

**UNIVERSIDAD DE LA REPÚBLICA  
FACULTAD DE VETERINARIA**

**REMOCIÓN TRANSITORIA DEL MACHO EN GRUPOS DE CRÍA DE VENADO DE CAMPO (*Ozotoceros bezoarticus*) EN SEMI-CAUTIVERIO: EFECTOS SOBRE EL COMPORTAMIENTO AGONISTA Y LA JERARQUÍA DE LAS HEMBRAS**

Por

**Soledad PÉREZ LONG**

TESIS DE GRADO presentada como uno de los requisitos para obtener el título de Doctor en Ciencias Veterinarias  
Orientación: Tecnología, Higiene e Inspección de los alimentos de origen animal

MODALIDAD Ensayo Experimental

**MONTEVIDEO  
URUGUAY  
2020**

## Página de aprobación

Tesis de grado aprobada por:

Presidente de mesa:



---

Carmen Viera

Segundo miembro (Tutor):

---

Matías Villagrán Boerr

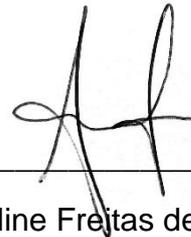
Tercer miembro:



---

Carolina Fiol

Cuarto miembro (co-tutor):



---

Aline Freitas de Melo

Quinto miembro (co-tutor):

---

Rodolfo Ungerfeld

Fecha:

---

Autor:

---

Soledad Pérez Long

## **Agradecimientos**

A Matías, mi tutor por enseñarme su arte y ciencia con mucha humildad

A Rodolfo y Aline, mis co-tutores, por su generosidad y amabilidad al momento de compartir sus conocimientos.

A Rosina, por la ayuda con la bibliografía

A Lorena y Patricia, por sus horas de recolectar datos en la ECFA

A Edgardo Barrios, Jhonny Brioso y Ricardo Sorelo de la ECFA por la ayuda en la realización del trabajo

A la Comisión Sectorial de Investigación Científica-IMMaldonado por la financiación para realizar el trabajo

A Martin, mi compañero por estar siempre codo a codo

A Guillermina y Valentín, mis hijos, por haberles restado tiempo de estar juntos por estudiar, por darles el ejemplo de esforzarse por sus sueños

A mi madre, por enseñarme que el conocimiento nos hace libres y darme su apoyo y tiempo para poder emprender este proyecto.

A mi padre, por mostrarme sin querer la importancia de dedicarse a lo que uno le gusta

A mis abuelos, por ser los que originaron mi cariño hacia Piriápolis

## Tabla de Contenido

	Página
PÁGINA DE APROBACIÓN .....	II
AGRADECIMIENTOS .....	III
LISTA DE CUADROS Y FIGURAS .....	V
RESUMEN.....	VI
SUMMARY .....	VII
1. INTRODUCCIÓN.....	1
1.1 ORGANIZACIÓN SOCIAL DE ANIMALES DOMÉSTICOS .....	1
1.2 ESTRUCTURA JERÁRQUICA EN RUMIANTES.....	3
1.3 JERARQUÍA SOCIAL EN CÉRVIDOS .....	4
1.4 EFECTOS DE CAMBIOS EN LA INTEGRACIÓN DEL GRUPO SOBRE LAS RELACIONES SOCIALES .....	5
1.5 ROL DE INDIVIDUOS DEL GRUPO EN EL CONTROL SOCIAL .....	5
1.6 VENADO DE CAMPO .....	7
1.6.1 DESCRIPCIÓN DE LA ESPECIE .....	7
1.6.2 ORGANIZACIÓN SOCIAL Y COMPORTAMIENTO AGONISTA.....	9
2. HIPÓTESIS .....	10
3. OBJETIVOS .....	11
3.1 OBJETIVO GENERAL .....	11
3.2 OBJETIVOS PARTICULARES.....	11
4. MATERIALES Y MÉTODOS .....	12
4.2 REGISTROS COMPORTAMENTALES .....	12
4.3 ANÁLISIS ESTADÍSTICO .....	14
5. RESULTADOS .....	15
5.1 POSICIÓN JERÁRQUICA.....	15
5.2 COMPORTAMIENTO AGONISTA .....	15
6. DISCUSIÓN.....	17
7. CONCLUSIONES.....	20
8. REVISIÓN BIBLIOGRÁFICA.....	21

## Lista de cuadros y figuras

	Página
TABLA 1. DESCRIPCIÓN DE LOS COMPORTAMIENTOS AGONISTAS MACHO-HEMBRA Y HEMBRA-HEMBRA DE VENADO DE CAMPO ALOJADAS EN GRUPOS DE CRÍA EN SEMI-CAUTIVERIO ( <i>OZOTOCEROS BEZOARTICUS</i> ). EXTRAÍDO DE FREITAS DE MELO Y COL. (2013).....	21
FIGURA 1. RELACIÓN ENTRE LA POSICIÓN JERÁRQUICA -DETERMINADA COMO ÍNDICE DE ÉXITO (IE): NÚMERO DE INDIVIDUOS DESPLAZADOS/ (NÚMERO DE INDIVIDUOS DESPLAZADOS + NÚMERO DE INDIVIDUOS QUE LO DESPLAZARON)- DE HEMBRAS DE VENADO DE CAMPO ( <i>OZOTOCEROS BEZOARTICUS</i> ) ALOJADAS EN GRUPOS DE CRÍA EN SEMI-CAUTIVERIO EN PRESENCIA DEL MACHO (IE CON MACHO) Y LUEGO DE RETIRARLO DEL ENCIERRO (IE SIN MACHO).....	23
TABLA 2. FRECUENCIA (%) DE USO DE COMPORTAMIENTOS AGONISTAS ENTRE HEMBRAS DE VENADO DE CAMPO ( <i>OZOTOCEROS BEZOARTICUS</i> ) EN GRUPOS DE CRÍA EN SEMI-CAUTIVERIO, CUANDO EL MACHO ESTABA PRESENTE (“CON MACHO”) Y LUEGO DE RETIRARLO DEL ENCIERRO POR UN PERÍODO CORTO DE TIEMPO (“SIN MACHO”). VALORES EXPRESADOS COMO MEDIA ± EE. ....	24

## Resumen

En numerosas especies, la remoción del macho resulta en un aumento de la agresividad y cambios en la estructura jerárquica del grupo. Sin embargo, este fenómeno ha sido escasamente estudiado en rumiantes y en especial en ciervos. El objetivo de la presente tesis fue determinar cómo el retiro temporal del macho del grupo altera la estructura jerárquica de las hembras, la frecuencia y el patrón de comportamientos agonistas utilizados en hembras de venado de campo (*Ozotoceros bezoarticus*). Para ello se trabajó con la población de esta especie perteneciente a la Estación de Cría de Fauna Autóctona Cerro Pan de Azúcar. Se utilizaron seis grupos de cría alojados en semi-cautiverio, conformados cada uno por un macho adulto y entre cuatro y seis hembras adultas ( $n= 31$ ). Se registró el tipo de comportamiento agresivo al momento de suministrar la ración, se identificó al animal dominante y el subordinado en cada interacción. Se realizaron observaciones mientras el macho permaneció en el encierro (período “con macho”;  $475,0 \pm 24,9$  min/grupo) y luego de retirar al macho del encierro (período “sin macho”;  $262,5 \pm 9,2$  min/grupo). A partir de los registros de comportamiento agresivo entre díadas se calculó el índice de éxito (IE) para cada hembra:  $IE = \text{número de individuos dominados} / (\text{número de individuos dominados} + \text{número de individuos que lo dominaron})$ . De acuerdo con el valor de IE, se asignó la posición jerárquica de cada hembra dentro del grupo. El IE, la posición en la jerarquía y la frecuencia de uso de cada tipo de comportamiento agresivo fue determinado para cada hembra en los períodos “sin macho” y “con macho”. Se determinó la relación entre el IE de las hembras en el período “con macho” y “sin macho” mediante una regresión lineal simple. Se observó una correlación positiva entre los valores de IE de las hembras cuando el macho se encontraba en el encierro y luego de retirarlo del mismo ( $p < 0,0001$ ). La posición jerárquica de las hembras dentro del grupo no varió luego del retiro del macho en cinco de los seis grupos, y tendió a variar en uno de los grupos luego de retirar al macho ( $p= 0,07$ ). La frecuencia de uso de “manotear” y “boxear” aumentó ( $p= 0,005$  y  $p= 0,004$  respectivamente) y la frecuencia de uso “perseguir” disminuyó luego de retirar al macho del grupo de cría ( $p= 0,029$ ). La frecuencia de uso de “dirigir la cabeza”, “mirar” y “presencia” fue similar entre ambos períodos. Se concluyó que en grupos de cría de venado de campo en condiciones de semi-cautiverio, la ausencia transitoria del macho modificó el comportamiento agonista, pero no la posición en la jerarquía de las hembras.

## Summary

In many species, removing the male leads to increased aggressiveness and changes in the hierarchical structure of the group. However, this phenomenon has been scarcely studied in ruminants and especially in deer. The aim of the present study was to determine how the temporary removal of the male from the group alters the hierarchical structure of the females, the frequency and pattern of agonistic behaviors used in pampas deer females (*Ozotoceros bezoarticus*). This was done by working with the population of this species in the Estación de Cría de Fauna Autóctona Cerro Pan de Azúcar. Six semi-captive breeding groups were used, each consisting of an adult male and between four to six adult females (n=31). The type of aggressive behavior at the time of feeding was recorded, and the dominant and subordinate animals were identified in each interaction. Observations were made while the male remained in paddock ("with male" period;  $475.0 \pm 24.9$  min/group) and after removing the male from paddock ("without male" period;  $262.5 \pm 9.2$  min/group). From the records of aggressive behavior between dyads, the success index (SI) was calculated for each female:  $SI = \text{number of individuals dominated} / (\text{number of individuals dominated} + \text{number of individuals that dominated})$ . In accordance with the SI value, the hierarchical position of each female within the group was assigned. The SI, the hierarchical position, and the frequency of use of each type of aggressive behavior were determined for each female during the "without male" and "with male" periods. The relationship between the SI of the females in the "with male" and "without male" periods was obtained by means of simple linear regression. A positive correlation was observed between the SI values of females when the male was in paddock and after removal from paddock ( $p < 0.0001$ ). The hierarchical position of females within the group did not change after removing the male in five of the six groups and had a trend to vary in one of the groups after removing the male ( $p = 0.07$ ). The frequency of "groping" and "boxing" increased ( $p = 0.005$  and  $p = 0.004$ , respectively), and the frequency of "persecute" decreased after removing the male from the breeding group ( $p = 0.029$ ). The frequency of "directing head," "glare," and "presence" was similar among the two periods. It was concluded that in pampas deer breeding groups under semi-captive conditions, the temporary absence of the male had modified agonistic behavior, but not the hierarchical position of the females.

## 1. Introducción

### 1.1 Organización social de animales domésticos

El comportamiento social de cada especie debe ser conocido para el diseño adecuado de sistemas de gestión y de esta forma, mejorar el bienestar animal. La vida en grupos sociales resulta en una serie de beneficios para los individuos del grupo. Estos incluyen la reducción en el riesgo de predación (Beauchamp, 2003), principalmente en ambientes naturales y beneficios asociados a la facilitación social y termorregulación (Andersen y col., 2000). La vida en grupos aumenta las oportunidades de aprendizaje de otros integrantes del grupo (Penning y col., 1993; Estevez y col., 2007). Como resultado, el aprendizaje social favorece la localización de alimento y estimula el comportamiento alimentario (Bailey y col., 2000). Otros beneficios son facilitar el acceso potencial a una pareja reproductiva y el cuidado exitoso de las crías (Jarman, 1974; Krebs y Davies, 1993; Hunter y Skinner, 1998). Por consiguiente, la vida en grupos sociales puede mejorar el bienestar de los individuos, aumentar el tiempo disponible para alimentarse, la probabilidad de acceder a individuos del sexo opuesto y de sobrevivir (Estevez y col., 2007).

La vida en grupos también posee costos asociados. Uno de ellos es la competencia por recursos, la que aumenta cuando estos son escasos (Estevez y col., 2007). Algunos de los recursos por los que existe competencia son el alimento (Ceacero y col., 2012), agua, lugares de descanso, espacio disponible, y acceso a individuos del otro sexo (Hirota 1994; Endo y col., 1997). En condiciones naturales, la disponibilidad de recursos es un factor determinante en la formación de un grupo. Cuando los recursos son abundantes, el costo de la competencia es bajo, lo que favorece la formación de grupos numerosos. Sin embargo, si los recursos son escasos, la competencia es intensa y conduce a que se formen grupos de menor tamaño (Estevez y col., 2007). Por lo tanto, la disponibilidad de alimento, entre otros recursos, influye en el tamaño de cada grupo social cuando los animales están en su ambiente natural.

La estructura social es establecida y mantenida entre los individuos de un grupo mediante interacciones agonistas y afiliativas (Taillon y Côté, 2006; Šárová y col., 2016; Delbene y Ungerfeld, 2019). Los comportamientos afiliativos facilitan el establecimiento de vínculos de afinidad y asociación entre individuos (Miranda-de-la-lama y Mattiello, 2010). Los comportamientos agonistas son una forma de interacción relacionada con el establecimiento y mantenimiento de las relaciones de dominancia y subordinación en un grupo (Drews, 1993; Blanchard y col., 1993) y la formación de una estructura jerárquica. Todo ello permite reducir al mínimo las agresiones físicas y facilita las relaciones entre los individuos de un grupo (Balph, 1979 citado por Senar, 1990). El término dominancia refiere a un patrón de interacciones agonistas repetidas entre dos individuos, que se caracteriza por un resultado consistente a favor del mismo miembro de la diada, y una respuesta de

rendirse y evitar el enfrentamiento por parte del oponente. El consistente ganador de los conflictos entre dos individuos se denomina dominante, mientras al perdedor se lo considera subordinado (Drews, 1993). La dominación se vincula a los atributos de un animal (e.g. sexo, edad, tamaño) en comparación con los de su interactuante (Drews, 1993).

La jerarquía social puede definirse como un orden de rangos de individuos en una unidad social, basado en relaciones de dominancia y subordinación (Hurnik y col., 1995). Por lo tanto, se explica a partir de las relaciones de dominancia y subordinación resultantes entre todos los individuos integrantes de un grupo (Beilharz y Zeeb, 1982; Stricklin y Mench, 1987). De este modo, cuando los animales viven en grupos conformados por más de dos individuos, es posible clasificarlos por los resultados de sus interacciones, y ordenarlos según su posición en la jerarquía (Barrete y Vandal, 1986). La posición en la jerarquía de cada animal del grupo depende de la cantidad de veces que este domina y del número de individuos que es capaz de dominar (Alvarez y col., 2003). Las posiciones jerárquicas pueden agruparse en rangos: quienes ocupan las posiciones superiores se considerarán de alto rango, mientras que los que ocupan las posiciones inferiores se considerarán de bajo rango. Cada grupo es único, ya que un individuo con una posición jerárquica en un grupo podría tener una posición diferente en otro (Banks y col., 1979). Existen distintos tipos de jerarquías basadas en la complejidad de las relaciones de dominancia y subordinación entre individuos del grupo. La jerarquía lineal, ocurre cuando el animal  $\alpha$  es dominante sobre todos los otros animales, el animal  $\beta$  es dominante sobre todos los animales excepto sobre el  $\alpha$ , y así sucesivamente, hasta un animal  $\Omega$ , que es subordinado frente a todos los otros individuos (Hurnik y col., 1995). Cuanto más heterogéneo es el grupo, más probable es que se forme una jerarquía lineal o tendiente a la linealidad (Hurnik y col., 1995). La jerarquía tendiente a linealidad se observa cuando un animal en un grupo tiene igual posición a otro en la jerarquía, o cuando existen relaciones triangulares. Las jerarquías complejas, ocurren cuando las relaciones entre animales deben ser descritas en varias interacciones jerárquicas más pequeñas. Este tipo de jerarquía se forma usualmente en grupos de más de 10 animales y es más común durante el establecimiento que durante el mantenimiento de una jerarquía establecida (Hurnik y col., 1995). De manera general, se ha relacionado la estabilidad en las posiciones jerárquicas con la presencia de una estructura jerárquica lineal (Burman y col., 2008).

## 1.2 Estructura jerárquica en rumiantes

Como fue mencionado anteriormente, el sistema de jerarquía social es una característica prominente en especies sociales (Espmark, 1964). En este sentido, los rumiantes domésticos se organizan en jerarquías sociales (bovinos: Bouissou y col., 2001; ovinos: Fisher y Matthews, 2001; caprinos: Miranda de la Lama, 2010). El establecimiento y mantenimiento de la jerarquía social está influenciado por la experiencia derivada de interacciones sociales agonísticas previas y por factores genéticos (Kondo y Hurnik, 1990). Las implicancias del rango social en rumiantes incluyen el acceso diferencial al alimento, lo que fue descrito en rumiantes de granja [cabras: Barroso y col., 2000; vacas lecheras: Syme y col., 1975], pero también en buey almizclero (*Ovibos moschatus*, Reinhardt y Flood, 1983), rebeco (*Rupicapra rupicapra*, Lovari y Rosto, 1985), bisonte americano (*Bison bison*, Rutberg, 1986), cabra de la montaña rocosa (*Oreamnos americanus*, Masteller y Bailey, 1988), búfalo africano (*Syncerus caffer*, Prins, 1989), borrego cimarrón (*Ovis canadensis*, Festa-Bianchet, 1991), gacela dama (*Nanger dama*, Alados y Escós, 1992), gacela de Cuvier (*Gazella cuvieri*, Alados y Escós, 1992), Pronghorn (*Antilocapra americana*, Dennehy, 2001) y oveja barbery (*Ammotragus lervia*, Cassinello, 2002). La jerarquía en los rodeos tiene implicancias económicas, ya que los bovinos con un alto rango jerárquico generalmente producen más leche y consumen más alimento, especialmente cuando hay un acceso limitado al alimento (Albright, 1997; Val-Laillet y col., 2008). También se plantea que desafiar para escalar en el rango social es costoso, ya que los individuos subordinados a veces son vencidos con daño físico (Thouless y Guinness, 1986).

El comportamiento agonista incluye interacciones que implican contacto físico y otras sin contacto físico (Hurnik y col., 1995). Además, los comportamientos agonistas implican conductas de sumisión y defensa (Hurnik y col., 1995). Dos individuos que compiten por la dominancia experimentan un refuerzo positivo o negativo por sus acciones, dependiendo del resultado de cada interacción (Kondo y Hurnik, 1990). Con la experiencia, las acciones en un vínculo temporal cercano con esos encuentros (e.g la visualización de amenazas que precede comúnmente a un ataque) se asocian con un refuerzo positivo o negativo (Kondo y Hurnik, 1990). El condicionamiento psicológico inevitablemente aumentará la frecuencia relativa de interacciones no físicas (como amenazas y huidas) a expensas de las interacciones físicas (Kondo y Hurnik, 1990). Esto disminuye la manifestación física de la tensión social en el grupo, y reduce las pérdidas debidas al gasto energético, injurias y mortalidad (Hurnik y col., 1995). Una vez establecida la jerarquía se reduce el nivel de agresión dentro del grupo (Beilharz y Zeeb, 1982). La selección natural favorece aquellos animales que son más exitosos en la competencia por recursos y esta competencia normalmente implica agresiones. La mayoría de los enfrentamientos animales son "ritualizados", en las que se suelen evitar las formas de lucha más intensas con el objetivo de no ser heridos (Ridley, 1986). La evitación de conflictos con oponentes más fuertes es la razón por la cual se desarrollan las relaciones de dominancia (Ridley, 1986). Se considera que la subordinación pasiva y la acción de

evitar peleas son indicadores de relaciones sociales estables, mientras que el alto índice de peleas puede ser indicador de un rango social en disputa (Rowell, 1966, citado por Barroso y col., 2000).

En muchos ungulados, la posición en la jerarquía está correlacionada positivamente con rasgos tales como la edad, la raza y el tamaño corporal y de la cornamenta [bovinos: Šárová (2013), caprinos: Côté (2000); Barroso y col. (2006), cérvidos: Townsend y Bailey (1981); Holand y col. (2004)]. Cuando los individuos tienen la misma edad dentro de un grupo, los machos suelen ser dominantes sobre las hembras [cérvidos: Dasmann y Taber (1956); Townsend y Bailey (1981); Hall (1983); caprinos: Cassinello (1995)]. En algunos estudios se plantea que la edad es el factor más importante en la determinación de la jerarquía social [bovinos: Šárová (2013), bisones: Rutberg (1983), carneros silvestres (*Ovis canadensis*): Favre y col. (2008)]. Individuos de diferente rango social usan diferentes comportamientos agonistas (Miranda de la Lama y Galindo, 2007; Tölü y Savaş 2007). Según estos autores, la estrategia social vinculada a la afiliación en los caprinos puede ser incluso más importante que la agresión como medio para tener acceso a recursos (Miranda de la Lama y Galindo, 2007).

### 1.3 Jerarquía social en cérvidos

Varias especies de ciervos viven en grupos [reno (*Rangifer tarandus*): Espmark (1964), ciervo rojo (*Cervus elaphus*): Clutton-Brock y col. (1982), ciervo cola blanca (*Odocoileus virginianus*): Verme (1983); venado de campo (*Ozotocerus bezoarticus*): Ungerfeld, (2008a)]. Mantener una jerarquía estable resulta particularmente importante para evitar conflictos que impliquen injurias en especies que poseen astas como los ciervos macho (Clutton-Brock y col., 1986; Jackson, 1988). En ciervo de cola blanca, las relaciones de dominancia parecen establecerse temprano en la vida y mantenerse después de la separación temporal de individuos del grupo (Taillon y Côté, 2006). En los machos de ciervo rojo la posición jerárquica está correlacionada con la edad solo en los animales que no han alcanzado el peso adulto, luego las diferencias en tamaño corporal pasan a ser más importantes que la edad (Clutton-Brock y col., 1982). Además, en ciervos macho existe una correlación positiva entre el tamaño de las astas y el rango social alcanzado durante el período de crecimiento estas (Bartoš y Losos, 1997; Bartoš y Bubenik, 2011). La importancia del peso en machos se refleja en la fuerza y resistencia necesaria para ganar los enfrentamientos, mientras que los resultados de las competencias entre hembras dependen del condicionamiento, persistencia y experiencia ganada con los años (Townsend y Bailey, 1981).

Cuando los individuos del grupo pertenecen a rangos sociales más cercanos, el mantenimiento de las relaciones jerárquicas implica mayor agresividad y por lo tanto mayores costos energéticos (Mattiangeli y col., 1999; Bartoš y col., 2007). Por lo tanto, cuando dos animales pertenecen al mismo rango social, utilizan comportamientos más agresivos que cuando son animales de distintos rangos

sociales; lo que podría vincularse con que ambos individuos poseen similar condición física y motivación por ser dominantes (Mattiangeli y col., 1999). Se ha observado en secuencias de peleas, que cérvidos machos de alta posición en la jerarquía utilizan mayormente comportamientos de bajo riesgo, que no implican contacto de astas, especialmente cuando interactúan con individuos de menor posición jerárquica (Mattiangeli y col., 1999; Bartoš y col., 2007).

#### *1.4 Efectos de cambios en la integración del grupo sobre las relaciones sociales*

En varias especies de rumiantes, el reagrupamiento conduce a un aumento en la agresividad [bovinos: Hasegawa y col. (1997); Ruiz de la Torre y Manteca (1999); Bøe y Færevik (2003); cabras: Fernandez y col. (2007); Andersen y col. (2008); ciervo rojo: Hanlon y col. (1995)]. Este cambio en el comportamiento sería consecuencia de la inestabilidad social resultante de modificar el orden jerárquico del grupo (Hurnik y col., 1995). Por otra parte, en algunas especies (e.g. mono cola de chanco y ratón) la remoción permanente de cualquier animal del grupo resulta en un reajuste de las relaciones de dominancia entre individuos (Burman y col., 2008). Sin embargo, en cerdos, la ausencia del individuo de mayor jerarquía no generó cambios en la posición jerárquica o en la frecuencia de comportamientos agonistas de los restantes animales del grupo (Ewbanks y Meese, 1971; Burman y col., 2008). En este caso, luego de retirar al individuo  $\alpha$ , el animal que lo seguía en la jerarquía ocupó la posición superior vacante, sin que se generara competencia entre los demás individuos (Ewbanks y Meese, 1971).

En cuanto a la estabilidad de la jerarquía, se describió en antílopes que la ausencia temporal de miembros con una posición jerárquica establecida no afectó el rango social en la manada luego de su reintroducción (Thompson, 1993). Hasta el momento, existe escaso conocimiento respecto a cómo el retiro de individuos dominantes repercute sobre la estructura jerárquica y el patrón de comportamiento agonista en rumiantes, incluidos los cérvidos.

#### *1.5 Rol de individuos del grupo en el control social*

En grupos de animales sociales, los individuos con frecuencia castigan a miembros del grupo que atentan contra sus intereses (Clutton-Brock y Parker, 1995). Castigo se refiere a comportamientos desplegados por algunos individuos del grupo que implican un costo o retiro de beneficios a un segundo individuo, como respuesta a algún comportamiento específico de ese segundo individuo (Singh y Boomsma, 2015). Se sugiere que las estrategias de castigo pueden ser utilizadas para establecer o mantener posiciones jerárquicas, disciplinar y terminar con conflictos entre miembros del grupo (Clutton-Brock y Parker, 1995). Se sugiere también, que su función es aumentar la aptitud del individuo dominante al reducir la posibilidad de que la víctima del castigo genere la acción que lo perjudicaba (Clutton-Brock y Parker, 1995), así como minimizar los conflictos sociales (Singh y Boomsma, 2015).

En este sentido, los encargados de dirimir los conflictos suelen ser individuos dominantes (Clutton-Brock y Parker, 1995; Flack y col., 2005).

En grupos establecidos de primates, existen fuertes estructuras jerárquicas, además de un macho que tiene especial influencia en el comportamiento de otros miembros del grupo (Oswald y Erwin, 1976). Este individuo comúnmente interfiere en encuentros agresivos intragrupal, atacando o amenazando con atacar a uno de los participantes del altercado. El animal que desempeña este patrón de comportamiento se lo denomina “animal control” o que desempeña un “rol de control” social (Oswald y Erwin, 1976). Se postula que este rol de control aumenta la estabilidad del grupo y disminuye el número de conflictos entre individuos (von-Rohr y col., 2012). Este rol puede realizarse a través de intervenciones imparciales en conflictos entre diádas (“third-party intervention”), suprimiendo la agresión hacia alguno de los involucrados en el conflicto (von-Rohr y col., 2012). Este tipo de interacciones triádicas ha sido reportado en una amplia gama de especies incluyendo el ciervo gamo (*Dama dama*, Jennings y col., 2011), perro salvaje africano (*Lycaon pictus*, De-Villiers y col., 2003), babuino (*Papio cynocephalus*, Seyfarth, 1976); mono rhesus (*Macaca mulatta*, Widdig y col. 2006); chimpancé (*Pan troglodytes*, von-Rohr y col., 2012); delfín mular (*Tursiops ssp.*, Connor y col., 1992); y cuervo (*Corvus corax*, Fraser y Bugnyar, 2012).

En grupos conformados solo por machos, se postula que las intervenciones de terceros en conflictos se vinculan a un “efecto ganador”, lo que consiste en que la victoria de un individuo en un conflicto aumenta su probabilidad de ganar la siguiente competencia (Jennings y col., 2009). Al intervenir un tercero, éste previene que cualquiera de los miembros de la competencia diádica gane a su competidor, volviéndose una amenaza (Jennings y col., 2009). Los machos que intervienen obtienen beneficios tales como aumento en la posición jerárquica, mayor probabilidad de ganar futuras competencias y mayor éxito en el apareamiento (Jennings y col., 2009; Jennings y col., 2011).

En varias especies, la frecuencia de agresiones aumenta durante los periodos en los que el macho de mayor posición jerárquica está fuera del grupo: equinos (Granquist y col., 2012), gorila (*Gorilla gorilla*, Hoff y col., 1982), mono rhesus (*Macaca mulatta*, Bernstein, 1964), mono cola de chanco (*Macaca nemestrina*, Tokuda y Jensen, 1968; Oswald y Erwin, 1976), gallinas (Ylander y Craig, 1980; Bsnary y Lamprecht, 1994), ratas (Burman y col., 2008). Estos resultados podrían estar vinculados a que el macho presenta un rol de control social. También se observó que al reincorporar el macho al grupo la agresión volvía a estar dentro de los valores de control, la jerarquía del grupo regresa al orden que existía antes de cualquier manipulación y no se observa un aumento en el esfuerzo agresivo por parte de dicho macho (Tokuda y Jensen, 1968). En mono cola de chanco, el retiro de machos de segunda y tercera posición más alta en la jerarquía no produjo cambios en la agresión intragrupal. Por lo que se sugiere que el rol de control sería ejercido principalmente por el macho  $\alpha$  (Oswald y Erwin, 1976). Aunque la mayoría de los trabajos reportan

la disminución de las agresiones por la presencia del macho (e.g. Granquist y col., 2012; Tokuda y Jensen, 1968; Hoff y col., 1982), en gallinas este fenómeno es realizado también por las hembras dominantes (Ylander y Craig, 1980; Bsnary y Lamprecht, 1994). La inhibición de los encuentros agonistas requirió agresión adicional en las hembras dominantes, no así en los machos (Ylander y Craig, 1980; Bsnary y Lamprecht, 1994). En equinos dicha inhibición tampoco requirió intervenciones directas en las interacciones entre los otros miembros del grupo (Granquist y col., 2012).

## 1.6 Venado de campo

### 1.6.1 Descripción de la especie

El venado de campo, *Ozotoceros bezoarticus* (Linnaeus, 1758), es un cérvido que ocupaba la mayor parte de las praderas del este de Sudamérica, entre los 5° y los 41° S (Jackson y Langguth, 1987). En el siglo XIX los naturalistas y viajeros reportaron una gran abundancia de la especie, por lo que se lo consideró el ciervo más abundante en Uruguay (Jackson y Langguth, 1980). Sin embargo, debido a la acción humana tanto directa como indirecta, la abundancia y distribución de la especie disminuyó marcadamente. Esto se vincula a la fragmentación del hábitat, asociado al desarrollo de la agricultura, a la competencia por espacio y alimento con especies domésticas (Jackson y col., 1980; Jackson y Giullieti, 1988; González, 1997; Cosse y col., 2009), la transmisión de enfermedades infecciosas desde estas especies, y a la caza ilegal (Demaría y col., 2004). A esto se suman los ataques de perros asilvestrados a los venados (Jackson y col., 1980; González, 1997; Vila, 2006). Recientemente se ha identificado a los cerdos cimarrones como una amenaza, ya que los cerdos serían competidores, depredadores y reservorio de enfermedades para los venados, y que atraerían cazadores furtivos a la zona (Pérez Carusi y col., 2009; Pérez Carusi y col., 2017).

Desde 1975 la especie está incluida en el Apéndice I de CITES (Convention of International Trade in Endangered Species of Wild Fauna and Flora) (CITES, 2019), lo que significa que está amenazado de extinción y su comercialización solo está permitida excepcionalmente. Además, es considerado por la Unión Internacional para la Conservación de la Naturaleza (UICN) como “casi amenazado” (UICN, 2019). Hasta el momento se ha reportado la existencia de pequeñas poblaciones en Argentina (Parera y Moreno, 2000; Pautasso y col., 2002; Pérez y col., 2009; Merino y col., 2011; Semeñiuk y Merino, 2015), Brasil (Braga y col., 2005; Rossetti y Toledo, 2006) y Uruguay (Cosse, 2001; Weber y González, 2003; Cosse y González, 2013). Aunque fue reportada una pequeña población en la parte sureste de Bolivia (Tarifa, 1993), no existe información actualizada sobre el estado de la misma. Se reconocían tres subespecies: *O. bezoarticus bezoarticus*, que habita en Brasil, *O. bezoarticus celer*, en Argentina, y *O. bezoarticus leucogaster*, en el suroeste de Brasil, el noreste argentino (Corrientes) y el sureste de Bolivia (Cabrera 1943). Posteriormente se describieron otras dos subespecies endémicas de Uruguay, en base a estudios

citogenéticos, moleculares (González y col., 1998) y morfométricos (González y col., 2002). Estas son *O. bezoarticus arerunguaensis*, que habita en la zona de Arerunguá, Salto, con una población aproximada de 500 animales y *O. bezoarticus uruguayensis*, que se encuentra en la Sierra de Ajos, departamento de Rocha, con una población de alrededor de 300 animales. Ya que ambas estimaciones fueron realizadas hace varios años (Weber y González, 2003), se desconoce el estado actual de estas poblaciones. Sin embargo, recientemente la especie fue catalogada en Uruguay como “Mamífero amenazado de Uruguay” y “Mamífero prioritario para la conservación” por el Sistema Nacional de Áreas Protegidas (SNAP) (Soutullo y col., 2013).

Existe una tercera población de venado de campo, alojada en semi-cautiverio en la Estación de Cría de Fauna Autóctona del Cerro Pan de Azúcar (ECFA), en la falda del Cerro Pan de Azúcar, entre las ciudades de Pan de Azúcar y Piriápolis en el departamento de Maldonado (34° 5' S, 55° 1' O; altitud: ~ 200 m). Allí la cría de la especie comenzó en 1981, a partir de siete animales extraídos de la población de Salto (*O. b. arerunguaensis*) y trasladados a la ECFA. En 1982, otros 14 animales de *O. b. arerunguaensis* fueron capturados y trasladados a la ECFA. Al momento de efectuar el presente estudio, la ECFA poseía algo más de 60 animales, por lo que constituiría la mayor población en cautiverio del mundo. Los animales estaban dispuestos en dos grupos de sólo machos integrados por entre siete y ocho individuos, y en seis grupos de cría compuestos por un macho y cuatro a seis hembras y juveniles. Por otra parte, en Uruguay también existían pequeños grupos en otras 4 instituciones: Zoo de Salto (n=7), Villa Dolores (n=4), M'Bopicua (n=3), y Reserva Tállice (n=1)], siendo los individuos fundadores de la misma población de origen (Rohrer y col., 2014).

Los machos presentan un tamaño algo mayor que las hembras (Jackson, 1987, Ungerfeld y col., 2008a). En las poblaciones silvestres los machos alcanzan 130 cm de longitud total (desde la punta de la nariz hasta la base de la cola), 75 cm de altura a la cruz, 15 cm de largo de cola, y un peso aproximado de 35 kg (Jackson, 1987). En la ECFA los machos presentan un tamaño algo menor: 90–100 cm de largo, 65–70 cm de altura a la cruz, 30–35 kg de peso (Ungerfeld y col., 2008a). Las astas, están presentes solamente en los machos, miden aproximadamente 30 cm, y poseen 3 puntas (Cabrera, 1943; Ungerfeld y col., 2008b). Los machos presentan olor característico similar a cebolla o ajo, que es percibido a gran distancia durante la estación reproductiva (Frädlich, 1981). Se han descrito al menos cuatro tipos de glándulas cutáneas implicadas en la producción de compuestos vinculados con dicho olor, los que actuarían como señales químicas (Rossini y Ungerfeld, 2016). Por otra parte, las hembras alcanzan los 85 cm de largo y 65 cm de altura, y un peso de 20–25kg. Paren máximo una cría por año, que presenta manchas blancas al nacimiento, las que luego va perdiendo paulatinamente (Ungerfeld y col., 2008a). La coloración de capa de las hembras es más clara que la de los machos (Cabrera, 1943).

### *1.6.2 Organización social y comportamiento agonista*

El venado de campo es una especie gregaria, aunque en vida libre se describe una alta tasa de animales solitarios, seguido por grupos de dos individuos, y grupos de tres o más individuos (Lacerda, 2008; Cosse y González, 2013; Semeñiuk y Merino, 2015). La especie posee bajo grado de segregación sexual en comparación con otras especies de cérvidos con marcado dimorfismo sexual (Putman y Flueck, 2011; Semeñiuk y Merino, 2015). Los grupos presentan cambios en su tamaño y composición de acuerdo a la variación estacional y a los requisitos de los individuos según su sexo y estado reproductivo (Cosse y González, 2013; Semeñiuk y Merino, 2015). Las variables ambientales (temperatura, precipitación, fotoperíodo, etc.) determinan el estado de la vegetación, y estos recursos de forrajeo influyen en los patrones grupales. Se observa una tendencia a la agrupación durante la estación seca, cuando las fuentes de alimentación disponibles disminuyen (Cosse, 2002; Merino y col., 2009), y durante la temporada de lluvias temprana, la vegetación comienza a crecer y los individuos tienden a segregarse (Cosse y González, 2013; Lacerda, 2008).

En condiciones de semi-cautiverio, los machos y las hembras de venado de campo forman grupos con un orden jerárquico establecido y mantenido mediante interacciones agonistas entre los individuos (Freitas-de-Melo y col., 2013; Delbene y Ungerfeld, 2019). En los venados de campo, como en otros cérvidos, la posición en la jerarquía se relaciona a la edad (Morales-Piñeyrúa y col., 2014, Villagrán y col., 2018), tamaño de astas (Villagrán y col., 2018) y sexo, siendo los machos dominantes frente a las hembras (Freitas de Melo y col., 2013). De acuerdo a algunos autores, en machos de venado de campo, la edad es más importante que la masa corporal en la determinación de la jerarquía (Villagrán y col., 2018), lo que estaría relacionado a la adquisición de experiencia en el combate con la edad (Šárová y col., 2013; Morales-Piñeyrúa y col., 2014).

En venado de campo (Freitas de Melo y col., 2013) y otros cérvidos (ver sección 1.3) se ha reportado que los machos utilizan comportamientos más agresivos entre machos que hacia las hembras, y hacia individuos de jerarquía más cercana que hacia aquellos más alejados en jerarquía. Los machos usan con mayor frecuencia comportamientos menos exigentes energéticamente que las hembras para desplazar a otras hembras. Esto probablemente refleja una competencia más activa hembra-hembra que macho-hembra en grupos de crías. Esto se vincularía con que las hembras asumen posiciones subordinadas más fácilmente en presencia de machos que en presencia de otras hembras (Freitas de Melo y col., 2013). Por otra parte, los machos muestran más comportamientos agonistas hacia las hembras de alto rango que hacia las hembras de bajo rango (Ungerfeld y Freitas de Melo, 2014), y utilizan mayormente comportamientos de bajo costo energético para desplazarlas (85% por presencia o mirada) (Ungerfeld y Freitas de Melo, 2014). Al igual que los machos, las hembras de rango similar utilizan más frecuentemente comportamientos más demandantes energéticamente (Freitas de Melo y col., 2013).

## **2. Hipótesis**

La remoción transitoria del macho altera la posición jerárquica, la frecuencia y el patrón del comportamiento agonista de hembras de venado de campo (*Ozotoceros bezoarticus*) alojadas en grupos de cría en semi-cautiverio.

### **3. Objetivos**

#### *3.1 Objetivo general*

Determinar el efecto de la ausencia temporal del macho sobre la jerarquía social y el patrón de comportamiento agonista utilizado entre hembras de venado de campo (*Ozotoceros bezoarticus*) en grupos de cría en semi-cautiverio.

#### *3.2 Objetivos particulares*

Determinar si el retiro temporal del macho en grupos de cría de venado de campo (*Ozotoceros bezoarticus*) afecta:

- el patrón y la frecuencia de los comportamientos agonistas utilizado entre hembras.
- la posición individual en la jerarquía de las hembras.

#### 4. Materiales y métodos

El protocolo experimental fue aprobado por la Comisión Honoraria de Experimentación Animal de la Universidad de la República (Protocolo ID: CEUAFVET-929 111900-000684-19).

El estudio fue realizado en la población de venado de campo de la ECFA. Se utilizaron seis grupos de cría, conformados cada uno por un macho adulto y entre cuatro y seis hembras adultas, mayores de 1,5 años ( $n= 31$ ), además de crías y animales juveniles. Cada grupo estaba alojado en un encierro de 0,5-1,0 ha, con acceso a pasturas naturales, árboles, arbustos y un bebedero (ver sección 1.5.1). Los juveniles y crías de cada encierro no fueron considerados en este trabajo. Ninguna hembra se encontraba amamantando durante el transcurso del trabajo. Los grupos permanecieron incambiados durante al menos 3 meses antes de comenzar el estudio. La alimentación se basó en ración peleteada para vacas lecheras, ofrecida de lunes a sábados en la mañana (600 g/animal/día; Molinos San José, San José, Uruguay). Todos los individuos estaban identificados con caravanas.

##### 4.2 Registros comportamentales

Se realizaron observaciones focales (Martin y Bateson, 1993; Lehner, 1996) en cada grupo de cría, de lunes a sábados, durante 24 días, entre febrero y marzo de 2015. Dichas observaciones se realizaron durante aproximadamente 40 min, en la mañana (8:00 h a 12:00 h) o la tarde (15:00 h a 19:00 h), al momento de suministrar la ración. La ración fue dispuesta en tres montones con cantidades similares de alimento, distribuidos cada 2 metros en forma lineal. Cinco observadores previamente entrenados participaron del estudio. Los registros fueron realizados por un observador elegido aleatoriamente para cada período de registro y cada encierro.

Durante las observaciones se registró el comportamiento agresivo. En base a estos registros, se identificó al animal dominante y el subordinado en cada interacción. El comportamiento utilizado para dominar fue registrado utilizando el etograma descrito por Freitas de Melo y col. (2013) (Tabla 1). Se calculó la frecuencia de uso de cada comportamiento agresivo como el porcentaje relativo de cada comportamiento con relación al total de comportamientos agresivos registrados para cada individuo.

Los primeros 14 días de registro, las observaciones se realizaron mientras el macho permaneció en el encierro (período “con macho”;  $475,0 \pm 24,9$  min/grupo). Los siguientes 10 días, los registros se realizaron inmediatamente después de retirar al macho del encierro (período “sin macho”;  $262,5 \pm 9,2$  min/grupo). Durante estos últimos registros, el macho permaneció fuera del encierro, a no menos de 5 m de las hembras, separado físicamente de ellas por un tejido. El macho se reintrodujo al grupo inmediatamente después de finalizado cada período de registro diario de 40 minutos.

A partir de los registros de comportamiento entre díadas antes mencionados, se consideró dominante al individuo que dominó al menos el 75% de las interacciones, y que se le asignó un valor de 1. El otro individuo fue considerado subordinado y se le asignó un valor de 0. A partir de ello, se calculó el índice de éxito (IE) para cada hembra (Barroso y col., 2000):  $IE = \frac{\text{número de individuos dominados}}{\text{número de individuos dominados} + \text{número de individuos que lo dominaron}}$ . De acuerdo con el valor de IE, se asignó la posición jerárquica de cada hembra dentro del grupo (e.g. 1 para el individuo de mayor IE y 2 para aquel con un IE inmediatamente menor). Si bien el macho dominó a las hembras en todos los grupos de cría, su IE y posición jerárquica dentro del grupo no fueron considerados. El IE, la posición en la jerarquía y la frecuencia de uso de cada comportamiento agresivo fue determinado para cada hembra en los períodos “sin macho” y “con macho”.

Tabla 1. Descripción de los comportamientos agonistas macho-hembra y hembra-hembra de venado de campo alojadas en grupos de cría en semi-cautiverio (*Ozotoceros bezoarticus*). Extraído de Freitas de Melo y col. (2013).

Comportamiento	Descripción
Presencia	El individuo dominante desplaza al subordinado por su sola presencia.
Mirar	El dominante mira fijamente al subordinado, y este último se marcha. Ocasionalmente el dominante baja las orejas.
Perseguir	El dominante camina o corre hacia el subordinado, con el cuello hacia delante y bajo, y la cabeza en posición horizontal.
Dirigir la cabeza	La hembra, en movimiento o parada, con las orejas hacia atrás, dirige la cabeza a cualquier parte del cuerpo de otra hembra. Puede golpear a la otra hembra.
Manotear	La hembra dominante levanta del piso una o ambas patas delanteras, y las dirige hacia la hembra subordinada, pudiendo golpear o no a esta última. Este comportamiento puede ser precedido por una corrida corta en dirección de la hembra subordinada.
	El macho usa los miembros anteriores para golpear el piso y desplazar a la hembra.
Boxear	Dos hembras retroceden sobre sus patas traseras y golpean con ambas patas delanteras, mirando fijamente a la otra con las orejas hacia atrás. Este comportamiento no fue observado en machos.

### *4.3 Análisis estadístico*

Se determinó la relación entre el IE de las hembras en el período “con macho” y “sin macho” mediante una regresión lineal simple, considerando como variable independiente los valores de IE del período con macho, y como variable dependiente los correspondientes al período “sin macho”. La posición jerárquica de cada individuo dentro del grupo en ambos períodos fue relacionada utilizando la correlación Tau de Kendall. La frecuencia de uso de los comportamientos agresivos entre los períodos “con macho” y “sin macho” fue comparado mediante el test de Wilcoxon. Los datos se expresan como media  $\pm$  EEM.

## 5. Resultados

### 5.1 Posición jerárquica

Se observó una correlación positiva entre los valores de IE de las hembras cuando el macho se encontraba en el encierro y luego de retirarlo del mismo ( $r=0,88$ ;  $p<0.0001$ ) (Figura 1).

La posición jerárquica de las hembras dentro del grupo no varió luego del retiro del macho en cinco de los seis grupos (grupo 1:  $p=0,04$ ,  $Tau=0,74$ ; grupo 3:  $p=0,005$ ,  $Tau=1$ ; grupo 4:  $p=0,03$ ,  $Tau=0,89$ ; grupo 5:  $p=0,04$ ,  $Tau=1$ ; grupo 8:  $p=0,01$ ,  $Tau=1$ ), y tendió a variar en uno de los grupos luego de retirar al macho (grupo 7:  $p=0,07$ ,  $Tau=0,64$ ).

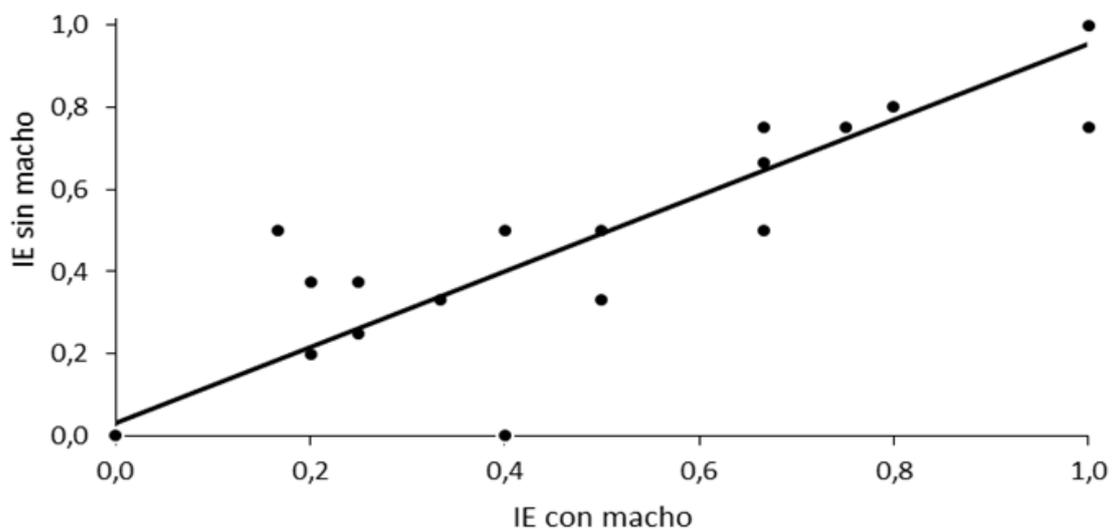


Figura 1. Relación entre la posición jerárquica -determinada como índice de éxito (IE): número de individuos desplazados/ (número de individuos desplazados + número de individuos que lo desplazaron)- de hembras de venado de campo (*Ozotoceros bezoarticus*) alojadas en grupos de cría en semi-cautiverio en presencia del macho (IE con macho) y luego de retirarlo del encierro (IE sin macho).

### 5.2 Comportamiento agonista

El patrón de comportamientos utilizados por las hembras antes y después de retirar al macho se presenta en la Tabla 2. La frecuencia de uso de “manotear” y “boxear” aumentó luego de retirar al macho del grupo de cría. La frecuencia de uso del comportamiento “perseguir” disminuyó en el período “sin macho” en relación al período “con macho”. La frecuencia de utilización de “dirigir la cabeza”, “mirar” y “presencia” fue similar entre períodos.

Tabla 2. Frecuencia (%) de uso de comportamientos agonistas entre hembras de venado de campo (*Ozotoceros bezoarticus*) en grupos de cría en semi-cautiverio, cuando el macho estaba presente (“con macho”) y luego de retirarlo del encierro por un período corto de tiempo (“sin macho”). Valores expresados como media  $\pm$  EE.

Comportamiento agonista	Con macho	Sin macho	P
Perseguir	29,0 $\pm$ 2,0	23,0 $\pm$ 2,0	0,029
Manotear	11,0 $\pm$ 2,0	17,0 $\pm$ 2,0	0,005
Boxear	0,0 $\pm$ 0,0	1,3 $\pm$ 5,0	0,004
Dirigir la cabeza	4,4 $\pm$ 1,0	5,3 $\pm$ 1,0	ns
Mirar	21,0 $\pm$ 2,0	22,0 $\pm$ 2,0	ns
Presencia	34,0 $\pm$ 2,0	31,0 $\pm$ 2,0	ns

## 6. Discusión

En acuerdo con las hipótesis planteadas, la remoción transitoria del macho del grupo de cría de venado de campo generó cambios en el patrón del comportamiento agonista entre las hembras. En el período “sin macho” aumentó la frecuencia de uso del comportamiento “manotear” y disminuyó la del comportamiento “perseguir”. El comportamiento “boxear”, que no se observó en el periodo “con macho”, fue observado en el periodo “sin macho”. Este último, es el comportamiento más agresivo del etograma descrito para las hembras de esta especie (Freitas de Melo y col., 2013). Según Freitas de Melo y col., (2013) boxear, dirigir la cabeza, patear y perseguir son comportamientos de alta exigencia energética; mientras que presencia y mirar son comportamientos de baja exigencia energética. Por lo tanto, los cambios de comportamiento luego de remover al macho involucraron un aumento de los comportamientos considerados de alta demanda energética. Además, como parte del presente estudio, pero no incluidos en esta tesis, se determinó que la frecuencia de interacciones agonistas aumentó 280% luego de remover al macho, y que el porcentaje de dicho aumento se relacionó positivamente con la posición en la jerarquía (Villagrán y col., 2020). Por lo tanto, el retiro del macho del grupo resultó en un aumento en la cantidad de interacciones, además de una variación en el tipo de interacciones agonistas entre las hembras.

El retiro transitorio del macho del grupo de cría no alteró la jerarquía entre las hembras. De acuerdo con nuestro conocimiento esta es la primera vez que se determina el efecto del retiro temporal del macho del grupo sobre la estructura jerárquica de las hembras y/o el patrón de comportamientos agonistas utilizados. Es posible especular que la inestabilidad social generada por el retiro del macho (Hurnik y col., 1995), el individuo de mayor posición jerárquica del grupo, alteró el proceso de mantenimiento de la jerarquía social entre las hembras, aumentando las interacciones energéticamente demandantes (Kondo y Hurnik, 1990; Freitas de Melo y col., 2013). La estructura jerárquica y el patrón de comportamiento agonístico son características relacionadas. Por ejemplo, en otras especies se ha observado que individuos de diferente rango social usan diferentes comportamientos agonistas (Miranda de la Lama y col., 2011). En el mismo sentido, se ha encontrado en venado de campo un mayor nivel de agresividad en interacciones de animales que pertenecen a rango social cercano (Freitas de Melo y col., 2013; Ungerfeld y Freitas de Melo, 2014). En otros rumiantes la posición jerárquica se ha vinculado positivamente con la agresividad (Miranda de la lama y col., 2011), por lo que cambios en el orden jerárquico de los individuos podría traer aparejados cambios en el nivel de agresividad de los mismos. Sin embargo, ya que en este estudio, no se observaron cambios en el orden jerárquico luego del retiro breve del macho del grupo, los cambios observados a nivel de agresividad obedecerían a otras causas.

El aumento en la intensidad y en la frecuencia de agresiones entre las hembras podrían vincularse a un intento de reestructurar la jerarquía social (Burman y col., 2008). En este sentido, las hembras podrían haber intentado alcanzar una posición

jerárquica más elevada ante la ausencia del macho. Sin embargo, el IE y la posición en la jerarquía de las hembras dentro del grupo no variaron entre ambos períodos. Como se mencionó anteriormente, esto podría vincularse con el breve periodo de tiempo en el que el macho estuvo ausente durante cada período de registro (30-40 min), pudiendo especularse que si este tiempo fuese mayor o se retirase al macho en forma definitiva podrían ocurrir cambios en la posición jerárquica de las hembras que permanecen en el grupo. Bajo las condiciones de este estudio, se observó una correlación positiva entre los valores de índice de éxito de las hembras entre períodos. Por lo tanto, la posición jerárquica de las hembras no varió en el período con macho y el período sin macho. Esto coincide con lo reportado en cerdos, en los cuales el retiro del animal de mayor nivel jerárquico no provocó cambios en la posición jerárquica de los restantes integrantes del grupo (Ewbanks y Meese, 1971). Sin embargo, en grupos sin una jerarquía lineal clara, el retiro de un animal del grupo puede resultar en cambios en el orden jerárquico de los individuos (Burman y col., 2008), tal como sucede en gallinas (Ylander y Craig, 1980) y equinos (Granquist y col., 2012). Si bien no se calculó la linealidad de la jerarquía en este grupo, podemos asumir que el mismo presenta una jerarquía lineal por conformarse con poca cantidad de individuos (Hurnik y col., 1995).

Una explicación alternativa y no contrapuesta relacionada al aumento en la frecuencia de comportamientos agonísticos entre las hembras de venado de campo tras el retiro temporal del macho se vincularía al rol de control (von-Rohr y col., 2012) que ejercen los machos sobre las agresiones entre las hembras. En varias especies, el retiro del animal de mayor jerarquía resulta en un aumento en la frecuencia de comportamientos agonistas entre los demás integrantes del grupo [primates: Tokuda y Jensen, 1968; Oswald y Erwin, 1976; Hoff y col., 1982; aves domésticas Ylander y Craig, 1980; Bsnary y Lamprecht, 1994; rata: Burman y col., 2008; ciervo gamo: Apollonio y col., 1989]. Por otra parte, en diversas especies se reportó la intervención por parte de un tercer individuo en los conflictos entre díadas, y que estos individuos principalmente son de alta posición jerárquica (Jennings y col., 2000; Flack y col., 2005; Jennings y col., 2009). Por lo tanto, podría especularse que los resultados observados en esta tesis podrían vincularse a que el macho de venado de campo ejerce un rol de control sobre las hembras. Sin embargo, en este estudio el comportamiento del macho no fue considerado. Además, ya que el individuo retirado del grupo fue el macho, el que además posee la mayor posición jerárquica, no es posible diferenciar el efecto de estos dos factores sobre las variables analizadas. Por lo tanto, parece necesario realizar futuros estudios orientados a establecer los mecanismos involucrados en la reducción de las agresiones entre las hembras, asociadas a la presencia del macho o el animal de mayor jerarquía.

El aumento en la frecuencia de interacciones agonistas más agresivas entre las hembras luego de remover al macho podría aumentar el stress social y la incidencia de injurias, comprometiendo así su bienestar (Zayan, 1991). Parece importante considerar estos aspectos al momento de implementar medidas de manejo

asociadas al cuidado y protección de los individuos criados en cautiverio, como aquellos a ser reintroducidos en la naturaleza (Zamboni y col., 2017). Por otra parte, en la naturaleza el venado de campo forma fundamentalmente pequeños grupos mixtos, que presentan segregación sexual durante la primavera (Cosse y González, 2013 y Semeñiuk y col., 2015). En este sentido, sería interesante estudiar si en estas últimas condiciones se observa un fenómeno similar al descrito en esta tesis asociado a los períodos de segregación sexual.

## 7. Conclusiones

- El patrón de comportamiento agonista utilizado entre hembras de venado de campo, mantenidas en grupos de cría en semi-cautiverio, varió al retirar el macho del grupo.
- La frecuencia de los comportamientos agonísticos más agresivos desplegados entre hembras aumentó durante la ausencia transitoria del macho.
- La posición jerárquica de las hembras no varió al retirar el macho del grupo.

## 8. Revisión bibliográfica

1. Alados, C. L., Escós, J. M. (1992) The determinants of social status and the effect of female rank on reproductive success in Dama and Cuvier's gazelles. *Ethology, Ecology and Evolution*; 4:151-164.
2. Albright, J.L., Arave, C.W. (1997) *The Behaviour of Cattle*. Wallingford, CAB, 306 p.
3. Alvarez, L., Martin, G.B., Galindo, F., Zarco, L.A. (2003) Social dominance of female goats affects their response to the male effect. *Applied Animal Behaviour Science*; 84:119-126.
4. Andersen, I.L., Bøe K.E., Hove K. (2000) Behavioral and physiological thermoregulation in groups of pregnant sows housed in a kennel system at low temperatures. *Canadian Journal of Animal Science*; 80:1-8.
5. Andersen, I.L., Roussel, S., Ropstad, E., Braastad, B.O., Steinheim, G., Janczak, A.M., Jørgensen, G.M., Bøe, K.E. (2008) Social instability increases aggression in groups of dairy goats, but with minor consequences for the goats' growth, kid production and development. *Applied Animal Behaviour Science*; 144: 132-148.
6. Apollonio, M., Festa-Bianchet, M., Mari, F. (1989) Effects of removal of successful males in a fallow deer lek. *Ethology*; 83:320-325.
7. Bailey, D. W., Howery, L. D., Boss, D. L. (2000) Effects of social facilitation for locating feeding sites by cattle in an eight-arm radial maze. *Applied Animal Behaviour Science*; 68:93-105.
8. Banks, E. M., Wood-Gush, D. G. M., Hughes, B. O., Mankovich, N. J. (1979) Social rank and priority of access to resources in domestic fowl. *Behavioural Processes*; 4:197-209.
9. Barrete, C., Vandal, D. (1986) Social Rank, Dominance, Antler Size, and Access to Food in Snow-Bound Wild Woodland Caribou. *Behaviour*; 97:118-146.
10. Barroso, F.G., Alados, C.L., Boza J. (2000) Social hierarchy in the domestic goat: effect on food habits and production. *Applied Animal Behaviour Science*; 69:35-53.
11. Bartoš, L., Bubenik, G.A. (2011) Relationship between rank-related behavior, antler cycle timing and antler growth in deer: behavioural aspects. *Animal Production Science*; 51: 303-310.
12. Bartoš, L., Fricová, B., Bartošová-Víchová, J., Panamá, J., Sustr, P., Smídová, E. (2007) Estimation of the probability of fighting in fallow deer (*Dama dama*) during the rut. *Aggressive Behavior*; 33:7-13.

13. Bartoš, L., Losos, S. (1997) Response of antler growth to changing rank of fallow deer buck during the velvet period. *Canadian Journal of Zoology*; 75:1934-1939.
14. Beauchamp, G. (2003) Group-size effects on vigilance: a search for mechanisms. *Behavioural Processes*; 63:111-121.
15. Beilharz, R.G., Zeeb, K. (1982) Social dominance in dairy cattle. *Applied Animal Ethology*; 8:79-97.
16. Bernstein, I.R. (1964) Group social patterns as influenced by removal and later reintroduction of the dominant male rhesus. *Psychological Reports*; 14:3-10.
17. Blanchard, D.C., Sakai, R.R., McEwen, B., Weiss, S.M., Blanchard, R.J. (1993) Subordination stress: behavioral, brain, and neuroendocrine correlates. *Behavioural Brain Research*; 58:113-121.
18. Bøe, K.E., Færevik, G. (2003) Grouping and social preferences in calves, heifers and cows. *Applied Animal Behaviour Science*; 80:175-190.
19. Bouissou, M. F., Boisy, A., Le Neindre, P., Veissier, I. 2001. The social behaviour of Cattle. En: *Social Behaviour in Farm Animals*. (Eds.) Keeling, L. J., Gonyou, H. W. CABI Publishing, Wallingford, UK. 113-146.
20. Braga, F.G., González, S., Maldonado, J.E. (2005) Characterization of the genetic variability of Pampas deer in the state of Paraná. *Deer Specialist Group News, Uruguay*; 20:2-4.
21. Bsnary, R., Lamprecht, J. (1994) Reduction of Aggression among Domestic Hens (*Gallus domesticus*) in the Presence of a Dominant Third Party. *Behaviour*; 128 (3-4):311-324.
22. Burman, O., Owen D., Aboulsmail U., Mendl M. (2008) Removing individual rats affects indicators of welfare in the remaining group members. *Physiology & Behavior*; 93:89-96.
23. Cabrera, A. (1943) Sobre la sistemática del venado de campo y su variación individual y geográfica. *Revista Museo La Plata (Argentina)*; 3:5-41.
24. Cassinello, J. (1995) Factors modifying female social ranks in *Ammotragus*. *Applied Animal Behaviour Science*; 45:175-180
25. Cassinello, J. (2002) Food access in captive *Ammotragus*: the role played by hierarchy and mother–infant interactions. *Zoo Biology*; 21:597-605.
26. Ceacero, F., García, A.J., Landete-Castillejos, T., Bartošová, J., Bartoš, L., Gallego, L. (2012) Benefits for dominant red deer hinds under a competitive feeding system: food access behavior, diet and nutrient selection. *PLoS One*; 7-3, e32780.
27. CITES, Convention of Internacional Trade in Endangered Species of Wild Fauna and Flora (2019). Disponible en:

<https://www.cites.org/eng/gallery/species/mammal/pampas-deer.html> Fecha de consulta: 4 de abril de 2019.

28. Clutton-Brock, T. H., Parker, G. A. (1995) Punishment in animal societies. *Nature*; 373(6511):209-216.
29. Clutton-Brock, T.H., Albon, S.D., Guinness, F.E. (1986) Great expectations: dominance, breeding success and offspring sex ratios in red deer. *Animal Behaviour*; 34:460-471.
30. Clutton-Brock, T.H., Guinness, F.E., Albon, S.D. (1982) *Red Deer. Behaviour and Ecology of Two Sexes*. Chicago, Chicago University, 400 p.
31. Connor, R.C, Smolker, R.A., Richards, A.F. (1992) Two levels of alliance formation among male bottlenose dolphins (*Tursiops sp.*). *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*; 89:987-990.
32. Cosse, M. (2002) Dieta y solapamiento de la población de venado de campo "Los Ajos", (*Ozotoceros bezoarticus* L. 1958) (Artiodactyla: Cervidae). Tesis de Maestría. PEDECIBA, Montevideo, Uruguay.
33. Cosse, M., González, S. (2013) Demographic characterization and social patterns of the Neotropical pampas deer. *Springer plus*; 2:259.
34. Côté, D. (2000) Dominance hierarchies in female mountain goats: stability, aggressiveness and determinants of rank. *Behaviour*; 137:1541-1566.
35. Dasmann, R.F., Taber, R.D. (1956) Behavior of Columbian black-tailed deer with reference to population ecology. *Journal of Mammalogy*; 37:143-164.
36. Delbene, L., Ungerfeld, R. (2019). Seasonal pattern of agonistic and marking behaviour of adult and young pampas deer (*Ozotoceros bezoarticus*) males. *Acta ethologica*; 22(2):91.
37. Demaría, M.R., McSheab W.J., Koyb, K., Maceira N.O (2004) Pampas deer conservation with respect to habitat loss and protected area considerations in San Luis, Argentina. *Biological Conservation*; 115:121-130.
38. Dennehy, J.J. (2001) Influence of social dominance rank on diet quality of pronghorn females. *Behaviour Ecology*; 12:177-181.
39. De-Villiers, M.S., Richardson, P.R.K., van Jaarsveld, A.S. (2003) Patterns of coalition formation and spatial association in a social carnivore, the African wild dog (*Lycaon pictus*). *Journal of Zoology*; 260:377-389.
40. Drews, C. (1993) The concept and definition of dominance in animal behavior. *Behaviour*; 125:3-4
41. Endo, A., Doi, T., Shiraki, A. (1997) Post-copulative guarding: mating behaviour of non-territorial male sika deer (*Cervus nippon*) in an enclosure. *Applied Animal Behaviour Science*; 54:257-263.

42. Espmark, Y. (1964) Studies in dominance-subordination relationship in a group of semi- domestic reindeer (*Rangifer tarandus L.*). *Animal Behaviour*; 12:420-426.
43. Estevez, I., Andersen, I.L., Nævdal, E. (2007) Group size, density and social dynamics in farm animals. *Applied Animal Behaviour Science*; 103:185-204.
44. Ewbank, R., Meese, G.B. (1971) Aggressive behaviour in groups of domesticated pigs on removal and return of individuals. *Animal Production*; 13:685-693.
45. Fabre-Nys, C. (2000) Le comportement sexuel des caprins: contrôle hormonal et facteurs sociaux. *INRA Productions Animales*; 13:11-23.
46. Fairbanks, W.S. (1994) Dominance, Age and Aggression among Female Pronghorn, *Antilocapra americana* (Family: Antilocapridae). *Ethology*; 97:278-293.
47. Favre, M., Martin, J.G., Festa-Bianchet, M. (2008) Determinants and life-history consequences of social dominance in bighorn ewes. *Animal Behaviour*; 76: 1373- 380.
48. Fernandez, M.A., Alvarez, L., Zarco, L. (2007) Regrouping in lactating goats increases aggression and decreases milk production. *Small Ruminant Research*; 70: 228-232.
49. Festa-Bianchet, M. (1991) The social system of bighorn sheep: grouping patterns, kinship and female dominant rank. *Animal Behaviour*; 42:71-82.
50. Fisher, A., Matthews, L. (2001) The social behaviour of Sheep. En: Keeling, L., Gonyou, H. W. Wallingford, CABI, pp. 211-245.
51. Flack, J., Waal, F., David, C. Krakauer, D. (2005) Social Structure, Robustness, and Policing Cost in a Cognitively Sophisticated Species. *The American Naturalist*; 165(5):126-139.
52. Frädriich, H. (1981) Beobachtungen am pampas hirsch, *Blastoceros bezoarticus* (L., 1758). *Der Zoologische Garten*; 51:7-32.
53. Fraser, O.N., Bugnyar, T. (2012) Reciprocity of agonistic support in ravens. *Animal Behaviour*; 83 (1):171-177.
54. Freitas-de-Melo, A., Morales-Piñeyrúa, J.T., Ungerfeld, R. (2013) Agonistic male-female and female-female behaviour in pampas deer (*Ozotoceros bezoarticus*). *North-Western Journal of Zoology*; 9:127-130.
55. González, S. (1997) Análisis de la variabilidad morfológica y genética del venado de campo (*Ozotoceros bezoarticus*) y sus consecuencias para la conservación. Tesis de Doctorado en Ciencias Biológicas. PEDECIBA, Uruguay. pp. 91

56. González, S., Alvarez-Valín, F., Maldonado, J.E. (2002) Morphometric differentiation of pampas deer (*Ozotoceros bezoarticus*), with descriptions of new subspecies from Uruguay. *Journal of Mammalogy*; 83:1127-1140.
57. González, S., Maldonado, J.E., Leonard, J.A., Vila, C., Barbanti Duarte, J.M., Merino, M., Brum-Zorrilla, N., Wayne, R.K. (1998) Conservation genetics of the endangered Pampas deer (*Ozotoceros bezoarticus*). *Molecular Ecology*; 7:47-56.
58. Granquist, S., Gudrun, A., Sigurjonsdottir, H. (2012) The effect of stallions on social interactions in domestic and semi feral harems. *Applied Animal Behaviour Science*; 141:49-56.
59. Hall, M.J. (1983) Social Organization in an Enclosed Group of Red Deer (*Cervus elaphus* L.) on Rhum. *Zeitschrift für Tierpsychologie*; 61:250-262.
60. Hanlon, A.J., Rhind, S.M., Reid, H.W., Burrells, C., Lawrence, A.B. (1995) Effects of repeated changes in group composition on immune-response, behavior, adrenal activity and liveweight gain in farmed red deer yearlings. *Applied Animal Behaviour Science*; 44:57-64.
61. Hasegawa, N., Nishiwaki, A., Sugawara, K., Ito, I. (1997) The effects of social exchange between two groups of lactating primiparous heifers on milk production, dominance order, behaviour and adrenocortical response. *Applied Animal Behaviour Science*; 51:15-27.
62. Hirotsu, A. (1994) Dominance rank, copulatory behaviour and estimated reproductive success in male reindeer. *Animal Behaviour*; 48:929-936.
63. Hoff, M.P., Nadler, R.D., Maple, T.L. (1982) Control Role of An Adult Male In a Captive Group Of Lowland Gorillas. *Folia Primatologica*; 38:72-85.
64. Holand, Ø., Gjøstein, H., Losvar, A., Kumpula, J., Smith, M.E., Røed, K.H., Nieminen, M., Weladji, R.B. (2004) Social rank in female reindeer (*Rangifer tarandus*): effects of body mass, antler size and age. *Journal of Zoology*; 263:365-372.
65. Hunter, L.T.B., Skinner, J.D. (1998). Vigilance behaviour in African ungulates: the role of predation pressure. *Behaviour*; 135:195-211.
66. Hurnik, J.F., Lewis, N.J., Taylor, A., Pinheiro Machado, L.C. (1995) Social hierarchy. En: Hurnik, J.F., Lewis, N.J., Taylor, A., Pinheiro Machado, L.C. *Farm Animal Behaviour. Laboratory Manual*. Guelph, University of Guelph, pp. 79-89.
67. Jackson, J.E. (1987) *Ozotoceros bezoarticus*. *Mammalian Species*; 295:1-5.
68. Jackson, J.E., Giullieti, J. (1988) The food of pampas deer (*Ozotoceros bezoarticus celer*) in relation to its conservation in relict natural grassland in Argentina. *Biological Conservation* 45:1-10.
69. Jackson, W.M. (1988) Can Individual Differences in History of Dominance Explain the Development of Linear Dominance Hierarchies? *Ethology*; 79:71-77.

70. Jackson, J.E., Landa, P., Langguth, A. (1980), Pampas deer in Uruguay, *Oryx*; 15(3):267-272.
71. Jackson, J.E., Langguth, A. (1987), Ecology and status of pampas deer (*Ozotoceros bezoarticus*) in the Argentinean pampas and Uruguay. En Wemmer, C. (ed.), *Biology and management of the Cervidae*, Washington, Smithsonian Institution Press, pp. 402-409.
72. Jarman, P.G. (1974) The social organization of antelope in relation to their ecology. *Behavior*; 48:215-267.
73. Jennings, D. J. (2000) Contest structure, dyad composition, duration and outcome of fights between male fallow deer (*Dama dama* L.). Ph.D. thesis, National University of Ireland, Dublin.
74. Jennings, D.J., Carlin, C.M., Gammell, M.P (2009) A winner effect supports third-party intervention behaviour during fallow deer, *Dama dama*, fights. *Animal Behaviour* 77:343-348.
75. Jennings, D.J., Carlin, C.M., Hayden, T.J., Gammell, M.P. (2011) Third-party intervention behaviour during fallow deer fight: the role of dominance, age, fighting and body size. *Animal Behaviour*; 81:1217-1222.
76. Kondo, S., Hurnik, J.F. (1990) Stabilization of social hierarchy in dairy cows. *Applied Animal Behaviour Science*; 27:287-297.
77. Krebs, J.R., Davies, N.B. (1993) *An Introduction to Behavioural Ecology*. 3<sup>o</sup> Ed. Oxford, Blackwell, 420 p.
78. Lacerda, A.C.R. (2008) *Ecologia e Estrutura Social do Veado- Campeiro (Ozotoceros bezoarticus) no Pantanal*. PhD Tesis, Universidade de Brasília, 194 p.
79. Lehner, P.N. (1996) *Handbook of Ethological Methods*, 2<sup>o</sup> Ed. Cambridge, Cambridge University, 672 p.
80. Linnaeus, C. 1758. *Systema natura per regna tria naturae secundum classes, ordines, genera, species, cum characteribus, differentiis, locis*. 10 th ed. L. Salvii, Stockholm, 1:1-824.
81. Lovari, S., Rosto, G. (1985) Feeding rate and social stress of female chamois foraging in groups. En: Lovari, S., (ed.) *The Biology and Management of Mountain Ungulates*. London: Croom Helm. pp. 102-105.
82. Martin, P., Bateson, P. (1993) *Measuring behaviour*. 2a. ed. Cambridge. University Press. 222 p.
83. Masteller, M.A., Bailey, J.A. (1988) Agonistic behaviour among mountain goats foraging in winter. *Canadian Journal of Zoology*; 66:2585-2588.
84. Mattiangeli, V., Mattiello, S., Verga, M. (1999) The fighting technique of male fallow deer (*Dama dama*): an analysis of agonistic interactions during the rut. *Journal of Zoology*; 249:339-346.

85. Merino, M.L., Semeñiuk, M.B., Fa, J.E. (2011) Effect of cattle breeding on habitat use of pampas deer *Ozotoceros bezoarticus celer* in semiarid grasslands of San Luis. *Argentina Journal of Arid Environments* 75:752-756.
86. Merino, M.L., Semeñiuk, M.B., Olocco Diz, M.J, Meier, D. (2009) Utilización de un cultivo de soja por el venado de las pampas (*Ozotoceros bezoarticus* Linnaeus, 1758), en la provincia de San Luis, Argentina. *Mastozoología Neotropical*; 16:347-354.
87. Miranda-de-la-Lama, G.C, Sepúlveda, W.S., Montaldo, H.H., María, G.A., Galindo, F. (2011) Social strategies associated with identity profiles in dairy goats. *Applied Animal Behaviour Science*; 134:48-55.
88. Miranda-de-la Lama, G.C., María, G., Galindo, F. (2007) Efecto de las estrategias sociales en el orden de dominancia en cabras lecheras. XXXII Jornadas Científicas y XI Internacionales de la Sociedad Española de Ovinotecnia y Caprinotecnia. Palma de Mallorca, Spain, pp. 193-196.
89. Miranda-de-la-Lama, G.C., Mattiello, S. (2010) The importance of social behaviour for goat welfare in livestock farming. *Small Ruminant Research*; 90:1-10.
90. Morales-Piñeyrúa, T., Ciappesoni, G., Ungerfeld, R. (2014) Social rank and reproductive performance of pampas deer females (*Ozotoceros bezoarticus*, Linnaeus, 1758). *Behavioural Processes*; 105:49-52.
91. Oswald, M., Erwin, J. (1976) Control of intragroup aggression by male pigtail monkeys (*Macaca nemestrina*). *Nature*; 26:643-645.
92. Parera, A., Moreno, D. (2000) El venado de las pampas en Corrientes, diagnóstico de su estado de conservación y propuestas de manejo: situación crítica. Buenos aires, Fundación Vida Silvestre, 41 p.
93. Pautasso, A.A., Peña, M.I., Mastropaolo, J.M., Moggia, L. (2002) Distribución y conservación del venado de las pampas (*Ozotoceros bezoarticus leucogaster*) en el norte de Santa Fe, Argentina. *Journal of Neotropical Mammalogy*; 9:64-69.
94. Penning, P.D., Parsons, A.J., Newman, J.A., Orr, R.J., Harvey, A. (1993) The effects of group size on grazing time in sheep. *Applied Animal Behaviour Science*; 37:101-109.
95. Pérez-Carusi, L.C, Beade, M.S., Miñarro, F, Vila, A.R., Giménez-Dixon, M., Bilenca, D.N. (2009) Relaciones espaciales y numéricas entre venados de las pampas (*Ozotoceros bezoarticus celer*) y chanchos cimarrones (*Sus scrofa*) en el Refugio de Vida Silvestre Bahía Samborombón, Argentina. *Ecología Austral*; 19:63-71.
96. Pérez-Carusi, L.C., Beade, M.S., Bilenca, D.N. (2017) Spatial segregation among pampas deer and exotic ungulates: a comparative analysis at site and landscape scales. *Journal of Mammalogy*; 98(3):761-769.
97. Prins, H.H.T (1989) Buffalo herd structure and its repercussions for condition of individual African buffalo cows. *Ethology*; 81:47-71.

98. Putman, R., Flueck, W.T. (2011) Intraspecific variation in biology and ecology of deer: magnitude and causation. *Animal Production Science*; 51:277-291.
99. Reinhardt, V., Flood, P.F. (1983) Behavioural assessment in muskox calves. *Behaviour*; 87:1-21.
100. Ridley, M. (1986) *Animal Behaviour a concise introduction*. Oxford, Blackwell, pp. 216.
101. Rohrer, V., Rodríguez, E., Villagrán, M., Ungerfeld, R. (2014) Relevamiento de cérvidos en cautiverio en Uruguay. Tercer Congreso Uruguayo de Zoología "Prof. Dr. Raúl Vaz – Ferreira".
102. Rossetti, D.F., De Toledo, P.M. (2006) Amazonian biodiversity within a historical context Biodiversity from a historical geology perspective: a case study from Marajó Island, lower Amazon. *Geobiology*; 4:215-223.
103. Rossini, C., Ungerfeld, R. (2016) Chemical profile of the cutaneous gland secretions from male pampas deer (*Ozotoceros bezoarticus*). *Journal of Mammalogy*; 97:167-178.
104. Ruiz-de-la-Torre, J.L., Manteca, X. (1999) Effects of testosterone on aggressive behaviour after social mixing in male lambs. *Physiology & Behavior*; 68: 109-113.
105. Rutberg, A.T. (1983) Factors Influencing Dominance Status in American Bison Cows (*Bison bison*). *Zeitschrift für Tierpsychologie*; 63:206-212.
106. Rutberg, A.T. (1986) Dominance and its fitness consequences in American bison cows. *Behaviour*; 96:62-91.
107. Šárová, R., Gutmann, A. K., Špínka, M., Stěhulová, I., & Winckler, C. (2016). Important role of dominance in allogrooming behaviour in beef cattle. *Applied Animal Behaviour Science*; 181:41-48.
108. Šárová, R., Špínka, M., Stěhulová, I., Ceacero, F., Šimečková, M., Kotrba, R. (2013) Pay respect to the elders: age, more than body mass, determines dominance in female beef cattle. *Animal Behaviour*; 86:1315-1323.
109. Semeňuk, M.B., Merino, M.L. (2015) Pampas deer (*Ozotoceros bezoarticus*) social organization in semiarid grasslands of San Luis, Argentina. *Mammalia*; 79 (2): 131-138.
110. Senar, J.C. (1990) Vivir y convivir: La vida en grupos sociales. En: Carranza J (Ed). *Etología: Introducción a la ciencia del comportamiento*. Madrid, Universidad de Extremadura. pp. 443-464.
111. Seyfarth, R.M. (1976) Social relationships among adult female baboons. *Animal Behaviour*; 24:917-938.
112. Soutullo, A., Clavijo, C., Martínez-Lanfranco J.A. (2013) Especies prioritarias para la conservación en Uruguay. Vertebrados, moluscos continentales y plantas

vasculares. SNAP/DINAMA/MVOTMA y DICYT/ MEC, Montevideo. SNAP, 222 p. Disponible en: <http://vidasilvestre.org.uy/wp-content/uploads/2013/12/Especies-prioritarias-para-la-conservacion-en-Uruguay.pdf>. Fecha de consulta: 12 de noviembre de 2019.

113. Stricklin, W. R., Mench, J.A. (1987) Social organization. The Veterinary Clinics of North America. Food Animal Practice; 3 (2):307-322.

114. Syme, L.A., Syme, G.J., Pearson, A.J. (1975) Spatial distribution and social status in a small herd of dairy cows. Animal Behaviour; 23:609-614.

115. Taillon, J., Côté, S.D. (2006) The role of previous social encounters and body mass in determining social rank: an experiment with white-tailed deer. Animal Behavior; 72:1103-1110.

116. Tarifa, T. (1993) Situación de la especie en Bolivia. En: Population and habitat viability assessment for the pampas deer *Ozotoceros bezoarticus*. Reunión informativa. IUCN. Rocha, Uruguay. pp. 171.

117. Thompson, K.V. (1993) Aggressive Behavior and Dominance Hierarchies in Female Sable Antelope, *Hippotragus niger*. Implications for Captive Management. Zoo Biology; 12:189-202.

118. Thouless, C.R., Guinness, F.E. (1986) Conflict between red deer hinds: the winner always wins. Animal Behaviour; 34:1166-1171.

119. Tokuda, K., Jensen, G.D. (1968) The leader's role in controlling aggressive behavior in a monkey group. Primates; 9:319-22.

120. Tölü, C., Savaş, T. (2007) A brief report on intra-species aggressive biting in a goat herd. Applied Animal Behaviour Science; 102:124-129.

121. Townsend, T.W., Bailey, E.D. (1981) Effects of age, sex and weight on social rank in penned white-tailed deer. American Midland Naturalist; 106:91-101.

122. UICN Red List of Threatened Species (2019). Disponible en: <http://www.iucnredlist.org/details/full/15803/0>. Fecha de consulta 04 de abril de 2019.

123. Ungerfeld, R, Bielli, A., Gonzalez- Pensado, S., Villagrán, M., Gonzalez-Sierra, U.T. (2008b) Antlersize and weight in a herdof pampas deer (*Ozotoceros bezoarticus*). Mammalian Biology. Zeitschriftfür Säugetierkunde; 73:478-481.

124. Ungerfeld, R., Freitas de Melo, A. (2014) Pampas deer (*Ozotoceros bezoarticus*) male–female agonistic behavior toward high and low social ranked females. Acta Ethologica; 17:167-171.

125. Ungerfeld, R., González-Pensado, S., Bielli, A., Villagrán, M., Olazabal, D., Pérez, W. (2008a) Reproductive biology of the pampas deer (*Ozotoceros bezoarticus*): A review. Acta Veterinaria Scandinavica; 50:2-16.

126. Val-Laillet D., de Passille A.M, Rushen J., Keyserlingk M.A.G. (2008) The concept of social dominance and the social distribution of feeding-related displacements between cows. *Applied Animal Behaviour Science*; 111:158-172.
127. Verme, L.J. (1983) Sex ratio variation in *Odocoileus*: a review. *Journal of Wildlife Management*; 47: 573-582.
128. Vila, A. R. (2006). Ecología y conservación del venado de las pampas (*Ozotoceros bezoarticus celer*, Cabrera 1943) en la Bahía Samborombón, Provincia de Buenos Aires. Ph.D. dissertation, Universidad de Buenos Aires, Ciudad Autónoma de Buenos Aires, Argentina.
129. Villagrán, M., Beracochea, F., Bartoš, L., Ungerfeld, R. (2018) Hierarchical status and body traits and reproductive characteristics of male pampas deer (*Ozotoceros bezoarticus*) maintained in all-male groups. *Applied Animal Behaviour Science*; 207:116-122.
130. Villagrán M, Freitas-de-Melo A, Bartoš L, Ungerfeld R. Aggressive interactions among female, semi-captive pampas deer (*Ozotoceros bezoarticus*) increase within the hierarchy and after short-term removal of the male. *Aggressive Behavior*. 2020;1–7
131. Von-Rohr, C.R, Koski, S.E., Burkart, J.M., Caws, C., Fraser, O.N., Ziltener, A, Van Schaik, C.P. (2012) Impartial Third-Party Interventions in Captive Chimpanzees: A Reflection of Community Concern; *PLoS ONE* 7(3): e32494.
132. Weber, M., González, S. (2003) Latin American deer diversity and conservation: A review of status and distribution. *Ecoscience*; 10:443-454.
133. Widdig, A., Streich, W.J., Nürnberg, P., Croucher, P.J.P., Bercovitch, F.R., Krawczak, M. (2006) Paternal kin bias in the agonistic interventions of adult female rhesus macaques (*Macaca mulatta*). *Behavioral Ecology and Sociobiology*; 61:205-214.
134. Ylander, D.M., Craig, J.V. (1980) Inhibition of agonistic acts between domestic hens by a dominant third party. *Applied Animal Ethology*; 6:63-69.
135. Zamboni, T., Di Martino, S., Jiménez-Pérez, I. (2017) A review of a multispecies reintroduction to restore a large ecosystem: The Iberá Rewilding Program (Argentina). *Perspectives in Ecology and Conservation* 15:248-256.
136. Zayan, R. (1991) The specificity of social stress. *Behavioural Processes*; 25: 81-93.