

## ECOLOGIA DE CAPIVARA (*HYDROCHAERIS HYDROCHAERIS*, RODENTIA) DO PANTANAL: — II ATIVIDADE, SAZONALIDADE, USO DO ESPAÇO E MANEJO\*

CLEBER J.R. ALHO\*\*, ZILCA M.S. CAMPOS\*\*\* e  
HUMBERTO C. GONÇALVES\*\*\*

\*\*EMBRAPA e Departamento de Biologia Animal,  
Universidade de Brasília, 70910, Brasília, DF, Brasil

\*\*\*EMBRAPA e INAMB, Caixa Postal 109, 79300, Corumbá, MS, Brasil

\*\*\*EMBRAPA e INAMB, Caixa Postal 109, 79300, Corumbá, MS, Brasil

(Com 6 Figuras)

### RESUMO

Este trabalho é continuação de Ecologia da Capivara (*Hydrochaeris Hydrochaeris*, Rodentia): I – Habitats, Densidades e Tamanho de Grupo, publicado nesta Revista (Alho *et al.*, 1987, 47(1/2):87-97.

De outubro de 1984 a setembro de 1985, um programa de censo demográfico foi executado, durante dez dias consecutivos em cada mês, sobre 38 grupos sociais de capivaras vivendo livremente nos seus habitats naturais. A área completa da Fazenda Nhumirim (4.310 hectares), localizada no Pantanal de Nhecolândia, no Mato Grosso do Sul, foi coberta por quatro rotas de censo por mês).

O habitat típico de capivara é composto por três componentes: a água, o campo de pastagem e o capão de mata. Os grupos sociais de capivaras variaram de 2 a 25 ( $\bar{x} = 5,68$ ; 0,20 erro padrão;  $N = 456$ ). Cada grupo ocupou um espaço domiciliar variando de 33,67 a 196,04 hectares ( $\bar{x} = 78,95$ ; 1,69 erro padrão;  $N = 456$ ). As densidades nos habitats de maior uso pelas capivaras (densidades ecológicas) variaram de 0,01 a 0,69 capivaras/hectare ( $\bar{x} = 0,14$ ; 0,006 erro padrão;  $N = 545$ ). A densidade bruta para a área total de estudo foi de 0,07 capivaras por hectare. Cada grupo social ocupava uma área principal de atividade dentro do espaço domiciliar, variando de 2,97 a 52,80 hectares ( $\bar{x} = 9,36$ ; 3,31 erro padrão;  $N = 456$ ). Reprodução ocorreu o ano inteiro e animais jovens de idades diferentes foram observados durante todo o ano. Os grupos sociais exibiram variação em tamanho, menores em janeiro-abril ( $\bar{x} = 4,61$ ; 0,03 erro padrão;  $N = 260$ ) e maiores em maio-dezembro ( $\bar{x} = 6,14$ ; 0,02 erro padrão;  $N = 664$ ). Durante a cheia, os grupos se subdividem e ficam confinados nos capões e nas cordilheiras. Durante esse período do ano, as capivaras mudam suas dietas, como resultado da mudança sazonal de disponibilidade de alimento. As variações sazonais no tamanho dos grupos indicam que a entrada e a saída de indivíduos dos grupos são comuns. Cerca de 8% dos animais são solitários ou satélites.

As estratégias de manejo sob condições naturais podem consistir do seguinte esquema: (1) utilizar uma taxa de desfrute de 30% das capivaras em áreas controladas, onde as popula-

Recebido em 23 de janeiro de 1986

Aceito em 3 de outubro de 1986

Distribuído em 30 de maio de 1987

\* Trabalho conduzido como parte do Projeto Capi-

vara, realizado no CPA-Pantanal (EMBRAPA) com a participação do INAMB e com apoio da FINEP e auxílio do CNPq concedido ao Dr. Cleber J.R. Alho.

ções estejam em densidade elevada e tenham sido levantadas através de censos demográficos; (2) usar a quota de utilização e os dados do censo para conseguir uma relação de equilíbrio entre a taxa de desfrute, duração da estação de abate e viabilidade comercial; (3) desenvolver técnicas e métodos para controlar danos causados por capivaras em terras de agricultura a fim de minimizar as reclamações dos fazendeiros; (4) formular documentos para convencer as agências do Governo para explicar a importância do conhecimento da ecologia e estrutura social das capivaras, afetando as várias estratégias de manejo; (5) desenvolver meios para controle de zoonoses e possíveis doenças disseminadas pelas capivaras para animais domésticos, principalmente aqueles de importância econômica.

*Palavras-chave:* capivara, comportamento, ecologia, *Hydrochaeris hydrochaeris*, Pantanal.

## ABSTRACT

### Ecology of Capybara (*Hydrochaeris hydrochaeris*, Rodentia) II: Activity, seasonality, use of space and management.

From October 1984 to September 1985, a census program was carried out during ten consecutive days of each month, on 38 social groups of free ranging capybaras. The entire area of Fazenda Nhumirim (4,310 ha in the Nhecolândia Pantanal of Mato Grosso do Sul) was covered by four census transects per month.

Typical capybara habitat is composed of three components: the water, a patch of forest or woodland and a grass field for foraging. Capybara group sizes ranged from 2 to 25 ( $\bar{x}$  = 5.68; 0.20 standard error; N = 456). Each group occupied an area ranging from 33.67 to 196.04 ha. ( $\bar{x}$  = 78.95; 1.69 standard error; N = 456). The densities in these most used habitats ranged from 0.01 to 0.69 capybaras/hectare ( $\bar{x}$  = 0.14; 0.006 standard error; N = 545). The crude density for the entire area of study was 0.07 capybaras/ha. Each social group occupied a core area within its home sites ranging from 2.97 to 52.80 ha ( $\bar{x}$  = 9.36; 3.31 standard error; N = 456).

Reproduction occurs year round and young of different ages are seen throughout the year. Capybara groups exhibited annual variations in size, smaller during January-April ( $\bar{x}$  = 4.61; 0.03 standard error; N = 260) and larger during May-December ( $\bar{x}$  = 6.14; 0.02 standard error; N = 664). During the floods the groups subdivide and are largely confined to the woodland or forest patches. During this period of the year capybaras change their diets as a result of the seasonal change in food availability. Monthly variations in group size indicate that the joining and splitting-off of individuals from the groups is common. About 8% of the animal are solitary or satellite.

Management strategies under an experimental schedule may consist of: (1) harvesting during the dry season of 30% of capybaras in a controlled area where populations are high and have been properly surveyed; (2) using harvest and survey data to assess relationship between harvest, length of season and commercial feasibility; (3) developing methods of controlling capybara damage and complaints from owners of agricultural land; (4) formulating documents to convince government agencies to explain how capybara ecology and social structure affect various management strategies; and (5) developing ways to control zoonoses and possible diseases spread by capybaras to farm animals.

*Key-words:* behavior, capybara, ecology, *Hydrochaeris hydrochaeris*, Pantanal.

## INTRODUÇÃO

Embora as capivaras sejam largamente distribuídas e particularmente abundantes, em alguns habitats, no Brasil, muito pouco se tem pesquisado sobre sua ecologia e o comportamento de suas populações em condições naturais. A espécie é muito bem adaptada para explorar o habitat onde vive. A capivara é um herbívoro generalista, bom nadador e vive numa estrutura social complexa (Azcarate,

1980; MacDonald, 1981; Alho, 1986). Nessa estrutura social, os machos competem mais intensivamente do que as fêmeas, particularmente considerando-se o esforço dispendido na reprodução por membros de cada sexo, como se nota, em geral, na maioria das espécies de mamíferos (Trivers, 1972). Mais do que os machos, as fêmeas dispendem maior proporção de seu tempo e esforço reprodutivo nos cuidados com as crias. Enquanto as fêmeas se revezam cuidando dos filhotes de diferentes idades,

provavelmente filhos de irmãs, no mesmo grupo social, os machos competem intensamente entre si pelo acesso ao acasalamento. No entanto, eles não procriam mais do que as fêmeas têm condições de parir ou de cuidar. O sucesso reprodutivo do macho é geralmente limitado ao número de fêmeas reprodutivas a que tem acesso, dentro do grupo social. O resultado desse comportamento é a observação de interações intensamente agressivas entre os machos, estabelecendo dominância e determinando uma estrutura social onde é maior o número de fêmeas e de filhotes (Alho, 1986). Estruturas sociais de mamíferos revelam que o sucesso reprodutivo do macho se relaciona com sua habilidade para a luta, dentro do grupo (Geist, 1971; Parker, 1979; Le Bouef e Briggs, 1971; Clutton-Brock *et al.*, 1979, 1982). Por outro lado, o sucesso reprodutivo da fêmea depende de sua capacidade de cuidar dos filhotes. Como herbívoro que vive em habitat sazonal, sua estratégia é acumular nutrientes para transferi-los aos filhotes, uma vez que é alto o custo energético da lactação (Pond, 1977). Em vista disso, o comportamento de forrageamento é um parâmetro ecológico de grande importância no contexto social. Resumindo, a competição direta é mais importante para os machos do que para as fêmeas, enquanto a competição indireta parece ser mais importante para as fêmeas, isto para estudar a ecologia e o comportamento social de capivaras e para entender custos e benefícios para ambos os sexos.

Os objetivos deste estudo são: (1) determinar o uso do espaço de populações de capivara que vivem livremente, em condições naturais; (2) descrever os sistemas sociais dentro dos grupos; (3) determinar os efeitos das mudanças sazonais na estrutura dos grupos, no comportamento social, na disponibilidade de alimento e dieta e na seleção de habitat; (4) aplicar uma técnica de manejo para a exploração da capivara, em harmonia com a necessidade de conservação da espécie.

## MÉTODOS

Os métodos sobre dados coletados através de censo demográfico e reconhecimento de grupos sociais estão descritos em trabalho anterior publicado nesta Revista (Alho *et al.*, 1987, 47(1/2):87-97).

*Dados de comportamento: observação contínua de indivíduos e grupos* - Para coletar dados sobre os padrões de atividade, como comportamento alimentar, interações entre indivíduos e composição de grupo, escolhemos indivíduos ou grupos para serem observados por um dia inteiro, a fim de registrar o tipo de atividade que o animal ou o grupo devolvessem no decorrer do dia. Esse registro foi feito de 5 em 5 minutos, com início às 8 horas da manhã, terminando por volta das 19 horas, ao escurecer. Três grupos de 25 animais, confinados numa área

seminatural cercada (onde havia os três componentes básicos de habitat: baía, campo de pastagem e capão de mata) foram observados mais detalhadamente. Os animais encerrados nestes 15 ha de área cercada foram marcados individualmente e observados de modo a não perturbar sua atividade. Foram construídas dentro do recinto, camufladas pela vegetação, três cabines teladas de 1,5 m<sup>2</sup>, suspensas cerca de 2 m acima do solo. De cada cabine, situada estrategicamente, o observador podia dominar mais de um terço da área em seu campo visual, de tal modo que três observadores atuando ao mesmo tempo podiam acompanhar a atividade de todos os animais marcados, quando estavam forrageando no campo de pastagem ou na baía, fora do capão de mata. As observações foram realizadas através de binóculos e lunetas de diferentes graus de aumento.

Como a finalidade de pesquisar os efeitos das mudanças sazonais no campo de pastagem, acompanhamos as atividades dos grupos tanto na época de seca quanto de inundação. Estes dados foram coletados durante 24 meses, de outubro de 1983 a setembro de 1985. Registramos a frequência da atividade alimentar em diferentes locais da área. Igualmente registramos a localização do animal na água, alimentando-se com plantas aquáticas ou inundadas e, na estação seca, no pasto. Foram colhidas amostras de plantas usadas como alimento pelas capivaras, para fins de identificação e análise.

Observamos ainda, de modo mais intensivo, dois grupos que vivem livremente (um com 12 indivíduos, outro com 16), para colher informações sobre atividade, comportamento de forrageamento, organização social, movimentação e uso do espaço.

*Dados adicionais:* Durante os períodos de recenseamento e de observação contínua, alguns dados foram coletados em vista da oportunidade, em áreas adjacentes tais como: Campo Dora, Fazenda Iapanema, Fazenda Porto Alegre, Fazenda Alegria e ao longo da rodovia que cruza o Pantanal, de Corumbá até a Fazenda Nhumirim, numa extensão de 150 km. Além disso, foi possível localizar outros grupos de capivara e avaliar a extensão da inundação em nossa área de estudo, graças a 12 vôos a baixa altitude, em avião de pequeno porte, num total de 10 horas de vôo aproximadamente. Foram também considerados no estudo dados de comportamento, coletados no decorrer de um ano, entre 1982 e 1983, no Pantanal de Poconé, Estado de Mato Grosso. Sempre que possível, anotamos grande variedade de observações quanto a interações agressivas, número de filhotes, comportamento alimentar corte e cópula. Essas observações foram combinadas a fim de proporcionar uma ampla amostragem dos padrões de comportamento e seu contexto. Realizamos dez censos noturnos, usando um possante refletor, ligado a uma bateria no jipe e coletamos dados sobre tamanho de grupos, padrões de atividade e comportamento alimentar.

**Captura e marcação:** Os animais foram capturados de dois modos e foram registrados: peso, tamanho e presença de ectoparasitos. Cada animal recebeu marca individual. O primeiro método consistiu em localizar um grupo social num capão de mata e então, com a participação de várias pessoas, os animais eram forçados a sair do capão em direção à água. Entre o capão e a baía estendemos uma rede de pesca de 50 m de comprimento, mantida em posição vertical por vários homens. Os animais eram enxotados para a água e a rede estendida a meio caminho os capturava. Geralmente empregávamos esse método por ocasião da estação chuvosa, uma vez que o limite de água das baías ficava próximo aos capões. Durante a estação seca, as baías tinham seu volume de água bem reduzido, a ponto de formarem poças pouco profundas e bem longe do capão. Nesse caso, localizávamos um grupo no meio dessa água rasa e aí mesmo se deixavam capturar, especialmente os filhotes. Aqueles que tentavam fugir, para se abrigarem na mata, eram perseguidos no campo de pastagem, por onde corriam desabaladamente, cansando-se e deixando-se capturar antes de atingirem o capão.

Os animais adultos receberam dois colares: um em volta do pescoço e outro no peito. Ambos se juntam nas costas do animal, onde são atados. Uma etiqueta plástica numerada foi pendurada no colar sob o pescoço. Tanto os colares como a etiqueta são de cores diferentes.

Jovens e subadultos foram marcados com dois brinco plásticos numerados, um para cada orelha. Esses brinco são usados para marcar ovelhas, cabras, porcos etc. e se encontram no comércio com facilidade.

**Análise estatística e uso do espaço:** Aplicamos testes padrões estatísticos, para determinar se os dados estavam distribuídos normalmente. Aplicamos também testes estatísticos fornecidos pelo programa de computador *Statiscal Package for the Social Sciences (SPSS)* (Nie *et al.*, 1975), usando, para isso, a central de processamento de dados da Universidade de Brasília.

Os tamanhos das áreas domiciliares foram calculados assinalando-se, num mapa da área de estudo, o número total de observações de determinado grupo ou de indivíduos pertencentes a esse grupo. Cada capivara ou grupo social era localizado no mapa. O tamanho da área domiciliar e o de sua área de ocupação principal foram medidos assinalando-se estas observações no mapa, para o período em questão, através de uma zona limítrofe em torno do número total de observações de um grupo social, durante um determinado período. Os locais de observações frequentes (50%) num determinado local da área domiciliar formaram a área de ocupação principal ou centro de atividade.

## Área de Estudo

O estudo foi feito na Fazenda Nhumirim, no Pantanal de Nhecolândia, no Mato Grosso do Sul. Dados adicionais foram obtidos no Pantanal de Poconé no Mato Grosso. Essas áreas foram descritas em trabalho anterior publicado nesta Revista: Alho *et al.*, 1987, 47(1/2):87-97.

## RESULTADOS

Em Nhumirim foram observados 38 grupos de capivaras em seus espaços domiciliares nos 4.310 hectares da Fazenda Nhumirim. Perfazem um total de 325 animais, alvo das observações durante os doze meses de estudo intensivo.

Em todo o tempo, as áreas mais utilizadas pelas capivaras eram aquelas que apresentavam três componentes: floresta (cordilheira ou capão), pasto e água (baía).

As capivaras utilizam-se dos campos para forrageamento e para a maioria das demais atividades. A floresta serve de refúgio para o descanso noturno e de abrigo do calor do meio-dia. É na floresta também que as fêmeas escolhem local adequado para parir. A presença da água traz a vegetação aquática, importante item alimentar, especialmente na época de chuva.

### *Mudanças sazonais na abundância de alimentos*

A maior parte dos resultados apontados neste trabalho é proveniente do estudo realizado na Fazenda Nhumirim.

Dependendo da estação climática (seca ou chuvosa) as capivaras podem ser observadas forrageando nos campos de pastagem ou nos capões de mata e cordilheiras, ou ainda na água.

Nossas observações mostram que a utilização do espaço dentro dos habitats varia sazonalmente. Durante a estação da seca, as capivaras passam a noite na floresta, das 20:00 hs. até 06:00 ou 7:00 hs. Pela manhã elas deixam a floresta e forrageiam nos campos até às 11:00 hs. Retornam à floresta escapando do calor e, às 14:00 hs. mergulham na baía, ficando até cerca das 15:00 hs., quando voltam para o campo e, até às 20:00 hs., retornam a atividade de forrageamento, retornando à água ocasionalmente. Durante a estação chuvosa, as capivaras também passam a noite na floresta (20:00 – 08:00 hs.), mas de manhã vão diretamente para a água, onde passam a maior parte do dia, alimentando-se da vegetação aquática ou freqüentando as partes mais altas do campo, livres da inundação. Voltam, no entanto, para a floresta, no período de 11:00 – 15:00 hs. Nesse período, observamos que plantas aquáticas e da floresta passam a ser itens alimentares de elevado grau de utilização.

As alterações sazonais na quantidade de alimento disponível no habitat afetam muitos aspectos

ESPÉCIES DE PLANTAS (ÍTEMS DE ALIMENTO)		ESTAÇÃO DE SECA					ESTAÇÃO DE CHUVA							
		A	M	J	J	A	S	O	N	D	J	F	M	
Alismataceae	Echinodorus paniculatus													
	Echinodorus tenellus													
Bromeliaceae	Bromelia balansae													
Compositae	Vernonia scabra													
	Bulbostylis sp.													
Cyperaceae	Cyperus spp.													
	Eleocharis fistulosa													
	Fimbristylis sp.													
	Scleria sp.													
	Não identificados (quatro)													
	Gramineae	Acroceras paucispicatum												
		Andropogon bicornis												
		Andropogon hypogynus												
		Andropogon seloanus												
		Axonopus purpusii												
Digitaria decumbens														
Ichnanthus procurrens														
Hymenache amplexicaulis														
Leersia hexandra														
Mesosetum chasei														
Panicum laxum														
*Panicum repens														
Paspalidium paludivagum														
*Paspalum notatum														
Gramineae		Reimarochloa acuta												
	Reimarochloa brasiliensis													
	Sacciolepis myuros													
	Schizachyrium microstachyum													
	Setaria geniculata													
Palmae	Attalea phalerata													
	Eichhornia spp.													
Pontede- riaceae	Pontederia spp.													
	Rutaceae													
Rutaceae	Fagara rhoifolia													
Solanaceae	Solanum viarum													
Xyridaceae	Xyris sp.													

Fig. 1 – Abundância sazonal de pastagem que é comumente usada pelas capivaras como itens de alimento durante a estação seca (abril a setembro) e a estação chuvosa (outubro a março). Os dados são baseados em censo e observações contínuas de grupos-alvo na Fazenda Nhumirim (Segundo Pott *et al.* 1986).

TABELA I

Teores médios de proteína bruta (%) em três tipos de pasto na Fazenda Nhumirim (análise de laboratório feita por gentileza de E. Pott)

Estação do ano	Caronal	Tipos de pasto	
		Mimoso	Vazante
Seca abr.-set.	5,1	6,0	13,4
Chuva out.-mar.	5,5	5,8	9,5
Principais espécies	Caronal:	<i>Axonopus purpusii</i> <i>Mesosetum chaseae</i>	
	Mimoso:	<i>Axonopus purpusii</i>	
	Vazante:	<i>Panicum laxum</i> <i>Reimarochloa</i> spp.	

do comportamento e da ecologia das capivaras. Alguns itens preferidos pelas capivaras, normalmente os mais ricos em proteínas, tendem a ser mais sazonais do que os mais pobres. (Fig. 1 e Tabela I). De

junho a novembro, quando é abundante a vegetação nos campos que permanecem inundados na estação chuvosa, o forrageamento se dá nesses locais preferencialmente. Durante a inundação, esses itens são escassos, mas as observações durante o ano inteiro mostraram que se pode facilmente prever essa escassez ou abundância, porque acontecem de acordo com o regime de enchentes.

*Mudanças sazonais na estrutura social*

As capivaras têm uma estrutura social distinta a qual reflete os tamanhos dos grupos. Assim que os subadultos atingem a maturidade sexual alguns são expulsos do grupo social pelos machos dominantes. Cerca de 8% desses indivíduos tornam-se solitários ou satélites (vivem nas cercanias do grupo, mas não pertencem a ele). O tamanho do grupo aumenta a partir da estação chuvosa para a seca (início a meados do ano). Na época da inundação, os grupos se subdividem e ficam confinados nos *capões* e nas *cordilheiras*, enquanto na época seca se espalham pelos campos e é nessa ocasião que se observam maiores quantidades de jovens dentro dos grupos.

Nessa época, nos enormes campos com pasto em abundância, os animais congregam-se nas poças d'água ou lagos disponíveis.

Em trabalho realizado no Pantanal de Poconé, Estado de Mato Grosso, examinamos 948 observações de interações agressivas de capivaras em ambiente natural, detectamos que agressões entre adultos machos somaram 37,85%; machos adultos x fêmeas adultas, 24,23%; entre fêmeas adultas, 12,25% adultos (ambos os sexos) x subadultos, 29,30%. As agressões entre machos envolvem, frequentemente, violento combate. Subadultos de ambos os sexos mostraram-se sempre subordinados aos adultos. Normalmente, quem começa o ataque é o macho dominante do grupo, embora 15% dos combates observados foram iniciados por fêmeas dominantes.

A média anual do número de indivíduos no grupo social é, na Fazenda Nhumirim, 5,68 (0,20 erro padrão; mediana 4,31; moda 3,00; desvio padrão  $\pm 4,27$ ;  $N = 456$ ). Os grupos de capivara variam em tamanho durante o ano. Grupos de 8 a 12 indivíduos são relativamente comuns. Geralmente há um macho adulto dominante e um ou dois outros que lhe são submissos. O número de fêmeas adultas é geralmente 4 ou 5 e as outras são subadultos ou jovens.

#### *Espaços domiciliares e uso ecológico do espaço*

Embora as capivaras sejam gregárias, observou-se que foram muito discretas as diferenças sazonais e individuais acerca do uso do espaço no habitat. Resumindo, grandes grupos sociais alimentam-se nos pastos durante a estação seca e, uma vez inundado o campo, esses grupos se encontram divididos em pequenos grupos, que ocupam áreas de floresta e pequenos lagos conhecidos por "baías".

A média do espaço domiciliar ocupado por um grupo social é em torno de 78,95 hectares (1,68 erro padrão; mediana 81,80; moda 106,35; desvio padrão  $\pm 36,02$ ; mínimo 9,42; máximo 204,50;  $N = 456$ ). Em habitat preferido, os grupos ocupam um espaço de ocupação principal, medindo, em média, 9,36 hectares (mediana 7,42; moda 3,72; desvio padrão  $\pm 6,72$ ; mínimo 2,97; máximo 52,80;  $N = 456$ ). Os grupos vizinhos podem repartir em cerca de 30% o espaço domiciliar, mas as áreas de ocupação principal sobrepõem-se em 5% apenas. A Tabela II mostra os espaços domiciliares e as áreas de ocupação principal da população de capivaras da Fazenda Nhumirim. O espaço domiciliar difere em tamanho entre os grupos sociais na estação seca (Kruskal-Wallis/Análise de Variância: qui-quadrado 158,27;  $N = 190$ ;  $P > 0,01$ ), na estação chuvosa (qui-quadrado 91,58;  $N = 114$ ;  $P > 0,01$ ) e ainda diferem de mês para mês no ano inteiro (qui-quadrado 96,22;  $N = 114$ ;  $P > 0,01$ ). A área de ocupação principal também apresenta diferenças significativas independentemente da estação (qui-quadrado 99,21;  $N = 190$ ;  $P > 0,01$ ).

Em virtude da inundação, durante a estação chuvosa os grupos apresentaram menores espaços domiciliares e menores áreas de ocupação principal do que na época de seca. Comparando-se os dados sobre tamanho do espaço domiciliar nos meses de outubro, novembro, dezembro e janeiro com os de maio, junho, julho, agosto e setembro, encontramos diferenças significativas entre as médias (Teste U de Mann-Whitney:  $U = 8931,5$ ;  $n_1$  para meses chuvosos = 114;  $n_2$  para meses secos = 190;  $P = 0,0105$ ). Do mesmo modo, as áreas de ocupação principal mostraram significativa diferença (Teste U de Mann-Whitney:  $U = 7433,0$ ;  $n_1$  para meses chuvosos = 114;  $n_2$  para meses secos = 190;  $P = 0,0001$ ). Comparando a média dos tamanhos dos espaços domiciliares nos meses chuvosos com a média dos meses de inundação (janeiro, fevereiro, março e abril) as diferenças também mostraram-se significativas (Teste U de Mann-Whitney:  $U = 7242,5$ ;  $n_1$  para meses chuvosos = 114;  $n_2$  para meses inundados = 152;  $P = 0,0221$ ). A média dos tamanhos das áreas de ocupação principal no mesmo período também apresentou diferenças: (Teste U de Mann-Whitney:  $U = 4825,5$ ;  $n_1 = 114$ ;  $n_2 = 152$ ;  $P = 0,0001$ ). Finalmente, comparando-se a média dos tamanhos dos espaços domiciliares nos meses secos com a dos meses de inundação, a diferença apresentada é também estatisticamente significativa (Teste U de Mann-Whitney:  $U = 12.442,5$ ;  $n_1 = 190$ ;  $n_2 = 152$ ;  $P = 0,0164$ ). Durante a estação seca, os grupos ocupam áreas mais extensas, alimentando-se nos campos, os quais se encontram submersos na época de inundação. Ao contrário, durante a estação chuvosa, embora o tamanho dos espaços domiciliares e das áreas de ocupação principal sofram redução, o espaço usado por grupo difere muito pouco, uma vez que os grupos de capivara tendem a se dispersar mais entre os capões e cordilheiras, nadando entre uma baía e outra, agora que os campos alagados permitem esse tipo de atividade.

A mobilização das populações de capivara no Pantanal é, evidentemente, variável. Em populações não migratórias, como é o caso das capivaras, os grupos podem fixar-se a uma área domiciliar de apenas 9,42 ha tanto quanto podem movimentar-se, quando disponível, numa área de 204,5 ha. Tudo está na dependência das mudanças sazonais.

Comparando-se os tamanhos de grupos de capivaras com os tamanhos dos espaços domiciliares, conclui-se que há correlação negativa, não significativa, entre as duas grandezas (Spearman-rank/coeficiente de correlação:  $-0,0122$ ;  $N = 114$ ;  $P > 0,05$ ), para a estação chuvosa. Considerando-se a estação seca, chega-se à mesma conclusão ( $-0,0211$ ;  $N = 152$ ;  $P > 0,05$ ). Talvez estes resultados ajudem a explicar porque tanto os tamanhos de espaços domiciliares quanto as áreas de ocupação principal diferem entre si nos diferentes períodos do ano, o mesmo

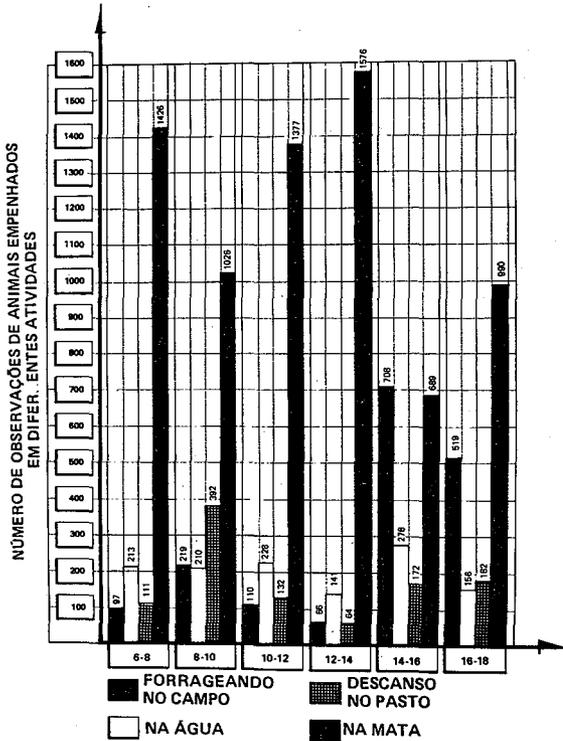


Fig. 2 – Tempo investido por capivaras em diversas atividades durante o ano. O histograma mostra o número de animais engajados em atividades diferentes durante o dia (6 classes de hora). As atividades são: forrageamento (no campo), na água, repouso (no campo) e exibindo atividades diferentes no capão de mata. Os dados foram obtidos a partir do censo demográfico e observação contínua de grupos.

acontecendo com os tamanhos dos grupos, que apresentam diferenças no decorrer do ano todo.

*Padrões diários e sazonais de atividades*

As capivaras começam a se movimentar em torno de 9 horas da manhã, até à noite, à exceção de períodos de descanso na floresta, especialmente nas horas mais quentes do dia. Dentro de seu espaço domiciliar, os grupos de capivaras dedicam-se a três tipos distintos de atividades, a saber: forrageamento, repouso e exibição de interações sociais (Fig. 2).

Há uma diferença significativa de atividades diferentes entre os períodos do dia e entre as estações de chuva e seca (Figs. 3 e 4) (Kruskal-Wallis/Análise de Variâncias: qui-quadrado 34,19; N = 72; P < 0,01).

A despeito da diferença na movimentação nas áreas de dispersão, as capivaras investem a mesma quantidade de tempo em forrageamento em todos os meses do ano (Fig. 6) (Kruskal-Wallis/Análise de Variância: qui-quadrado 19,52; N = 72; P < 0,05). Comparando as médias da atividade de forrageamento entre os meses da estação chuvosa (outubro, novembro, dezembro e janeiro) e as médias dos meses da estação seca (maio, junho, julho, agosto e setembro), não se encontrou diferenças na atividade de forrageamento (Teste U de Mann-Whitney: U = 190,5; n<sub>1</sub> para os meses chuvosos = 18; n<sub>2</sub> para os meses secos = 30; P < 0,05). Comparando as médias para atividades na água, foram significativas as diferenças observadas entre os meses de chuva e de seca (U = 153,5; n<sub>1</sub> para os meses chuvosos = 18; n<sub>2</sub> para os meses secos = 30; P < 0,05). Não há di-

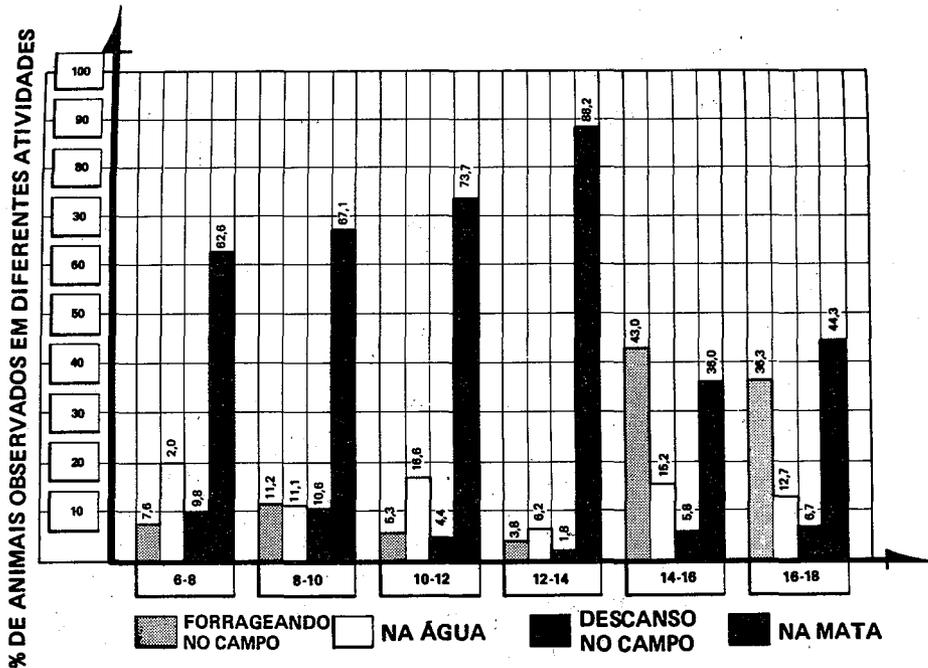


Fig. 3 – Percentagem de tempo investido por capivaras exibindo atividades diferentes durante o dia (6 classes de hora), na estação da chuva. Dados baseados no censo demográfico e na observação, contínua de grupos.

TABELA II

Variación mensual do tamanho do grupo de capivaras (computada a partir dos 38 grupos sociais intensivamente estudados em Nhumirim)

Mês	Média	Máximo	Mínimo	Desvio padrão	Erro padrão
outubro	6,63	20	02	± 4,88	0,8
novembro	6,28	18	02	± 4,33	0,7
dezembro	5,94	18	05	± 4,17	0,7
janeiro	5,07	17	02	± 3,28	0,5
fevereiro	4,05	13	02	± 2,53	0,4
março	4,26	13	03	± 2,57	0,4
abril	5,07	23	04	± 3,86	0,6
maio	5,05	16	02	± 3,66	0,6
junho	6,57	20	05	± 4,73	0,8
julho	5,55	20	02	± 4,82	0,8
agosto	6,60	25	06	± 5,16	0,8
setembro	7,00	23	02	± 5,29	0,8
Anual (N = 696)	5,68	35	02	± 4,27	0,2

ferenças entre os meses secos e os inundados (janeiro, fevereiro, março e abril) na atividade de forrageamento ( $U = 257,0$ ;  $n_1$  para os meses secos = 30;  $n_2$  para os meses inundados = 24;  $P < 0,05$ ). No entanto, considerando-se as atividades nas áreas de floresta, há diferenças significativas entre as médias ( $U = 169,5$ ;  $n_1$  para os meses chuvosos = 18;  $n_2$  para os meses secos = 30;  $P < 0,05$ ); ( $U = 67,5$ ;  $n_1$  para os meses chuvosos = 18;  $n_2$  para os meses inundados = 24;  $P < 0,05$ ); ( $U = 146,5$ ;  $n_1$  para os meses secos = 30;  $n_2$  para os meses inundados = 24;  $P < 0,05$ ).

As capivaras exibem posturas distintas, movimentos, sons e padrões de atividade no campo (Azcarate, 1980). Este repertório de exibições estereoti-

padas de comportamento é obtido através de uma situação previsível. Algumas dessas posturas observadas no campo estão ilustradas na Fig. 6 e estão descritas a seguir:

**Alerta.** O animal fica imóvel, seja qual for sua posição, no instante em que ocorre um estímulo, como por exemplo a aproximação de um observador. Normalmente, fica imóvel apoiado nas quatro patas ou sentado, de cabeça levantada, olhando numa só direção, com orelhas eretas. Se o observador continua a se aproximar, a capivara pode “explodir” em desabalada carreira, pulando na água ou fugindo e emitindo sons como latidos. Se o intruso está longe e aproxima-se diretamente, ela se esconde silenciosamente na mata ou na água (Fig. 6.1).

**Forrageando.** Como um herbívoro típico, a capivara pasteja movendo-se vagarosamente, levantando a cabeça ocasionalmente, observando as redondezas (Fig. 6.2).

**Deitada.** O animal se deita, mas deixa a cabeça, erguida. Comumente, descansa dessa maneira no capão e raramente na área aberta do campo (Fig. 6.3).

**Dormindo.** A capivara dorme intermitentemente tanto à luz do dia como à noite, nas áreas de floresta. Ela assume uma posição encurvada e deita-se de lado (Fig. 6.4).

**Sentada.** Esta também é uma postura de descanso, muito comum de se observar à tardinha, nas margens de riachos ou baías (Fig. 6.5).

**Nadando.** As capivaras são excelentes nada-

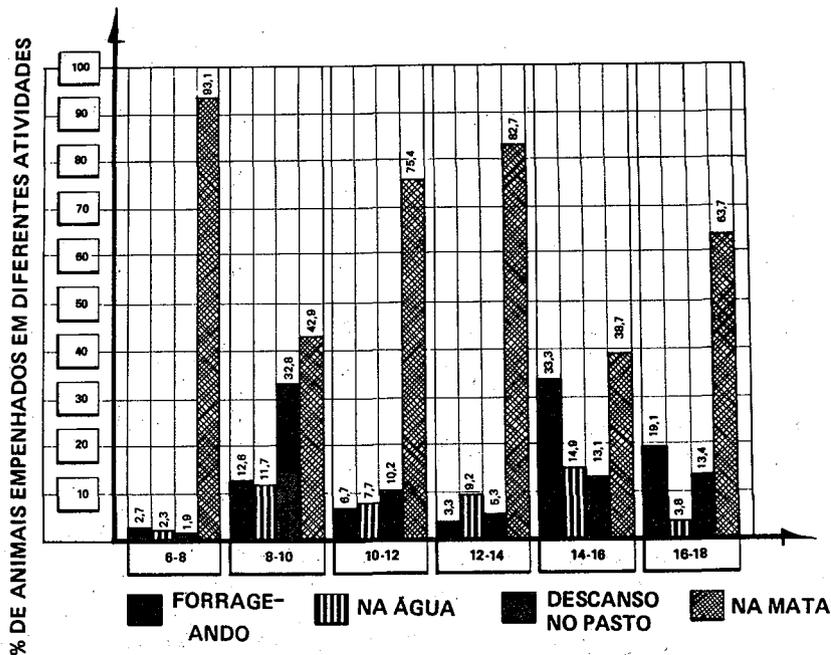


Fig. 4 – Percentagem de tempo investido por capivaras exibindo atividades diferentes durante o dia (6 classes de horas), na estação seca. Dados baseados no censo demográfico e na observação contínua de grupos.

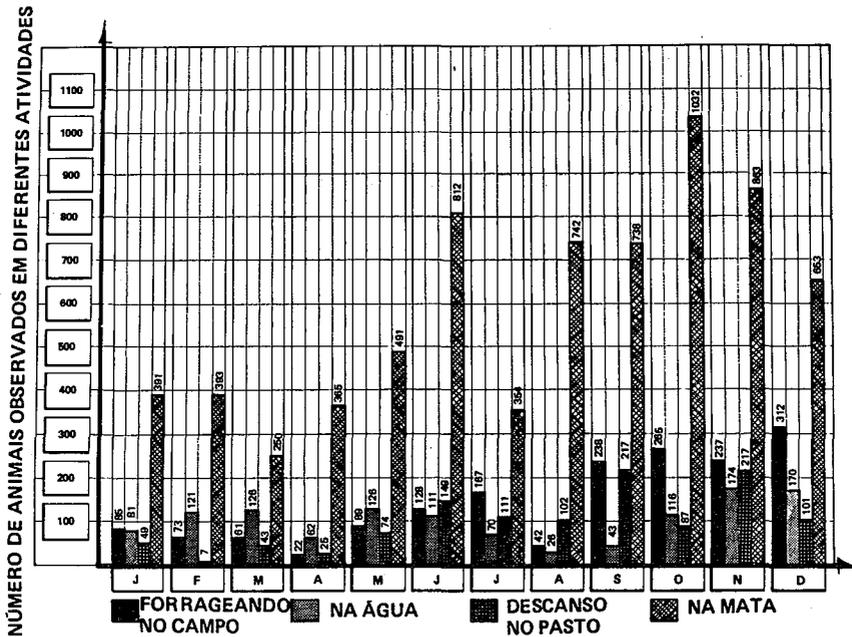


Fig. 5 – Número de capivaras vistas engajadas em diferentes atividades em cada mês do ano de estudo. Dados baseados no censo demográfico e na observação contínua dos grupos.

doras e se movimentam sem dificuldade na água (Fig. 6.6).

**Intimidação.** Um animal dominante, macho ou fêmea, descreve círculos em torno de um intruso ou de uma capivara submissa a fim de impor sua dominância ou evitar confronto (Fig. 6.7).

**Luta.** Dois animais em posição ereta envolvem-se com as patas dianteiras e entram em luta. Esta postura é exibida também por machos e fêmeas durante a corte (Fig. 6.8).

**Contato.** No encontro entre dois animais, um deles pode iniciar ativamente o contato, sexual ou não. O macho pode testar a receptividade sexual da fêmea por controle naso-anal (Fig. 6.9).

**Cópula (Monta).** A cópula ocorre geralmente na água. A fêmea nada para diante e para trás, perseguida pelo macho. Quando ela demonstra receptividade, ocorre a monta (Fig. 6.10).

**Cuidado maternal.** A fêmea que amamenta demonstra a tendência de sair do lugar, evitando intrusos, tão logo nascem os filhotes (Fig. 6.11).

**Marcação.** Os odores desempenham importante papel na comunicação entre capivaras. O macho possui glândulas odoríferas no focinho (MacDonald *et al.*, 1984) e na região anal. É muito comum observar-se, no campo, macho marcando várias estruturas no espaço domiciliar. O macho esfrega a glândula nasal para cima e para baixo num talo ou nele se escarrancha para marcá-lo com a glândula anal (Fig. 6.12).

As capivaras investem grande parte do tempo forrageando e associando-se entre elas, engajando-se em diferentes atividades. Quando emergem

dos capões, o conjunto de atividades que exibem sofre notável variação.

*Conservação e manejo biológico*

Há grande interesse no manejo biológico das capivaras do Pantanal, e tem-se procurado meios para utilizar economicamente a capivara na região. Consideramos opções para a exploração da capivara, de acordo com a conservação da espécie: (1) manejo em áreas naturais; (2) manejo em semiconfinamento e (3) criação e manejo em sistema intensivo de confinamento.

Em julho-agosto os grupos sociais se reestruturam com a inclusão de jovens. Mais tarde, alguns subadultos são excluídos, tornando-se satélites e vivendo sob tensão, sendo mais suscetíveis a doenças e predação. Em populações de densidades normais, nos habitats já descritos, é possível estabelecer-se uma quota para aproveitamento, teoricamente aquela fração que desapareceria por motivos de doença ou predação, que seria a taxa de desfrute. Essas quotas poderiam aumentar com a aplicação de programas de controle sanitário, impedindo a mortalidade por tripanosomos e helmintoses. Como as onças (principais predadores das capivaras) são agora raras nas fazendas (Schaller e Vasconcelos, 1978), é baixa a perda por predação.

Num esquema experimental, as estratégias de manejo podem consistir de: (1) aproveitar ou abater, na estação seca, 30% de capivaras numa área controlada, onde seja alto o índice populacional e os animais tenham sido adequadamente estudados; (2) usar taxa de desfrute e dados de censo para estabele-

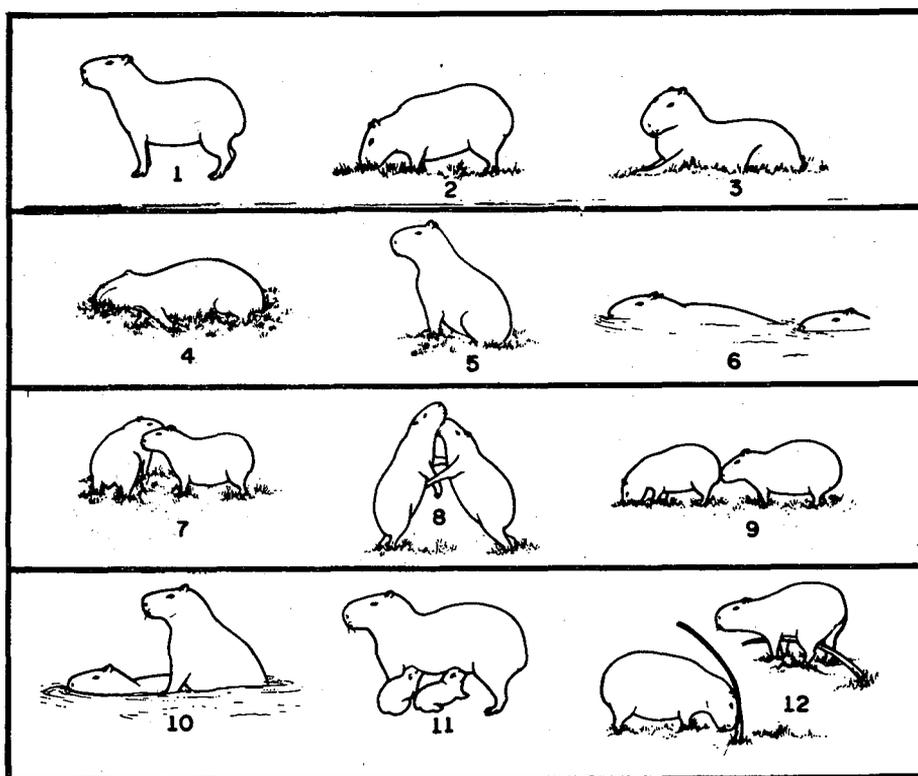


Fig. 6 - Padrões de comportamento e posturas exibidas pelas capivaras e comumente observados no campo. Dados baseados na observação contínua de indivíduos e grupos.

cer relações entre quotas de aproveitamento, duração da estação e viabilidade comercial; (3) desenvolver métodos de controle dos danos creditados às capivaras na agricultura; (4) formular relatórios às agências governamentais para explicar como a ecologia da capivara e sua estrutura social afetam estratégias de manejo e (5) desenvolver meios para controlar zoonoses e possíveis moléstias que as capivaras possam transmitir aos outros animais de interesse econômico.

Em áreas de baixas densidades de capivaras, a construção de pequenos lagos e o fornecimento de dieta suplementar podem elevar a densidade populacional para fins de manejo.

Outra possibilidade para a exploração de capivaras no Pantanal é criar os animais em condições seminaturais. Para isso, cercamos uma área com 15 hectares, onde se incluem os três componentes encontrados nos habitats preferidos pelas capivaras: um capão de mata, um campo de pastagem e um lago natural (baía). O principal objetivo, aqui, foi de manter controle sobre doenças e predação, a fim de se determinar a capacidade máxima de suporte da área escolhida. A segunda parte do projeto se continuado, seria melhorar a capacidade natural de suporte do meio ambiente aplicando um plano de manejo das forrageiras e suplementando a alimentação dos animais.

O controle de doenças, especialmente helmintoses, e o controle da predação, em virtude da construção de cercas, tornando o ambiente um confinamento seminatural, pode aumentar efetivamente a densidade das populações de capivaras.

Os objetivos destes estudos na Fazenda Nhurimir da EMBRAPA, em Mato Grosso do Sul, são definir a capacidade de suporte ambiental de grandes habitats de capivaras; medir populações de capivaras e determinar quotas anuais de aproveitamento dos animais, visando a comercialização. Os dados resultantes permitirão a exploração mais racional.

Em nosso cercado experimental de 15 hectares, pudemos observar a possibilidade de o programa em semiconfinamento ser bem sucedido, porque mantivemos 65 indivíduos que se alimentavam exclusivamente da vegetação disponível na área, sem qualquer suplementação alimentar. Nesse recinto, a densidade foi de 4,33 capivaras por hectare, comparado ao mais alto índice, em condições naturais, que foi de 0,69. Essas densidades multiplicadas pelo peso médio de 30 kg por animal revelam biomassa de 129,90 kg/hectare para a área semi natural, comparada com 20,70 kg/hectare para a melhor densidade encontrada. No entanto, há ainda sérias dificuldades a serem vencidas para que esta proposta de criação e manejo em áreas semi naturais sejam bem sucedidas. Essas dificuldades têm sido principalmente em três

níveis: (1) forte competição agonística entre os indivíduos vivendo em altas densidades, com conseqüente aumento da agressividade e tensão e (2) maior incidência de doenças, principalmente verminoses e tripanosomose, reflexo, talvez, da tensão criada pelo intenso comportamento agonístico que torna os animais mais susceptíveis à enfermidade; e (3) inibição da reprodução por causa da tensão social.

As perspectivas e o potencial biológico da capivara em sistema de criação intensivo são avaliados em publicação a parte (Alho, 1986 b).

## DISCUSSÃO

A habilidade de as capivaras adaptarem-se a seu meio ambiente físico, biológico e social, pode ser detectada por suas respostas a diferentes pressões ecológicas. As capivaras ainda são abundantes no Pantanal, a despeito da pressão de caça e elas são capazes de perceber mudanças ambientais, adaptando-se a essas mudanças através de padrões de comportamento. Neste contexto, há dois pontos a destacar: (1) as causas próximas do comportamento que são as diferenças nos tamanhos dos grupos de capivaras durante o ano todo e entre uma parte e outra da área de estudo. Também a variação no tamanho dos espaços domiciliares, dependendo do tipo de habitat e da estação do ano; (2) as causas remotas do comportamento, isto é, causas históricas ou evolutivas, da estrutura social de capivaras, resultando no fato de que os machos são competidores mais importantes do que as fêmeas no acesso ao acasalamento, enquanto o sucesso reprodutivo das fêmeas depende em sua habilidade de obter recursos nutricionais através do forrageamento a fim de transferi-los aos filhotes através da lactação. Está claro que as fêmeas também competem entre si e a estratégia eficiente de forrageamento é também importante para os machos. No entanto, enquanto a cópula exige apenas alguns segundos de atividade dos machos, a gestação dura em média 147 dias para as fêmeas, além do tempo considerável que elas dispõem cuidando dos filhotes de diferentes idades, os quais passam de uma fêmea a outra. As mães amamentam num sistema de turnos, exibindo um comportamento de creche. Os jovens são carregados nas costas pelos adultos quando dentro da água, também revezando as posições nas costas de diferentes adultos.

Quando perseguidos, os adultos atiram-se na água, mergulham por alguns segundos e emergem a 10-15 m longe da margem, mas os filhotes permanecem na vegetação, na água rasa.

Resumindo, o sucesso reprodutivo das fêmeas no grupo social depende não só do número de machos com os quais possam acasalar, mas de sua habilidade para cuidar dos filhotes.

Como resultado de mudanças drásticas nos habitats naturais e da pressão de caça, as capivaras têm sido progressivamente confinadas a fragmentos de habitats em todo o Brasil. No Pantanal elas ainda são abundantes e a maior causa de mortandade é doença. Antes de morrer, o corpo da capivara declina consideravelmente e, nessas condições, o indivíduo é freqüentemente isolado do resto do grupo, movimentando-se nos últimos dias de vida, com muita dificuldade, preferindo ocultar-se por entre a vegetação densa do capão. As doenças são causadas principalmente pela infestação de helmintoses e tripanosomose (*Trypanosoma evansi* e/ou *equinum*). Os indivíduos excluídos do grupo social por meio de interações agressivas tornam-se satélites, vivem sob tensão e alguns são infectados por *Streptobacillus moniliformis*, causa de mortalidade em alguns indivíduos na estação seca, doença conhecida por "papeira". Esse microorganismo habita normalmente a garganta e a nasofaringe de roedores, tanto em laboratório como no campo (Carter, 1975; Castro, 1986). Dos 8% de capivaras que observamos serem solitárias ou satélites, alguns adultos estavam machucados e outros doentes. Quando as interações agressivas aconteciam nos grupos, muitos machos e fêmeas submissos eram excluídos por 1-3 horas por causa da luta.

Reprodução ocorre o ano todo e a cópula acontece quase sempre na água. A variedade dos padrões de comportamento se faz notar quando a fêmea está no estro. A porção de tempo em que ela permanece na água com os machos tende a aumentar. A recusa em aceitar cópula com os machos hierarquicamente submissos é um padrão comum no comportamento dos mamíferos. Os machos submissos raramente são capazes de defender efetivamente as fêmeas. A relutância das fêmeas em aceitar acasalamento com machos de posição hierarquicamente inferior é o resultado da competição entre os machos.

A concepção é seguida de um período de cerca de 147 dias de gestação. É possível que a extensão do período de prenhez possa ser influenciada por fatores sociais e ambientais. Algumas fêmeas prenhes trazidas do ambiente natural para o cativo reabsorveram os fetos. Em dois casos a mãe matou os filhotes imediatamente após o parto. As capivarinhas são muito ativas logo após o nascimento; em poucos minutos estão mamando e seguindo a mãe por entre a vegetação da floresta. Geralmente a mãe escolhe, para parir, um local entre plantas espinhosas, dominadas pelo gravatá (*Bromelia balansae*) ou sob um amontoado de palmeiras acuri (*Attalea phalerata*), dentro do capão. Poucos dias depois do nascimento, as capivarinhas já se alimentam da vegetação. A perda energética com a lactação mais os cuidados que as fêmeas dedicam aos filhotes afetam visivelmente sua condição física.

Os principais predadores de filhotes são jacarés (*Caiman crocodilus*), sucuris (*Eunectes murinus*), carnívoros (como *Cerdocyon thous*, *Panthera onca*, *Felis concolor*, *Felis yagouaroundi*) e gavião como caracará (*Polyborus plancus*).

O sucesso do macho ao suplantar outro numa luta está relacionado com a idade do indivíduo. Geralmente a luta exige muito esforço, causando até ferimentos. No entanto, é necessário um estudo mais minucioso para estimar o número de cópulas realizadas por um macho com relação a seu "status" social no grupo, a fim de interpretar o sucesso reprodutivo. Alguns machos parecem ser mais bem sucedidos que outros.

O que tem desafiado a interpretação de biólogos é que mamíferos polígamos, como as capivaras, produzem aproximadamente o mesmo número de machos e fêmeas. No entanto, a estrutura social do grupo adulto muda esta relação, favorecendo um maior número de fêmeas adultas, enquanto um só macho dominante é capaz de fertilizar um grande número de fêmeas. Está a dominância relacionada ao sucesso reprodutivo? O sucesso que indivíduos possam apresentar na reprodução está também relacionado com a habilidade de se alimentarem adequadamente num ambiente drasticamente sazonal. Em ambas as estações as capivaras mostram, no comportamento alimentar, a característica de selecionar os itens alimentícios em diferentes comunidades vegetais. Diferenças nos grupos, no que diz respeito a comportamento de movimento na área de dispersão, parecem estar relacionadas a seu "status" reprodutivo e à disponibilidade de alimento em seus espaços domiciliares. Comparando as estações de seca e cheia, notou-se que as capivaras dedicam o mesmo tempo forrageando, durante ambas as estações, embora na estação chuvosa forrageiem mais à noite. Usam o capão de mata mais intensamente durante a época das chuvas e movimentam-se entre os capões através das baías no final da tarde ou à noite. As reações das capivaras diante das horas mais quentes do dia, na maior parte do ano, e diante do frio nos poucos dias de julho-agosto, são de procurar abrigo na mata, principalmente debaixo do acuri (*Attalea phalerata*), cercado pela proteção da planta espinhosa gravatá (*Bromelia balansae*) ou, em caso de calor, a procura da água. As diferenças do grupo no uso do habitat não são detectadas, embora as capivaras consumam mais alimento na floresta e nas áreas adjacentes, durante a estação chuvosa. Se de um lado a abundância de alimento tem uma influência importante na distribuição dos grupos sociais no espaço disponível, por outro lado, a sua localização numa determinada época do ano está freqüentemente na dependência do fator inundações.

Os resultados deste estudo mostraram-se, em grande parte, consonantes com os estudos anteriormente desenvolvidos na Venezuela e Colômbia.

*Agradecimentos* – Este estudo foi desenvolvido dentro do Projeto Capivara, patrocinado pela FINEP em convênio com o Centro de Pesquisa Agropecuária do Pantanal (CPAP-EMBRAPA), com a participação da SEMA-MS, do Governo do Estado do Mato Grosso do Sul, e da Universidade do Mato Grosso do Sul. Agradecemos a Fernando Campos, Araújo Boock, Kazuyoshi Ofugi, João Pedro Cuthi Dias, Robério Sulz Gonsalves e Evandro Parreira, pela assistência recebida durante as diversas fases do estudo. A colaboração de toda equipe do CPA-Pantanal foi valiosa para a conclusão dos nossos trabalhos. Eliane Cury Peres gentilmente elaborou a análise estatística dos dados da pesquisa, no centro de computadores da Universidade de Brasília. O Instituto Interamericano de Cooperação para a Agricultura – IICA – através de convênio com a EMBRAPA, forneceu recursos ao coordenador do projeto. O suporte financeiro teve também a participação do CNPq, através de bolsa concedida ao Dr. Cleber Alho. George Eiten e Celina Alho comentaram e ajudaram a melhorar o manuscrito.

#### REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- ALHO, C.J.R., CAMPOS, Z.M.S. e CARDOSO, H.C., 1987. Ecologia de Capivara (*Hydrochaeris hydrochaeris*, Rodentia) do Pantanal: I – Habitats, Densidades e Tamanho de Grupo. Rev. Brasil. Biol. 47(1/2):87-97.
- ALHO, C.J.R., 1986a. Capivaras: uma vida em família. *Ciência Hoje*. Sociedade Brasileira para o Progresso da Ciência: Vol. 4, nº 23, 64-68.
- ALHO, C.J.R., 1986 b. Criação e Manejo de Capivaras em Pequenas Propriedades Rurais. EMBRAPA, Série Documentos, 13, Brasília, 48 p.
- CARTER, G.R., 1975, *Diagnostic Procedures in Veterinary Microbiology*. Charles C. Thomas Publisher, N.Y.
- CASTRO, K.G., 1986, Isolamento e Caracterização de *Streptobacillus moniliformis* de Abscessos Cervicais de Capivara *Hydrochaeris hydrochaeris*. Comunicação Científica: 3ª Reunião Regional da SBPC, Campo Grande, MS, maio.
- CLUTTON-BROCK, T.H., ALBON, S.D., GIBSON, R.M. and GUINNESS, F.E., 1979, The logical stag: adaptive aspects of fighting in red deer (*Cervus elaphus* L.). *Anim. Behav.*, 27: 211-225.
- CLUTTON-BROCK, T.H., GUINNESS, F.E. and ALBON, S.D., 1982, *Red deer. Behavior and Ecology of two sexes*. University of Chicago Press, 378 pp.
- GEIST, V., 1971, *Mountain sheep: a study on behavior and evolution*. University of Chicago Press, Chicago.
- LE BOEUF, B.J. and BRIGGS, K.T., 1977, The cost of living in a seal harem. *Mammalia*, 41: 167-195.
- NIE, N.H., HULL, C.H., JENKIS, J.G., STEINBRENNER, K., BENT, D.H., 1975, *SPSS: Statistical Package for the Social Sciences*. 2nd ed. New York: McGraw-Hill.
- PARKER, C., 1979, Male dominance and reproductive activity in *Papio anubis* *Animal Behaviour*, 27: 37-45.
- POND, C.M., 1977, The significance of lactation in the evolution of mammals. *Evolution* 31: 177-179.
- POTT, A., CAMPOS, Z.M.S. e ALHO, C.J.R., 1986, Plantas da dieta da capivara de Nhecolândia, Pantanal – Observações iniciais. In: Congresso Nacional de Botânica, 27. Ouro Preto. Resumos p. 262.
- SCHALLER, G.B. e VASCONCELOS, J.M., 1978, Jaguar predation on capybara. *ZEITSCHK. SAUGETIERK.*, 43: 296-301.
- TRIVERS, R.L., 1972, Parental investment and sexual selection. In: B. Campbell (ed.) *Sexual selection and the descent of man*, pp. 136-139, Chicago: Aldine.