UNIVERSIDADE DE SÃO PAULO
FACULDADE DE FILOSOFIA, CIÊNCIAS E LETRAS DE RIBEIRÃO PRETO
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM PSICOBIOLOGIA

ANA MARIA NIEVAS

**Ecologia comportamental de capivaras (*Hydrochoerus hydrochaeris*) em ambientes
antrópicos**

Tese apresentada à Faculdade de Filosofia,
Ciências e Letras de Ribeirão Preto da
Universidade de São Paulo, como parte das
exigências para obtenção do título de
Doutora em Ciências, obtido no Programa de
Pós-Graduação em Psicobiologia

Orientadora: Profa. Dra. Patricia Ferreira
Monticelli

Co-orientador: Prof. Dr. Danilo Boscolo

Ribeirão Preto

2019

Autorizo a reprodução e divulgação total ou parcial deste trabalho, por qualquer meio convencional ou eletrônico, para fins de estudo e pesquisa, desde que citada a fonte.

Nievas, Ana Maria

Ecologia comportamental de capivaras (*Hydrochoerus hydrochaeris*)
em ambientes antrópicos. Ribeirão Preto, 2019.

121 p. : il. ; 30 cm

Tese de Doutorado, apresentada à Faculdade de Filosofia, Ciências e Letras
de Ribeirão Preto/USP. Área de concentração: Psicobiologia.

Orientadora: Monticelli, Patricia Ferreira.

Co-orientador: Boscolo, Danilo.

NIEVAS, A. M. **Ecologia comportamental de capivaras (*Hydrochoerus hydrochaeris*) em ambientes antrópicos**. 2019. 121 p. Tese (Doutorado em Ciências) – Faculdade de Filosofia, Ciências e Letras de Ribeirão Preto, Universidade de São Paulo, Ribeirão Preto, 2019.

Aprovado em: ____/____/2019

Banca Examinadora

Prof (a). Dr (a). _____

Instituição: _____

Julgamento: _____

Prof (a). Dr (a). _____

Instituição: _____

Julgamento: _____

Prof (a). Dr (a). _____

Instituição: _____

Julgamento: _____

Prof (a). Dr (a). _____

Instituição: _____

Julgamento: _____

Prof (a). Dr (a). _____

Instituição: _____

Julgamento: _____

Dedico a todos que persistem em estudar nossa biodiversidade e a lutar por ela. Dedico também à Gilda, a capivara mais interessante que já conheci.

AGRADECIMENTOS

Agradeço primeiramente à minha querida orientadora, Profa. Patrícia Monticelli (a Pati, carinhosamente), que sempre me apoiou e confiou que faríamos juntas, um belo trabalho. Sua força, feminismo e apoio incondicional foram essenciais para que chegássemos até aqui.

Ao meu co-orientador, Prof. Danilo Boscolo, pelos ensinamentos, trocas de ideias, por ter trazido a abordagem de Ecologia de Paisagens ao nosso trabalho, tornando-o muito mais interessante.

Ao grupo EBAC pela convivência, risadas e carinho. De alguma forma, em momentos diversos, todos contribuíram para o desenvolvimento deste trabalho e, por isso, sou eternamente grata a todos: Laís Cantano, Adriana Siculo, Paula Verzola, Bruna Lima, Cintia Suzuki, Tariki Rocha, Ary Chaves, Izabela Alvarenga, e em especial, aos fiéis companheiros de noites longas de captura, Lilian Luchesi, Bruna Campos, Leonardo Costa, Thainá Carrero, Giovanna Saltune, Débora Bacchim e Tainá Nogueira.

À toda equipe do projeto “Capivaras, carrapatos e febre maculosa”, especialmente ao Prof. Marcelo Bahia Labruna, por ter dado grande suporte logístico e estrutural ao longo de todo o desenvolvimento do trabalho. Agradeço, ainda, aos colegas que tive oportunidade de conhecer e conviver, Francisco Costa, Vanessa Ramos, Lidiani Correa, Tiago Dias, Beatriz Lopes, Hermes Luz, Hector Benati.

Ao meu amigo Pedro Teles, por ter se dedicado a melhorar nossas capturas de capivaras. Seu profissionalismo, ética e comprometimento são inspiradores, e me sinto honrada em tê-lo na equipe deste trabalho.

Ao meu amigo Melquisedeque Barbosa de Oliveira, técnico de áreas verdes da USP-RP, por toda cumplicidade ao longo desses quatro anos de trabalho, longas conversas e valiosa ajuda na logística do trabalho. O “encantador de capivaras” que consegue prender um grupo todo em cinco minutos com estalar de dedos.

Às amigas Tatiana Machado e Barbara Rodrigues que muito me ajudaram com análises desse trabalho, sempre com muito carinho, bom humor, ótimas conversas e guloseimas muito boas.

À amiga Alessandra Bertassoni pelas ideias de coleiras, presilhas, conversas afetuosas, torcida. Uma mulher muito especial e apaixonada por tamanduás.

À amiga Jullyana Abduch (Beronha, carinhosamente) que, além de manter bravamente sua amizade e carinho por mim nos últimos 16 anos, se tornou minha *coach*, me ajudando com organização de agenda, tarefas, metas, todos itens essenciais para o desenvolvimento desse trabalho.

Agradeço aos meus pais, Marcos e Cida Nievas, por terem batalhado tanto para me oferecer oportunidades diferentes das que tiveram. Cada conquista minha, é nossa. Agradeço pelo apoio incondicional, paciência, compreensão e Amor. Agradeço também à família canina, calopsitas e gatinhos que fazem a minha vida mais doce.

Ao Programa de Pós-Graduação em Psicobiologia, que muito contribuiu para minha formação em temas diversos da ciência do comportamento.

À Renata Vicentini Del Moro, secretária do PPG-Psicobiologia, e Denise Aparecida Silveira, Chefe do Serviço de Pós-Graduação da FFCLRP/USP, pela dedicação em ajudar os alunos.

À Capes Proex, CNPq e FAPESP por fomentarem o presente trabalho. Sem o financiamento dessas instituições, seria impossível gerar o conhecimento aqui apresentado. Que essas possam permanecer e contribuir ainda mais para o avanço da ciência em nosso país. Torcemos e lutamos por isso!

Resumo

NIEVAS, A. M. **Ecologia comportamental de capivaras (*Hydrochoerus hydrochaeris*) em ambientes antrópicos**. 2019. 121 p. Tese (Doutorado em Ciências) – Faculdade de Filosofia, Ciências e Letras de Ribeirão Preto, Universidade de São Paulo, Ribeirão Preto, 2019.

A expansão da atividade antrópica tem gerado contextos ecológicos, em que apenas um grupo homogêneo de espécies poderá tolerar, geralmente com elevada plasticidade comportamental. Um exemplo é a capivara, roedor social neotropical, encontrado em ambientes que vão desde áreas conservadas do Pantanal, até centros urbanos do sudeste brasileiro. Neste estudo, tivemos interesse em investigar as respostas comportamentais de capivaras em ambientes antrópicos do Estado de São Paulo, região onde a espécie ocorre em altas densidades. Tivemos dois temas em foco: o padrão de atividade e movimento, ao longo do ciclo 24 horas; e dinâmica demográfica e social. No primeiro tema, exploramos uma abordagem comparativa da atividade e movimento de animais viventes em áreas antrópicas e no Pantanal brasileiro, buscando avaliar o efeito de variáveis ambientais sobre os padrões comportamentais. Observamos que animais antrópicos apresentam maior variedade de padrões de deslocamento e que, em ambos os tipos de ambientes, a temperatura, ciclo claro-escuro e disponibilidade de recursos são fatores moduladores da atividade. Observamos manutenção de movimento exploratório no crepúsculo, em ambos os tipos de ambiente, ressaltando o valor adaptativo deste padrão comportamental. Por fim, detectamos inversão de picos secundários de atividade que sugerem uma estratégia de desvio de riscos, relacionados aos distúrbios humanos diurnos, em áreas antrópicas, e a predadores naturais noturnos, no Pantanal. No segundo tema, investigamos a socioecologia de um grupo antrópico, vivente sob manejo de restrição de habitat, buscando avaliar o efeito deste manejo sobre uso do espaço e demografia. Ainda, investigamos como parâmetros demográficos e sociais se relacionam, e como a flutuação sazonal de recursos influencia tais parâmetros. Observamos que o manejo restritivo impôs drástica redução da área de vida do grupo, porém este manteve seu tamanho e fluxo de dispersão, similar entre machos e fêmeas. Observamos que fêmeas são mais filopátricas e que, entre elas, podemos encontrar animais dominantes, responsáveis pelo maior cuidado parental. A densidade esteve ligada aos nascimentos e foi forte moduladora das interações intragrupo, uma vez que a maioria foram estabelecidas entre adultos e juvenis. Observamos menor flutuação do número de adultos e uma minoria de interações entre eles, sugerindo maior estabilidade social desses indivíduos. Entretanto, foi possível observar que a disponibilidade de recursos é moduladora da área de vida do grupo e confrontos

agonísticos entre adultos, podendo, portanto, aumentar a instabilidade social de indivíduos mais dominantes e estáveis. Esperamos que as informações aqui geradas contribuam para ações de manejo da capivara e paisagem onde vive, fornecendo melhores previsões sobre as respostas comportamentais da espécie frente a ambientes antrópicos.

Palavras-chave: Plasticidade comportamental. Ecologia do movimento. Sociobiologia. Roedores. Fauna sinantrópica.

Abstract

NIEVAS, A. M. **Behavioral ecology of capybaras (*Hydrochoerus hydrochaeris*) in anthropic environments.** 2019. 121 p. Thesis (PhD in Science) – Faculdade de Filosofia, Ciências e Letras de Ribeirão Preto, Universidade de São Paulo, Ribeirão Preto, 2019.

The expansion of anthropic activity has created ecological contexts that only one homogeneous group of species can tolerate, generally with high behavioral plasticity. One example of such species is the capybara, a Neotropical social rodent found in environments that extend from preserved areas of the Pantanal to urban centers of southeastern Brazil. In this study, we were interested in investigating the behavioral responses of capybaras in anthropic environments of São Paulo State, a region where the species occurs in high densities. We focused on two themes: the activity and movement pattern over the 24-hour cycle; and demographic and social dynamics. In the first theme, we used a comparative approach to explore the activity and movement of animals living in anthropic areas and in the Brazilian Pantanal, seeking to assess the effect of environmental variables on behavioral patterns. We found that anthropic animals present a great variety of movement patterns, and that in both types of environment, the temperature, light-dark cycle, and availability of resources are modulating factors of activity. We observed that exploratory movement at dusk was maintained in both types of environment, highlighting the adaptive value of this behavioral pattern. Finally, we detected an inversion of secondary activity peaks, which suggests a risk aversion strategy related to daytime human disturbances in anthropic areas and to natural nocturnal predators in the Pantanal. In the second theme, we investigated the socioecology of an anthropic group living under habitat restriction management, seeking to evaluate the effect of this management on space use and demography. We also investigated how demographic and social parameters are related, and how seasonal fluctuation in resources influences such parameters. We found that restrictive management imposed a drastic reduction in the group's home range but maintained its dispersal size and flow, which was similar between males and females. We observed that females are more philopatric and that, among them, some individuals are dominant, assuming most of the parental care. The density was linked to births and was a strong modulator of intragroup interactions, since most interactions occurred between adults and juveniles. We observed less fluctuation in the number adults and fewer interactions between them, suggesting greater social stability among these individuals. However, resource availability modulates the home range of the group and antagonistic confrontations between adults and can therefore increase the social instability

of the most dominant and stable individuals. We expect the information produced here to contribute to management actions for capybara and the landscape where they live, providing better predictions about the species' behavioral responses in anthropic environments.

Keywords: Behavioral plasticity. Movement ecology. Sociobiology. Rodents. Synanthropic fauna.

SUMÁRIO

1. Introdução Geral	15
2. Capítulo 1: Fatores influenciadores do padrão de atividade e movimento diário de capivaras (<i>Hydrochoerus hydrochaeris</i>), em áreas do sudeste e Pantanal brasileiros.....	25
2.1. Introdução	27
2.2. Material e Métodos	29
2.3. Resultados	34
2.4. Discussão	46
2.5. Conclusões	50
2.6. Agradecimentos	50
3. Capítulo 2: Socioecologia de capivaras (<i>Hydrochoerus hydrochaeris</i>) em área antrópica do sudeste brasileiro: explorando as relações entre ambiente, demografia e a sociobiologia .	53
3.1. Introdução	55
3.2. Material e Métodos.....	57
3.3. Resultados	64
3.4. Discussão	77
3.5. Conclusões	87
3.6. Agradecimentos	88
4. Conclusões finais	89
REFERÊNCIAS	92
APÊNDICES	103

1. Introdução Geral

O avanço da atividade humana em expansão geográfica e intensidade tem provocado rápida transformação no globo terrestre. A substituição de habitats naturais por mosaicos de matrizes agrícolas e matas fragmentadas, a introdução de espécies exóticas pela pecuária, construção de espaços urbanos e rodovias, e a poluição tem sido fatores determinantes para a permanência de espécies nativas nesses ambientes (SIH, 2013; SOL; LAPIEDRA; GONZÁLEZ-LAGOS, 2013). É possível enxergar um gradiente de biodiversidade, em que há aumento de homogeneidade, ao passo que se concentra a presença e atividade humana (MCKINNEY, 2006). Enquanto uma grande diversidade de espécies não consegue responder rapidamente às mudanças impostas, outras permanecem e até se beneficiam do contexto ecológico gerado pela presença humana (ROSALINO; VERDADE; LYRA-JORGE, 2014). Dois processos podem explicar a tolerância desses organismos. A aclimatação, que compreende alterações fisiológicas e comportamentais reversíveis; e a adaptação, que compreende a seleção de alelos e, por consequência, características que irão permitir a sobrevivência e reprodução diferenciadas (ROSALINO; VERDADE; LYRA-JORGE, 2014).

O comportamento geralmente é a primeira resposta de organismos frente a mudanças no ambiente em que vivem (TUOMAINEN; CANDOLIN, 2011). Respostas comportamentais adaptativas são mais prováveis quando o ambiente antrópico gerado possui itens similares aos de habitats naturais da espécie, mas podem ocorrer quando há flexibilidade em relação à dieta, inversão de períodos de atividade e até aumento dos níveis de agressividade para a tomada de território (JESCHKE; STRAYER, 2006; TUOMAINEN; CANDOLIN, 2011). Analisar o comportamento de espécies sinantrópicas contribui para o entendimento de sua plasticidade e estratégias adotadas, que tanto contribuem para sua aptidão (SOL; LAPIEDRA; GONZÁLEZ-LAGOS, 2013).

A capivara é uma das espécies sinantrópicas de maior destaque na América Latina, pelo seu grande tamanho, alta capacidade reprodutiva e frequente proximidade a ambientes antrópicos. Nas últimas décadas, esse roedor tomou agroecossistemas, flexibilizando sua dieta, e muitos centros urbanos, onde encontrou uma gama de ambientes com corpos d'água e campos de pastagem, essenciais para atividades vitais (FERRAZ et al., 2007; MOREIRA et al., 2013). Nesses ambientes, a baixa abundância de predadores naturais, aliada ao alto potencial de habituação da espécie aos seres humanos, tem favorecido ainda mais sua proliferação (FERRAZ et al., 2007; MURPHEY; MARIANO; DUARTE, 1985). Essas características

tornam a espécie um ótimo objeto de estudo para a investigação das respostas comportamentais adotadas frente aos ambientes antrópicos.

História natural das capivaras

A espécie *Hydrochoerus hydrochaeris* (Linnaeus, 1766), popularmente conhecida por “capivara” (derivação do Tupi “kapii” = “grama”, “gwara” = comedor), é um roedor caviomorfo (Infraordem Hystricognathi, Família Caviidae), endêmico da América Latina (MOREIRA et al., 2013; VASSALO; ANTENUCCI, 2015). A espécie ocorre desde a porção sul do Panamá, na América Central, até a foz do rio de La Plata, na Argentina, apresentando ampla distribuição na América do Sul, com exceção do Chile, áreas com altitude muito elevada nos Andes e áreas secas como o nordeste do Brasil (MOREIRA et al., 2013).

A ocorrência da espécie está associada a planícies próximas a corpos d’água, como florestas de galeria sazonalmente inundáveis, savanas e zonas úmidas (MOREIRA et al., 2013). Segundo Barreto e Quintana (2013), o habitat da espécie é composto por um corpo d’água, mata e uma área aberta de pastagem. A forte relação da espécie com a água parece se relacionar à necessidade de termorregulação, cópula e refúgio. A mata é importante para refúgio, descanso e parição dos filhotes, enquanto a área de pastagem é fonte principal de alimento. Na figura 1.1, é possível observar a distribuição da espécie.

Figura 1.1 - Distribuição geográfica da espécie *Hydrochoerus hydrochaeris*.

Fonte: Moreira et al. (2013).

As capivaras são os maiores roedores contemporâneos e o tamanho corporal da espécie varia de acordo com a distribuição geográfica (FERRAZ et al., 2005; MOREIRA et al., 2013). Possuem forma robusta e oblonga, massa corporal entre 40-80 kg, comprimento do corpo entre 100-130 cm e altura média de 50 cm (TOMAZZONI, 2003; PEREIRA; ESTON, 2007; MOREIRA et al., 2013). A pelagem é longa, rígida e esparsa com coloração que vai de marrom escuro a avermelhada. O crânio é grande com focinho alongado e truncado, as orelhas são pequenas e com uma prega móvel que fecha o canal auditivo (MOREIRA et al., 2013). Olhos, narinas e orelhas são localizados no mesmo plano na região superior da cabeça, características que favorecem o nado sem perda de sentidos (LORD, 2009). Os membros da capivara são curtos em relação ao volume corporal, as patas dianteiras são mais curtas que as traseiras, características que favorecem o hábito cursorial (LORD, 2009). As patas dianteiras e traseiras possuem, respectivamente, quatro e três dedos, revestidos por unhas fortes e grossas, similares aos cascos de perissodáctilos. Como adaptação à natação, as patas ainda possuem placas palmares rígidas e os dedos possuem membranas interdigitais (LORD, 2009; MOREIRA et al., 2013).

Adaptações anatômicas e fisiológicas estão presentes propiciando o hábito pastador (BARRETO; QUINTANA, 2013; HERRERA, 2013). A espécie possui 20 dentes com crescimento contínuo, sendo os incisivos fortes e especializados em cortar, especialmente, gramíneas (MOREIRA et al., 2013). Como são monogástricas, as capivaras possuem ceco desenvolvido, onde ocorre fermentação microbiana anaeróbica. Esse órgão ocupa três quartos do volume total do trato digestivo (HERRERA, 2013). A espécie também apresenta comportamento de cecotrofia, ou seja, ingestão do conteúdo cecal, para maior aproveitamento protéico proveniente da microbiota cecal (LORD, 2009; HERRERA, 2013).

Outra característica física marcante da espécie é a presença de glândula sebácea nasal, além da glândula anal comum em roedores caviomorfos (MACDONALD; HERRERA, 2013). Essa glândula parece ter importante função de demarcação territorial, pois a composição química de sua secreção varia significativamente entre indivíduos (MACDONALD; KRANTZ; APLIN, 2009; MACDONALD; HERRERA, 2013). Animais socialmente dominantes, em geral, possuem a glândula nasal mais proeminente que animais subordinados. Essa proeminência é também mais frequente em machos do que em fêmeas, motivo pelo qual muitos autores a consideram uma característica de dimorfismo sexual (MACDONALD; HERRERA, 2013). Em machos dominantes, a glândula nasal possui entre 6-7 cm de comprimento e 4-5 cm de largura, e seu crescimento está relacionado aos elevados níveis de testosterona e à produção espermática (LORD, 2009; PAULA; WALKER, 2013; MACDONALD; HERRERA, 2013).

O dimorfismo sexual da capivara é baseado apenas na proeminência da glândula nasal. No macho, os testículos ficam localizados entre a pele e o revestimento muscular abdominal, tornando imprescindível o exame de apalpação para confirmação do sexo (LOPES, 2007; MACDONALD; HERRERA, 2013). Já a identificação das fêmeas eventualmente é facilitada pelas glândulas mamárias salientes, aumento da região abdominal quando prenhes, presença de filhotes em amamentação (VARGAS, 2005).

A reprodução ocorre ao longo do ano todo, embora, em algumas regiões os nascimentos ocorram principalmente no início ou ao longo de estações chuvosas (Ilha do Marajó - Brasil, e Llanos venezuelanos) (MOREIRA et al., 2013). A maturidade sexual é atingida entre 1,5-2 anos de idade, a cópula dura poucos segundos e geralmente ocorre em corpos d'água (LORD, 2009; MIGLINO et al., 2013). O período de gestação dura cerca de 150 dias, ocorrem 1,2 partições por fêmea, anualmente, e o número de filhotes por partição varia entre um e sete (PINTO, 2003; FERRAZ, 2004; VARGAS, 2005; RODRIGUES, 2008). Em vida-livre, a média é de quatro

filhotes por parição (MIGLINO et al., 2013). Esses nascem precoces, uma característica de roedores histricomorfos, com massa média de 1,5 kg, olhos abertos, recobertos por pelagem igual dos adultos, são ativos já nas primeiras horas de vida e, em poucos dias após o nascimento, já são capazes de ingerir alimentos sólidos (MOREIRA et al., 2013). As fêmeas realizam o cuidado aloparental de filhotes, com amamentação cruzada (NOGUEIRA et al., 2000). Segundo Macdonald (1981) esse cuidado indiscriminado de filhotes pode estar ligado ao alto grau de parentesco entre fêmeas. A seguir, a figura 1.2 apresenta as principais características citadas da espécie.

Figura 1.2 - Capivaras (*Hydrochoerus hydrochaeris*): macho com glândula sebácea nasal desenvolvida e sua secreção (pontos brancos) (A); fêmea amamentando filhotes (B). Imagens de armadilhas fotográficas instaladas em área de manejo na Universidade de São Paulo, campus Ribeirão Preto - SP.

Fonte: a autora.

As capivaras possuem alto nível de socialidade, com agregações para a maioria das atividades e associações estáveis (nível 4 de LEE, 1994). Os membros do grupo podem permanecer juntos por meses ou até anos, enquanto alguns indivíduos podem ocupar mais de um território, sem associação estável, sendo chamados de “flutuadores” (HERRERA et al., 2011). Nos Llanos venezuelanos, os indivíduos flutuadores representam menos de 40% da população, segundo Salas (1999); no Pantanal brasileiro, essa porcentagem ocorreu em torno de 8%, segundo Alho e Rondon (1987).

Os grupos são compostos por adultos, machos e fêmeas, seus filhotes, e seu tamanho é bastante variável, em função das circunstâncias ecológicas (HERRERA et al., 2011). Em áreas naturais, como o Pantanal e Amazônia, são chamados de “familiares”, com poucos indivíduos adultos e filhotes; em áreas antrópicas, são maiores com 40 até 100 indivíduos (HERRERA,

2013). A razão sexual geralmente apresenta maior proporção de fêmeas, característica que vem sendo ligada ao sistema de acasalamento poligínico da espécie (HERRERA et al., 2011). Esse sistema parece também reger as interações interindividuais, especialmente entre machos pela disputa do posto de dominância (FERRAZ et al., 2013). Segundo Schaller e Crawshaw (1981), o aumento do número de machos no grupo promove maior frequência de confrontos. O posto de dominância confere ao macho, prioridade para copular com todas as fêmeas do grupo (FERRAZ; VERDADE, 2001; BAGER et al., 2010). Os machos submissos, por sua vez, são expulsos logo que atingem a maturidade sexual, podendo dispersar em busca de outros grupos, ou simplesmente viver periféricamente ao de origem (ALHO; RONDON, 1987; FERRAZ, 2004). Rodrigues (2013) estimou que machos dominantes são responsáveis por cerca de 60% dos nascimentos, sendo os 40% restantes atribuídos aos machos periféricos. Segundo Salas (1999) e Alho e Rondon (1987), esses seriam também indivíduos flutuadores.

A organização social da espécie parece apresentar uma estrutura hierárquica flexível, variável entre machos e fêmeas, e contextos nos quais os grupos estão inseridos. Em vida-livre, Herrera e Macdonald (1993) relataram uma hierarquia estritamente linear entre machos, sendo as demais interações (macho-fêmea, fêmea-fêmea) raras. Posteriormente, em semi-cativeiro, Ferraz et al. (2013) também relataram hierarquia linear entre machos, entretanto, puderam identificar cerca de 85% dos indivíduos envolvidos em interações, revelando uma maioria de interações entre fêmeas (80,9%). Estes autores identificaram a presença de uma fêmea dominante, porém relataram uma hierarquia não linear entre fêmeas e variável em função do tipo de atividade do grupo. Mais recentemente, Nogueira-Filho et al. (2017) descreveram em cativeiro a existência de uma hierarquia linear exclusiva para fêmeas, em que a dominância é exercida pelos maiores indivíduos. Também em cativeiro, Oliveira-Ueno (2017) observou a presença de um subgrupo dominante, com divisão do papel entre animais, mesmo havendo hierarquia entre eles.

Sobre o uso do espaço, estudos tem descrito a área de vida da capivara como muito variável. Em áreas mais conservadas, como o Pantanal brasileiro, autores descreveram o uso de 12-200 ha por grupos de 5-13 indivíduos (SCHALLER; CRAWSHAW, 1981; ALHO; RONDON, 1987). Nos Llanos Venezuelanos, Herrera e Macdonald (1989) descreveram uma área entre 6-16 ha para grupos de 10 indivíduos. Em áreas antrópicas, Verdade e Ferraz (2006) descreveram área de 40,8 ha para grupos com mais de 40 indivíduos. Com o uso de tecnologia GPS, Rinaldi (2014) obteve área de vida entre 17-114 ha e área domiciliar média de 4,8 ha, para grupos com 23 indivíduos, em média. Essa grande variação do tamanho de grupos e área

de vida está relacionada especialmente à disponibilidade de recursos nas diversas paisagens em que a espécie está inserida (HERRERA et al., 2011).

Quanto ao padrão de atividade da espécie, alguns autores descrevem atividade diurna, com aumento significativo de atividade de forrageamento no período vespertino e crepuscular (OJASTI, 1973; AZCARATE, 1980; HERRERA; MACDONALD, 1989). Lord (1991) encontrou picos de atividade durante o dia e a noite, porém em maior concentração na fase crepuscular e noturna. Enquanto Rinaldi (2014) descreveu ritmo circadiano catemeral para a espécie, com picos de atividade ocorrendo em todas as fases do ciclo 24h. Novamente, as condições do ambiente parecem influenciar o padrão de uso do espaço, ao longo do ciclo 24h. Segundo Ojasti (1973) e Verdade (1996) a pressão de predação e caça, por exemplo, pode fazer com que capivaras restrinjam sua atividade no período noturno.

Sob a luz da conservação, a capivara é considerada uma espécie de baixo risco (Least Concern), segundo os critérios da União Internacional para Conservação da Natureza – UICN (REID, 2016). Essa classificação baseia-se especialmente em áreas de ocupação e tamanho populacionais.

Capivaras em áreas antrópicas: motivações e objetivos gerais do presente estudo

No Brasil, a capivara está presente em planícies fluviolacustres inundáveis, como o Pantanal Matogrossense, planícies fluviais, como a do Rio Amazonas, até agroecossistemas e zonas urbanas (SCHALLER; CRAWSHAW, 1981; VOSS; EMMONS, 1996; MOREIRA et al., 2013). A presença de capivaras em ambientes antrópicos está relacionada à supressão e redução das paisagens florestais, redução da abundância de predadores, e crescente implementação de áreas de cultivo agrícola e pecuária (CAMPOS-KRAUER; WISELY, 2011). Em espaços urbanos, além da menor ocorrência de predadores naturais, as capivaras ainda encontram uma variedade de superfícies de água (e.g. lagoas artificiais em parques, jardins ornamentais, condomínios residenciais) circundadas por área de pastagem, que tornam esse ambiente altamente favorável para a presença da espécie (CAMPOS-KRAUER; WISELY, 2011; MOREIRA et al., 2013).

A ocorrência em elevadas densidades no sudeste brasileiro evidencia como a transformação da paisagem contribuiu para a ocupação de capivaras em áreas antrópicas. Um bom exemplo é o Estado de São Paulo, onde a degradação de ambientes naturais e atual predomínio de plantas C4 em pastos e, especialmente, em plantações de cana-de-açúcar, tem

favorecido o aumento da densidade (VERDADE; FERRAZ, 2006; RUDORFF, 2010) (Figura 1.3). Nesses locais, são frequentes os conflitos humano-capivara decorrentes de danos econômicos a produtores agrícolas, acidentes em vias de tráfego de veículos e risco à saúde pública, uma vez que a espécie é hospedeira de microrganismos zoonóticos (VERDADE; FERRAZ, 2006; HUIJSER; ABRA; DUFFIELD, 2013). Tais conflitos têm gerado a caça ilegal e muita discussão sobre métodos de controle, especialmente em áreas urbanas (MOREIRA et al., 2013).

Figura 1.3 - Distribuição geográfica da espécie *Hydrochoerus hydrochaeris* no Brasil. Os círculos pretos representam a presença da espécie.

Fonte: Moreira et al. (2013).

Frente a esse cenário de conflito, é crescente a demanda por trabalhos científicos que tenham em foco grupos de capivaras presentes em áreas antrópicas. Muitos desses trabalhos têm se dedicado ao levantamento de características demográficas, uso e seleção de habitat e aspectos comportamentais relacionados à reprodução (VARGAS, 2005; PEREIRA; ESTON, 2007; RODRIGUES et al., 2017). Algumas lacunas ainda persistem a respeito das respostas comportamentais da espécie diante da atividade humana como, por exemplo, se há manutenção de padrões comportamentais descritos em literatura, e quais as consequências do contexto ecológico não somente sobre a demografia, mas também sobre a biologia social.

Neste estudo, tivemos o objetivo de investigar as respostas comportamentais de capivaras em áreas antrópicas do Estado de São Paulo, com foco em dois temas, apresentados em capítulos distintos. No capítulo 1, investigamos o padrão de atividade e movimento diário da espécie, com uma abordagem comparativa entre áreas com maior e menor grau de antropização, buscando entender quais fatores contexto-dependentes estariam modulando os ajustes espaço-temporais, ao longo do ciclo 24 horas. O desenvolvimento deste trabalho se deu em parceria com um projeto temático (“Capivaras, carrapatos e febre maculosa”), coordenado pelo professor Marcelo Bahia Labruna, da Faculdade de Medicina Veterinária e Zootecnia, da Universidade de São Paulo, abrangendo um rico banco de dados de movimento de capivaras, em sete locais do Estado de São Paulo, e três áreas do bioma Pantanal.

No capítulo 2, investigamos a socioecologia da espécie, em estudo longitudinal das relações entre ambiente, demografia e interações sociais. Neste estudo, tivemos em foco um grupo vivente no campus da Universidade de São Paulo, na cidade de Ribeirão Preto, onde o manejo de restrição de habitat foi implementado pela prefeitura do campus, com o intuito de reduzir os conflitos humano-capivaras, especialmente ligados à disseminação de carrapatos em áreas de trânsito humano. Este tipo de manejo vem sendo implementado em alguns campi universitários (Piracicaba, Araras) e zonas urbanas (São José do Rio Preto) no Estado de São Paulo, tornando-se um contexto humano-induzido importante para investigações.

Ainda, reunimos nos Apêndices uma coletânea de informações suplementares, além de informações que consideramos extremamente relevantes para futuros estudos com capivaras. São elas: os tipos e eficiência de métodos de marcação individual, dados biométricos, e caracterizações inéditas do tipo de vegetação para parição, e mordidas fatais resultantes de confrontos agonísticos.

2. Capítulo 1:

Fatores influenciadores do padrão de atividade e movimento diário de capivaras (*Hydrochoerus hydrochaeris*), em áreas do sudeste e Pantanal brasileiros

2.1. Introdução

Respostas comportamentais adaptativas vem sendo registradas diante da intensa expansão da atividade humana em todo o globo (TUCKER et al., 2018). A rápida transformação da paisagem pela fragmentação de habitats naturais, implementação de agroecossistemas e urbanização (SIH, 2013) provocam contextos ecológicos com pressões distintas, em que apenas um conjunto limitado e homogêneo de espécies será capaz de tolerar e, eventualmente, até beneficiar-se deles (TUOMAINEN; CANDOLIN, 2011; SOL; LAPIEDRA; GONZÁLEZ-LAGOS, 2013). Geralmente, essas espécies apresentam elevada plasticidade comportamental, sendo capazes de flexibilizar sua dieta, aumentar níveis de agressividade para garantir território e até inverter períodos de atividade para melhores estratégias de forrageamento (TUOMAINEN; CANDOLIN, 2011).

Estudos sobre padrões de atividade e movimento animal tem colaborado para a elucidar os ajustes comportamentais de espécies em contextos humano-induzidos (MORALES; ELLNER, 2002). A localização de indivíduos, ao longo do tempo, revela estratégias de navegação em paisagens diversas, uso e seleção de recursos, e a organização espaço-temporal de atividades (NATHAN et al., 2008). Quando aplicados em fina escala, permitem a investigação sobre essa organização ao longo do ciclo 24 horas, refletindo as tomadas de decisão frente aos desafios diários de se realizar comportamentos vitais, como forrageamento, busca por parceiros e descanso (FERNANDEZ-DUQUE, 2003; GINÉ et al., 2012). Algumas condições internas parecem influenciar esse comportamento (e.g. limitações de mobilidade, metabolismo, ciclos fisiológicos, ontogenia, temperamento) (DANN; ASCHOFF, 1982; NATHAN et al., 2008; LOWRY; LILL; WONG, 2013). Fatores externos do ambiente também são importantes moduladores, como a disponibilidade e distribuição de recursos, pressão predatória, e características do fotoperíodo (GINÉ et al., 2012). Podemos ainda, citar fatores externos de origem antrópica como a presença de barreiras físicas, ruídos, caça (KNEGT et al., 2007; BLUMSTEIN; FERNÁNDEZ-JURICIC, 2010; GAYNOR et al., 2018).

Recentemente, alguns estudos têm detectado mudanças no deslocamento e tortuosidade do movimento em função da atividade antrópica. Tucker et al. (2018), por exemplo, detectaram redução de movimento de mamíferos terrestres (menores deslocamentos, movimentos mais tortuosos), em áreas com elevada densidade de atividades humanas, propondo dois mecanismos causadores distintos: a) o primeiro ligado a barreiras limitantes e fragmentação de habitat; b) e o segundo relacionado à baixa demanda de movimento frente à flexibilidade de fontes de

recursos, como por exemplo, o aproveitamento de cultivos. Em uma escala mais fina, Gaynor et al. (2018) detectaram ajuste temporal de atividades de mamíferos terrestres, com acentuada concentração na fase noturna, frente à atividade humana diurna. Esses autores ressaltam que esse comportamento se baseia na estratégia presa-predador, de diminuição de riscos, e que se repete tanto quando há risco direto, como caça e perseguição, mas também quando há atividades de risco indireto, como agrícolas-rurais e urbanas.

Neste estudo, buscamos investigar o padrão de atividade e movimento diário de capivaras (*Hydrochoerus hydrochaeris* Linnaeus, 1766), roedor caviomorfo neotropical, de grande tamanho, vida gregária, hábito semi-aquático e pastador. Essa espécie possui ampla distribuição em toda a América Latina, e nas últimas décadas tem ganhado destaque por ocupar áreas antrópicas diversas (MOREIRA et al., 2013). No Brasil, capivaras estão presentes em ambientes que vão desde planícies fluviolacustres inundáveis, como o Pantanal Matogrossense, planícies fluviais, como a do Rio Amazonas, até agroecossistemas e zonas urbanas do sudeste brasileiro (VERDADE; FERRAZ, 2006; MOREIRA et al., 2013). A presença em contextos ecológicos altamente distintos, nos motivou a entender quais fatores contexto-dependentes podem modular os ajustes comportamentais das capivaras, em relação ao ciclo 24 horas.

Até o momento, estudos observacionais descrevem atividade reduzida nas horas mais quentes do dia, quando os animais se dedicam ao descanso, cecotrofia, e nado, importante para a termorregulação (HERRERA, 2013). Descrevem, ainda, aumento de atividade de forrageamento no entardecer, que eventualmente se estende até a noite (LORD, 1991; BARRETO; QUINTANA, 2013; HERRERA, 2013). Com o uso de tecnologias de rastreamento animal, entretanto, podemos observar algumas variações contexto-dependentes. Foster et al. (2013) encontraram picos de atividade na fase clara e crepuscular do dia, no Pantanal brasileiro. Enquanto Rinaldi (2014) descreveu ritmo circadiano catemeral, com picos crepusculares que podem se estender até a fase escura do dia, em área antrópica de reserva hidrelétrica, no Estado do Paraná, Brasil.

Nosso objetivo geral foi investigar, através de sistema GPS, o padrão de atividade e movimento diário de capivaras, utilizando uma abordagem comparativa entre contextos ecológicos distintos, com atividade antrópica intensa e pouca ou nenhuma atividade antrópica. Para a primeira classe, selecionamos sete áreas do interior do Estado de São Paulo, associadas a infra-estruturas humanas (desenvolvimento urbano, estradas e agricultura). Para a segunda classe, selecionamos três áreas do bioma Pantanal, nos Estados de Mato Grosso e Mato Grosso

do Sul, onde as atividades antrópicas são mínimas (TUCKER et al., 2018). Acreditamos que essa investigação produzirá informações relevantes a respeito dos ajustes comportamentais da espécie, que contribuem para sua manutenção em áreas antrópicas, e ainda, para a gestão da paisagem, que visem a promoção de segurança, saúde e bem-estar para a população humana e a espécie silvestre em foco.

Nossos objetivos específicos foram: 1) obter estatísticas descritivas do deslocamento horário e diário em áreas antrópicas e naturais; 2) avaliar o efeito do contexto ecológico sobre o deslocamento, através da seleção de modelos preditivos, que consideraram não só a temperatura e ciclo claro-escuro (variáveis já apontadas como importantes para a espécie), mas também o tipo de ambiente e a disponibilidade de recursos vegetais, como variáveis preditoras; 3) verificar diferenças entre o movimento diário realizado em áreas antrópicas e naturais, especificamente em relação às fases clara, escura e crepuscular do dia. Testamos as seguintes hipóteses: 1) ambientes antrópicos e naturais, temperatura, ciclo claro-escuro e disponibilidade de recursos serão variáveis moduladoras do deslocamento horário e diário de capivaras; 2) em ambientes antrópicos o deslocamento animal será menor, pois neles os recursos são distribuídos de maneira mais heterogênea, juntamente a barreiras, promovendo movimento menos exploratório; 3) o movimento nas fases do ciclo claro-escuro serão distintos entre ambientes antrópicos naturais, sendo mais noturno em áreas antrópicas, onde existe intensa atividade humana diurna.

2.2. Material e Métodos

Locais de estudo

Com o intuito de abranger contextos ecológicos distintos, selecionamos 10 áreas, localizadas nos Estados de São Paulo (municípios de Americana, Araras, Piracicaba, Pirassununga, Ribeirão Preto e São Paulo), Mato Grosso do Sul (Fazendas São José e Don Valdir, sub-região Nhecolândia do Pantanal) e Mato Grosso (Reserva Particular do Patrimônio Natural - RPPN do Sesc Pantanal, sub-região Poconé) (Figura 2.1). As áreas paulistas localizam-se no interior do estado, região onde a vegetação nativa encontra-se altamente fragmentada e distribuída de maneira heterogênea junto às culturas de cana-de-açúcar e eucalipto (KRONKA et al., 1993). Nessa região, há grande densidade de áreas urbanas e a densidade humana média é de $1740,85 \pm 2828,45$ indivíduos/km² (IBGE, 2010). São elas e suas características: 1) Americana: mata ciliar do Rio Piracicaba, Estação de Tratamento de Esgoto,

rodeados por matrizes agrícolas e moradias; 2) Araras: mata ciliar de lago artificial, matrizes agrícolas, áreas edificadas, no campus da Universidade Federal de São Carlos - UFSCar; 3) Piracicaba: margens do Rio Piracicaba, ribeirões Piracicamirim e Monte Olimpo, lagoas artificiais e áreas agrícolas, no campus da Universidade de São Paulo - USP; 4-5) Pirassununga: margens de lagos artificiais e áreas agrícolas, no campus da USP; 6) Ribeirão Preto: mata ciliar na extensão dos córregos Laureano e Monte Alegre, com entorno cercado, no campus da USP; 7) São Paulo: margens de lagos artificiais do Parque Estadual Alberto Löfgren, em área aberta para visitação diária.

As três áreas do Pantanal, caracterizam-se por planícies fluviolacustres, compostas por mosaico de campos abertos, capões florestados e áreas alagáveis (SILVA et al., 2000). As áreas da sub-região Nhecolândia (8, 9) apresentam predominância de cerradão e campo seco, e suas inundações são consideradas fracas a medianas (SILVA et al., 2000; RODELA; QUEIROZ NETO, 2007). Já a área de Poconé apresenta proporções próximas de cerradão e mata semidecídua, e grande proporção de campos alagados e brejos (SILVA et al., 2000).

Figura 2.1 - Localização geográfica de dez áreas de estudo localizadas nos estados de São Paulo, Mato Grosso-do-Sul e Mato-Grosso, no Brasil. As estrelas vermelhas representam municípios do Estado de São Paulo, enquanto as estrelas azuis representam áreas do bioma Pantanal brasileiro.

Fonte: a autora.

Captura de animais

Em cada uma das 10 áreas de estudo, um indivíduo foi capturado e equipado com colar GPS Lotek® “*Iridium Track M 2D Satellite Collar*”. Mesmo em áreas próximas, tivemos o cuidado de selecionar animais de grupos distintos, garantindo a independência entre indivíduos. Nas áreas paulistas, foi possível a contenção física com puçá em bretes de manejo, seguida pela contenção química com anestésico. Geralmente, a entrada de mais de um animal no brete permitiu a escolha do maior adulto para o uso do colar. No Pantanal, a escolha de indivíduo adulto se deu com base na melhor chance de captura. Utilizamos dardos anestésicos lançados por arma a gás pressurizado (DANINJECT®, Børkop, Dinamarca). Em ambas as situações, a contenção química de seu pela associação entre Quetamina (2 mg/kg) e Xilazina (0,2 mg/kg). Todos os procedimentos foram aprovados pela Comissão de Ética no Uso de animais da

Faculdade de Medicina Veterinária e Zootecnia – Universidade de São Paulo (CEUA n° 5948070314) e Instituto Brasileiro do Meio Ambiente e dos Recursos Naturais Renováveis - IBAMA/MMA (SISBIO n° 43259-1).

Coleta de dados por sistema GPS

Os colares GPS acoplados aos animais foram programados para registro de localização geográfica a cada uma hora, ao longo de períodos contínuos, que variaram entre 25 e 55 dias (Tabela 2.1). A partir dessa coleta, selecionamos apenas registros com boa acurácia, segundo o parâmetro de Diluição de Precisão (*Dilution of precision* – $DOP \leq 10$) oferecido pelo próprio collar. Obtivemos três variáveis de interesse: deslocamento por hora (DH, em metros), deslocamento diário (DD, em metros), e ângulos relativos ou de virada (em graus). As variáveis DH e DD foram utilizadas para descrição da atividade motora dos animais; os ângulos relativos foram utilizados para descrever a tortuosidade do movimento, nas fases do ciclo claro-escuro. Todas as medidas foram obtidas por meio da função `as.ltraj()` do pacote `adehabitatLT` (CALENGE, 2006), no programa R versão 3.3.3 (R CORE TEAM, 2017).

Tabela 2.1 - Informações sobre monitoramento e amostragem do movimento de capivaras (*Hydrochoerus hydrochaeris*) por colares GPS, programados para coleta em intervalos de 1h, nos Estados de São Paulo, Mato Grosso do Sul e Mato Grosso.

Animal (ID)	Sexo	Local	Período de coleta		Esforço amostral	
			Início	Final	Horas	Dias
1	♀	Americana – SP	18/06/2016	10/08/2016	1291	54
2	♀	Araras – SP	05/09/2015	15/11/2015	1333	55
3	♀	Piracicaba – SP	25/10/2015	19/12/2015	1321	55
4	♀	Pirassununga – SP	03/10/2015	03/11/2015	764	31
5	♀	Pirassununga – SP	03/10/2015	03/11/2015	758	31
6	♀	Ribeirão Preto – SP	19/07/2015	02/09/2015	1081	45
7	♀	São Paulo – SP	11/10/2015	16/11/2015	615	25
8	♀	Nhecolândia – MS	28/07/2015	05/09/2015	932	38
9	♂	Nhecolândia – MS	28/07/2015	04/09/2015	928	38
10	♀	Poconé – MT	21/07/2016	03/09/2016	1035	43
Total					10058	415

Fonte: a autora.

Caracterização das áreas de estudo

As áreas de estudo foram determinadas com base na área de vida dos animais, somada a um *buffer* em seu entorno, gerado a partir da DH máxima encontrada para cada animal (MANLY et al., 2004). A área de vida foi obtida através do estimador de Kernel (WORTON, 1989), considerando-se as isolinhas de densidade de uso de 95%. O parâmetro de suavização de referência (*href*) foi utilizado para o Kernel fixo, atribuído pela função *kernelUD* do pacote *adehabitatHR* (CALENGE, 2006). A estimativa da área de vida foi realizada no programa R 3.3.3 (R CORE TEAM, 2017) e a construção das áreas de estudo, no programa Quantum GIS, versão 2.14 (QGIS DEVELOPMENT TEAM, 2014).

Após demarcadas, as áreas foram caracterizadas quanto à disponibilidade de recursos vegetais, através do Índice de Vegetação de Diferença Normalizada (*Normalized Difference Vegetation Index* - NDVI). Este índice representa a atividade clorofiliana, variando entre -1 (baixa atividade) e 1 (alta atividade) (TUCKER; SELLERS, 1986; PETTORELLI et al., 2005). Em períodos correspondentes à coleta pelo colar GPS, obtivemos imagens *Landsat 8*, realizamos correções radiométricas das bandas 4 (Vermelho - V) e 5 (Infravermelho - IV) e processamos o cálculo do índice ($NDVI = IV - V / IV + V$), no programa Quantum GIS v. 2.14 (QGIS DEVELOPMENT TEAM, 2014). Posteriormente, importamos as imagens geradas no programa R 3.3.3 (R CORE TEAM, 2017) e obtivemos os valores do índice para cada área de estudo, através do pacote raster (HIJMANS; VAN ETTEN, 2012).

Outra característica do ambiente que obtivemos foi a temperatura (°C), a partir de registros horários de estações meteorológicas automáticas (EMA), próximas aos locais de estudo: Centro Integrado de Informações Agrometeorológicas – CIIAGRO (Americana, Ribeirão Preto); Instituto Nacional de Meteorologia – INMET (Piracicaba, São Paulo, Nhecolândia); EMA do Centro de Ciências Agrárias - UFSCar (Araras); EMA da USP Pirassununga (Pirassununga); EMA RPPN Sesc Pantanal (Poconé). Por fim, obtivemos dados referentes ao fotoperíodo de cada área através do programa Moonphase 3.3 SH (TINGSTROM, 2009), para classificação das horas do dia em relação às fases do ciclo claro-escuro do ambiente. O período entre 1h após o nascer do sol e 1h antes do pôr do sol foi considerado “Claro”; o período entre 1h antes e depois do nascer e pôr do sol foi considerado “Crepuscular”; e o período entre 1h depois do pôr do sol e 1h antes do nascer do sol foi considerado “Escuro” (VAN SHAICK; GRIFFTHS, 1996).

Análise de dados

A partir das variáveis DH e DD, obtivemos estatísticas descritivas absolutas e relativas ao ciclo 24h, para cada indivíduo. Para avaliar o efeito modulador do contexto ecológico sobre a atividade dos animais, utilizamos a análise de modelos lineares generalizados de efeitos mistos, adequada para dados não paramétricos, componentes de série temporal (medidas correlacionadas) (ZUUR et al., 2009). Para a variável dependente DH, construímos modelos em que foram considerados os efeitos fixos: 1) do tipo de ambiente (antrópico e Pantanal); 2) fases do ciclo claro-escuro (clara, crepuscular, escura); 3) temperatura; 4) disponibilidade de recursos (média de NDVI). Para a variável DD, os modelos consideraram o efeito fixo: 1) do tipo de ambiente; 2) temperatura diária média; 3) disponibilidade de recursos (média de NDVI). A construção de modelos se deu através da função `lmer()` do pacote `lme4` (BATES et al., 2015), a partir do modelo nulo, seguido de modelos simples, até os mais completos, contendo todas as variáveis preditoras e suas interações. O indivíduo foi considerado como fator de efeito aleatório em todos os modelos, e ambas as variáveis dependentes foram escalonadas em logaritmo somado a um, para melhor ajuste de resíduos. A seleção do modelo mais parcimonioso se deu com base no delta do “Critério de Informação de Akaike” corrigido ($\Delta AICc$), através da função `ICtab()` do pacote `bbmle` (BOLKER et al., 2016), juntamente com análise visual da distribuição de resíduos. Consideramos como mais parcimoniosos, os modelos que apresentaram os menores valores de ΔAIC , com diferença superior a 2,0 pontos dos demais modelos testados. Os parâmetros estatísticos foram obtidos pela função `Anova()` do pacote `car` (FOX et al., 2012).

Finalmente, analisamos o movimento animal a partir das medidas de DH e ângulos relativos, caracterizando-o como “acampado” ou “exploratório”, em relação às três fases do ciclo claro-escuro e o tipo de ambiente, “Antrópico” ou “Pantanal”. Consideramos “acampado” o movimento com DH menores e ângulos relativos maiores, e “exploratório”, o movimento com DH maiores e ângulos menores (MORALES et al., 2004; FRYXELL et al., 2008). A classificação do movimento se deu com base em diferença estatística significativa, obtida pela análise não paramétrica de Kruskal-Wallis (DH) e análise circular não paramétrica de Watson U^2 (ângulos relativos) (SIEGEL, 1979; ZAR, 1999). Especificamente para análises circulares, utilizamos o programa Oriana, versão 4.0. Todas as demais análises foram realizadas no programa R 3.3.3 (R CORE TEAM, 2017).

2.3. Resultados

Características individuais

No total, obtivemos 9780 pontos de localização geográfica com boa acurácia, sendo 6982 para áreas do Estado de São Paulo e 2798 para as áreas do Pantanal. Em média, os valores de DH e DD foram equivalentes a $62,85 \pm 97,72$ m e $1465,30 \pm 657,12$ m, respectivamente. Em relação a DH, observamos menor variação na distribuição de valores, entre animais do sudeste paulista (Figura 2.2). Para os animais do Pantanal, encontramos uma variação maior e deslocamentos maiores para os animais de Nhecolândia (08, 09), e pequena variação em torno de deslocamentos curtos para o ID 10 de Poconé (Figura 2.2). Em relação a DD, as variações individuais foram mais proeminentes. Os valores mais elevados foram correspondentes aos IDs 03, 04, 05, de áreas paulistas, IDs 08 e 09, de áreas pantaneiras. Os demais indivíduos apresentaram valores menores, destacando-se o ID 10 que, novamente, apresentou pequena variação em torno de pequenos deslocamentos diários (Figura 2.2). Quando considerado o ciclo 24h, observamos picos de maior atividade no período crepuscular para todos os indivíduos, porém houve variação individual quanto aos picos secundários: IDs 01, 05, 08, 09, 10 os apresentaram na fase clara do dia, enquanto os IDs 02, 03, 04, 06 e 07 os apresentaram na fase escura do dia (Figura 2.3).

Figura 2.2 - Boxplots de valores de deslocamento horário e diário de 10 capivaras (*Hydrochoerus hydrochaeris*), viventes em áreas antrópicas do Estado de São Paulo (1 a 7, em azul) e áreas do Pantanal de Nhecolândia (8, 9, em verde) e Poconé (10, em verde). A linha grossa do meio representa a mediana, a caixa representa o 1º e 3º quartis, os “bigodes” representam valores máximos e mínimos.

Fonte: a autora.

Figura 2.3 - Média de deslocamento por hora do ciclo 24h, de dez capivaras (*Hydrochoerus hydrochaeris*) monitoradas com colar GPS, em sete áreas distintas do Estado de São Paulo e três áreas distintas de Pantanal, localizadas nos Estados de Mato Grosso do Sul e Mato Grosso. As barras em cor rosa representam a fase clara, em cinza claro representam a fase crepuscular, e em cinza escuro, fase escura do ciclo 24h.

Fonte: a autora.

Efeito do contexto e variáveis ambientais sobre atividade e movimento

Em média, os valores de DH e DD foram equivalentes a $63,47 \pm 100,49$ m e $1489,70 \pm 645,96$ m para áreas antrópicas, $61,30 \pm 90,43$ m e $1416,74 \pm 674,85$ m para o Pantanal. Em relação ao ciclo 24 horas, em áreas antrópicas, observamos maior deslocamento em horários crepusculares e noturnos. No amanhecer, observamos queda de atividade antes da elevação da temperatura, enquanto no ocaso, observamos aumento de atividade após a queda de temperatura (Figura 2.4-A). Em áreas do Pantanal, observamos concentração de atividade nas horas da fase clara, com proeminente concentração a partir do meio dia, atingindo pico máximo no ocaso. A atividade ocorre mesmo frente a temperaturas elevadas, exceto no amanhecer (Figura 2.4-B).

Figura 2.4 - Média da temperatura do ambiente e deslocamento de capivaras (*Hydrochoerus hydrochaeris*), ao longo do ciclo 24 horas, em áreas antrópicas do Estado de São Paulo (A) e do Pantanal de Nhecolândia e Poconé (Estados de Mato Grosso do Sul e Mato Grosso, respectivamente) (B).

Fonte: a autora.

Através do NDVI, observamos que a vegetação é mais homogênea nas áreas do Pantanal, e mais heterogênea nas demais áreas paulistas, como esperado (Figura 2.5). Poconé possui maior disponibilidade de vegetação estruturada, com grande porte, seguida das áreas antrópicas presentes em Pirassununga e São Paulo. O Pantanal de Nhecolândia possui vegetação com estrutura intermediária, o que condiz com a grande proporção de campos abertos presentes na área, enquanto Ribeirão Preto, Americana, Piracicaba e Araras foram as áreas mais heterogêneas, com menores valores de NDVI (Figura 2.5).

Observamos os menores deslocamentos em área mais homogênea e com maior disponibilidade de vegetação (ID 10 - Poconé), e os maiores deslocamentos em área heterogênea com vegetação menos densa (ID 03 - Piracicaba). Entretanto, entre esses dois extremos, observamos respostas comportamentais variadas, que não deixam uma correlação evidente entre DH, DD e NDVI, especialmente entre as áreas do Estado de São Paulo. Dentre as áreas com menores escores de NDVI, por exemplo, o ID 06 (Ribeirão Preto) deslocou cerca de 50% menos que o ID 03, evidenciando a plasticidade da espécie, ou ainda, efeitos locais específicos não necessariamente ligados à disponibilidade de vegetação.

Figura 2.5 - Curvas de densidade do Índice de Vegetação de Diferença Normalizada (*Normalized Difference Vegetation Index*-NDVI), obtidos para 10 áreas de estudo, localizadas no Estado de São Paulo (ID 1-7), Mato Grosso do Sul (ID 8-9) e Mato Grosso (ID 10). A cor azul representa locais com intensa atividade antrópica, a cor verde representa áreas do bioma Pantanal com pouca atividade antrópica.

Fonte: a autora.

Dentre os modelos preditivos construídos, considerando-se primeiramente o deslocamento horário, o mais parcimonioso considerou a interação entre o tipo de ambiente e demais variáveis testadas (ciclo claro-escuro, temperatura, NDVI) (Tabela 2.2). Para o deslocamento diário, o modelo mais parcimonioso, novamente, considerou a interação entre o tipo de ambiente e demais variáveis (Tabela 2.2).

Observamos que o tipo de ambiente, com maior e menor atividade humana, e o NDVI não apresentaram efeito significativo sobre as variáveis de deslocamento, quando consideradas preditoras isoladas. Efeito significativo foi encontrado para o ciclo claro-escuro, em relação a

DH, e para a temperatura do ambiente, em relação a DH e DD. As interações apresentaram efeito modulador significativo sobre DH e DD, ressaltando a importância da abordagem sobre contexto ecológico, adotada nesse estudo.

Tabela 2.2 - Parâmetros estatísticos de modelos lineares generalizados de efeitos mistos, preditivos para o deslocamento horário (DH, em metros) e diário (DD, em metros) de 10 capivaras (*Hydrochoerus hydrochaeris*), viventes em locais com intensa (áreas do Estado de São Paulo) e pouca atividade antrópica (bioma Pantanal, Estados de Mato Grosso do Sul e Mato Grosso). Todos os modelos consideraram o efeito aleatório do indivíduo. DH e DD foram logaritmizados e somados a um, para melhor ajuste de resíduos (Nível de significância: $p < 0,05$).

Var. dependente	Parâmetro	Estimativa	Erro Padrão	t-valor	X ²	G.L.	p-valor
Log(DH+1)	Intercepto	1.32	0.51	2.55			
	Tipo: Pantanal	4.98	1.06	4.66	0.00	1	0.94
	CL-E: Crepusculo	1.23	0.04	29.07	754.34	2.00	<2.2E-16*
	CL-E: Escuro	0.65	0.04	15.98			
	Temperatura	0.04	0.00	11.36	139.83	1	<2.2E-16*
	NDVI	0.79	1.11	0.71	2.14	1	0.14
	Pantanal: crepusculo	-1.06	0.10	-10.38	162.88	2	<2.2E-16*
	Pantanal: escuro	-1.16	0.09	-11.85			
	Pantanal: temperatura	-0.01	0.00	-2.57	6.63	1	0.01*
	Pantanal: NDVI	-7.50	2.06	-3.62	13.16	1	2.85E-04*
Log(DD+1)	Intercepto	6.41	0.61	10.49			
	Tipo: Pantanal	4.05	1.26	3.20	0.02	1	0.88
	Temperatura	0.03	0.01	3.70	6.67	1	0.009*
	NDVI	-0.16	1.26	-0.13	2.77	1	0.09
	Pantanal: Temperatura	-0.05	0.01	-2.80	7.85	1	0.005*
	Pantanal: NDVI	-5.65	2.36	-2.39	5.71	1	0.01*

Fonte: a autora.

Em relação às análises de movimento da capivara, observamos forte efeito das três fases do ciclo claro-escuro em ambos os contextos, antrópico e Pantanal. Em áreas antrópicas, encontramos diferenças significativas em relação a DH e aos ângulos de virada (Figura 2.6). Na fase crepuscular, os animais apresentaram movimento exploratório, sugerido pelos maiores deslocamentos ($107,54 \pm 128,11$ m) e menores ângulos ($41,16 \pm 147,83^\circ$). Na fase escura, apresentaram picos secundários de deslocamento ($63,02 \pm 102,39$ m) juntamente com ângulos elevados ($171,17 \pm 124,87^\circ$); e na fase clara, apresentaram menores deslocamentos ($35,73 \pm 61,22$ m), novamente com ângulos elevados ($177,21 \pm 98,92^\circ$), configurando um movimento acampado para essas duas fases, porém com maior atividade motora na fase escura (Figura 2.7).

Considerando-se os indivíduos viventes no Pantanal, observamos diferenças significativas de DH entre as três fases do ciclo claro-escuro, porém, os ângulos de virada das fases clara e escura foram similares. Distinguiram-se apenas os ângulos da fase crepuscular (Figura 2.6). Na fase crepuscular, os animais também apresentaram movimento exploratório, sugerido pelos maiores deslocamentos ($87,40 \pm 106,08$ m) e menores ângulos ($13,80 \pm 131,98^\circ$). Na fase clara, observamos picos secundários de deslocamento ($77,13 \pm 102,11$ m) juntamente com os maiores ângulos ($201,80 \pm 141,75^\circ$); na fase escura, os deslocamentos foram menores ($33,59 \pm 56,89$ m) e com ângulos elevados ($163,38 \pm 127,42^\circ$), configurando um movimento acampado para essas duas fases, porém com maior atividade motora na fase clara (Figura 2.8).

A comparação entre indivíduos de áreas antrópicas e Pantanal mostra que ambos os grupos apresentaram mesmo padrão de atividade e movimento na fase crepuscular. Entretanto, parecem inverter seus padrões de deslocamento em relação às fases clara e escura do dia (Figura 2.6, 2.7, 2.8).

Figura 2.6 - Parâmetros estatísticos obtidos em análises comparativas de ângulos relativos (metade superior da matriz, teste circular não paramétrico de Watson U²) e deslocamento horário (metade inferior da matriz, teste não paramétrico de Kruskal-Wallis) de capivaras (*Hydrochoerus hydrochaeris*), em relação a seis categorias que envolvem tipo de ambiente e ciclo-claro-escuro. As linhas superiores apresentam parâmetros dos testes (U² e Z, respectivamente), enquanto linhas inferiores apresentam valor de significância do teste (p<0,05). Resultados em destaque (negrito) mostram ausência de diferença para a diáde.

		Teste Watson U ²					
		Antrópico			Pantanal		
		Claro	Crepúsculo	Escuro	Claro	Crepúsculo	Escuro
Antrópico	Claro	-	3,141 < 0.001*	1,111 < 0.001*	1,054 < 0.001*	2,18 < 0.001*	0,881 < 0.001*
	Crepúsculo	- 23.94 0.00*	-	0,715 < 0.001*	0,251 < 0.02*	0,103 > 0.2	0,395 < 0.001*
	Escuro	-9.69 0.00*	15.20 0.00*	-	0,141 > 0.1	0,678 < 0.001*	0,046 > 0.5
Pantanal	Claro	- 14.08 0.00*	4.90 0.00*	-7.08 0.00*	-	0,274 < 0.01*	0,137 > 0.1
	Crepúsculo	- 16.32 0.00*	1.11 0.13	-9.97 0.00*	-3.01 0.00*	-	0,528 < 0.001*
	Escuro	0.37 0.36	19.82 0.00*	7.93 0.00*	12.49 0.00*	14.74 0.00*	-
		Teste Kruskal-Wallis					

Fonte: a autora.

Figura 2.7 - Frequência dos ângulos relativos (com ângulo médio e intervalo de confiança de 95%, em vermelho) e deslocamento horário, em fases do ciclo claro-escuro, obtidos para sete capivaras (*Hydrochoerus hydrochaeris*) viventes em áreas antrópicas do Estado de São Paulo, entre 2015-2016.

Fonte: a autora.

Figura 2.8 - Frequência dos ângulos relativos (com ângulo médio e intervalo de confiança de 95%, em vermelho) e deslocamento horário, em fases do ciclo claro-escuro, obtidos para três capivaras (*Hydrochoerus hydrochaeris*) viventes em áreas do Pantanal, nos Estados de Mato Grosso do Sul e Mato Grosso, entre 2015-2016.

Fonte: a autora.

2.4. Discussão

Variações individuais-locais

As métricas de atividade motora obtidas evidenciam a grande variabilidade de respostas comportamentais da capivara, especialmente em relação ao deslocamento diário e organização temporal do deslocamento horário, ao longo do ciclo 24 horas. Quando olhamos para os indivíduos, observamos padrões distintos de deslocamento, mesmo quando esses se encontram em áreas similares. Entre as áreas de Pirassununga, por exemplo, os IDs 04 e 05 apresentaram picos secundários de atividade invertidos. Dentre as áreas mais heterogêneas do Estado de São Paulo, os menores valores de DH e DD observados (ID 06, Ribeirão Preto) representaram cerca de 50% dos mais elevados (ID 03, Piracicaba), refletindo estratégias distintas de movimento. Tais variações podem estar ligadas tanto a fatores endógenos, como a capacidade de habituação aos distúrbios antrópicos ou a personalidade dos animais (MARTIN; REALE, 2008; LOWRY et al., 2013), como a características específicas da área de vida de cada animal. Em Ribeirão Preto, por exemplo, as menores médias de DH e DD podem estar relacionadas à presença de barreira física, implementada para impedir o contato das capivaras com seres humanos (SALTUNE et al., 2018).

Diante da maior heterogeneidade e evidente gradiente de densidade de vegetação entre as sete áreas do Estado de São Paulo, é esperado então maior plasticidade da espécie nessas áreas, uma vez que provavelmente apresentam padrões distintos de distribuição de fontes de recursos (e.g. corpos d'água, áreas de pastagem, cultivos agrícolas) (FERRAZ et al., 2009), presença de barreiras artificiais (BLUMSTEIN; FERNÁNDEZ-JURICIC, 2010) e até atividades antrópicas local-específicas, relacionadas a trânsito de pessoas e veículos (SOL; LAPIEDRA; GONZÁLEZ-LAGOS, 2013). Em áreas do Pantanal, mais homogêneas, esperávamos deslocamentos também mais homogêneos, entretanto, novamente observamos algumas variações. Em Poconé, área mais homogênea e com vegetação densa, encontramos os menores valores de deslocamento, que podem estar relacionados à menor mobilidade dos animais nesse tipo de paisagem, mas também à distribuição de recursos, como campos de pastagem, de maneira restrita (HERRERA et al., 2011). Já em áreas de Nhocolândia, observamos deslocamentos maiores dos IDs 08 e 09, porém com pequena diferença interindividual, entre macho e fêmea ($\sigma > \phi$), o que pode estar relacionado a diferentes estratégias de defesa de território e busca por parceiros (RINALDI, 2014), ou simplesmente a uma idiosincrasia.

Modelos preditivos do deslocamento de capivaras

Ao investigar os fatores moduladores da atividade motora da capivara, encontramos modelos preditivos complexos que consideraram significativa a interação entre o tipo de ambiente (antrópico e Pantanal) e o ciclo-claro-escuro, temperatura e disponibilidade de recursos vegetais. O ciclo claro-escuro e a temperatura apresentaram efeito significativo quando consideradas isoladamente ou agregadas ao tipo de ambiente, o que ressalta o forte efeito modulador dessas variáveis sobre o comportamento da espécie (BARRETO; QUINTANA, 2013).

Em áreas antrópicas, foi evidente a baixa atividade na fase diurna, quando ocorrem as temperaturas mais elevadas, e maior deslocamento no crepúsculo, seguido do período noturno. Essa organização temporal pode estar ligada ao descanso e nado, nas horas mais quentes do dia (HERRERA, 2013), mas também ao desvio da intensa atividade humana, que ocorre no período diurno (GAYNOR et al., 2018). Em estudo recente com os mesmos animais, Dias (2019) encontrou que capivaras de áreas antrópicas apresentam menor seleção de áreas abertas e uso preferencial de bordas de matas próximas à água, na fase diurna, ressaltando a importância desse habitat como refúgio para a espécie, onde existe exposição aos distúrbios humanos.

Ao contrário do observado em áreas antrópicas, no Pantanal, encontramos concentração de atividade na fase clara, especialmente no período da tarde, em detrimento da manhã, com picos maiores ocorrendo no crepúsculo, e pouca atividade noturna. Nesse ambiente, deslocamentos ocorreram mesmo em temperaturas elevadas, embora os picos maiores tenham ocorrido antes da elevação e posterior à queda de temperatura, justificando a correlação negativa aqui encontrada. A alocação de atividades para a fase diurna, com sugestivo custo para a termorregulação, pode estar relacionada à presença de predadores com hábitos mais crepusculares e noturnos, como a onça-pintada (*Panthera onca*) e onça-parda (*Puma concolor*), abundantes no Pantanal (ALHO et al., 2011; FOSTER et al., 2013). Dias (2019) encontrou, para os mesmos indivíduos, maior seleção de áreas de pastagens abertas durante o dia, e seleção de áreas próximas a corpos d'água durante a noite, sugerindo estratégias presa-predador de redução de riscos. Tais comportamentos podem estar relacionados ao forrageamento durante o dia e crepúsculo, quando seu predador está menos ativo ou iniciando suas atividades; e atividades reduzidas em locais com boas rotas de fuga para a água (BARRETO; QUINTANA, 2013).

Em relação à disponibilidade de recursos vegetais, quando observado seu efeito estrito, não encontramos significância sobre o deslocamento da capivara. Acreditamos que a variabilidade de condições ambientais e respostas comportamentais obtidas para as áreas de São Paulo, sejam responsáveis pela ausência de relação evidente. Quando consideradas apenas as áreas do Pantanal, a correlação negativa fica mais evidente, provocando o resultado obtido na análise de modelos mistos. A correlação negativa contraria a hipótese inicial deste estudo. Em áreas do Pantanal, onde há homogeneidade de distribuição e maior densidade de recursos, esperávamos deslocamentos maiores, uma vez que não existem barreiras artificiais que pudessem controlar a mobilidade, como em ambientes antrópicos (TUCKER et al., 2018). Esperávamos capturar esse efeito, especialmente para o deslocamento diário, de maior escala. Ao contrário disso, encontramos deslocamentos menores frente a valores elevados de IVDN, como no Pantanal de Poconé (ID 10); e deslocamentos elevados em áreas com baixo IVDN, como a área paulista de Piracicaba (ID 03).

Essas variações podem estar relacionadas à quantidade e distribuição de recursos e diferentes estratégias de forrageamento ótimo. Para grandes herbívoros, como a capivara, é possível o aumento da tortuosidade e menores velocidades em ambientes com alta densidade de recursos, como as áreas do Pantanal (KNEGT et al., 2007; OWEN-SMITH; FRYXELL; MERRIL, 2010). Em áreas heterogêneas, como as do Estado de São Paulo, compostas por mosaico de culturas agrícolas, pastagens e matas associadas a áreas urbanas, a distribuição de recursos em manchas esparsas pode eliciar movimentos mais retilíneos e com maior velocidade, de modo a aumentar a chance de encontro e visitação de todas as fontes disponíveis (KNEGT et al., 2007; FERRAZ et al., 2009). É válido ressaltar que para entender o movimento da capivara em fina escala, nesses ambientes, é preciso se considerar as características locais específicas de forma dinâmica. Os ciclos de cultivos agrícolas, por exemplo, podem facilmente alterar as estratégias de forrageamento ótimo, e promover até movimentos de longo alcance para colonização de novas áreas (FERRAZ et al., 2009). Eventos de caça, perseguição e manejo podem também eliciar estratégias de evitação de riscos, alterando rotas e áreas de forrageamento (BLUMSTEIN; FERNÁNDEZ-JURICIC, 2010).

Movimento ao longo do ciclo claro-escuro, em áreas antrópicas e naturais

As análises de movimento em função do ciclo claro-escuro, revelaram que capivaras realizam maior atividade em períodos crepusculares, independentemente do contexto ecológico, no qual estão inseridas. Nesse período, executaram movimento exploratório, mais

retilíneo e com deslocamentos mais elevados, indicando maior investimento energético em busca intensiva de alimento (KNEGT et al., 2007; CALENGE; DRAY; ROYER-CARENZI, 2009). A atividade crepuscular é amplamente descrita para grandes herbívoros, e está relacionada a evitação de temperaturas elevadas e predadores (VOGLIOTTI, 2003; NIEVAS, 2012; OWEN-SMITH; FRYXELL; MERRIL, 2010).

Em relação ao movimento nas fases clara e escura, entretanto, observamos algumas diferenças em relação ao tipo de ambiente. Em áreas do Estado de São Paulo, embora o movimento tenha sido acampado, com elevados ângulos de virada em ambas as fases, observamos maiores deslocamentos noturnos, em detrimento dos diurnos, que foram 44% menores, aproximadamente. Esses resultados sugerem que a atividade de forrageamento parece se estender até a noite, porém em menor intensidade. Como já relatado aqui, os animais parecem forragear no amanhecer, ocupar áreas florestais restritas durante o dia (DIAS, 2019), onde manchas de gramíneas são mais escassas, e voltam a forragear mais intensamente no entardecer, até a noite. Os deslocamentos mais elevados no crepúsculo sugerem comportamento com maior investimento de busca; já em período noturno, parecem realizar movimentos mais tortuosos, de modo a otimizar a eficiência de aquisição de recursos, já encontrados (KNEGT et al., 2007; OWEN-SMITH; FRYXELL; MERRIL, 2010). Os resultados encontrados por Dias (2019) corroboram com essa interpretação, uma vez que observou seleção significativa de recursos alimentares no período noturno, em áreas antrópicas.

Em áreas do Pantanal, novamente observamos movimento acampado, nas fases clara e escura, porém os maiores deslocamentos ocorreram no período diurno, em detrimento do noturno, que foi 56% menor, aproximadamente. Esses resultados sugerem que o forrageamento ocorre no amanhecer, aumenta gradualmente, especialmente a partir de 11-12h00, justificando o elevado intervalo de confiança encontrado para os ângulos de virada na fase clara, até pico máximo no entardecer, quando encontramos movimento exploratório. Novamente, os resultados obtidos por Dias (2019) corroboram com essa previsão, pois indicam que esses animais apresentam forte seleção por áreas de pastagens no período diurno, enquanto no período noturno, selecionam áreas próximas a corpos d'água para descanso e possível rota de fuga de predadores.

Esses resultados ressaltam a flexibilidade comportamental da capivara, especialmente sobre como organizam suas atividades ao longo do ciclo 24 horas, em função do desvio a potenciais riscos. Associamos tal risco aos distúrbios humanos mais diurnos, em áreas

antrópicas (GAYNOR et al., 2018; DIAS, 2019), e a predadores naturais mais noturnos, no Pantanal (FOSTER et al., 2013; DIAS, 2019). A tomada de decisão quanto à atividade de forrageamento parece ser modulada pelo *trade-off* entre aquisição de recursos e risco de predação/distúrbio, em que os custos de busca por alimento e exposição a potenciais riscos de morte precisam ser compensados pelo benefício da aquisição energética (MOREIRA et al., 2013; LOWRY et al., 2013). Em ambos contextos ecológicos, observamos a manutenção de forrageamento mais eficiente em período crepuscular, reforçando o elevado valor adaptativo desse traço comportamental para a espécie.

2.5. Conclusões

A abordagem comparativa dos padrões de atividade e movimento diário de capivaras gerou informações relevantes sobre os ajustes comportamentais dessa espécie sinantrópica. Ao olhar para os indivíduos e sua área de vida, reforçamos que a espécie se encontra em ambientes muito variáveis que, nesse estudo, contemplaram áreas antrópicas mais heterogêneas, antrópicas mais florestadas, Pantanal com predomínio de vegetação aberta e Pantanal com maior densidade de mata. Detectamos que as características desses ambientes, como o ciclo claro-escuro, temperatura e disponibilidade de recursos vegetais atuam como moduladores do deslocamento, refletindo diferentes organizações de atividades, ao longo do ciclo 24 horas.

A organização temporal de movimento revelou estratégias distintas de desvio de riscos, sendo esses relacionados aos distúrbios humanos, em áreas antrópicas, como o Estado de São Paulo, e a predadores naturais, em ambientes mais conservados como o Pantanal. Os resultados obtidos reforçam os impactos da atividade humana sobre a flexibilização do comportamento da fauna nativa, mas deixam evidente que espécies sinantrópicas, como a capivara, possuem um arcabouço de repertórios que favorece sua aptidão em ambientes diversos. As informações aqui produzidas contribuem para previsões e planejamentos de manejo da capivara e paisagens antrópicas, de maneira a diminuir riscos de conflito humano-fauna.

2.6. Agradecimentos

O desenvolvimento desse estudo contou com o financiamento e suporte de grande equipe de pesquisadores, membros do Projeto Temático da Fundação de Amparo à Pesquisa do Estado de São Paulo - FAPESP, intitulado “Capivaras, carrapatos e febre maculosa” (Processo: 2013/18046-7), coordenado pelo Prof. Dr. Marcelo Bahia Labruna. A todos os parceiros,

agradecemos por toda dedicação em gerar um rico banco de dados, abrangendo informações biológicas em amplo espectro de ambientes brasileiros, onde a capivara está presente. São eles: Prof. Dr. Marcelo Bahia Labruna, Dr. Francisco Borges Costa, Dra. Vanessa do Nascimento Ramos, Dr. Hermes Ribeiro Luz e Médico veterinário Hector Ribeiro Benatti, da Faculdade de Medicina Veterinária e Zootecnia – Universidade de São Paulo; Profa. Dra. Kátia Maria P. M. B. Ferraz, Prof. Dr. Alexandre Reis Percequillo, bióloga Beatriz Lopes e bióloga Lidiani Correa, da Escola Superior de Agricultura “Luiz de Queiróz” – Universidade de São Paulo; Profa. Dra. Maria Estela Gaglianone Moro, da Faculdade de Zootecnia e Engenharia de Alimentos – Universidade de São Paulo; Prof. Dr. Vlamir José Rocha e MSc. Thiago da Costa Dias, da Universidade Federal de São Carlos; Dr. Ubiratan Piovezan, Empresa Brasileira de Pesquisa Agropecuária - Centro de Pesquisas Agropecuária do Pantanal – CPAP; Dr. José Brites Neto e Jardel Brasil, da Secretaria Municipal de Saúde de Americana – SP; Dr. Celso Eduardo Souza, da Superintendência de Controle de Endemia – SUCEN – Mogi Guaçu – SP; Prof. Dr. Matias Pablo Juan Szabó da Faculdade de Medicina Veterinária – Universidade Federal de Uberlândia – MG; Prof. Dr. Daniel Moura Aguiar e Prof. Dr. Richard Campos Pacheco, da Faculdade de Agronomia e Medicina Veterinária – Universidade Federal do Mato Grosso – MT.

Agradecemos, ainda, pelo fornecimento de dados climáticos, ao Prof. Dr. José de Souza Nogueira, coordenador do projeto “Mudanças climáticas na Amazônia: reflexo no Pantanal Mato-grossense” (Chamada Nº 68/2013 MCTI/CNPq/FNDCT - Ação Transversal - Programa de Grande Escala da Biosfera-Atmosfera na Amazônia – LBA, Processo CNPq: 457824/2013-1), e ao Centro Integrado de Informações Agrometeorológicas – CIIAGRO – SP.

3. Capítulo 2:

Socioecologia de capivaras (*Hydrochoerus hydrochaeris*) em área antrópica do sudeste brasileiro: explorando as relações entre ambiente, demografia e a sociobiologia

3.1. Introdução

Contextos ecológicos são fortes moduladores da distribuição e abundância de uma espécie, ao longo do tempo (MORRISON; MARCOT; MANNAN, 1998). Em espécies sociais, não só influenciam o tamanho populacional, estrutura demográfica e densidade, mas também acabam interferindo em aspectos sociais dependentes da densidade, como níveis de afiliação e agressão, e probabilidades de dispersão (RANDALL et al., 2005; VERDOLIN, 2009; BLUMSTEIN, 2010). Em ambientes antrópicos, as constantes transformações criam pressões ecológicas diversas, que demandam alta plasticidade comportamental de espécies sociais (ANTHONY; BLUMSTEIN, 2000). A fragmentação de habitats naturais, implementação de culturas agrícolas e pecuária alteram a distribuição e abundância de recursos, interferindo na competição e agressividade entre indivíduos (BLUMSTEIN; FERNÁNDEZ-JURICIC, 2010; TUOMAINEN; CANDOLIN, 2011; DI VIRGILIO; MORALES, 2016). Em espaços com constantes conflitos humano-fauna, injúrias diretas, como perseguição ou caça, ou ainda, ações de manejo podem remover indivíduos “chave”, interferindo na coesão e estabilidade de grupos sociais (BLUMSTEIN; FERNÁNDEZ-JURICIC, 2010).

A capivara (*Hydrochoerus hydrochaeris* Linnaeus, 1766) é um roedor social neotropical muito frequente em paisagens antrópicas (MOREIRA et al., 2013). Com hábito semi-aquático e pastador, os grupos ocupam áreas com três itens essenciais, bastante frequentes nesses ambientes: água (termorregulação, cópula e refúgio), mata (refúgio) e campos de gramíneas (alimentação) (BARRETO; QUINTANA, 2013). Para esses animais, os benefícios da vida em grupo (e.g. defesa mais eficiente de recursos, risco reduzido de predação e cuidado efetivo de juvenis) (ARMITAGE, 1981; BLUMSTEIN; ARMITAGE, 1998) são potencializados pela flexibilidade na dieta (e.g. consumo de cultivos agrícolas) e alta capacidade reprodutiva, o que favorece as altas densidades em ambientes antrópicos (MOREIRA et al., 2013; ROSALINO; VERDADE; LYRA-JORGE, 2014). Nas últimas décadas, a espécie tem sido ligada a danos econômicos a ecossistemas agrícolas, acidentes em vias de tráfego de veículos e risco à saúde pública, uma vez que é hospedeira de microrganismos zoonóticos (VERDADE; FERRAZ, 2006; HUIJSER et al., 2013). Tais conflitos têm gerado a caça ilegal e muita discussão sobre métodos de controle, especialmente em áreas urbanas (PEREIRA; ESTON, 2007; RODRIGUES et al., 2017).

Os grupos são unidades sociais estáveis, compostas por machos e fêmeas adultas com seus filhotes, que podem passar meses e até anos juntos (SCHALLER; CRAWSHAW, 1981).

A razão sexual apresenta maior proporção de fêmeas, característica que vem sendo ligada ao sistema de acasalamento poligínico da espécie (HERRERA et al., 2011). A organização social parece apresentar uma estrutura hierárquica flexível, visto que diferentes autores descrevem organizações distintas: linear entre machos (HERRERA; MACDONALD, 1993; FERRAZ et al., 2013), não linear entre fêmeas (FERRAZ et al., 2013), linear entre fêmeas (NOGUEIRA-FILHO et al., 2017), dominância de um subgrupo de indivíduos (OLIVEIRA-UENO, 2017). Entretanto, parece haver um consenso sobre o destaque social de um macho dominante, geralmente responsável pela maioria das cópulas (RODRIGUES, 2013). Geralmente, esse é o maior animal do grupo e possui desenvolvimento da glândula nasal, chamada *morriolo*, cujo papel parece estar ligado a marcação de território (MACDONALD; HERRERA, 2013). Fêmeas são geralmente aparentadas e realizam alocuidado de filhotes, sugerindo uma estratégia de aptidão abrangente (MACDONALD, 1981; NOGUEIRA et al., 2000). A sincronização de nascimentos em estações mais chuvosas parece ser uma estratégia de aumentar ainda mais o sucesso reprodutivo, quando recursos são mais abundantes (MOREIRA et al., 2013).

Em paisagens antrópicas, com alta densidade de recursos e capivaras, geralmente os grupos são maiores e é mais frequente a proporção de indivíduos dispersores e/ou flutuadores (animais que não se associam a um grupo específico), em consequência da elevada competição intra e intergrupos (FERRAZ et al., 2001; HERRERA et al., 2011). O aumento da seletividade pode provocar maiores níveis de agressividade e defesa de território pelos indivíduos (MAHER, 2000), interferindo as taxas de filopatria e dispersão (HERRERA et al., 2011). A proporção sexual de grupos pode sofrer flutuações, com profundas implicações para a seleção sexual, agressividade intrasexual e eficiência reprodutiva (SALAS, 1999). A flutuação no número de fêmeas pode interferir diretamente no cuidado e taxa de sobrevivência de filhotes, especialmente nos primeiros seis meses de vida (HERRERA; MACDONALD, 1987); a de machos, dominantes ou submissos, coloca em risco a eficiência de vigilância contra predadores e defesa de território contra coespecíficos (HERRERA et al., 2011).

Tais características evidenciam a complexidade em se traçar planos de manejo para grupos de capivaras, uma vez que a dinâmica populacional está atrelada ao comportamento social da espécie (MALDONADO-CHAPARRO; BLUMSTEIN, 2008). As tomadas de decisões podem ter consequências importantes não somente sobre a viabilidade populacional, mas também sobre ecossistemas e aumento da chance de transmissão de zoonose (LABRUNA, 2013; DIAS, 2019). Embora muitos estudos tenham abordado a dinâmica populacional, investigando traços demográficos, uso e seleção de recursos, poucos se aprofundaram na

dinâmica social de grupos e como o ambiente pode influenciá-la. Neste estudo, tivemos essa abordagem em foco, explorando o ambiente antrópico do Estado de São Paulo, região em que a espécie ocorre em alta densidade, e onde planos de ação vem sendo implementados nas últimas décadas (VERDADE; FERRAZ, 2006).

Em nosso estudo, tivemos em foco um grupo vivente em contexto peculiar: submetido ao manejo de restrição de habitat, através de implementação de barreira física, supostamente para evitar confrontos diretos e disseminação de carrapatos presentes nas capivaras, em áreas de trânsito humano. Esse tipo de manejo tem se tornado frequente em espaços urbanos, mesmo sem estudos prévios de seu impacto sobre a densidade ecológica, qualidade das interações interindividuais e padrões de dispersão. Nossos objetivos específicos foram: 1) avaliar o efeito da restrição de habitat sobre o uso do espaço e densidade ecológica; 2) investigar mecanismos de filopatria e dispersão no contexto de restrição de espaço físico; 3) caracterizar as interações sociais, relacionando-as aos traços demográficos do grupo; 4) avaliar o efeito da flutuação de recursos e aspectos climáticos sobre traços demográficos, níveis de agressão, de afiliação e taxa de cuidado parental, através da seleção de modelos preditivos. Testamos as hipóteses: 1) a restrição de habitat diminuirá a área de vida, tamanho e densidade do grupo; 2) a densidade será moduladora das interações intragrupo, em correlação positiva, especialmente com interações agonísticas; 3) a sazonalidade do ambiente será moduladora da densidade e interações sociais intragrupo: em estação quente e úmida, haverá maior densidade de recursos e capivaras, maior afiliação e cuidado parental, e menor agressividade; em estação de estiagem, a menor densidade de recursos aumentará a agressividade, e serão menores a afiliação e cuidado parental.

3.2. Material e Métodos

Área de estudo

O presente estudo foi realizado no campus da Universidade de São Paulo, localizado na cidade de Ribeirão Preto, Estado de São Paulo, Brasil (21°11'S; 47°43'O). A área possui 581 hectares, em que se encontram áreas edificadas, estradas pavimentadas, bosques e canteiros, área de reflorestamento, e dois córregos (Laureano e Monte Alegre) circundados por Floresta Estacional Semidecidual - FES, em estágio avançado de regeneração (HENRIQUES, 2003; KAWASAKI et al., 2007) (Figura 3.1). No ano de 2013, a área de estudo sofreu uma ação de manejo que promoveu o cercamento de, aproximadamente, 7 km de entorno da FES, para impedir o movimento de capivaras em áreas de circulação humana (Figura 3.1). Desde então,

restaram cerca de 51,3 hectares para a circulação de fauna, associada aos corpos d'água e FES. Ambos os córregos foram mantidos livres para a passagem de animais, exceto o extremo leste da área de estudo, em que barreiras foram implementadas até mesmo dentro do córrego. O clima da área possui duas estações bem marcadas: seca e fria, entre maio e setembro; quente e chuvosa, entre outubro e abril (NIMER, 1989).

Figura 3.1 – Localização geográfica e característica paisagística do campus da Universidade de São Paulo, localizado em Ribeirão Preto, São Paulo.

Fonte: Mapa de classificação paisagística de Bruna Lima Ferreira, bióloga do Laboratório de Etologia e Bioacústica, Faculdade de Filosofia, Ciências e Letras de Ribeirão Preto.

Animais

Esse estudo teve em foco um grupo de capivaras, vivente na região sudeste do campus USP-Ribeirão Preto. Antes do cercamento da FES (2012-2013), o grupo apresentava cerca de $8,92 \pm 5,43$ indivíduos, sua área de vida era de aproximadamente 59,70 hectares, que incluíam a FES e áreas gramadas do campus universitário (SUZUKI, 2015; SALTUNE et al., 2018).

Área de manejo e coleta de dados

Entre jul/2015-ago/2017, utilizamos uma área de manejo com 1087 m² (29 x 37,5 m) (21°10'21.03"S; 47°51'15.48"O), anexa à FES e com livre acesso à fauna, onde oferecemos alimento semanalmente (cana-de-açúcar, 10 kg/semana), com o intuito de atrair as capivaras para a realização dos seguintes procedimentos: 1) capturas anuais para identificação e mensuração de presença/ausência de indivíduos; 2) acoplamento de colar GPS, para estimativa de área de vida e cálculo de densidade; 3) contagem contínua do número de indivíduos; 4) mensuração contínua da frequência de interações sociais. Todos os procedimentos realizados com os animais foram aprovados pela Comissão de Ética no Uso de animais da Faculdade de Medicina Veterinária e Zootecnia – Universidade de São Paulo (CEUA n°5948070314) e Instituto Brasileiro do Meio Ambiente e dos Recursos Naturais Renováveis - IBAMA/MMA (SISBIO n°56473-1).

- Capturas:

Capturas ocorreram anualmente (jul/2015/2016, ago/2017), sempre que garantida a entrada de um número de animais próximo ao estimado para o tamanho do grupo, na área de manejo. Uma equipe de veterinários e biólogos realizou contenção física com puçá, seguida de contenção química com associação de Quetamina (2 mg/kg) e Xilazina (0,2 mg/kg). Sob ação anestésica profunda, os animais foram submetidos ao exame de apalpação para identificação do sexo, coleta de dados biométricos, e marcação através de: 1) “microchip” subcutâneo na região dorsal; 2) brinco específico para a espécie (Anilhas Capri ®); 3) descolorante de pelos; 4) marcação a frio com hidróxido de sódio; 4) coleiras artesanais (lona PVC ou mangueira de incêndio), enumeradas com bordado e pintura (tinta industrial), fechadas com presilhas de aço inoxidável. Ao término dos procedimentos, a ação anestésica foi inibida através da administração de ioimbina (0,2 mg/kg). A soltura dos animais se deu apenas após a recuperação completa do efeito anestésico, garantindo que não acessariam a água, evitando possível afogamento.

- Colar GPS e estimativa da área de vida

Para estimativa de área de vida, um único indivíduo foi equipado com colar GPS Lotek ® (*Iridium Track M 2D Satellite*), programado para registrar a localização geográfica a cada quatro horas e 30 minutos, de maneira contínua entre jul/2015-ago/2017. A escolha de um indivíduo baseou-se na premissa da coesão entre indivíduos do grupo, sendo a área de vida de um animal representativa para todos. Com base na literatura, elegemos a maior fêmea do grupo

para o uso do colar (fêmea 006; 2015: 71,8 kg), com base na sua possível dominância e liderança do movimento de todo o grupo. A partir dos pontos de localização geográfica, estimamos a área de vida mensal do grupo através do estimador de Kernel (WORTON, 1989), considerando-se as isolinhas de densidade de uso de 95%. O parâmetro de suavização de referência (href) foi utilizado para o Kernel fixo, atribuído pela função `kernelUD` do pacote `adehabitatHR` (CALENGE, 2006). Para essa estimativa utilizamos o programa R 3.3.3 (R CORE TEAM, 2017).

- Caracterização do ambiente: disponibilidade de recursos e clima

Realizamos a caracterização ambiente, tomando como referência a área de vida mensal estimada, para a qual mensuramos a disponibilidade de recursos, através do cálculo do Índice de Vegetação de Diferença Normalizada (*Normalized Difference Vegetation Index* - NDVI). Este índice representa a atividade clorofiliana, variando entre -1 (baixa atividade) e 1 (alta atividade) (TUCKER; SELLERS, 1986; PETTORELLI et al., 2005). Para cada mês, obtivemos imagens *Landsat* 8, realizamos as correções radiométricas das bandas 4 (Vermelho - V) e 5 (Infravermelho - IV), utilizadas no cálculo do índice ($NDVI = \frac{IV - V}{IV + V}$), e geramos as camadas *raster*. A partir das camadas vetoriais de área de vida, obtivemos a média dos valores de NDVI mensais. Todo o procedimento foi realizado no programa Quantum GIS, v. 2.14. Ainda, para caracterização do clima, elegemos a temperatura diária média (°C) obtida junto ao Centro Integrado de Informações Agrometeorológicas – CIIAGRO.

- Contagem de indivíduos e suas interações sociais

Realizamos a contagem do número de indivíduos e interações sociais, semanalmente, através de vídeos obtidos por armadilha fotográfica Bushnell HD®, instalada em frente ao ponto de oferta de alimento e programada para gravação contínua, enquanto seu sensor detectasse movimento. O período de coleta foi *ad libitum*, de acordo com a permanência do grupo em frente à armadilha e a coleta de dados foi realizada sempre pelo mesmo observador (a autora). Para a contagem do número total de indivíduos e por faixa etária, comparamos o tamanho corporal dos animais, estimando sua massa corporal: animais com aspecto de massa superior a 40 kg foram considerados adultos; entre 15-40 kg, jovens; e abaixo de 15 kg, filhotes (FERRAZ et al., 2005).

Para a mensuração da frequência de interações sociais, utilizamos o método de amostragem comportamental de todas as ocorrências (ALTMANN, 1974), tendo em foco as

classes agonísticas, afiliativas e amamentação de filhotes. A identificação das classes comportamentais foi adaptada do etograma da espécie, descrito por Ferraz et al. (2013), após análises prévias de vídeos (2014-2015). Utilizamos, ainda, o etograma descrito para cobaias e preás de Monticelli (2005) para descrição do comportamento de brincadeira de filhotes. A adaptação gerou um novo etograma composto por oito classes de comportamento agonístico, cinco classes de comportamento afiliativo, além da amamentação (Figura 3.2).

Para todas as ocorrências, foram identificados os animais envolvidos, “emissores” e “receptores”, além de “ganhadores” e “perdedores”, no caso de interação agonística. Consideramos “ganhadores”, os indivíduos que permaneceram com a mesma localização e postura do início do confronto, e “perdedores”, os que mudaram sua localização em esquiva ou fuga do confronto. A identificação de indivíduos se deu em três níveis distintos: 1) com base na faixa etária, em categorias “adulto” e “juvenil”; 2) com base no sexo de indivíduos adultos, em categorias “macho dominante” e “fêmea” (diferenciação pela glândula nasal e coleiras); 3) e o próprio indivíduo, quando a marcação individual se mostrou eficiente.

Figura 3.2 – Etograma de interações sociais da capivara (*Hydrochoerus hydrochaeris*), utilizado no presente estudo para coleta de dados.

Tipo de interação	Classe	Descrição
Agonística	Disputa por alimento	Dois indivíduos mordem e puxam para si o mesmo pedaço de alimento, por alguns segundos ou até minutos.
	Ameaça	Um indivíduo em pé ou sentado faz movimento intenso com cabeça e corpo em direção a um coespecífico, com ou sem contato físico com o focinho, provocando-o ao recuo imediato. O comportamento começa espontaneamente ou em resposta a um agressor. Pode ser acompanhada de vocalizações.
	Empurrão	Um indivíduo em pé ou sentado faz movimento intenso com cabeça, empurrando um coespecífico com focinho. Pode ser acompanhada de vocalizações.
	Briga	Dois indivíduos se aproximam um do outro, se encaram e se levantam sobre as patas traseiras, apoiando as patas dianteiras de um no outro, geralmente com a boca aberta e ameaça de mordida ao oponente.
	Belisco	Um indivíduo em pé ou sentado faz movimento intenso com cabeça e corpo em direção a um coespecífico, mordendo-o rapidamente e superficialmente. Pode ser acompanhada de vocalizações.
	Mordida	Um indivíduo em pé faz movimento rápido e intenso com o corpo em direção a um coespecífico, mordendo-o e mantendo pinçada, entre os dentes, a pele e musculatura do animal mordido, por alguns segundos e até minutos. Pode haver vocalizações antes do pinçamento.
	Perseguição	Um indivíduo corre atrás de um coespecífico, levando-o ao deslocamento repentino e rápido, podendo levar alguns segundos. A perseguição é cessada quando o emissor desiste ou quando o receptor encontra-se distante do emissor. Pode ser acompanhada de vocalizações.
	Encaixe	Um indivíduo encaixa entre seu queixo e peito junto ao corpo de um coespecífico, empurrando-o levemente para baixo. Gera leve imobilização até que o receptor fuja da situação.
Afiliativa	Compartilhamento de alimento	Dois indivíduos dividem o mesmo pedaço de alimento, efetuando a ingestão quando há chance de mordida, sem puxar o alimento para si.
	Contato amigável	Um indivíduo toca com o focinho o corpo de coespecífico, em focinho, lateral do dorso, cheirando apenas, sem nenhuma ação com a boca.
	Alolimpeza	Um indivíduo mordisca um coespecífico, repetidamente, geralmente abrangendo uma região específica do corpo, como pescoço, lateral do dorso, ou até área machucada. O receptor geralmente expõe a parte do corpo que está sendo mordiscada, provocando a continuidade desse comportamento.
	Abraço	Dois indivíduos aproximam-se um do outro, tocam os focinhos, erguem-se sobre as patas traseiras, tornando-se eretos e apoiando um no outro. Eles entrelaçam suas pernas dianteiras, permanecendo nessa posição.
	Salto com torção	Conjunto de saltos com contorções corporais (<i>"frisk hops"</i> , ROOD, 1972), exibido por dois ou mais filhotes, caracterizando uma possível brincadeira.
Amamentação		Indivíduo fêmea se posiciona em pé, permitindo a aproximação e encaixe de filhotes em seu abdômen, para e sucção de leite.

Fonte: Adaptado de Monticelli (2005) e Ferraz et al. (2013).

Análise de dados

Através da contagem contínua do número de indivíduos e obtenção da área de vida mensal, obtivemos a flutuação do tamanho e densidade ecológica do grupo de estudo, ao longo de dois anos. Essas medidas foram comparadas a resultados publicados, em trabalhos anteriores ao manejo (SUZUKI, 2015; SALTUNE et al., 2018), para estimativa de seu impacto sobre traços demográficos. Ainda, em capturas, registramos, para machos e fêmeas, a taxa de ausência de animais previamente identificados, taxa de recaptura, taxa de animais desconhecidos, para caracterizar padrões de filopatria e dispersão, em intervalos anuais, no período pós manejo.

A partir dos registros de interações sociais, obtivemos escores individuais, por sexo e faixa etária de participação geral, emissão e recepção de interações, vitórias e perdas de confrontos, que ajudaram a caracterizar as relações intragrupo. Obtivemos, ainda, a frequência (nº de interações/hora), ao longo de dois anos, de interações agonísticas, afiliativas, e amamentação total para o grupo, bem como agonísticas e afiliativas para três classes distintas: adulto-adulto (“A-A”), adulto-juvenil (“A-J”), juvenil-juvenil (“J-J”).

Para avaliar o efeito da densidade ecológica sobre as frequências de interações (1), e efeito do ambiente sobre traços demográficos e sociais (2), escolhemos a análise de modelos lineares generalizados de efeitos mistos, adequados para dados não paramétricos e dependentes, componentes de série temporal (ZUUR et al., 2009). Para a primeira análise, a densidade foi considerada variável preditora de efeito fixo, enquanto as unidades temporais (mês/ano), variável de efeito aleatório. Como variáveis dependentes, consideramos todas as frequências de interações obtidas. Para a segunda análise, consideramos como preditores de efeito fixo a disponibilidade de recursos (média de NDVI) e temperatura diária média, e novamente a unidade temporal (mês/ano) como efeito aleatório. Como variáveis dependentes consideramos a área de vida, densidade, e frequências de interações. A construção de modelos se deu através da função `lmer()` do pacote `lme4` (BATES et al., 2015), em que consideramos os modelos nulos e de interesse. Para a segunda análise, consideramos não apenas modelos simples, mas também modelos completos contendo todas as variáveis preditoras. Em modelos preditivos das frequências de interações, as variáveis dependentes foram escalonadas em logaritmo somado a um, para melhor ajuste de resíduos. A seleção de modelos mais parcimoniosos se deu com base no delta do “Critério de Informação de Akaike” corrigido ($\Delta AICc$), através da função `ICtab()` do pacote `bbmle` (BOLKER et al., 2016), juntamente com análise visual da distribuição de resíduos. Consideramos como mais parcimoniosos, os modelos que apresentaram os menores

valores de $\Delta AICc$, com diferença superior a 2,0 pontos dos demais modelos testados. Os parâmetros estatísticos foram obtidos pela função Anova() do pacote car (FOX; WEISBERG, 2011). Todas as análises foram realizadas no programa R 3.3.3 (R CORE TEAM, 2017).

3.3. Resultados

Demografia, filopatria e dispersão

Entre jul/2015-ago/2017, obtivemos 103 observações de contagem de indivíduos. O grupo de capivaras apresentou, em média, $10,52 \pm 5,52$ indivíduos, sendo $5,62 \pm 2,47$ adultos, $2,61 \pm 3,02$ jovens e $2,29 \pm 3,16$ filhotes. Observamos nascimentos ao longo de todo ano, com picos em estação de inverno e verão (especialmente, entre ago/2016-mai/2017) (Figura 3.3-A). Através do registro de ninhadas de recém-nascidos, estimamos a ocorrência de cerca de 3-4 parições/ano, com 3-5 filhotes por gestação. Foi possível registrarmos, ainda, a ocorrência de uma gestação/ano, para um mesmo indivíduo (fêmea 006, parição em nov/2016 e estimativa de segunda parição em nov/2017). Mortes também foram registradas, cinco devido a complicações do procedimento de captura (2015: macho 015; 2016: machos 011 e 020, fêmea 016; 2017: fêmea 006) e uma por confronto agonístico (2017: macho 018).

O monitoramento por colar GPS da maior fêmea do grupo resultou na coleta de 2872 pontos de localização geográfica, com boa acurácia. Em média, a área de vida mensal foi equivalente a $14,62 \pm 3,95$ hectares, indicando redução de aproximadamente 75,50% da área, em relação ao estimado no período anterior à construção da barreira física (2012-2013: 59,70 hectares). A área de vida foi restrita à FES e corpos d'água, e não observamos uso de áreas externas ao campus universitário. Observamos flutuações mensais da área de vida coincidentes com flutuações do tamanho do grupo (Figura 3.3-B). A densidade ecológica mensal média do grupo foi equivalente a $0,81 \pm 0,38$ indivíduos/hectare. Essa estimativa indica elevação da densidade em 5,78 vezes, quando considerada a estimativa obtida em período anterior ao cercamento (2012-2013: 0,14 indivíduos/hectare). Observamos um grande pico entre nov/2016-mar/2017, coincidente com pico de nascimentos e redução drástica da área de vida do grupo (Figura 3.3-B).

Em três eventos anuais (jul/2015/2016, ago/2017), capturamos 48 animais, entre os quais, identificamos 38 indivíduos distintos. Observamos variações anuais da razão sexual entre $1\text{♂}:1,50\text{-}2,66\text{♀}$. Três machos distintos ocuparam o posto de dominância (004, 018 e 039). A primeira troca ocorreu de maneira lenta com o desaparecimento do indivíduo 004 junto ao grupo

(out/2015), e o surgimento do indivíduo 018, quatro meses depois (fev/2016). A segunda ocorreu bruscamente com a morte de 018, causada por mordidas profundas (diagnóstico por necropsia, ago/2017), e aparecimento do indivíduo 039, junto ao grupo, 10 dias após o registro de óbito de 018. Ao longo de dois anos, apenas quatro animais mantiveram-se constantes no grupo (002, 006, 008, 014), todas fêmeas.

Anualmente, $63,87 \pm 9,50\%$ dos indivíduos identificados tornaram-se ausentes por morte não registrada ou dispersão, e de maneira equilibrada entre machos e fêmeas (Tabela 3.1). A taxa de recaptura foi equivalente a $36,13 \pm 9,50\%$, sendo a grande maioria de fêmeas (Tabela 3.1). Dentre os indivíduos desconhecidos, foi possível observar variação anual: em 2016, a maioria foi de machos, enquanto em 2017, fêmeas (Tabela 3.1). O número elevado de jovens e filhotes capturados em ago/2017 (N=17) é coincidente com os picos de nascimentos, já mencionados, e também com a chegada de 018 no grupo (fev/2016), considerando-se cinco meses gestacionais (Figura 3.3-A).

Figura 3.3 - Dados demográficos do grupo de capivaras (*Hydrochoerus hydrochaeris*) vivente na região sudeste do campus USP-Ribeirão Preto, entre jul/2015-ago/2017. Média mensal do número de indivíduos adultos, jovens e filhotes (N=103) (A); Área de vida obtida pelo estimador Kernel a 95%, e densidade ecológica (B).

Fonte: a autora.

Tabela 3.1 - Dados obtidos em capturas anuais de um grupo de capivaras (*Hydrochoerus hydrochaeris*), vivente na região sudeste do campus USP-Ribeirão Preto, entre 2015-2017. “Ausentes” são indivíduos identificados e esperados para recaptura, porém sem sucesso. “Recapturados” são indivíduos identificados, recapturados com sucesso. “Desconhecidos” são indivíduos sem identificação até o momento da captura.

Ano	Tamanho do grupo	Nº de ind. capturados	Nº de identificações	Nº esperado	Ausentes			Recapturados			Desconhecidos		
					Total		♂	Total		♂	Total		♂
					N	%	N %	N	%	N %	N	%	N %
2015	8,68±4,17	15	15	-	-	-	- -	-	-	- -	-	-	-
2016	9,69±3,70	11	20	14	8	57,14	4 50,00	4	42,85	1 16,67	5	45,45	3 60,00
2017	13,89±7,54	22	38	17	12	70,59	6 50,00	6	29,41	1 20,00	4	77,27	5 29,41
Média					63,87		50,00	36,13		18,30	61,40		44,70
							50,00			81,70			55,30

Fonte: a autora.

Caracterização das interações sociais

Em 103 observações, obtivemos 61,26 horas de gravações por armadilhas fotográficas entre jul/2015-ago/2017. Registramos 2713 interações sociais, sendo 1381 agonísticas (50,90%), 1123 afiliativas (41,39%) e 209 interações fêmea-filhote em eventos de amamentação (7,70%). Dentre as interações agonísticas, observamos que 577 corresponderam a interações A-J (41,78%), 408 a interações A-A (29,54%) e 396 a interações J-J (28,67%). Dentre as interações afiliativas, 743 corresponderam a interações A-J (66,16%), 298 a J-J (26,54%), e 82 a interações A-A (7,30%).

Interações adulto-adulto:

Dentre as interações A-A, identificamos 39,18% dos indivíduos emissores e 22,85% dos indivíduos receptores, através de coleiras ou marcas naturais. Infelizmente, não obtivemos sucesso com os demais métodos de marcação testados. Observamos ocorrências das oito classes agonísticas em proporções bastante distintas: Ameaça=75,25%; Perseguição=10,78%; Disputa por alimento=6,13%; Belico=4,66%; Empurrão=0,98%; Briga=0,74%; Encaixe=0,74%; Mordida=0,74%. Dentre as classes afiliativas, observamos ocorrência de apenas três: Contato amigável=69,51%; Alolimpeza=28,05%; Compartilhamento de alimento=2,44%.

Em pelo menos 66,18% dos confrontos agonísticos, observamos a participação de fêmeas, e em 13,73%, de machos dominantes (Tabela 3.2). Registramos 45 interações entre fêmeas (11,02%) e 14 entre machos e fêmeas (3,43%). As fêmeas são emissoras e receptoras, ganhadoras e perdedoras de confrontos de maneira equilibrada, enquanto machos dominantes são mais emissores do que receptores, e apresentam mais vitórias em detrimento de derrotas. Entretanto, quando considerado o indivíduo, observamos que alguns se destacam (Tabela 3.2). A fêmea 006 foi quem apresentou maior taxa de envolvimento em confrontos, emitindo e ganhando a maioria deles. Em segundo lugar, o macho dominante 018 apresentou metade da taxa de envolvimento em confrontos de 006, porém com escores maiores de emissões e vitórias. Sete confrontos foram registrados entre 006 e 018, cinco emitidas pelo macho e duas pela fêmea, em que o macho 018 saiu vitorioso em todas as ocorrências. Com metade da taxa de envolvimento de 018, em terceiro lugar, destacaram-se ainda as fêmeas 014 e “colap”, porém com escores de emissão-recepção, ganho-perda bastante distintos entre si. Enquanto a fêmea 014 destacou-se por ser mais receptora e perdedora, a “colap” apresentou escores similares de 006, emitindo e ganhando a maioria dos confrontos. Os demais machos dominantes (004 e 039)

não tiveram taxas significativas de participação, talvez por terem apresentado menor tempo de permanência no grupo, durante a coleta de dados (004: N= 7 dias; 039: N= 1 dia).

Em relação às interações afiliativas, observamos que fêmeas apresentaram taxa de envolvimento maior (47,56%) que a de machos dominantes (30,49%) (Tabela 3.2). Foi possível observar que fêmeas são mais receptoras, contrariando machos dominantes que são mais emissores. Quando considerado o indivíduo, novamente encontramos destaque para os animais 018 e 006. Ao contrário do encontrado para as interações agonísticas, o macho dominante 018 foi o que apresentou maior taxa de envolvimento em interações afiliativas, sendo emissor de quase 90% delas (Tabela 3.2). Em segundo lugar, a fêmea 006 apresentou um pouco mais da metade da taxa de participação de 018, sendo emissora e receptora de aproximadamente 60% e 40% delas, respectivamente. Nenhuma afiliação foi registrada entre 006 e 018. Com metade da taxa de envolvimento de 006, em terceiro lugar, destacou-se ainda a fêmea “ore”, que foi receptora de cerca de 83% das interações em que esteve envolvida (Tabela 3.2).

Tabela 3.2 - Valores individuais quanto à participação em interações agonísticas e afiliativas, entre indivíduos adultos de capivaras (*Hydrochoerus hydrochaeris*), obtidas por gravações de armadilhas fotográficas (N=490).

Indivíduos	Interações agonísticas										Interações afiliativas					
	Total (N=408)		Emissão		Recepção		Ganho		Perda		Total (N=82)		Emissão		Recepção	
	N	%	N	%	N	%	N	%	N	%	N	%	N	%	N	%
Fêmeas	270	66,18	159	38,97	111	27,21	144	35,29	99	24,26	39	47,56	12	14,63	27	32,93
Machos Dominantes	56	13,73	52	12,75	4	0,98	55	13,48	1	0,25	25	30,49	19	23,17	6	7,32
001_f	8	1,96	3	37,50	5	62,50	3	37,50	5	62,50	1	1,22	0	0,00	1	100,00
002_f	10	2,45	4	40,00	6	60,00	4	40,00	6	60,00	0	0,00	0	0,00	0	0,00
006_f	94	23,04	73	77,66	21	22,34	75	79,79	18	19,15	12	14,63	7	58,33	5	41,67
007_f	1	0,25	0	0,00	1	100,00	0	0,00	1	100,00	3	3,66	0	0,00	3	100,00
014_f	28	6,86	5	17,86	23	82,14	4	14,29	24	85,71	3	3,66	1	33,33	2	66,67
colap_f	25	6,13	19	76,00	6	24,00	18	72,00	7	28,00	2	2,44	0	0,00	2	100,00
ore_f	11	2,70	1	9,09	10	90,91	1	9,09	10	90,91	6	7,32	1	16,67	5	83,33
004_md	3	0,74	3	100,00	0	0,00	3	100,00	0	0,00	3	3,66	0	0,00	3	100,00
018_md	49	12,01	45	91,84	4	8,16	48	97,96	1	2,04	22	26,83	19	86,36	3	13,64
039_md	4	0,98	4	100,00	0	0,00	4	100,00	0	0,00	0	0,00	0	0,00	0	0,00

**f": fêmea; "md": macho dominante; "colap": animal sem identificação com colar levemente mais apertado, em relação aos demais indivíduos; "ore": animal sem identificação, porém com um defeito em sua orelha direita.

Fonte: a autora.

Interações adulto-juvenil:

Dentre as interações A-J, identificamos 18,78% dos indivíduos adultos emissores e 28,48% dos indivíduos adultos receptores. Observamos ocorrências das oito classes agonísticas em proporções distintas: Ameaça=61,20%; Belisco=20,50%; Disputa por alimento=8,84%; Perseguição=3,81%; Empurrão=2,95%; Mordida=1,91%; Encaixe=0,69%; Briga=0,17%. Dentre as classes afiliativas, observamos ocorrência de apenas quatro: Contato amigável=48,99%; Alolimpeza=48,32%; Compartilhamento de alimento=2,56%; Salto com torção=0,13%. Os adultos foram responsáveis pelo início e vitória da grande maioria dos confrontos agonísticos, em detrimento dos juvenis (Tabela 3.3). Em contrapartida, os juvenis foram responsáveis pela emissão da grande maioria de interações afiliativas (Tabela 3.3).

Em pelo menos 33,45% dos confrontos agonísticos observamos a participação de fêmeas adultas, e em 12,65% de machos dominantes. Entretanto, ambos apresentam escores próximos de emissão e recepção, bem como de vitórias e derrotas. Quando considerado o indivíduo, novamente detectou-se destaque para os animais 006 e 018 (Tabela 3.3). A fêmea 006 foi quem apresentou maior taxa de envolvimento em confrontos, seguida do macho dominante 018, que apresentou aproximadamente metade da taxa de envolvimento de 006, ambos emitindo e ganhando a maioria deles. Com 1/3 da taxa de envolvimento de 018, em terceiro lugar, destacou-se ainda as fêmeas adultas 014, “colap” e “ore”, além do macho dominante 039. A fêmea 014 foi emissora e receptora de cerca de 70% e 30% dos confrontos, respectivamente, sendo vitoriosa em cerca de 90% deles, e nenhuma derrota foi registrada, entretanto, houve registros de confrontos com esse indivíduo, sem identificação de ganho ou perda para os envolvidos. Esse indivíduo por vezes se envolveu em disputa por alimento com jovens, com finais não tão incisivos. As fêmeas “colap” e “ore” emitiram e ganharam a maioria dos confrontos em que estiveram envolvidas. O macho 039 destacou-se por emitir e ganhar todos os confrontos, em apenas um dia de coleta, correspondente à sua chegada no grupo de estudo, em ago/2017.

Em relação às interações afiliativas, observamos que fêmeas adultas apresentaram taxa de envolvimento maior (42,93%) que a de machos dominantes (16,69%) (Tabela 3.3). Entretanto, novamente ambos apresentam escores próximos de emissão e recepção. Novamente, a fêmea 006 foi o indivíduo com maior taxa de envolvimento, seguida do macho 018, ambos recebendo mais de 90% de emissões afiliativas de juvenis. Ainda, com taxas

inferiores a 1/3 de 018, destacaram-se as fêmeas 014, “colap” e “ore”, com escores de emissão e recepção aproximados.

Tabela 3.3 - Valores individuais quanto à participação em interações agonísticas e afiliativas, entre indivíduos adultos e juvenis de capivaras (*Hydrochoerus hydrochaeris*), obtidas por gravações de armadilhas fotográficas (N=1320).

Indivíduos	Interações agonísticas								Interações afiliativas							
	Total (N=577)		Emissão		Recepção		Ganho		Perda		Total (N=743)		Emissão		Recepção	
	N	%	N	%	N	%	N	%	N	%	N	%	N	%	N	%
Adulto	-	-	540	93,59	37	6,41	549	95,15	13	2,25	-	-	49	6,59	694	93,41
Juvenil	-	-	37	6,41	540	93,59	13	2,25	549	95,15	-	-	694	93,41	49	6,59
Fêmeas adultas	193	33,45	176	91,19	17	8,81	182	94,30	3	1,55	319	42,93	21	6,58	298	93,42
Machos Dominantes	73	12,65	68	93,15	5	6,85	71	97,26	2	2,74	124	16,69	11	8,87	113	91,13
001_f	2	0,35	2	100,00	0	0,00	2	100,00	0	0,00	5	0,67	0	0,00	5	100,00
002_f	5	0,87	5	100,00	0	0,00	5	100,00	0	0,00	0	0,00	0	0,00	0	0,00
006_f	93	16,12	89	95,70	4	4,30	89	95,70	1	1,08	164	22,07	12	7,32	152	92,68
007_f	0	0,00	0	0,00	0	0,00	0	0,00	0	0,00	2	0,27	0	0,00	2	100,00
014_f	23	3,99	16	69,57	7	30,43	20	86,96	0	0,00	24	3,23	2	8,33	22	91,67
colap_f	20	3,47	19	95,00	1	5,00	19	95,00	1	5,00	43	5,79	1	2,33	42	97,67
ore_f	23	3,99	21	91,30	2	8,70	21	91,30	1	4,35	23	3,10	2	8,70	21	91,30
004_md	2	0,35	2	100,00	0	0,00	2	100,00	0	0,00	4	0,54	1	25,00	3	75,00
018_md	53	9,19	48	90,57	5	9,43	51	96,23	2	3,77	120	16,15	10	8,33	110	91,67
039_md	18	3,12	18	100,00	0	0,00	18	100,00	0	0,00	0	0,00	0	0,00	0	0,00

*"f": fêmea; "md": macho dominante; "colap": animal sem identificação com colar levemente mais apertado, em relação aos demais indivíduos; "ore": animal sem identificação, porém com um defeito em sua orelha direita.

Fonte: a autora.

Interações juvenil-juvenil:

Dentre as interações J-J, registramos a ocorrência de oito classes agonísticas em proporções distintas: Disputa por alimento=45,20%; Ameaça=28,54%; Belisco=13,38%; Perseguição=4,80%; Briga=3,79%; Mordida=2,02%; Empurrão=1,26%; Encaixe=1,01%. Ainda, registramos cinco classes de interações afiliativas: Contato amigável=68,46%; Alolimpeza=23,83%; Compartilhamento de alimento=4,70%; Salto com torção=2,68%; Abraço=0,34%.

Observamos que, nos primeiros meses de vida, filhotes se dedicam mais às interações afiliativas, porém a partir do terceiro mês, os confrontos se tornam mais frequentes, especialmente ligados à disputa por alimento e espaço. Em 8,59% dos confrontos agonísticos, foi possível distinguir juvenis maiores e menores (supostamente com idades distintas) interagindo (N=34). Nessas interações, juvenis maiores emitiram cerca de 88,24% e foram vitoriosos em 91,18% dos confrontos. Em apenas 8,82% de eventos, um mesmo filhote emitiu e saiu vitorioso em detrimento de juvenis maiores (N=3).

Interações fêmea-juvenil: Amamentação

Os eventos de amamentação tiveram duração média de $72,73 \pm 66,28$ segundos, e cerca de 12,44% dos eventos foram curtos, com duração inferior a 10 segundos, sempre por esquiva da fêmea lactante. O número de juvenis em cada evento variou entre 1-5, com idades que foram desde os primeiros dias até o quarto/quinto mês de vida. Foi possível observar que juvenis mais velhos apresentaram o comportamento de “Belisco”, o que aparentemente eliciava o posicionamento de fêmeas para a amamentação (em pé). Na maioria dos eventos, as fêmeas cederam à amamentação após o belisco; apenas em uma minoria, responderam com “Ameaça”, fazendo com que os juvenis parassem.

Em 65,55% dos eventos de amamentação, foi possível identificar a fêmea lactante envolvida. A maior taxa foi exibida pela fêmea 006, seguida da fêmea “colap”, com taxa inferior à metade de 006, fêmeas “ore” e 014, com taxas ainda mais inferiores (Tabela 3.4). A taxa de amamentação de 006 foi superior inclusive a soma de animais não identificados, ressaltando a importância desse animal para o cuidado de filhotes. Algumas fêmeas adultas identificadas não exibiram o comportamento de amamentação (001, 002 e 007).

Tabela 3.4 - Valores individuais quanto ao comportamento de amamentação exibido por fêmeas adultas de capivaras (*Hydrochoerus hydrochaeris*), obtidos por gravações de armadilhas fotográficas (N=209). “S_ID” representa fêmeas sem identificação.

Indivíduos	Total (N=209)	
	N	%
001	0	0,00
002	0	0,00
006	82	39,23
007	0	0,00
014	8	3,83
colap	33	15,79
ore	14	6,70
S_ID	72	34,45

“colap”: animal sem identificação com colar levemente mais apertado, em relação aos demais indivíduos; “ore”: animal sem identificação, porém com um defeito em sua orelha direita.

Fonte: a autora.

Relação entre parâmetros demográficos e sociais

A análise de modelos mistos revelou efeito significativo da densidade ecológica do grupo sobre suas interações sociais, exceto para interações entre adultos, agonísticas e afiliativas. Os modelos preditivos para A-A foram menos plausíveis que os modelos nulos, indicando que essas interações ocorrem independentemente da densidade. Em contrapartida, observamos forte correlação positiva entre a densidade e interações A-J e J-J, incluindo a amamentação. Esses resultados, aliados a grande proporção de interações A-J observada, ressaltam a importância de da presença de juvenis para as interações sociais intragrupo (Tabela 3.5).

Tabela 3.5 - Parâmetros estatísticos de modelos lineares mistos preditivos, que mostram o efeito da densidade de capivaras (nº de indivíduos/hectare, *Hydrochoerus hydrochaeris*) sobre a frequência de interações agonísticas, afiliativas e cuidado parental (nº de interações/hora) (Nível de significância: $p < 0,05$). Dados obtidos para a um grupo vivente na região sudeste do campus USP-Ribeirão Preto, entre jul/2015-ago/2017.

Var. dependente	Parâmetro	Estimativa	Erro Padrão	t-valor	X ²	G.L.	p-valor
Frequência de interações agonísticas (Log+1)	Total	Intercepto	1.28	0.31	4.08		
		Densidade	1.48	0.35	4.12	16.98	1
	Adulto-Juvenil	Intercepto	0.36	0.29	1.22		
		Densidade	1.44	0.33	4.27	18.25	1
	Juvenil-Juvenil	Intercepto	-0.16	0.31	-0.52		
		Densidade	1.41	0.36	3.91	15.33	1
	Total	Intercepto	0.73	0.42	1.7		

Var. dependente	Parâmetro	Estimativa	Erro Padrão	t-valor	X²	G.L.	p-valor	
Frequência de interações afiliativas (Log+1)	Densidade	1.65	0.48	3.39	11.51	1	6.89E-04*	
	Adulto-Juvenil	Intercepto	-0.16	0.39	-0.4			
		Densidade	2.06	0.45	4.57	20.93	1	4.74E-06*
	Juvenil-Juvenil	Intercepto	-0.06	0.34	-0.2			
		Densidade	1.13	0.38	2.95	8.71	1	3.15E-03*
Frequência de Amamentação (Log+1)	Intercepto	-0.13	0.32	-0.41				
	Densidade	1.19	0.36	3.24	10.55	1	1.15E-03*	

Fonte: a autora

Relação entre a sazonalidade do ambiente, parâmetros demográficos e sociais

A análise de modelos mistos indicou os mais plausíveis, para as 11 variáveis dependentes de interesse (Tabela 3.6). Observamos que a disponibilidade de recursos, medida pelo NDVI, foi selecionada como preditora em todos os modelos, entretanto, seu efeito significativo foi observado apenas para a área de vida do grupo e frequência de interações agonísticas entre adultos (Tabela 3.6). Os modelos contendo a temperatura do ambiente foram selecionados apenas para as frequências de interações sociais, entretanto, em nenhum deles observamos efeito significativo dessa variável (Tabela 3.6).

Tabela 3.6 - Parâmetros estatísticos de modelos lineares mistos preditivos, mais plausíveis, que mostram o efeito da disponibilidade recursos (*Normalized Difference Vegetation Index* - NDVI) e temperatura do ambiente (°C) sobre a área de vida (hectare), densidade ecológica (nº de indivíduos/hectare) e frequência de interações (nº de interações/hora) de capivaras (*Hydrochoerus hydrochaeris*) (Nível de significância: $p < 0,05$). Dados obtidos para a um grupo vivente na região sudeste do campus USP-Ribeirão Preto, entre jul/2015-ago/2017. “A-A”: interação entre adultos; “A-J”: interação entre adultos e juvenis; “J-J”: interação entre juvenis.

Var. dependente	Parâmetro	Estimativa	Erro Padrão	t-valor	X ²	G.L.	p-valor
Área de vida	Intercepto	35.45	6.93	5.11			
	NDVI	-31.63	10.41	-3.03	9.22	1	2.38E-03*
Densidade ecológica	Intercepto	-0.32	0.59	-0.54			
	NDVI	1.72	0.88	1.95	3.82	1	0.05
Freq. Ag. Total (Log+1)	Intercepto	0.13	1.89	0.07			
	NDVI	4.52	2.63	1.72	2.95	1	0.08
	Temperatura	-0.02	0.04	-0.53	0.28	1	0.59
Freq. Af. Total (Log+1)	Intercepto	2.97	3.03	0.98			
	NDVI	-3.92	4.4	-0.89	0.79	1	0.37
	Temperatura	0.07	0.05	1.32	1.74	1	0.18
Freq. Ag. "A-A" (Log+1)	Intercepto	-1.70	1.67	-1.01			
	NDVI	5.56	2.32	2.39	5.71	1	0.01*
	Temperatura	-0.01	0.04	-0.37	0.13	1	0.71
Freq. Ag. "A-J" (Log+1)	Intercepto	0.44	2.08	0.21			
	NDVI	2.20	2.92	0.75	0.56	1	0.45

Var. dependente	Parâmetro	Estimativa	Erro Padrão	t-valor	X ²	G.L.	p-valor
	Temperatura	-0.01	0.05	-0.21	0.04	1	0.82
Freq. Ag. "J-J" (Log+1)	Intercepto	0.94	2.23	0.42			
	NDVI	0.16	3.2	0.05	0.00	1	0.95
	Temperatura	-0.00	0.04	-0.08	0.00	1	0.93
Freq. Af. "A-A" (Log+1)	Intercepto	1.57	1.12	1.39			
	NDVI	-2.29	1.56	-1.46	2.15	1	0.14
	Temperatura	0.02	0.02	0.79	0.62	1	0.42
Freq. Af. "A-J" (Log+1)	Intercepto	-0.11	3	-0.03			
	NDVI	0.98	4.4	0.22	0.04	1	0.82
	Temperatura	0.04	0.04	0.91	0.84	1	0.35
Freq. Af. "J-J" (Log+1)	Intercepto	2.9	2.17	1.33			
	NDVI	-3.77	3.12	-1.20	1.45	1	0.22
	Temperatura	0.01	0.04	0.38	0.14	1	0.70
Freq. Amamentação (Log+1)	Intercepto	1.63	2.17	0.75			
	NDVI	-1.32	3.15	-0.42	0.17	1	0.67
	Temperatura	0.00	0.03	0.02	0	1	0.97

Fonte: a autora.

3.4. Discussão

Efeito de manejo de restrição de habitat

Nesse estudo, tivemos a oportunidade de avaliar o efeito de manejo restritivo sobre o uso do espaço e demografia de capivaras. Esse foi o primeiro estudo a abordar os efeitos desse tipo de manejo, que já vem sendo implementado em algumas cidades do Estado de São Paulo (Piracicaba, Araras, São José do Rio Preto). Observamos que a construção de barreira física provocou redução de aproximadamente 75,50% da área de vida do grupo, restringindo o movimento dos animais apenas dentro da FES e corpos d'água, e impedindo o forrageamento em áreas gramadas do campus universitário, comportamento que era frequente no período anterior ao manejo (SUZUKI, 2015). A restrição pode explicar a baixa variação do tamanho da área de vida, ao longo dos dois anos de estudo. Observamos também a elevação da densidade em 5,78 vezes, o que pode ser decorrente da drástica diminuição da área de vida, mas também do pequeno aumento do número de indivíduos no grupo.

O aumento do tamanho médio do grupo está relacionado aos nascimentos regulares, mas pode também estar ligado à chegada de novos indivíduos. As taxas anuais de ausência e chegada de indivíduos adultos, estranhos ao grupo, como os machos dominantes 018 e 039, indicam que os corpos d'água mantiveram a conectividade com áreas externas ao campus, permitindo a

passagem de animais. Segundo Herrera et al. (2011), o aumento do tamanho do grupo pode estar ligado ao aumento de densidade populacional de capivaras, tornando evidente a importância de levantamentos contínuos, especialmente em áreas antrópicas. Para o município de Ribeirão Preto, onde está inserida a área de estudo, até o momento, nenhum levantamento foi realizado, embora muitas situações de conflito sejam frequentemente noticiadas (observação pessoal). No entorno e dentro do campus universitário, são recorrentes os registros de indivíduos flutuadores (2015: três registros; 2016: cinco registros; 2017: quatro registros) e atropelamentos (2017: dois registros; 2018: um registro), indicando a ocorrência de dispersão de capivaras na área de estudo, mesmo após implementado o cercamento (observação pessoal).

Levantamos duas hipóteses explicativas para o aumento do grupo de estudo, mesmo frente ao manejo restritivo: 1) a capacidade de suporte da área cercada pode favorecer não somente a manutenção, como o aumento do grupo através de nascimentos e emigração (RICKLEFS, 2001); 2) frente a diminuição da capacidade de suporte e aumento da competição intragrupo, indivíduos não monitorados por GPS podem ter expandido sua área de vida, buscando novos sítios de forrageamento, para além da área de vida da maior fêmea do grupo (VIRGILIO; MORALES, 2016). Estudos de movimento e sua relação com *status* social tem embasado a segunda hipótese levantada, mostrando que animais maiores e dominantes mantêm prioridade de acesso aos sítios de maior preferência do grupo, em detrimento de indivíduos com posições sociais inferiores (VIRGILIO; MORALES, 2016). No caso das capivaras, é possível que animais dominantes tenham preferência por manter suas atividades em espaço reduzido ao território, corroborando com a segunda hipótese levantada (MACDONALD; HERRERA, 2013).

De maneira geral, podemos assumir que o cercamento parece não controlar o tamanho de grupos, nem erradicar totalmente o movimento de indivíduos flutuadores, inclusive em áreas de convívio humano, porém restringe espacialmente a área de vida dos animais, reduzindo em algum grau os conflitos, especialmente ligados a disseminação de vetores. Segundo Lima (2017), o cercamento no campus USP-Ribeirão Preto reduziu significativamente o número de casos de infestações por carrapatos, em usuários do campus, sendo os casos remanescentes ligados a outras espécies hospedeiras, viventes na FES, como gambás (*Didelphis sp.*) e cutias (*Dasyprocta sp.*), para as quais a cerca é permeável.

Até o momento, o efeito de outros métodos de manejo havia sido reportado em literatura. Pereira e Eston (2007) relataram um estudo de caso de translocação de capivaras, em área

antrópica do Estado de São Paulo, ressaltando a ineficiência desse método, diante da dificuldade de captura de todos os indivíduos do grupo, chegada de novos animais e formação de novos grupos, em curto prazo. Em contrapartida, Rodrigues et al. (2017) validaram o controle reprodutivo de machos (deferentectomia) e fêmeas (ligadura de tuba uterina), garantindo a redução de cerca de 28% do crescimento de grupos. Essas informações aliadas aos resultados obtidos aqui, sobre o cercamento, darão maior suporte para tomada de decisões futuras acerca do manejo da capivara. Porém, ressaltamos a importância de mais estudos que tenham em foco não somente a eficiência de controle de populações, mas também os custos envolvidos em cada ação. Sobre o cercamento, prevemos que seja uma ação de alto custo de construção, mas também de manutenção, uma vez que constantemente observamos injúrias causadas por queda de árvores, desbarrancamentos de terra e até destruição por usuários do campus universitário (observação pessoal).

Demografia, filopatria e dispersão

Variações intraespecíficas em relação ao tamanho do grupo e área de vida são amplamente descritas para capivaras, e geralmente associadas às circunstâncias ecológicas, nas quais os organismos se encontram (HERRERA et al., 2011). Nesse estudo, investigamos traços demográficos de um grupo peculiar, vivente em área antrópica, submetido ao manejo de contenção espacial, cuja área de vida ficou restrita em mata ciliar. Ao longo de dois anos, observamos flutuações das médias mensais do tamanho do grupo (5-25 indivíduos), especialmente ligadas ao nascimento de novos indivíduos (1-17 indivíduos), sendo o número de adultos, mais estável (2,5-9 indivíduos). De maneira geral, o tamanho médio do grupo foi pequeno, quando comparado a outros, viventes em áreas antrópicas (23-40 indivíduos) (FERRAZ et al., 2001; RINALDI, 2014).

A densidade ecológica mensal variou entre 0,25-1,88 indivíduos/hectare, sendo o pico maior coincidente com elevado número de nascimentos. Esses valores são elevados em relação à densidade registrada para grupos viventes em habitats naturais, como o Pantanal brasileiro (0,09-0,12 indivíduos/hectare) (SCHALLER; CRAWSHAW, 1981; ALHO; RONDON, 1987). Entretanto, quando comparada às densidades obtidas em áreas antrópicas, observamos que é intermediária, sendo inferior em relação a grupos viventes junto a culturas agrícolas (0,69-4,11 indivíduos/hectare) (FERRAZ et al., 2001; RINALDI, 2014; BOVO et al., 2016). Acreditamos que o ambiente restrito e florestado, esteja limitando o crescimento exacerbado do grupo de estudo, pela dificuldade de mobilidade e menor quantidade de áreas de pastagem para o

forrageamento (VERDADE; FERRAZ, 2006; HERRERA et al., 2011). O ambiente restrito pode também explicar a baixa amplitude da área de vida dos animais (8,12-23,92 hectares), especialmente quando comparada a registros de outras áreas antrópicas (17-114 hectares) (RINALDI, 2014).

Mesmo restrito, e com apenas uma via de conexão com ambiente externo ao campus, o grupo manteve os mecanismos de dispersão, uma vez que houve poucos registros de morte na área de vida dos animais (observação pessoal e registros junto à Guarda Universitária), e altas taxas de ausência (63,8%) e renovação (61,4%) de indivíduos. Observamos que machos e fêmeas parecem dispersar de maneira igualitária, promovendo a manutenção da variabilidade genética, tão importante para a estrutura populacional (NUNES, 2007; HERRERA, 2013). Herrera (1992) já havia reportado taxa equilibrada de dispersão entre machos e fêmeas, entretanto, Salas (1999) e Congdon (2007) reportaram maior dispersão de machos, relacionando esse fenômeno a altas taxas de densidade populacional (1,73-4,00 indivíduos/hectare). Essa seria uma estratégia para se evitar endogamia, frente a alta densidade de fêmeas aparentadas, em sistema poligínico (NUNES, 2007). A dispersão equilibrada é mais um indicativo de que a densidade do grupo estudado não parece estar muito elevada.

Em relação à filopatria, encontramos grande diferença sexual. As fêmeas foram mais permanentes em seu grupo de origem, em detrimento dos machos, característica já reportada anteriormente para a espécie. A razão sexual encontrada reflete tal característica, indo de encontro ao registrado em literatura (1 macho:1,2-2,9 fêmeas) por Schaller e Crawshaw (1981), Alho e Rondon (1987), Herrera e Macdonald (1987), Salas (1999) e Congdon (2007). O número superior de fêmeas está relacionado ao sistema poligínico de acasalamento e, sobretudo, ao alocuidado de filhotes (HERRERA et al., 2011). Herrera e Macdonald (1987) observaram que o número de fêmeas no grupo está diretamente ligado à taxa de sobrevivência de filhotes. A maior filopatria de fêmeas garante o alocuidado entre indivíduos aparentados, maximizando o seu sucesso reprodutivo de forma indireta (aptidão indireta ou abrangente) (MACDONALD, 1981; ROULIN, 2002; HERRERA et al., 2011).

Acreditamos que a menor filopatria de machos esteja ligada à expulsão de jovens, ao atingirem a maturidade sexual, quando entram em confronto com o macho dominante, na disputa por cópulas (HERRERA et al., 2011). Em termos distais, esse mecanismo contribui para a redução da taxa de endogamia, no sistema poligínico (NUNES, 2007). A competição por fêmeas em confrontos diretos pode provocar não só a dispersão de jovens, como também a troca

de machos dominantes, como aqui observado (004: jul-out/2015; 018: fev/2016-ago/2017; 039: ago/2017). Acreditamos que a primeira troca tenha decorrido da morte do animal 004, sem confronto direto com seu sucessor, tendo em vista o intervalo de quatro meses até a aparição do animal 018. Observamos também que este era menor que 004 (018: 66,3 kg; 004: 72,6 kg), fato que poderia tê-lo desfavorecido em confronto direto. Entretanto, na segunda troca, tivemos a chance de comprovar o óbito de 018 por confronto, seguida de aparição rápida do indivíduo 039 junto ao grupo. A morte de 018 pode ter decorrido da perda em confronto esteja relacionada ao seu menor tamanho em relação a 039 (018: 62,7 kg; 039: 70,9 kg), entretanto, acreditamos que a fragilidade pós-captura também possa ter desfavorecido o 018, uma vez que registramos seu óbito apenas quatro dias após o procedimento.

Interações sociais e sua relação com traços demográficos

A análise minuciosa das relações sociais, ao longo de dois anos, e com um grupo de vida-livre, contribuiu para um olhar dinâmico das interações intragrupo, inédito para a espécie. Observamos que 50,90% das interações foram de confrontos agonísticos, e 41,39%, de interações afiliativas, sendo a maioria delas entre adultos e juvenis. O aumento de densidade coincidente com nascimentos, e o efeito significativo da densidade sobre a maioria das interações intragrupo, ressaltam a importância de juvenis para as relações sociais.

- Interações adulto-adulto

As relações entre adultos representaram apenas 18,06% dos registros totais e ocorreram de maneira independente da densidade do grupo. A estabilidade do número de adultos, sugere também maior estabilidade social entre eles, justificando a baixa taxa obtida. Observamos que a maioria das interações compreenderam confrontos agonísticos, em que fêmeas participaram em maior proporção, em detrimento de machos. Esse resultado contraria o que vem sendo descrito para espécie, que a maioria dos confrontos ocorrem estritamente entre machos, sendo as demais interações (macho-fêmea, fêmea-fêmea) raras (SCHALLER; CRAWSHAW, 1981; HERRERA; MACDONALD, 1993; LORD, 1994). Entretanto, em cativeiro, estudos recentes têm investigado mais profundamente os confrontos e hierarquia de fêmeas, afirmando a presença de animais dominantes, sendo essas, as maiores do grupo (NOGUEIRA-FILHO et al., 2017).

Aqui, observamos que fêmeas são emissoras e receptoras, ganhadoras e perdedoras de confrontos de maneira equilibrada. Já machos dominantes são mais emissores e apresentam

maior frequência de vitórias. A diferença observada entre as taxas de vitórias de indivíduos identificados (♂: 97,96-100%; ♀: 0-79,79%) corroboram com a dominância de machos, tão marcante para a espécie, entretanto, sugerem que fêmeas exercem papel social importante dentro da hierarquia do grupo (LOPES, 2007; NOGUEIRA-FILHO et al., 2017). Através da abordagem de redes sociais, Oliveira-Ueno (2017) sugere que grupos de capivaras não apresentam apenas um indivíduo no topo da hierarquia, mas sim, um subgrupo de animais que dividem esse papel social, mesmo havendo hierarquia entre eles. Os resultados aqui obtidos vão de encontro a essa previsão, dando destaque a fêmea 006, que apresentou o dobro da participação de machos dominantes, em confrontos, saindo vitoriosa em cerca de 80% deles. Esse animal apresentou a mais elevada massa corporal, sendo menor apenas que a massa do macho dominante 004, no primeiro ano de estudo (2015: 006 - 71,8 kg; 004 - 72,6 kg; 2016: ausência de pesagem para 006; 018 - 66,3 kg; 2017: 006 - 73,7 kg; 018 - 62,7 kg), além de ter apresentado desenvolvimento da glândula nasal, em alguns momentos.

Em relação às interações afiliativas, observamos que machos dominantes apresentaram maiores taxas de emissão, enquanto fêmeas, maiores taxas de recepção. A emissão de comportamentos afiliativos pode ser uma estratégia de coorte e conquista de maior número de cópulas, conferindo ao macho dominante maior sucesso reprodutivo (TUTIN, 1979; IZAR, 1994). Observamos que o macho 018 foi o maior emissor, dentre os três dominantes, e que o maior pico de nascimentos ocorreu durante sua presença junto ao grupo, mais precisamente cerca de seis meses após sua chegada (ago/2016), intervalo equivalente ao período gestacional (RODRIGUES et al., 2017). Esses resultados sugerem que o privilégio reprodutivo não está relacionado apenas à agressividade do macho dominante com os demais machos, mas também à afiliação a fêmeas adultas.

- Interações adulto-juvenil

As interações entre adultos e juvenis representaram quase metade de todos os registros obtidos (48,65%). Em cativeiro, Oliveira-Ueno (2017) já havia relatado elevada centralidade de juvenis, afirmando que esses são os que mais se associam a outros membros do grupo. A proximidade e interações sugerem tolerância dos adultos em relação a presença dos juvenis, pelo menos até 6-8 meses de idade, quando passam a ter tamanho corporal próximo ao de adultos (observação pessoal). Os confrontos agonísticos representaram cerca de 40% das interações, refletindo a necessidade de se restabelecer as relações de dominância e submissão, à medida que novos indivíduos ingressam no grupo. As elevadas taxas de emissão e vitória de

adultos (>90%) corroboram com a descrição de maior dominância desses, em detrimento de juvenis (FERRAZ et al., 2013), indicando que adultos parecem constantemente monitorar e alterar os comportamentos de juvenis, conforme suas necessidades ou objetivos individuais (IZAR, 1994). Acreditamos que a maior frequência de ameaças (61,20%), em detrimento de confrontos com injúrias físicas (Belisco: 20,50%; Mordida: 1,91%; Briga: 0,17%), represente o sucesso dos adultos ao se imporem perante os juvenis, sem colocar em risco o sucesso reprodutivo do grupo.

Um fato que nos chamou atenção foi o elevado escore de emissão de confrontos pelo macho 039, em sua primeira aparição junto ao grupo. Em apenas um dia de coleta, 039 emitiu 18 confrontos contra juvenis, sendo o escore mais elevado dentre os machos dominantes (004: 1 confronto/dia; 018: 2,52 confrontos/dia). Embora a maioria das interações tenha sido apenas de ameaça, observamos mordidas e beliscos, sugerindo que o maior nível de agressividade possa estar relacionado ao fato de 039 não ser pai dos juvenis presentes no grupo, naquele momento. Mesmo que 039 já vivesse perifericamente ao grupo, conquistando algumas cópulas, ainda assim, as chances de paternidade seriam reduzidas, quando comparadas às do macho 018, dominante anterior ao 039 (RODRIGUES, 2008; RODRIGUES et al., 2017).

As relações afiliativas entre adultos e juvenis, por sua vez, representaram cerca de 60% dos registros e podem estar ligadas ao cuidado parental e aumento do sucesso reprodutivo. Entretanto, a maior emissão de juvenis (93,41%) parece estar relacionada a estratégia de aceitação e proximidade a indivíduos dominantes, promovendo ganhos diretos como proteção e aleitamento, além da possibilidade de continuidade da relação até a fase adulta, conferindo vantagens para aquisição de posições hierárquicas (IZAR, 1994; OLIVEIRA-UENO, 2017). As taxas elevadas de recepção dos adultos 018 e 006, corroboram com essa hipótese, uma vez que ambos apresentaram os maiores escores de vitórias em confrontos, e 006, a maior taxa de amamentação.

- Interações juvenil-juvenil

As relações entre juvenis haviam sido pouco exploradas, até o momento, especialmente em vida-livre. Observamos um rico repertório, e mudanças graduais de interações ao longo dos primeiros meses de vida, destacando a ontogenia do comportamento social de filhotes como um nicho de estudo, ainda a ser explorado. Observamos que a maioria das interações foram agonísticas (57,06%) e relacionadas à disputa por alimento. Essa classe comportamental foi bastante frequente apenas entre juvenis, sugerindo que o contexto de estudo (observação com

oferecimento de ceva) foi propício para eliciar competição e primeiros confrontos de vida entre esses animais, mais submissos dentro do grupo. A participação em confrontos pode ser uma chance de já estabelecer relações de dominância e submissão que se estenderão até a fase adulta, com implicações sobre sucesso reprodutivo e defesa de território (TAYLOR, 1980; KOPROWSKIJ, 1993). O aumento gradual de participação em confrontos, conforme o desenvolvimento corporal, sugere o estabelecimento de relações de dominância conforme a proximidade da maturidade sexual (TAYLOR, 1980).

As interações afiliativas representaram 42,93% das interações entre juvenis, e foram mais frequentes nos primeiros dois meses de vida. Foi possível observar grande proximidade entre esses animais, anteriormente já relatada por Oliveira-Ueno (2017), e frequente emissão de contato amigável, que podem estar ligados ao recrutamento e coesão (BYERS, 1983). As relações afiliativas podem ainda ser uma estratégia de criar vínculos sociais e aquisição de aliados dentro de uma hierarquia de dominância (IZAR, 1994). Para jovens fêmeas, a criação de vínculos implica na convivência a longo prazo, uma que vez que essas tendem a ser mais filopátricas. Já para jovens machos, implica na formação de subgrupos que poderão até dispersar juntos, tendo de lidar com interações entre si e com demais coespecíficos de outros grupos (IZAR, 1994; SALAS, 1999).

- Interações fêmea-juvenil: amamentação

A amamentação foi tratada nesse estudo como comportamento de cuidado parental. Esperávamos encontrar taxas igualitárias de dedicação entre os indivíduos, diante do alocuidado descrito para a espécie (NOGUEIRA et al., 2000; HERRERA et al., 2011). Ao longo de dois anos, capturamos e identificamos 9 fêmeas adultas, entre as quais, sete foram identificadas, em vídeos. Dentre essas, apenas cinco animais realizaram a amamentação, sendo a fêmea 006, a responsável pela maior proporção de eventos. Esses resultados vão de encontro ao número estimado de 3-4 gestações/ano, sugerindo que nem todas as fêmeas adultas do grupo se reproduzem, e que possa existir um mecanismo de supressão reprodutiva (MALDONADO-CHAPARRO; BLUMSTEIN, 2008; OLIVEIRA-UENO, 2017).

Os resultados sugerem, ainda, que a dedicação ao aleitamento não é igualitária, e que esta pode estar relacionada à hierarquia de dominância. Nogueira e colaboradores (2000) já haviam observado contribuições discrepantes entre fêmeas no alocuidado, entretanto, sugeriram que animais subordinados seriam mais responsáveis por essa tarefa. Nesse estudo, encontramos resultado distinto, sugerindo que fêmeas dominantes podem exercer maior cuidado parental,

contribuindo não somente para vigilância e liderança em tomadas de decisões, como também para o maior sucesso reprodutivo do grupo (NOGUEIRA-FILHO et al., 2017).

Influência do ambiente sobre traços demográficos e sociais

Ao longo de dois anos, tivemos a oportunidade de avaliar o efeito da disponibilidade de recursos e clima sobre traços demográficos e sociais de capivaras. Muitos estudos já haviam explorado esse efeito sobre demografia e uso do espaço. A abundância e distribuição de recursos, parecem influenciar o tamanho de grupos, sua área de vida e densidade (HERRERA et al., 2011; BARRETO; QUINTANA, 2013), nos motivando a entender quais seriam as consequências sobre níveis de agressividade, afiliação e cuidado parental. Nesse estudo, esperávamos encontrar efeito significativo da flutuação de recursos e temperatura sobre traços demográficos e comportamentais, em função de duas estações sazonais marcadas: inverno seco (temperatura e disponibilidade de recursos reduzidos) e verão úmido (elevadas temperatura e disponibilidade de recursos). Entretanto, observamos apenas efeito significativo da disponibilidade de recursos sobre a área de vida e frequência de confrontos entre adultos.

Observamos que quando os recursos são mais abundantes, o grupo ocupa áreas menores e apresenta aumento de confrontos entre adultos. Esse efeito sobre a área de vida condiz com o esperado, uma vez que grandes herbívoros, como a capivara, tendem a executar movimentos mais curtos e tortuosos diante da maior densidade de recursos, como estratégia de forrageamento ótimo, ocupando uma área de vida menor (KNEGT et al., 2007; OWEN-SMITH; FRYXELL; MERRIL, 2010). Entretanto, esperávamos frequências menores de confrontos diante de recursos abundantes. Uma hipótese explicativa para esse resultado pode ser a alta seletividade e maior investimento energético para aquisição de recursos de maior preferência. Quando recursos são abundantes, os animais podem ser mais seletivos, gastando maior energia em confrontos para obtê-los, uma vez que a garantia de encontro é maior (MCARTHUR; PIANKA, 1966).

A ausência de efeito das variáveis ambientais sobre a densidade ecológica evidenciam que os nascimentos ocorreram ao longo de todo ano, e não exclusivamente em estações chuvosas, como era esperado (MOREIRA et al., 2013). Esse fato justifica a ocorrência de amamentação de maneira independente da sazonalidade. Da mesma forma, as interações adulto-juvenis e juvenis-juvenis parecem ocorrer independentemente das características do ambiente, sugerindo que o contexto social, e suas complexas relações de dominância e submissão, sejam

fatores moduladores muito mais fortes, que o contexto ecológico, ao qual os indivíduos estão inseridos.

Indivíduos chave: próximos passos

Nesse estudo, enfrentamos a dificuldade de marcação individual de capivaras, antes já relatada por outros autores (SALAS et al., 2004; RINALDI, 2014; OLIVEIRA-UENO, 2017). Acreditamos que o baixo dimorfismo sexual e pouca variação individual, quanto a características morfológicas, sejam responsáveis pela dificuldade de investigação mais detalhada do papel individual, especialmente em vida-livre. A presença da glândula nasal desenvolvida, por exemplo, foi observada também na fêmea 006, nesse estudo, colocando em dúvida o uso dessa característica para diferenciação do macho dominante.

Mesmo diante das dificuldades de identificação dos animais, acreditamos que os resultados aqui obtidos sugerem a presença de indivíduos “chave” em grupos de capivaras. Em nosso estudo, a filopatria e grande participação nas interações intragrupo sugerem que a fêmea 006 ocupe esse papel (BLUMSTEIN; FERNÁNDEZ-JURICIC, 2010). Além das características morfológicas e comportamentais aqui já citadas, registramos uma forte mudança no contexto social de todo grupo, em função de sua morte. Em ago/2017, infelizmente esse animal veio a óbito devido a complicações no processo de captura, e quatro dias depois, presenciamos a morte do macho dominante 018 em confronto agonístico, seguida da chegada do macho dominante 039, poucos dias depois. Acreditamos que essa sequência de eventos não tenha ocorrido de maneira aleatória, mas sim decorrente da perda de um animal “chave”, importante para a coesão e manutenção do grupo (BLUMSTEIN; FERNÁNDEZ-JURICIC, 2010). Essa e outras evidências ressaltam a importância da abordagem de redes sociais, para análises futuras dos dados aqui obtidos, gerando métricas confiáveis quanto ao papel individual de cada membro do grupo de estudo. Acreditamos que esse próximo passo será essencial para fecharmos melhores conclusões a respeito de indivíduos “chave”, bem como a importância social de fêmeas.

Mortes em captura

Em nosso estudo, infelizmente tivemos a morte de cinco animais em capturas durante o período aqui apresentado, e de outros três em período posterior, durante coletas de outro trabalho. Tivemos a chance de realizar necropsia em dois indivíduos, detectando quadro semelhante à síndrome do abdome agudo, frequente em equinos. Acreditamos que o

relaxamento causado pelo anestésico parece causar distúrbio de motilidade gastrointestinal, seguido de obstrução estrangulatória, acúmulo de gás, isquemia e hemorragia (Diagnóstico: Médico veterinário Pedro Henrique Ferreira Teles). Esse quadro acometeu jovens e adultos, sendo estabelecido mesmo após a completa recuperação da anestesia, inclusive após o retorno de atividade locomotora. O fato de termos anestesiado animais logo após terem ingerido a ceva pode ter contribuído para o quadro. Acreditamos que esse registro seja importante para melhorias do protocolo anestésico e procedimentos de captura da espécie.

3.5. Conclusões

Nesse estudo, tivemos a oportunidade de estudar um grupo social de capivaras em contexto ecológico humano-induzido, avaliando o efeito de manejo restritivo sobre uso do espaço e traços demográficos. Observamos que a construção de barreira física impôs drástica diminuição da área de vida, mas não diminuiu o tamanho do grupo, permitindo fluxo de dispersão, importante para a estrutura genética populacional da espécie. Entretanto, ressaltamos que o ambiente florestado e restrito possa ser um regulador do tamanho do grupo, uma vez que observamos tamanho reduzido, quando comparado a outros viventes em áreas antrópicas, com recursos abundantes.

Mesmo em ambiente mais restrito, observamos mecanismos de renovação do grupo, em que machos e fêmeas dispersam igualmente, porém, identificamos maior filopatria de fêmeas. Registramos a rotatividade de indivíduos no posto de dominância de machos, e identificamos a permanência de quatro fêmeas adultas, ao longo de dois anos. Dentre elas, identificamos um animal dominante, responsável pelo maior cuidado parental de filhotes, o que desperta futuras discussões sobre o papel social individual, especialmente de fêmeas, e as consequências para o manejo da espécie.

Sobre a dinâmica demográfica e social de capivaras, apresentamos informações relevantes acerca de como a densidade de grupos antrópicos pode modular as interações intragrupo, promovendo flutuações de indivíduos. Observamos que os nascimentos estão correlacionados com o aumento de interações intragrupo, uma vez que, em sua maioria, envolvem juvenis. Essa informação ressalta a maior chance de instabilidade social de grupos em elevadas densidades, como em áreas antrópicas, com possíveis implicações sobre dispersores e/ou flutuadores, ocupação de novos sítios e até maior circulação de microrganismos zoonóticos.

Finalmente, ressaltamos o efeito de variáveis ambientais sobre traços demográficos e sociais, destacando o efeito da disponibilidade de recursos sobre a área de vida e interações agonísticas entre adultos. Quando os recursos são abundantes, observamos diminuição da área e aumento de confrontos entre animais mais estáveis do grupo, causando novamente um alerta para o risco de instabilidade social, em áreas antrópicas. Acreditamos que todas as informações aqui geradas serão extremamente relevantes para ações futuras de manejo das capivaras e paisagem onde vivem, promovendo maior segurança e saúde para seres humanos e a espécie silvestre em foco.

3.6. Agradecimentos

O desenvolvimento desse estudo contou com o suporte de grande equipe de pesquisadores, especialmente durante os eventos de capturas, são eles: MSc. Lilian Cristina Luchesi, MSc. Bruna Campos Paula e biólogos Leonardo Costa, Thainá Carrero, Giovanna Saltune e Débora Bacchim, da Faculdade de Filosofia, Ciências e Letras de Ribeirão Preto – Universidade de São Paulo; Prof. Dr. Marcelo Bahia Labruna, Dr. Francisco Borges Costa, Dra. Vanessa do Nascimento Ramos, Dr. Hermes Ribeiro Luz e Médico veterinário Hector Ribeiro Benatti, da Faculdade de Medicina Veterinária e Zootecnia – Universidade de São Paulo; MSc. Thiago da Costa Dias, da Universidade Federal de São Carlos; Médico veterinário Pedro Henrique Ferreira Teles; Técnico de campo Melquisedeque Barbosa de Oliveira. Agradecemos, ainda, a Bruna Lima Ferreira pela disponibilização de mapa com classificação paisagística da área estudo; à empresa Faytech®, pela doação de material impermeabilizante utilizado em coleiras artesanais; e ao financiamento da Fundação de Amparo à Pesquisa do Estado de São Paulo – FAPESP (Processo: 2013/18046-7) e Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico – CNPq (Processo: 141586/2015-0).

4. Conclusões finais

Neste estudo, tivemos em foco a investigação de respostas comportamentais de capivaras frente a ambientes antrópicos do Estado de São Paulo, região brasileira onde a espécie ocorre em altas densidades, promovendo conflitos diretos com seres humanos e, conseqüentemente, iniciativas de manejo que visem a minimização de danos. No primeiro tema apresentado, avaliamos ajustes comportamentais em relação ao ciclo 24 horas, de animais viventes em áreas antrópicas paulistas, mas também no Pantanal brasileiro, explorando uma abordagem comparativa, e quais fatores ambientais poderiam afetar o padrão de atividade e movimento. No segundo tema, abordamos as consequências de manejo restritivo de habitat sobre a demografia e uso do espaço de um grupo, vivente na cidade de Ribeirão Preto, e investigamos a interação entre a dinâmica demográfica e social, além do efeito de características do ambiente sobre tais parâmetros.

No primeiro tema, ficou evidente que uma ampla variedade de ambientes heterogêneos é permeável à espécie, nos quais respostas comportamentais diversas foram observadas, especialmente ligadas ao deslocamento diário e organização da atividade motora, ao longo das 24 horas do dia. Nas áreas paulistas, observamos deslocamentos diários discrepantes, inversão de picos secundários de atividade, evidenciando a plasticidade dos animais, e sugerindo que características específicas de cada local tenham eliciado estratégias distintas, ligadas ao ambiente disponível para o movimento, distribuição de recursos essenciais, presença de barreiras e até atividades antrópicas, como o trânsito de pessoas e veículos, uma vez que estas parecem atuar como fatores de risco. Entretanto, mesmo com elevada plasticidade, observamos a manutenção de estratégias presa-predador de redução de riscos, que parecem conferir à espécie, maior aptidão. Tais estratégias foram discutidas em relação a manutenção da atividade exploratória em horários crepusculares, tanto em ambientes antrópicos, como no Pantanal, mas também em relação à inversão de período secundário de atividades, em função do tipo de ambiente e seus fatores de risco específicos (áreas paulistas: atividade humana diurna; Pantanal: predador noturno).

No segundo tema, ficou evidente que o manejo restritivo diminuiu drasticamente a área de vida do grupo de capivaras, porém este manteve seu tamanho estável e fluxo de dispersões. Observamos nascimentos independentes da estação sazonal, e altas taxas anuais de renovação de indivíduos, relacionando-as à dispersão equilibrada entre machos e fêmeas. Dentre as renovações, destacamos duas trocas de machos dominantes, em dois anos. Em contrapartida,

vimos que fêmeas são mais filopátricas e que, entre elas, pode haver indivíduos dominantes, com altas frequências de interações intragrupo, especialmente ligadas ao cuidado parental. Dentre as fêmeas estudadas, encontramos evidências de que uma seja indivíduo “chave”, importante para coesão e manutenção do grupo.

Ainda no segundo tema, vimos que a densidade sofre flutuações em função de nascimentos, e que seu aumento implica em maiores frequências de interações intragrupo, uma vez que a maioria delas foram estabelecidas entre adultos e juvenis. Observamos pequena variação do número de adultos e baixa proporção de interações entre eles, corroborando com a maior dominância e estabilidade social, descrita para essa classe etária. Entretanto, foi possível observar que a disponibilidade de recursos é um fator modulador da área de vida do grupo e confrontos agonísticos entre adultos, podendo, portanto, aumentar a instabilidade social de indivíduos mais dominantes e estáveis.

Em ambos os temas abordados, ficou evidente a elevada capacidade de aclimação de capivaras a ambientes antrópicos. Mesmo diante da exposição às atividades humanas e ações de manejo, a espécie é capaz de ajustar suas estratégias de desvio de riscos, uso do espaço, mantendo comportamentos diários vitais, como o forrageamento crepuscular, bem como padrões essenciais para a manutenção do grupo a longo prazo, como a organização social, cuidado parental, filopatria e fluxo de dispersão. Tais traços comportamentais podem favorecer a ocupação em áreas antrópicas e, portanto, merecem atenção em planos de manejo da espécie e paisagem onde vive.

Dentre as aplicações do conhecimento aqui gerado em planos de manejo, podemos pontuar: a) ações para redução de riscos de acidentes envolvendo trânsito de pessoas e veículos, diante da detecção de períodos em que as chances de movimento e conflito são maiores; b) planos que visem a diminuição do comportamento de desvio à atividade humana, uma vez que esse pode provocar a dispersão para novos sítios; c) manejo de controle reprodutivo que considere a rotatividade de machos dominantes e maior filopatria de fêmeas, para controle de nascimentos a longo prazo; d) monitoramento constante da densidade de grupos e disponibilidade de recursos em áreas antrópicas, uma vez que podem aumentar as interações intragrupo, especialmente confrontos entre adultos, provocando também a dispersão e conquista de novos sítios; e) cuidado com a remoção de indivíduos “chave”, uma vez que essa ação aumenta o risco de perda da coesão do grupo, propiciando a chegada de novos indivíduos.

Acreditamos que essas ações possam diminuir a frequência de conflitos, aumentando a segurança e bem-estar para populações humanas, e de capivaras. Finalmente, ressaltamos a importância de que mais estudos sobre ecologia comportamental e etologia sejam realizados com as capivaras, especialmente ligados à identificação de funções individuais, e como essas podem favorecer a manutenção de grupos, em áreas antrópicas.

REFERÊNCIAS

- ALHO, C. J. R.; RONDON, N. L. Habitats, population densities and social structure of capybaras (*Hydrochaeris hydrochaeris*: Rodentia) in the Pantanal, Brasil. **Revista Brasileira de Zoologia**, v. 4, p. 139-149, 1987.
- ALHO, C. J. R.; CAMARGO, G.; FISCHER, E. Terrestrial and aquatic mammals of the Pantanal. **Brazilian Journal of Biology**, v.71, p. 297-310, 2011.
- ALTMAN, J. Observational study of behavior: sampling methods. **Behavior**, v. 49, p. 227-267, 1974.
- ANTHONY, L. L.; BLUMSTEIN, D. T. Integrating behaviour into wildlife conservation: the multiple ways that behaviour can reduce Ne. **Biological conservation**, v. 95, n. 3, p. 303-315, 2000.
- ARMITAGE, K. B. Sociality as a life-history tactic of ground squirrels. **Oecologia**, v. 48, p. 36-49, 1981.
- AZCÁRATE, T. Sociobiología y manejo del capibara, *Hydrochaeris hydrochaeris*. **Doñana Acta Vertebrata**, v. 7, p. 1-228, 1980.
- BAGER, A.; ROSA, C. A.; LOUREIRO, L.; CORRÊA, R.; CARMO, J.; GARCÍAS, F. Variação temporal da estrutura e tamanho de bandos de capivaras na Estação Ecológica do Taim, Rio Grande do Sul, Brasil. **Revista Brasileira de Zoociências**, v. 12, n. 3, p. 273-280, 2010.
- BARRETO, G. R.; QUINTANA, R. D. Foraging Strategies and Feeding Habits of Capybaras. In: MOREIRA, J. R.; FERRAZ, K. M. P. M. B.; HERRERA, E. A.; MACDONALD, D. W. (Ed.) **Capybara Biology, Use and Conservation of an Exceptional Neotropical Species**. 1st. New York: Springer, 2013. cap. 4. p. 83-96.
- BATES, D.; MAECHLER, M.; BOLKER, B.; WALKER, S. Fitting Linear Mixed-Effects Models Using lme4. **Journal of Statistical Software**, v. 67, n. 1, p. 1-48, 2015.
- BLUMSTEIN, D. T.; ARMITAGE, K. B. Life history consequences of social complexity a comparative study of ground-dwelling sciurids. **Behavioral Ecology**, v. 9, n. 1, p. 8-19, 1998.
- BLUMSTEIN, D. T. Social behaviour in conservation. In: SZÉKELY, T.; MOORE, A. J.; KOMDEUR, J. (Ed.) **Social Behaviour: Genes, Ecology and Evolution**, 1st. Cambridge: Cambridge University Press, 2010. cap. 20. p. 654-672.
- BLUMSTEIN, D. T.; FERNÁNDEZ-JURICIC, E. Afterword. In: _____. **A Primer of Conservation Behavior**, 1st. Sunderland: Sinauer Associates, Inc., 2010. cap. 5. p. 55-76.
- BLUMSTEIN, D. T.; FERNÁNDEZ-JURICIC, E. Afterword. In: _____. **A Primer of Conservation Behavior**, 1st. Sunderland: Sinauer Associates, Inc., 2010. cap. 10. p. 145--158.

- BLUMSTEIN, D. T.; FERNÁNDEZ-JURICIC, E. Afterword. In: _____. **A Primer of Conservation Behavior**, 1st. Sunderland: Sinauer Associates, Inc., 2010. cap. 13. p. 189-194.
- BOLKER, B.; R Development Core Team. bbmle: Tools for general maximum likelihood estimation. **R package version**, v. 1, p. 18, 2016.
- BOVO, A. A. A.; FERRAZ, K. M. P. M. B.; VERDADE, L. M.; MOREIRA, J. R. Capybaras (*Hydrochoerus hydrochaeris*) in anthropogenic environments: challenges and conflicts. In: GHELIER-COSTA, C.; LYRA-JORGE, M. C.; VERDADE, L. M. (Ed.) **Biodiversity in agricultural landscapes of southeastern Brazil**, 1st. Sciendo Migration, 2016. cap. 11. p. 178-189.
- BYERS, J. A. Social interactions of juvenile collared peccaries, *Tayassu tajacu* (Mammalia: Artiodactyla). **Journal of Zoology**, v. 201, n. 1, p. 83-96, 1983.
- CALENGE, C. The package adehabitat for the R software: a tool for the analysis of space and habitat use by animals. **Ecological Modelling**, v. 197, p. 516-519. 2006.
- _____. Home Range Estimation in R: the adehabitatHR Package. Office national de la classe et de la faune sauvage Saint Benoist. Auffargis, France, 2015.
- CALENGE, C.; DRAY, S.; ROYER-CARENZI, M. The concept of animals' trajectories from a data analysis perspective. **Ecological informatics**, v. 4, n. 1, p. 34-41, 2009.
- CAMPOS-KRAUER, J. M.; WISELY, S. M. Deforestation and cattle ranching drive rapid range expansion of capybara in the Gran Chaco ecosystem. **Global Change Biology**, v. 17, n. 1, p. 206-218, 2011.
- CONGDON, E. R. **Natal dispersal and new group formation in capybaras (*Hydrochoerus hydrochaeris*) in a seasonally flooded savanna of Venezuela**. 2007. Dissertation (PhD), University of Missouri at Saint Louis, Saint Louis, Missouri, 2007.
- DAAN, S.; ASCHOFF, J. Circadian contributions to survival. In: ASCHOFF, J., DAAN, S.; GROOS, G. A. (Ed.) **Vertebrate circadian systems**, 1st. Berlim: Springer-Verlag, 1982. p. 305-321.
- DIAS, T. C. **Habitat Selection by capybaras (*Hydrochoerus hydrochaeris*) in natural and anthropic landscapes in Brazil**. 2019. 59 f. Dissertação (Mestrado em Conservação da Fauna) – Universidade Federal de São Carlos, São Carlos, 2019.
- DI VIRGILIO, A.; MORALES, J. M. Towards evenly distributed grazing patterns: including social context in sheep management strategies. **PeerJ**, v. 4, p. 2152, 2016.
- FERNANDEZ-DUQUE, E. Influences of moonlight, ambient temperature, and food availability on the diurnal and nocturnal activity of owl monkeys (*Aotus azarai*). **Behavioral Ecology and Sociobiology**, New York, v. 54, p. 431-440, 2003.
- FERRAZ, K. P. M. B.; SANTOS-FILHO, R. M. F.; PIFFER, T. R. O.; VERDADE, L. M. Biologia e Manejo da Capivara: do Controle de Danos ao Máximo Rendimento Sustentável. In:

MATTOS, W. R. S. (Ed.). **A produção animal na visão dos brasileiros**. 1st. Sociedade Brasileira de Zootecnia, 2001. p. 580-588.

FERRAZ, K. P. M. B.; VERDADE, L. M. Ecologia comportamental da capivara: bases biológicas para o manejo da espécie. In: MATTOS, W. R. S. (Ed.). **A produção animal na visão dos brasileiros**. 1st. Sociedade Brasileira de Zootecnia, 2001. p. 589-595.

FERRAZ, K. M. P. M. B. **Distribuição espacial da capivara (*Hydrochoerus hydrochaeris*) em função da paisagem na Bacia do Rio Piracicaba, SP**. 2004. 136 f. Tese (Doutorado em Ecologia de Agroecossistemas) - Escola Superior de Agricultura “Luiz de Queiroz”, Universidade de São Paulo, Piracicaba, 2004.

FERRAZ, K. M. P. M. D.; BONACH, K.; VERDADE, L. M. Relationship between body mass and body length in capybaras (*Hydrochoerus hydrochaeris*). **Biota Neotropica**, v. 5, n. 1, p. 197-200, 2005.

FERRAZ, K. M. P. M. B.; FERRAZ, S. F. B.; COUTO, H. T. Z.; VERDADE, L. M. Capybara (*Hydrochoerus hydrochaeris*) distribution in agroecosystems: a cross-scale habitat analysis. **Journal of Biogeography**, v. 34, p. 223-230, 2007.

FERRAZ, K. M. P.; PETERSON, A. T.; SCACHETTI-PEREIRA, R.; VETTORAZZI, C. A.; VERDADE, L. M. Distribution of capybaras in an agroecosystem, Southeastern Brazil, based on ecological niche modeling. **Journal of Mammalogy**, v. 90, n. 1, p. 189-194, 2009.

FERRAZ, K. M. P. M. B.; IZAR, P.; SATO, T.; NISHIDA, S. M. Social and Spatial Relationships of Capybaras in a Semiconfined Production System. In: MOREIRA, J. R.; FERRAZ, K. M. P. M. B.; HERRERA, E. A.; MACDONALD, D. W. (Ed.) **Capybara Biology, Use and Conservation of an Exceptional Neotropical Species**. 1st. New York: Springer, 2013. cap. 14. p. 243-260.

FORNITANO, L. **Influência da perda do macho dominante sobre o comportamento e composição do grupo de capivaras: um estudo de caso**. 2012. 54 f. Trabalho de conclusão de curso (Graduação em Ciências Biológicas) – Faculdade de Ciências Agrárias e Veterinárias, Universidade Estadual Paulista, Jaboticabal, 2012.

FOSTER, V. C.; SARMENTO, P.; SOLLMANN, R.; TÔRRES, N.; JÁCOMO, A. T.; NEGRÕES, N.; FONSECA, C.; SILVEIRA, L. Jaguar and Puma Activity Patterns and Predator-Prey Interactions in Four Brazilian Biomes. **Biotropica**, v.45, n. 3, p. 373-379, 2013.

FOX, J. et al. Package ‘car’. **Vienna: R Foundation for Statistical Computing**, 2012.

FRYXELL, J. M.; HAZELL, M.; BÖRGER, L.; DALZIEL, B. D.; HAYDON, D. T.; MORALES, J. M.; MCLINTOSH, T.; ROSATTE, R. C. Multiple movement modes by large herbivores at multiple spatiotemporal scales. **Proceedings of the National Academy of Sciences**, v. 105, n. 49, p. 19114-19119, 2008.

GAYNOR, K. M.; HOJNOWSKI, C. E.; CARTER, N. H.; BRASHARES, J. S. The influence of human disturbance on wildlife nocturnality. **Science**, v. 360, n. 6394, p. 1232-1235, 2018.

GINÉ, G. A. F.; DUARTE, J. M. B.; MOTTA, T. C. S.; FARIA, D. Activity, movement and secretive behavior of a threatened arboreal folivore, the thin-spined porcupine, in the Atlantic forest of Southern Bahia, Brazil. **Journal of Zoology**. London, v. 286, p. 131-139, 2012.

HENRIQUES, O. K. **Caracterização da vegetação natural em Ribeirão Preto, SP: Bases para conservação**. 2003. 218 f. Tese (Doutorado em Ciências) - Faculdade de Filosofia, Ciências e Letras de Ribeirão Preto - Universidade de São Paulo, Ribeirão Preto, 2003.

HERRERA E. A.; MACDONALD, D. W. Group stability and the structure of a capybara population. **Symp Zoolog Soc Lond**, v. 58, p. 115–130, 1987.

HERRERA, E.A.; MACDONALD, D.W. Resource utilization and territoriality in group-living capybaras (*Hydrochoerus hydrochaeris*). **Journal of Animal Ecology**. v. 58, p. 667-679, 1989.

HERRERA, E. A. Growth and dispersal in capybaras, *Hydrochaeris hydrochaeris*. **Journal of Zoology**, v. 228, p. 307-316, 1992.

HERRERA, E. A.; MACDONALD, D. W. Aggression, dominance, and mating success among capybara males (*Hydrochaeris hydrochaeris*). **Behavioral Ecology**, v. 4, n. 2, p. 114-119, 1993.

HERRERA, E. A. Capybara digestive adaptations. In: MOREIRA, J. R.; FERRAZ, K. M. P. M. B.; HERRERA, E. A.; MACDONALD, D. W. (Ed.) **Capybara Biology, Use and Conservation of an Exceptional Neotropical Species**. 1st. New York: Springer, 2013. cap. 5. p. 97-106.

HERRERA, E. A.; SALAS, V.; CONGDON, E. R.; CORRIALE, M. J.; TANG-MARTÍNEZ, Z. Capybara social structure and dispersal patterns: variations on a theme. **Journal of Mammalogy**, v. 92, n. 1, p. 12-20, 2011.

HIJMANS, R. J.; VAN ETTEN, J. raster: Geographic analysis and modeling with raster data. R package version 2.0–12. 2012.

HUIJSER, M. P.; ABRA, F. D.; DUFFIELD, J. W. Mammal road mortality and cost–benefit analyses of mitigation measures aimed at reducing collisions with capybara (*Hydrochoerus hydrochaeris*) in São Paulo State, Brazil. **Oecologia Australis**, v. 17, n. 1, p. 129-146, 2013.

IBGE (INSTITUTO BRASILEIRO DE GEOGRAFIA E ESTATÍSTICA). Censo demográfico. São Paulo. 2010. Disponível em: <http://7a12.ibge.gov.br/vamos-conhecer-o-brasil/nosso-povo/caracteristicas-da-populacao>. Acesso em: 22 de dezembro de 2018.

IZAR, P. **Análise da estrutura social de um grupo de macacos-prego (*Cebus apella*) em condições de semi-cativeiro**. 1994. 128 f. Dissertação (Mestrado Psicologia) - Universidade de São Paulo, São Paulo, 1994.

JESCHKE, J. M.; STRAYER, D. L. Determinants of vertebrate invasion success in Europe and North America. **Global Change Biology**, v. 12, n. 9, p. 1608-1619, 2006.

KAWASAKI, C. S.; VARANDA, E. M.; SILVA, A. M. T. S.; DEL'ARCO, D. J.; HENRIQUES, O.K.; CARNEIRO, R. M. A. Plano Ambiental do Campus da Usp de Ribeirão Preto: princípios, diretrizes e normas, 2007. 95p.

KNEGT, H. J.; HENGVELD, G. M.; VAN LANGEVELDE, F.; BOER, W. F.; KIRKMAN, K. P. Patch density determines movement patterns and foraging efficiency of large herbivores. **Behavioral Ecology**, v. 18, n. 6, p. 1065-1072, 2007.

KOPROWSKI, J. L. The role of kinship in field interactions among juvenile gray squirrels (*Sciurus carolinensis*). **Canadian journal of Zoology**, v. 71, n. 1, p. 224-226, 1993.

KRONKA, F. J. N; MATSUKUMA, C. K.; NALON, M. A.; CALI, I. H. D.; ROSSI, M.; MATTOS, I. F. A.; SHIN-IKE, M. S.; PONTINHAS, A. A. S. **Inventário Florestal do Estado de São Paulo**. Instituto Florestal, São Paulo, 1993.

LABRUNA, M.B. Brazilian spotted fever: the role of capybaras. In: MOREIRA, J. R.; FERRAZ, K. M. P. M. B.; HERRERA, E. A.; MACDONALD, D. W. (Ed.) **Capybara Biology, Use and Conservation of an Exceptional Neotropical Species**. 1st. New York: Springer, 2013. cap. 23. p. 371-383.

LEE, P. C. Social structure and evolution. In: SLATER, P. J. B.; HALLIDAY, T. R.; BARRETT, P. (Ed.) **Behaviour and evolution**, New York: Cambridge University Press, 1994. cap. 9. p. 266-303.

LOPES, P. C. C. **Estudo da Estrutura Social de Fêmeas de capivaras (*Hydrochoerus hydrochaeris* L. 1766) em cativeiro**. 2007. 66 f. Dissertação (Mestre em Zoologia) - Universidade Estadual de Santa Cruz, Ilhéus, 2007.

LORD, R. D. Twenty-four-hour activity and Coprophagy by Capybaras (*Hydrochaeris hydrochaeris*). **Jounal Studies on Neotropical Fauna and Environment**, v. 26, p. 113-120, 1991.

_____. A descriptive account of capybara behaviour. **Studies on neotropical fauna and environment**, v. 29, n. 1, p. 11-22, 1994.

_____. Anatomy and Physiology. In:_____. **Capybaras – A Natural History of the World's Largest Rodent**. 1st ed. Baltimore: The Johns Hopkins University Press, 2009. cap. 2, p. 13-23.

_____. Natural History, Ecology, and Behavior. In:_____. **Capybaras – A Natural History of the World's Largest Rodent**. 1st ed. Baltimore: The Johns Hopkins University Press, 2009. cap. 3, p. 24-72.

LOWRY, H.; LILL, A.; WONG, B. Behavioural responses of wildlife to urban environments. **Biological reviews**, v. 88, n. 3, p. 537-549, 2013.

LIMA, W. L. **Diagnóstico ambiental visando à vigilância acarológica e controle de *Amblyomma* sp. (Acari: Ixodidae) pós-instalação dos alambrados no campus da USP-Ribeirão Preto**. 2017. 81 f. Trabalho de Conclusão de Curso (Licenciatura em Ciências EAD)

- Faculdade de Filosofia, Ciências e Letras de Ribeirão Preto, Universidade de São Paulo, Ribeirão Preto, 2017.

MACCARTUR, R. H.; PIANKA, E. On optimal use of a patchy environment. **The American Naturalist**, v. 100, p. 603-609, 1966.

MACDONALD, D. W. Dwindling resources and the social behaviour of capybaras, (*Hydrochoerus hydrochaeris*) (Mammalia). **Journal of Zoology**, v. 194, p. 371-391, 1981.

MACDONALD, D. W.; KRANTZ, K.; APLIN, R. T. Behavioral, anatomical and chemical aspects of scent marking amongst capybaras (*Hydrochoerus hydrochaeris*) (Rodentia, Caviomorpha). **Journal of Zoology**, v. 202, p. 341-360, 2009.

MACDONALD, D. W. Dwindling resources and the social behaviour of capybara, (*Hydrochoerus hydrochaeris*) (Mammalia). **Journal of Zoology of London**, v. 194, p. 371-391, 1981.

MACDONALD, D. W.; HERRERA, E. A.; TABER, A. B.; MOREIRA, J. R. Social organization and resource use in capybaras and maras. In: WOLFF, J. O.; SHERMAN, P. W. (Ed.). **Rodent societies, an ecological and evolutionary perspective**. University of Chicago Press, Chicago, 2007. cap. 33. P. 393-402.

MACDONALD, D. W.; HERRERA, E. A. Capybara Scent Glands and Scent-Marking Behavior. In: MOREIRA, J. R.; FERRAZ, K. M. P. M. B.; HERRERA, E. A.; MACDONALD, D. W. (Ed.) **Capybara Biology, Use and Conservation of an Exceptional Neotropical Species**. 1st. New York: Springer, 2013. cap. 10. p. 185-193.

MAHER, C. R. Quantitative variation in ecological and hormonal variables correlate with spatial organization of pronghorn (*Antilocapra americana*). **Behavioral Ecology and Sociobiology** v. 47, p. 327-338, 2000.

MALDONADO-CHAPARRO, A.; BLUMSTEIN, D. T. Management implications of capybara (*Hydrochoerus hydrochaeris*) social behavior. **Biological Conservation**, v. 141, n. 8, p. 1945-1952, 2008.

MANLY, B. F. J.; MCDONALD, L. L.; THOMAS, D. L.; MCDONALD, T. L.; ERICKSON, W. P. Resource selection by animals - Statistical design and analysis for field studies, 2nd. Kluwer Academic, Nova York, 2004.

MARTIN, J. G. A.; RÉALE, D. Animal temperament and human disturbance: implications for the response of wildlife to tourism. **Behavioural Processes**, v. 77, n. 1, p. 66-72, 2008.

MCKINNEY, M. L. Urbanization as a major cause of biotic homogenization. **Biological Conservation**, v. 127, p. 247-260, 2006.

MIGLINO, M. A.; SANTOS, T. C.; KANASHIRO, C.; FERRAZ, R. H. S. Morphology and Reproductive Physiology of Female Capybaras. In: MOREIRA, J. R.; FERRAZ, K. M. P. M. B.; HERRERA, E. A.; MACDONALD, D. W. (Ed.) **Capybara Biology, Use and Conservation of an Exceptional Neotropical Species**. 1st. New York: Springer, 2013. cap. 7. p. 131-146.

MONTICELLI, P. F. **Comportamento e comunicação acústica em cobaias e preás**. 2005. 169 f. Tese (Doutorado em Psicologia) – Instituto de Psicologia, Universidade de São Paulo, São Paulo, 2005.

MORALES, J. M.; ELLNER, S. P. Scaling up animal movements in heterogeneous landscapes: the importance of behavior. **Ecology**, v. 83, n. 8, p. 2240-2247, 2002.

MORALES, J. M.; HAYDON, D. T.; FRAIR, J.; HOLSINGER, K. E.; FRYXELL, J. M. Extracting more out of relocation data: building movement models as mixtures of random walks. **Ecology**, v. 85, p. 2436–2445, 2004.

MOREIRA, J. R.; ALVAREZ, M. R.; TARIFA, T.; PACHECO, V.; TABER, A.; TIRIRA, D. G.; HERRERA, E. A.; FERRAZ, K. M. P. M. B.; ALDANA-DOMÍNGUEZ, J.; MACDONALD, D. W. Taxonomy, Natural History and Distribution of the Capybara. In: MOREIRA, J. R.; FERRAZ, K. M. P. M. B.; HERRERA, E. A.; MACDONALD, D. W. (Ed.) **Capybara Biology, Use and Conservation of an Exceptional Neotropical Species**. 1st. New York: Springer, 2013. cap. 1. p. 3-37.

MOREIRA, J. R.; WIEDERHECKER, H.; FERRAZ, K. M. P. M. B.; ALDANA-DOMÍNGUEZ, J.; VERDADE, L. M.; MACDONALD, D. W. Capybara Demographic Traits. In: MOREIRA, J. R.; FERRAZ, K. M. P. M. B.; HERRERA, E. A.; MACDONALD, D. W. (Ed.) **Capybara Biology, Use and Conservation of an Exceptional Neotropical Species**. 1st. New York: Springer, 2013. cap. 8. p. 147-167.

MORRISON, M. L.; MARCOT, B. G.; MANNAN, R. W. **Wildlife habitat relationships: concepts and applications**. 2nd. Madison: The University of Wisconsin Press, 1998. 435p.

MURPHEY, R. M.; MARIANO, J. S.; DUARTE, F. A. M. Behavioral observations in a capybara colony (*Hydrochoerus hydrochaeris*). **Applied Animal Behaviour Science**, v. 14, n. 1, p. 89-98, 1985.

NATHAN, R.; GETZ, W. M.; REVILLA, E.; HOLYOAK, M.; KADMON, R.; SALTZ, D.; SMOUSE, P. E. A movement ecology paradigm for unifying organismal movement research. **Proceedings of the National Academy of Sciences**, v. 105, n. 49, p. 19052-19059, 2008.

NIEVAS, A. M. **Padrão de atividade de fêmeas de veado-campeiro (*Ozotoceros bezoarticus*) nas diferentes fases reprodutivas, no Pantanal Sul-Matogrossense**. 2012. 80 f. Dissertação (Mestrado em Ecologia Aplicada) - Escola Superior de Agricultura “Luiz de Queiroz”, Universidade de São Paulo, Piracicaba, 2012.

NIMER, E. **Climatologia do Brasil**, 2nd. Rio de Janeiro, IBGE, 422p.

NOGUEIRA, S. D. C.; OTTA, E. M. M. A.; DIAS, C. D. S.; NOGUEIRA-FILHO, S. L. G. Alloparental behavior in the capybara (*Hydrochoerus hydrochaeris*). **Revista de Etologia**, v. 2, n. 1, p. 17-21, 2000.

NOGUEIRA-FILHO, S. L. G.; LOPES, P. C.; FERREIRA, D. N.; NOGUEIRA, S. S. C. Flexibility in the social behavior of captive female capybaras (Mammalia, Rodentia). **Behavioural processes**, v. 142, p. 29-32, 2017.

NUNES, S. Dispersal and Philopatry. In: WOLFF, J. O.; SHERMAN, P. W. (Ed.). **Rodent societies, an ecological and evolutionary perspective**. University of Chicago Press, Chicago, 2007. cap. 12. p. 150-162.

OJASTI, J. Estudio biológico del chiguire o capibara. FONAIAP, Caracas, Venezuela, 1973.

OLIVEIRA-UENO, A. S. **Etologia e bioacústica da comunicação de alarme em capivaras (*Hydrochoerus hydrochaeris*): complexidade funcional e a influência das relações sociais**. 2017. 100 f. Tese (Doutorado em Ciências) – Faculdade de Filosofia, Ciências e Letras de Ribeirão Preto, Universidade de São Paulo, Ribeirão Preto, 2017.

OWEN-SMITH, N.; FRYXELL, J. M.; MERRILL, E. H. Foraging theory upscaled: the behavioural ecology of herbivore movement. **Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences**, v. 365, n. 1550, p. 2267-2278, 2010.

PAULA, T. A. R.; WALKER, N. J. Reproductive Morphology and Physiology of the Male Capybaras. In: MOREIRA, J. R.; FERRAZ, K. M. P. M. B.; HERRERA, E. A.; MACDONALD, D. W. (Ed.) **Capybara Biology, Use and Conservation of an Exceptional Neotropical Species**. 1st. New York: Springer, 2013. cap. 6. p. 107-129.

PEREIRA, H. F. A.; ESTON, M. R. Biologia e manejo de capivaras (*Hydrochoerus hydrochaeris*), no Parque Estadual Alberto Löfgren, São Paulo, Brasil. **Revista Instituto Florestal**, São Paulo, v. 19, p. 55-64, 2007.

PETTORELLI, N.; VIK, J. O.; MYSTERUD, A.; GAILLARD, J. M., TUCKER, C. J.; STENSETH, N. C. Using the satellite-derived NDVI to assess ecological responses to environmental change. **Trends in ecology & evolution**, v. 20, n. 9, p. 503-510, 2005.

PINTO, G. R. M. **Contagem de fezes como índice de abundância de capivaras (*Hydrochaeris hydrochaeris*)**. 2003. 45 f. Dissertação (Mestrado em Ecologia de Agroecossistemas) - Escola Superior de Agricultura “Luiz de Queiroz”, Universidade de São Paulo, Piracicaba, 2003.

QGIS DEVELOPMENT TEAM QGIS 2.14 Geographic Information System User Guide. **Open Source Geospatial Foundation Project**. Disponível em: http://docs.qgis.org/2.14/pt_BR/docs/user_manual, 2014.

R CORE TEAM 2017. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. Disponível em: <https://www.R-project.org/>, 2017.

RANDALL, J. A.; ROGOVIN, K.; PARKER, P. G.; EIMES, J. A. Flexible social structure of a desert rodent, *Rhombomys opimus*: philopatry, kinship, and ecological constraints. **Behavioral Ecology**, v. 16, p. 961-973, 2005.

REID, F. 2016. *Hydrochoerus hydrochaeris*. **The IUCN Red List of Threatened Species**, 2016: e.T10300A22190005. <http://dx.doi.org/10.2305/IUCN.UK.2016-2.RLTS.T10300A22190005.en>. Acesso em: 02 de abril de 2018.

RICKLEFS, R. E. Crescimento e regulação populacional. In: _____. **A Economia da Natureza**, 5th. Rio de Janeiro: Guanabara Koogan S. A., 2001. cap. 14, p. 205-271.

RINALDI, A. R. **Ecologia de capivaras (*hydrochoerus hydrochaeris*, linnaeus, 1766) em Região alterada pela formação de um reservatório Hidrelétrico.** 2014. 203 f. Tese (Doutorado em Ecologia e Conservação) - Universidade Federal do Paraná, Curitiba, 2014.

RODELA, L. G.; QUEIROZ NETO, J. P. Estacionalidade do clima no Pantanal da Nhecolândia, Mato Grosso do Sul, Brasil. **Revista Brasileira de Cartografia**, v. 59, n. 1, p. 101-113, 2007.

RODRIGUES, M. V. **Comportamento Social e reprodutivo de capivaras *Hydrochoerus hydrochaeris* Linnaeus, 1766 (Rodentia) em áreas com diferentes níveis de influência humana.** 2008. 46 f. Dissertação (Mestrado em Medicina Veterinária) - Universidade Federal de Viçosa, Viçosa, 2008.

RODRIGUES, M. V. **Aspectos ecológicos e controle reprodutivo em uma população de capivaras sinantrópicas, no campus da Universidade Federal de Viçosa - Viçosa, MG.** 2013. 83 f. Tese (Doutorado em Medicina Veterinária) - Universidade Federal de Viçosa, Viçosa, 2013.

RODRIGUES, M. V.; PAULA, T. A. R.; SILVA, V. H. D.; FERREIRA, L. B. C.; CSERMAK-JUNIOR, A. C.; ARAUJO, G. R.; DECO-SOUZA, T. RODRIGUES, Marcos V. et al. Manejo de população problema através de método contraceptivo cirúrgico em grupos de capivaras (*Hydrochoerus hydrochaeris*). **Revista Brasileira de Reprodução Animal**, Belo Horizonte, v.41, n.4, p.710-715, 2017.

ROOD, J. P. Ecological and behavioural comparisons of three genera of Argentine cavies. **Animal Behaviour Monographs**, v. 5, p. 1-83, 1972.

ROSALINO, L. M.; VERDADE, L. M.; LYRA-JORGE, M. C. Adaptation and Evolution in Changing Environments. In: VERDADE, L. M.; LYRA-JORGE, M. C.; PIÑA, C. I. (Ed.). **Applied Ecology and Human Dimensions in Biological Conservation.** 1st ed. Springer Heidelberg New York Dordrecht London, 2014. cap. 4, p. 53-71.

ROULIN, A. Why do lactating females nurse alien offspring? A review of hypotheses and empirical evidence. **Animal Behaviour**, v. 63, n. 2, p. 201-208, 2002.

RUDORFF, B. F. T.; AGUIAR, D. A.; SILVA, W. F.; SUGAWARA, L. M.; ADAMI, M.; MOREIRA, M. A. Studies on the rapid expansion of sugarcane for ethanol production in São Paulo state (Brazil) using landsat data. **Remote Sensing**, v. 2, p. 1057-1076, 2010.

SALAS, V. **Social organisation of capybaras in the Venezuelan Llanos.** 1999. Dissertation (PhD), Cambridge University, Cambridge, 1999.

SALAS, V.; PANNIER, E.; GALÍNDEZ-SILVA, C.; GOLS-RIPOLL, A.; HERRERA, E. A. Methods for capturing and marking wild capybaras in Venezuela. **Wildlife Society Bulletin**, v. 32, n. 1, p. 202-208, 2004.

SALTUNE, G. A.; NIEVAS, A. M.; AUGUSTI, D. B.; MONTICELLI, P. F. Influência de barreira física sobre o movimento de um grupo de capivaras, vivente em Área de Preservação Permanente na Universidade de São Paulo, Ribeirão Preto – SP. In: XXXVI ENCONTRO

ANUAL DE ETOLOGIA, 2018, Ouro Preto. **Anais do XXXVI Encontro Anual de Etologia: a etologia além da academia**. Ouro Preto, 2018. p. 82.

SCHALLER, G. B.; CRAWSHAW, P. G. Social organization in a capybara population. **Saugetierkundliche Mitteilungen**, v. 29, p. 3-16, 1981.

SIEGEL, S. O caso de k amostras independentes. In:_____. **Estatística não-paramétrica para as ciências do comportamento**. 1st. Recife: Editora McGraw-Hill do Brasil, 1979. cap. 8. P. 197-218.

SIH, A. Understanding variation in behavioural responses to human-induced rapid environmental change: a conceptual overview. **Animal Behaviour**, v. 85, n. 5, p. 1077-1088, 2013.

SILVA, M. P. D.; MAURO, R.; MOURAO, G.; COUTINHO, M. Distribuição e quantificação de classes de vegetação do Pantanal através de levantamento aéreo. **Revista brasileira de Botânica**, v. 23, n. 2, p. 143-152, 2000.

SOL, D.; LAPIEDRA, O.; GONZÁLEZ-LAGOS, C. Behavioural adjustments for a life in the city. **Animal Behaviour**, v. 85, p. 1101-1112, 2013.

SUZUKI, C. T. **A complexidade do repertório acústico das capivaras (*Hydrochoerus hydrochaeris*)**. 2015. 100 f. Dissertação (Mestrado em Ciências) - Faculdade de Filosofia, Ciências e Letras de Ribeirão Preto, Universidade de São Paulo, Ribeirão Preto, 2015.

TAYLOR, G. T. Fighting in juvenile rats and the ontogeny of agonistic behavior. **Journal of Comparative and Physiological Psychology**, v. 94, n. 5, p. 953, 1980.

TOMAZZONI, A. C. **Ecologia da capivara (*Hydrochoerus hydrochaeris* Linnaeus, 1766) (Mammalia, Rodentia) na Reserva Biológica do Lami, sul do Brasil**. 2003. 81 f. Dissertação (Mestrado em Ecologia) – Instituto de Biociências, Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Porto Alegre, 2003.

TINGSTROM, H. Moonphase 3.3 SH. Hogsby, Sweden, 2009.

TUCKER, C. J.; SELLERS, P. J. Satellite remote sensing of primary production. **International journal of remote sensing**, v. 7, n. 11, p. 1395-1416, 1986.

TUCKER, M. A. et al. Moving in the Anthropocene: Global reductions in terrestrial mammalian movements. **Science**, v. 359, n. 6374, p. 466-469, 2018.

TUOMAINEN, U.; CANDOLIN, U. Behavioural responses to human-induced environmental change. **Biological Reviews**. v. 86, p. 640-657, 2011.

TUTIN, C. E. G. Responses of chimpanzees to copulation, with special reference to interference by immature individuals. **Animal Behaviour**, v. 27, p. 845-854, 1979.

VAN SCHAIK, C. P.; GRIFFITHS, M. Activity periods of Indonesian rain forest mammals. **Biotropica**, p. 105-112, 1996.

VARGAS, F. C. **Estudo comparativo de duas populações de capivaras (*Hydrochoerus hydrochaeris*) no município de Pirassununga, SP.** 2005. 79 f. Dissertação (Mestrado em Zootecnia) - Faculdade de Zootecnia e Engenharia de Alimentos, Universidade de São Paulo, Pirassununga, 2005.

VASSALO, A. I.; ANTENUCCI, C. D. Caviomorph rodents: an introduction. In:_____. **Biology of Caviomorph Rodents: Diversity and Evolution.** 1st ed. SAREM Series A, Buenos Aires, 2015. Introduction, p. 1-10.

VERDADE, L. M. The influence of hunting pressure on the social behavior of vertebrates. **Revista Brasileira de Biologia**, v. 56, n. 1, p. 1-13, 1996.

VERDADE, L. M.; FERRAZ, K. M. P. M. B. Capybaras in an anthropogenic habitat in southeastern Brazil. **Brazilian Journal of Biology**, v. 66, n. 1B, p. 371-378, 2006.

VERDOLIN, J. L. Gunnisons's prairie dog (*Cynomys gunnisoni*): testing the resource dispersion hypothesis. **Behavioral Ecology and Sociobiology**, v. 63, p. 789-799, 2009.

VOGLIOTTI, A. **História natural de Mazama Bororo (Artiodactyla; Cervidae) através da etnozootologia, monitoramento fotográfico e radio-telemetria.** 2003. 99 f. Dissertação (Mestrado em Ecologia de Agrossistemas) - Escola Superior de Agricultura "Luiz de Queiroz", Universidade de São Paulo, Piracicaba, 2003.

VOSS, R. S.; EMMONS, L. H. Mammalian diversity in Neotropical Lowland rainforest: preliminar assessment. **Bulletin of the American Museum of Natural History**, v. 230, p. 1-115, 1996.

WORTON, B. J. Kernel methods for estimating the utilization distribution in home range studies. **Ecology**, v. 70, p. 164-168, 1989.

ZAR, J. H. Circular distributions: descriptive statistics. In:_____. **Biostatistical Analysis.** 4th. New Jersey: Prentice Hall, 1999. cap. 26. p. 592-615.

ZUUR, A. F.; IENO, E. N.; WALKER, N.; SABELIEV, A. A.; SMITH, G. M. GLMM and GAMM. In: _____. **Mixed effects models and extension in ecology with R.** 1st. New York: Springer Press, 2009. cap. 13. p. 323-342.

APÊNDICES

APÊNDICE A – Informações de imagens de satélite (*Landsat 8*) utilizadas para o cálculo do Índice de Vegetação de Diferença Normalizada (*Normalized Difference Vegetation Index* - NDVI) das dez áreas de estudo do Capítulo 1, localizadas nos estados de São Paulo, Mato-Grosso-do-Sul e Mato-Grosso, no Brasil.

Local	<i>Landsat 8</i>			
	Data	Cena	Bandas	Resolução
Americana – SP	30/07/2016	220076		
Araras – SP	16/10/2015	220075		
Piracicaba – SP	17/11/2015	220076		
Pirassununga – SP	16/10/2015	220075	4 - Vermelho (0.64-0.67 μm); 5 - Infravermelho (0.85-0.88 μm)	30 m
Ribeirão Preto – SP	29/08/2015	220075		
São Paulo – SP	10/11/2015	219075		
Nhecolândia – MS	07/08/2015	226073		
Poconé – MT	24/07/2016	226072		

APÊNDICE B – Camadas *raster* geradas após o cálculo do Índice de Vegetação de Diferença Normalizada (*Normalized Difference Vegetation Index* - NDVI) das dez áreas de estudo do Capítulo 1, localizadas nos estados de São Paulo, Mato-Grosso-do-Sul e Mato-Grosso, no Brasil.

APÊNDICE C – Informações de imagens de satélite (*Landsat 8*) utilizadas para o cálculo mensal do Índice de Vegetação de Diferença Normalizada (*Normalized Difference Vegetation Index* - NDVI), no campus da USP-Ribeirão Preto, Estado de São Paulo, Brasil. Nos meses de nov/dez/2015, jan/dez/2016, mar/abr/2017, não obtivemos imagens com pouca cobertura de nuvens, inviabilizando a obtenção da média de NDVI.

<i>Landsat 8</i>			
Data	Cena	Bandas	Resolução
12/07/2015			
13/08/2015			
14/09/2015			
16/10/2015			
05/02/2016			
08/03/2016			
09/04/2016			
27/05/2016			
12/06/2016			
14/07/2016	220075	4 - Vermelho (0.64-0.67 μm); 5 - Infravermelho (0.85-0.88 μm)	30 m
15/08/2016			
16/09/2016			
02/10/2016			
19/11/2016			
06/01/2017			
23/02/2017			
30/05/2017			
15/06/2017			
17/07/2017			

APÊNDICE D - Área de manejo de capivaras (*Hydrochoerus hydrochaeris*) localizada no Biotério Central da Universidade de São Paulo, campus de Ribeirão Preto. Ceva com cana-de-açúcar em frente a armadilha fotográfica (seta a esquerda) e portão do tipo “guilhotina” (seta a direita) que faz conexão com a Área de Preservação Permanente do campus (A); entrada de animal pelo portão “guilhotina” (B); casa de manejo de animais (C).

APÊNDICE E – Métodos de marcação individual utilizados em capivaras (*Hydrochoerus hydrochaeris*), no campus da USP-Ribeirão Preto. Microchip subcutâneo (A); brinco de capivara (B); descolorante de pelos e marcação a frio com hidróxido de sódio (C); coleira em lona (policloreto de vinila – PVC) (D). Fotos: Marcio Oliveira Leite (A), Paula Verzola Olivio (B, C, D).

APÊNDICE F – Identificação de capivaras (*Hydrochoerus hydrochaeris*) viventes da região sudeste do campus da USP-Ribeirão Preto, capturadas entre 2015 e 2017 (“x”: primeira captura; “x*”: recaptura; “†”: óbito em captura; “†**”: óbito natural; “dom”: macho dominante).

Indivíduo	Sexo	n° microchip	Capturas		
			2015	2016	2017
001	♀	ausente	x		
002	♀	982000364430901	x		x*
003	♀	900032001011167	x	x*	
004	♀	900032001011174	x (dom)		
005	♀	900032001016719	x	x*	
006	♀	900032001016708	x		x*†
007	♀	900032001016707	x	x*	
008	♀	900032001011170	x	x*	x*
009	♀	900032001011175	x		
010	♀	900032001011168	x		
011	♀	900032001011166	x	x*†	-
012	♀	900032001016718	x		
013	♀	900032001011169	x		
014	♀	900032001011165	x	x*	x*
015	♀	900032001016709	x†	-	-
016	♀	982000364432595		x†	-
017	♀	982000364475365		x	
018	♀	982000364475011		x (dom)	x*†**(dom)
019	♀	982000364474815		x	
020	♀	982000364433249		x†	-
021	♀	982000364363829			x
022	♀	982000364432370			x
023	♀	982000364381396			x
024	♀	982000364404979			x
025	♀	982000364433476			x
026	♀	982000364366820			x
027	♀	982000364409362			x
028	♀	982000364429767			x
029	♀	982000364432589			x
030	♀	982000364432747			x
031	♀	982000364405247			x
032	♀	982000364433528			x
033	♀	982000364409006			x
034	♀	982000364428540			x
035	♀	982000364433417			x
036	♀	982000364433563			x
037	♀	982000363844106			x
039	♀	900032001018820			x (dom)

APÊNDICE G – Dados biométricos de capivaras (*Hydrochoerus hydrochaeris*) viventes da região sudeste do campus da USP-Ribeirão Preto, capturadas entre 2015 e 2018 (“*”: recaptura; “dom”: macho dominante).

Data	Indivíduo	Sexo	Classe etária	Massa (kg)	Comprimento do corpo (cm)	Perímetro do torax (cm)	Perímetro do pescoço (cm)	Comprimento do focinho (cm)	Glândula nasal (cm)		Pé c/ unha (cm)
									Comprimento	Largura	
1ª Captura (16/07/2015)	001	♀	adulto	67,80	134,0	90,0	62,0	29,0	Imperceptível	Imp.	-
	002	♀	adulto	53,80	121,0	87,0	58,0	27,0	Imp.	Imp.	23,0
	003	♀	jovem	15,60	82,0	53,0	35,0	19,0	Imp.	Imp.	17,0
	004	♂ (dom)	adulto	72,60	-	94,0	66,0	28,0	8,0	6,0	24,0
	005	♀	adulto	64,20	131,0	89,0	59,0	26,0	Imp.	Imp.	23,0
	006	♀	adulto	71,80	125,0	96,0	62,0	28,0	9,0	3,5	25,0
	007	♀	adulto	67,20	123,0	91,0	60,0	26,0	Imp.	Imp.	23,0
	008	♀	jovem	33,80	108,0	69,0	72,0	23,0	Imp.	Imp.	21,0
	009	♀	jovem	30,20	104,0	67,0	47,0	23,0	Imp.	Imp.	20,0
	010	♂	jovem	35,40	110,0	75,0	53,0	22,0	Imp.	Imp.	22,0
	011	♂	filhote	10,60	75,0	50,0	34,0	17,0	Imp.	Imp.	16,0
	012	♂	filhote	13,72	76,0	59,0	37,0	19,0	Imp.	Imp.	17,0
	013	♂	jovem	29,60	106,0	75,0	48,0	25,0	Imp.	Imp.	20,0
	014	♀	jovem	15,60	82,0	55,0	40,0	19,0	Imp.	Imp.	17,0
	015	♂	jovem	19,00	89,0	65,0	44,0	20,0	Imp.	Imp.	19,0
2ª Captura (26/07/2016)	003*	♀	adulto	48,70	119,0	83,0	50,0	26,0	5,0	-	24,0
	005*	♀	adulto	46,50	117,0	88,0	59,0	26,0	5,0	-	24,0
	007*	♀	adulto	68,30	134,0	99,0	68,5	29,0	7,0	-	24,0
	008*	♀	adulto	67,90	135,0	89,0	65,0	29,0	6,0	-	25,0
	011*	♂	adulto	52,50	120,0	90,0	62,0	26,0	4,5	-	23,5
	014*	♀	adulto	66,30	137,0	98,0	66,0	29,0	6,0	-	25,0
	016	♀	jovem	30,90	100,0	74,0	48,0	23,0	3,0	-	21,0

Data	Indivíduo	Sexo	Classe etária	Massa (kg)	Comprimento do corpo (cm)	Perímetro do torax (cm)	Perímetro do pescoço (cm)	Comprimento do focinho (cm)	Glândula nasal (cm)		Pé c/ unha (cm)
									Comprimento	Largura	
	017	♀	jovem	26,50	94,0	71,0	49,0	21,0	3,0	-	20,0
	018	♂ (dom)	adulto	72,50	127,0	99,0	65,0	27,0	5,0	-	23,0
	019	♂	adulto	57,30	124,0	89,0	60,0	25,0	6,0	-	23,0
	020	♂	adulto	50,30	116,0	88,0	61,0	24,0	3,0	-	23,5
	018*	♂ (dom)	adulto	62,70	132,0	87,0	57,0	29,5	6,0	5,0	25,5
	006*	♀	adulto	73,70	134,5	95,0	65,0	26,5	6,0	3,5	25,0
	008*	♀	adulto	59,30	123,5	93,0	58,0	26,0	6,0	3,5	24,5
	002*	♀	adulto	66,90	125,0	98,0	63,0	26,0	7,0	4,0	24,5
	014*	♀	adulto	60,10	126,5	91,0	58,0	25,0	6,0	3,5	23,5
	021	♂	jovem	18,50	90,0	59,5	39,0	20,5	Imp.	Imp.	19,0
	022	♂	jovem	20,30	90,0	68,0	44,0	20,0	Imp.	Imp.	18,5
	023	♂	jovem	23,90	97,0	68,5	46,5	21,5	Imp.	Imp.	19,0
	024	♀	adulto	28,30	100,5	72,0	50,5	22,0	4,0	2,5	20,5
	025	♂	adulto	29,50	103,0	73,0	49,0	24,0	Imp.	Imp.	21,0
3ª Captura (31/07/2017)	026	♀	jovem	16,10	84,5	59,0	41,5	19,0	Imp.	Imp.	16,5
	027	♂	jovem	17,90	88,0	65,0	41,5	19,0	Imp.	Imp.	18,0
	028	♀	jovem	16,10	86,0	58,0	43,0	19,0	Imp.	Imp.	17,0
	029	♀	adulto	32,70	109,0	77,0	54,0	23,0	5,0	3,0	21,0
	030	♀	jovem	21,30	91,5	67,0	45,0	19,5	Imp.	Imp.	19,5
	031	♀	jovem	22,50	97,5	64,0	41,5	21,0	Imp.	Imp.	21,0
	032	♀	jovem	22,50	95,0	68,5	46,0	22,0	2,5	2,0	18,5
	033	♀	jovem	19,90	84,0	64,0	43,0	20,0	Imp.	Imp.	19,5
	034	♀	filhote	12,90	79,5	53,0	36,5	18,0	Imp.	Imp.	17,0
	035	♀	filhote	7,70	65,5	48,0	32,0	15,0	Imp.	Imp.	14,0
	036	♀	jovem	19,30	86,5	65,0	43,5	20,0	Imp.	Imp.	20,0
	037	♀	adulto	30,70	111,5	77,0	51,0	22,0	6,0	2,5	22,0

Data	Indivíduo	Sexo	Classe etária	Massa (kg)	Comprimento do corpo (cm)	Perímetro do torax (cm)	Perímetro do pescoço (cm)	Comprimento do focinho (cm)	Glândula nasal (cm)		Pé c/ unha (cm)
									Comprimento	Largura	
Captura após término do trabalho (16/01/2018)	039	♂ (dom)	adulto	70,90	131,0	96,0	66,0	25,5	8,0	5,5	25,0

APÊNDICE H - Diversidade de coleiras artesanais utilizadas em capivaras (*Hydrochoerus hydrochaeris*) viventes no sudeste do campus da USP-Ribeirão Preto, para marcação individual com durabilidade de até um ano. Coleiras coloridas em lona (policloreto de vinila – PVC) (A); em mangueira de incêndio com detalhes pendurados (borracha e revestimento têxtil) (B), ambas enumeradas com bordado e pintura com tinta industrial. Presilha em aço inoxidável composta por base chata com duas barras rosqueáveis, placa chata de mesma medida para encaixe, fechada com porcas tipo “parlock” (C).

APÊNDICE I – Marcação efetiva de capivaras (*Hydrochoerus hydrochaeris*) através de coleiras artesanais em lona (policloreto de vinila – PVC) (A, B, C) e mangueira de incêndio com detalhe pendurado (borracha e revestimento têxtil) (D). Imagens obtidas por armadilhas fotográficas Bushnell HD® (A, B: ID 014, ago/2017/2016; C: ID 018, ago/2016; D: 005, ago/2016).

APÊNDICE J – Problemas associados à marcação individual de capivaras (*Hydrochoerus hydrochaeris*): perda de brinco poucos dias após a aplicação (A); visibilidade de marcação a frio com hidróxido de sódio por cerca de apenas duas semanas, após a aplicação (B); coleira suja de lama, sem visibilidade de numeração e cor (C); mordidas de coespecíficos em coleiras artesanais acopladas (D); queda de coleiras mesmo fechadas com presilha (E).

APÊNDICE K – Mapa com áreas de vida de um grupo de capivaras (*Hydrochoerus hydrochaeris*), vivente na região sudeste do campus da USP-Ribeirão Preto, obtidas pelo estimador kernel a 95%, em período anterior (2012-2013) e posterior (2015-2017) à construção de cerca de contenção, implementada pela prefeitura do campus em 2013, com intuito de diminuição de conflitos humano-capivaras. Em amarelo, a estimativa se deu a partir de dados de observação direta de animais, obtidos por Suzuki (2015) e Saltune et al. (2018) (59,7 hectares). Em lilás, a estimativa se deu a partir de monitoramento por colar GPS, de um indivíduo (006) do grupo (15,92 hectares). Mapa de classificação paisagística de Bruna Lima Ferreira, bióloga do Laboratório de Etologia e Bioacústica, Faculdade de Filosofia, Ciências e Letras de Ribeirão Preto.

APÊNDICE L - Desenvolvimento da glândula nasal de capivara fêmea (ID 006) (*Hydrochoerus hydrochaeris*), em fev/2016 (A) e out/2016 (B). Esse animal apresentou uma das maiores massas corporais do grupo, sua participação em confrontos foi o dobro das participações de machos dominantes (adulto-adulto), sendo vitoriosa em 80% deles, e foi responsável pela maior taxa de amamentação de filhotes.

APÊNDICE M - Local de parição da fêmea 006 (A), rodeado por Floresta Estacional Semidecidual (B). A detecção se deu após o registro de movimento concentrado no ponto A, entre 03 e 04/11/2016, pelo colar GPS, e observação direta de cinco filhotes recém-nascidos próximos ao ponto A, na beira do Córrego Laureano em 05/11/2016.

APÊNDICE N – Eventos de amamentação de juvenis de capivaras (*Hydrochoerus hydrochaeris*), obtidos por gravações de armadilhas fotográficas: filhotes na segunda semana de vida (A); jovens com cerca de cinco meses de idade (B).

APÊNDICE O – Necropsia de macho dominante de capivara (*Hydrochoerus hydrochaeris*, ID 018) e detecção de mordidas como causa do óbito, em 04/08/2017, dez dias antes da chegada de um novo macho dominante junto ao grupo (ID 039). Mordida no dorso que atingiu a coluna vertebral (A); mordida fatal no tórax, causando quebra de costela e quadro de pneumotórax (B). Destaque para a abrangência de dilacerações musculares, em torno das perfurações. Responsável pela necropsia e diagnóstico da causa de óbito: Médico veterinário Pedro Henrique Ferreira Teles.