

***Simposio Investigación y Manejo
de Fauna Silvestre en
Venezuela
en homenaje al
Dr. Juhani Ojasti***



Embajada de Finlandia
**Academia de Ciencias
Físicas, Matemáticas y Naturales**
FUDECI
**Instituto de Zoología y Ecología
Tropical (IZET)**
UNELLEZ
USB
PROVITA
**Fundación La Salle de
Ciencias Naturales**
PDVSA
**Fundación Jardín Botánico
de Caracas "Dr. Tobías Lasser"**

Contenido

Primeras crónicas de la fauna silvestre en Venezuela (First chronicles on wildlife in Venezuela). <i>R. Babarro G.</i>	1
Juhani Ojasti y sus aportes a la taxonomía de mamíferos en Venezuela, como actividad periférica a sus estudios de manejo de fauna silvestre en el país (Juhani Ojasti his contributions to venezuelan mammal taxonomy as peripheral activity from his studies on wildlife management in our country.) <i>M. Salazar, C. Ferreira Marques y R. Pérez-Hernández</i>	25
Aportes del Profesor Juhani Ojasti a los servicios de fauna de Venezuela. (Contributions of Professor Juhani Ojasti to the wildlife services in venezuela.) <i>F. Bisbal y G. Medina Padilla</i>	33
Contribuciones del Dr. Juhani Ojasti a la ciencia nacional y el fortalecimiento del talento venezolano (Contributions of Dr. Johani Ojasti to the national sciences and the strength of the venezuelan talent.) <i>A. Machado-Allison</i>	41
Citogenética de mamíferos cinegéticos de Venezuela. (Cynogenetics of the hunting mammals of Venezuela). <i>M. Aguilera M., A. Expósito y T. Caldera</i>	55
Estructura social del chigüire: rigides y adaptabilidad. (Social structure of the chigüire: Rigidity and adaptness). <i>E. Herrera</i>	69
¿Está la biología de la conservación vinculada con la práctica de la conservación?: una reflexión necesaria. (Is the conservation biology vinculated with the practice of conservation: A necessary reflexion). <i>G. R. Barreto</i>	77
Uso local, ecología reproductiva y genética de la "terecay" (<i>Podocnemis unifilis</i>) en el Bajo Caura, Venezuela. (Local use, reporductive ecology and genetics of the "terecay" (<i>Podocnemis unifilis</i>) in the Low Caura river, Venezuela). <i>T. Escalona</i>	85
Parásitos y otras enfermedades transmisibles de la fauna cinegética en Venezuela. (Parasites and another diseases found in the cigenetic fauna in Venezuela). <i>I. Cañizales y R. Guerrero</i>	97
La rana toro: un invasor de la Cordillera de Mérida. (The bullfrog: an invador of the Merida Mountain Ridge). <i>M. Lampo y D. A. Sánchez</i>	109
Libro Rojo de la fauna venezolana: actualización periódica de la situación de las especies amenazadas del país. (Venezuelan Fauna Red Data Book: a periodic update on the status of the country's threatened species.) <i>J. P. Rodríguez y F. Rojas-Suárez</i> .	121
Cosecha de fauna silvestre y acuática por comunidades Ye'kuana y Sanema del Alto Río Caura. (Harvest of wildlife by indigenous Ye'kuana and Sanema communities from the Upper Caura River). <i>H. Castellanos, C. Bertsch, A. Veit, C. Valeris, W. Sarmiento y F. Rodríguez</i>	133

Tendencias poblacionales a largo plazo del "Caiman del Orinoco" (<i>Crocodylus intermedius</i>), en el sistema del Río Cojedes, Venezuela. (Long term poblational tendencies of the " Orinoco Crocodile " (<i>Crocodylus intermedius</i>) in the Cojedes River System, Venezuela). <i>A. E. Seijas, J. M. Mendoza y P. Ávila Manjón</i>	149
Observaciones y recomendaciones al programa sustentable de la "baba" (<i>Caiman crocodilus</i>) del Ministerio del Poder Popular para el Ambiente de Venezuela. (Observations and recomendations to the <i>Caiman crocodilus</i> sustainable harvesting program of the Ministerio del Poder Popular para el Ambiente de Venezuela.) <i>C. Molina y O. Hernández</i>	161
Manejo de la especie chigüire (<i>Hydrochoerus hydrochaeris</i>) en la finca Santa María, Municipio San Silvestre, Estado Barinas. (Capybara (<i>Hydrochaeris hydrocharis</i>) Wildlife Management in Santa Maria Farm San Silvestre, Barinas State, Venezuela). <i>E. Szeplaki Otahola</i>	177
El aprovechamiento sustentable de la diversidad biológica en Venezuela. (The sustainable use of biological diversity in Venezuela). <i>A. Fergusson-Laguna</i>	185
La fauna silvestre en la producción animal sustentable. (The wild fauna in the animal sustainable production). <i>E. González-Jiménez</i>	205
Algunos factores que afectan el crecimiento en cautiverio de crías de caimanes y tortugas del Orinoco (<i>Crocodylus intermedius</i> , <i>Crocodylus acutus</i> y <i>Podocnemis expansa</i>). (Some factors that affect the rearing and growth rates in hatchlings of Orinoco crocodiles, American crocodiles and Orinoco turtles (<i>Crocodylus intermedius</i> , <i>Crocodylus acutus</i> and <i>Podocnemis expansa</i>) in captivity). <i>O. Hernández, R. Espín, E. O. Boede y A. Rodríguez</i>	213
Sistema de Parques Nacionales de Venezuela: una evaluación aproximada de su situación actual (Venezuelan System of National Parks: an approximate assesment of its current situation). <i>J. A. Naveda y E. Yerena O</i>	225
Hacia el XX aniversario del postgrado en Manejo de Fauna Silvestre de la Unellez: Historia, evolución resultados y expectativas. (Toward the XX anniversary of the graduate program in Wildlife Management of the Unellez: History, evolution results, and expectatives). <i>A. J. González-Fernández</i>	247
Mi pequeño planeta, 19 años de experiencia en educación ambiental. (My little planet, 19 years of experience in environment education). <i>M. Aguirre de Santana</i>	253
Aportes de las universidades para el manejo de fauna silvestre en Venezuela. (University contributions toward the management of the wildlife in Venezuela). <i>J. Ojasti</i>	259
Glosario de términos.....	267

ESTRUCTURA SOCIAL DEL CHIGÜIRE: RIGIDEZ Y ADAPTABILIDAD

SOCIAL STRUCTURE OF THE CHIGUIRE: RIGIDITY AND ADAPPTNESS

Emilio Herrera

Departamento de Estudios Ambientales, Universidad Simón Bolívar, Caracas, Venezuela Correo-e: eherrer@usb.ve

RESUMEN

El chigüire, *Hydrochoerus hydrochaeris*, es un animal social que forma grupos que pueden tener entre 10 y 24 miembros adultos de ambos sexos con sesgo hacia las hembras. Estos grupos son de membresía estable y todos los miembros participan en la defensa del territorio. La característica social más resaltante de dichos grupos es la extremadamente marcada y estable jerarquía de dominancia entre los machos. Esta estructura social es común en todas las localidades donde ha sido estudiada. Sin embargo, ciertos aspectos de la misma varían de un lugar a otro mientras otros permanecen constantes. En este trabajo se lleva a cabo una comparación entre los hatos El Frío y El Cedral en cuanto a varios aspectos de la estructura social y las características ecológicas de cada hato. En ambos hatos se encontró el mismo tipo de jerarquía de dominancia así como similares ventajas para el macho dominante. Por otro lado, se encontró que en el hato El Cedral los grupos tienen más miembros; hay un mayor número de machos “flotantes”; y el uso del territorio parece menos estricto. Estas diferencias se relacionan con una mayor homogeneidad temporal y espacial en El Cedral dada por un manejo más tecnificado de las aguas.

ABSTRACT

The capybara, *Hydrochoerus hydrochaeris*, is a social animal that forms groups varying from 10 to 14 adult members of both sexes with a bias toward females. These groups have a stable membership and members and all adults defend a common territory. The salient social feature of these groups is the extremely stable and rigid dominance hierarchy among the males. This structure has been found everywhere it has been studied. However, certain aspects vary from one place to the next while others remain constant. In this study I report on a comparison between two ranches, El Cedral and El Frío, in Venezuela, in terms of social structure and the ecological characteristics of each one. I found that at El Cedral, groups are larger and have a greater number of floater males. Territory use seems less strict. However the dominance hierarchy is identical and the advantages of the dominant male appear the same. These differences are interpreted in terms of the greater spatial and temporal homogeneity of El Cedral, due to its more technical water management.

Palabras clave: chigüire, estructura social, homogeneidad temporal y espacial, Venezuela

Keywords: Capybara, social structure, spatial and temporal homogeneity, Venezuela

INTRODUCCIÓN

El filósofo Alfred North Whitehead una vez dijo que toda la tradición filosófica europea consistía de una serie de notas al pie de los escritos de Platón. Guardando las distancias y parafraseando a Whitehead, yo diría que todo lo que se ha dicho del chigüire desde 1973 hasta hoy son notas al pie del libro de Ojasti (1973). Efectivamente, cada vez que releo partes de este clásico por algún “descubrimiento” que parece haber surgido respecto a la biología del chigüire, resulta que ya nuestro homenajeado había dicho algo al respecto en 1973. De modo que mi contribución a este simposio, la cual trata de una comparación de la estructura y dinámica social de los chigüires en dos zonas de apariencia muy similar pero con diferencias importantes en su ecología, veremos que muchas de las características del sistema social que voy a describir fueron mencionadas por Ojasti en su libro.

El chigüire, *Hydrochoerus hydrochaeris*, como típico herbívoro pastador de tamaño mediano (50kg) es un animal de hábitos bien definidos. Su rutina diaria es descansar en la mañana, período en el que practican la cecotofía, completando la digestión de lo consumido la tarde y noche anterior (Herrera, 1985), para luego termorregular en el agua en horas del mediodía, y salir a pastar hacia el final de la tarde y alimentarse intermitentemente durante la noche (Macdonald, 1981). Habitan típicamente sabanas de la región neotropical, siempre cerca del agua, en la que buscan refugio de los depredadores y obtienen buena parte de las gramíneas de las que se alimentan.

Dada la marcada estacionalidad de la región en la que viven, ciertos aspectos de la vida de los chigüires son muy estacionales, en particular la reproducción. Así, a principios de la temporada de lluvias, las hembras se hacen receptivas y hay una gran actividad sexual. Cinco meses después, hacia el final de las lluvias se observa un pico de nacimientos de chigüires en las sabanas de Apu-

re. Este patrón se ve muy modificado por el manejo de aguas que hacen muchas fincas de esta región. Los terraplenes que se han construido en muchas fincas para retener agua en el verano (noviembre-abril) y controlar la inundación en el invierno (mayo-octubre) de alguna manera homogeneizan la disponibilidad de agua tanto en el espacio como en el tiempo y contribuyen con una distribución más uniforme de la reproducción de los chigüires a lo largo del año. Los chigüires nacen en camadas de 4 (1-8) y son extremadamente precoces, capaces de alimentarse de pasto a las pocas horas de nacidos. Las hembras de un grupo pueden compartir el amamantamiento de sus crías (Macdonald, 1981), lo cual puede ser indicativo de parentesco entre ellas.

Al igual que los antílopes africanos de talla similar o mayor, el chigüire tiende a formar grupos. Estos grupos tienen características muy particulares que describo a lo largo de este trabajo, pero muy posiblemente su origen esté relacionado con la defensa contra depredadores y la distribución espacio-temporal de los recursos. Los grupos de chigüires en los llanos de Apure están compuestos por miembros adultos permanentes de ambos sexos (Herrera y Macdonald, 1987). El número de miembros varía, como se verá más adelante, aunque siempre con un sesgo hacia las hembras. La característica social más resaltante es la muy rígida y estrictamente lineal jerarquía de dominancia entre los machos (Tabla 1). Por otro lado, los grupos de chigüires son muy territoriales, con áreas de acción de unas 10 ha para grupos de 10 individuos adultos (Herrera y Macdonald, 1989). La territorialidad parece estar relacionada con la necesidad de contar con terreno seco con buen pasto asociado a un cuerpo de agua relativamente permanente. Estas condiciones se encuentran muy localizadas y dispersas en la sabana por lo que surgió la estrategia de uso exclusivo y defensa activa.

El comportamiento de los mamíferos suele ser flexible y adaptable a condiciones ambientales cambiantes. Del comportamiento y las interacciones de los individuos surgen los sistemas so-

ciales y, así, éstos también suelen ser flexibles. Interespecíficamente, existen variaciones muy interesantes como las observadas en roedores subterráneos suramericanos como los tucotucos y degus (Géneros *Ctenomys* y *Octodon*; Lacey y Ebensperger, 2007). Pero también son frecuentes las variaciones intraespecíficas en los sistemas sociales variables de mamíferos (Lott, 1984; Travis *et al.* 1995), como por ejemplo el sistema de apareamiento en machos de topí (*Damaliscus lunatus*, Gosling, 1991), o la variación entre vida en solitario y vida en grupos, en relación a la abundancia de recursos, observada en chacaes dorados (*Canis mesomelas*; Macdonald, 1979).

En este trabajo se ejemplifica la variabilidad en los sistemas sociales en mamíferos a través de una comparación de la estructura y dinámica social de chigüires en dos fincas del estado Apure, el hato El Cedral y el hato El Frío.

AREAS DE ESTUDIO

Las dos fincas estudiadas se encuentran en el Alto Apure, paradójicamente dentro de los llanos bajos, en el tipo de sabana denominado de banco, bajío y estero por Ramia (1967) y que sufre ciclos anuales de extensa inundación (Mayo-Octubre) y extrema sequía (Diciembre-Marzo). La vegetación es predominantemente gramínea, con

bosques semidecíduos aislados y denominados localmente “matas”, o bosques aledaños a los principales caños o ríos, llamados bosques de galería. En estas áreas los chigüires son muy comunes alcanzando densidades locales de 1-1,5 chigüires/ha.

Ambos hatos tienen un sistema de terraplenes o diques elevados 2-3 m sobre el nivel de la sabana, de unos 5-10 m de ancho y que van aproximadamente de norte a sur de modo de “interceptar” la pendiente natural de 0,02% que hace que caños y ríos se muevan de Oeste a Este (Ramia, 1972). De esta manera se forman grandes lagunas artificiales que retienen agua durante el verano y controlan la inundación en el invierno ya que las lagunas, al ser más profundas que la inundación natural, evitan que ésta alcance su inmensa extensión natural. Las diferencias fundamentales entre estas dos fincas están relacionadas con el control de la inundación a través de los terraplenes. En El Cedral, existe un sistema de compuertas a lo largo de los terraplenes relativamente fácil de manejar, que permite un control bastante preciso del nivel de la inundación en invierno y de la disponibilidad de agua en el verano. En El Frío, el sistema es mucho más primitivo, y se requiere de un tractor para abrir y cerrar los terraplenes según la necesidad, lo cual hace mucho más engorroso y menos preciso el control de la inundación. Por otro lado, aunque no hay un estudio ecológico comparativo de los hatos, es muy evidente que, al menos en los sec-

Tabla 1. Matriz de dominancia entre machos de chigüire de un grupo social. La fila superior representa los animales perdedores de cada encuentro. La columna de la izquierda los ganadores. Los valores son el número de interacciones entre cada par de animales ganadas por cada animal de la columna izquierda. Tomado de Herrera y Macdonald (1993).

	R15	WTE	WNA	1DG
R15	-	15	9	3
WTE	0	-	8	0
WNA	0	0	-	1
1DG	0	0	0	-



Figura 1. Sabanas del hato El Cedral. Nótese la extensión de bajo ininterrumpida.

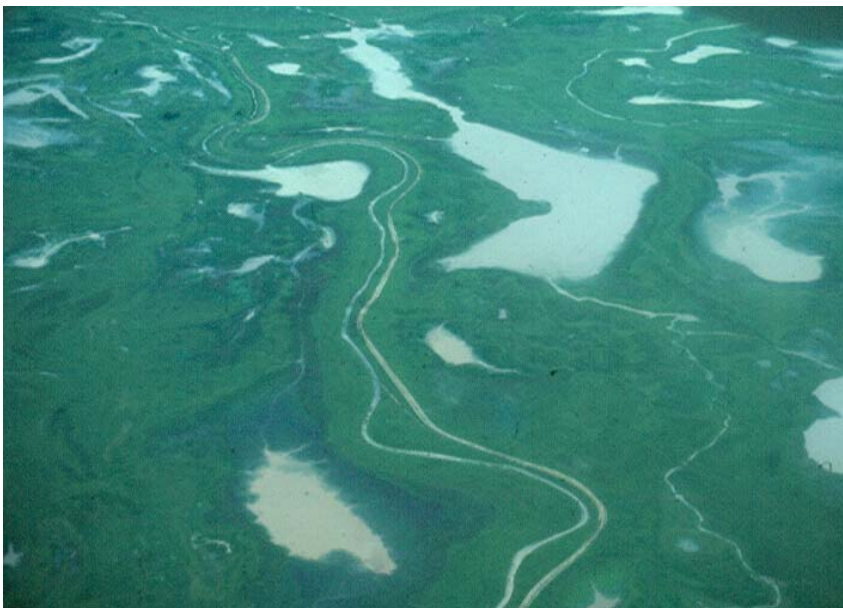


Figura 2. Sabanas del Hato El Frío. Nótese la variedad de cuerpos de agua. Los diferentes tonos de verde indican diversas formaciones vegetales: bancos, bajíos, zonas arbustivas.

tores donde se llevaron a cabo los estudios reportados aquí, la distribución de la vegetación es muy diferente entre estas fincas. Así, El Cedral tiene unos pastizales extremadamente extensos y muy homogéneos, sin zonas más altas con arbustos ni ningún otro elemento que interrumpa la expansión de las gramíneas (Figura 1), es decir parece haber ocurrido una aparente homogeneización de la cobertura vegetal. Este efecto de disminución de la diversidad vegetal asociado al manejo de aguas por diques fue descrito por Ramia (1972). El Frío, por el contrario tiene un aspecto mucho más heterogéneo, con meandros de caños intercalados con bosques de galería y matas así como “islas” de arbustos (principalmente “barinas”, *Casia aculeata*, en zonas bajas y otros arbustos en los bancos) dispersos entre el pastizal (Figura 2). Por otro lado, las densidades locales de chigüires parecen ser diferentes también. Salas (1999) reporta que la densidad local o “ecológica” de chigüires en su zona de estudio en El Cedral variaba entre 2,1 y 4,1 animales/ha (invierno y verano, respectivamente) mientras que en el estudio de Herrera y Macdonald (1989) la densidad ecológica fue de aproximadamente 1 animal/ha, calculado según el número de animales por territorio.

El Frío

En los trabajos de Herrera y Macdonald (1987; 1989; 1993) se muestra que los chigüires en este hatu forman grupos de un promedio de 10 individuos (Herrera y Macdonald, 1987) con una relación de sexos de 1:1.2 (M:H). Estos grupos viven en áreas de actividad (*home ranges*) de unas 10ha, las cuales son defendidas por todos los miembros del grupo, es decir eran territorios. Estos tamaños de grupo se refieren a las unidades sociales estables y no a las asociaciones temporales que se observan alrededor de las lagunas en la temporada seca. La composición de estos grupos se mantuvo bastante constante por tres años. La característica social más resaltante de estas asociaciones es la estricta jerarquía de dominancia entre los machos. Tal como muestra la tabla 1, la jerarquía de dominancia de los chi-

güires es estrictamente lineal. Al igual que la membresía del grupo, la jerarquía se mantuvo con poca variación por tres años (Herrera y Macdonald, 1989). La principal ventaja del macho dominante era el acceso a las hembras receptivas, ya que otras medidas de acceso a recursos no mostraron diferencias significativas (Herrera y Macdonald, 1989). Además de los grupos sociales estables se observaron algunos animales, en su mayoría machos, con poca o ninguna afiliación a algún grupo. Aunque Herrera y Macdonald (1987) no estimaron el número de animales solitarios, no deben sobrepasar el 20%.

Herrera y Macdonald (1987) observaron que hacia el mes de Octubre, los chigüires jóvenes del año anterior se alejaban del grupo principal acompañados de un macho adulto subordinado. Estos autores interpretaron esta observación como evidencia de un proceso de pre-dispersión y que ésta se daba en grupos. Posteriormente, Herrera (1992) encontró que los chigüires en el hatu el Frío se dispersaban una media de 3,5 km y la evidencia sugería que lo hacían machos y hembras por igual y en grupos. Estas dos últimas características eran muy excepcionales para mamíferos poligínicos en los que el sexo dispersor suele ser el masculino. La formación de nuevos grupos no fue estudiada por Herrera (1992) aunque la evidencia de este trabajo y el de Herrera y Macdonald (1989) sugiere que lo hacen subadultos de ambos sexos acompañados de un macho subordinado.

El Cedral

En esta finca, el estudio de Salas (1999) reportó una mediana del tamaño de grupos de 16 con una relación de sexos de 1:2.2 (M:H). Los territorios medían un estimado de 14 a 17 ha (calculado a partir de datos en Salas, 1999), es decir con una densidad dentro de los territorios de 1 animal/ha, igual que en El Frío. La diferencia en las densidades entre los dos hatos viene dada por la cantidad de animales flotantes, que asciende a 40% en El Cedral. Al igual que en el

Frío, la composición de los grupos se mantuvo estable por al menos dos años, así como la estructura de los grupos. Esta última también fue similar en el sentido de que la jerarquía de dominancia entre los machos era lineal, rígida, estable y duradera.

En su estudio, Salas (1999) observó que la mayoría de los machos al pasar del estadio juvenil a subadulto desaparecieron de sus grupos mientras la mayoría de las hembras permanecieron en los grupos donde nacieron. Esto indica que aunque puede haber dispersión por parte de ambos sexos, tal como encontró Herrera (1992) en El Frío, los chigüires parecen comportarse como la mayoría de los mamíferos, es decir, con machos predominantemente dispersores y hembras filopátricas (Greenwood, 1980). Salas (1999) observó en una ocasión un proceso similar al descrito por Herrera y Macdonald (1989) en el que varios juveniles se asocian con un macho joven, aparentemente en un proceso de dispersión en grupo, pero sugiere que este fenómeno, en caso de que se dé, debe ser poco frecuente.

Las similitudes y diferencias entre las estructuras sociales de los chigüires de los hatos El Frío y El Cedral se pueden resumir de la siguiente manera. La estructura social básica es la misma, con grupos sociales de membresía estable y con una estructura jerárquica lineal y estable entre los machos. Las ventajas del macho dominante parecen ser únicamente de acceso a las hembras. En ambas localidades se observó uso casi exclusivo del área de acción por parte de todos los miembros del grupo, por lo que se pueden considerar territoriales. Aunque en los dos lugares se observó un claro sesgo hacia las hembras en los grupos, en El Cedral la proporción de éstas fue mayor. Otra diferencia importante es el mayor tamaño de los grupos así como un mayor número de machos flotantes en El Cedral. En cuanto a la dispersión, los estudios no son estrictamente comparables, pero pareciera que en El Frío ambos sexos dispersan por igual (Herrera, 1992) mientras en El Cedral las hembras son cla-

ramente filopátricas y los machos dispersores (Salas, 1999).

Se podría decir entonces que la estructura social de los chigüires tiene características muy constantes, no sólo en los dos estudios mencionados, sino también en estudios previos de menor intensidad y duración (por ejemplo, Macdonald 1981; Schaller y Crawshaw, 1980). La estabilidad de los grupos, la jerarquía de dominancia y hasta la territorialidad fueron mencionadas por Ojasti (1973) y son los aspectos que tienen en común las dos áreas estudiadas. Las diferencias están en el tamaño de los grupos (Tabla 2), la relación de sexos y la proporción de machos flotantes. También parece haber diferencias en los patrones de dispersión. ¿A qué se deben estas similitudes y diferencias?

Para su sobrevivencia en las sabanas de Apure, los chigüires necesitan dos recursos fundamentales: pasto y agua (Herrera y Macdonald, 1989). El pasto es necesario para la alimentación y el agua para termorregular, refugiarse de los depredadores y para alimentarse. Zonas secas para el invierno, así como arbustos para protección y como refugio para las hembras al momento de parir parecen ser útiles también (Herrera y Macdonald, 1989). Aunque a primera vista la sabana está compuesta básicamente por esos dos recursos, lagunas y pasto, es bastante evidente que cuerpos de agua que no se sequen en el verano y que tengan un buen pastizal adyacente tienen una distribución dispersa en este ecosistema. Y claramente, los chigüires sólo se encuentran a la orilla de cuerpos de agua de este tipo, lo que evidencia que es un recurso limitado.

Como típico herbívoro pastador de gran tamaño y habitante de zonas abiertas, su tendencia gregaria debió haber surgido evolutivamente para protegerse de los depredadores a través de los varios mecanismos que se han propuesto para esto, dilución, defensa en grupo o confusión del depredador (Krebs y Davies, 1993). De aquí surge el gregarismo y, a partir de éste, nuevas presiones selectivas generadas por el propio patrón.

Tabla 2. Tamaños de grupos (adultos) de chigüires en los Hatos El Frío y El Cedral. Datos del Frío tomados de Herrera y Macdonald (1989) y del Cedral de Salas (1999).

	El Frío	El Cedral
Rango	2-20	7-24
Media	9,6	16
Mediana	10	16

de agrupación llevan a comportamientos complejos y estos a su vez a sistemas sociales también complejos. Algunas de estas estrategias asociadas a la vida en grupo son la vigilancia y llamadas de alarma (Herrera y Macdonald, 1993; Yáber y Herrera, 1992) que sin duda complementan las ventajosas antidepredadoras de la tendencia gregaria.

La existencia de grupos sociales estables con varios machos y una jerarquía de dominancia entre éstos probablemente estén relacionadas con la territorialidad, a su vez producto de la dispersión y disponibilidad limitada de los cuerpos de agua. Así, los grupos se asocian en forma permanente para tener acceso a estos recursos. Pareciera haber cierta tolerancia por parte del macho dominante hacia los subordinados puesto que éstos permanecen en el grupo por mucho tiempo. Sin duda, los subordinados contribuyen con la defensa del territorio (Herrera y Madconald, 1987) y con la protección contra depredadores a través de la vigilancia (Yáber y Herrera, 1992). La linealidad de la jerarquía es consistente con el modelo de “colas” propuesto por Kokko y Johnstone (1998) que puede existir aún en ausencia de parentesco. La correlación entre puesto en la jerarquía y edad encontrada por Salas (1999) es también consistente con este modelo.

Los anteriores son argumentos basados en la evidencia disponible que se pueden postular para explicar evolutivamente el origen de la estructura

social básica del chigüire, es decir, la vida en grupos, la estabilidad de estos grupos con presencia de más de un macho, y la jerarquía de dominancia que los caracteriza. A continuación se presentan argumentos que explican las diferencias encontradas entre los sitios donde el sistema social del chigüire ha sido estudiado en detalle.

Pareciera que al igual que, por ejemplo, en especies de primates del género *Ateles*, la mayor densidad lleva a grupos sociales más grandes y menos estables (Eisenberg *et al.*, 1972). En situaciones de alta densidad, los grupos tienden a hacerse más grandes y esto puede llevar a inestabilidad social y de ahí surge la mayor cantidad de machos flotantes, así como el mayor sesgo de la relación de sexos hacia las hembras. A su vez, la mayor densidad puede venir de una mayor disponibilidad y predictibilidad de los recursos. El manejo más controlado de los niveles de agua en el hato El Cedral, efectivamente aumenta y homogeneiza la disponibilidad de recursos en esta finca (ver Figura 2). Existen muchas hipótesis que relacionan la disponibilidad y dispersión de los recursos con la socialidad. Así, Macdonald (1983) postula que la dispersión de los recursos determina el tamaño del territorio en los grupos de carnívoros mientras la abundancia de recursos en los parches determina el tamaño de los grupos y llamó a este postulado la hipótesis de la dispersión de los recursos (*RDH* por sus siglas en inglés). En el caso del chigüire, la situación en el Cedral no parece ajustarse a este modelo pues los recursos son más abundantes y están más homogéneamente distribuidos en el tiempo y en el espacio y la *RDH* predice los tamaños mayores de grupo están asociados con recursos dispersos, lo contrario de lo observado en El Cedral.

En conclusión, la flexibilidad adaptativa desde el punto de vista social del chigüire parece tener una clara relación con la distribución y abundancia de los recursos. Estudios en zonas más contrastantes como zonas boscosas permitirán apreciar mejor la extensión de la adaptabilidad social de esta emblemática especie.

LITERATURA CITADA

- EISENBERG, J. F., N. A. MUCKENHIRN y R. RUDRAN*
1972. The relation between ecology and social structure in primates. *Science*, 176: 863-874.
- GOSLING, L. M.*
1991. The alternative mating strategies of male topi, *Damaliscus lunatus* *Applied Animal Behavior Science*, 29: 107-119.
- HERRERA, E. A.*
1985. Coprophagy in the capybara, *Hydrochoerus hydrochaeris*, *Journal of Zoology*. (London), 217:616-619.
- HERRERA, E. A. y D. W. MACDONALD*
1987. Group stability and the structure of a capybara population. En: *Mammal population studies* (Ed.: Stephen Harris). *Symposium of the Zoological Society of London*, 58: 115-130.
1989. Resource utilization and territoriality in group-living capybaras. *Journal of Animal Ecology*, 58: 667-679.
1993. Aggression, dominance and mating success among capybara males. *Behavioral Ecology*, 4: 114-119.
- KREBS, J. R. y N. B. DAVIES*
1992. *Introduction to Behavioural Ecology*, 3rd ed. Blackwells, Oxford, UK.
- LACEY, E. A. y L. A. EBENSPERGER*
2007. Social structure in Octodontid and Ctenomyid rodents. (257-296). In: Wolff, J.O., Sherman, P.W. (Eds.), *Rodent Societies: An Ecological and Evolutionary Perspective*. University of Chicago Press, Chicago, IL, USA.
- LOTT, D. F.*
Intraspecific variation in the social systems of wild vertebrates. *Behaviour*, 88-266-325.
- MACDONALD, D. W.*
1979. The flexible social system of the golden jackal, *Canis aureus*. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 5: 17-38.
1983. The ecology of carnivore social behaviour. *Nature*, 301: 379-384.
- RAMIA, M.*
1967. Tipos de sabanas en los llanos de Venezuela. *Bol. Soc. Venez. Cienc. Nat.*, XXVII (112): 264-268.
1972. Cambios en la vegetación de las sabanas del hato El Frío (Alto Apure) causados por diques. *Bol. Soc. Venez. Cienc. Nat.*, XXX (124/125) 57-90.
- SALAS, V.*
1999. Social organisation of capybaras in the Venezuelan Llanos. Tesis Doctoral, Universidad de Cambridge, Reino Unido, 112 p.
- TRAVIS, S. E., C. N. SLOBODCHIKOFF y P. KEIM*
1995. Ecological and Demographic Effects on Intraspecific Variation in the Social System of Prairie Dogs. *Ecology*, 76: 1794-1803.
- YÁBER M, C. y E.A. HERRERA*
1994. Vigilance, group size and social status in capybaras. *Animal Behaviour*, 48: 1301-1307.