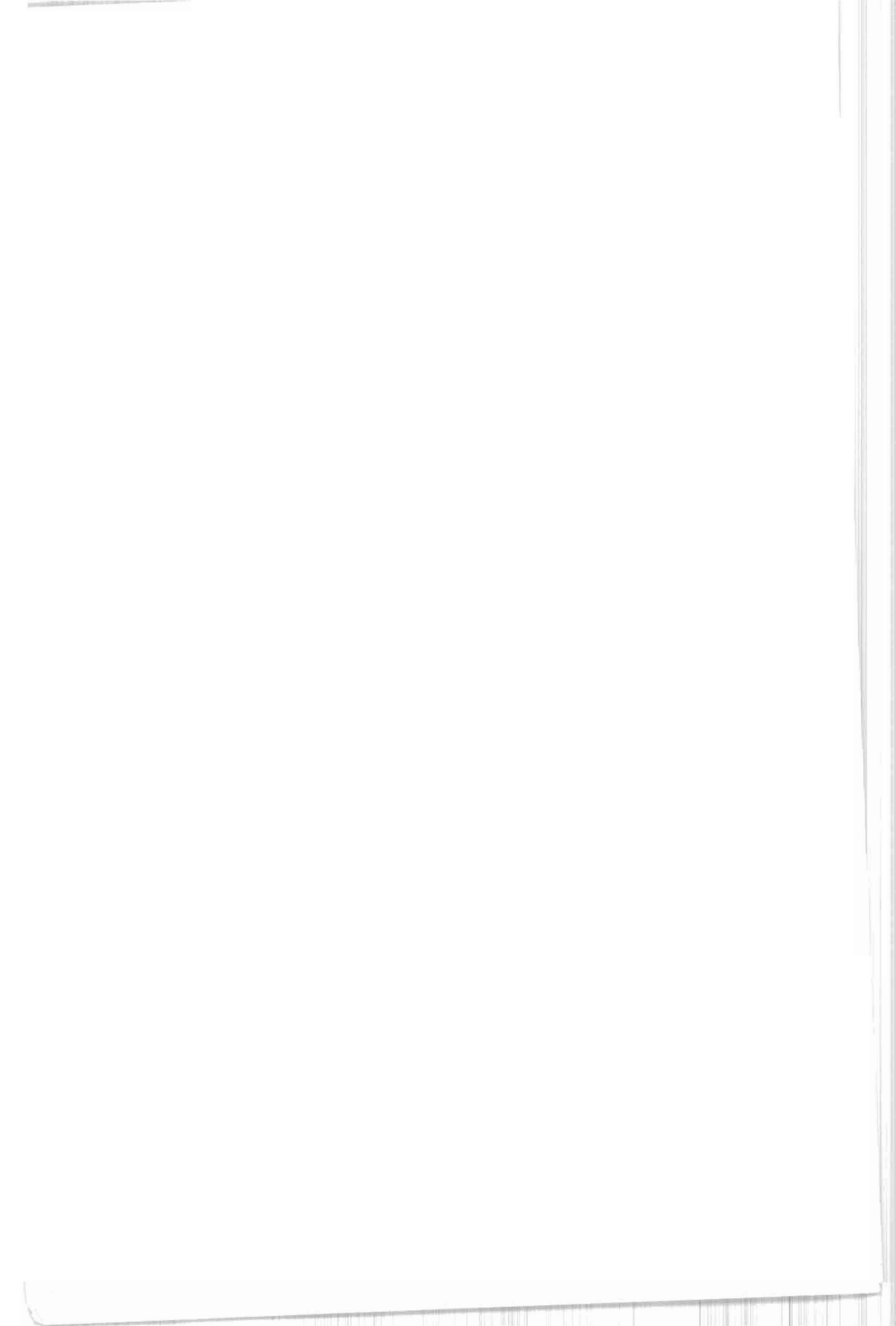


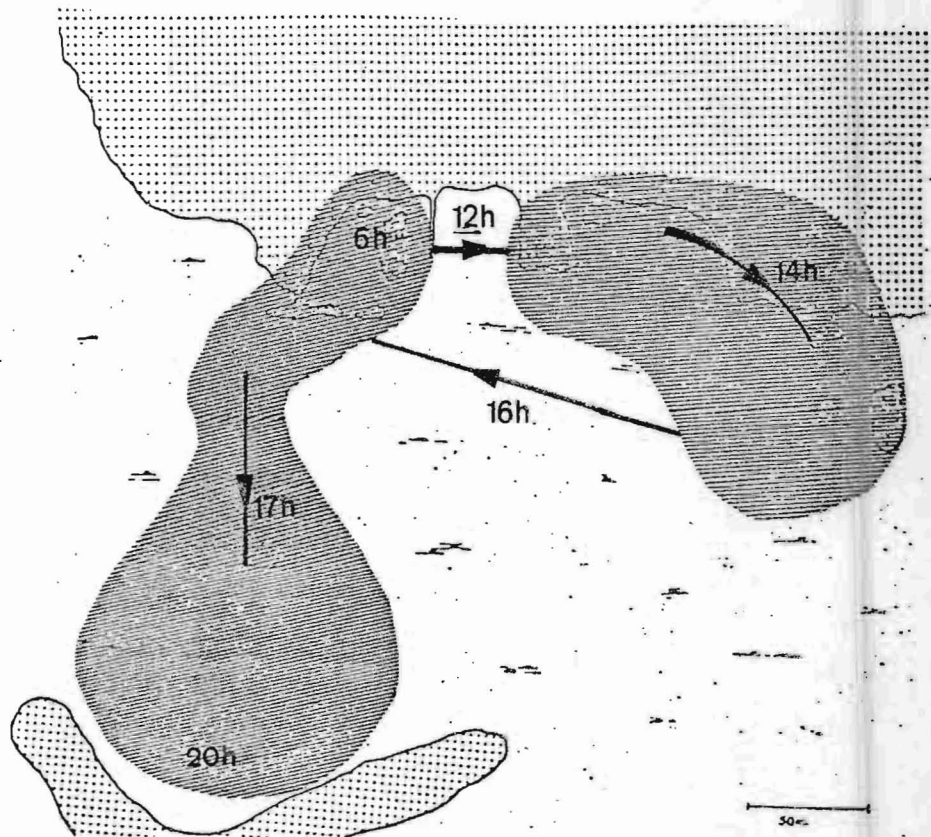


22 - IX - 1976

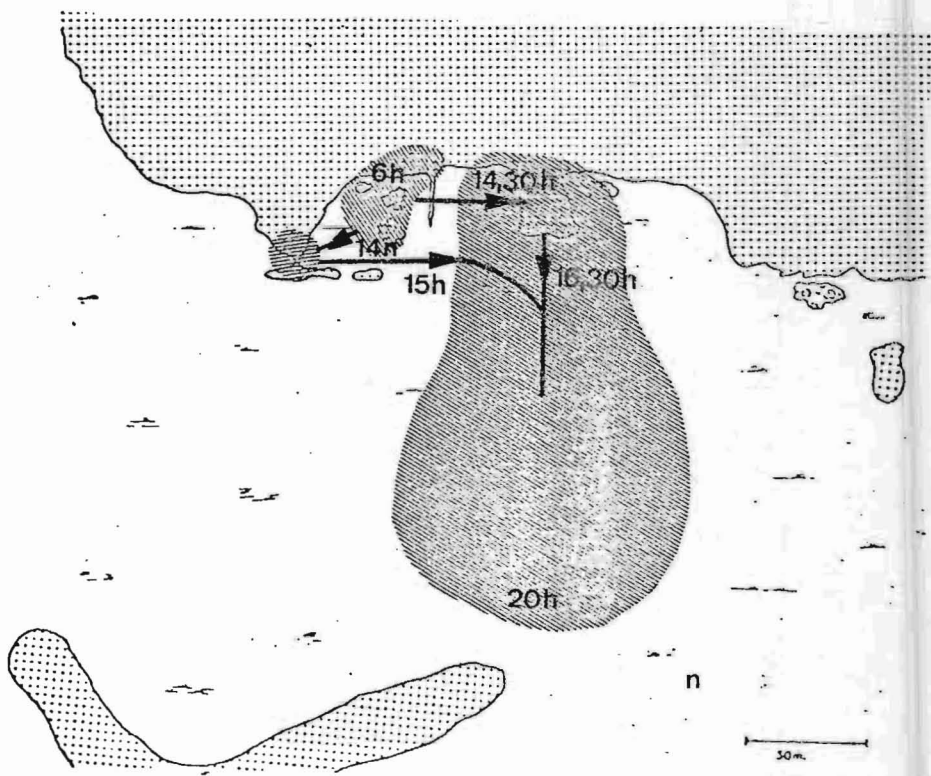


7 - X - 1976

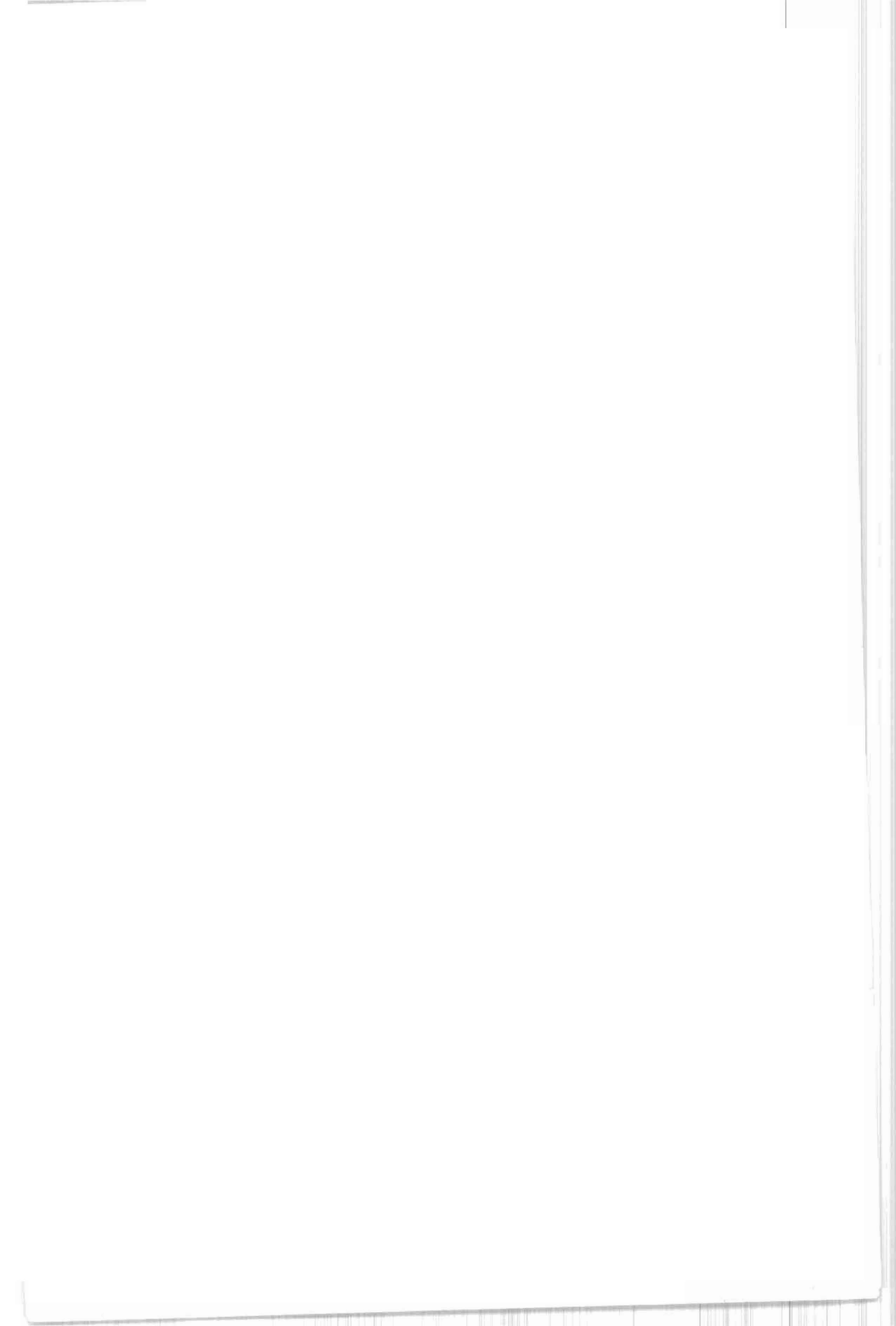


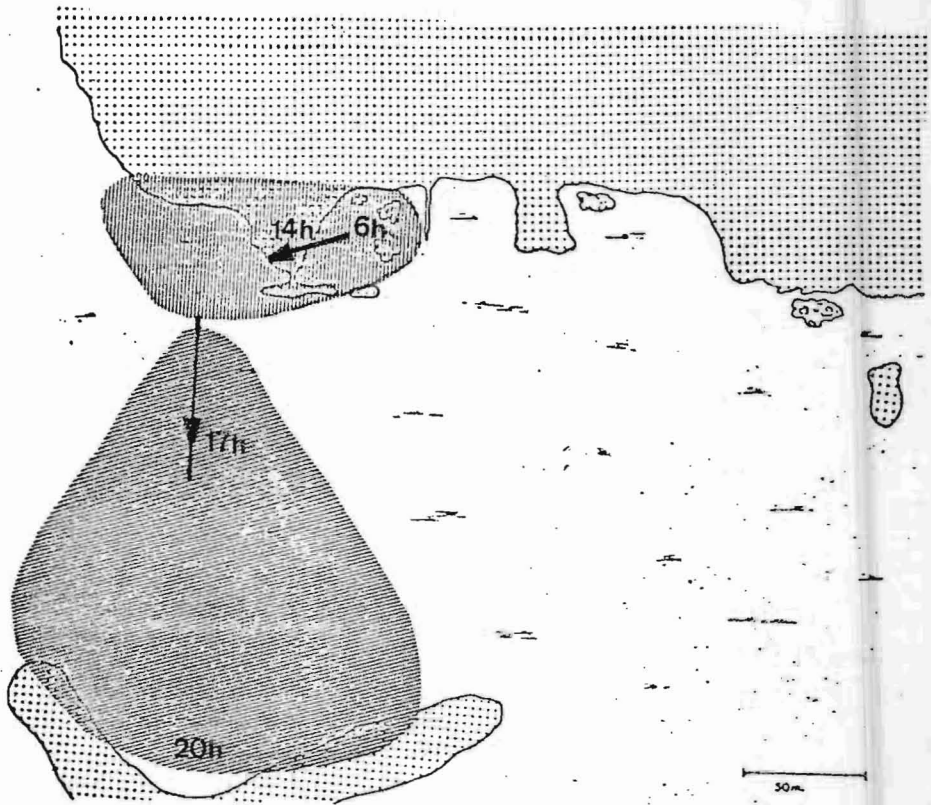


3 - XI - 1976

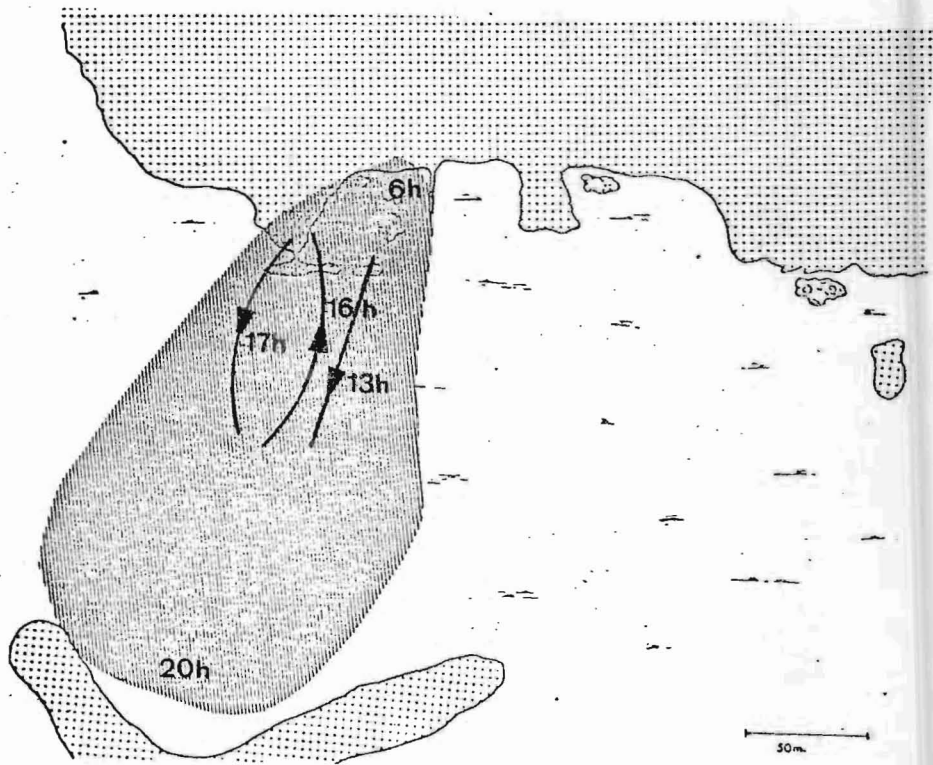


5 - XI - 1976

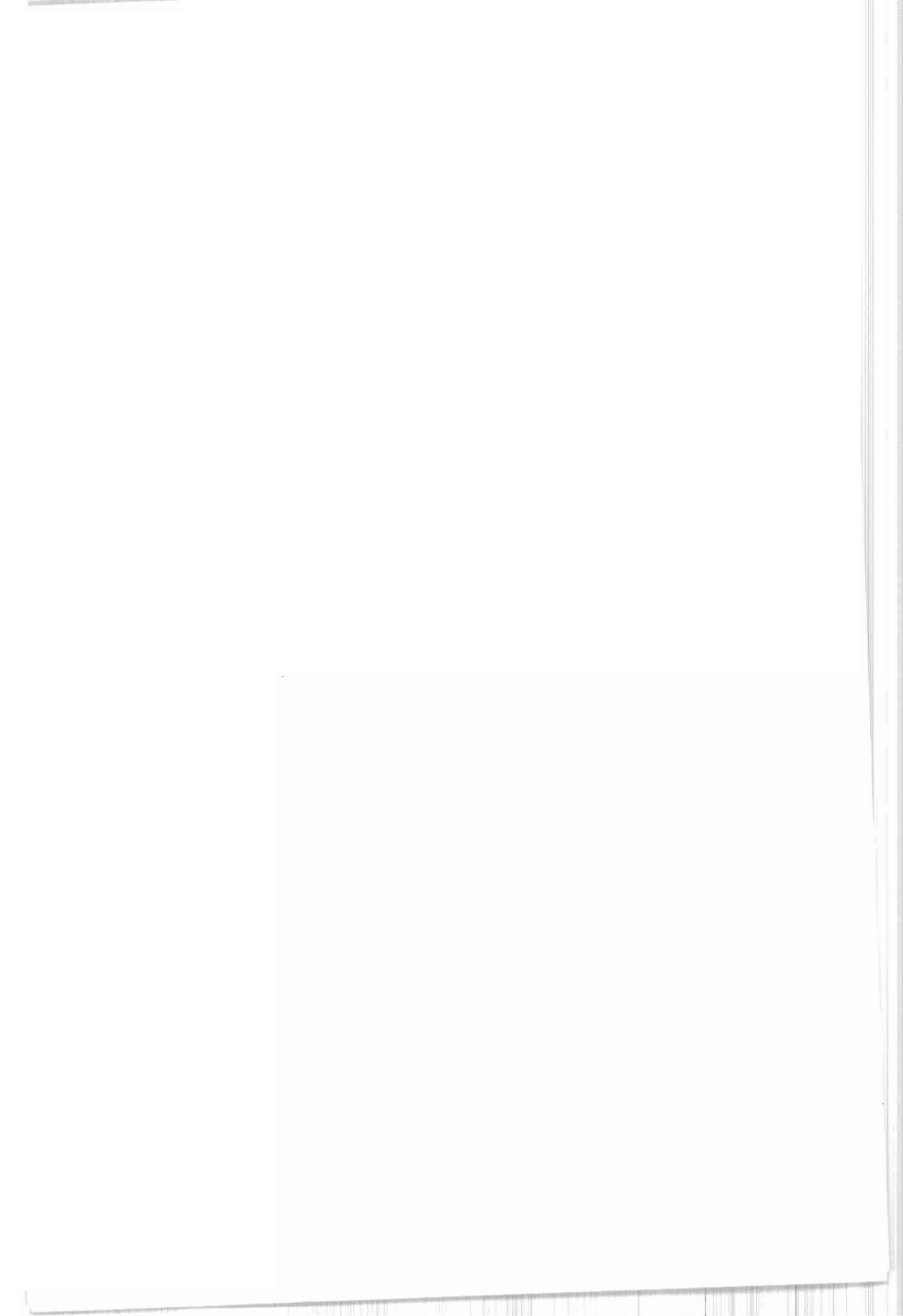


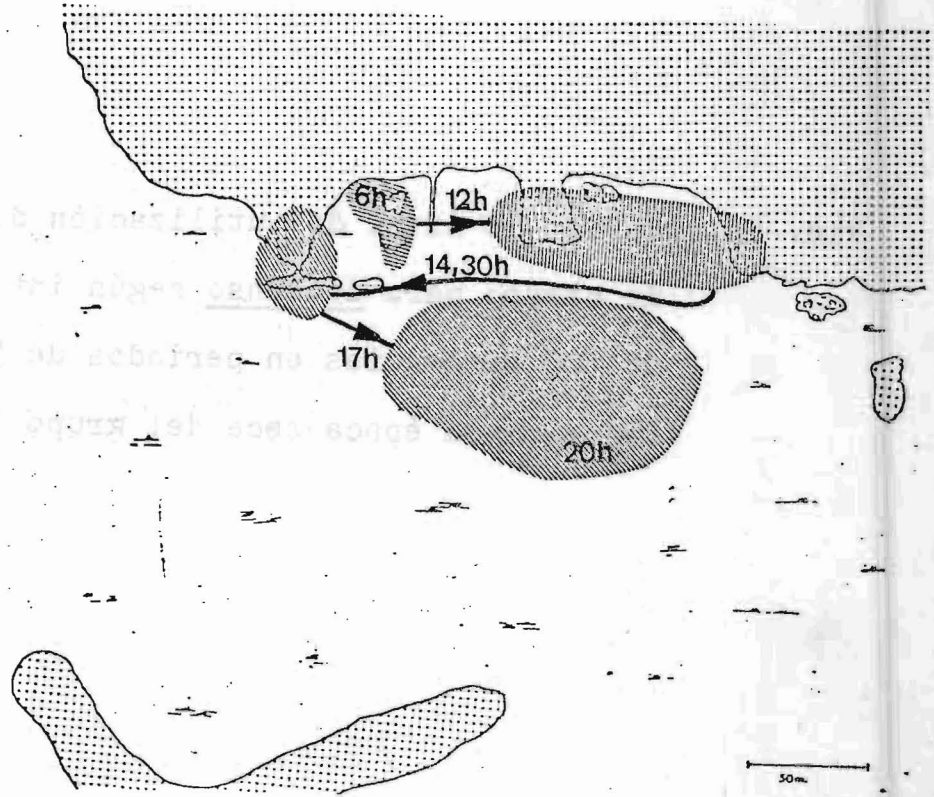


6 - XI - 1976



9 - XI - 1976





13 - XI - 1976

Boques
 Cuerpos de agua
 Sabana



Fig. 83. Curvas de nivel de utilización del área de campeo para descanso según intervalos de 300 presencias en periodos de 5 minutos para la época seca del grupo 1.



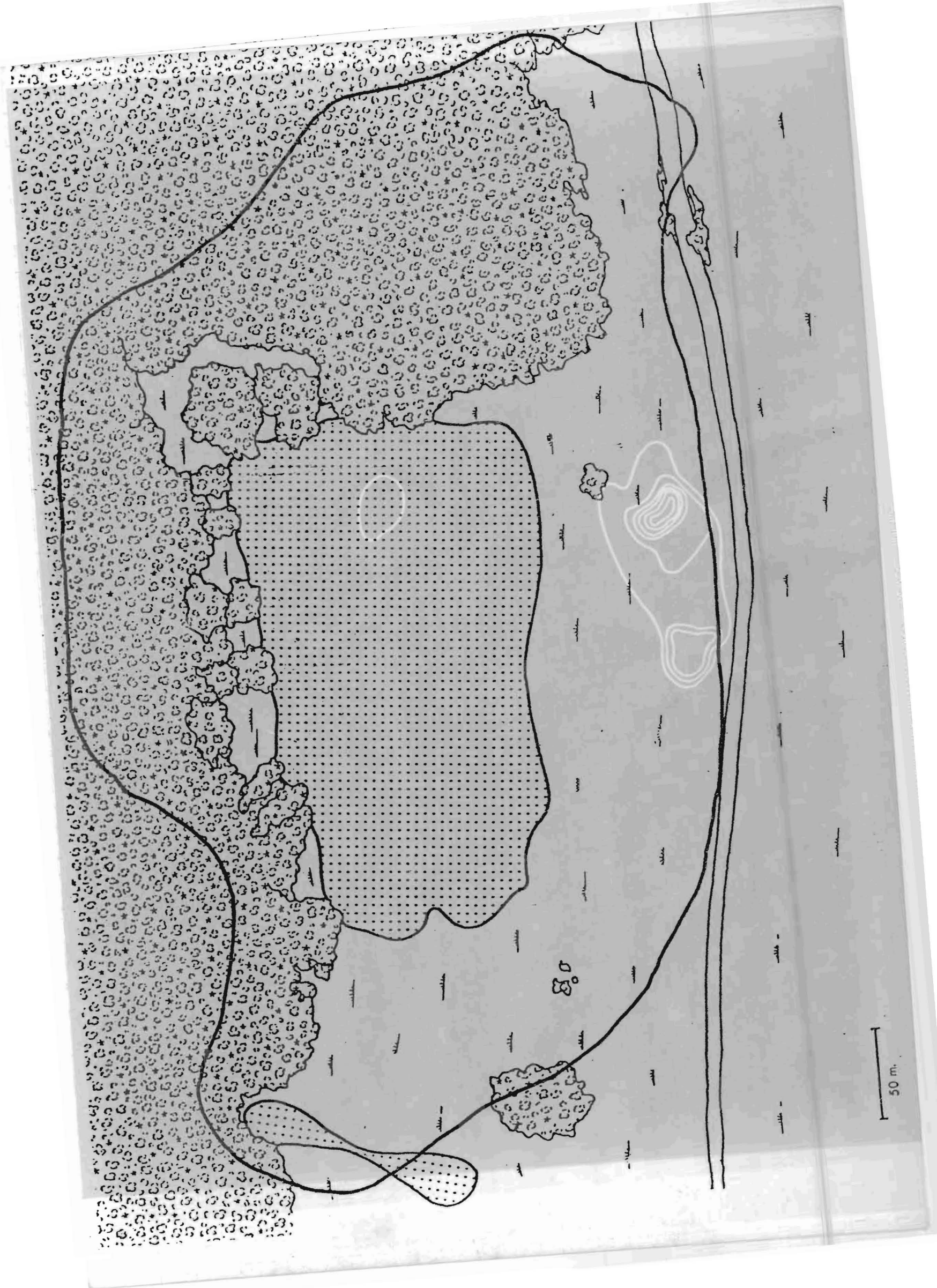
Bosque



Cuerpos de agua



Sabana



Handwritten text on a vertical strip of paper, possibly a page number or a date.

Main body of handwritten text, appearing to be a list or a series of entries, though the characters are very faint and difficult to decipher.

cia 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 (Fig. 84 y 86), también usada como de preferente descanso.

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 Fig. 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 (Fig. 91 y 92), al parecer con preferencia en zonas de poca profundidad.

Fig. 84. Curvas de nivel de utilización del área de campeo para descansar según intervalos de 300 presencias en periodos de 5 minutos para la época lluviosa del grupo 1.



Bosque



Cuerpos de agua



Sabana

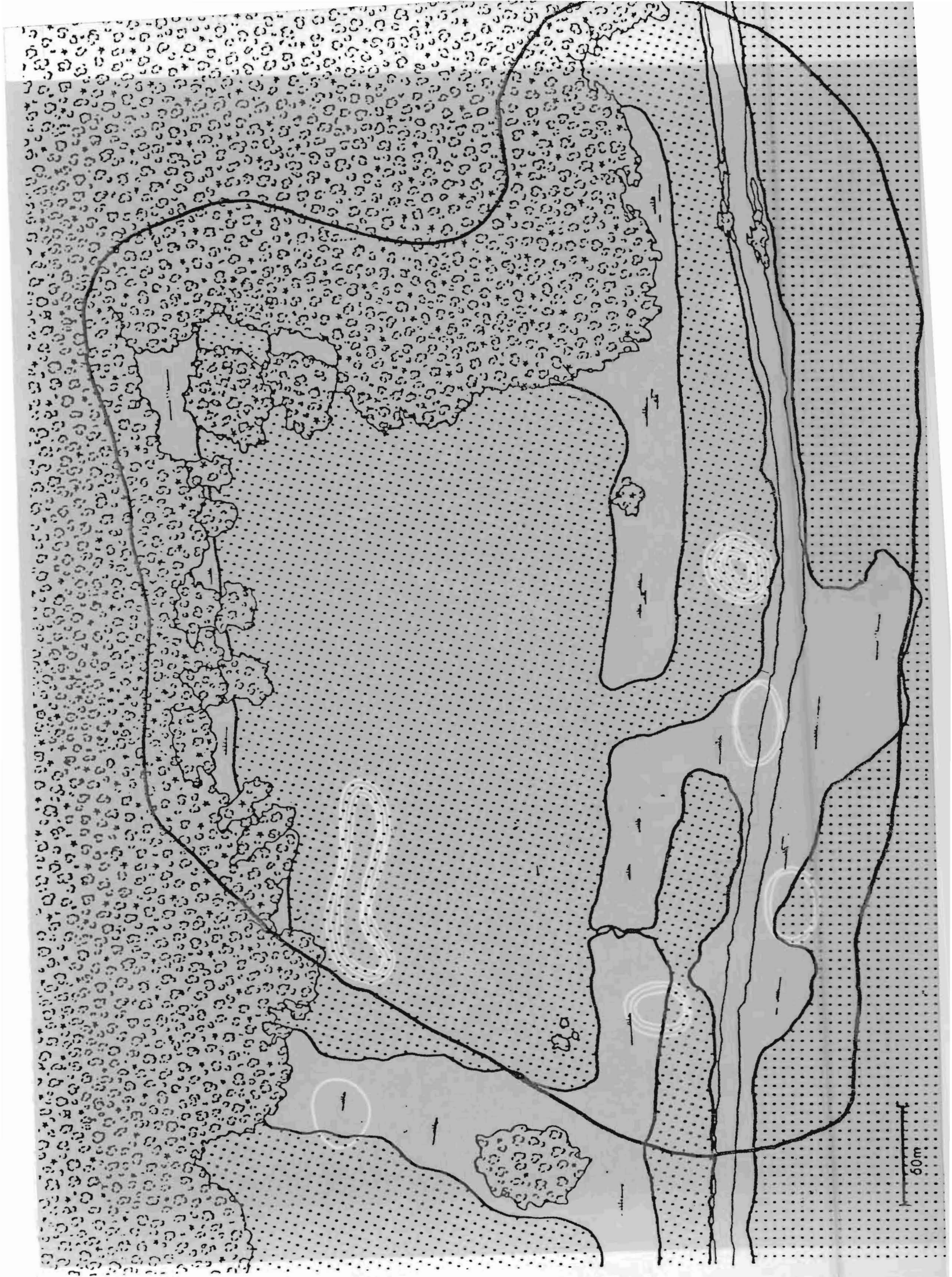


Fig. 85. Curvas de nivel de utilización del área de campeo para pastar según intervalos de 200 presencias en periodos de 5 minutos para la época seca del grupo 1.



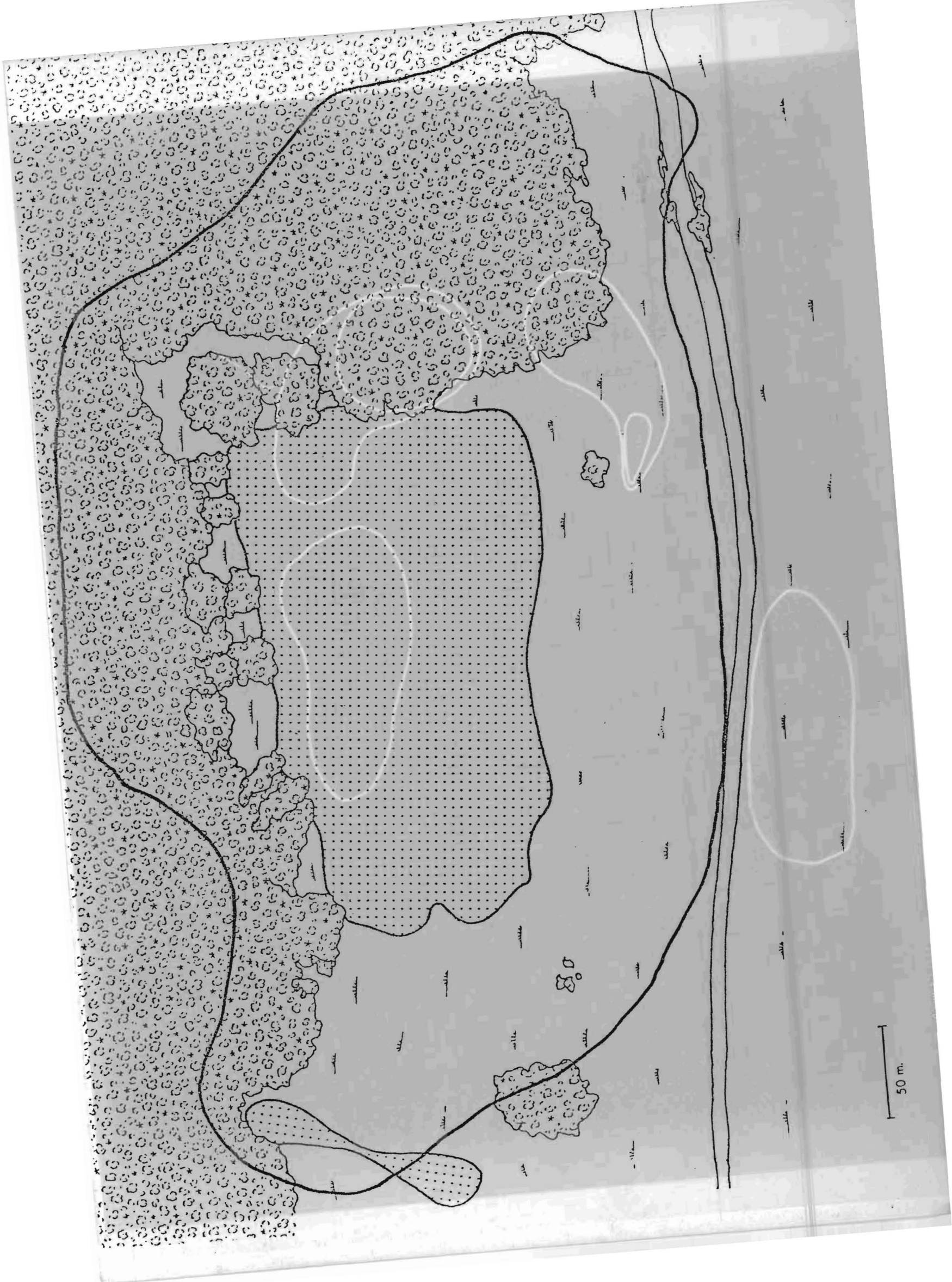
Bosque



Cuerpos de agua



Sabana



50 m.

Fig. 86. Curvas de nivel de utilización del área de campo para pastar según intervalos de 200 presencias en periodos de 5 minutos para la época lluviosa del grupo 1.



Bosque



Cuerpos de agua



Sabana

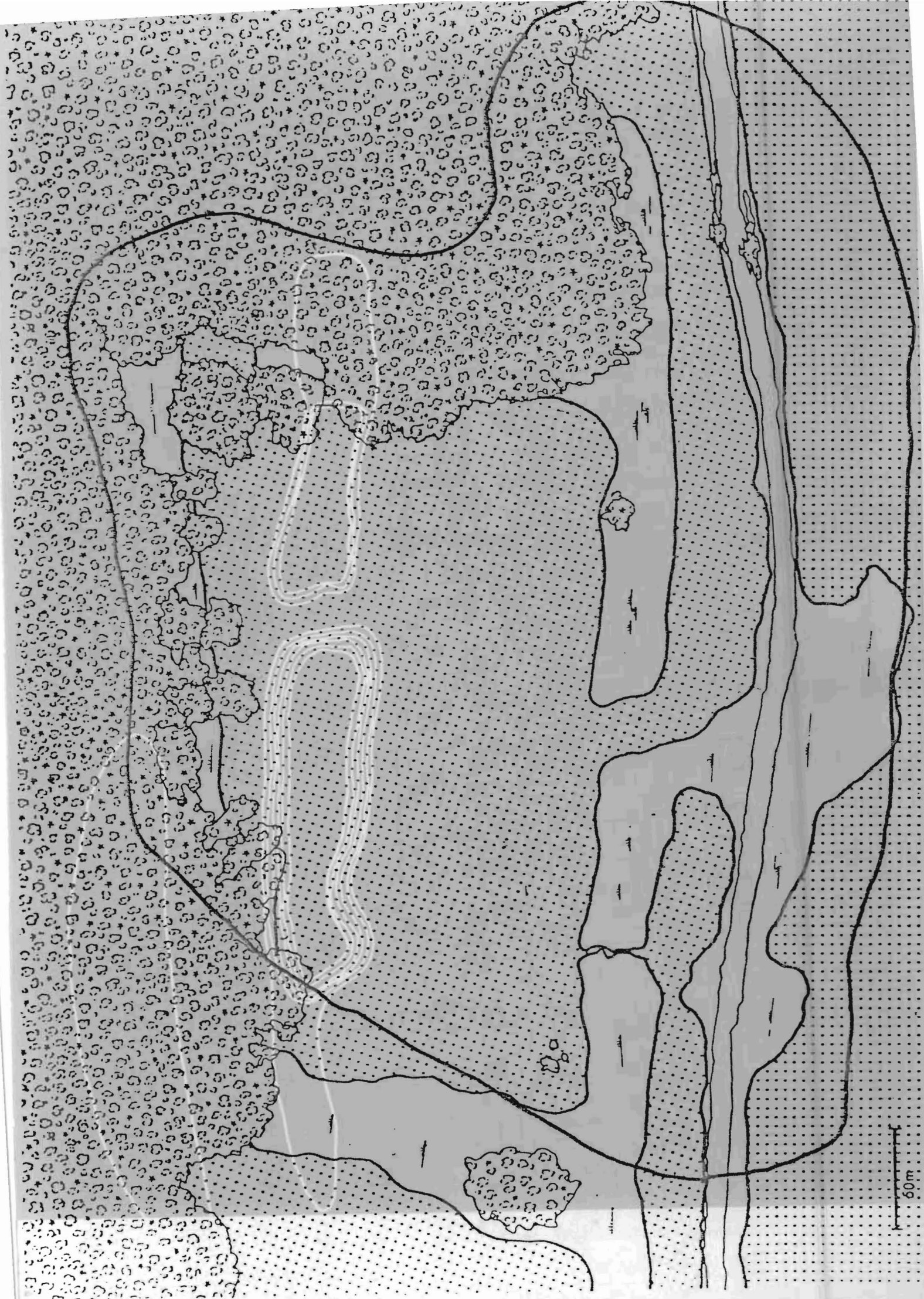


Fig. 87. Curvas de nivel de utilización del área de campeo para descansar según intervalos de 300 presencias en periodos de 5 minutos para la época lluviosa del grupo 2.



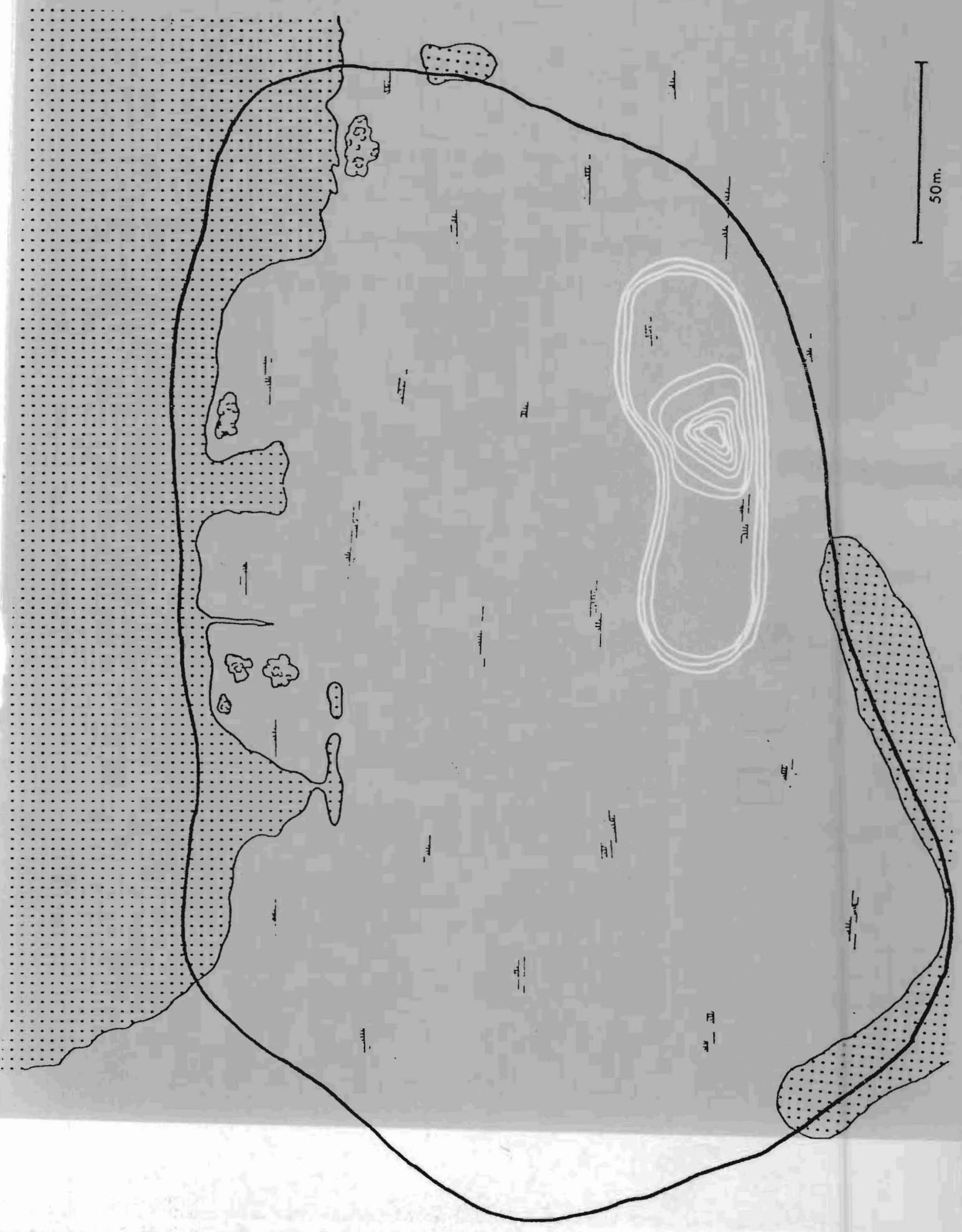
Bosque



Cuerpos de agua



Sabana



50 m.

Fig. 83. Curvas de nivel de utilización del área de campo para pastar según intervalos de 200 presencias en periodos de 5 minutos para la época lluviosa del grupo 2.



Bosque



Cuerpos de agua



Sabana

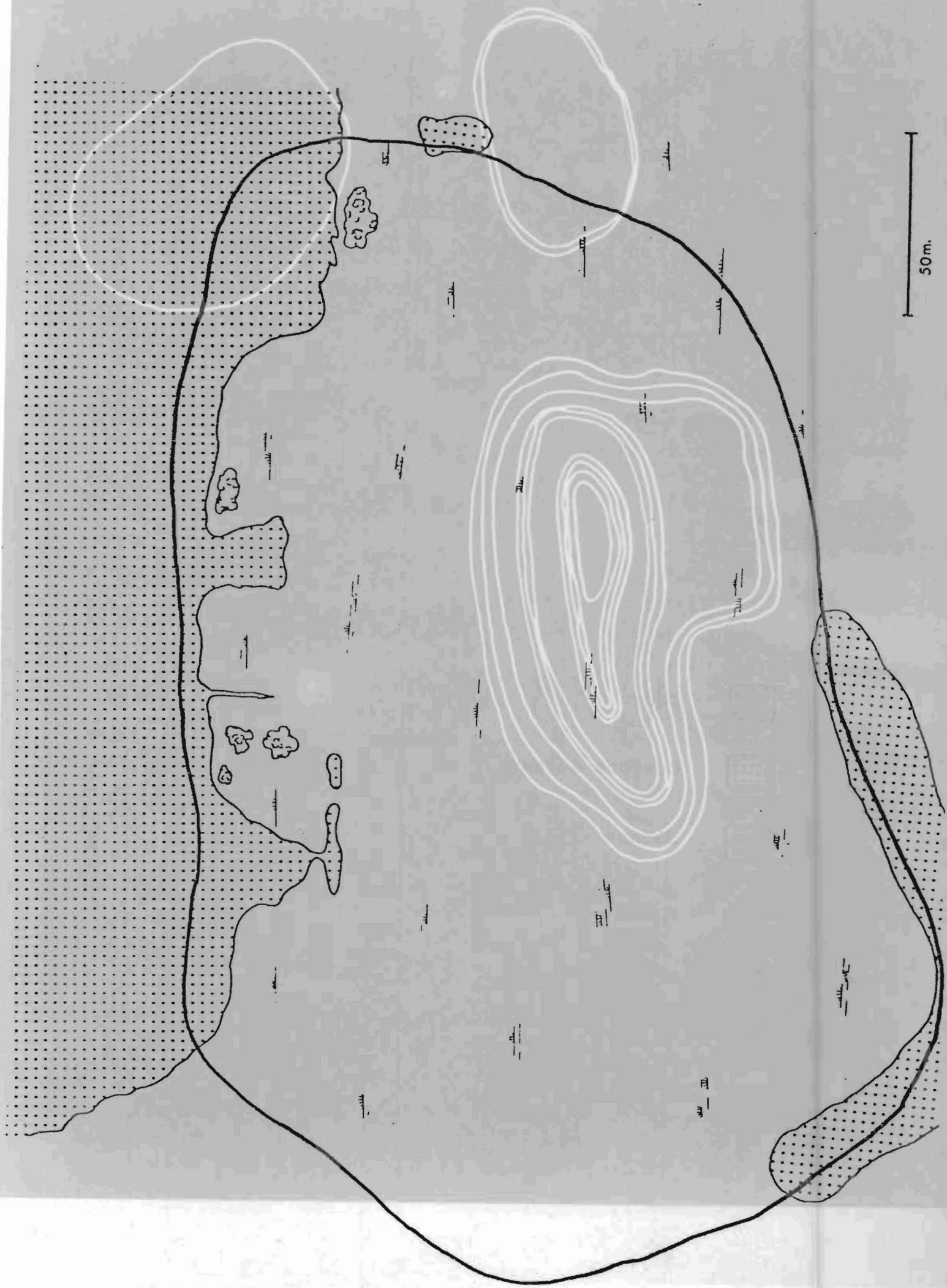


Fig. 89. Localización del marcaje (con el hocico y con los genitales) de los individuos del grupo 1 durante la época seca.



Bosque



Cuerpos de agua



Sabana

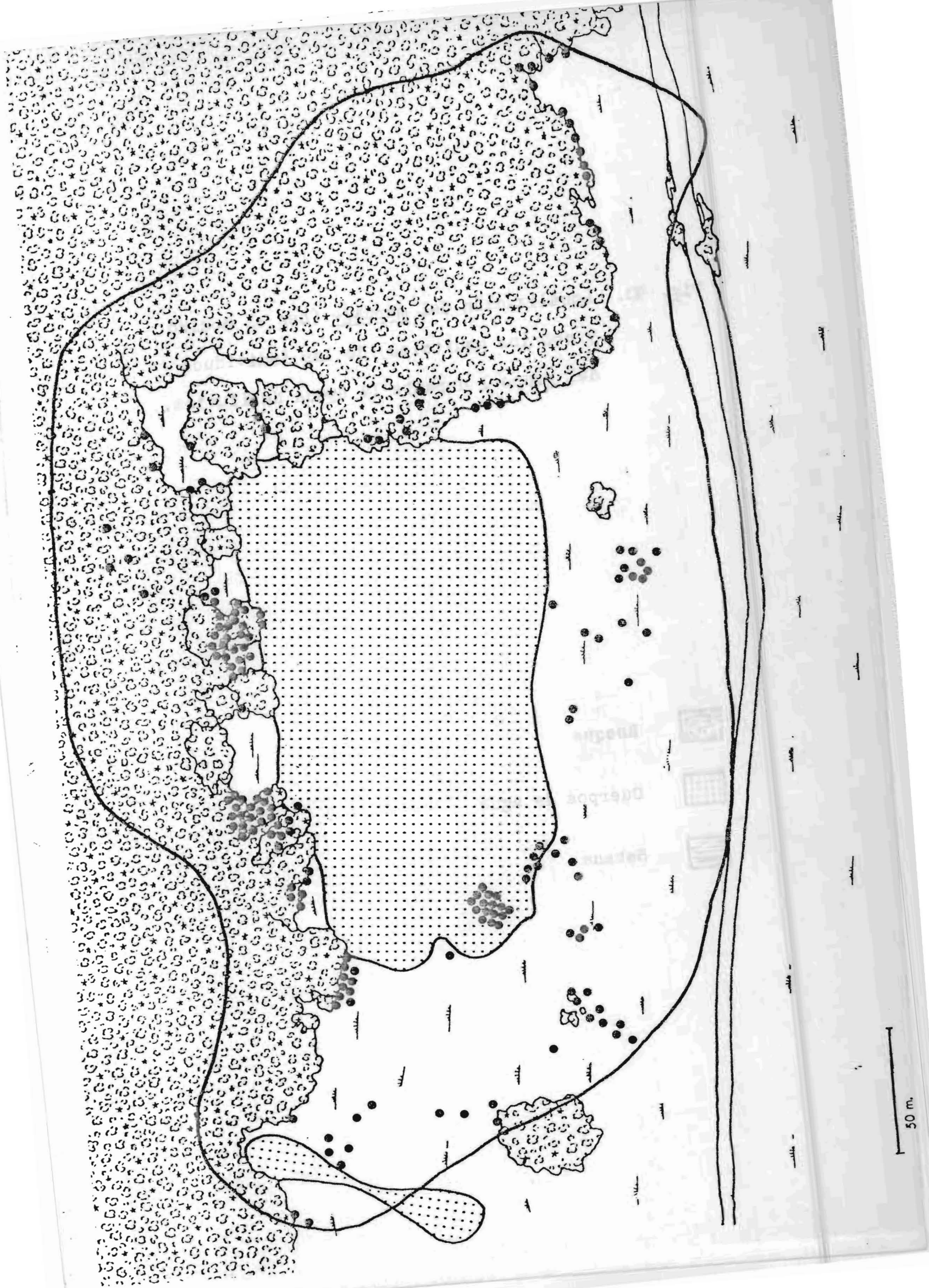


Fig. 90. Localización del marcaje (con el hocico y con los genitales) de los individuos del grupo 1 durante la época de lluvias.



Bosque



Cuerpos de agua



Sabana

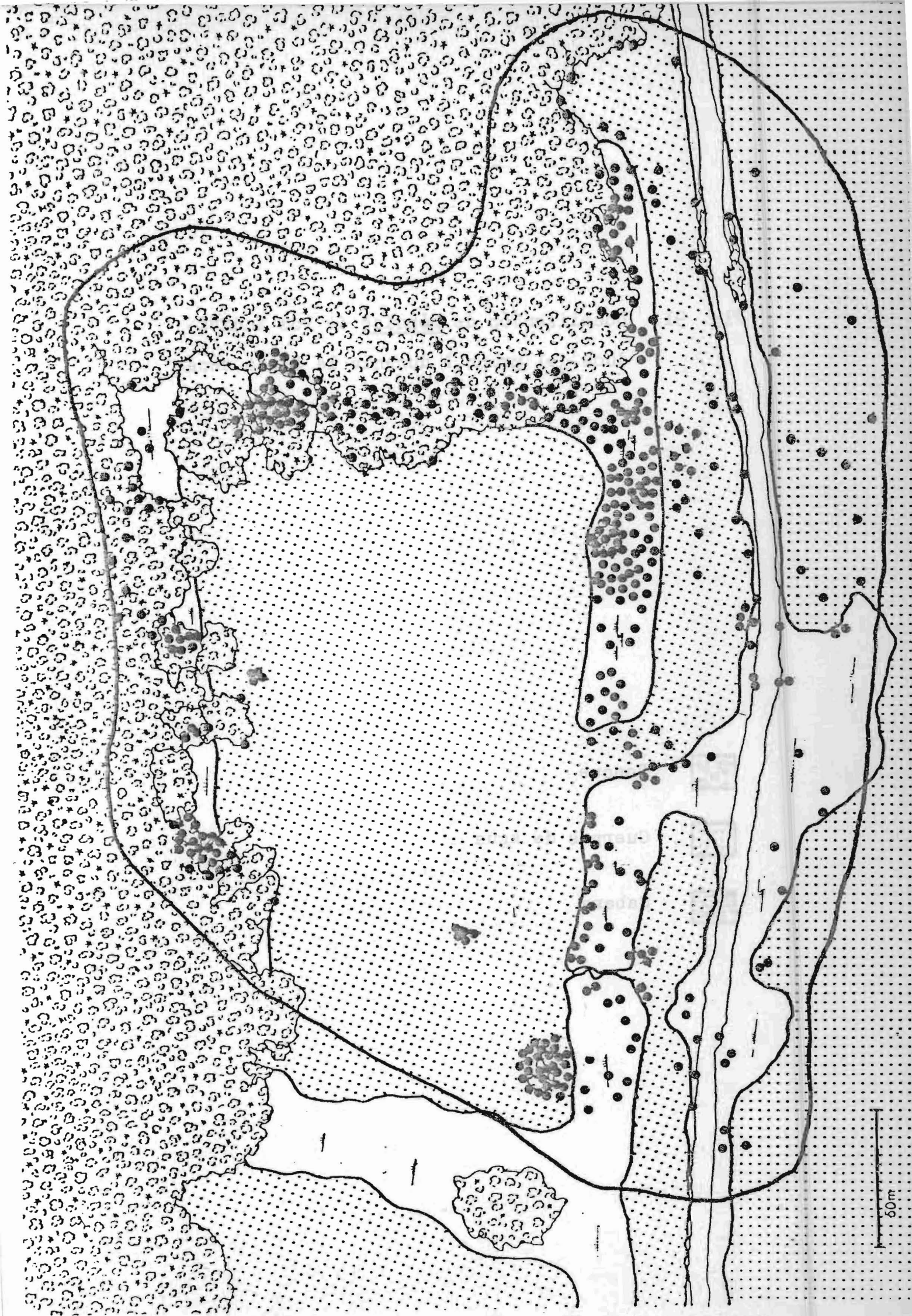


Fig. 91. Localización de cópulas de los individuos del grupo 1 durante la época seca.



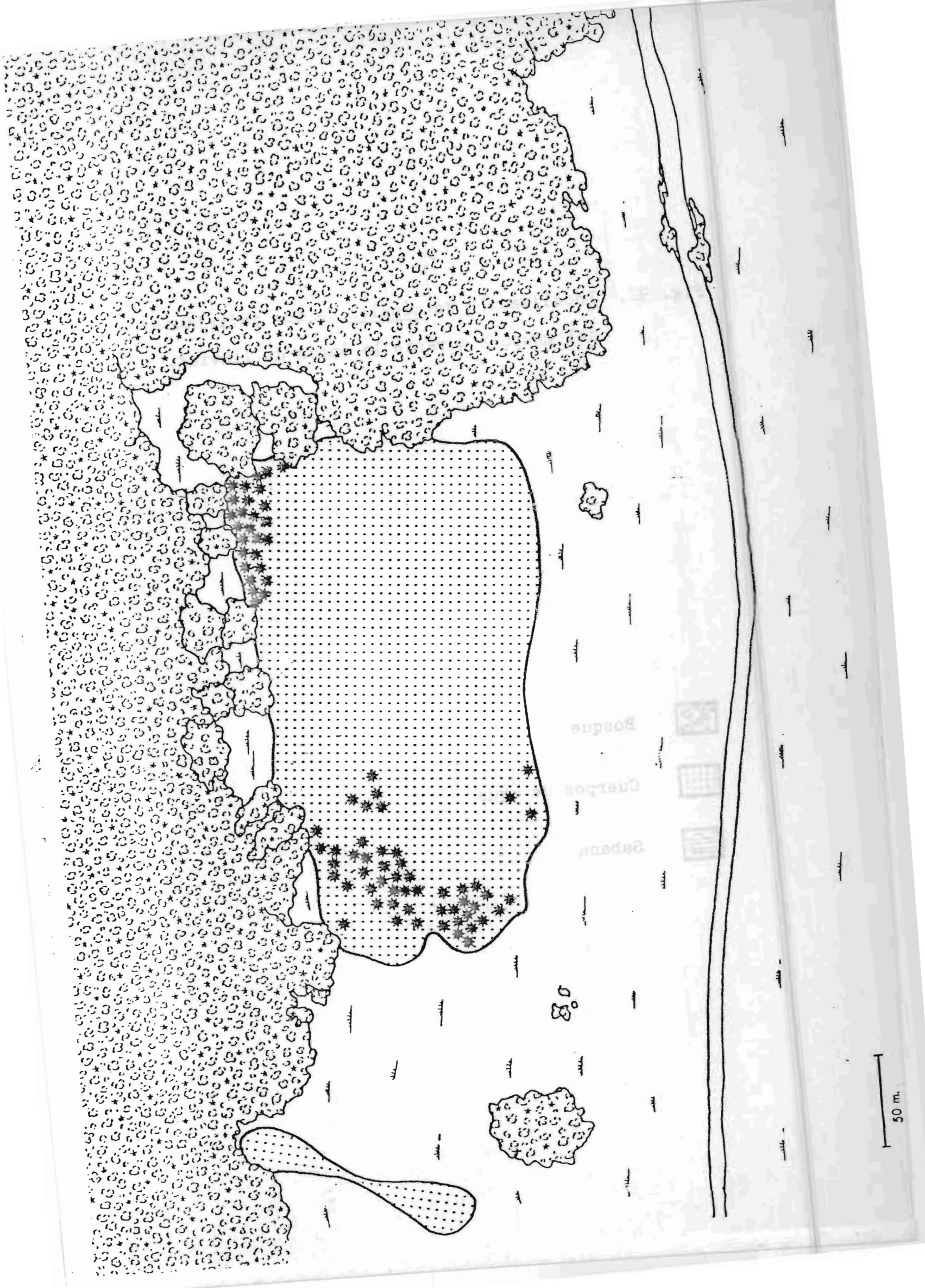
Bosque



Cuerpos de agua



Sabana



50 m.

Fig. 92. Localización de cópulas de los individuos del grupo 1 durante la época de lluvias.



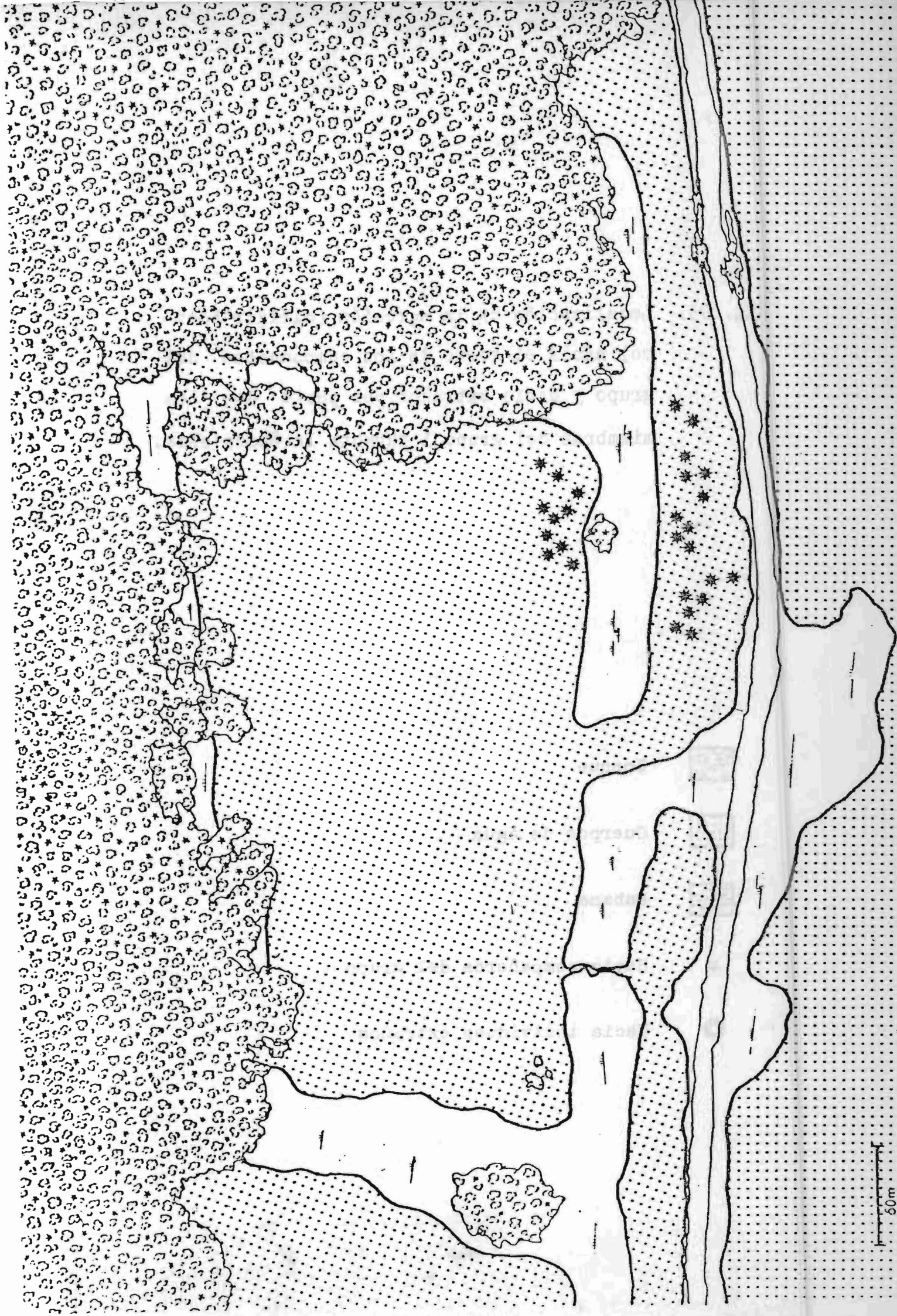
Bosque



Cuerpos de agua



Sabana



50m

Fig. 93. 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.



Bosque



Cuerpos de agua



Sabana



Hacia compañeros del grupo



Hacia individuos extraños

50 m.

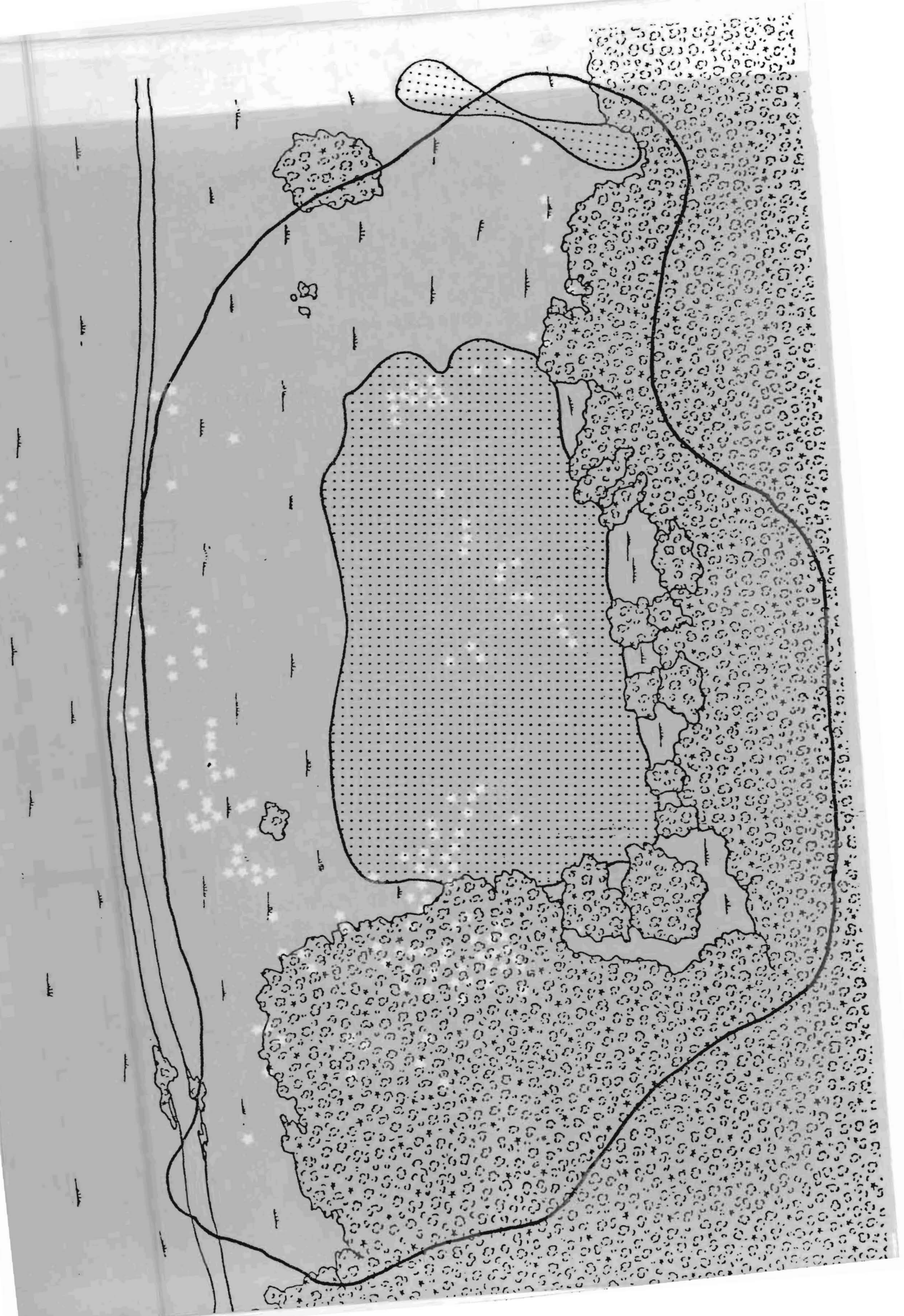


Fig. 94. Localización de la agresión (dirigir hocico) hacia el resto de los componentes del grupo y hacia extraños por parte de los miembros del grupo 1 durante la época de lluvias.



Bosque



Cuerpos de agua



Sabana



Hacia compañeros del grupo



Hacia individuos extraños

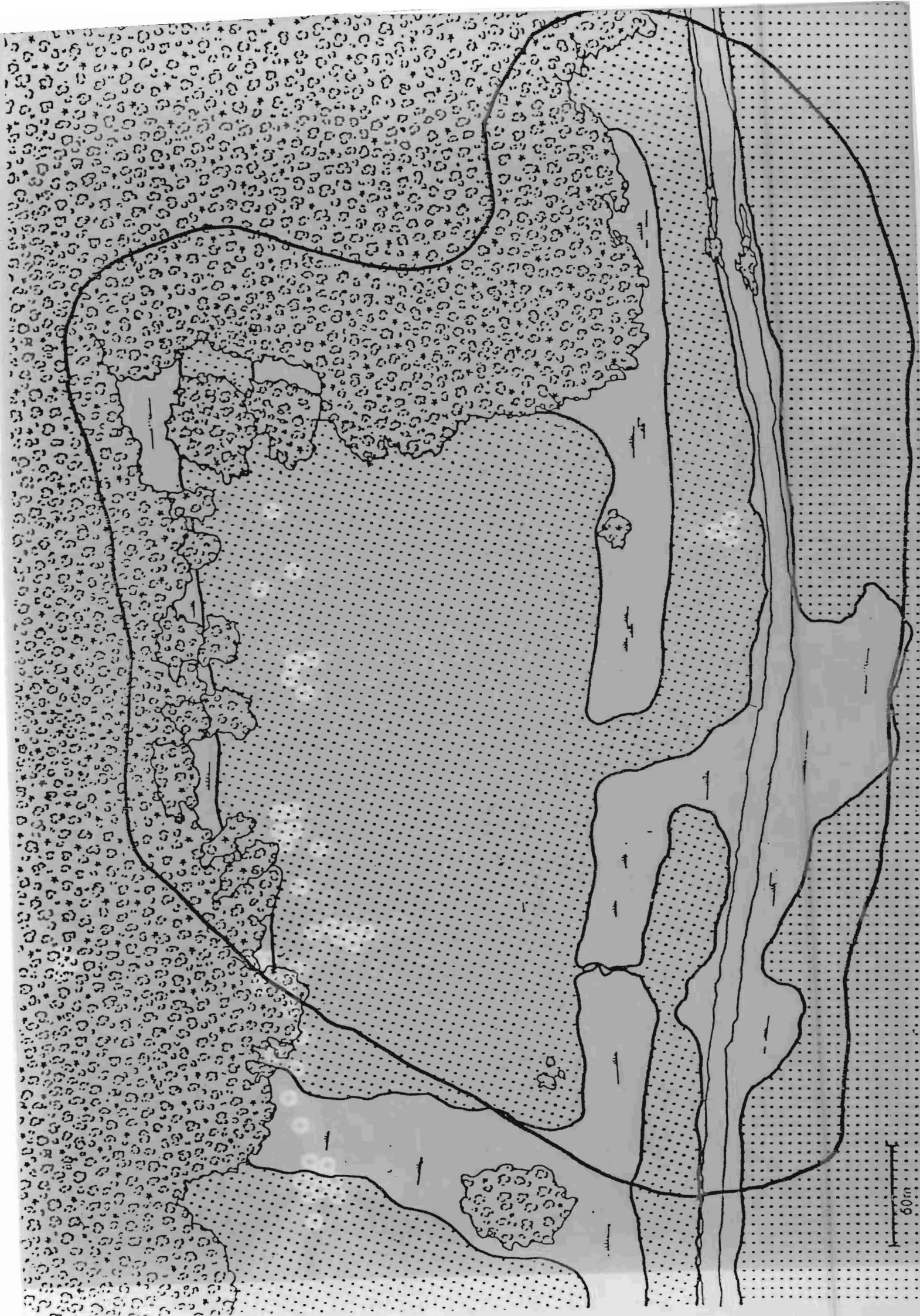


Fig. 95. Localización de las sendas fijas usadas por los chigüires del grupo 1 para desplazarse en el área de campeo. Se indican también las zonas de máxima presencia según curvas de nivel; según intervalos de 300 presencias.



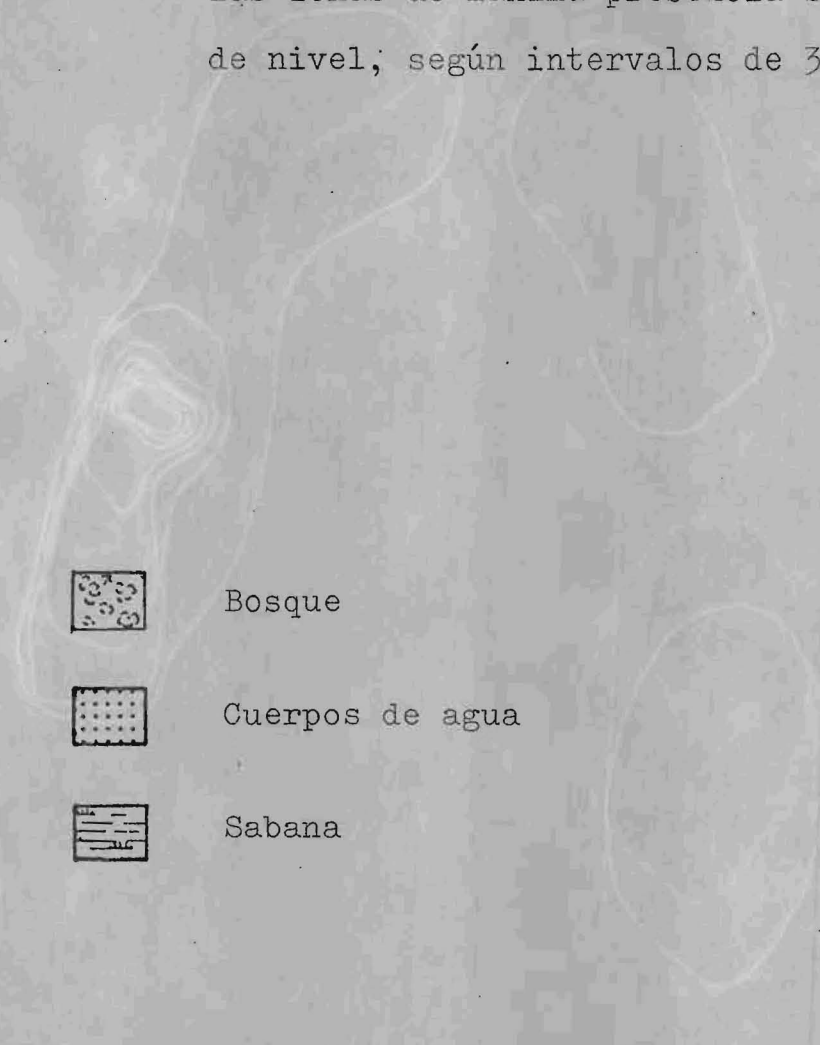
Bosque

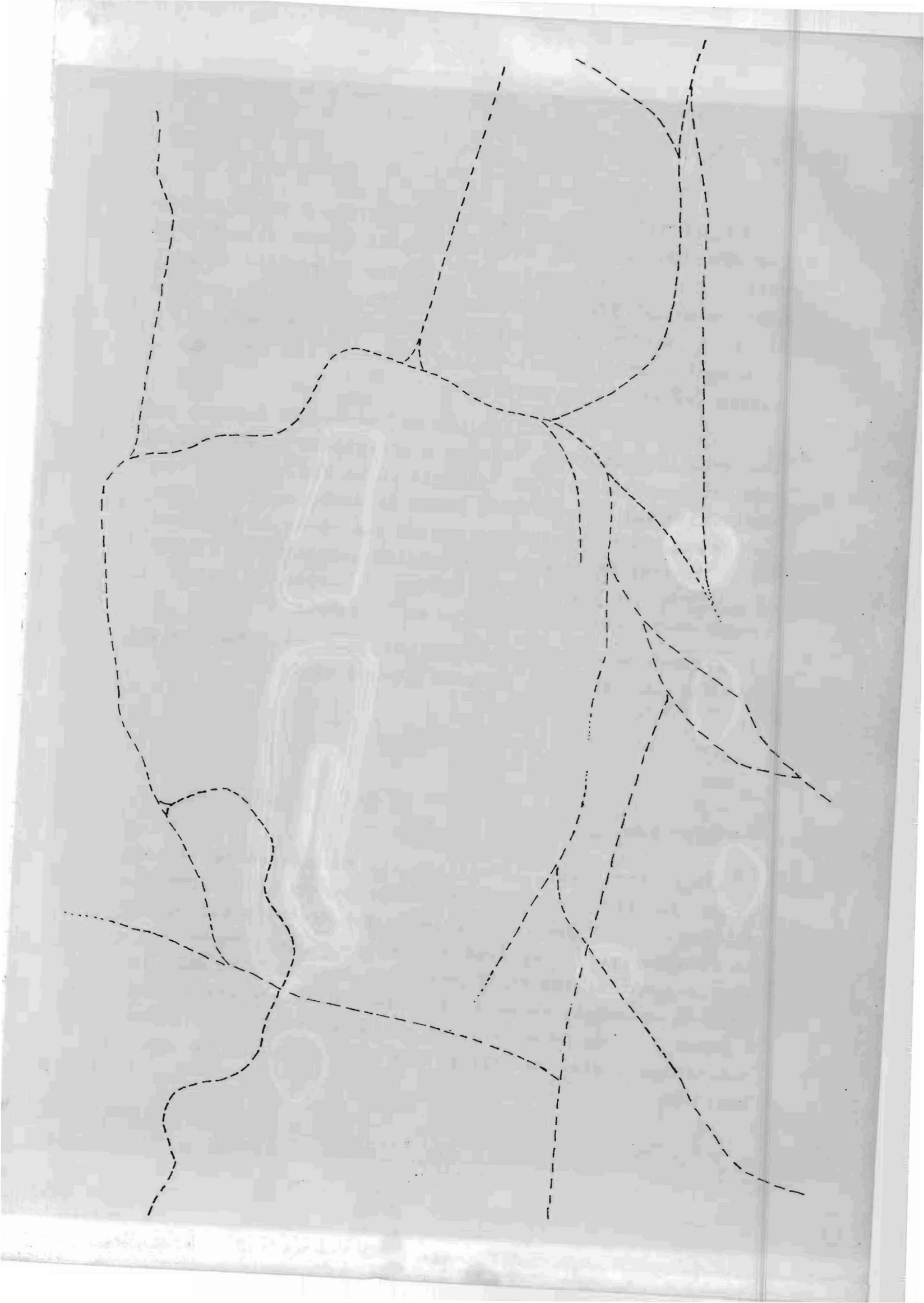


Cuerpos de agua



Sabana





La agresión hacia compañeros del grupo y hacia animales extraños (Fig. 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 fijas.

- 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

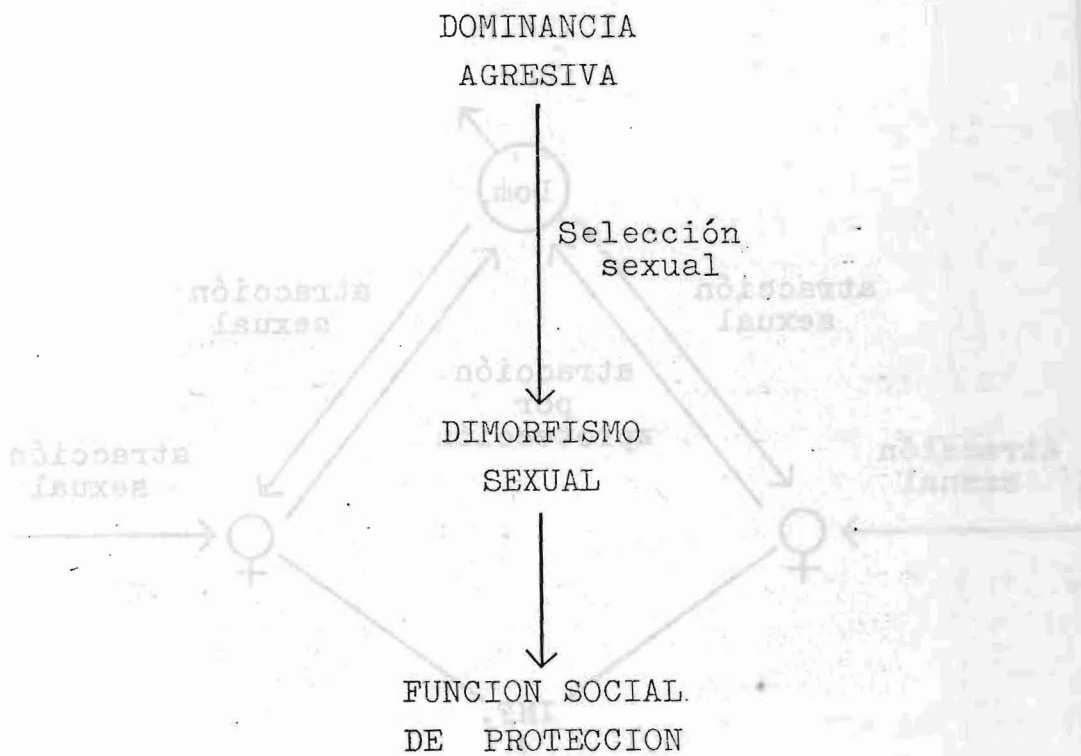
en el comportamiento de los animales. Por un lado viene reunida toda la conducta de tratamiento del ambiente, - bien mediante el gran núcleo básico de uso básico del - sustrato, alimentándose en él y adoptando las posturas y movimientos precisos en cada microhábitat, y, en relación con este gran centro 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 núcleo 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

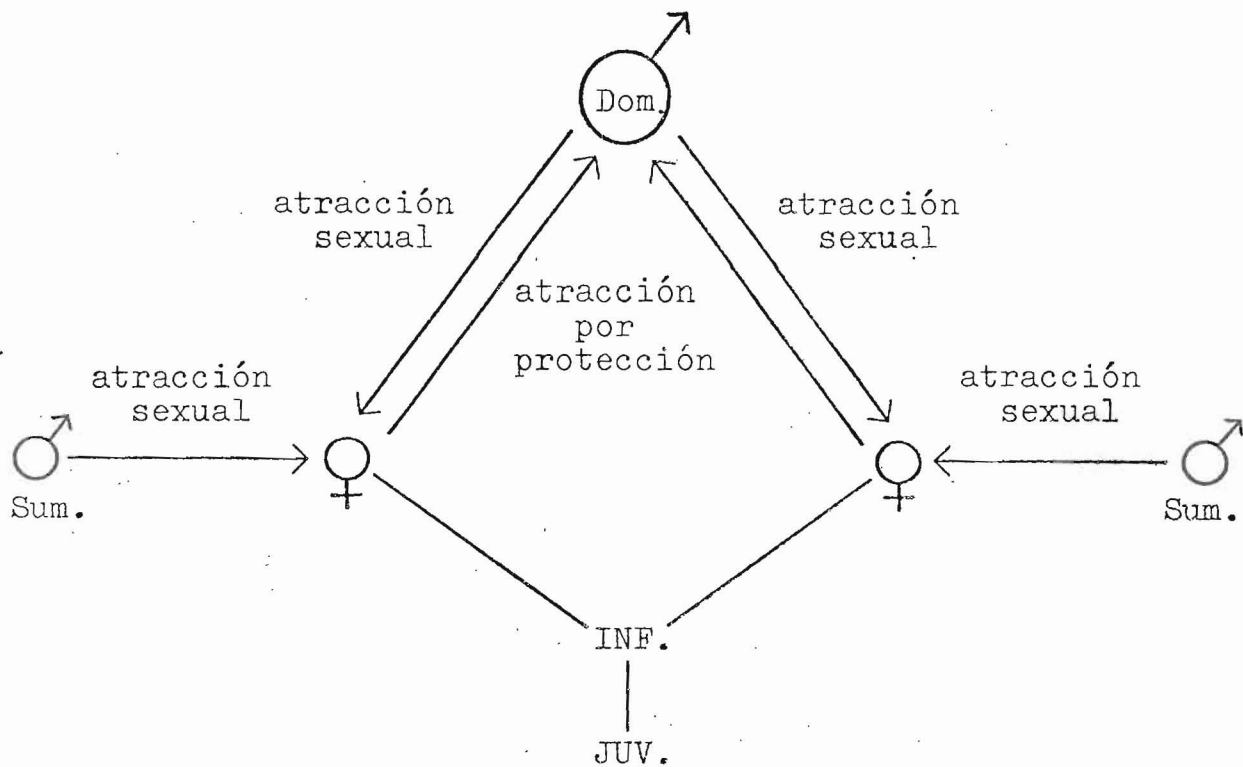
privilegios sexuales lleva a que la mayoría de las crías en el grupo sean hijos suyos. A través de esta selección sexual mantenida por agresiones se han obtenido machos - de mayor peso corporal que las hembras y más musculosos y agresivos, características éstas que, dirigidas contra los predadores, forman 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 ma

chos, 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 socia-

les del grupo y debe contribuir a su cohesión.

Las funciones de protección se ven en gran medida facilitadas por la querencia 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.

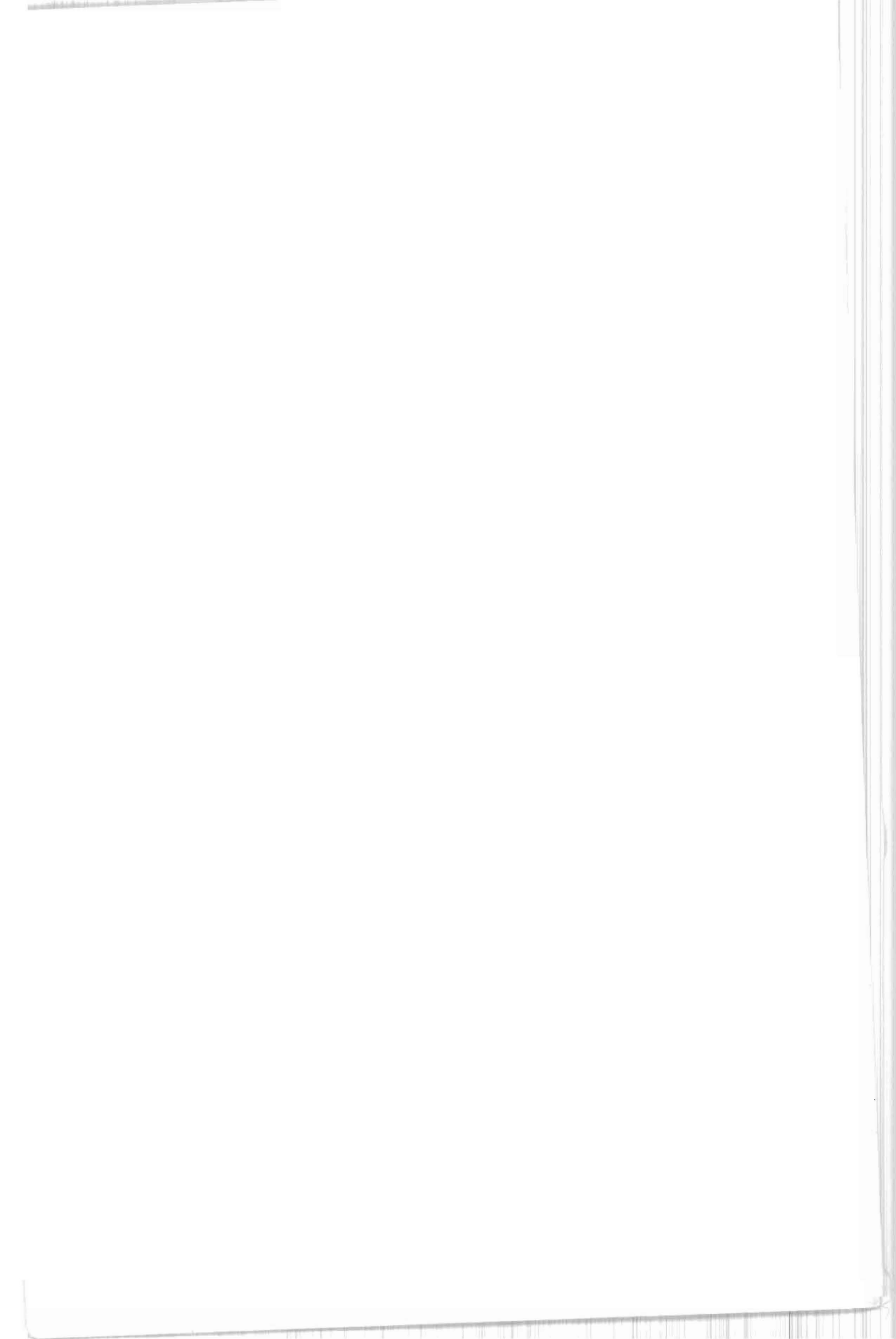
Las partes de este gradiente que tuvieran que ver - con grupos extraños se encuadrarían dentro del concepto clásico de territorialidad, aunque consideramos que el - esquema propuesto podría explicar en forma más realista y sintética el mecanismo.

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 olfa

tivas 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 encharcadas a otras. En la época seca se desplazan únicamente desde los pastizales 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".

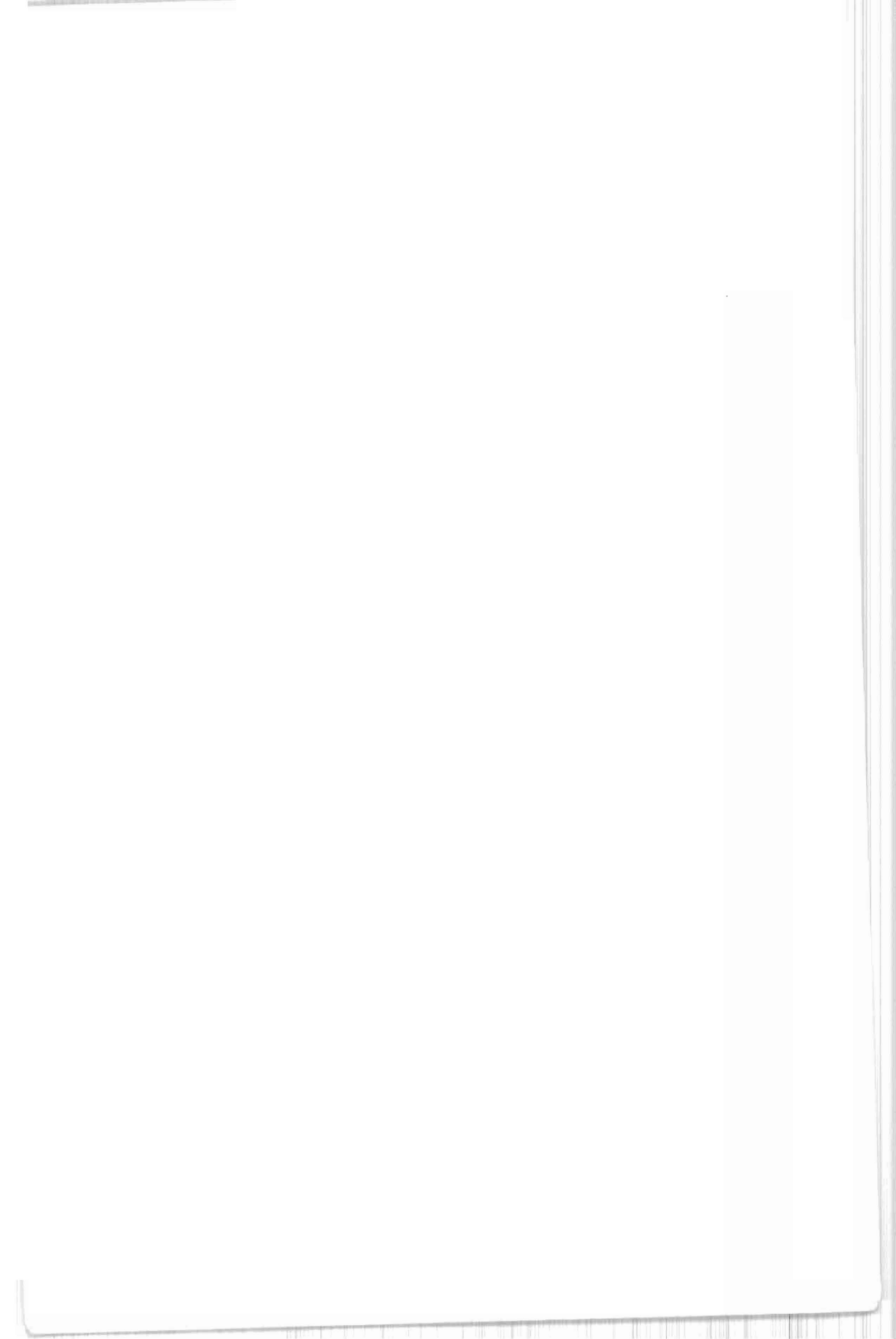
Las hembras adultas presentan función social "maternal" y de "receptividad sexual". Los jóvenes se dedican principalmente al "juego", mientras que las crías presentan "dependencia materna" y altas tasas de "juego" y de "alerta".

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 activi

dades 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.

GRATITUD



A quienes comenzaron a estimular en mí el interés por la investigación científica, en especial a la Dra. María Santacana, del C.S.I.C., y a los profesores de la Universidad Complutense de Madrid.

Al Dr. Fernando Alvarez, director de esta tesis, que no sólo supo orientarme en este trabajo sino que además me ayudó y alentó de manera inigualable.

Al Dr. Javier Castroviejo por permitirme participar en sus proyectos en Latinoamérica y por el aliento e impulso que me ha prestado en todo momento.

Al Centro Iberoamericano de Cooperación y al Programa Internacional de Cooperación con Iberoamérica del Ministerio de Educación y Ciencia español, que me facilitaron los viajes a América, contribuyendo, además, a la realización de este estudio.

A la familia Maldonado, dueños del Hato "El Frío", quienes me prestaron todo tipo de ayuda y generosa colaboración.

A la Universidad Central de Venezuela, Prof. J. Ojasti, Prof. G. González Jiménez, Prof. E. Mondolfi y Prof. Parra, quienes por sus conocimientos sobre el sujeto de estudio resultaron de gran ayuda.

A la Fundación para la Defensa de la Naturaleza, División de Fauna del Ministerio del Ambiente y Recursos Naturales Renovables, en las personas de D. Higinio Bartolomé, D. Charles Dewer y Sra. de la Vega por su apoyo moral y técnico durante mi estancia en Venezuela.

A Franca Jordá, Francisco Braza, Carlos Ibáñez, Solís Fernández, Jesús Alvarez y Martín Correa, amigos que con-

vivieron en el Hato "El Frío" y me ayudaron en todo momento.

A Justino de Azcárate y familia por la ayuda y cariño sa acogida de que fui objeto en Venezuela.

A los llaneros del Hato "El Frío", en especial a Esteban Torres y Félix León, amigos que me ayudaron en todo momento, así como al administrador Sr. Baumgar por el apoyo prestado.

Al Centro de Cálculo de la Universidad de Sevilla, donde he realizado todos los análisis y en especial a D. Juan Almorza por los consejos y la ayuda prestada.

A todo el personal de la Estación Biológica de Doñana y en especial a A. Simmon, M. Carrión, E. Jiménez, F. Benavente y F. Martínez.

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

A mi familia por la confianza, ayuda y aliento que han sabido prestarme en todo momento.

En especial quiero agradecer a Pilar Díaz de Losada, mi mujer, quien me ayudó, comprendió y soportó en todos los periodos de esta tesis y por haber mecanografiado el texto.

BIBLIOGRAFIA



- ALIO MINGO, E., G. ISRAELIZNTZ, 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 gelda. 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 historicos e sermoes. Civilizacao Brasileira, S. A. Río 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. Es pasa 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. Ecolo gy 43: 634-646.
- BLURTON JONES, N. 1972. Categories of child-child in teraction. In: Ethological studies of - child behaviour, N. Blurton jones (ed), - Cambridge University Press, Londres, pp. - 97-127.
- BORRERO, H., J.I. 1967. Mamíferos Neotropicales. Uni versidad 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. -
Illustrees, 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 Terri-
torio de Rio Branco: Rev. Biol Trop. 9: 1-
15.
- CHATFIELD, C. y R.E. LEMON 1970. Analysing sequen-
ces 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 chigüiro. 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 Nº 1. Livraria Classica de Alves y Cia., Rio 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 (Canis 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: 3-4.
- GRANT, E.C. 1963. An analysis of the social behaviour of the male laboratory rat. Behaviour. 21, 3-4
- 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. Anm. Behav.
13: 357-373.

- HEINROTH, O. 1910 Beitrage zur Biologie namentlich
Ethologie und Physiologie der Anatiden. --
V International Ornitológisches Kongress,
Ver., 5. pp. 589-702.

- HOWARD, H.E. 1920. Territory in Bird Life. John Mu-
rray, Londres.

- HUMBOLDT; A. 1820. Viaje a las regiones equinoccia-
les del Nuevo Continente. Hecho en 1799,
1800, 1801, 1802, 1803, 1804 por A. de -
Humboldt y A. Bonpland. Ed. del Ministe-
rio de Educación, Caracas, 1956.

- HUXLEY, J.S. 1914. The courtship habits of the -
great crested grebe (Podiceps cristatus);
with an addition of the theory of sexual -
selection. Zool. Soc. Proc. (Londres), 2:
491-562.

- KRAGLIEVICH, L. 1930. Los más grandes carpinchos ac-
tuales y fósiles de la subfamilia Hydro-
choerinae. Anal. Soc. Cient. Argent. 110:
233-250, 340-358.

- KRUMBIEGEL, I. 1940. Die Säugetiere der Südamerika Expeditionem Prof. Dr. Kriegs. 6 Wassers chweine 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 do Maranhao. 1-194. Publ. Arquiv. Hist. Ultramarino, Lisboa.
- MARCGRAVE, J. 1648. Historia natural do Brasil. Impresa 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 chester analysis. Behaviour, 47: 106-128.
- MAYAUDON TARBES, H. 1976. Helmintos del chigüire - (Hydrochoerus 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. Río 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 Libro. Río 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 Saengethie re 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 semi-captive 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. 2ª 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 bit-
terling (Rhodeus amarus, Bloch). Arch. -
Neerl. Zool., 14: 103-199.

- WILSON, E. O. 1976. Sociobiology. The new synte-
sis. The Belknap Press of Harvard Uni-
versity Press Cambridge, Massachusetts,
y Londres, Inglaterra.

- WOOD, A.E. 1955. A revised classification of the
Rodents. Jour. Mammalogy, 36: 165-187.