



## **MAESTRÍA EN BIOLOGÍA - OPCIÓN CIENCIAS FISIOLÓGICAS**

**PEDECIBA – Área Biología**

**Sub – área Ciencias Fisiológicas**

**Programa de Posgrados**

### **Comportamiento diurno del venado de campo (*Ozotoceros bezoarticus*) en semicautiverio**

Efectos del sexo, y en hembras del rango jerárquico, la estación del año, la gestación tardía y la etapa de lactación

**Lucía Aniano**

**Director de tesis**

**Rodolfo Ungerfeld**

**Fecha: 22 de diciembre de 2015**

## **INTEGRACIÓN DEL TRIBUNAL DE TESIS**

### **DEFENSA DE TESIS**

*Cecilia Cajarville Sans, Msc, PhD*

Departamento de Nutrición de la Facultad de Veterinaria  
Universidad de la República, Uruguay

*Alejandro Bielli Pallela; Msc, PhD*

Departamento de Morfología y Desarrollo de la Facultad de Veterinaria  
Universidad de la República, Uruguay

*Mariana Cosse Larghero, Msc, PhD*

División genética y biología molecular,  
Instituto de investigaciones biológicas, Clemente Estable.

## **DEDICATORIA**

*“Cada uno de nosotros hace una diferencia cada día, y tenemos la posibilidad de elegir qué tipo de diferencia vamos a realizar... Tenemos que aprender a vivir en paz y armonía, no solo entre nosotros, sino también con la madre tierra...”*

Jane Goodall

*A mis padres, a Bruno y a mi hermano, por su constante apoyo.*

## AGRADECIMIENTOS

A mi tutor Rodolfo Ungerfeld por darme la oportunidad de realizar este trabajo así como enseñarme y guiarme en el camino de la investigación.

A mis padres, Jorge y Susana por incentivar me desde chica a seguir adelante. A mi abuelo, por su cariño y apoyo.

A Bruno por brindarme su amor y compañía. A mi hermano, por sus consejos y ayuda.

A la ANII, por el apoyo financiero para poder realizar la maestría. A la Intendencia Departamental de Maldonado por permitirme realizar el trabajo en la ECFA, y especialmente al personal de la misma, Dr. Edgardo Barrios, Ricardo Sorelo y Johnny Briosio por su gran ayuda.

A mis grandes amigos Caro, Fede, Magu, Vane, Guza, Joche, Mateo, Chechi, Miri, Maca, Marce, Juan y Majó, por las sanas distracciones y siempre apoyar mis locuras.

A la Dra. Alicia Baldovino por su ayuda invaluable. A mi amiga y colega, Fiorella Scaglione por su gran apoyo.

A los integrantes del Departamento de Fisiología, así como los demás investigadores involucrados en los proyectos realizados con los venados de la ECFA, por abrirme las puertas.

Por último y no menos importante, a los venados de la ECFA, a los animales que están y los que ya no están en mi vida, por ser quienes me inspiran a seguir este camino.

A todos, gracias!

## **PUBLICACIONES**

Hasta el momento esta tesis generó el siguiente artículo científico incluido como Anexo I

Aniano L., Ungerfeld R. (in press): Time budget of high and low social ranked pampas deer (*Ozotoceros bezoarticus*) females. North-Western Journal of Zoology: art.151704. Aceptado para su publicación.

## RESUMEN

Los objetivos de la presente Tesis fueron determinar la influencia de distintas características biológicas y determinantes ambientales sobre el presupuesto de actividades de venados de campo (*Ozotoceros bezoarticus*) alojados en condiciones de semicautiverio. Los estudios se realizaron con 31 hembras y 6 machos de la población de venados de campo de la Estación de Cría de Fauna Autóctona Cerro Pan de Azúcar (Uruguay), mantenidos en 6 grupos de cría, que contenían 1 macho, entre 3 y 6 hembras, y sus crías. Se registraron las actividades realizadas por los animales mediante scanning cada 15 minutos durante aproximadamente 8 horas por día. La cantidad de días que se registró la actividad de cada venado difirió en los distintos estudios. Se realizó un primer estudio (Estudio I) para caracterizar el presupuesto de actividades del venado de campo y comparar el de machos y hembras adultos. Todas las actividades locomotoras presentaron diferencias de acuerdo al horario ( $P < 0,0001$  para echado, parado y caminando, y  $P = 0,048$  para corriendo), y a excepción de ramoneo, todas las actividades alimenticias presentaron diferencias según el horario ( $P < 0,0001$  pastoreando, comiendo ración y rumiando, y  $P = 0,046$  tomando agua). Los venados pasaron más tiempo parados y pastoreando temprano en la mañana y a últimas horas de la tarde, y más tiempo echados sobre el mediodía y primeras horas de la tarde. Se encontraron diferencias en el presupuesto de actividades de machos y hembras: las hembras ramonearon más ( $P = 0,03$ ) y los machos caminaron más que las hembras ( $P = 0,003$ ). Se realizó un segundo estudio (Estudio II) para comparar el presupuesto de actividades entre hembras de alto y bajo rango jerárquico. Se calculó el índice de éxito (SI) para cada hembra a partir de observaciones de comportamientos agonísticos durante la alimentación con ración y se las clasificó en alto y bajo rango jerárquico. Las hembras de alto rango pasaron

más tiempo echadas ( $P=0,03$ ) y menos tiempo caminando ( $P=0,05$ ) que las de bajo rango ( $37,7 \pm 1,9$  vs  $31,6 \pm 1,9\%$  y  $5,1 \pm 0,75\%$  vs  $7,3 \pm 0,82\%$ , respectivamente). Se realizó un tercer estudio (Estudio III) para caracterizar la variación estacional del presupuesto de actividades de hembras de venado de campo. En verano, el tiempo en que estuvieron echadas fue mayor y el tiempo dedicado al pastoreo fue menor que en las otras estaciones ( $P<0,0001$ ). En invierno, el tiempo que estuvieron paradas, así como el tiempo que dedicado a comer ración fue mayor que en las otras estaciones ( $P<0,0001$ ). El tiempo dedicado a la rumia fue máximo en primavera ( $P<0,0001$ ). Se realizó un cuarto estudio (Estudio IV) para caracterizar el presupuesto de actividades de hembras de venado de campo al final de la gestación y a lo largo de la lactancia. El tiempo dedicado al amamantamiento fue máximo durante los primeros 39 días posparto y luego disminuyó ( $P=0,0039$ ). Se concluyó que el venado de campo presenta un ritmo circadiano de actividad, en el que dedica más tiempo a estar parado y pastorear temprano en la mañana y en las últimas horas de la tarde y a estar echado en el medio día y primeras horas de la tarde y que tanto el sexo, rango social, estación del año y período con respecto al parto influyen sobre el presupuesto de actividades del venado de campo en condiciones de semicautiverio.

## ABSTRACT

The aims of the present thesis were to determine the influence of different biological and environmental characteristics on pampas deer (*Ozotoceros bezoarticus*) activity budget under semi-captivity conditions. This study took place at the Estación de Cría de Fauna Autóctona Cerro Pan de Azúcar (Uruguay), with 6 males and 31 females pampas deer housed in 6 breeding groups composed by 1 stag, 3-6 hinds and fawns. The behavior of each deer was recorded using instantaneous scan sampling every 15 m for around 8 h per day. The amount of days in which behavior of each deer was recorded differed between studies. The first study (Study I) aimed to determine pampas deer activity budget, and to compare male and female activity budget. Locomotive activities showed differences according to the time of day ( $P < 0.0001$  for lying, standing and walking, and  $P = 0.048$  for running). Except for browsing, all digestive activities differed according to the time of day ( $P < 0.0001$  for grazing, ruminating, eating rations, and  $P = 0.046$  for drinking water). Pampas deer spent more time standing and grazing early in the morning and late in the afternoon, and more time lying around midday and early afternoon. Differences were found on male and female activity budget: females browsed more than males ( $P = 0.03$ ), and males walked more than females ( $P = 0.0032$ ). The second study (Study II) aimed to determinate if activity budget differ according female social rank. Success index (SI) for each female was calculated by recording agonistic behavior during feeding with ration, and females were classified as high or low ranked. High ranked females spent more time lying ( $P = 0.03$ ) and less time walking ( $P = 0.05$ ) than low ranked ( $37.7 \pm 1.9$  vs  $31.6 \pm 1.9$  % and  $5.1 \pm 7.3$  vs  $0.75 \pm 0.82$  %, respectively). The third study (Study III) aimed to describe seasonal variations of pampas deer female activity budget. On summer they spent more time lying and less time grazing than

on the other seasons ( $P < 0.0001$ ). On winter, they spent more time standing and eating ration than on other seasons ( $P < 0.0001$ ). On spring time spent ruminating was maximum ( $P < 0.0001$ ). The fourth study (Study IV) aimed to compare the activity budget at the end of gestation and during lactation. Time spent nursing was highest in the 39 postpartum days and then decreased ( $P = 0.0039$ ). It was concluded that under semicaptivity conditions, pampas deer present a well defined circadian rhythm; they spend more time standing, grazing and browsing early in the morning and in the late afternoon and lye more in the midday and early afternoon, and the activity budget is influenced by sex, social rank, season and late pregnancy and lactation period.

## ÍNDICE DE CONTENIDOS

Dedicatoria.....	3
Agradecimientos.....	4
Publicaciones.....	5
Resumen.....	6
Abstract.....	8
Lista de Figuras.....	13
Lista de tablas.....	14
1. Introducción.....	15
1.1. Ritmo diario de actividad.....	16
1.2. Presupuesto diario de actividad.....	17
1.2.1. El descanso y su importancia para los animales.....	18
1.2.2. Desplazamiento.....	18
1.2.3. Actividad alimenticia.....	19
1.3. Actividad social en ungulados.....	22
1.4. Venado de campo.....	23
1.4.1. Características de la especie.....	24
1.4.2 Conservación del venado de campo.....	25
1.4.3. Población de venados de la Estación de Cría de Fauna Autóctona.....	27
1.5. Animales en cautiverio.....	28
2. Hipótesis.....	29
3. Objetivos generales y específicos.....	30
3.1. Objetivos generales.....	30
3.2. Objetivos específicos.....	30
4. Estrategia de investigación y métodos.....	31

4.1. Animales y condiciones de trabajo.....	32
4.2. Registro de actividades.....	33
4.3. Análisis estadístico.....	36
5. Estudio I: Patrón normal de actividades en machos y hembras.....	37
5.1. Introducción.....	37
5.2. Hipótesis.....	40
5.3. Objetivos.....	40
5.4. Materiales y método.....	41
5.5. Resultados.....	43
5.6. Discusión.....	50
5.7. Conclusiones.....	54
6. Estudio II: Presupuesto de actividades de hembras de alto y bajo rango jerárquico...55	
6.1. Introducción.....	55
6.2. Hipótesis.....	57
6.3. Objetivo.....	57
6.4. Materiales y métodos.....	58
6.5. Resultados.....	60
6.6. Discusión.....	67
6.7. Conclusiones.....	68
7. Estudio III: Variación estacional del presupuesto de actividades.....	69
7.1. Introducción.....	69
7.2. Hipótesis.....	73
7.3. Objetivos.....	73
7.4. Materiales y método.....	74
7.5. Resultados.....	76
7.6. Discusión.....	79

7.7. Conclusiones.....	84
8. Estudio IV. Variaciones del presupuesto de actividades de hembras durante la gestación tardía y la lactancia.....	85
8.1. Introducción.....	85
8.2. Hipótesis.....	87
8.3. Objetivos.....	87
8.4. Materiales y método.....	88
8.5. Resultados.....	90
8.6. Discusión.....	93
8.7. Conclusiones.....	95
9. Discusión general.....	96
10. Conclusiones finales.....	98
11. Referencias.....	99
12. Anexo.....	117

## LISTA DE FIGURAS

Figura 1. Distribución actual de las distintas poblaciones de venado de campo en Sudamérica.....	26
Figura 2. Macho y hembra de venado de campo.....	28
Figura 3. Disposición, tamaño e identificación (numeración) de los encierros en que se mantienen los venados en la ECFA.....	32
Figura 4. Planilla utilizada durante los registros.....	34
Figura 5. Principales actividades realizadas por los venados.....	35
Figura 6. Actividades locomotoras de machos y hembras en función del horario.....	46
Figura 7. Actividades ingestivas de machos y hembras en función del horario.....	48
Figura 8. Frecuencia de machos y hembras rumiando en función del horario.....	49
Figura 9. Actividades locomotoras de hembras de alto rango y bajo rango jerárquico en función del horario.....	63
Figura 10. Actividades ingestivas de hembras de alto rango y bajo rango jerárquico en función del horario.....	65
Figura 11. Frecuencia de hembras de alto rango y bajo rango jerárquico rumiando en función del horario.....	66

## LISTA DE TABLAS

Tabla 1. Porcentaje de tiempo que machos y hembras dedicaron a cada actividad.....	44
Tabla 2. Porcentaje de tiempo que las hembras de alto y bajo rango jerárquico dedicaron a cada actividad.....	59
Tabla 3. Porcentaje de tiempo que las hembras de venado de campo dedicaron a las distintas actividades locomotoras según la estación del año.....	76
Tabla 4. Porcentaje de tiempo que las hembras de venado de campo dedicaron a las distintas actividades alimenticias según la estación del año.....	77
Tabla 5. Porcentaje de tiempo que las hembras de venado de campo estuvieron al abrigo y dedicaron a acicalarse según la estación del año.....	78
Tabla 6. Porcentaje de tiempo que las hembras de venado de campo dedicaron a las distintas actividades locomotoras en los distintos periodos con respecto al parto....	90
Tabla 7. Porcentaje de tiempo que las hembras de venado de campo dedicaron a las actividades alimenticias en los distintos momentos con respecto al parto.....	91
Tabla 8. Porcentaje de tiempo que las hembras de venado de campo dedicaron a amamantar y a acicalar a la cría en los distintos períodos con respecto al parto.....	92

## 1. INTRODUCCIÓN

Cuando se trabaja con cualquier especie, es fundamental conocer su comportamiento normal, ya que el mismo constituye una herramienta que utilizan los animales para satisfacer requerimientos internos, coordinando estímulos endógenos y externos ambientales (Barnard, 1983). El conocimiento del mismo ayuda a entender la forma en que funcionan los mecanismos biológicos (Fraser y Broom, 1996). Cualquier interferencia con el comportamiento normal puede por lo tanto afectar diversas funciones fisiológicas (Luescher et al., 1986).

El comportamiento tiene una base hereditaria, lo que se evidencia claramente en los comportamientos innatos (Alcock, 1993), por ejemplo el comportamiento de acicalamiento (Fentress, 1973). También existen comportamientos aprendidos, que dependen de la experiencia de cada ser vivo y en consecuencia del ambiente (Alcock, 1993). El ambiente ejerce gran influencia sobre el comportamiento, por ejemplo, en vacas lecheras la calidad y cantidad de pastura afectan el comportamiento de pastoreo y rumia (Hancock, 1954). Temperaturas muy bajas provocan que el ciervo rojo alpino opte por pastorear en zonas con mayor resguardo y mayor riesgo de depredación que en las zonas más seguras que elegirían en otros momentos del año (Schmidt, 1993). Los instintos pueden ser modificados por la experiencia y el aprendizaje limitado por la genética. Por lo tanto, el comportamiento de los animales es determinado por una compleja interrelación entre factores genéticos y factores ambientales (Alcock, 1993; Grandin y Deesing, 2014).

Conocer correctamente el comportamiento normal de una especie tiene múltiples aplicaciones prácticas, permitiendo mejorar su bienestar, disminuir la incidencia de

enfermedades causadas por estrés, facilitar el diagnóstico de enfermedades, aumentar la eficiencia reproductiva, aumentar la productividad, facilitar el manejo de animales, realizar el diagnóstico y terapéutica de problemas de comportamiento y mejorar los programas de manejo y conservación en el caso de fauna silvestre (Galindo y Orihuela, 2004).

### **1.1 Ritmo diario de actividad**

Los seres vivos desarrollaron un ritmo circadiano para ayudar a que sus cuerpos se adapten al ciclo diario del día y la noche (Casey y Plaut, 2012). Los ritmos circadianos son ciclos fisiológicos y comportamentales autosostenidos de aproximadamente 24 h de duración (Haupt, 1998; Casey y Plaut, 2012). La función del ritmo circadiano es coordinar procesos fisiológicos internos, y sincronizarlos con el ambiente, para asegurarse que se realicen en una hora optima del día o de la noche (Casey y Plaut, 2012). Existen ritmos circadianos en prácticamente todas las funciones homeostáticas del cuerpo (Kandel et al., 1997). Por ejemplo, existen ritmos circadianos en la temperatura corporal (Wever, 1979), presión arterial (Staessen et al., 1997), patrones de sueño y vigilia, y actividad comportamental diaria (Casey y Plaut, 2012).

Los ritmos circadianos son endógenos, ya que persisten en condiciones de luz u oscuridad constante, pero generalmente son influenciados o iniciados por factores externos, como ser luz, presión barométrica o temperatura (Haupt, 1998). La información lumínica captada por los fotorreceptores de la retina llega al núcleo supraquiasmático a través del haz retinohipotalámico (Pickard, 1982; Reiter, 1991). El núcleo supraquiasmático envía señales neurales a través de una vía multisináptica simpática que consta de los núcleos paraventriculares hipotalámicos, las células

intermediolaterales y el ganglio cervical superior, que se proyecta sobre la glándula pineal e induce en ella la liberación nocturna de noradrenalina. La unión de noradrenalina a receptores específicos situados en las membranas de los pinealocitos (células de la glándula pineal que secretan la melatonina) promueve la activación de la síntesis de la melatonina (Reiter 1991; Guerrero et al., 2007). Por su naturaleza lipofílica esta hormona llega a todas las células del cuerpo, siendo sus principales funciones la regulación del sueño, termorregulación y reproducción. Se inactiva en el hígado y es eliminada en las heces y en la orina (Kalra et al., 2012).

## **1.2. Presupuesto diario de actividad**

Un aspecto importante de la ecología de cualquier animal es la forma en que divide el uso de su tiempo disponible entre distintas actividades vinculadas con su mantenimiento y reproducción (Wolf y Hainsworth, 1971). Esta distribución de actividades se conoce como presupuesto de actividades, y difiere entre especies (Piccione et al., 2010). Dentro de cada especie puede cambiar de acuerdo a muchas condiciones, incluyendo la cantidad de horas luz, la temperatura y la disponibilidad de alimento (Xiang et al., 2010).

Se debe tener en cuenta que los animales solo tienen una cantidad de tiempo disponible cada día durante el que tienen que satisfacer sus requerimientos esenciales. Aunque cada día tiene 24 h, el tiempo disponible puede ser menor, y se distribuye en forma diferente de acuerdo a que la especie sea diurna o nocturna, o a la estación del año, debido a variaciones en la cantidad de horas de luz, alimento, u otras variaciones ambientales. Las actividades básicas que debe realizar en este tiempo el animal son la alimentación, el movimiento, la actividad social y el descanso (Dumbar et al., 2009). El

tiempo que cada animal necesita utilizar para cada actividad depende de condiciones ecológicas específicas del hábitat y/o del régimen competitivo que el individuo enfrenta (Dumbar et al., 2009). Por tanto, el presupuesto de actividades es ampliamente reconocido como una fuente valiosa de información que debe ser incorporada al manejo de animales en cautiverio (Yahner, 1980).

### **1.2.1. El descanso y su importancia para los animales**

El tiempo de descanso y su distribución durante el día varía considerablemente entre especies. Allison y Cicchetti (1976) hipotetizaron que el tiempo de descanso es inversamente proporcional al riesgo de depredación para cada especie en particular. En general, los predadores descansan más que las presas, y los animales grandes más que los pequeños (Allison y Cicchetti, 1976; Houpt, 1998)

El descanso responde a dos fenómenos. Por un lado, cuando el medio ambiente o los procesos fisiológicos del animal lo fuerzan a descansar, porque cualquier otro tipo de actividad sería incompatible o energéticamente muy demandante. El otro es el tiempo genuinamente libre para dedicar a otras actividades, es decir, el tiempo que sobra cuando todas las actividades necesarias ya se han llevado a cabo. Este último tiempo es el que se podría destinar para otras actividades en caso de ser necesario (Dumbar et al., 2009).

### **1.2.2. Desplazamiento**

Un modo sencillo de estudiar el comportamiento rítmico de un animal sin perturbarlo, es registrar su actividad locomotora (Aschoff, 1965). Los animales tienen la habilidad

de desplazarse para desarrollar actividades necesarias para su vida, como ser búsqueda de alimento, agua, evitar peligros, búsqueda de lugares de descanso, mantenimiento de la temperatura corporal, etc. (Schmidt, 1993; Piccione et al., 2011). El nicho ecológico en que se encuentra cada especie animal demanda una estrategia de comportamiento específica, y en consecuencia, las especies difieren entre ellas en el tipo y cantidad de movimiento requerido para maximizar el uso del hábitat (Piccione et al., 2011). Por ejemplo, el nivel de actividad locomotora es mayor en caballos, intermedio en vacas y menor en ovejas y cabras (Piccione et al., 2010). El conocimiento de la actividad locomotora tiene diversas aplicaciones prácticas. Por ejemplo, en bovinos se puede utilizar como indicador de celo, ya que en esta etapa aumenta el tiempo dedicado al desplazamiento (Firk et al., 2002; Roelofs et al., 2010 Reith et al., 2014).

### **1.2.3. Actividad alimenticia**

#### *Pastoreo*

En general, los rumiantes presentan hábitos de pastoreo diurnos, probablemente debido a la dificultad visual de alimentarse en la oscuridad (Walls, 1942) o a una estrategia de defensa contra la depredación (Rook y Huckle, 1997). Los mismos concentran las horas de pastoreo sobre todo en las primeras horas de la mañana y en las últimas horas de la tarde (Ellis y Travis, 1975; Van Soest, 1994; Mattiello et al., 1997). Este patrón diurno puede ser influenciado por diferentes factores, como las condiciones climáticas. En días soleados, el patrón de alimentación es ordenado, mientras que en días nublados, es más disperso, pudiendo incluso llegar a desaparecer la pausa en la alimentación del medio día (Rutter, 1968). La lluvia parecería tener poco efecto, a menos que sea particularmente fuerte y en las horas de pastoreo (Champion et al., 1994). El

fotoperíodo también afecta el patrón de pastoreo. Cuando la duración del día es más corta, el pastoreo puede llegar a ocurrir en la noche (Linnane et al., 2001). La temperatura ambiente también influye: en los días más calurosos, los animales se muestran reacios a pastorear durante las horas luz, realizando esta actividad en la noche (Vallentine, 2001).

La cantidad de tiempo destinada a la alimentación varía mucho entre especies, condición fisiológica y estaciones del año (Ferreira et al., 2013). La condición fisiológica influye en lo referente a los requisitos nutricionales específicos. Por ejemplo, las hembras en lactación deberán aumentar el consumo para cubrir sus requerimientos energéticos (Hamel y Côté, 2008). El tiempo requerido para la alimentación es influenciado por el clima a través de dos rutas distintas: una directa a través de los efectos que el clima (y especialmente la temperatura) tiene en los costos energéticos de la termorregulación y equilibrio energético, e indirectamente a través del efecto climático sobre la calidad de los nutrientes de la vegetación. A medida que disminuye la calidad de la vegetación debe dedicarse más tiempo a la alimentación con el fin de ingerir la misma cantidad de nutrientes (Dumbar et al., 2009). Sin embargo, existe una limitante, ya que los forrajes de baja digestibilidad precisan más tiempo de tránsito por el tracto digestivo y esto provoca una disminución en el tiempo de pastoreo (Allen, 1996).

### *Ramoneo*

Hofmann y Stewart (1972) clasificaron a los herbívoros en pastoreadores (alimentación mayoritaria de pastura), ramoneadores (se alimentan de frutas, follaje, tallos y hojas) o de alimentación intermedia (mezcla de los dos anteriores). El venado de campo está

considerado como de alimentación intermedia (Cosse et al., 2009; Pérez y Ungerfeld, 2012) pero con alta plasticidad (Pérez, 2016). Esto implica que se puede adaptar a variaciones en la disponibilidad de alimentos, ya sea por cambios de hábitat, dentro de un mismo ambiente por cambios estacionales o por competencia por alimento con otros animales (Hofmann y Stewart, 1972). Al ramonear, los animales ingieren tallos, y hojas que contienen mayor contenido de proteínas y menos de fibra que el pasto, por lo que luego requiere un menor tiempo de rumia (Gordon, 1989; Gordon, 2003).

### *Rumia*

La rumia consiste en la degradación física del forraje (Pearce y Moir, 1964), e incluye la regurgitación, remasticación, resalivación y redeglución de la ingesta (Welch, 1982). En consecuencia, aumenta el área superficial del alimento para favorecer su fermentación por parte de los microorganismos presentes en el retículo rumen (Hungate, 1966), permitiendo su pasaje al omaso (Hungate, 1975).

El patrón de rumia es circadiano, pero flexible. La rumia ocurre principalmente en la noche, y en menor medida al medio día (Van Soest, 1994). Es influida por el fotoperíodo, siendo más frecuente en la oscuridad (Gordon y McAllister, 1970). El tiempo dedicado a la rumia depende de características fisicoquímicas de la dieta, ya que aumenta cuanto mayor es el porcentaje de pared celular que presenta el alimento (Welch y Smith, 1969). La rumia disminuye en las horas previas y posteriores al parto (Pahl et al., 2014). La misma también es afectada por condiciones climáticas; por ejemplo en días fríos disminuye la cantidad de masticación por bolo, mientras que en días ventosos sucede lo contrario (Moquin et al., 2010).

### **1.3. Actividad social en Ungulados**

#### *Vida en grupo*

Vivir en grupo es considerado una estrategia adaptativa, que depende de factores ecológicos (Farine, 2014) y se asocia con costos y beneficios. Una de las ventajas más importantes es la disminución del riesgo de depredación (Caro, 2005). Poder dedicar menos tiempo a la vigilancia, permite a los animales aumentar el tiempo dedicado a otras actividades como el pastoreo o el descanso (Blumstein et al., 1999). Otra ventaja es la termorregulación social, en la que los animales se acercan para evitar las pérdidas de calor corporal (Schino y Troisi, 1990). La facilitación social, que es un aumento en la frecuencia o la intensidad de las respuestas, o la iniciación de respuestas particulares, por influencia de otros individuos que la realicen, también requiere de animales viviendo en grupo (Clayton, 1976; Hsia y Wood-Gush, 1983/84). Otra ventaja también es la búsqueda de alimento, ya que cuando un animal encuentra una fuente de alimento, los otros lo seguirán, beneficiándose también de la misma (Bailey et al., 2000). Existe cierto grado de sincronía en las actividades de los animales dentro del grupo (Rook y Penning, 1991). Esta sincronía es necesaria para la cohesión del grupo, ya que si un animal se dedica al desplazamiento mientras los demás descansan, este rápidamente se encontraría solo, perdiendo las ventajas de la vida en grupo.

La mayor desventaja de la vida en grupo es la competencia por recursos cuando estos son escasos. En este sentido, en grupos de rumiantes sociales, se forman estructuras jerárquicas (Espmark, 1964). Es frecuente que, durante el pastoreo, los animales dominantes desplacen a los subordinados de un modo pasivo (Thouless, 1990) determinando un acceso diferencial al alimento según el rango jerárquico. En

consecuencia, pueden existir diferencias en el presupuesto de actividades de animales de distinto rango jerárquico.

El tamaño del grupo depende de condiciones ambientales: cuando los recursos son escasos la competencia es más intensa que cuando son abundantes, y por tanto el tamaño del grupo es menor (Estevez et al., 2007). Cuando hay mayor disponibilidad de recursos la intensidad de la competencia es menor, y por lo tanto será posible la existencia de grupos más grandes. En otras palabras, el tamaño del grupo varía en función de los costos y beneficios que estar en el mismo aporte a los animales (Estevez et al., 2007).

#### **1.4. Venado de campo**

El venado de campo (*Ozotoceros bezoarticus*, Linnaeus, 1758) es un ciervo autóctono que en el siglo XVIII se encontraba ampliamente distribuido en la región este de Sudamérica, desde la latitud 5° a 40° (Jackson y Langguth, 1987). Reportes de viajeros del siglo XVIII señalan que esta especie era muy abundante en la región (Cabrera, 1943). Los nativos indígenas cazaban a los venados con ayuda de boleadoras, arcos y flechas y otras herramientas de caza sin afectar el tamaño poblacional de la especie (Jackson et al., 1980; Jackson y Langguth, 1987). Más adelante en la historia se los comenzó a cazar con fines económicos; de hecho, existen registros de la exportación de más de 2.300.000 pieles de venado desde el Río de la Plata durante el siglo XIX (Thornback y Jenkins, 1982). Actualmente, la población ha declinado fuertemente debido a la caza no controlada (Jackson y Giullieti, 1988), superposición con la ganadería, la pérdida de hábitat (Demaría et al., 2003), y la transmisión de enfermedades infecciosas (Junguis, 1975-1976).

Se reconocen 5 subespecies de venado de campo:

- *O. b. bezoarticus*, que habita en la región este y central de Brasil, al sur del Amazonía (Cabrera, 1943)
- *O. b. leucogaster* que habita el norte Argentino, sudoeste de Brasil, partes de Paraguay y Bolivia (Cabrera, 1943)
- *O. b. celer*: habita la pampa Argentina (Cabrera, 1943)
- *O. b. arerunguensis*: en las localidades de Arerunguá y El Tapado, en el Departamento de Salto, Uruguay (González et al., 2002)
- *O. b. uruguayensis*: en la Sierra de los Ajos en el Departamento de Rocha, Uruguay (González et al., 2002)

#### **1.4.1. Características de la especie**

Es un ciervo de tamaño medio, su peso varía entre 20 y 40 kg dependiendo de la subespecie (González et al., 2010). Su coloración varía según la distribución geográfica. La subespecie que ocupa el norte de la distribución, *O. b. bezoarticus* tiene una coloración marrón rojiza; *O. b. leugogaster* presenta color marrón claro, y los que ocupan el sur (*O. b. celer*, *O. b. uruguayensis* y *O. b. arerunguensis*), presentan color bayo (Cabrera, 1943; González et al., 2002; González et al., 2010). Los machos son algo más grandes (Jackson y Langguth, 1987) y de pelaje más oscuro que las hembras (Cabrera, 1943).

En condiciones naturales el venado de campo vive en grupos pequeños y mixtos de alrededor de 5 o 6 individuos (Cabrera et al., 1940 citado por Jackson y Langguth, 1987). El tamaño y composición de los grupos es dinámico (Jackson y Langguth, 1987).

Los machos especialmente se mueven de un grupo a otro, mientras que las hembras y sus crías permanecen juntas al menos por un año (Jackson y Langguth, 1987). A partir de estudios realizados con venados de Brasil, Garcia et al. (2005) sugirieron que la distribución y disponibilidad de alimento es el factor más importante asociado con la conformación y tamaño de los grupos, pero en nuestro país se vio que los requerimientos individuales basados en el sexo y estatus reproductivo también estarían relacionados con la conformación y tamaño de los grupos (Cosse y González, 2013).

En condiciones naturales, los venados presentan variaciones en su ámbito hogar, que es por definición el área total que un animal recorre para llevar a cabo sus actividades (Burt, 1943), siendo el menor registrado en la población de El Tapado, de 0,18 a 0,52 km<sup>2</sup> (Moore, 2001, citado por Cosse, 2010). En la población de los Ajos en Rocha, se documentó un ámbito hogar de 5,95 km<sup>2</sup> (Cosse, 2010), mientras que en la población de Parque Nacional Emas, en Brasil, se registró un ámbito hogar medio de 82,3 km<sup>2</sup> (Rodrigues y Monteiro-Filo, 2000).

#### **1.4.2. Conservación del venado de campo**

Desde el año 1975 la especie está incluida en el apéndice I de CITES (Convención sobre el Comercio Internacional de Especies Amenazadas de Fauna y Flora Silvestres), lo que implica que es una especie considerada en peligro de extinción y su comercialización internacional con fines comerciales está prohibida (CITES 2014). La

UICN (Unión Internacional para la Conservación de la Naturaleza) la considera como casi amenazada.

En la actualidad, las poblaciones son pequeñas y altamente aisladas (Jackson y Langguth, 1987; Dellafiore et al., 2003; González et al., 2010) (Figura 1). En Uruguay existen dos poblaciones en vida libre, compuestas por 2 subespecies diferentes: *O. b. arerunguensis* habita la región del Tapado, en Salto, que de acuerdo a los registros de principios de la década pasada está integrada por unos 700 individuos (Weber y González, 2003), y *O. b. uruguayensis* en Sierra de los Ajos, Rocha con alrededor de 120 animales (Cosse y González, 2013). Si bien el venado de campo ha sido declarado Monumento Natural por el Parlamento Nacional (Ley N° 17.733) y el Poder Ejecutivo (Decreto N° 12/985) las poblaciones de las dos subespecies que habitan en nuestro país se encuentran en campos privados, donde se llevan a cabo diversas actividades agrícolas (Cosse et al., 2009; González et al 2010).

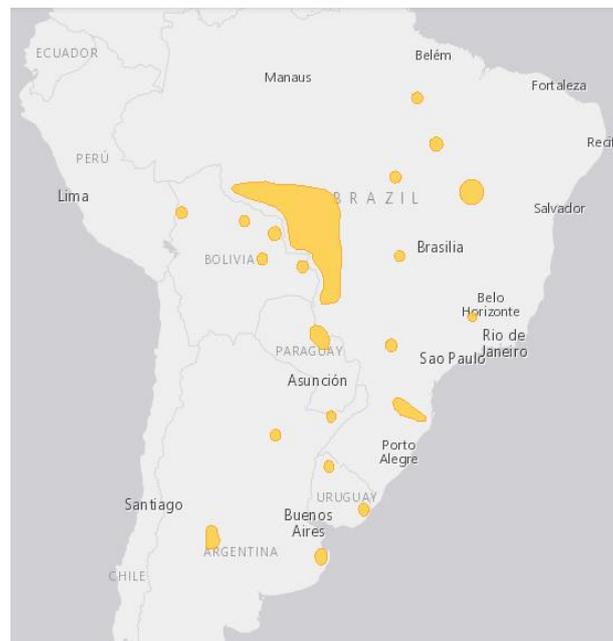


Figura 1. Distribución actual de las distintas poblaciones de venado de campo en Sudamérica. Fuente: <http://maps.iucnredlist.org/map.html?id=15803>, con modificaciones.

### **1.4.3. Población de venados de la Estación de Cría de Fauna Autóctona (ECFA):**

En nuestro país existe una tercera población de venado de campo localizada en la ECFA, la que depende de la Intendencia Departamental de Maldonado (Ungerfeld et al., 2008a). Esta última llegó a ser considerada la mayor población de venado de campo en semicautiverio a nivel mundial (Ungerfeld et al., 2008b). Se creó en 1981 con animales provenientes de la población de Salto, correspondiente a la subespecie *O. b.arerunguensis*. En un primer momento se llevaron 7 individuos (3 machos y 4 hembras menores de un mes), luego en 1982 se llevaron 14 animales (5 machos y 9 hembras) menores de 1 mes, de los que solo 3 machos y 6 hembras llegaron a edad reproductiva (Ungerfeld et al., 2008b). Actualmente cuenta con alrededor de 60 individuos entre machos, hembras y crías.

Los venados de la población de la ECFA pueden medir de 90 a 100 cm de longitud (desde la punta del hocico hasta la base de la cola), con una altura a la cruz de 65 a 70 cm, y su peso aproximado es de 30 a 35 kg. Las hembras alcanzan 85 cm de longitud y 65 cm a la altura de la cruz, y su peso corporal es de 20-25 kg (Ungerfeld et al., 2008a) (Figura 2).

En el caso de la población de la ECFA los nacimientos se pueden dar durante todo el año, pero existe un pico de nacimientos en primavera (Ungerfeld et al., 2008b). La temporada de apareamiento se da entre febrero y abril (Ungerfeld et al., 2008a). Al igual que en otros ciervos, los machos tiene un ciclo de crecimiento de astas marcado, en el que las astas caen a finales del invierno, para volver a crecer durante la primavera (Ungerfeld et al., 2008c). Estos parámetros son similares a los reportados para la población de venados de vida libre de la Sierra de los Ajos, en Rocha (Cosse y González, 2013).



Figura 2. En la fotografía de la izquierda se observa un macho de venado de campo. En la fotografía de la derecha se observa una hembra de venado de campo.

### **1.5. Animales en cautiverio**

Al mantener animales en condiciones de cautiverio se les impone un ambiente que difiere del natural en cuanto a los factores físicos, biológicos, las restricciones sociales y espaciales, todo lo que puede influir en el comportamiento normal de la especie (Silva, 1999). Como consecuencia, suele haber cambios en el comportamiento, especialmente del tipo cuantitativo (Price, 1999). Por ejemplo, en primates en cautiverio aumenta el tiempo destinado al descanso a costa de una disminución en el tiempo de movimiento o alimentación con respecto a las poblaciones silvestres (Melfi y Fiestner, 2002). Por lo tanto, es recomendable conocer el patrón de actividades normal en vida libre para usarlo como guía en el manejo en cautiverio ya que permite determinar si las frecuencias de los mismos difieren (Melfi y Feistner, 2002).

## **2. HIPÓTESIS**

Las hipótesis planteadas en este trabajo fueron:

- El venado de campo presenta un ritmo de actividad diario con concentración de actividades en las primeras horas de la mañana y últimas de la tarde.
- El sexo del animal y el rango social, en el caso de las hembras, influye sobre el presupuesto de actividades.
- El presupuesto de actividades de hembras de venado campo presenta variaciones estacionales.
- Las hembras presentan variaciones en el presupuesto de actividades en la gestación tardía y durante la lactancia.

### **3. OBJETIVOS GENERALES Y ESPECÍFICOS**

#### **3.1. Objetivos generales**

- Determinar la influencia de distintas características biológicas y determinantes ambientales sobre el presupuesto de actividades del venado de campo alojado en condiciones de semicautiverio.

#### **3.2. Objetivos específicos**

- Caracterizar el ritmo diario de actividades del venado de campo.
- Determinar si existen diferencias en el presupuesto de actividades de machos y hembras.
- Comparar el presupuesto de actividades de hembras de alto y bajo rango jerárquico.
- Comparar el presupuesto de actividades de hembras de venado de campo en las diferentes estaciones.
- Caracterizar la evolución del presupuesto de actividades de las hembras durante la gestación tardía y la lactancia.

#### **4. ESTRATEGIA DE INVESTIGACIÓN Y MÉTODOS**

Para cumplir con los objetivos planteados se realizaron 4 trabajos:

- 1- Presupuesto de actividades en machos y hembras: se determinó las diferencias en el presupuesto de comportamiento de machos y hembras.
- 2- Presupuesto de actividades de hembras de alto y bajo rango jerárquico: se determinó el rango jerárquico de las hembras y se comparó su presupuesto de actividades según el mismo.
- 3- Variación estacional del presupuesto de actividades de hembras: se determinó el presupuesto de actividades en las 4 estaciones del año, y se los comparó.
- 4- Variaciones del presupuesto de actividades de las hembras en la gestación tardía y durante la lactancia: se determinó el presupuesto de actividades en distintos momentos de la gestación tardía y la lactancia y se determinó sus diferencias.

#### 4.1. Animales y condiciones de trabajo:

Se trabajó con animales de la población de venados de campo de la ECFA, ubicada en la ruta 37, km 5, departamento de Maldonado. Los animales se encontraban en condiciones de semicautiverio, en encierros delimitados por alambrado, de entre 0,5 a 1 ha. Cada encierro contenía en su interior pastura, árboles, arbustos nativos y bebederos. Dado que la pastura era de mala calidad, se suplementó la alimentación con 600 g de ración de vaca lechera/animal/día; teniendo en cuenta el nivel de rechazo encontrado se consideró que la cantidad suplementada era *ad libitum*. La ración se suplementaba en varios puntos del encierro a nivel de piso de forma de asegurar que todos los animales tuvieran acceso a la misma.

Se trabajó con 6 machos y 31 hembras, los cuales se encontraban en encierros que contenían los grupos de cría (encierros 1, 2, 3, 4, 5 y 7; Figura 3), compuestos por 1 macho, entre 3 y 6 hembras, y sus crías. La composición de los grupos varió en los distintos trabajos debido al manejo normal de los animales en la ECFA. La individualización de los animales se realizó mediante la visualización de sus caravanas.



Figura 3. Disposición, tamaño e identificación (numeración) de los encierros en que se mantienen los venados en la ECFA. Tomado de Ungerfeld et al., 2011.

## 4.2. Registro de actividades

En los 4 trabajos se registraron las actividades realizadas por los animales mediante scanning (Lehner, 1996). Los registros se realizaron sin interferir con la actividad de los animales, observándolos desde lejos, y en los casos en que había que desplazarse para visualizar a alguno de ellos, que estuviera alejado, se realizó con mucha tranquilidad, respetando las distancias que no interferían con el comportamiento de los mismos. Se debe tener en cuenta que estos animales estaban habituados al contacto con humanos, y no se alteraban fácilmente por su presencia.

En general, se trabajó con los animales de un encierro por día, registrando la actividad de los mismos cada 15 minutos, por un promedio de 8 h; en cada observación a cada actividad, para cada animal, se le asignó un valor de 0 ó 1, y se completó una planilla (Figura 4). Al día siguiente se repetía el procedimiento en otro encierro, y así sucesivamente hasta registrar la actividad de los animales de todos los encierros. En el caso de los estudios I, II y III, se repitió el procedimiento 2 veces más, de forma de registrar la actividad de los venados de cada encierro durante 3 días.

Se registraron las siguientes actividades (Figura 5):

### Actividades locomotoras:

- Echado
- Parado
- Caminando
- Corriendo

### Actividades alimenticias:

- Pastoreando
- Ramoneando
- Comiendo ración
- Rumiando

- Tomando agua

- Acicalando

Localización:

- Al abrigo

Otras actividades:

- Acicalándose
- Jugando

Actividades con la cría

- Amamantando

<b>ENCIERRO 4</b>		fecha				hora:		
<b>IDENTIFICACIÓN</b>		M01	H43A	H46A	H64A	H13V	H29V	H35V
<b>ACT. LOCOMOTORA</b>								
Echado								
Parado								
Camina								
Corre								
<b>LOCALIZACIÓN</b>								
Abrigo								
<b>ACT. ALIMENTICIAS</b>								
Pastoreo								
Ramoneo								
Come ración								
Rumia								
Toma agua								
<b>ACT. CON LA CRIA</b>								
Amamanta								
Acicala								
<b>OTROS</b>								
Juega								
Se acicala								

Figura 4. Planilla que se completó cada 15 minutos con las actividades realizadas por los venados en un encierro.

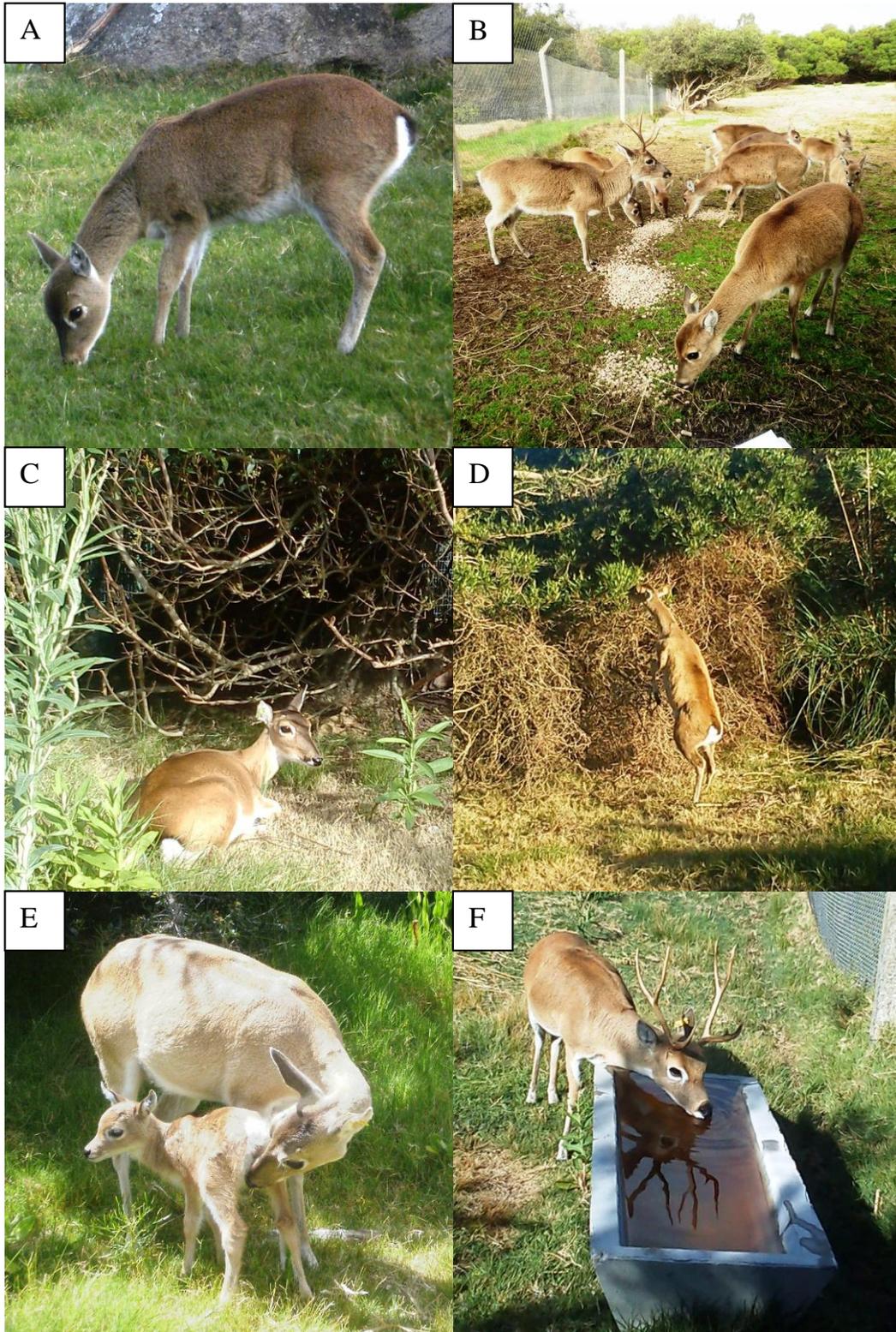


Figura 5. Principales actividades registradas. A) Hembra de venado de campo parada pastoreando. B) Macho, 3 hembras y 2 crías comiendo ración, atrás de ellos se observan 3 hembras caminando. C) Hembra echada al abrigo. D) Hembra ramoneando. E) Hembra acicalando a su cría. F) Macho tomando agua.

### **4.3. Análisis estadístico**

Se calculó el promedio en que ocurrió cada actividad en cada horario y luego estos promedios se tomaron como porcentajes, los cuales fueron comparados por anova para mediciones repetidas.

En general, modelo consideró, el horario del día, el encierro, el sexo, el rango jerárquico, la estación del año y el momento con respecto al parto como efectos fijos y el individuo dentro del grupo como efecto aleatorio.

Se utilizó el programa estadístico SAS®.

## **5. ESTUDIO I**

### **Presupuesto de actividades en machos y hembras**

#### **5.1. Introducción**

En virtualmente todas las especies de mamíferos estudiadas hay diferencias en el patrón de comportamiento de machos y hembras. En general, los machos son más agresivos, más propensos a establecer y defender los territorios de cría y menos propensos a proveer cuidados parentales que las hembras (Nelson, 1995).

Estas diferencias son bastante claras en diferentes especies de rumiantes, grupo que presenta un dimorfismo sexual claro en la mayor parte de las especies. Por ejemplo, en muflones, se encontró que los machos pasan más tiempo echados y menos pastoreando que las hembras (Ruckstuhl, 1998). En cabras, los machos dedican más tiempo a actividades sociales que las hembras (Shi et al., 2003).

Estas diferencias estarían reguladas primeramente por la exposición diferencial a hormonas. Las mismas actúan temprano en el desarrollo para organizar la maquinaria neural que subyace al comportamiento, y posteriormente, en una instancia más tardía de la vida a la exposición diferencial a esteroides sexuales (Nelson, 1995). Sin embargo, también hay que considerar las diferencias en los requerimientos energéticos de machos y hembras, ya que en muchas especies poliginicas los machos tienen mayor tamaño que las hembras. Las diferencias en el tamaño corporal tienen consecuencias energéticas, ya que la tasa metabólica total de un animal aumenta a medida que aumenta el peso corporal. En consecuencia, los machos tienen mayores requerimientos nutricionales para cubrir las demandas de su mayor tamaño corporal, y por lo tanto una posibilidad es

aumentar el tiempo de alimentación (Short y Balaban, 1994). A su vez, a medida que aumenta el tamaño corporal, en los rumiantes aumenta la capacidad digestiva. Animales más grandes pueden digerir forraje de menor calidad de forma más competitiva que los de menor tamaño (Demment y Van Soest, 1985). Por lo tanto, las diferencias morfológicas y fisiológicas entre machos y hembras podrían determinar un uso diferencial del forraje (Barboza y Bowyer, 2000) que se vería reflejado en diferencias en el tiempo dedicado a forrajear, y por tanto también a otras actividades.

En especies con estructura jerárquica, generalmente los machos son dominantes frente a las hembras (Collias, 1944), lo que puede influir sobre el presupuesto de actividades, ya que los individuos dominantes tienen acceso prioritario a los diferentes recursos (Appleby, 1980; Barrette y Vandal, 1986). En consecuencia, los individuos dominantes pueden cubrir sus requerimientos en menos tiempo (Hamel y Cotê, 2008) y por lo tanto, dedicar menos tiempo al pastoreo, como sucede en vacas lecheras (Ungerfeld et al., 2014).

En la mayoría de los ungulados con dimorfismo sexual hay segregación sexual espacial (Ruckstuhl y Neuhaus, 2002; Yearsley y Pérez-Barbería, 2004), la que se puede explicar por varias teorías. Una de ellas explica que la segregación se debe a una sensibilidad diferencial al riesgo de depredadores según el sexo del individuo (Ruckstuhl y Neuhaus, 2002). Otra teoría explica la segregación en base a las diferencias en los requerimientos nutricionales entre machos y hembras, lo que causaría diferencias en el presupuesto de actividades y por tanto una disminución en la cohesión entre machos y hembras (Ruckstuhl, 1998; Yearsley y Pérez-Barbería, 2004).

El venado de campo presenta dimorfismo sexual: los machos de mayor tamaño que las hembras y presentan un ciclo anual de recambio de sus astas que les genera un

importante costo energético (Ungerfeld et al., 2008a). En esta especie, los machos son dominantes frente a las hembras (Freitas de Melo et al., 2013), y muestran mayor cantidad de comportamientos agonísticos frente a las hembras de alto rango que frente a las de bajo rango (Ungerfeld y Freitas-de Melo, 2014). En venados de campo de vida libre se observó un patrón de segregación sexual estacional, similar al observado en muchos otros rumiantes silvestres (Cosse y González, 2013). En este sentido, Cosse y González (2013) observaron un período de agregación sexual en otoño, lo que coincide con la estación reproductiva (Morales-Piñeyrúa y Ungerfeld, 2012), y otro de segregación sexual en primavera, que coincide con la temporada de parición y el cambio de astas de los machos (Ungerfeld et al., 2008c). Este patrón de agregación y segregación estaría asociado a la teoría de “riesgo de depredación”, ya que las hembras con crías se quedarían en ambientes seguros, mientras que los machos se desplazarían a zonas con mayor riesgo de depredación pero con pasturas de mejor calidad (Cosse y González 2013).

## **5.2. Hipótesis**

- El presupuesto de actividades del venado de campo es similar al de otros rumiantes, con mayor actividad temprano en la mañana y en las últimas horas de la tarde.
- El presupuesto de actividades del venado de campo difiere entre machos y hembras.

## **5.3. Objetivos**

- Caracterizar el presupuesto de actividades del venado de campo.
- Comparar el presupuesto de actividades de machos y hembras adultos.

#### **5.4. Materiales y métodos**

##### *Registro de actividades:*

Para la descripción y comparación del presupuesto de actividades de machos y hembras se registró la actividad de 6 machos y 28 hembras desde fines de junio hasta mediados de julio de 2013. Se optó por realizar los registros en invierno para evitar el efecto de las variaciones comportamentales generadas por la ciclicidad de las hembras durante la estación reproductiva y por la lactancia y el vínculo con la cría durante la primavera.

Se registraron las actividades locomotoras (echado, parado, camina y corre), las actividades alimenticias (pastoreando, ramoneando, comiendo ración, rumiando y tomando agua), las actividades de acicalarse y jugar. Los registros se realizaron por escaneo (Lehner, 1996). Cada 15 min, durante 8:15 horas (7:45 a 12:00 y 14:00 a 18:00; total = 35 registros/animal/día) se registró la actividad de cada uno de los animales del encierro, asignándole a cada actividad registrada un valor de 0 (en caso de que el animal no estuviera realizando dicha actividad) o de 1 (en caso de que el animal estuviera realizando dicha actividad). Este procedimiento se repitió en todos los encierros, luego se repitió el proceso 2 veces más, de forma que se registró la actividad de todos los venados durante 3 días alternados.

##### *Análisis estadístico*

Se calculó el promedio en que ocurrió cada actividad en cada horario para cada animal y luego estos promedios se tomaron como porcentaje, los cuales fueron comparados por

anova para mediciones repetidas, considerando el horario, el sexo, y su interacción como efectos fijos y el individuo dentro del grupo como efecto aleatorio.

Se utilizó el programa estadístico SAS®.

## 5.5. Resultados

Todas las actividades locomotoras presentaron diferencias de acuerdo al horario ( $p < 0,0001$  para echado, parado y caminando, y  $p = 0,048$  para corriendo). No hubo efecto del sexo en el tiempo en que los animales estuvieron echados, parados y corriendo, pero las hembras caminaron menos que los machos (Tabla 1). Se encontraron interacciones entre el sexo y el tiempo en las actividades locomotoras parado y caminando ( $p = 0,044$  y  $p < 0,0001$  respectivamente).

En cuanto a las actividades alimenticias, a excepción de ramoneo, todas presentaron diferencias según el horario ( $p < 0,0001$  pastoreando, comiendo ración y rumiando, y  $p = 0,046$  tomando agua), y ninguna presentó interacción sexo tiempo. Las hembras ramonearon más y tendieron a pastorear más que los machos (Tabla 1). El tiempo dedicado a la rumia, comer ración y tomar agua no difirió entre machos y hembras.

### *Actividades locomotoras*

- *Echado*

El porcentaje de animales echados fue mínimo en las primeras horas de la mañana, a las 8:45 horas aumentó levemente; disminuyó abruptamente a las 9:30 coincidiendo con la suplementación con ración. A partir de 9:45 aumentó y alcanzó valores máximos entre las 11:15 y 11:30 horas. Disminuyó gradualmente durante las primeras horas de la tarde y alcanzó valores mínimos nuevamente de 16:00 a 17:45 horas (Figura 6A).

- *Parado*

Hasta las 9:45 horas el porcentaje de animales parados fue máximo. Luego disminuyó y alcanzó valores mínimos entre las 10:30 y las 14:00 horas. Se incrementó gradualmente en la tarde, y alcanzó valores máximos entre las 16:15 y las 17:45 horas. El porcentaje de hembras paradas a las 07:45 horas fue mayor que el de machos parados (hembras  $89,3 \pm 5,4$  y machos  $19,1 \pm 12,3$  %;  $p < 0,001$ ) (Figura 6B).

Tabla 1. Porcentaje de tiempo que hembras y machos dedicaron a cada actividad. Los valores se presentan como media  $\pm$  EE.

	Machos	Hembras	Valor P
<i>Actividades locomotoras</i>			
Echado (%)	$31,2 \pm 2,9$	$34,6 \pm 1,4$	ns
Parado (%)	$58,1 \pm 2,7$	$58,5 \pm 1,3$	ns
Caminando (%)	$10,4 \pm 1,2$	$6,2 \pm 0,6$	0,0032
Corriendo (%)	$0,2 \pm 0,2$	$0,2 \pm 0,1$	ns
<i>Actividades alimenticias</i>			
Pastoreando (%)	$34,6 \pm 2,9$	$40,6 \pm 1,4$	0,077
Ramoneando (%)	$0,3 \pm 0,6$	$1,9 \pm 0,3$	0,03
Comiendo ración (%)	$9,3 \pm 1,0$	$8,5 \pm 0,5$	ns
Tomando agua (%)	$0,5 \pm 0,3$	$0,4 \pm 0,1$	ns
Rumiando (%)	$3,3 \pm 1,0$	$4,2 \pm 0,5$	ns

- *Caminando*

El porcentaje de venados caminando fue mayor en el primer registro de la mañana que el resto del día, en donde el porcentaje de animales caminando fue similar. El porcentaje de machos caminando a las 7:45 y a las 8:00 horas fue mayor que el de hembras (machos:  $79,3 \pm 6,2$  %, hembras:  $4,4 \pm 2,7$  %;  $p < 0,0001$  y machos:  $30,6 \pm 5,7$  %, hembras:  $6,8 \pm 2,7$  %;  $p = 0,002$ , respectivamente) (Figura 6C).

- *Corriendo*

Solo se registró el  $1,2 \pm 0,5$  % de hembras corriendo a las 15:30, 16:15, 16:30 y 17:30 horas; el  $2,4 \pm 0,5$  % de hembras a las 16:45 horas, y el  $0,06 \pm 1$  % de machos corriendo a las 16:45 horas.

#### *Actividades alimenticias*

- *Pastoreando*

El porcentaje de animales pastoreando fue máximo y entre las 8:00 y 8:15, luego disminuyó levemente hasta las 9:15. A las 9:30 disminuyó abruptamente, coincidiendo con la suplementación con ración. A partir de 11:45 aumentó gradualmente, y alcanzó valores máximos nuevamente entre las 16:30 y las 17:45 (Figura 7A).

- *Comiendo ración*

El porcentaje de animales comiendo ración fue máximo durante los primeros 15 minutos a partir de que los mismos recibieron la ración, disminuyó gradualmente en la media hora posterior, siendo marginal el resto del día (Figura 7B).

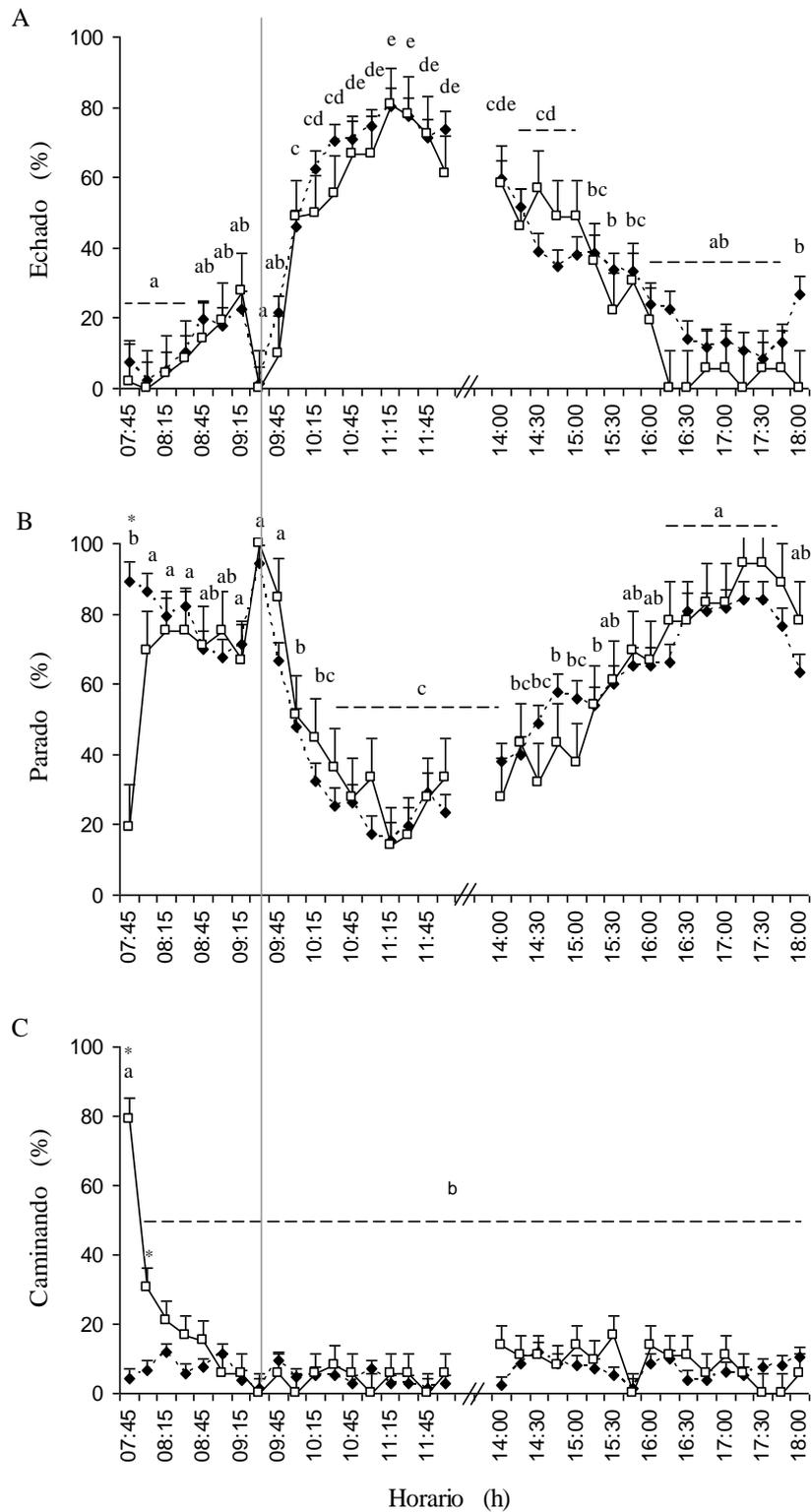


Figura 6. Actividades locomotoras de machos (—□—) y hembras (---■---) en función del horario A) Frecuencia de animales echados. B) Frecuencia de animales parados. C) Frecuencia de animales caminando. La línea gris indica el momento de la suplementación con ración. Los asteriscos representan los momentos con diferencias entre machos y hembras ( $p < 0,05$ ). Las letras representan diferencias significativas entre horarios ( $p < 0,05$ ).

- *Ramoneando*

El porcentaje de tiempo que lo animales dedicaron a ramonear fue similar durante todo el día. Las hembras ramonearon más que los machos a las 7:45 (hembras:  $9,8 \pm 1,6$  %, machos:  $0 \pm 3,5$  %;  $p=0,01$ ) (Figura 7C).

- *Tomando agua*

Solo se observó animales tomando agua en pocos momentos de la mañana y de la tarde.

- *Rumiando*

El comportamiento de rumia se observó con mayor frecuencia en la mañana, antes de la administración de ración, luego de lo que disminuyó fuertemente (Figura 8).

#### *Otras actividades*

- *Acicalándose*

El sexo no afectó la cantidad de registros en que se observó a los animales acicalándose (hembras:  $3,5 \pm 0,4$  %; machos:  $2,5 \pm 0,8$  %). No hubo interacción sexo tiempo, ni diferencias según el horario.

- *Jugando*

El sexo no afectó la cantidad de registros en que se observó a los animales jugando (hembras  $0,12 \pm 0,05$  %; machos:  $0,16 \pm 0,11$  %). No hubo interacción sexo tiempo, pero si diferencias según el horario ( $p<0,0001$ ). Solo se registraron animales jugando marginalmente, a las 7:45 ( $0,13 \pm 0,5$  %), a las 16:30 ( $0,6 \pm 0,4$  %) y a las 16:45 horas ( $4,0 \pm 0,4$  %).

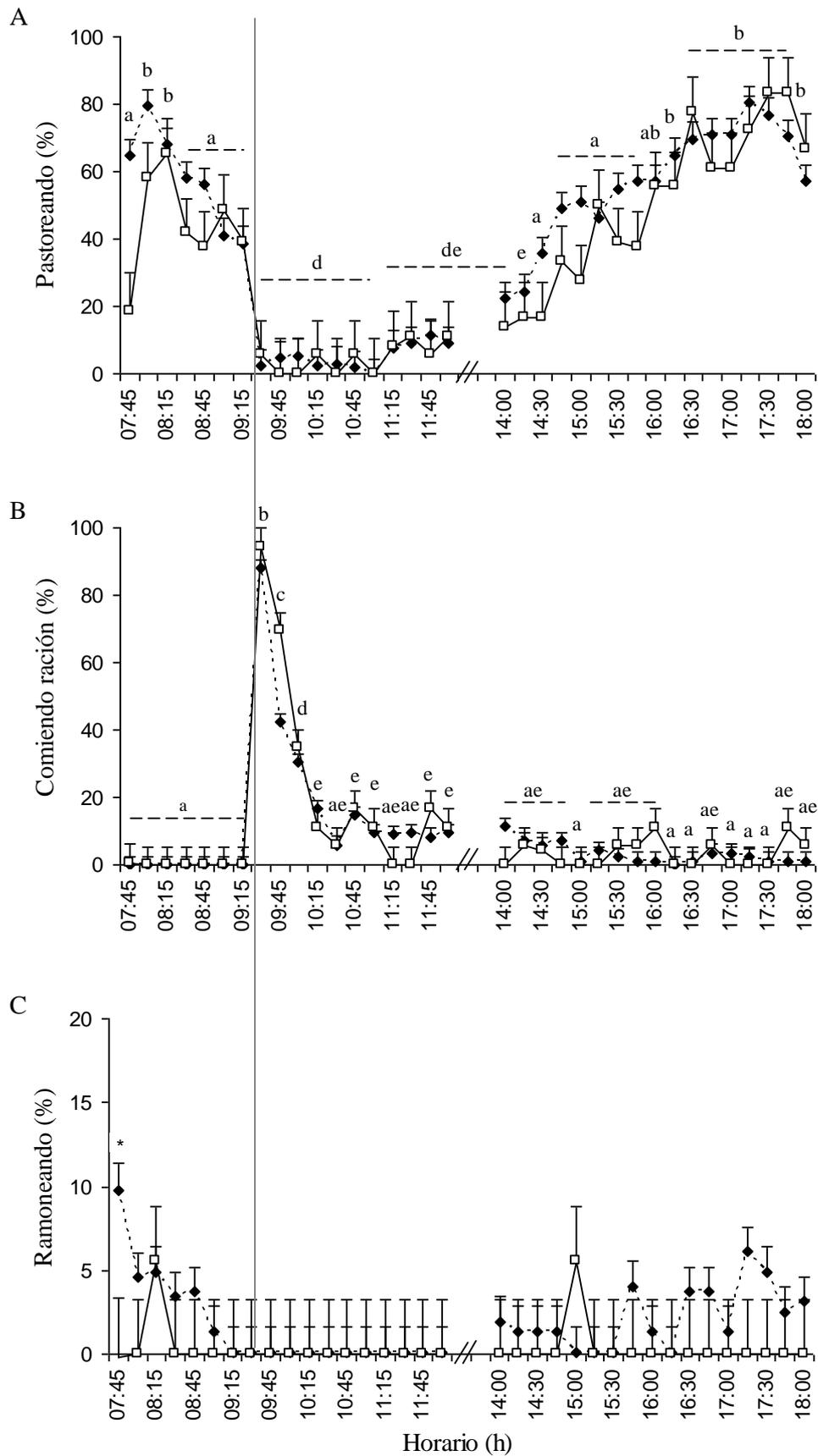


Figura 7. Actividades ingestivas de machos (—□—) y hembras (---■---) en función del horario A) Frecuencia de animales pastoreando. B) Frecuencia de animales comiendo ración. C) Frecuencia de animales ramoneando. La línea gris indica el momento de la suplementación con ración. Los asteriscos representan los momentos con diferencias entre machos y hembras ( $p < 0,05$ ). Las letras representan diferencias significativas entre horarios ( $p < 0,05$ ).

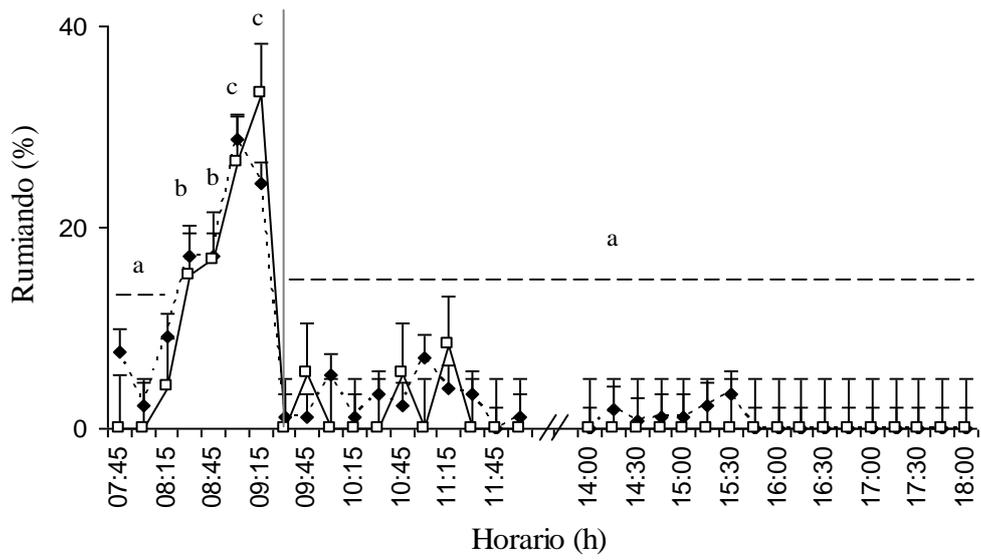


Figura 8. Frecuencia de machos (—□—) y hembras (---■---) rumiando en función del horario. La línea gris indica el momento de la suplementación con ración. Las letras representan diferencias significativas entre horarios ( $p < 0,05$ ).

## 5.6. Discusión

En general, el ritmo de actividad del venado de campo de la ECFA fue similar al reportado previamente en otros rumiantes, como alces y corzos (Cederlung, 1989), bueyes almizcleros (Schaefer y Messier, 1996), vacas lecheras (Gregorini, 2012) y venados de campo del pantanal brasileiro (Braga et al., 2000). La mayor parte de las actividades se concentraron temprano en la mañana y a última hora de la tarde, y el nivel de actividad al mediodía fue bajo.

Se ha propuesto que este patrón de actividades se desarrolló evolutivamente para disminuir el riesgo de los predadores; los herbívoros concentrarían las actividades diarias en los horarios con nivel de luz óptimo para detectar un posible ataque por predadores (Lima y Dill, 1990). En este sentido, el venado de campo habita pastizales abiertos y es una especie fácil de detectar, por lo que su ritmo de actividades debería haber evolucionado, y por tanto estar adaptado a la detección de predadores. Más aún, se ha sugerido que la forma de agregación-segregación sexual del venado de campo responde a una sensibilidad diferencial de machos y hembras a la presión de los depredadores (Cosse y González, 2013). Por lo tanto, el patrón de actividades encontrado en el venado de campo podría estar vinculado a un mecanismo de defensa antipredador.

Si bien la cantidad de tiempo que los venados de campo permanecieron echados fue similar al descrito por Belovsky y Slade (1986) para otros herbívoros como el borrego cimarrón, venado bura, venado cola blanca, berrendos, renos y bisontes. Sin embargo, los autores estimaron que estas especies dedicaron más tiempo a caminar y menos a estar parados que los venados de la ECFA. En concordancia, en primates, se encontró

una disminución en el tiempo dedicado al desplazamiento en animales en cautiverio en comparación con los de vida libre (Melfi y Feistner, 2002). Los venados de nuestro estudio, son mantenidos en condiciones en las que la disponibilidad de alimento es similar a lo largo del encierro y se les suplementa con ración, por lo que no necesitan desplazarse para buscar alimento. Por otro lado el espacio de los recintos es limitado y claramente menor que en vida libre (Cosse y González, 2013). En consecuencia, es posible que los venados de la ECFA dediquen poco tiempo a caminar por una falta de estímulo y de necesidad para la exploración debido a las condiciones en las que son mantenidos.

En cuanto al tiempo dedicado a las actividades alimenticias, se debe tener en cuenta que los venados de nuestro estudio recibieron ración, lo que puede alterar el patrón natural de alimentación basado en pastoreo y ramoneo. En este sentido, el consumo de ración puede acortar la duración de los tiempos de pastoreo y la rumia (Combellas et al., 1979; Segabinazzi et al., 2014). Por otro lado, es posible que la rumia esté subrepresentada por el método de investigación empleado, ya que la misma se da principalmente en la noche (Van Soest, 1994; Gregorini et al., 2013) y en este trabajo solo se registró durante las horas diurnas. Por lo tanto, si bien el patrón general coincide, no es posible comparar linealmente el tiempo que los venados dedicaron a actividades digestivas con estudios realizados en otros rumiantes.

Los machos dedicaron más tiempo a caminar que las hembras. En este sentido se debe recordar que en general los machos son más agresivos (Collias, 1944) y más propensos a defender el territorio (Nelson, 1995) que las hembras. Por lo tanto, las diferencias en el tiempo dedicado a caminar entre machos y hembras podrían tener su origen en un comportamiento social diferencial según el sexo (Shi et al., 2003).

Es posible que el hecho de que los machos caminen más que las hembras este vinculado a distintos requerimientos nutricionales, que harían que los machos dediquen más tiempo a la búsqueda. De hecho, las hembras ramonearon más que los machos, lo que refuerza la teoría de una necesidad diferencial de nutrientes, que ya se documentó en otras especies como ser el venado cola blanca (Bieber, 1987). Dado que las hojas y tallos son más ricas en proteína y bajas en fibra comparadas con el pasto (Gordon, 1989), se podría suponer la necesidad de una dieta de mejor calidad en hembras que en machos durante el invierno. Por lo tanto, las diferencias en el tiempo dedicado a caminar entre machos y hembras podrían originarse en requerimientos nutricionales diferenciales entre los mismos.

Hubo una tendencia a que las hembras pastorearan más que los machos. En bovinos y ovinos se ha reportado que existe un aumento en la ingesta diaria en hembras en la mitad de la gestación (Forbes, 1995). En la población de venados de la ECFA la mayoría de las hembras en invierno están preñadas, lo que podría además implicar un aumento en los requerimientos nutricionales. Por lo tanto, es posible que el mayor tiempo dedicado al pastoreo por parte de las hembras sea consecuencia de un aumento en su demanda energética por la gestación.

Si bien el venado de campo es una especie con dimorfismo sexual en la que los machos tienen mayor tamaño corporal que las hembras (Ungerfeld et al., 2008a), es posible que el dimorfismo no sea tan acentuado como para afectar en forma marcada el presupuesto de actividades. Ruckstuhl y Nehaus (2002) describieron la existencia de un aumento marcado de las diferencias en el tiempo de pastoreo y de traslados en animales con más de un 20% de diferencias en masa corporal entre machos y hembras. El tamaño corporal

de un macho adulto de venado de campo es solamente 1,17 veces el de una hembra (González et al., 2010), lo que podría explicar las pocas diferencias registradas en el presupuesto de actividades de los mismos.

Teniendo en cuenta que hubo una tendencia a que las hembras pastorearan más que los machos y que el tiempo dedicado al ramoneo fue mayor en hembras que en machos, sería lógico pensar que el tiempo de rumia sea mayor en hembras que en machos, pero no se registraron diferencias en la rumia. Es posible que las diferencias en la ingesta entre machos y hembras sean tan pequeñas que no afecten el tiempo de rumia.

## **5.7. Conclusiones**

El venado de campo despliega mayor actividad temprano en la mañana y en las últimas horas de la tarde. Se encontraron leves diferencias en el presupuesto de actividades de machos y hembras: las hembras ramonearon más y mostraron una tendencia a pastorear más que los machos, y los machos que caminaron más que las hembras en las primeras horas de la mañana.

## 6. ESTUDIO II:

### Presupuesto de actividades de hembras de alto y bajo rango jerárquico

#### 6.1. Introducción

Los rumiantes sociales viven en grupos con estructuras jerárquicas (Espmark, 1964; Clutton-Brock et al., 1982) mantenidas por comportamientos agonísticos (Thouless y Guinness 1986; Holand et al., 2004). La relación de dominancia y subordinación es la que se da entre dos individuos, cuando en una situación de competencia uno de ellos, el subordinado cede ante el otro, que es dominante (Kaufmann, 1983).

Los animales tienden a mostrar diferentes patrones de comportamiento y estrategias de alimentación de acuerdo a su rango jerárquico. Los individuos dominantes suelen tener acceso prioritario a los forrajes (Appleby, 1980; Barrette y Vandal, 1986). Los individuos de bajo rango son propensos a alejarse y dejar de alimentarse si se encuentran cerca de un dominante (Thouless, 1990). Por lo tanto, individuos dominantes deberían satisfacer sus requerimientos nutricionales más rápido que los subordinados y de esa forma tendrían más tiempo para dedicar al descanso (Hamel y Cotê, 2008). En concordancia, las vacas lecheras de alto rango (Ungerfeld et al., 2014) y las cabras de las rocosas (*Oreamnos americanus*) de alto rango (Hamel y Cotê, 2008) pastan por menos tiempo y descansan durante más tiempo que las de bajo rango. Este patrón es tan fuerte que se mantiene incluso cuando animales de diferentes rangos se alimentan separados a través de una cerca (Ungerfeld et al., 2014).

En el caso del venado de campo, se sabe que es una especie gregaria (Cosse y González, 2013), y que el tamaño de los grupos es variable dependiendo de diversos factores como la época del año y condiciones ambientales (Cosse y González, 2013).

Estudios realizados en la población de venados de la ECFA demostraron que los grupos de venados tienen un fuerte patrón jerárquico (Ungerfeld et al., 2008a, Ungerfeld y Freitas-de-Melo 2014). Sin embargo, el rango social entre las hembras no parece tener consecuencias en su desempeño reproductivo (Morales-Piñeyrúa et al., 2014). Teniendo en cuenta estos antecedentes, surge el planteo de investigar si el social de hembras de venado influye sobre el presupuesto de actividades de las mismas.

## **6.2. Hipótesis**

- El presupuesto de actividades difiere entre hembras de alto y bajo rango jerárquico.
- Las hembras de alto rango jerárquico dedican menos tiempo al pastoreo que las de bajo rango.
- Las hembras de alto rango jerárquico dedican más tiempo al descanso que las de bajo rango.
- Las hembras de alto rango jerárquico dedican menos tiempo al desplazamiento que las de bajo rango.

## **6.3. Objetivo**

- Comparar el presupuesto de actividades entre hembras de alto y bajo rango jerárquico.

#### **6.4. Materiales y métodos**

Este trabajo se realizó desde fines de junio hasta principios de agosto de 2013 con las mismas 28 hembras del Estudio 1. Se optó por realizar los registros en invierno para evitar el efecto de las variaciones comportamentales generadas por la ciclicidad de las hembras durante la estación reproductiva, la lactancia y el vínculo con la cría durante la primavera.

##### *Registro de actividades*

Se registraron las actividades locomotoras (echada, parada, caminando y corriendo) y las actividades alimenticias (pastoreando, ramoneando, comiendo ración, rumiando y tomando agua). Los registros se realizaron por escaneo (Lehner, 1996): cada 15 min, durante 8:15 h (7:45 a 12:00 y 14:00 a 18:00) se registró la actividad de cada hembra, realizando un total de 35 registros/animal/día. Este procedimiento se realizó para todas las hembras de un encierro por día. Se repitió en los distintos encierros en días sucesivos hasta registrarlos a todos una vez, luego repitió este procedimiento 2 veces más. De esta forma, se registró la actividad de cada animal en 3 días alternos, cada 15 minutos y durante 8:15 h.

##### *Determinación del rango jerárquico*

Se determinó el rango jerárquico de las hembras mediante el registro del comportamiento agonístico de acuerdo a Freitas-de-Melo et al. (2013). Para ello se suministró ración en 3 puntos cercanos dentro del encierro y se registraron: 1) los comportamientos agonísticos que ocurrieron en un lapso de alrededor de 20 minutos; 2)

cuales individuos participaron; 3) Cuál resultó dominante y cuál subordinado. Este procedimiento se repitió entre 4 y 7 veces en cada encierro, hasta registrar un total de 758 interacciones (entre 55 y 234 interacciones por encierro). A partir de esos registros, se calculó el índice de éxito (SI) para cada hembra de acuerdo a Clutton-Brock et al. (1979):

$$Si = \frac{\text{Número de individuos que desplazó}}{\text{Número de individuos que desplazó} + \text{Número de individuos que la desplazaron}}$$

Luego se las categorizó en alto rango cuando el SI fue mayor o igual a 0,5, o bajo rango cuando fue menor a 0,5.

#### *Análisis estadístico*

Se calculó el porcentaje de observaciones en que ocurrió cada actividad en cada horario para cada animal, y los porcentajes fueron comparados por anova para mediciones repetidas, considerando el horario, el rango jerárquico y la interacción entre ambos como efectos fijos y el individuo dentro del grupo como efecto aleatorio.

## 6.5. Resultados

### *Rango jerárquico*

En total 13 hembras fueron clasificadas como de alto rango jerárquico (SI promedio =  $0,84 \pm 0,15$ ) y 15 como de bajo rango jerárquico (SI promedio =  $0,13 \pm 0,13$ ).

### *Patrón general*

La frecuencia en la que se observó a las hembras echadas, paradas, caminando, y realizando actividades alimenticias difirió de acuerdo al horario ( $p < 0,00001$  para todos, a excepción de paradas:  $p = 0,03$  y ramoneo:  $p = 0,0015$ ). Hubo un pico de actividad temprano en la mañana y por la tarde. Ninguna de las actividades registradas presentó interacción entre rango jerárquico alto y bajo.

### *Actividades locomotoras*

Las hembras dedicaron el  $34,6 \pm 7,2$  % de su tiempo a estar echadas, el  $58,4 \pm 7,5$  % paradas,  $6,2 \pm 3,6$  % caminando y  $0,2 \pm 0,7$  % corriendo.

- *Echadas*

El porcentaje de hembras echadas fue mínimo en las primeras horas de la mañana, a partir de las 9:45 horas aumentó, llegó a un máximo entre las 10:15 y las 14 horas y luego disminuyó lentamente. A partir de las 16:30 se observaron valores similares a los de la mañana (Figura 9A).

Las hembras de alto rango pasaron más tiempo echadas que las de bajo rango (Tabla 2). Los horarios en los cuales la frecuencia de hembras de alto rango echadas fue mayor que la de bajo rango fueron: 10:00 horas ( $61,9 \pm 7,1$  vs  $29,9 \pm 7,1$ %;  $p = 0,0016$ ), 10:15

horas ( $78,6 \pm 7,1$  vs  $46,6 \pm 7,1$  %;  $p=0,0016$ ), 14:15 horas ( $63,1 \pm 7,1$  vs  $40,6 \pm 7,2$  %;  $p=0,026$ ) 14:30 horas ( $49,4 \pm 7,1$  vs  $28,8 \pm 7,1$  %;  $p=0,04$ ) y 14:45 horas ( $45,9 \pm 7,1$  vs  $23,4 \pm 7,1$  %;  $p=0,026$ ) (Figura 9A).

Tabla 2. Porcentaje de tiempo que las hembras de alto y bajo rango jerárquico dedicaron a las distintas actividades.

	Rango alto	Rango bajo	EE	Valor P
<b>Actividades locomotoras</b>				
Echada (%)	37,7	31,6	1,9	0,033
Parada (%)	56,2	60,6	1,9	0,1
Caminando (%)	5,1	7,3	0,8	0,05
Corriendo (%)	0,33	0,13	0,15	ns
<b>Actividad alimenticia</b>				
Pastoreando (%)	39,1	41,9	2,1	ns
Ramoneando (%)	2,0	1,8	0,5	ns
Comiendo ración (%)	8,7	8,4	0,7	ns
Rumiando (%)	4,9	3,4	0,7	ns

- *Paradas*

El porcentaje de hembras paradas fue máximo en las primeras horas de la mañana, disminuyó ligeramente entre las 9:00 y las 9:15 horas, aumentó de nuevo a las 09:30 horas, coincidiendo con el momento en que se dio la ración. A partir de las 09:45 horas, disminuyó, alcanzando un mínimo entre las 10:15 y las 14:00 horas. Desde 14:15 a las 16:15 horas aumentó gradualmente. Desde las 16:30 hasta las 17:45 horas, el porcentaje fue máximo nuevamente, y luego disminuyó ligeramente (Figura 9B).

El rango jerárquico de las hembras no afectó la cantidad de registros en las hembras se observaron paradas (Tabla 2).

- *Caminando*

El porcentaje de hembras caminando fue más bajo alrededor del medio día en comparación con el resto del día (Figura 9C).

Las hembras de bajo rango jerárquico caminaron más que las de alto rango jerárquico (Tabla 2). Los horarios en los que las hembras de bajo rango caminaron más que las de alto rango fueron: 11:00 horas ( $13,6 \pm 3,5$  % vs  $0,4 \pm 3,5$  %;  $p=0,008$ ), 14:15 horas ( $14,8 \pm 3,5$  vs  $2,2 \pm 3,5$  %;  $p=0,012$ ) y 17:00 horas ( $12,4 \pm 3,5$  vs  $0,4 \pm 3,5$  %;  $p=0,016$ ). A las 17:45 horas las hembras de bajo rango caminaron menos que las de alto rango jerárquico ( $2,9 \pm 3,5$  vs  $13,5 \pm 3,5$  %  $p=0,035$ ) (Figura 9C).

- *Corriendo*

Correr se registró marginalmente ( $<4,8$  %) en algunos puntos aislados entre las 15:30 y las 18:00 horas. El rango jerárquico no afectó la frecuencia de veces que se observó a las hembras corriendo.

#### *Actividades alimenticias*

Las hembras dedicaron el  $40,5 \pm 7,0$  % del tiempo a pastorear, el  $8,6 \pm 3,5$  % a comer ración, el  $1,9 \pm 2,3$  % a ramonear y el  $4,2 \pm 3,2$  % a rumiar. No hubo diferencias significativas entre hembras de alto y bajo rango jerárquico en las actividades alimenticias.

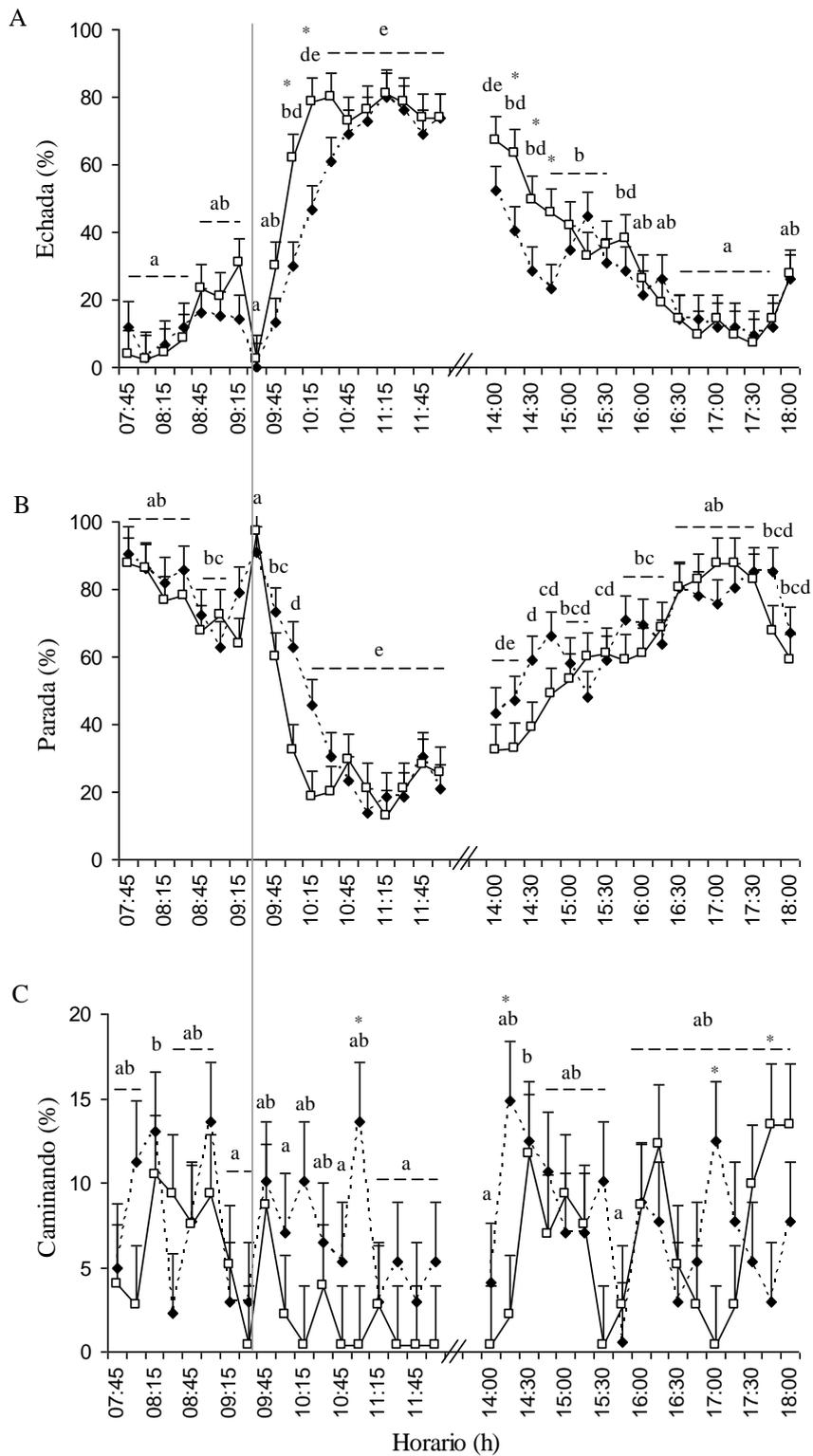


Figura 9. Actividades locomotoras de hembras de alto rango (—□—) y bajo rango jerárquico (---■---) en función del horario A) Frecuencia de animales echados. B) Frecuencia de animales parados. C) Frecuencia de animales caminando. La línea gris indica el momento de la suplementación con ración. Los asteriscos representan los momentos con diferencias entre hembras de alto y bajo rango jerárquico ( $P < 0,05$ ). Las letras representan diferencias significativas entre horarios ( $p < 0,05$ ).

- *Pastoreando*

El rango jerárquico no afectó la frecuencia de veces que se observó a las hembras pastoreando. El porcentaje de hembras pastoreando fue máximo entre las 07:45 y 8:30 horas. Disminuyó lentamente y alcanzó valores mínimos entre las 9:30 y las 12:00 horas. Aumentó gradualmente, entre las 16:15 y 17:45 horas fue máximo nuevamente y luego disminuyó ligeramente (Figura 10A).

- *Comiendo ración*

El rango jerárquico no afectó la frecuencia de veces que se observó a las hembras comiendo ración. El máximo porcentaje de hembras comiendo ración coincidió con el momento de su administración a las 9:30. Luego disminuyó lentamente en el correr de la mañana hasta valores mínimos a partir de las 14:15 (Figura 10B).

- *Ramoneando*

El rango jerárquico no afectó la frecuencia de veces que se observó a las hembras ramoneando. La frecuencia en la que se observó a las hembras ramoneando fue mayor en las primeras horas de la mañana y en las últimas de la tarde (Figura 10C).

- *Rumiando*

El rango jerárquico no afectó la frecuencia de veces que se observó a las hembras rumiando. El máximo porcentaje de animales rumiando se dio entre las 9:00 y las 9:15 horas, disminuyó considerablemente a las 09:30 h, coincidiendo con el momento en el que se dio ración. Luego se mantuvieron porcentajes medios hasta las 14:45 h. En el resto de la tarde la rumia no fue frecuente (Figura 11).

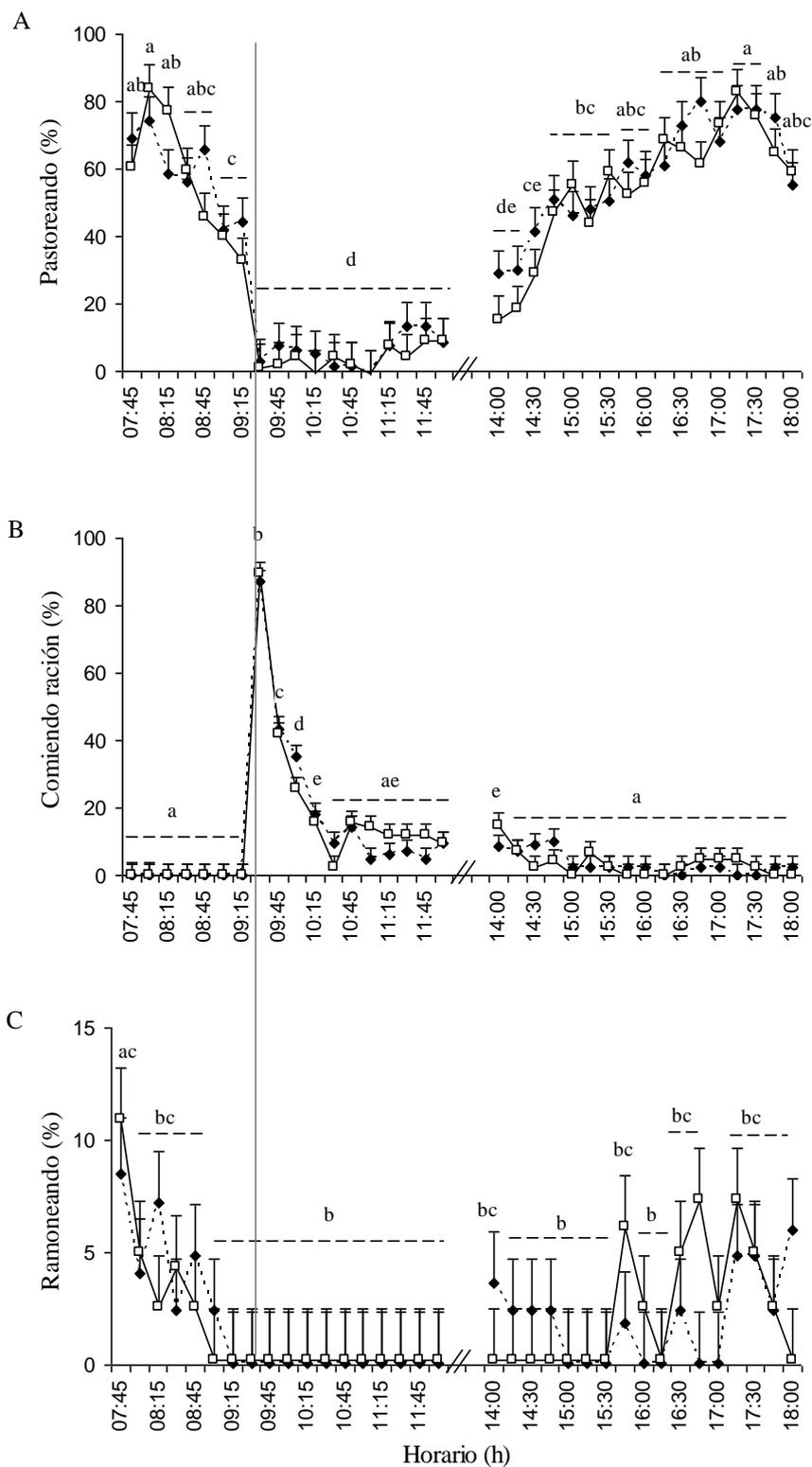


Figura 10. Actividades ingestivas de hembras de alto rango (—□—) y bajo rango jerárquico (---■---) en función del horario A) Frecuencia de animales pastoreando. B) Frecuencia de animales comiendo ración. C) Frecuencia de animales ramoneando. La línea gris indica el momento de la suplementación con ración. Las letras representan diferencias significativas entre horarios ( $p < 0,05$ ).

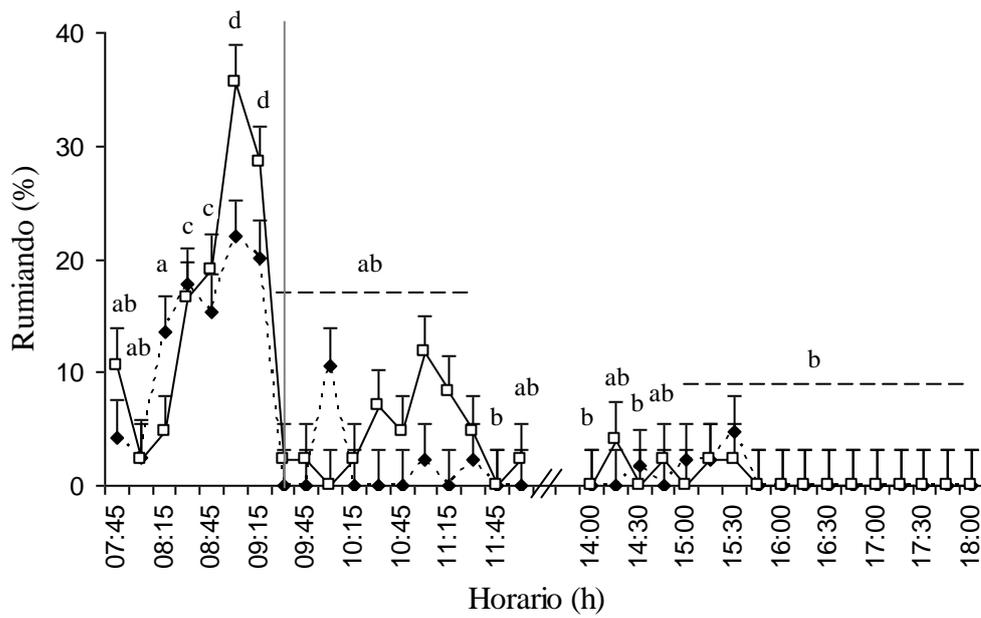


Figura 11. Frecuencia de hembras de alto rango (—□—) y bajo rango jerárquico (---■---) rumiando en función del horario. La línea gris representa el momento de la suplementación con ración. Las letras representan diferencias significativas entre horarios ( $p < 0,05$ ).

## 6.6. Discusión

El rango social afectó ligeramente el presupuesto de actividades de las hembras de venado de campo. Al igual que en reportes anteriores en cabras (Hamel y Coté, 2008) y vacas lecheras (Ungerfeld et al., 2014), se observó que las hembras de alto rango pasan más tiempo descansando, y caminan menos que las de bajo rango. Los patrones de pastoreo son parcialmente aprendidos (Sowell et al., 1999). Se ha sugerido que los animales pueden desarrollar diferentes estrategias de pastoreo de acuerdo con la forma en que predicen que otros individuos del grupo pueden interferir sus actividades (Ungerfeld et al., 2014). Como los animales de alto rango a menudo desplazan a los de bajo rango, provocando que estos últimos se alejen (Thouless, 1990), es posible que las hembras de bajo rango aprendieran un patrón de pastoreo en el que caminan más con el fin de minimizar el contacto con las de alto rango.

En otras especies, los animales de alto rango son herbívoros más eficientes que los de bajo rango (Lovari y Rosto, 1985; Thouless 1990). Es por eso que esperábamos que las de alto rango pasaran menos tiempo pastoreando y dedicaran más tiempo a la rumia como sucede en bovinos (Ungerfeld et al., 2014). Las condiciones de alojamiento pueden parcialmente explicar esta falta de diferencias, dado que el espacio limitado y la suplementación de ración podrían limitar el comportamiento de pastoreo.

También se debería considerar que los venados de nuestro estudio tienen a disposición aproximadamente 833 m<sup>2</sup> por cada animal, y la calidad del forraje es similar en diferentes partes de los potreros, por lo que habría suficiente forraje y espacio disponible para todos los animales, minimizando los efectos de la competencia entre ellos.

## **6.7. Conclusiones**

En las condiciones en que se desarrolló este estudio, el presupuesto de actividades de hembras de venado de campo fue influenciado levemente por el rango jerárquico de las mismas. Las hembras de alto rango dedicaron menos tiempo a caminar y más tiempo a echarse que las de bajo rango.

## **7. ESTUDIO III**

### **Variación estacional del presupuesto de actividades**

#### **7.1. Introducción**

Los animales silvestres deben adaptarse a cambios ambientales, por lo que requieren cierto grado de flexibilidad tanto en su fisiología como en su comportamiento (Barboza et al., 2009). La estacionalidad es una respuesta adaptativa de los animales a los cambios cíclicos ambientales (Bronson, 1989), utilizando como indicadores cambios en variables anuales estacionales como el fotoperíodo, la temperatura, la lluvia, y la disponibilidad alimenticia para regular funciones fisiológicas como la reproducción, la producción láctea (Lincon y Short, 1980), el metabolismo y el crecimiento (Loudon et al., 1989). La mayoría de los cérvidos de zonas templadas presentan estacionalidad reproductiva (Asher, 2011). De esta forma, el período de parición y la lactancia se sincronizan con el periodo del año de mayor crecimiento de las plantas, y con la temperatura ambiental óptima para el desarrollo de las crías (Lincoln y Short, 1980; Asher, 2011). Por lo tanto, se asegura que haya disponibilidad de alimento para las hembras y las crías durante la lactancia, a la vez que disminuye el efecto del frío sobre las crías.

En la mayoría de los pequeños rumiantes la principal señal para la regulación de la estacionalidad es la variación en la cantidad de horas luz (fotoperíodo, Lincoln y Short, 1980). La información del fotoperíodo se traduce en variaciones en la duración diaria en la secreción de la hormona melatonina, la que se secreta durante las horas de oscuridad (Malpaux et al., 1988). La melatonina modula la secreción de GnRH, y por tanto de LH y FSH, que son hormonas responsables de cambios reproductivos estacionales. Además,

en ovejas, cabras y especies silvestres cercanas la melatonina también se vincula con variaciones en el consumo voluntario de alimento, el metabolismo lipídico (Argo et al.; 1999; Thiéry et al., 2002), la condición corporal (Faulconnier, et al., 2001, Thiéry et al., 2002) y el crecimiento del pelaje (Foldes et al.; 1992; Thiéry et al., 2002). En cérvidos también se han documentado cambios anuales en el nivel de hormonas tiroideas (Chin Chao y Brown, 1984) relacionadas con el metabolismo y consumo de alimentos (Seal et al., 1972).

Es de esperar que debido a la estacionalidad reproductiva y las diferencias climáticas, el presupuesto de actividades presente variaciones estacionales. En invierno, los requerimientos energéticos aumentan debido a la necesidad de los animales de generar calor (Barboza et al., 2009). Sumado a esto, la mayor parte de las hembras de la ECFA están en la segunda mitad de la gestación en invierno, por lo que las demandas energéticas son altas. Por lo tanto, durante el invierno debería haber un aumento en la ingesta de alimentos para suplir la mayor demanda de energía. Sin embargo, puede suceder que los ciervos no logren suplir sus necesidades energéticas en invierno, por lo que deberían recurrir a sus reservas corporales (Wood et al., 1962; Mitchell et al., 1976; Kay, 1987). En consecuencia, deberían aumentar el tiempo dedicado al pastoreo durante el verano, aumentando así el consumo de forraje, lo que llevaría a mejorar la condición corporal, con el consiguiente aumento de la tasa de supervivencia en el siguiente invierno (Hamel y Côté, 2008). De hecho, los días largos se han asociado en los ciervos con un aumento en la ingesta diaria de alimento (Forbes, 1982).

Si bien existe información de otros ungulados del hemisferio norte en los que el consumo de alimento y en consecuencia el nivel de actividad disminuye en invierno (Wickstrom et al., 1984; Barboza et al. 2009), esta información no debería extrapolarse

linealmente a los ungulados de Uruguay, ya que las condiciones climáticas no son tan extremas. En este sentido, debe considerarse que las variaciones anuales en el presupuesto de comportamiento dependen de la región geográfica en la que se encuentren los animales. Por ejemplo los corzos tienen un mayor nivel de actividad en invierno en regiones donde el clima no es tan extremo en comparación con regiones de inviernos más fríos (Pagón et al., 2013). Esto podría deberse a que en climas menos extremos no hay una necesidad de restringir la actividad en invierno (Pagón et al., 2013) ya que los animales logran suplir el aumento de demandas energéticas para la termorregulación, simplemente aumentando la ingesta (Turner, 1979). También se esperan cambios en el presupuesto de actividades en la temporada de apareamiento, ya que los ungulados dedican más tiempo a actividades sociales, incluyendo aumentos en el tiempo dedicado al desplazamiento y a estar parados (Brivio et al., 2010). Durante la lactancia, las hembras dedican tiempo al cuidado de las crías, aumentando el tiempo de vigilancia (Hunter y Skinner, 1998). Además, tienen mayores demandas energéticas por la lactación (Martin, 1984; Therrien et al., 2008), por lo que deben adecuar el presupuesto de actividades a estas necesidades.

Por otro lado, también debe considerarse que las plantas presentan un ciclo anual de crecimiento que se asocia con cambios claros en el comportamiento de alimentación de los ciervos, y algunas veces con movimientos de un hábitat a otro (Kay, 1987). En venados de campo de la población del Cerrado, Brasil, se reportó un aumento en la cantidad de horas de desplazamiento coincidiendo con los períodos de mayor calidad de los alimentos, posiblemente para asegurar la ingesta de alimentos de alta calidad cuando hay disponibilidad de los mismos (Rodrigues y Monteiro-Filho, 2000). En cuanto a las condiciones de la ECFA, se debe tener en cuenta que por tratarse de campo natural, y encontrarse en la región geomorfológica correspondiente a lomadas del este, las

pasturas presentan una marcada estacionalidad con máximas tasas de crecimiento en primavera y verano, dependiendo de las lluvias, y mínimas en invierno (Ayala et al., 1993).

En venados de campo de vida libre se observó que la dinámica y estructura de los grupos varía estacionalmente (Cosse y González, 2013). En los venados de la ECFA se reportó que existe estacionalidad reproductiva, dependiente principalmente del fotoperiodo, siendo la temporada de apareamiento a fines de verano y principios de otoño, con un pico de parición en primavera (Ungerfeld et al. 2008a). Si se tiene en cuenta que en la población de venados de la ECFA los animales reciben ración durante todo el año no serían de esperar que hubiera grandes cambios en el presupuesto de actividades asociados con la calidad de las pasturas ni con los requerimientos energéticos, pero si se podrían esperar cambios relacionados con la estacionalidad reproductiva. Por ejemplo, se ha documentado una disminución en el desplazamiento de hembras de venado de campo cuando tienen cría (Rodrigues y Monteiro-Filho, 2000).

Por otro lado, se han descrito cambios comportamentales de corta duración en hembras relacionados con la temporada de apareamiento, como ser más tiempo corriendo en función de la actividad de cortejo y búsqueda por parte del macho (Morales-Piñeirúa y Ungerfeld, 2012).

## **7.2. Hipótesis**

- El presupuesto de actividades del venado de campo presenta variaciones estacionales.
- El tiempo dedicado a la alimentación se vincula con las demandas de los diferentes períodos del año.

## **7.3. Objetivos**

- Caracterizar la variación estacional del presupuesto de actividades de hembras de venado de campo

#### **7.4. Materiales y Métodos**

##### *Registro de actividades*

Para el estudio se trabajó con 31 hembras adultas, tomándose registros en las 4 estaciones del año de la misma forma que lo descrito anteriormente para el primer trabajo. Las actividades registradas fueron: actividades locomotoras (echada, parada, caminando y corriendo), actividades alimenticias (pastoreando, comiendo ración, ramoneando, tomando agua y rumiando), localización (abrigo) y acicalándose. Los registros se realizaron cada 15 minutos durante 8:15 h, 18 escaneos en la mañana y 15 en la tarde. El horario se fue modificando en cada estación de forma que el inicio de los registros coincidiera con las primeras horas de luz, y los últimos con las últimas horas luz del día. En cada estación se registró la actividad de cada animal en 3 días alternos; se registró la actividad de todas las hembras de un encierro, al día siguiente se trabajó en otro encierro y así sucesivamente hasta cubrir todos los encierros, luego se repitió el procedimiento 2 veces más. De esta forma, en cada estación, se registró la actividad de todas las hembras durante 3 días alternados.

Los registros comenzaron en invierno de 2013, entre el 27 de junio y el 17 de julio. En total, en esta estación se registró la actividad de 29 hembras. El registro de primavera se realizó entre el 5 y el 30 de noviembre de 2013. En este período, se registró la actividad de 27 hembras. El registro de verano se realizó entre el 14 de febrero y el 6 de marzo de 2014. En este periodo se registró la actividad de 27 hembras. El registro de otoño se realizó entre el 8 y el 27 de mayo de 2014 con las mismas 27 hembras que en el registro de verano. Las hembras fueron las mismas para las distintas estaciones a excepción de 2 que murieron luego del invierno; 2 que murieron luego de primavera y 2 que se registraron por primera vez a partir de verano por alcanzar el tamaño adulto.

### *Análisis estadístico*

Se calculó el promedio del porcentaje de observaciones en que ocurrió cada actividad en cada día por estación para cada animal, y los porcentajes fueron comparados por anova para mediciones repetidas, considerando la estación del año como efecto fijo y el individuo dentro del grupo como efecto aleatorio.

## 7.5. Resultados

### *Actividades locomotoras*

El tiempo que las hembras destinaron a estar echadas, paradas y corriendo en las distintas estaciones del año presentó diferencias significativas ( $p < 0,0001$ ,  $p < 0,0001$  y  $p = 0,01$  respectivamente, Tabla 3). El tiempo en que estuvieron echadas fue máximo en verano, algo menor en otoño y primavera, y mínimo en invierno. El tiempo que estuvieron paradas fue máximo en invierno, algo menor en otoño y primavera y mínimo en verano. Caminar no difirió estadísticamente entre estaciones. El tiempo destinado a correr fue máximo en invierno y verano, algo menor en primavera y mínimo en otoño.

Tabla 3. Porcentaje de tiempo que las hembras de venado de campo dedicaron a las distintas actividades locomotoras según la estación del año (media  $\pm$  EE). Las letras representan diferencias significativas entre estaciones ( $p < 0,05$ ).

	Invierno	Primavera	Verano	Otoño
Echada (%)	33,6 $\pm$ 1,5 <sup>a</sup>	38,3 $\pm$ 1,6 <sup>b</sup>	52,4 $\pm$ 1,6 <sup>c</sup>	40,8 $\pm$ 1,6 <sup>b</sup>
Parada (%)	60,0 $\pm$ 1,5 <sup>a</sup>	54,0 $\pm$ 1,6 <sup>b</sup>	41,3 $\pm$ 1,6 <sup>c</sup>	54,1 $\pm$ 1,6 <sup>b</sup>
Caminando (%)	6,0 $\pm$ 0,7	6,8 $\pm$ 0,7	6,0 $\pm$ 0,7	4,5 $\pm$ 0,7
Corriendo (%)	0,5 $\pm$ 0,2 <sup>a</sup>	0,2 $\pm$ 0,2 <sup>ab</sup>	0,7 $\pm$ 0,2 <sup>a</sup>	0,0 $\pm$ 0,2 <sup>b</sup>

### *Actividades alimenticias*

El tiempo dedicado a pastorear, a comer ración y a la rumia difirió significativamente entre estaciones ( $p < 0,0001$  para los 3 comportamientos, Tabla 4). El tiempo dedicado al ramoneo tendió a diferir entre estaciones ( $p = 0,056$ ), y el tiempo destinado a tomar agua no difirió entre estaciones. El tiempo dedicado al pastoreo fue similar en invierno,

primavera y otoño, mientras que en verano fue menor. El tiempo dedicado a comer ración fue máximo en invierno, algo menor en otoño y verano, y mínimo en primavera. El tiempo dedicado a la rumia fue máximo en primavera, algo menor en verano y mínimo en invierno y otoño.

Tabla 4. Porcentaje de tiempo que las hembras de venado de campo dedicaron a las distintas actividades alimenticias según la estación del año (media  $\pm$  EE). Las letras representan diferencias significativas entre estaciones ( $p < 0,05$ ).

	Invierno	Primavera	Verano	Otoño
Pastoreando (%)	42,3 $\pm$ 1,5 <sup>a</sup>	40,5 $\pm$ 1,5 <sup>a</sup>	31,0 $\pm$ 1,5 <sup>b</sup>	41,0 $\pm$ 1,5 <sup>a</sup>
Ramoneando (%)	1,9 $\pm$ 0,4	0,9 $\pm$ 0,4	2,3 $\pm$ 0,4	1,2 $\pm$ 0,4
Comiendo ración (%)	8,6 $\pm$ 0,4 <sup>a</sup>	5,6 $\pm$ 0,4 <sup>b</sup>	6,3 $\pm$ 0,4 <sup>bc</sup>	7,1 $\pm$ 0,4 <sup>c</sup>
Tomando agua (%)	0,5 $\pm$ 0,2	0,2 $\pm$ 0,2	0,5 $\pm$ 0,2	0,3 $\pm$ 0,15
Rumiando (%)	4,7 $\pm$ 0,6 <sup>a</sup>	11,2 $\pm$ 0,6 <sup>b</sup>	8,9 $\pm$ 0,6 <sup>c</sup>	5,0 $\pm$ 0,6 <sup>a</sup>

#### *Otras actividades*

El tiempo que las hembras estuvieron al abrigo así como el tiempo que dedicaron a acicalarse presentó diferencias según la estación ( $p < 0,0001$  y  $p = 0,03$  respectivamente, Tabla 5). El tiempo que estuvieron al abrigo fue máximo en invierno y verano, algo menor en primavera y mínimo en otoño. El tiempo dedicado a acicalarse presentó niveles similares en invierno, verano y otoño, y fue mayor en primavera.

Tabla 5. Porcentaje de tiempo que las hembras de venado de campo estuvieron al abrigo y dedicaron a acicalarse según la estación del año (media  $\pm$  EE). Las letras representan diferencias significativas entre estaciones ( $p < 0,05$ ).

	Invierno	Primavera	Verano	Otoño
Abrigo (%)	15,5 $\pm$ 1,5 <sup>a</sup>	10,0 $\pm$ 1,6 <sup>b</sup>	13,7 $\pm$ 1,6 <sup>ab</sup>	5,4 $\pm$ 1,6 <sup>c</sup>
Se acicala (%)	3,3 $\pm$ 0,6 <sup>a</sup>	4,9 $\pm$ 0,6 <sup>b</sup>	2,6 $\pm$ 0,6 <sup>a</sup>	3,0 $\pm$ 0,6 <sup>a</sup>

## 7.6. Discusión

Se determinó que el presupuesto de actividades de las hembras de venado de campo presenta variaciones estacionales. En invierno, el tiempo que las hembras de venado estuvieron paradas fue mayor que en el resto de la estaciones, mientras que para echado pasó lo contrario. Esto es un resultado inesperado, ya que un animal parado consume alrededor de un 25% más de energía que estando echado (Parker et al., 1984). Por lo tanto, si los requerimientos energéticos son altos por las bajas temperaturas y la gestación, hubiera sido esperable que los animales pasaran más tiempo echados. En concordancia con los resultados obtenidos, en vacas se observó una relación inversa entre la temperatura ambiente y el tiempo que los animales pasan parados (Malechek y Smith, 1976). Es probable que en el caso de los animales de la ECFA, al recibir ración con la que compensan la necesidad energética sin problema no tengan la necesidad de ahorrar energía como sucede en animales de vida libre. Es posible que los animales hubieran pasado más tiempo parados en invierno porque una mayor contracción de las fibras musculares aumenta la producción de calor (Richards, 1973), lo que les permite responder mejor a las menores temperaturas ambientales. De todas formas, esta última explicación debe ser tomada con cautela ya que no sería eficiente desde un punto de vista energético. Por otro lado, en condiciones de clima frío, cuando la superficie del suelo es húmeda, los rumiantes optan por permanecer más tiempo parados (Gonyou et al., 1979), lo que también podría explicar parcialmente los resultados obtenidos.

Las hembras destinaron más tiempo a estar echadas y menos a pastar durante el verano. En este sentido, los rumiantes disminuyen el tiempo de ingesta de alimento en condiciones de temperaturas altas extremas (Moody et al., 1967). Es posible que los animales pasten más en la noche para evitar el estrés por calor, como ocurre en hembras

de ciervo bura (*Odocoileus hemionus crooki*) (Hayes y Krausman, 1993). Por lo tanto, es posible, que en las estaciones cálidas, el venado de campo disminuya el desarrollo de actividades que generan calor durante el día, como ser alimentación y rumia (Galbraith, et al., 1998) para realizarlas en la noche evitando así el estrés por calor y opten por realizar actividades que generan menos calor como estar echadas durante el día. Si esto es así, en el presente trabajo se subrepresentan estas actividades ya que los registros se realizaron exclusivamente durante el día.

El tiempo dedicado al pastoreo durante el invierno no difirió del de primavera y otoño; el tiempo dedicado al ramoneo no difirió con las otras estaciones del año, y el dedicado a la rumia no fue mayor que en otras estaciones. Por otro lado, el tiempo dedicado a comer ración fue mayor en invierno que en las otras estaciones. En invierno los requerimientos energéticos por las bajas temperaturas son altos (Barboza et al., 2009). A su vez, gran parte de las hembras del estudio se encontraban en la segunda mitad del periodo de gestación durante los registros de invierno, lo que implica un aumento de sus demandas energéticas (Forbes, 1995). Por lo tanto, las estrategias de los animales deben maximizar el consumo de alimentos y el ahorro de energía. Por otro lado, la calidad y disponibilidad de las pasturas en invierno es baja (Ayala et al., 1993), lo que implica que el tiempo dedicado al consumo debe ser mayor para poder compensar la baja calidad (Dumbar et al., 2009). A su vez, existe una limitante física, ya que los alimentos de menor calidad requieren permanecer más tiempo en el tracto digestivo para poder ser procesados (Allen, 1996). Sumado a esto, si aumenta la cantidad de ingesta de forraje altamente fibroso es de esperar un aumento en el tiempo de rumia (Welch y Smith, 1970). Teniendo en cuenta los resultados, es probable que los venados de la ECFA en invierno no compensen el aumento en sus necesidades energéticas a partir del pastoreo

ni del ramoneo, sino principalmente del consumo de ración, el que además les brinda alimentos de calidad homogénea a lo largo del año.

No se registraron aumentos ni en el tiempo dedicado al pastoreo ni a comer ración en primavera. Sumado a esto, el tiempo destinado a la rumia en primavera fue mayor, lo que puede deberse al menor consumo proporcional de ración (Combellas et al., 1979). En primavera, gran parte de las hembras del estudio estaban en el periodo de lactancia o a finales de la gestación, por lo que sus demandas energéticas eran altas (Martin, 1984; Forbes, 1995). Por otro lado, en primavera los animales deben reponer las pérdidas de reservas corporales del invierno (Kay, 1987), por lo que la ingesta de alimentos debe ser alta. Una posible explicación sería que debido a la alta calidad de la pastura en primavera, los animales logren suplir las altas demandas nutricionales con un menor tiempo de pastoreo. En este sentido, hay que considerar que no existe una relación lineal entre el tiempo dedicado al consumo y la energía metabolizable que se obtiene a partir del alimento (Van Soest, 1994). Por otro lado, el consumo de alimentos no depende solo de los requerimientos energéticos, si no también de otros factores como la digestibilidad, la palatabilidad, y la disponibilidad del forraje (Van Soest, 1994). Los cambios en el tiempo dedicado al consumo no dependen solo del estado fisiológico del animal, si no que también dependen de otros factores extrínsecos al mismo. Por otro lado, es posible también que la disminución de la condición corporal de invierno no haya sido importante debido a la suplementación con una importante cantidad de ración. Como consecuencia, las hembras de venado de campo no tendrían la necesidad imperiosa de reponer las pérdidas corporales de invierno. Además, las hembras en primavera deben dedicar tiempo al cuidado de la cría, por lo que es posible que hayan tenido menos tiempo disponible para la alimentación.

El tiempo dedicado al ramoneo en primavera tendió a ser menor que en verano e invierno. El venado de campo presenta importantes variaciones en la selección de alimentos de acuerdo a las características ambientales (Jackson y Giuletti, 1988; Pinder, 1997; Cosse 2001). En regiones tropicales existe una preferencia hacia las plantas de tipo herbáceas (Rodríguez y Monteiro-Filho, 1999), mientras que en zonas templadas (Argentina y Uruguay) la preferencia parece ser por las gramíneas (Merino et al. 1997; Cosse, 2001). Esto estaría dado por las diferencias en el valor nutritivo de las plantas de acuerdo a la latitud y las condiciones ambientales (Cosse, 2001). Se debe tener en cuenta que a medida que aumenta la temperatura ambiental, la digestibilidad de las pasturas disminuye como resultado de un aumento de la lignificación de la pared celular, y una disminución en la disponibilidad de metabolitos en el contenido celular (Van Soest, 1994). En la ECFA, es posible que los animales recurran al ramoneo en momentos en los que el nivel nutricional o la palatabilidad del pasto es bajo, como podría suceder en verano, mientras que en los momentos en los que el nivel nutricional de las pasturas es más alto, como podría suceder en primavera, prefieran el pastoreo. Por lo tanto, en las condiciones de la ECFA, se podría suponer en el venado de campo una preferencia hacía el pastoreo y un aumento en el ramoneo cuando la calidad y/o la palatabilidad de la pastura disminuyen.

El hecho de que los venados hayan dedicado más tiempo a acicalarse en primavera, podría estar relacionado con un aumento en la carga de ectoparasitos, como sucede en otros rumiantes (Lima et al., 2003). El acicalamiento está relacionado con la remoción de ectoparásitos (Hart, 1992), limpieza y acondicionamiento del pelaje (Hart y Pryor, 2004). Ocasionalmente, en los animales de la ECFA es posible observar la presencia de ectoparásitos incluso a simple vista. Además de esto, podría haber cambios hormonales que se vinculen con la frecuencia de acicalamiento. En ratas la frecuencia de

acicalamiento aumenta con la administración subcutánea de dosis bajas de prolactina (Drago y Lissandrello, 2000), y en cabras se sugirió que los cambios estacionales en la frecuencia de acicalamiento podrían estar relacionados con cambios en la secreción de prolactina (Kakuma et al., 2003; Hart y Prior, 2004). Por tanto, el aumento de la frecuencia de acicalamiento en la primavera también podría estar determinado por la mayor secreción de prolactina vinculado a la última etapa de la gestación y a la lactancia.

## **7.7. Conclusiones**

Se describió el presupuesto de actividades de hembras de venado de campo a lo largo del año y se encontraron diferencias estacionales en el mismo. Las hembras dedicaron más tiempo a estar paradas y comer ración en invierno que en las demás estaciones, mientras que en verano pasaron más tiempo echadas y el tiempo que destinaron al pastoreo fue menor que en el resto del año. En primavera, el tiempo que las hembras dedicaron a comer ración fue menor y el dedicado a la rumia mayor que en el resto del año.

## **8. ESTUDIO IV**

### **Variaciones del presupuesto de actividades de hembras durante la gestación tardía y la lactancia**

#### **8.1. Introducción**

La gestación y la lactancia son períodos en los que el organismo sufre una serie de cambios fisiológicos, los que se manifiestan en cambios comportamentales. Durante la gestación, además de los costos energéticos propios, los requerimientos energéticos de la hembra aumentan debido al desarrollo de la placenta, el crecimiento fetal, y al final de la misma el desarrollo del tejido mamario (Gittleman y Thompson, 1988). Para suplir este aumento de necesidades energéticas, la hembra puede aumentar la ingesta diaria, redirigir la energía que utilizaría para actividades no reproductivas, o utilizar las reservas grasas corporales (Gittleman y Thompson, 1988).

En rumiantes, hay una disminución general en la ingesta en las 3 semanas previas al parto (Forbes, 1971). Esto se podría deber a una compresión física del rumen por parte del útero gestado, o a un aumento en los estrógenos previos al parto (Forbes, 1995). En los días previos al parto se han documentado cambios de comportamiento en ciervos, asociados con intranquilidad y aumento en el desplazamiento (Townsend y Bailey, 1975).

El periodo posparto está marcado por grandes cambios fisiológicos. El útero sufre un proceso de involución uterina, la actividad ovárica se debe reestablecer, y a la vez, se debe llevar adelante la lactancia. En rumiantes domésticos este periodo se asocia con un aumento gradual en la ingesta diaria (Bermudez et al., 1989). De hecho, en mamíferos,

la lactancia es el componente más costoso energéticamente de la inversión maternal (Martin, 1984; Therrien et al., 2008).

Es esperable que las hembras en lactación modifiquen su comportamiento de pastoreo aumentando la ingesta de nutrientes, lo que puede conseguirse pastoreando más tiempo (Hamel y Côté, 2008). En muflones se demostró que para satisfacer las altas demandas, las hembras con cría presentan mayor nivel de actividad en comparación con hembras sin cría incluso en los momentos más calurosos, en los cuales el nivel de actividad debería disminuir (Pipia et al., 2008). Con respecto al vínculo madre cría, es posible clasificar a los ungulados en 2 grupos: escondidizos y seguidores (Lent, 1971).

En el venado de campo se ha descrito un comportamiento intranquilo en hembras en los 2 días previos al parto, período en el que descansan menos y caminan más (Ungerfeld et al. 2008a). Las hembras en general paren una sola cría, con un peso aproximado de 1,8 kg (Ungerfeld et al., 2008b). El primer amamantamiento se da entre los 30 a 60 minutos después del parto (Ungerfeld et al., 2008a). El vínculo madre-cría varía cuantitativa y cualitativamente a medida que las crías crecen (Villagrán et al., 2012; Olazabal et al., 2013). En los primeros 19 días, las crías permanecen escondidas cercanas a su madre, la cual emite vocalizaciones varias veces al día llamando a la cría para amamantarla, durante este periodo la madre acicala a la cría intensamente principalmente en la región anogenital. Entre los 20 y 30 días de edad, el nivel de actividad de la cría aumenta, se mantiene cerca a su madre, y comienza a comer alimento sólido, en este período las vocalizaciones de la madre son menos frecuentes. A partir del día 40, las crías presentan un patrón de alimentación y movimiento similar al de sus madres (Olazabal et al., 2013).

## **8.2. Hipótesis**

El presupuesto de actividades de las hembras se modifica durante el final de la gestación y las distintas etapas de la lactancia.

## **8.3. Objetivos**

Caracterizar el presupuesto de actividades de hembras de venado de campo al final de la gestación y a lo largo de la lactancia.

## 8.4. Materiales y métodos

### *Registro de actividad*

Se trabajó con 14 hembras de la ECFA, que parieron entre octubre y diciembre de 2013. Se realizó registros por escaneo cada 15 minutos, con un total de 18 escaneos en la mañana y 15 en la tarde de la forma descrita anteriormente. Las actividades registradas fueron: actividades locomotoras (echada, parada, caminando, corriendo), actividades alimenticias (pastoreando, comiendo ración, ramoneando, tomando agua y rumiando) y actividades con la cría (acicalando, amamantando).

El registro se realizó cubriendo los periodos preparto, periparto, y lactancia, definiendo las siguientes etapas de acuerdo a la descripción de Olazábal et al. (2013):

**-1:** entre 24 y 4 días antes del parto.

**0:** desde 1 día hasta 4 días posparto

**1:** 5 a 19 días posparto

**2:** 20 a 39 días posparto

**3:** 40 a 60 días posparto

**4:** 61 a 99 días posparto

**5:** 100 a 150 días posparto

De las hembras muestreadas, 3 parieron en octubre, 7 en noviembre y 4 en diciembre. El número de individuos muestreados en cada etapa varió debido a inclemencias climáticas que imposibilitaron la realización del trabajo de observación en algunos momentos y a

mortalidad de algunas crías. Se intentó registrar la actividad de cada hembra al menos durante 2 días alternos cada etapa.

#### *Análisis estadístico*

Se calculó el porcentaje de observaciones en que ocurrió cada actividad en cada período para cada animal, y los porcentajes fueron comparados por ANOVA para mediciones repetidas, considerando el período respecto al parto como efecto fijo y el individuo dentro del grupo como efecto aleatorio.

## 8.5. Resultados

### *Actividades locomotoras*

El tiempo que las hembras destinaron a estar echadas y a estar paradas tendió a diferir en las distintas etapas ( $p=0,07$  y  $p=0,1$  respectivamente, Tabla 6). No hubo diferencias significativas en el tiempo que las hembras dedicaron a caminar y correr en los distintos períodos.

Tabla 6. Porcentaje de tiempo que las hembras dedicaron a las actividades locomotoras en los distintos periodos con respecto al parto (período -1: entre 24 y 4 días antes del parto; período 0: desde 1 día hasta 4 días posparto; período 1: 5 a 19 días posparto; período 2: 20 a 39 días posparto; período 3: 40 a 60 días posparto; período 4: 61 a 99 días posparto; período 5: 100 a 150 días posparto). Los valores se presentan como media  $\pm$  EE.

	Echada (%)	Parada (%)	Caminando (%)	Corriendo (%)
Período				
-1	41,8 $\pm$ 4,0	51,4 $\pm$ 4,1	6,3 $\pm$ 1,5	0,4 $\pm$ 0,3
0	37,2 $\pm$ 5,2	54,9 $\pm$ 5,3	7,8 $\pm$ 2,0	0,0 $\pm$ 0,4
1	40,5 $\pm$ 3,0	53,7 $\pm$ 3,1	5,6 $\pm$ 1,1	0,3 $\pm$ 0,2
2	37,4 $\pm$ 3,0	55,5 $\pm$ 3,1	6,5 $\pm$ 1,1	0,6 $\pm$ 0,2
3	37,7 $\pm$ 3,0	57,6 $\pm$ 3,1	4,2 $\pm$ 1,1	0,2 $\pm$ 0,2
4	46,7 $\pm$ 3,0	47,4 $\pm$ 3,1	6,0 $\pm$ 1,2	0,2 $\pm$ 0,2
5	49,2 $\pm$ 3,4	45,5 $\pm$ 3,5	3,5 $\pm$ 1,3	0,3 $\pm$ 0,3

### Actividades alimenticias

No se encontraron diferencias significativas en el tiempo dedicado a pastorear, comer ración y ramonear, pero si en el tiempo dedicado a rumiar en los distintos períodos. La cantidad de registros rumiando fue menor a partir de los 100 días del parto, correspondiente al período 5 ( $p=0,0012$ , Tabla 7).

Tabla 7. Porcentaje de tiempo que las hembras dedicaron a las actividades alimenticias en los distintos momentos con respecto al parto (período -1: entre 24 y 4 días antes del parto; período 0: desde 1 día hasta 4 días posparto; período 1: 5 a 19 días posparto; período 2: 20 a 39 días posparto; período 3: 40 a 60 días postparto; período 4: 61 a 99 días posparto; período 5: 100 a 150 días posparto). Los valores se presentan como media  $\pm$  EE.

	Pastoreando (%)	Comiendo ración (%)	Ramoneando (%)	Tomando agua (%)	Rumiando (%)
Período					
-1	39,9 $\pm$ 3,3	3,6 $\pm$ 0,8	0,3 $\pm$ 0,7	0,0 $\pm$ 0,4	14,7 $\pm$ 1,7 <sup>a</sup>
0	43,0 $\pm$ 4,3	6,2 $\pm$ 1,0	1,1 $\pm$ 0,9	0,3 $\pm$ 0,5	10,2 $\pm$ 2,2 <sup>a</sup>
1	40,3 $\pm$ 2,5	5,2 $\pm$ 0,6	0,4 $\pm$ 0,5	1,3 $\pm$ 0,3	12,6 $\pm$ 1,3 <sup>a</sup>
2	40,8 $\pm$ 2,5	5,4 $\pm$ 0,6	1,2 $\pm$ 0,5	0,4 $\pm$ 0,3	10,1 $\pm$ 1,3 <sup>a</sup>
3	43,9 $\pm$ 2,5	5,8 $\pm$ 0,6	0,6 $\pm$ 0,5	0,8 $\pm$ 0,3	11,4 $\pm$ 1,3 <sup>a</sup>
4	36,6 $\pm$ 2,5	5,6 $\pm$ 0,6	1,6 $\pm$ 0,5	0,4 $\pm$ 0,3	9,8 $\pm$ 1,3 <sup>a</sup>
5	37,9 $\pm$ 2,8	6,4 $\pm$ 0,7	1,0 $\pm$ 0,6	0,4 $\pm$ 0,3	4,9 $\pm$ 1,4 <sup>b</sup>

## Actividades con la cría

El tiempo dedicado al amamantamiento fue máximo durante los 39 posteriores al parto (hasta el período 2 inclusive) y luego disminuyó ( $P=0,0039$ ). El tiempo dedicado a acicalar a las crías no presentó diferencias estadísticamente significativas (Tabla 8).

Tabla 8. Porcentaje de tiempo que las hembras dedicaron a amamantar y a acicalar a la cría en los distintos períodos con respecto al parto (período 0: desde 1 día hasta 4 días posparto; período 1: 5 a 19 días posparto; período 2: 20 a 39 días posparto; período 3: 40 a 60 días posparto; período 4: 61 a 99 días posparto; período 5: 100 a 150 días posparto). Los valores se presentan como media  $\pm$  EE. Las letras representan diferencias significativas entre períodos ( $p<0,05$ ).

	Amamantando (%)	Acicalando (%)
Período		
0	$1,8 \pm 0,7^a$	$3,8 \pm 1,1$
1	$1,7 \pm 0,4^a$	$2,6 \pm 0,6$
2	$2,3 \pm 0,4^a$	$1,5 \pm 0,6$
3	$0,8 \pm 0,4^b$	$1,0 \pm 0,6$
4	$0,3 \pm 0,4^{bc}$	$1,4 \pm 0,6$
5	$0,0 \pm 0,5^{bc}$	$1,2 \pm 0,7$

## 8.6. Discusión

Se determinó el presupuesto de actividades de hembras de venado de campo en la lactancia y previo al parto, observándose cambios leves a lo largo del mismo. El tiempo durante el que las hembras permanecieron echadas en los períodos 4 y 5 (o sea a partir de los 60 días posparto), mostró una tendencia a ser mayor y el tiempo que estuvieron paradas tendió a ser menor que en los momentos previos al parto, lo que podría estar relacionado con el hecho de que en los ungulados, las hembras con cría dedican más tiempo a la vigilancia que las sin cría (Hunter y Skinner, 1998). De hecho, se piensa que la presión de predación es un factor que moldea fuertemente el comportamiento de las hembras con cría (Lent, 1971). Por lo tanto, es posible que la tendencia al aumento de tiempo que estuvieron paradas durante los primeros 60 días a partir del parto esté relacionada con un aumento en la vigilancia y no con la alimentación. Por otro lado, al igual que en los trabajos anteriores, es posible que las hembras no tengan la necesidad de dedicar más tiempo al pastoreo cuando aumentan sus requerimientos nutricionales por la suplementación con ración de alto nivel nutritivo, a pesar de que no se encontraron diferencias en el tiempo dedicado a la ingesta de ración.

El tiempo dedicado al amamantamiento disminuyó a partir de los 39 días posparto, en coincidencia con lo reportado anteriormente por Villagrán et al. (2012), quienes observaron que el tiempo dedicado al amamantamiento por parte de la cría disminuye durante los primeros 42 días de vida. Por otro lado, el tiempo dedicado a acicalar a la cría se mantuvo estable a lo largo del estudio, lo que demuestra que el vínculo madre cría se extiende al menos por 150 días a partir del parto.

El tiempo dedicado a caminar o a correr no varió entre en las distintas etapas. En ungulados se ha documentado un aumento en tiempo dedicado al desplazamiento de las hembras en los días previos y posteriores al parto (Poole et al., 2007). En ciervo rojo las hembras se desplazan fuera de su rango hogar habitual, a zonas más altas y con menor densidad de ciervos y depredadores durante las 2 primeras semanas de lactación (Clutton-Brock, 1975). Los resultados obtenidos pueden tener diversas interpretaciones, por un lado es posible que en el caso del venado de campo el comportamiento previo al parto no incluya cambios en el tiempo dedicado al desplazamiento; por otro lado, también podría estar relacionado a las condiciones espaciales impuestas, las que limitan la posibilidad de búsqueda y selección de hábitat.

## **8.7. Conclusiones**

Se determinó el presupuesto de actividades de hembras de venado de campo durante el final de la gestación y la lactancia. Se encontraron leves diferencias en las actividades locomotoras y alimenticias. Si bien el tiempo dedicado a amamantar a la cría disminuyó a partir de los 40 días posparto, el vínculo siguió activo hasta al menos 150 días posparto.

## 9. DISCUSIÓN GENERAL

Se determinó que los venados de campo presentan un ritmo de actividad diario, coincidente con el presupuesto característico de los rumiantes; concentran la mayor parte de las actividades en las primeras horas de la mañana y últimas de la tarde, mientras que el descanso se da principalmente al medio día y primeras horas de la tarde. Dicho patrón se debe probablemente al resultado de procesos evolutivos que generaron una estrategia de defensa antipredadora, asociado con la capacidad de detección de predadores en determinados momentos del día (estudio I). Las actividades locomotoras a las que los venados de la ECFA le dedican más tiempo son estar parados y echados, mientras que el tiempo dedicado a caminar y correr es bajo. La actividad alimenticia que insume más tiempo para los venados es el pastoreo, mientras que el tiempo dedicado a ramonear, comer ración y rumiar es más bajo.

Se encontraron diferencias en el presupuesto de actividades de machos y hembras: los machos dedicaron más tiempo a caminar y menos a pastorear y ramonear que las hembras. Estos resultados pueden ser explicados por un comportamiento social diferencial y por requerimientos nutricionales diferentes entre ambos sexos (estudio I). De todas formas, las diferencias fueron leves, lo que podría estar relacionado con la escasa diferenciación en el tamaño corporal entre machos y hembras.

Se determinó que, al igual que sucede en otros rumiantes (Hamel y Coté, 2008; Ungerfeld et al., 2014), existen diferencias entre el presupuesto de actividades de hembras de alto y bajo rango jerárquico. Las hembras de alto rango pasan más tiempo echadas y caminan menos que las de bajo rango. Probablemente estas diferencias se basan en un comportamiento de pastoreo aprendido, mediante el que las hembras de

bajo rango deban caminar más mientras pastorean para evitar ser desplazadas por las de alto rango (estudio II). En síntesis, el rango jerárquico influye en el presupuesto de actividades de hembras de venado de campo.

El presupuesto de actividades de las hembras de venado de campo presenta variaciones estacionales (estudio III). Existen estrategias comportamentales de adaptación a las diferencias climáticas estacionales, lo que se evidencia por un menor nivel de actividad en algunos momentos del año como ser verano (estudio III). Por otro lado, a excepción de las actividades con la cría, no se encontraron grandes diferencias en el presupuesto de actividades en los distintos periodos en relación al parto a pesar de que existen grandes cambios en las demandas energéticas (estudio IV). Por lo tanto, se sugiere que las variaciones en el presupuesto de actividades de los venados de la ECFA, pueden estar atenuadas por las condiciones de semicautiverio, debido a que en los momentos del año con altos requerimientos energéticos, la ración suple el aumento en la demanda energética evitando grandes cambios en el presupuesto de actividades.

El tiempo que los animales destinaron a caminar fue bajo, y no mostró diferencias a lo largo del año. Esto se podría deber a una falta de estímulo y de necesidad para la exploración debido a las condiciones de semicautiverio en las que los venados de la ECFA son mantenidos.

## 10. CONCLUSIONES FINALES

- Independientemente del sexo, y del rango social, el venado de campo presentó un ritmo circadiano de actividad, dedicando más tiempo a estar parado, pastorear y ramonear temprano en la mañana y en las últimas horas de la tarde, y a estar echado en el medio día y primeras horas de la tarde.
- El presupuesto de actividades de los machos y las hembras presenta diferencias significativas: las hembras ramonean más que los machos, y los machos caminan más que las hembras en las primeras horas de la mañana.
- El rango jerárquico influye sobre el presupuesto de actividades de las hembras de venado de campo de la ECFA. Las hembras de alto rango dedican menos tiempo a caminar y más tiempo a echarse que las de bajo rango.
- Existen diferencias estacionales en el presupuesto de comportamiento de las hembras de venado de campo: en invierno dedican más tiempo a estar paradas y comer ración, y en verano dedican más tiempo a estar echadas durante el día y el tiempo destinado al pastoreo es bajo. En primavera dedican menos tiempo a comer ración que en el resto del año.
- El presupuesto de actividades de las hembras de venado de campo varía durante el final de la gestación y la lactancia, principalmente en lo referente a la actividad con la cría: el tiempo dedicado a amamantar a la cría disminuye fuertemente a partir de los 40 días posparto.

## 11.REFERENCIAS

- Allen MS (1996). Physical constraints on voluntary intake of forages by ruminants. *Journal of Animal Science* 74:3063-3075.
- Allison T, Cicchetti DV (1976). Sleep in mammals: ecological and constitutional correlates. *Science* 194:732-734.
- Appleby MC (1980). Social rank and food access in red deer stags. *Behaviour* 74:294-309.
- Argo CM, Smith , Kay RN (1999). Seasonal changes of metabolism and appetite in Soay rams. *Animal Science* 69:191-202.
- Aschoff J (1965). Circadian Rhythms in Man. *Science* 148:1427-1432.
- Asher GW (2011). Reproductive cycles of deer. *Animal Reproduction Science* 124:170-175.
- Ayala W, Carriquiry E, Carámbula M (1993). Caracterización y estrategias de utilización de pasturas naturales en la región Este. En: *Campo natural: Estrategia invernal. Manejo y suplementación*. INIA Treinta y tres. Serie de Actividades de Difusión 49:1-28.
- Bailey DW, Howery LD, Boss DL (2000). Effects of social facilitation for locating feeding sites by cattle in an eight-arm radial maze. *Applied Animal Behaviour Science* 68:93-105.
- Barboza PS, Bowyer T (2000). Sexual segregation in dimorphic deer: a new gastrocentric hypothesis. *Journal of Mammology*. 81:473-489.
- Barboza PS, Parker K, Hume ID (2009). *Integrative wildlife nutrition*. Springer-Verlag Berlin Heidelberg. Alemania.
- Barnard CJ (1983). *Animal behaviour, ecology and evolution*. Croom Helm. Londres, Inglaterra.

- Barrette C, Vandal D (1986). Social rank, dominance, antler size, and access to food in snow-bound wild woodland caribou. *Behaviour* 97:118-146.
- Belovsky GE, Slade JB (1986). Time budgets of grassland herbivores: body size similarities. *Oecologia* 70:53-62.
- Bermudez FF, Forbes JM, Jones R (1989). Feed intakes and meal patterns of sheep diurnal pregnancy and lactation, after weaning. *Appetite* 13:211-222.
- Bieber P (1987). Sex differences in quality of White-Tailed Deer Diets. *Journal of Mammology* 68:323-329.
- Blumstein DT, Evans CS, Daniel JC (1999). An experimental study of behavioural Group size effects in tammar wallabies, *Macropus eugenii*. *Animal Behaviour* 58:351-360.
- Braga FG, Moura-Britto M, Castellana TCM (2000). Estudo de uma população relictual de veado-campeiro, *Ozotoceros bezoarticus* (Linnaeus) (Ariodactyla, Cervidae) no município da Lapa, Paraná, Brasil. *Revista Brasileira de Zoologia* 17(1):175-181.
- Brivio F, Grignolio S, Apollonio M (2010). To feed or not to feed? Testing different hypotheses on rut-induced hypophagia in a mountain ungulate. *Ethology* 116:406-415.
- Bronson FH (1989). *Mammalian Reproductive Biology*. The University of Chicago Press. EEUU.
- Burt W (1943). Territoriality and home range concepts as applied to mammals. *Journal of Mammology* 24:346-352.
- Cabrera A (1943). Sobre la sistemática del venado y su variación individual y geográfica. *Revista del Museo de la Plata (Argentina)* 3:5-41.
- Carámbula M (1977). *Producción y manejo de pasturas sembradas*. Hemisferio sur, Montevideo, Uruguay.

- Caro T (2005). Antipredator defences in birds and mammals. Chicago (IL): University of Chicago Press.
- Casey T M, Plaut K (2012). Circadian clocks as mediators of the homeorhetic response to lactation. *Journal of Animal Science* 90:744-754.
- Cederlung G (1989). Activity patterns in moose and roe deer in a north boreal forest. *Holarctic Ecology* 12:39-45.
- Champion RA, Rutter SM, Penning PD, Rook AJ (1994). Temporal variation in grazing behavior of sheep and the reliability of sampling periods. *Applied Animal Behaviour Science* 42:99-108.
- Chin Chao C, Brown RD (1984). Seasonal relationships of thyroid, sexual and adrenocortical hormones to nutritional parameters and climatic factors in white-tailed deer (*Odocoileus virginianus*) of South Texas. *Comparative Biochemistry Physiology* 77A:299-306.
- Clayton D (1976). The effects of pre-test conditions on social facilitation of drinking in ducks. *Animal Behaviour* 24:125-134.
- Clutton-Brock TH, Guinness FE (1975). Behaviour of red deer (*Cervus elaphus*) at calving time. *Behaviour* 55:287-300.
- Clutton-Brock TH, Albon SD, Gibson RM, Guinness FE (1979). The logical stag: adaptive aspects of fighting in red deer (*Cervus elaphus*). *Animal Behaviour* 27:211–225.
- Clutton-Brock TH, Guinness FE, Albon SD (1982). Red deer: behavior and ecology of two sexes. Ed. The University of Chicago Press, Chicago.
- Collias NE (1944). Aggressive behavior among vertebrate animals. *Physiological Zoology* 17:83-123.

- Combellas J, Baker RD, Hodgson J (1979). Concentrate supplementation, and the herbage intake and milk production of heifers grazing *Cenchrus ciliaris*. Grass and Forage Science. 34:303-310.
- Cosse M. (2001). Dieta y solapamiento de la población de venado de campo “Los Ajos”, (*Ozotoceros bezoarticus* L, 1758) (Artiodactyla: Cervidae). (Tesis de Maestría) PEDECIBA, Universidad de la República. Montevideo, Uruguay.
- Cosse M, González S, Gimenez-Dixon M (2009). Feeding ecology of *Ozotoceros bezoarticus*: conservations implications in Uruguay. Iheringia Ser Zool 99:158-164.
- Cosse M (2010). Uso de habitat y estructura genética de la subespecie *Ozotoceros bezoarticus uruguayensis*. Pautas para su conservación. (Tesis doctoral) PEDECIBA, Universidad de la República. Montevideo, Uruguay.
- Cosse M, González S (2013). Demographic characterization and social patterns of the neotropical pampas deer. SpringerPlus. 2:259.
- Dellafiore CM, Demaría M, Maceira N, Bucher E (2003). Distribution and abundance of the pampas deer in San Luis Province, Argentina. Mastozoología Neotropical 10:41-47.
- Demaría MR, McShea WJ, Koy K, Maceira NO (2003). Pampas deer conservation with respect to habitat loss and protected area considerations in San Luis, Argentina. Biological Conservation 115:121-130.
- Demment MW, Van Soest PJ (1985). A nutritional explanation for body size patterns of ruminant and nonruminant herbivores. The American Naturalist 125: 641-672.
- Drago F, Lissandrello CO (2000). The “low-dose” concept and the paradoxical effects of prolactin on grooming and sexual behavior. European Journal of Pharmacology 45:131-137.

- Dumbar RIM, Korstjens AH, Lehmann J (2009). Time as an ecological constraint. *Biological Reviews* 84: 413-429.
- Ellis JE, Travis M (1975). Comparative aspects of foraging behaviour of pronghorn antelope and cattle. *Journal of applied ecology* 12:411-420.
- Espmark Y (1964). Studies in dominance-subordination relationship in a group of semi-domestic reindeer (*Rangifer tarandus L.*). *Animal behavior* 12:420-426.
- Estevez I, Andersen I, Nævdal E (2007). Group size, density and social dynamics in farm animals. *Applied Animal Behaviour Science* 103:185-204.
- Farine DR (2014). Measuring phenotypic assortment in animal social networks: weighted associations are more robust than binary edges. *Animal Behaviour* 89:141-153.
- Faulconnier, Y, Bonnet M, Bocquier F, Leroux C, Chillard Y (2001). Effects of photoperiod and feeding level on adipose tissue and muscle lipoprotein lipase activity and mRNA level in dry non pregnant sheep. *The British Journal of Nutrition* 85:299-306.
- Fentress JC (1973). Development of grooming in mice with amputated forelimbs. *Science* 179:704-705.
- Ferreira LM, Celaya R, Benavides R, Jauregui BM, García U, Santos AS, García RR, Rodrigues AM, Osoro K (2013). Foraging behaviour of domestic herbivore species grazing on heathlands associated with improved pasture areas. *Livestock Science* 155:373-383.
- Firk R, Stamer E, Junge W, Krieter J (2002). Automation of oestrus detection in dairy cows: a review. *Livestock Production Science* 75:219-232.
- Foldes A, Hoskinson RM, Baker P, Maxwell CA (1992). Effect of immunization against melatonin on seasonal fleece growth in feral goats. *Journal of Pineal Research* 13:85-94.

- Forbes JM (1971). Physiological changes affecting voluntary food intake in ruminants. *Proceedings of the Nutrition Society* 30:135-142.
- Forbes JM (1982). Effects of lighting pattern on growth, lactation and food intake of sheep, cattle and deer. *Livestock Production Science* 9:361-364.
- Forbes JM (1995). Voluntary food intake and diet selection in farm animals. Cab international, Wallingford, Oxon, Inglaterra.
- Fraser AF, Broom DM (1996) Farm animal behaviour and welfare. (3<sup>a</sup> Ed) Cab international, Wallingford, Oxon, Inglaterra.
- Freitas-de-Melo A, Morales-Piñeyrúa JT, Ungerfeld R (2013). Agonistic male-female and female-female behaviour in pampas deer (*Ozotoceros bezoarticus*). *North-Western Journal of Zoology* 9:127–130.
- Galbraith JK, Mathison GW, Hudgson RJ, McAllister TA, Cheng KJ (1998). Intake, digestibility, methane and heat production in bison, wapiti and white-tailed deer. *Canadian Journal of Animal Science* 78:681-691.
- Galindo F, Orihuela A (2004). Etología aplicada. Grupo Editorial Graphis. DF, México.
- Garcia RJ, Barbanti M, Negão JA (2005) Season changes in fecal testosterone concentrations and their relationship to the reproductive behavior, antier cycle and grouping patterns in free-ranging male Pampas deer (*Ozotoceros bezoarticus* *bezoarticus*). *Theriogenology* 63:2113-2125
- Gittleman JL, Thompson SD (1988). Energy allocation in mammalian reproduction. *American Zoology* 28:863-875.
- Gonyou HW, Christopherson RJ, Young BA (1979). Effects of cold temperature and winter conditions on some aspects of behavior of feedlot cattle. *Applied Animal Ethology* 5: 113-124.

- González S, Álvarez-Valin F, Maldonado JE (2002). Morphometric differentiation of endangered pampas deer (*Ozotoceros bezoarticus*), with description of new subspecies from Uruguay. *Journal of Mammology* 83:1127-40.
- González S, Cosse M, Goss-Braga F, Vila AR, Merino ML, Dellafiore C, Cartes JL, Maffei L, Giménez-Dixon M (2010). Pampas deer (*Ozotoceros bezoarticus*). Pp 119-131 En: *Neotropical Cervidology: Biology and Medicine of Latin American Deer*. Barbanti-Duarte JM, González S (Eds) FUNEPIUCN, San Pablo, Brasil.
- Gordon, J, McAllister I (1970). The circadian rhythm of rumination. *Journal of Agricultural Science*. 74:291-297.
- Gordon IJ (1989). Vegetation community selection by ungulates on the Isle of Rhum. I. Food supply. *Journal of Applied Ecology* 26:35-51.
- Gordon IJ (2003). Browsing and grazing ruminants: are they different beasts? *Forest Ecology and Management*. 181:13-21.
- Grandin T, Deesing M (2014). *Genetics and the behavior of domestic animals*. (2<sup>a</sup> Ed) Elsevier. EEUU.
- Gregorini P (2012). Diurnal grazing pattern: its physiological basis and strategic management. *Animal Production Science* 52:416-430.
- Gregorini P, Dela Rue B, Pourau M, Glassey C, Jago J (2013). A note on rumination behavior of dairy cows under intensive grazing systems. *Livestock Science* 158:151-156.
- Guerrero JM, Carrillo-Vico A, Lardone P (2007). La melatonina. *Investigación y Ciencia* 30-38.
- Hamel S, Côté S (2008). Trade-off in activity budget in an alpine ungulate: contrasting lactating and nonlactating females. *Animal Behaviour* 75:217-227.

- Hancock J (1954). Studies of grazing behaviour in relation to grassland management  
I. Variations in grazing habits of dairy cattle. *The Journal of Agricultural Science* 44:420-433.
- Hart BL (1992). Behavioral adaptations to parasites: an ethological approach. *The Journal of Parasitology*. 78:256-265.
- Hart BL, Pryor PA (2004). Developmental and hair-coat determinants of grooming behaviour in goats and sheep. *Animal Behaviour* 67:11-19.
- Hayes CL, Krausman PR (1993). Nocturnal activity of female desert mule deer. *Journal of Wildlife Management* 47:940-943.
- Hofmann RR, Stewart DRM (1972). Grazer or browser: a classification based on the stomach structure and feeding habits of East African ruminants. *Mammalia* 36:226-240.
- Holand Ø, Weladiji RB, Gjøstein H, Kumpula J, Smith ME, Nieminen M, Røed KH (2004). Reproductive effort in relation to maternal social rank in reindeer (*Rangifer tarandus*). *Behavioral ecology sociobiology* 57:69-76.
- Houpt KA (1998). *Domestic Animal Behavior for Veterinarians and Animal Scientists*. (3<sup>a</sup> Ed) Iowa State University Press. EEUU.
- Hsia LC, Wood-Gush DGM (1983/84). Social facilitation in the feeding behaviour of pigs and the effect of rank. *Applied Animal Ethology* 11:265-270.
- Hungate RE (1966). *The rumen and its microbes*. (3<sup>a</sup> Ed) Academic press. Nueva York, EEUU.
- Hungate RE (1975). The rumen Microbial Ecosystem. *Annual Review of Ecology and Systematics* 6:39-66.
- Hunter LTB, Skinner JD (1998). Vigilance behaviour in african ungulates: the role of predation pressure. *Behaviour* 135:195-211.
- Jackson J, Landa P, Langguth A (1980). Pampas deer in Uruguay. *Oryx* 15:267-272.

- Jackson J, Langguth A (1987). Ecology and status of pampas deer (*Ozotoceros bezoarticus*) in the Argentinian pampas and Uruguay. Pp 402-409 Biology and Management of the Cervidae. C. Wemmer. Smithsonian Institution Press, Washington, EEUU.
- Jackson J E, Giuletti JD (1988). The food habits of pampas deer in relation to its conservation in a relict natural grassland in Argentina. Biological Conservation 45:1-10.
- Junguis H (1975-1979). Status and distribution of threatened deer species in South America. Report to SSC/UICN deer group. World Wildlife Found Yearbook. Gland. Switzerland 76:203-217.
- Kakuma Y, Takeuchi Y, Mori Y, Hart B (2003). Hormonal control of grooming behavior in domestic goat. Physiology and Behavior 78:61-66.
- Kalra S, Agrawal S, Sahay M (2012). The retino-pineal axis: A novel role for melatonin. Indian Journal of Endocrinology and Metabolism 16:2:192-194.
- Kandel E, Schwartz J, Jessell T (1997). Neurociencia y Conducta. Pearson Prentice Hall. Madrid, España.
- Kaufmann JH (1983). On the definition and functions of dominance and territoriality. Biological Review 58:1-20.
- Kay RNB (1987). The comparative Anatomy and Physiology of Digestion in Tragulid and Cervids and its relation to Food Intake. Pp 214-222 En Biology and Management of the cervidae. Smithsonian Institution Press.
- Lehner PN (1996). Handbook of ethological methods. (2<sup>a</sup> Ed) Cambridge University Press. Cambridge, Inglaterra.
- Lent P (1971). Mother-infant relationships in ungulates. En: The Behaviour of Ungulates and its relation to management. UICN publication new series. Vol. 1.

- Linnane MI, Brereton AJ, Giller PS (2001). Seasonal changes in circadian grazing patterns of Kerry cows (*Bos Taurus*) in semi-feral conditions in Killarney National Park, Co. Kerry, Ireland. *Applied Animal Behaviour Science* 71:277-292.
- Lima SL, Dill LM (1990). Behavioral decisions made under the risk of predation: a review and prospectus. *Canadian Journal of Zoology* 68:619-640.
- Lima LGF, Perri SHV, Prado AP (2003). Variation in population density of horn flies (*Haematobia irritans*) (L.) (*Diptera: Muscidae*) in Nellore cattle (*Bos indicus*) *Veterinary Parasitology* 117:309-314.
- Lincoln G, Short R (1980). Seasonal breeding: Nature's contraceptive. *Recent Progress in Hormone Research* 36:1-52.
- Loudon A, Milne J, Curlewis J, McNeilly A (1989). A comparison of the seasonal hormone changes and patterns of growth, voluntary food intake and reproduction in juvenile and adult red deer (*Cervus elaphus*) and Père David's deer (*Elaphurus davidianus*) hind. *Journal of Endocrinology* 122:733-745.
- Lovari S, Rosto G (1985). Feeding rate and social stress of female chamois foraging in groups. Pp. 102-105. En: Lovari S. *The biology and management of mountain ungulates*. Croom Helm, Londres, Inglaterra.
- Luescher UA, Frienship RM, Lissemore KD, McKeown DB (1989). Clinical ethology in food animal practice. *Applied Animal Behaviour Science* 22:191-214.
- Malechek JC, Smith BM (1976). Behavior of range cows in response to winter weather. *Journal of Range Management* 29:9-12.
- Malpaux B, Robinson JE, Brown MB, Karsch FJ (1988). Importance of changing photoperiod and melatonin secretory pattern in determining the length of the

- breeding season in the Suffolk ewe. *Journal of Reproduction and Fertility* 83:461-470.
- Martin P (1984). The meaning of weaning. *Animal Behaviour* 32:1257-1259.
- Mattiello S, Mattiangeli V, Bianchi L, Carezzi C (1997). Feeding and social behavior of fallow deer (*Dama dama L.*) under intensive pasture confinement. *Journal of Animal Science* 75:339-347.
- Melfi VA, Feistner ATC (2002). A comparison of the activity budgets of wild and captive Sulawesi crested black macaques (*Macaca Nigra*). *Animal Welfare* 11:213-222.
- Merino LM, Leeuwenberg F, Rodriguez FHG, Pinder L, Tomas WM (1997). Veado-Campeiro (*Ozotoceros bezoarticus*). Pp 42-58 En: *Biología e conservação de cervídeos sul-americanos: Blastocerus, Ozotoceros, e Mazama*. (ed. Duarte, J.M.B.). FUNEP, Jaboticabal.
- Mitchell B, Mc Cowan D, Nicholson IA (1976). Annual cycles of body weight and condition in Scottish red deer, *Cervus elaphus*. *Journal of Zoology* 180:107-127.
- Moody EG, Van Soest PJ, McDowell RE, Ford GL (1967). Effect of high temperature and dietary fat on performance of lactating cows. *Journal of Dairy Science* 50:1909-1916.
- Mooring MS, McKenzie AA, Hart B (1996). Grooming in Impala: role of oral grooming in removal of ticks and effects of ticks in increasing grooming rate. *Physiology and Behavior* 59:956-971.
- Moquin P, Curry B, Pelletier F, Ruckstuhl KE (2010). Plasticity in the rumination behaviour of bighorn sheep: contrasting strategies between the sexes. *Animal Behavior* 79:1047-1053.

- Morales-Piñeyrua JT, Ungerfeld R, (2012). Pampas deer (*Ozotoceros bezoarticus*) courtship and mating behavior. *Acta Veterinaria Scandinavica* 54-60.
- Morales-Piñeyrua JT, Ciappesoni G, Ungerfeld R (2014). Social rank and reproductive performance of pampas deer females (*Ozotoceros bezoarticus*, Linnaeus, 1758). *Behavioral Process* 105:49-52.
- Nelson R (1995). *An introduction to behavioral ecology*. Sinauer associates inc., Sunderland, MA, EEUU.
- Olazábal DE, Villagrán M, Gonzalez-Pensado SX, Ungerfeld R (2013). Maternal behavior and early development of pampas deer (*Ozotoceros bezoarticus*) fawns in a semi-captive environment. *Journal of Ethology* 31:323-330.
- Pagón N, Gringnolio S, Pipia A, Bonghi P, Bertolucci C, Apollonio M (2013). Seasonal variation of activity patterns in roe deer in a temperate forested area. *Chronobiology International* 30:772-285.
- Pahl C, Hartung E, Mahlkow-Negre K, Haeussermann A (2014). Feeding characteristics and rumination time of dairy cows around estrus. *Journal of Dairy Science* 98:148-154.
- Parker K, Robbins CT, Hanley TA (1984). Energy expenditures for locomotion by Mule Deer and Elk. *The Journal of Wildlife Management* 48:474-488.
- Pearce GR, Moir RJ (1964). Rumination in the sheep. I. The influence of rumination and grinding upon the passage and digestion of food. *Australian Journal of Agricultural Research* 15:635-644.
- Pérez W, Ungerfeld R (2012). Gross anatomy of the stomach of the pampas deer, *Ozotoceros bezoarticus* (Artiodactyla: Cervidae). *Zoologia* 29:337-342.
- Pérez, W., 2016. Anatomía del aparato digestivo del venado de campo (*Ozotoceros bezoarticus*). Tesis de Doctorado, Programa de Posgrados de la Facultad de Veterinaria, Universidad de la República, Montevideo, Uruguay.

- Piccione G, Giannetto C, Casella S, Caola G (2010). Daily locomotor activity in five domestic animals. *Animal Biology* 60:15-24.
- Piccione G, Casella S, Schembari A, Guansella M, Morgante M (2011). A comparison of daily total locomotor activity between the lactation and the dry period in dairy cattle. *Research in Veterinary Science* 91:289-293.
- Pickard GE (1982). The afferent connections of the suprachiasmatic nucleus of the golden hamster with emphasis in the retinohypothalamic projection. *Journal of Comparative Neurology* 211:65-83.
- Pinder L (1997). Niche overlap among brown brocket deer, pampas deer and cattle in the Pantanal of Brasil. Doctoral Dissertation. University of Florida, Gainesville.
- Pipia A, Ciuti S, Grignolio S, Luchetti S, Madau R, Apollonio M (2008). Influence of sex, season, temperature and reproductive status on daily activity patterns in sardinian mouflon (*Ovis orientalis musimon*). *Behaviour* 145:1723-1745.
- Poole KG, Serrouya R, Stuart-Smith K (2007). Moose calving strategies in interior montane ecosystems. *Journal of Mammology* 88:139-150.
- Price EO (1999). Behavioural development in animals undergoing domestication. *Applied Animal Behaviour Science* 65:24-271.
- Reiter RJ (1991). Neuroendocrine effects of light. *International Journal of Biometeorology* 35:169-175.
- Reith S, Brandt H, Hoy S (2014). Simultaneous analysis of activity and rumination time, based on collar-mounted sensor technology, of dairy cows over the peri-estrus period. *Livestock Science* 170:219-227.
- Richards SA (1973). Temperature regulation. Springer Science + Business Media, LLC. Nueva York, EEUU.
- Rodrigues FHG, Monteiro-Filho ELA E (1999). Feeding behavior of the pampas deer: a grazer or a browser? *Deer Specialist Group News* 15:12.

- Rodrigues FHG, Monteiro-Filho ELA (2000). Home range and activity patterns of pampas deer in Emas National Park, Brazil. *Journal of Mammalogy* 81:1136-1142.
- Roelofs J, López-Gatius F, Hunter RHF, Van Eerdenburg FJCM, Hansen CH (2010). When is a cow in estrus? Clinical and practical aspects. *Theriogenology* 74:327-344.
- Rook AJ, Huckle CA (1997). Activity bout criteria for grazing dairy cows. *Applied Animal Behaviour Science* 54:89-96.
- Rook AJ, Penning PD (1991). Synchronisation of eating, ruminating and idling activity by grazing sheep. *Applied Animal Behaviour Science* 32:157-166.
- Ruckstuhl KE (1998). Foraging behaviour and sexual segregation in bighorn sheep. *Animal Behaviour* 56:99-105.
- Ruckstuhl KE, Neuhaus P (2002). Sexual segregation in ungulates: a comparative test of three hypotheses. *Biological Reviews* 77:77-96.
- Rutter N (1968). Time lapse photographic studies of livestock behaviour outdoors on the College Farm, Averstwyth. *Journal of Agricultural Science, Cambridge* 71:257-265.
- Schaefer JA, Messier F (1996). Winter activity of muskoxen in relation to foraging conditions. *Ecoscience* 3:147-153.
- Schino G, Troisi A (1990). Behavioral Thermoregulation in Long-Tailed Macaques: Effect on social preferences. *Physiology & Behaviour* 47:1125-1128.
- Schmidt K (1993). Winter ecology of nonmigratory alpine red deer. *Oecologia* 95:226-223.
- Seal LJ, Verme LJ, Ozoga JJ, Erickson AW (1972). Nutritional Effects on Thyroid Activity and Blood of White-Tailed Deer. *The Journal of Wildlife Management* 36:1041-1052.

- Segabinazzi LR, Glasenapp de Menezes LF, Kruger da Silva CE, Martinello C, Boito B, Molinete ML (2014). Diurnal ingestive behavior of Holstein calves reared in different systems: feedlot or pasture. *Acta scientiarum. Animal sciences* 36: 225-231.
- Shi J, Dunbar RIM, Buckland D, Miller D (2003). Daytime activity budgets of feral goats (*Capra hircus*) on the Isle of Rum: influence of season, age and sex. *Canadian Journal of Zoology* 81:803-815.
- Short RV, Balban E (1994). The differences between the sexes. Cambridge University Press. Inglaterra.
- Silva JC (1999). Conducta en cautiverio de dos grupos de venado cola Blanca (*Odocoileus virginianus*) con diferente grado de exposición al humano. *Veterinaria México* 30:323-328.
- Sowell BF, Mosley JC, Bowman JGP (1999). Social behavior of grazing beef cattle: implications for management. *Proceedings of the American Society of Animal Science, Department of Animal Range Science, Montana State University, Bozeman.*
- Staessen JA, Bieniaszewski L, O'Brien E, Gosse P, Hayashi H, Imai Y, Kawasaki T, Otsuka K, Palatini P, Thijs L, Fagard R. (1997). Nocturnal blood pressure fall on ambulatory monitoring in a large international database. The "Ad Hoc" Working Group. *Hypertension* 29:30–39.
- Therrien J-F, Côté S, Festa-Bianchet MF, Ouellet J-P (2008). Maternal care in white-tailed deer: trade-off between maintenance and reproduction under food restriction. *Animal Behaviour* 75:235-243.
- Thiéry JC, Chemineau P, Hernandez X, Migaud M, Malpoux B (2002). Neuroendocrine interactions and seasonality. *Domestic Animal Endocrinology* 23:87-100.

- Thornback J, Jenkins M (1982). The IUCN mammal red data book. Part II. IUCN, Gland, Suiza.
- Thouless CR, Guinness FE (1986). Conflict between red deer hinds: the winner always wins. *Animal Behaviour* 34:1166-1171.
- Thouless CR (1990) Feeding competition between grazing red deer hinds. *Animal Behaviour* 40:105-111.
- Townsend TW, Bailey ED (1975). Parturitional, early maternal, and neonatal behavior in penned white-tailed deer. *Journal of Mammology* 56:347-362.
- Turner DC (1979). An analysis of time-budgeting by Roe Deer (*Capreolus capreolus*) in an agricultural area. *Behaviour* 71:246-290.
- IUCN, (2014). The iucn Red List of Threatened Species. *Ozotoceros bezoarticus ssp. Uruguayensis* En: <http://www.iucnredlist.org/details/15803/0>
- Ungerfeld R, Gonzalez-Pensado S, Bielli A, Villagran M, Olazabal D, Perez W (2008a). Reproductive biology of the pampas deer (*Ozotoceros bezoarticus*): a review. *Acta Veterinaria Scandinavica* 50: 16-31.
- Ungerfeld R, González UT, Piaggio J (2008b). Reproduction in a semi-captive herd of pampas deer (*Ozotoceros bezoarticus*). *Wildlife Biology* 14:350-357.
- Ungerfeld R, Gonzáles-Sierra TU, Bielli A (2008c). Seasonal antler cycle in a herd of pampas deer (*Ozotoceros bezoarticus*). *Mammalian Biology* 300-391.
- Ungerfeld R, González-Pensado S, Villagrán M, Bielli A, Rossini C, Morales J, Pérez W, Damián JP (2011). Biología reproductiva del venado de campo (*Ozotoceros bezoarticus*). Universidad de la República, Uruguay.
- Ungerfeld R, Cajarville C, Rosas MI, Repetto J (2014). Time budget differences of high- and low-social rank grazing dairy cows. *New Zealand Journal of Agricultural Research* 57:122-127.

- 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.
- Vallentine JF (2001). *Grazing Management*. (2<sup>a</sup> Ed) Academic Press, San Diego, CA. EEUU.
- Van Soest PJ (1994). *Nutritional ecology of the ruminant*. (2a Ed) Cornell University Press. EEUU.
- Villagrán M, De La Fuente L, Ungerfeld R (2012). Pampas deer fawns (*Ozotoceros bezoarticus*, Linnaeus, 1758) feeding time Budget during the first twelve weeks of life. *North-Western Journal of Zoology* 8:85-91.
- Walls GL (1942). *The vertebrate eye and its adaptive radiation*. New York: Hafner publishing company. Nueva York, EEUU.
- Welch JG, Smith AM (1969). Influence of forage quality on rumination time in sheep. *Journal of Animal Science* 28:813-818.
- Welch JG, Smith AM (1970). Forage quality and rumination time in cattle. *Journal of Dairy Science* 53:797-800.
- Welch JG (1982). Rumination, particle size and passage from the rumen. *Journal of Animal Science* 54:885-894.
- Weber M, González S (2003). Latin American deer diversity and conservation: a review of status and distribution. *Ecoscience* 10:443-454.
- Wever RA (1979). *The circadian system of man, results of experiments under temporal isolation*. Topics in environmental physiology and medicine. Springer-Verlag. Nueva York, EEUU.
- Wickstrom ML, Robbins CT, Hanley TA, Spalinger DE, Parish SM (1984). Food and foraging energetics of elk and mule deer. *The Journal of Wildlife Management* 48:1285-1301.

- Wolf LL, Hainsworth R (1971). Time and Energy Budgets of Territorial Hummingbirds. *Ecology* 52:980-988.
- Wood AJ, Cowan IMT, Nordan HC (1962). Periodicity of growth in ungulates as shown by deer of the genus *Odocoileus*. *Canadian Journal of Zoology* 40:593-603.
- Xiang Z, Huo S, Xiao W (2010). Activity budget of *Rhinopithecus Vieti* at Tibet: effects of day length, temperature, and food availability. *Current Zoology* 56:650-659.
- Yahner RH (1980). Time budgets in captive Reeve's muntjacs (*Muntiacus reevesi*). *Applied Animal Ethology* 6:277-284.
- Yearsley JM, Pérez-Babería J (2004). Does the activity budget hypothesis explain sexual segregation in ungulates? *Animal Behaviour* 69:257-256.

## 12. ANEXO 1



NORTH-WESTERN JOURNAL OF ZOOLOGY  
*International scientific research journal of zoology and animal ecology*  
of the Herpetological Club - Oradea  
University of Oradea, Faculty of Sciences, Department of Biology  
Universitatii str. No.1, Oradea - 410087, Romania  
Publisher: University of Oradea Publishing House  
Contact e-mail: sas.steve@gmail.com

NORTH – WESTERN JOURNAL OF ZOOLOGY  
*(International journal of zoology and animal ecology)*

**ACCEPTED PAPER**

**- Online until proofing -**

Authors: Lucia ANIANO; Rodolfo UNGERFELD

Title: Time budget of high and low social ranked pampas deer (*Ozotoceros bezoarticus*) females

Journal: North-Western Journal of Zoology

Article number: 151704

Status: awaiting English spelling editing  
awaiting proofing

How to cite:

Aniano L., Ungerfeld R. (in press): Time budget of high and low social ranked pampas deer (*Ozotoceros bezoarticus*) females. North-Western Journal of Zoology (online first): art.151704

Date published: <2015-06-25>

1

2

3 **Time budget of high and low social ranked pampas deer (*Ozotoceros bezoarticus*) females**

4 Lxxxxx ANIANO, Rxxxxx UNGERFELD\*

5 Departamento de Fisiología, Facultad de Veterinaria, Lasplacas 1550, Montevideo 11600,

6 Uruguay

7 \*Corresponding author, R. Ungerfeld, E-mail: [rungerfeld@gmail.com](mailto:rungerfeld@gmail.com)

8

9 Running title: Hierarchy and behavior in hinds

10

North-western Journal of Zoology  
Accepted paper - until proofing

11 **Abstract**

12

13 Several ruminant species present variations in their time budget related to social rank. Pampas  
14 deer (*Ozotoceros bezoarticus*, Linnaeus, 1758) is an endangered species, classified in CITES  
15 Appendix 1. Our aim was to describe the budget time pattern of pampas deer females, and to  
16 determinate if it differs according to their social rank. This study took place at the Estación de  
17 Cría de Fauna Autóctona Cerro Pan de Azúcar (Maldonado, Uruguay), with 28 females  
18 housed in 6 breeding groups composed by 1 stag, 3-6 hinds and fawns. Success index (SI) for  
19 each female was calculated recording the agonistic behavior during feeding with ration.  
20 Females were considered as high-ranked (HR) when their SI was  $\geq 0.5$  and low-ranked (LR)  
21 when their SI  $< 0.5$ . The behavior of each female was recorded using instantaneous scan  
22 sampling every 15 minutes for 8 h, and over 3 days. Except for running, all activities showed  
23 differences according to the time of day ( $P \leq 0.03$ ). Females were observed  $34.6 \pm 7.2\%$   
24 (mean  $\pm$  SEM) lying, and  $58.4 \pm 7.5\%$  of the recordings standing. Grazing was the most  
25 frequent feeding activity ( $40.5 \pm 7.0\%$ ), being more frequent in early hours of the morning  
26 and late in the afternoon. HR females were observed lying more frequently ( $37.7 \pm 1.9$  vs  $31.6$   
27  $\pm 1.9\%$ ;  $P=0.03$ ) and walking less frequently ( $5.1 \pm 0.8$  vs  $7.3 \pm 0.8\%$ ,  $P=0.05$ ; respectively)  
28 than LR females. We concluded that pampas deer females present a well defined diurnal  
29 activity rhythm, with a peak of activity early in the morning and late in the afternoon, slightly  
30 influenced by females' social rank, where HR females lied more and walk less time than LR.

31

32 KEY WORDS: cervid, behavior, dominance, grazing, social hierarchy

33

34

35 **1. Introduction**

36 Most ungulates present a well defined diurnal behavioral pattern, concentrating their activities  
37 early in the morning and late in the afternoon, and resting in the middle of the day (Van Soest  
38 1994, Gregorini 2012, Ferreira et al. 2013). Rumination occurs mostly at night, and less  
39 frequently at noon (Van Soest 1994). This diurnal pattern is influenced by different factors  
40 such as age (Gregorini et al. 2013), hierarchical orders (Ungerfeld et al. 2014), and  
41 temperature (Hamel and Coté 2008).

42 Social ruminants live in groups with hierarchical structures (Espmark 1964, Clutton-Brock et  
43 al. 1982, Verme 1983) maintained by agonistic behaviors (Thouless & Guinness 1986,  
44 Holand et al. 2004, Bebić & McElligott 2006). Animals display different behavioral patterns  
45 and foraging strategies according to their social rank. When resources as forage are limited,  
46 dominant individuals often have priority access (Appleby 1980, Barrette & Vandal 1986).  
47 Moreover, even with ad libitum supplement, if access to food is limited, high-ranked hinds  
48 select high energy and fat meal components (Ceacero et al. 2012). Therefore, they meet their  
49 foraging requirements more rapidly than subordinates and thus spend more time resting  
50 (Hamel & Coté 2008). In agreement, high-ranked dairy cows (Ungerfeld et al. 2014) and  
51 mountain goats (Hamel & Coté 2008) graze for less time and rest during more time than low-  
52 ranked ones. This pattern is so strong that is maintained even when different ranked animals  
53 are separated through a fenceline (Ungerfeld et al. 2014).

54 Pampas deer (*Ozotoceros bezoarticus*, Linnaeus 1758) is an endangered species (CITES,  
55 2014) originally distributed in the open grassland of eastern South America, ranging from 5°  
56 to 41° S (Jackson & Langguth 1987). However, the population decreased drastically due to  
57 habitat fragmentation, agricultural development, competition with farmed animals (Demaría  
58 et al. 2003), unregulated hunting (Jackson & Guilletti 1988) and infectious diseases (Jungius  
59 1975/76). In Uruguay there are only two wild populations and a third population, allocated in

60 semicaptivity, at the Estación de Cría de Fauna Autóctona Cerro Pan de Azúcar (ECFA)  
61 (Maldonado, Uruguay, 34°3' S, 55°1' W). This species live in groups with a strong  
62 hierarchical pattern (Ungerfeld et al. 2008, Ungerfeld & Freitas-de-Melo 2013). However,  
63 social rank among females does not seem to have consequences on their reproductive  
64 performance (Morales-Piñeyruá et al. 2014).

65 Considering all the previous information, the aim of this study was to describe the activity  
66 budget pattern of pampas deer females, and to determinate if it differs according to their  
67 social rank.

## 68 **2. Materials and methods**

### 69 *2.1. Animals and general management*

70 The study was conducted at the ECFA, with 28 females housed in 6 breeding groups  
71 composed by 1 stag, 3-6 hinds, and their fawns in 0.5-1 ha paddocks. The study took place  
72 between late June and early August 2013 (winter). The study was performed in this period of  
73 the year because the breeding season ended in early May, and the period of parturitions  
74 begins later (October-December) (Ungerfeld et al. 2008); therefore, there were no females in  
75 different phases of the estrous cycle, as well as no lactating females. All adult individuals  
76 were in healthy status and were identified with tags. Feeding consisted on natural pastures  
77 and access to native trees, dairy cow ration, and free water access. Approximately 600 g of  
78 ration/animal were provided every morning (approximately 9:30) in feeders and at the ground  
79 in several points in each paddock, allowing all animals to access to ration.

### 80 *2.2. Behavioral recordings*

#### 81 *2.2.1. Social rank determination*

82 All agonistic behaviors between females were recorded as previously described by Freitas-de-  
83 Melo et al. (2013) by one trained observer from a distance of 4 to 8 m (enough distance to  
84 avoid disturbing the normal behavior of animals). Animals received ration at the beginning of

85 the recording in three feeding stations in each paddock, separated approximately 2.5-3.0 m  
86 each. This procedure took around 20 minutes each time, and was repeated between 4 and 7  
87 times in each paddock on different days, enough to recording a total of 758 interactions (55 to  
88 234 in each paddock). From this recordings, a success index (SI) for each female was  
89 calculated according to Clutton-Brock et al. (1979), where the SI for each female was:

$$90 \quad SI = \frac{\text{number of individuals displaced}}{\text{number of individuals displaced} + \text{number of individuals that displaced it}}$$

92 Females were considered as high-ranked (HR) when their SI was  $\geq 0.5$ , and low-ranked (LR)  
93 when their SI  $< 0.5$ . In total 15 females were considered as LR, and 13 as HR.

#### 94 *2.2.2. Activity recordings*

95 The behaviors of females were recorded using instantaneous scan sampling every 15 minutes  
96 from 07:45 to 12:00 h, and from 14:00 to 18:00 h (35 scans.animal<sup>-1</sup>.d<sup>-1</sup>). The recordings were  
97 repeated in 3 different days in each paddock (overall, 18 days). In each scan it was recorded  
98 the locomotor (lying, standing, walking and running) and the feeding activity (grazing,  
99 browsing, ruminating, eating ration).

#### 100 *2.3. Statistical analysis*

101 At each time point, all the activities for each deer were scored 0 or 1. Then we calculated the  
102 percentage of observations in which each animal was doing each activity at each time, and  
103 these values were compared by ANOVA for repeated measures. The model considered the  
104 time, the rank, the paddock, and the interaction of time and rank as fixed effects, and the  
105 individual within the group as a random effect. Data are presented as mean  $\pm$  SEM.

### 106 **3. Results**

#### 107 *3.1. General pattern*

108 The frequency of the recordings in which the animals were observed lying, standing, walking,  
109 and performing all the feeding activities differed according to the time of the day ( $P \leq 0.00001$ )

110 for all, except standing:  $P=0.03$  and browsing:  $P=0.0015$ ). There was a peak of activity early  
111 in the morning and late in the afternoon. Mean data for each activity for each group, and  
112 differences between groups are presented in Table 1.

### 113 3.1.1. Locomotor activities

114 Female pampas deer spent  $34.6 \pm 7.2\%$  of the daytime lying,  $58.4 \pm 7.5\%$  standing,  $6.2 \pm$   
115  $3.6\%$  walking, and  $0.2 \pm 0.7\%$  running.

#### 116 3.1.1. Lying

117 Overall, HR females were observed more times lying down than LR females ( $P=0.033$ ; Table  
118 1). In the first hours of the morning the percentage of observations in which females were  
119 lying was minimum, increased from 09:45 h, and reached maximum frequencies at 10:15 h.  
120 Similar frequencies were maintained until 14:00 h. Then it decreased slowly, and by 16:30 h  
121 reached similar values than those recorded in the early morning (Figure 1A). HR females  
122 were observed lying more frequently than LR females ( $37.7 \pm 1.9\%$  vs  $31.6 \pm 1.9\%$   
123 respectively,  $P=0.03$ ). Lying presented no significant interaction between social rank and  
124 time.

#### 125 3.1.2. Standing

126 Low-ranked females tended to be more observations standing than HR females ( $P=0.1$ , Table  
127 1). In the early morning, the percentage of females standing was maximum; then decreased  
128 slightly between 09:00 and 09:15 h, increased again at 09:30 h, coinciding with the time the  
129 ration was given. From 09:45 h on, it decreased, reaching a nadir from 10:15 until 14:00 h.  
130 From 14:15 to 16:15 h increased again gradually. By 16:30 until 17:45 h the percentage of  
131 females standing was maximum again, and then decreased again (Figure 1B). Standing  
132 frequency was not affected by female' social rank, and presented no interaction between  
133 social rank and time.

#### 134 3.1.3. Walking

135 Females walked less around noon. Low-ranked females walked more than HR females  
136 ( $P=0.05$ ; Table 1) (Figure 1C). There was no interaction between social rank and time.

#### 137 *3.1.4. Running*

138 Running was marginally recorded, without difference between HR and LR females. There  
139 were no differences according to time of the day, social rank or interaction between them.

140 Running was only observed in small frequencies ( $< 4.8\%$ ) in some isolated points from 15:30  
141 to 18:00 h.

#### 142 *3.2. Feeding activities*

143 Grazing was observed in  $40.5 \pm 7.0\%$  of the recordings. Females spent  $8.6 \pm 3.5\%$  of daytime  
144 eating ration,  $1.9 \pm 2.3\%$  browsing, and  $4.2 \pm 3.2\%$  ruminating. There were no significant  
145 differences between HR and LR females in any feeding activity (Table 1).

##### 146 *3.2.1. Grazing*

147 The percentage of females grazing was maximum from 07:45 to 08:30 h, then decreased  
148 slowly and reached the minimum values from 09:30 to 12:00 h. Then increased gradually; by  
149 16:15 h the percentage of females grazing was maximum again, and this was maintained until  
150 17:45 h when it decreased slightly again. There were no differences in grazing according to  
151 social rank, and there was no interaction between social rank and time. (Figure 2A)

##### 152 *3.2.2. Eating ration*

153 There was a peak of this activity at 09:30 h, when ration was provided, and then it decreased  
154 slowly. Although enough amounts of ration remained, in the afternoon animals were rarely  
155 observed eating ration (Figure 2B). Eating ration was not affected by social rank and there  
156 was no interaction between social rank and time.

##### 157 *3.2.3. Browsing*

158 Females browsed more frequently early in the morning and late in the afternoon (Figure 2C).  
159 Browsing showed no difference according to females' social rank, and there was no  
160 interaction between social rank and time.

#### 161 3.2.4. Ruminating

162 Ruminating frequency increased in the morning, reached maximum values at 09:00 and 09:15 h,  
163 decreased sharply at 09:30 h, coinciding with the moment in which ration was given. Then, it  
164 maintained medium values until 14:45 h. In the rest of the afternoon rumination was not  
165 frequent (Figure 3). It was not affected by social rank, and there was no interaction between  
166 social rank and time.

#### 167 **4. Discussion**

168 The general activity pattern of pampas deer females during the day was similar to that  
169 previously reported in other ruminants as moose and roe deer (Cederlung 1989), muskoxen  
170 (Schaefer & Messier 1996) and dairy cows (Gregorini 2012). In general, there was low  
171 activity in the middle of the day and more activities early in the morning and late in the  
172 afternoon. Although the pattern coincides, it is not possible to compare the time pampas deer  
173 females spend in feeding activities with other studies, as in our trial the animals received  
174 ration, and thus the basic feeding pattern based in grazing and browsing was altered. In this  
175 sense, the consumption of ration may shorten the length of the grazing and ruminating times  
176 (Combellas et al. 1979, Segabinazzi et al. 2014). It has been proposed that this pattern has  
177 been evolved to avoid predators (Rook & Huckle 1997). In this sense, pampas deer inhabits  
178 open grasslands and it is a species easily detected, and thus, their time budget is adapted to  
179 avoid predators. Overall, as we expected, pampas deer females presented a well defined  
180 diurnal behavioral pattern.

181 The amount of time pampas deer females spent lying was similar than that described by  
182 Belovsky & Slade (1986) for other herbivores such as bighorn sheep, mule deer, white tailed

183 deer, pronghorn antelope, elk and bison. On the contrary to our study, these herbivores  
184 allocated more time walking and less standing. A possible explanation could be the  
185 conditions in which our pampas deer are kept under semi captivity with plenty of food  
186 available. Therefore, they may not need to walk as much as other wild ruminants. Also, the  
187 limited space of the enclosures is probably not stimulant to induce exploring movements in  
188 these hinds.

189 Time spent ruminating was low; it should be noted that ruminants are known to ruminate  
190 mainly at night (Van Soest, 1994). Therefore, this activity may not be fully contemplated  
191 since we only registered the daylight activities. Moreover, as the basis of feeding is  
192 supplement, the time ruminating should be less compared with wild animals, with a main  
193 basis of forage for feeding.

194 Social rank affected slightly pampas deer females' time budget. Similarly to previous reports  
195 in goats (Hamel & Cote 2008) and dairy cows (Ungerfeld et al. 2014), HR females were  
196 observed lying more and walking and probably standing less than LR. Overall, this implies  
197 more time active and less time resting in low-ranked females. Although feeding activities  
198 were not affected by social rank, it seems that LR females need to shorten their resting time to  
199 match HR females' ingestive pattern.

200 Also, as grazing patterns are partially learned (Sowell et al. 1999) it has been suggested that  
201 animals may develop different grazing strategies according to how they predict that other  
202 individuals in the herd may interfere their activities (Ungerfeld et al. 2014). As high-ranked  
203 animals often displace low-ranked individuals, who usually move away (Thouless 1990), is  
204 possible that these females learned a grazing pattern in which they walk more in order to  
205 avoid contact with the former.

206 In other species, high-ranked individual are more efficient grazers than low-ranked (Lovari &  
207 Rosto, 1985, Thouless 1990). We expected HR to expend less time grazing, and more time

208 ruminating than LR as happens in cows (Ungerfeld et al. 2014), nevertheless we did not  
209 observe differences in the feeding pattern among HR and LR females. A possible explanation  
210 could be that in pampas deer housed in limited enclosures and receiving ration, the influence  
211 of social rank on grazing behavior may be more limited. It should also be considered that in  
212 our study there was approximately 833 m<sup>2</sup> available for each animal, and the quality of forage  
213 is similar in different parts of the paddocks, so there was enough forage and space available  
214 for all the animals avoiding competition between different ranked females.

215 We concluded that pampas deer females present a well defined diurnal activity pattern, with  
216 more activities concentrated early in the morning and late in the afternoon. This pattern is  
217 slightly influenced by female's social rank, where high-ranked females lie down more and  
218 walk less than low-ranked females.

#### 219 **Acknowledgements**

220 Authors acknowledge Intendencia Departamental de Maldonado for the facilities to develop  
221 research at the ECFA. Dr. Edgardo Barrios, Ricardo Sorello and Jonny Brioso from ECFA.  
222 Intendencia Departamental de Maldonado and CSIC (Universidad de la Republica, Uruguay)  
223 for financial support, ANII financed a scholarship for Lucía Aniano.

#### 224 **References**

- 225 Appleby, M. C. (1980): Social rank and food access in red deer stags. *Behaviour* 74: 294-309.  
226 Barrette, C., Vandal, D. (1986): Antler size and access to food in Snow-bound wild woodland  
227 Caribou. *Behaviour* 97: 118-146.  
228 Bebić, N., McElligott, A.G., (2006): Female aggression in red deer: does it indicate  
229 competition for mates? *Mammalian Biology* 71: 347-355.  
230 Belovsky, G.E., Slade J.B. (1986): Time budgets of grassland herbivores: body size  
231 similarities. *Oecologia* 70: 53-62.

- 232 Cederlung, G. (1989): Activity patterns in moose and roe deer in a north boreal forest.  
233 Holarctic Ecology 12: 39-45.
- 234 Ceacero, F., García, A.J., Landete-Castillejos, T., Bartošová, J., Bartoš, L., Gallego, L.  
235 (2012): Benefits for dominant red deer hinds under a competitive feeding system: food access  
236 behavior, diet and nutrient selection. PLoS ONE 7: e32780.
- 237 Gonzalez, S. & Merino, M.L. 2008. *Ozotoceros bezoarticus*. The IUCN Red List of  
238 Threatened Species. Version 2014.3. <[www.iucnredlist.org](http://www.iucnredlist.org)>. Downloaded on 17.09.2014
- 239 Clutton-Brock, T. H., Albon, S. D., Gibson, R. M. (1979): The logical stag: adaptive aspects  
240 of fighting in red deer (*Cervus elaphus L.*). Animal Behaviour 27: 211-225
- 241 Clutton-Brock, T.H., Guinness, F.E., Albon, S.D. (1982): Red Deer: Behavior and Ecology of  
242 Two Sexes. University of Chicago Press, Chicago.
- 243 Combellas, J., Baker, R.D., Hodgson, J. (1979): Concentrate supplementation, and the  
244 herbage intake and milk production of heifers grazing *Cenchrus ciliaris*. Grass and Forage  
245 Science 34: 303-310.
- 246 Demaría, M.R., Mcshea W.J., Koy K., Maceira N.O., (2003): Pampas deer conservation with  
247 respect to habitat loss and protected area considerations in San Luis, Argentina. Biological  
248 Conservation 115: 121–130.
- 249 Espmark, Y. (1964): Studies in dominance-subordination relationship in a group of semi-  
250 domestic reindeer (*Rangifer tarandus*). Animal Behaviour 12: 420–426.
- 251 Ferreira, L.M.M., Celaya, R., Benavides, R., Jáuregui, B.M., Garcia, U., Santos, A.S., Garcia,  
252 R.R., Rodrigues, M.A.M., Osoro, K. (2013): Foraging behaviour of domestic herbivore  
253 species grazing on heathland associated with improved pasture areas. Livestock Science 155:  
254 373-383.

- 255 Freitas-de-Melo, A., Morales-Piñeyrua, J.T, Ungerfeld, R. (2013): Agonistic male-female,  
256 and female-female behaviour in pampas deer (*Ozotoceros bezoarticus*). North-Western  
257 Journal of Zoology 9: 127-130.
- 258 Gregorini, P. (2012): Diurnal grazing pattern: its physiological basis and strategic. Animal  
259 Production Science 52: 416-430.
- 260 Gregorini, P., Dela Rue, B., Pourau, M., Glassey, C., Jago, J. (2013): A note on rumination  
261 behaviour of dairy cows under intensive grazing systems. Livestock Science 158: 151-156.
- 262 Hamel, S., Côté, S. (2008): Trade-off in activity budget in an alpine ungulate: contrasting  
263 lactating and nonlactating females. Animal Behaviour 75: 217-227.
- 264 Holand, O., Weladji, R.B., Gjostein, H., Kumpula, J.M., Smith, M.E., Nieminen, M., Røed, K.  
265 (2004): Reproductive effort in relation to maternal social rank in reindeer (*Rangifer*  
266 *tarandus*). Behavioral Ecology and Sociobiology 57: 69–76.
- 267 Jackson, J.E., Langguth, A., (1987): Ecology and status of pampas deer (*Ozotoceros*  
268 *bezoarticus*) in the Argentinian pampas and Uruguay. pp. 402–409. In: Wemmer C. (ed.),  
269 Biology and Management of the Cervidae. Smithsonian Institution Press, Washington, DC.
- 270 Jackson, J., Giullieti, J. (1988): The food of pampas deer *Ozotoceros bezoarticus celer* in  
271 relation to its conservation in relict natural grassland in Argentina. Biological Conservation  
272 45: 1-10.
- 273 Jungius, H. (1976): Status and distribution of threatened deer species in South America.  
274 Report to SSC/IUCN deer group. World Wildlife Foundation Yearbook. Gland, Switzerland  
275 76: 203-217.
- 276 Lovari, S., Rosto, G. (1985): Feeding rate and social stress of female chamois foraging in  
277 groups. pp. 102-105. In: Lovari S. (ed.): The biology and management of mountain ungulates.  
278 Croom Helm, London, United Kingdom.

- 279 Morales-Piñeira, J.T., Ciappesoni, G., Ungerfeld, R. (2014): Social rank and reproductive  
280 performance of pampas deer females (*Ozotoceros bezoarticus*, Linnaeus, 1958). Behavioural  
281 Processes 105: 49-52.
- 282 Rook, A.J, Huckle C.A. (1997): Activity bout criteria for grazing dairy cows. Applied Animal  
283 Behaviour Science 54: 89-96.
- 284 Schaefer, J.A., Messier, F. (1996): Winter activity of muskoxen in relation to foraging  
285 conditions. Ecoscience 3: 147-153.
- 286 Segabinazzi, L.R., Glasenapp de Menezes, L.F., Kruger da Silva, C.E., Martinello, C., Boito,  
287 B., Molinete, M.L. (2014): Diurnal ingestive behavior of Holstein calves reared in different  
288 systems: feedlot or pasture. Acta Scientiarum, Animal Sciences 36: 225-231.
- 289 Sowel, B.F., Mosley, J.C., Bowman, J.G.P. (1999): Social behavior of grazing beef cattle:  
290 implications for management. Proceedings of the American Society of Animal Science,  
291 Department of Animal Range Science, Montana State University, Bozeman 59717.
- 292 Thouless, C.R., Guinness, F.E. (1986): Conflict between red deer hinds: the winner always  
293 wins. Animal Behaviour 34: 1166-1171.
- 294 Thouless, C.R. (1990): Feeding competition between grazing red deer hinds. Animal  
295 Behaviour 40: 105-111.
- 296 Ungerfeld, R., Gonzalez-Pensado, S., Bielli, A., Villagran, M., Olazabal, D., Perez, W.  
297 (2008): Reproductive biology of the pampas deer (*Ozotoceros bezoarticus*): a review. Acta  
298 Veterinaria Scandinavica 50: 16 pp.
- 299 Ungerfeld, R., Freitas de Melo, A. (2013): Pampas deer (*Ozotoceros bezoarticus*) male-  
300 female agonistic behavior toward high and low social ranked females. Acta Ethologica 17:  
301 167-171.

- 302 Ungerfeld, R., Cajarville, C., Rosas, M.I., Repetto, J. (2014): Time budget differences of  
303 high- and low- social rank grazing dairy cows. *New Zealand Journal of Agricultural Research*  
304 57: 122-127.
- 305 Van Soest, P.J. (1994): *Nutritional ecology of the ruminant*. Second edition. Cornell  
306 University Press.
- 307 Verme, L.J. (1983): Sex ratio variation in *Odocoileus*: a review. *Journal of Wildlife*  
308 *Management* 47: 573–582.
- 309

North-western Journal of Zoology  
Accepted paper - until proofing

310 **Figure captions:**

311 Figure 1. Low ranked(--♦--) and high ranked (—□—) pampas deer females locomotor  
312 activities during the day. A) Percentage of females lying; B) Percentage of females standing;  
313 and C) Percentage of females walking (mean ± SEM). Letters represents moments were  
314 P<0.005. Grey line represents time of ration supplementation.

315 Figure 2. Low ranked (--♦--) and high ranked (—□—) pampas deer females feeding activity.  
316 A. Percentage of females grazing; B. Percentage females eating ration; and C. Percentage of  
317 females browsing (mean ± SEM). Letters represents moments were P<0.05. Grey line  
318 represents time of ration supplementation.

319 Figure 3. Low ranked (--♦--) and high ranked (—□—) percentage of pampas deer females  
320 ruminating (mean ± SEM). Letters represents moments were P<0.05. Grey line represents  
321 time of ration supplementation.

322

323

324 **7. Tables and Figures**

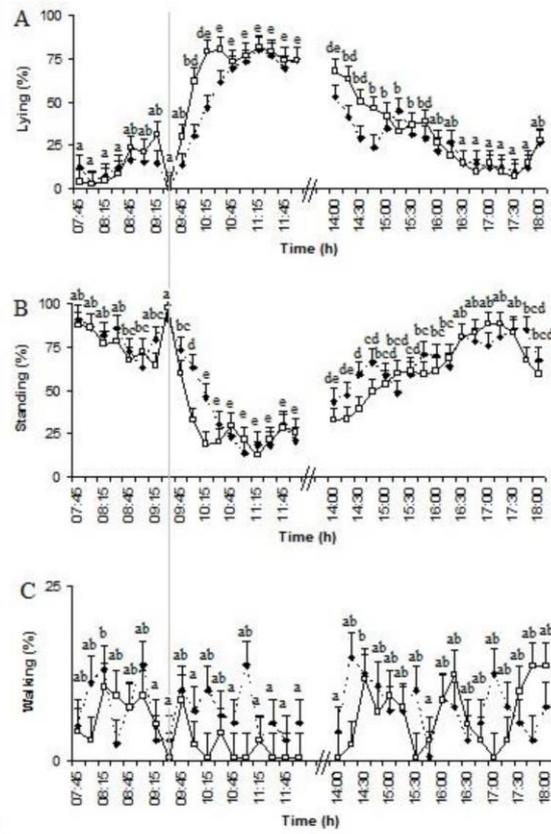
325

326 Table 1. Percentages of observations in which high or low-ranked pampas deer females were  
 327 performing each activity (mean  $\pm$  SEM).

	High ranked	Low ranked	SEM	P value
Locomotor activities				
Lying	37.7	31.6	1.9	0.033
Standing	56.2	60.6	1.9	0.1
Walking	5.1	7.3	0.8	0.05
Running	0.33	0.13	0.15	ns
Feeding activities				
Grazing	39.1	41.9	2.1	ns
Browsing	2.0	1.8	0.5	ns
Eating ration	8.7	8.4	0.7	ns
Ruminating	4.9	3.4	0.7	ns

345

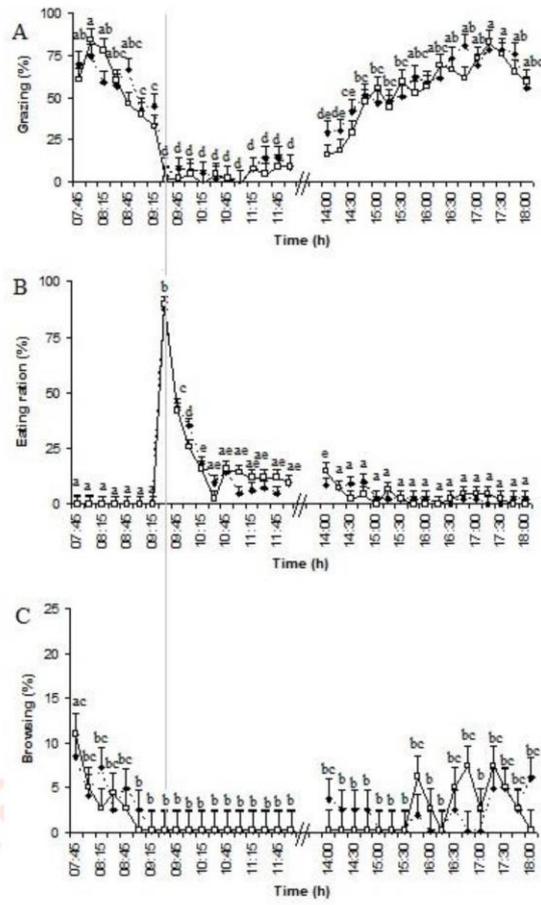
346 Fig 1



347

348

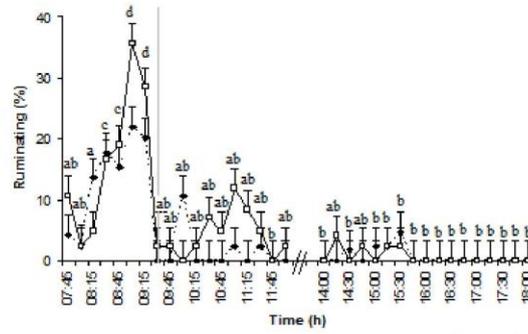
349 Fig 2



350

351

352 Fig 3.



353

North-western Journal of Zoology  
Accepted paper - until proofing