

UNIVERSIDAD AUSTRAL DE CHILE
FACULTAD DE CIENCIAS VETERINARIAS

Instituto de Ciencias Ecológicas y Evolutivas
Facultad de Ciencias

ESTABLECIMIENTO DE JERARQUÍA Y NIVEL DE SOCIABILIDAD EN PUDÚES
(*Pudu puda*) BAJO CONDICIONES DE SEMICAUTIVERIO

Memoria de Título presentada como parte
de los requisitos para optar al TÍTULO DE
MÉDICO VETERINARIO

STEPHANIE MARIANNE PINCHEIRA FUENTES

VALDIVIA-CHILE

2013

PROFESOR PATROCINANTE

Mauricio Rodrigo Soto Gamboa

PROFESORES INFORMANTES

Paulo Corti González

Gerardo Acosta Jamett

FECHA DE APROBACIÓN: 03 de Septiembre 2013



A mi familia y amigos
por el gran cariño y
apoyo en esta etapa.

ÍNDICE

Capítulo	Páginas
1. RESUMEN.....	1
2. SUMMARY.....	2
3. INTRODUCCIÓN.....	3
4. MATERIAL Y MÉTODO	8
5. RESULTADOS	12
6. DISCUSIÓN	16
7. REFERENCIAS	21
8. ANEXOS.....	23
9. AGRADECIMIENTOS.....	28

1. RESUMEN

La formación y mantención de sistemas sociales es una estrategia frecuentemente utilizada en la naturaleza. En este sentido, se ha propuesto que surge en respuesta a beneficios asociados a la vida en grupo, y/o a restricciones ambientales que obligan a la vida en grupo. La mayor parte de los ungulados presentan vida en grupo y formación de sistemas sociales, que abarcan desde la vida en pareja hasta sistemas de grupos complejos donde se diferencian por edad, sexo, estado reproductivo.

El pudú (*Pudu puda*) es uno de los tres ciervos nativos presentes en Chile. Es un ciervo de pequeño tamaño que habita en los bosques templados lluviosos. Es una especie considerada en categoría vulnerable (VU) por la UICN ya que presenta diferentes amenazas que afectan en número y distribución de la población silvestre. Se ha descrito que esta especie es de hábitos crepusculares y se desconoce las características de su sistema social. De esta forma, el objetivo de este estudio es determinar la existencia de relaciones jerárquicas y el nivel de sociabilidad en esta especie de cérvido. Como es una especie difícil de ver en su medio natural, el estudio se realizó con pudúes mantenidos en un área de semicautiverio.

Las observaciones se registraron entre octubre de 2011 y mayo del 2012 en el Centro de Reproducción y Conservación del Pudú “Sendero del pudú”, perteneciente a la forestal Valdivia S.A, ubicado en Cayumapu, Valdivia. Este sitio se caracteriza por una zona de uso intensivo forestal pero manteniendo áreas de conservación de bosque nativo. El registro de las observaciones se realizaron de dos formas: I) observaciones directas con muestreo de barrido con registro instantáneo y II) Grabaciones de video en los comederos. Intervenimos la disponibilidad de alimento para potenciar la competencia por el concentrado de forraje, así observar y cuantificar las interacciones de los individuos.

Los resultados indican que los animales observados no presentan estructura jerárquica mediada por dominancia y no obedece a un modelo de estructura lineal. En el análisis de grupos, los pudúes no se agrupan en manadas y no comparten áreas específicas al momento de la alimentación. En conclusión, no encontramos afinidad entre individuos y asociación al área de alimentación. Finalmente se discuten las conductas ecológicas del pudú y las implicancias para la conservación.

Palabras clave: jerarquía social, dominancia, *Pudu puda*, sociabilidad.

2. SUMMARY

ESTABLISHMENT OF HIERARCHY AND LEVEL OF SOCIABILITY UNDER SEMI-CAPTIVITY CONDITIONS IN PUDUES (*Pudu puda*)

The formation and maintenance of social systems is a strategy often used in nature. In this way, it has been proposed that arises in response to benefits associated with group living, and/or environmental constraints that force the group life. Most ungulates present life in groups and formation of social systems, ranging from pairs to complex group systems differing by age, sex and reproductive status.

The pudu is one of the three native deer that inhabits in Chile. It is a small deer that associated to tempered rainforests. This species is considered vulnerable by IUCN. It has been reported that this species is nocturnal and characteristics of their social system are unknown. In this work the goal was to determine the existence of hierarchical relationships and the level of sociality in this deer species. It is a difficult species to observe in its natural environment, then the study was conducted with pudu kept in an area of semi-captivity.

The observations were recorded between October 2011 and May 2012 at the Center of Reproduction and Conservation "Pudu Path", located in Cayumapu-Valdivia, Chile. This site is characterized by intensive forest area while maintaining conservation areas of native forest. The observations were recorded in two ways: I) direct observation II) video recordings.

The results indicate that animals have no hierarchical structure mediated by dominance and does not follow a linearly in the social context. In the association analysis, pudu were not grouped in herds and do not share specific areas at feeding time. In conclusion, we found no association between individuals and the feeding area. Finally, we discuss the behavior of pudu and implications for conservation.

Key words: social hierarchy, dominance, *Pudu puda*, sociability.

3. INTRODUCCIÓN

3.1 ANTECEDENTES BIBLIOGRÁFICOS

Los sistemas sociales se presentan en una gran diversidad de especies que incluyen invertebrados como insectos hasta mamíferos como primates, cetáceos, carnívoros y ungulados (ej. Glickman y col 1997, Kappeler y Van Schaik 2002, Whitehead 2008). A su vez, estos sistemas pueden variar en complejidad, número y tipo de interacciones y temporalidad de las asociaciones. De esta forma, el estudio de los sistemas sociales no ha sido fácil de establecer, y no existe una unificación de los criterios para poder definirlo.

El concepto de sociedad o sistema social, en la actualidad está referido a un grupo de animales conespecífico que interactúan con mayor regularidad entre ellos que con otros individuos. Estas sociedades se caracterizan por agrupaciones de composición variable, existiendo desde animales solitarios hasta animales que forman numerosas y complejas sociedades (Whitehead 2008). Un ejemplo de ello, son las denominadas eusociedades que corresponden a los más altos niveles de organización social, además tradicionalmente se caracterizan por una división del trabajo reproductivo y el cuidado parental cooperativo.

Kappeler y Van Schaik (2002) reconocen en un sistema social dos componentes: la I) organización social; que considera el número, composición y cohesión espacio-temporal de los individuos que componen el grupo y la II) estructura social que corresponde a la naturaleza de las interacciones entre los individuos que conforman el grupo. En este caso, se considera la organización social, sistema social y sociedad como sinónimos de estructura social, que es una síntesis del cómo los individuos interactúan entre sí (Hinde 1976). Reconociendo que el plano fundamental o lo más importante de una población es la interacción.

Cabe mencionar que los niveles de estructuración social se relacionan con los sistemas de apareamiento. Estos sistemas de apareamiento pueden ser monogámico, poligámico, poliándrico o promiscuo y dependiendo de estas estrategias reproductivas será el nivel de estructuración. Se sabe que los animales monogámicos presentan una baja interacción social, ya que se organizan por pareja a diferencia de los sistemas polígamos que establecen agrupaciones de tamaño variables de individuos con una alta gama de posibles interacciones entre ellos (Kappeler y Van Schaik 2002).

De acuerdo a la definición de Hinde (1976) para el estudio de la estructura social, una interacción se desarrolla cuando un individuo se dirige hacia otro o afectando el comportamiento de otro. Por ejemplo, en un enfrentamiento agonista todos los elementos (contacto físico, movimiento, vocalizaciones, heridas) son una interacción, logrando distinguir tres tipos de comportamientos sociales; filiativo, agonista y sumisión.

Las conductas filiales promueven nexos entre los individuos e incluyen todas aquellas conductas sociales que promueven la cohesión entre individuos, mientras que el comportamiento agonista son interacciones competitivas o de conflicto de intereses, usadas para referirse a cualquier

actividad que incluya agresión a diferencia de la sumisión que son conductas que tienen la función de apaciguamiento (Whitehead 2009).

En las especies sociales, la conducta filiativa puede entregar diferentes niveles de asociación, permitiendo que los individuos actúen de modo de minimizar costos e incrementar sus beneficios. Distinto del comportamiento agonista que permite la existencia de individuos que ganan la mayoría de los enfrentamientos generando una asimetría social. Ésta asimetría está relacionada a la dominancia, por ende a los individuos se les clasifica por dominantes y subordinados. Estos individuos intentan obtener los máximos beneficios y que los costos los asuman otros integrantes del grupo estableciendo los sistemas de dominancia.

El rango social de cada individuo da como resultado una estructura jerárquica. Entendiendo por jerarquía un ordenamiento que está definida de acuerdo a la posición social de cada individuo, la cual es aceptada o tolerada por todos los animales al interior del grupo (Mosley 1999, Hewitt y col 2009). Esta jerarquía de dominancia una vez establecida minimiza los conflictos y evitan la agresión dentro del grupo, lo que reduce el gasto de energía y el riesgo de lesión (Marchinton y Hirth 1984). La jerarquía proporciona determinadas ventajas a los animales dentro de un grupo, permitiendo que accedan de forma más organizada a los distintos recursos. Sin embargo, su distribución entre los integrantes del grupo no es igualitaria y depende de la posición que ocupe cada individuo en esa unidad social. Afectando la duración, cohesión y composición de un grupo.

Las diferencias en el estatus de dominancia se reflejan en una mejor adquisición de los recursos, mayor acceso a la reproducción o menor depredación, y pueden estar relacionadas con influencias externas a la interacción, tales como el parentesco o factores fenotípicos como el tamaño corporal o la edad (Mosley 1999). Estas jerarquías sociales, se han descrito en diferentes especies de mamíferos, como por ejemplo en las hienas (*Crocuta crocuta*) (Glickman y col 1997). Las jerarquías son limitadas también a un solo sexo dentro de una especie, como el caso del arruí (*Ammotragus lervia*) donde existe una segregación de sexos en época no reproductiva y la dominancia es ejercida por parte de las hembras y la variación del rango es afectada por factores próximos como apareamiento, parto y destete de las crías (Cassinello 1995).

Se ha descrito que la formación y estabilidad de las relaciones jerárquicas pueden establecerse a partir de atributos intrínsecos de los individuos (ej. tamaño corporal, tamaño de astas, edad), y de esta forma, la jerarquía se establece “*a priori*” antes de que ocurra cualquier interacción. Por el contrario, las jerarquías pueden establecerse en función del contexto social en el cual los individuos se encuentran insertos, de manera que las relaciones sociales no están determinadas por los atributos de los individuos (Chase y col 2002). Sobre esa base, las consecuencias de la formación de jerarquías dentro de un grupo puede variar en función de la naturaleza de las interacciones, y puede tener profundas implicancias en términos de estabilidad social y éxito reproductivo de los individuos que la conforman (Chase y col 2002).

Las especies consideradas como “sociales” suelen agruparse en grupos de diferentes tamaños y composición. En ungulados, la mayoría viven en grupos que pueden ir desde un par a varios miles de individuos; sin embargo, algunas especies presentan vida solitaria (Kleiman y col 2003).

Muchos son los factores que influyen en el tamaño de un grupo y han sido objeto de estudio en muchas especies de ungulados. El tamaño del grupo, puede estar relacionado con la densidad de la cobertura de sotobosque dentro del hábitat; donde en ambientes abiertos se tiene a observar grandes rebaños de especies de ungulados, mientras que las especies de vida solitaria se observan en ambientes cerrados (Jarman 1974, Kleiman y col 2003). La abundancia y calidad de los recursos alimenticios también se ha relacionado y es un factor determinante de la conducta social de ungulados, documentándose variaciones en la formación de grupo y dispersión frente a cambios en el ambiente (Jarman 1974, Brashares y Arcese 2002).

El sexo, también constituye un factor influyente, sobre todo en especies que son polígamas y presentan diferencia de tamaño corporal entre sexos o dimorfismo sexual (machos mayores y hembras menores) (Ruckstuhl y Neuhaus 2002). Los machos y las hembras son sexualmente segregados es decir, machos y hembras viven en grupos separados durante la mayor parte del año, formando grupos mixtos sólo durante la época de apareamiento. Una de las hipótesis que se ha propuesto sobre esto, es que ambos sexos tienen diferentes requerimientos para la alimentación y hábitat de protección contra depredación. Es decir, las hembras adultas necesitan áreas seguras para criar que estén relativamente a salvo de los depredadores, incluso zonas con condiciones forrajeras más pobres. Aunque, estas también necesitan suficientes alimentos de alta calidad para la lactancia, por lo que deben equilibrar el riesgo de depredación de sus crías en contra de sus propias necesidades alimentarias. En cambio, los machos necesitan comida abundante y de alta calidad para que puedan maximizar su crecimiento y condición corporal para competir con otros machos por las hembras. A menudo, estos diferentes requerimientos sólo pueden cumplirse en diferentes hábitats, lo que lleva a la segregación sexual (Ruckstuhl y Neuhaus 2002, Kleiman y col 2003).

De esta forma, el describir y entender la naturaleza y atributos de un sistema social son fundamentales para poder entender procesos ecológicos que pueden ser determinantes para la subsistencia de una especie bajo diferentes contextos ambientales. Por este hecho, nuestro modelo de estudio se centró en el pudú, uno de los ciervos nativos presente en Chile, del cual se tiene escaso conocimiento sobre su comportamiento social, y particularmente se desconoce la naturaleza de las interacciones sociales y sobre las características de su sistema social.

3.2 MODELO DE ESTUDIO

3.2.1 Generalidades y características

El pudú es un mamífero perteneciente al Orden de los Artiodáctilos, familia Cervidae y subfamilia Capreolinae. El género está representado por dos especies; el pudú del sur, ciervo nativo de los bosques de Chile y Argentina, y el pudú del norte (*mephistophiles*) que es un habitante de las zonas andinas de Colombia, Ecuador y Perú. En Chile, el pudú se distribuye ampliamente entre los 35° 10' latitud sur (Río Mataquito y Lontué) y 46° 45' sur (Lago General Carrera, Península de Esmeralda y Laguna San Rafael) hasta los 1700 m de altura tanto en la cordillera de la Costa como de los Andes. Es más común observarlo entre las regiones del Bio-Bio y los Lagos incluyendo la isla de Chiloé limitado al bosque templado lluvioso del sur de Chile (Jiménez 2010).

Es un ciervo de pequeño tamaño, con 40 cm de altura a la cruz, coloración de pelaje agoutí, fenotipo robusto y extremidades cortas, siendo las traseras un poco más largas que las delanteras,

son características que lo ayudan a moverse fácil y sigilosamente en el sotobosque espeso. En matorrales de quilas (*Chusquea sp*) construye túneles por los cuales se desplaza rápidamente. Ramonea en forma selectiva sobre plantas dicotiledóneas especialmente en los claros y bordes del bosque y rara vez se expone en terrenos más abiertos (Jiménez 2010).

Su estado de conservación se encuentra en categoría vulnerable por la UICN y aparece en el apéndice I de CITES. En Chile es protegido mediante la ley N° 19.473 sobre la caza, comercio, transporte o posesión. Dentro de las problemáticas que presenta esta especie, está la pérdida de su hábitat en cuanto a modificaciones (fragmentación) y destrucción, como consecuencia de la tala, quema de bosques nativos y sustitución por plantaciones exóticas. Adicionalmente, la persecución y ataques de perros y atropellos de automóviles, han llevado a la disminución en número y distribución del pudú (Hershkovitz 1982, Jiménez 2010).

3.2.2 Comportamiento social

Se conoce poco de la conducta y ecología del pudú (Eldridge y col 1987, Cortes y col 1988). Los machos mantienen ámbito de hogar que van de 10 a 20 há, que pueden ser ocupados por más de una hembra (Eldridge y col 1987) pero también se describen uso de hábitat hasta 200 há. La principal actividad la realizan durante el crepúsculo y ocasionalmente se ven animales activos a plena luz del día. Es un animal críptico, con un pelaje adaptado al camuflaje dentro del bosque y poco dimorfismo sexual (los machos son parcialmente más grandes que las hembras). Probablemente, se limita al territorio determinado por el grupo familiar o a la búsqueda de nuevos territorios con mejores recursos. No forman rebaño y rara vez se encuentran grupos de más de tres individuos (Hershkovitz 1982).

En cautividad se ha documentado posiciones jerárquicas constituidas por machos dominantes, subordinados, subadultos y en el más bajo orden jerárquico a hembras y juveniles, reconociendo despliegues de sumisión de distinta intensidad y una dominancia social (Cortes y col 1988). Sin embargo, estas observaciones son cualitativas y no se ha evaluado realmente los sistemas sociales.

Considerando la necesidad y el vacío atingente al comportamiento de estos cérvidos, en particular sobre su sistema social. Se realizó un estudio con pudúes mantenidos en semicautiverio, con el fin de determinar algunos aspectos referentes al comportamiento social y aportar con el conocimiento de esta especie.

3.3 HIPÓTESIS Y OBJETIVOS

3.3.1 Hipótesis

Si las características de uso de hábitat son determinantes en el nivel de sociabilidad en los cérvidos, es de esperar que el Pudú, caracterizado como habitante frecuente en bosques cerrados con alta densidad de sotobosque no presente sistemas complejos de interacciones sociales, sino que presente sistemas sociales de tipo solitario.

3.3.2 Objetivos

3.3.2.1 Objetivo general

- Determinar si existe formación de jerarquía social en pudúes mantenidos en semicautiverio y evaluar si ésta es establecida por dominancia o sumisión entre los individuos. Además, cuantificar el nivel de sociabilidad del grupo.

3.3.2.2 Objetivos específicos

- Determinar si existe formación de jerarquías sociales dentro de una población de pudúes
- Determinar si la formación de jerarquía es mediada por interacciones de dominancia, afiliación y/ subordinación
- Determinar la naturaleza de la organización social de lo pudúes en semicautiverio.

4. MATERIAL Y MÉTODOS

4.1 SITIO DE ESTUDIO

El presente estudio se realizó entre octubre de 2011 hasta mayo del 2012 en el Centro de Reproducción y Conservación del Pudú “Sendero del Pudú”, perteneciente al vivero “Los Castaños” de la Forestal Valdivia S.A, ubicado en Cayumapu, a 25 km al norte de Valdivia (Fig.1).



Figura 1. Vista parcial del “Sendero del pudú”, Cayumapu, Valdivia.

Este sitio se caracteriza por una zona de uso intensivo forestal (plantación exótica y viveros), manteniendo áreas de conservación de bosque nativo. El área donde se realizó el estudio corresponde a un fragmento de bosque nativo dividido a través de un cerco de malla de alambre. El primer segmento, es el de mayor espacio y corresponde al corral de mantención de los animales y es donde se ubica el sendero. El segundo segmento, es un corral con fines de pre-liberación de una hectárea aproximadamente, destinada para aquellos animales con posibilidades de reinsertión al medio en los años que inició el proyecto del sendero del Pudú.

4.1.1 Características y manejo de los animales

Se trabajó con un total de 24 pudúes identificados con aretes de colores de distintas combinaciones correspondientes a 11 machos y 13 hembras. Los animales registrados con el número 21, 22 y 23 corresponden a juveniles de año y medio. Los cervatillos nacidos durante el estudio fueron dos las identificadas con el número 25, 26 y 27 (Anexo 8.1). Su alimentación se basó en concentrado de forraje, dos veces al día (mañana y tarde), agua a libre disposición y ramoneo de las especies vegetales presentes en el sitio.

4.2 MÉTODOS

4.2.1 Descripción del uso de espacio y nivel de asociación entre individuos

Para comenzar a registrar las observaciones, el sendero fue dividido en seis sectores para registrar distribución espacial e interacciones. Las observaciones directas fueron registradas después de un período de reconocimiento de los animales a una distancia de 5 a 10 metros con binoculares 8 x 30 desde lugares seleccionados para minimizar que los animales detectaran la presencia del observador.

Los recorridos se realizaron desde las 8:00 am hasta las 12:00 horas, luego se realizaron grabaciones bajo el control de la disponibilidad del concentrado, con el fin de registrar las interacciones que se producían durante la alimentación entre las 12:00 y 13:00 horas de inicio, con duración de 4 horas. Las cámaras utilizadas fueron cámaras trampas (Bushnell) que registraron videos de 1 minuto de duración configuradas a intervalos de 1 segundo. La disposición de éstas fue, una cámara cercana al comedero ubicada a 2 metros de distancia a una altura no más de 1 metro y otra con mayor enfoque de área ubicada a mayor altura.

Al comenzar el muestreo, en cada recorrido se registró la fecha, la hora, el sector donde se encontraban los animales y la identificación de ellos, teniendo en cuenta que se encontraban más próximos o agrupados durante la alimentación (forrajeo), de igual forma se registró los individuos que se encontraban solitarios. Se utilizó el muestreo de barrido con registro instantáneo (Martin y Bateson 1993) y a partir de estos registros se formó una matriz de interacciones filiativas (Anexo 8.3.3).

4.2.2 Análisis de datos de las asociaciones

Para describir las asociaciones entre pares de individuos se utilizó el índice de relación simple. Este índice estima la proporción de tiempo que un par de individuos (A y B) pasan en asociación y se calcula para cada par de individuos con la siguiente fórmula:

$$iA = \frac{X}{X + Y_{AB} + Y_A + Y_B}$$

Dónde:

X: es el número de periodos de observación durante el cual A y B están asociados

Y_{AB} : es el número de periodos de observación de A y B identificados pero no asociados

Y_A : es el número de periodos de observación en el que solo A se identificó

Y_B : es el número de periodos de observación en los que solo B se identificó

El rango para este índice es de 0 a 1, donde un valor 0 indica que no existe ninguna relación y 1 es un ajuste perfecto. El método para mostrar los índices de asociación es el análisis de grupos, donde muestra los individuos ordenados de acuerdo a sus relaciones de asociación espacial en un dendrograma o también llamado diagrama de árbol (Whitehead 2008).

4.2.3 Evaluación de interacciones

Las observaciones se realizaron de dos formas. I) Para evaluar la asociación o formación de grupos entre los individuos, se llevó a cabo un total de 60 horas de observación directa durante 15 días con un total de 150 asociaciones. II) Para observar y cuantificar el comportamiento agonista, sumisión y de filiación, se realizaron grabaciones de video registrándose un total de 383 interacciones sociales, de los cuales 73 fueron estados de agresión, 193 de sumisión y 117 de filiación (Martín y Bateson 1993).

En el registro de los estados se consideró quien inicia la interacción (emisor) y con quien se establece la interacción (receptor). Para cumplir nuestro primer objetivo específico y para cuantificarlos consideramos como estado de agresión todos aquellos eventos agonistas como golpes de astas designados por una letra (g), desplazamiento físico (f), marcaje de territorio (m) y otras agresiones observadas no catalogadas (a) como patadas (Tabla 1). Los golpes de astas corresponden cuando un individuo embiste fuertemente chocando la cabeza con otro o atacando por el flanco, empujándolo hasta que cede o se retira. El desplazamiento físico ocurre al embestir y al ataque físico entre dos individuos. Para el marcaje del territorio se consideró escarbar la tierra al momento de avistar un oponente o contrincante.

Para el estado de sumisión se incluyó en el registro el desplazamiento no físico (n), echarse (e), esperar (w) y otras sumisiones observadas no catalogadas (s) (Tabla 1). En cuanto al desplazamiento no físico se estimó cuando un individuo llega con imposición y asusta al individuo o al grupo resultando con la huida o desplazamiento del lugar. El echarse se refiere al estar agazapado y ocurre al momento de la llegada de un individuo de carácter superior y se reconoce ya que el individuo se echa con el vientre y el pecho pegado al suelo. Esperar, se refiere al individuo que permanece inseguro de acercarse a otro o más individuos y observa con cuidado su turno para alimentarse.

Para el registro del comportamiento de filiación se consideraron los acercamientos (c), los lamidos (l) y otras conductas filiales (o) como olfatear (Tabla 1). Los acercamientos se refieren a los reencuentros entre individuos que no representan amenazas y los lamidos corresponden a actos de acicalamiento entre individuos con afinidad social, ver Anexo 8.2.

Tabla 1. Interacciones sociales observadas y clasificadas en los estados de agresión, sumisión y filiación desarrolladas por los pudúes.

Agresión	código	Sumisión	código	Filiación	código
Golpes de astas	g	Desplazamiento no físico	n	Acercamientos	c
Desplazamiento físico	f	Echarse	e	Lamidos	l
Marcaje de territorio	m	Esperar	w	Otra filiación	o
Otras agresiones	a	Otra sumisión	s		

4.2.4 Análisis de datos de las interacciones

A partir de las interacciones registradas con las grabaciones de video, se procedió a la confección de matrices sociométricas (matrices asimétricas de interacción), donde las filas corresponden al emisor y las columnas al receptor de cada interacción. Se confeccionaron tres tipos de matrices, en función del tipo de interacción: a) matriz de interacciones agonistas, b) matriz de interacciones de sumisión y c) matriz de interacciones filiativas (Anexo 8.3).

Para determinar matemáticamente la formación de jerarquía en el grupo de pudú, se trabajó con las matrices de interacción agonísticas y de sumisión para calcular el índice de linealidad. Para ello se utilizó la fórmula de de Vries (1995):

$$h = \left(\frac{12}{n^3 - n} \right) \sum_{a=1}^n \left[v_a - \frac{(n-1)}{2} \right]^2$$

$$h' = h + \frac{6}{N^3 - N} x u$$

Dónde:

h = es el índice de linealidad de Landau

N= número de animales en el grupo

Va= número de individuos que el individuo “a” domina

h' = índice de de Vries

u=número de asociaciones desconocidas

Para identificar si existe formación de jerarquía de dominancia, se utilizó el índice de de Vries (1995). El rango varía de 0 a 1, siendo 0 no lineal y 1 perfectamente lineal. Este índice se basa en el de Landau (h), a diferencia de h, corrige el número de relaciones desconocidas. Para la determinación de la significancia (con un $\alpha=0,05$), se realizó remuestreo utilizando 10000 permutaciones (de Vries 1995), y a partir de este estimar los intervalos de confianza al 95 %.

4.2.4.1 Índices de dominancia

Se estimaron tres índices para establecer la posición o rango jerárquico entre los individuos, la proporción de encuentros ganados (PCW), ponderación de Davis (DS) y la modificación de la ponderación de Davis (MDS). La ponderación de Davis corresponde a la estandarización de los encuentros, donde 0 representa una relación simétrica entre individuos. De esta forma, el DS tiene valores positivos, cercanos a 0 y negativos en función si son dominantes (positivo) o sumisos (negativos). Finalmente, la modificación de la ponderación de Davis (MDS) corrige el valor de DS en función del número de interacciones entre diada.

Todos los análisis para definir el nivel de asociación y determinar el establecimiento de jerarquía de los pudúes se llevaron a cabo utilizando el programa SOCPROC, subrutina Matlab (Whitehead 2009).

5. RESULTADOS

5.1 NIVEL DE ASOCIACIÓN ENTRE INDIVIDUOS

Los resultados de las observaciones directas de los animales que se encontraban juntos o asociados a la alimentación se puede observar en el análisis de grupos o dendrograma (figura 2).

En el dendrograma los individuos se unen formando grupos con diferentes niveles de asociación. El mayor índice de asociación alcanzado es 0,5 que corresponde al grupo de color celeste identificados como cervatillos (ID 25 y 27). Un segundo grupo de hembras adultas (ID 12 y 18) con un índice de 0,45, que corresponden posiblemente madre e hija. Un tercer grupo destacado, es una pareja (macho y hembra) con un índice de 0,42 que durante las observaciones compartían áreas similares y generalmente se veía juntos durante la alimentación. No se observan machos asociados en grupos y solo un individuo presenta un índice de asociación de cero, encontrándose aislado.

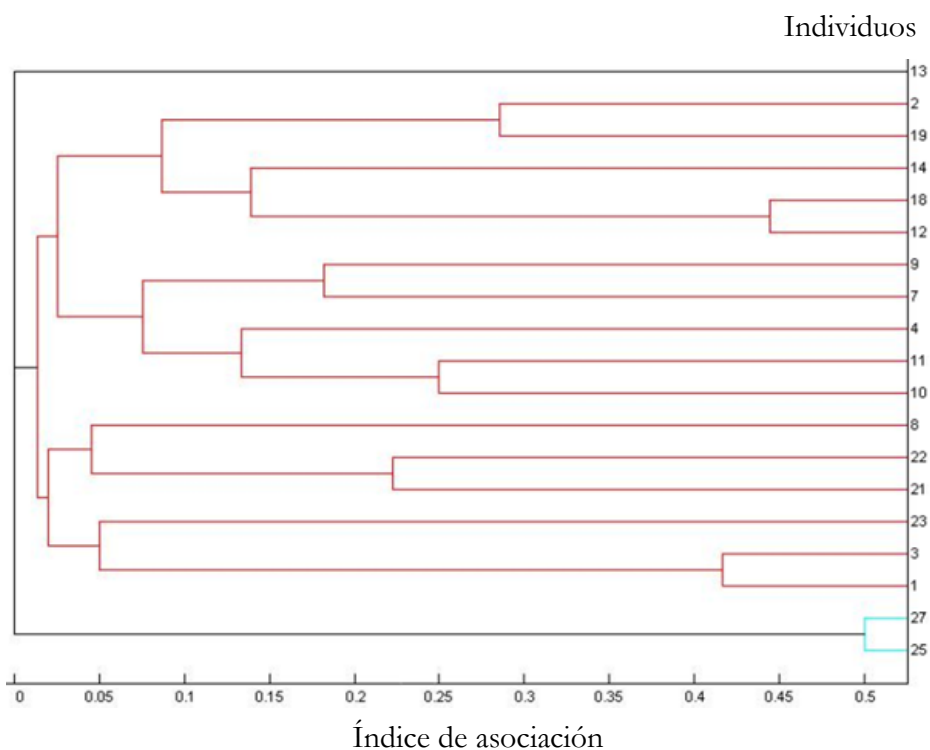


Figura 2. Nivel de asociación de *Pudu pudu* mantenidos ex-situ “Sendero del Pudú”, Valdivia. Dendrograma producido a partir de los índices de asociación de relación simple obtenidos de una matriz de interacciones filiativas (Anexo 8.3.3). Los valores cercanos a 1 corresponden a una mayor asociación entre individuos. El grupo de color celeste corresponde al mayor índice de asociación que corresponde a las hembras identificadas como 25 y 27 nacidas en el periodo de estudio (cervatillos).

5.2 EVALUACIÓN DE LAS INTERACCIONES

5.2.1 Jerarquía de dominancia

La tabla 1 entrega los resultados de los índices de linealidad (h') obtenidos con las matrices de los estados de agresión y sumisión (Anexo 8.3.1 y 8.3.2) entre hembras, entre machos y entre todos los individuos que forman el grupo. El valor de h' para el estado de agresión entre todos los individuos correspondió a 0,14 con $p= 0,3$ y para sumisión los valores de $h' = 0,19$ con $p= 0,05$ entre todos los individuos. Esto sugiere que existiría una leve tendencia a la formación de jerarquía basada en sumisión.

Tabla 2. Índices de linealidad de de Vries (1995) para los estados de agresión y sumisión, “Sendero del pudu”, Valdivia. El asterisco indica un índice significativamente distinto del azar.

Agresión		
	h' (Vries)	p
Hembras	0,21	0,50
Machos	0,22	0,54
Todos	0,14	0,3
Sumisión		
	h' (Vries)	p
Hembras	0,23	0,44
Machos	0,26	0,53
Todos	0,19	0,05*

5.2.2 Índice de dominancia

Los índices de dominancia calculados a partir de la matriz de interacciones de sumisión (PCW, DS y MDS) se muestran en la tabla 2 ordenados según dominancia de cada individuo. En la figura 3, se grafica la ponderación de los encuentros ganados por individuos (PCW), donde se muestra individuos dominantes y subordinados separados por sexo y edad.

Tabla 3. Valores de índice de dominancia para todos los individuos a partir de la matriz de sumisión.

ID	PCW	DS	MDS
8	0,85	39,50	27,99
1	0,74	38,85	26,40
4	0,68	37,46	24,21
9	0,69	29,17	19,88
13	0,58	23,21	10,99
2	0,58	21,81	10,99
23	1,00	14,97	9,41
15	0,86	13,22	6,78
14	0,80	6,69	4,82
18	0,42	-4,66	-5,42
12	0,45	-5,60	-2,68
25	0,00	-5,83	-3,13
24	0,00	-6,00	-3,19
21	0,37	-6,82	-5,76
7	0,37	-7,05	-7,67
5	0,36	-7,70	-7,63
27	0,00	-9,20	-4,34
26	0,00	-9,20	-4,34
11	0,23	-14,14	-7,76
3	0,29	-18,33	-8,81
10	0,32	-24,21	-14,21
19	0,00	-34,53	-22,69
22	0,19	-35,15	-23,31
6	0,09	-36,46	-20,56

A partir de los tres índices calculados, se ordena una escala de la mejor posición de cada uno de los animales, es decir el 8, 1 ó 4 son los animales que ponderan un mejor rango, correspondiendo a los más dominantes, a su vez la 19, 22 ó 6 corresponden a individuos de menor rango social o subordinados.

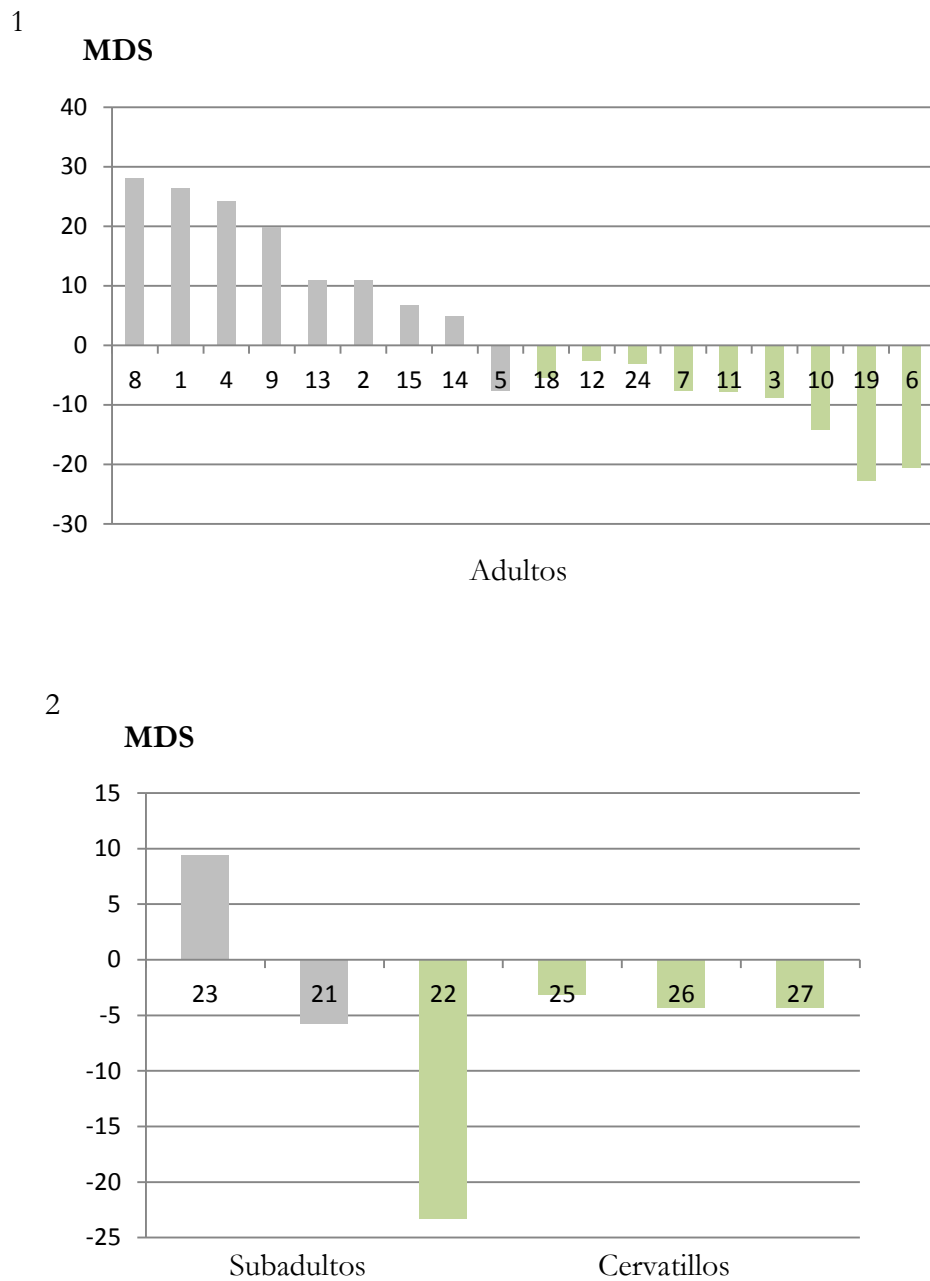


Figura 3. Índice de dominancia (MDS) en pudúes (*Pudu pudu*). Los índices de dominancia fueron calculados a partir de la matriz de interacciones de sumisión (Anexo 8.3.2). El primer gráfico representa los individuos adultos (machos y hembras). El segundo gráfico representa los subadultos y cervatillos. En ambos gráficos los machos corresponden al color gris y las hembras al color verde.

6. DISCUSIÓN

En ungulados altamente sociales las relaciones de dominancia pueden entregar indudables beneficios a aquellos individuos con rangos sociales más altos, generando desequilibrios y proporcionando un mayor acceso a recursos limitados, teniendo como resultado una serie de beneficios frente a los subordinados. Estos individuos o grupos de alto rango, se distribuyen de acuerdo a la utilización preferencial de los recursos del hábitat (ej. alimentos, cubierta). Por otro lado, la competencia social se intensifica a medida que se deterioran las condiciones de los recursos y los animales subordinados son desplazados (Mosley 1999).

El conocimiento acabado de los sistemas sociales es relevante y propicio a considerar para comprender la ecología de la especie. En mi estudio, analicé el comportamiento social de un grupo de pudúes mantenidos en semicautiverio con el objetivo de ver la existencia de una formación jerárquica y determinar el nivel de sociabilidad entre sus congéneres. Luego se presentan fundamentos propuestos para el desarrollo de tales conductas en estos cérvidos.

6.1 NIVEL DE ASOCIACIÓN ENTRE LOS INDIVIDUOS

En el análisis de grupos, los resultados indican que los pudúes estudiados no se agrupan en manadas y no comparten áreas específicas al momento de la alimentación. Datos ya publicados (ej. Eldridge y col 1987) bajo supuestos no cuantificados pero que concuerdan con los resultados obtenidos.

El dendrograma (Figura 2) muestra distintos individuos agrupados en parejas; macho-hembra y hembra-hembra, son las asociaciones más comunes. Los machos aparecen asociados a hembras a mayor distancia dentro del grupo y asociados a más de una. No aparecen machos asociados en grupos. Esto quiere decir, que no hay indicios de afinidad entre machos.

Las crías nacidas en la temporada (noviembre-enero) son las que representaron mayor índice aunque no existe una asociación completa. Se presume que las condiciones de semicautiverio son las causas de esta relación.

6.2 EVALUACIÓN DE LAS INTERACCIONES

6.2.1 Jerarquía de dominancia

En el análisis no se observó formación de jerarquía basado en agresiones (comportamiento agonista), considerando todos los individuos. Esto sugiere que el pudú no se estructura jerárquicamente por agresión y no obedece a un modelo lineal o una escala jerárquica que describa sus relaciones en el contexto social, sino que se establece a partir de relaciones de sumisión. A pesar de que estos resultados son interesantes, considero que no deben extrapolarse a las poblaciones silvestres, ya que el encierro impide que estos animales de menor rango social, pudieran escapar y no enfrentarse a este tipo de interacciones.

La utilización de despliegues de sumisión fue lo que más se observó en lugar de la lucha real o encuentros agonistas en un intento de manipular a un oponente a retirarse y fue mayoritariamente más visto en hembras y subadultos. Las posturas erguidas y romper el suelo (marcaje de territorio) en ninguna oportunidad fue efectiva para ganar un enfrentamiento, terminando el encuentro con la retirada del mismo. El patrón agazapado, parece funcionar al reducir la agresión de un adversario, y fue común verlo en hembras tratando de hacerse lo más pequeñas y menos amenazante posible, lo que evitaría la agresión dentro de los grupos, lo que reduce el gasto de energía y el riesgo de lesión (Marchinton y Hirth 1984).

6.2.2 Índice de dominancia

En la escala social presentada (Tabla 3) a partir de los tres índices de dominancia (PCW, DS y MDS), los machos adulto representan mayor dominancia, siendo los individuos 8 y 1 los que ponderan los primeros lugares. Las hembras no se destacan en dominancia y representan valores negativos o de sumisión. Esto indica que existe una diferencia clara entre machos y hembras en cuanto al comportamiento social, mencionado antes por Cortes y col (1988) existiendo distintos niveles de acuerdo al sexo y la edad. Si se observan, sólo la modificación de la ponderación de Davis (MDS) de la figura 3, en el primer gráfico el macho identificado con número 8, corresponde al individuo de mayor rango. En el segundo gráfico, se destaca el número 23, un subadulto que compete con adultos para demarcar su posición.

6.3 Sistema social y ecología del pudú

El pudú es uno de los ciervos neotropicales que habita en América del Sur. Los ciervos neotropicales ocupan una amplia gama de hábitats. En términos generales, se puede hacer una distinción entre los habitantes de: I) entornos “cerrados” como la corzuela roja (*Mazama americana*) y pudú (*Pudu puda*) y II) los que habitan en los entornos “abiertos”, como el ciervo de las pampas (*Ozotoceros bezoarticus*), ciervo de los pantanos (*Blastocerus dichotomus*). Existiendo de igual forma, especies intermedias como el huemúl (*Hippocamelus bisulcus*) y especies como el ciervo de cola blanca (*Odocoileus virginianus*) que es muy plástica con respecto a los requisitos ambientales y ocupa una gran variedad de hábitats, desde las praderas y sabanas a diversos tipos de bosques, desiertos y ambientes alterados por el hombre, tales como las plantaciones forestales (Merino y Vieira 2010).

Las especies de entornos “cerrados”, morfológicamente se caracterizan por tener pequeño tamaño corporal; astas pequeñas, cuartos traseros relativamente grandes aptos para carreras cortas y saltos, extremidades anteriores más cortas que facilitan el avance en los bosques densos, pequeñas pezuñas; coloración críptica y glándulas anteorbital grandes utilizados para dejar marcas territoriales. Son solitarios o viven en pequeños grupos. A diferencia de las especies de entornos “abiertos”, tienen mayor masa corporal o mayor dimorfismo sexual, astas complejas, aunque sin llegar nunca a la complejidad de los ciervos europeos como ciervo rojo (*Cervus elaphus*) y desarrollo uniforme de las patas traseras y delanteras. Ellos viven en grupos que pueden ser bastante grandes, y hábitat variable según su alimentación (Merino y Vieira 2010).

La morfología del pudú, sería consecuencia de la especialización al uso de ambientes cerrados, generando poco desarrollo del sistema social pero compensando el desarrollo de fuertes relaciones comunicativas de tipo químicas. Esto significa que un animal puede hacer que su presencia sea conocida sin tener que estar presente, siendo útil para las especies que defienden

grandes territorios. Las glándulas producen secreciones químicas odoríferas, ya sea como productos químicos volátiles o material ceroso (Kleiman y col 2003). Estos rastros químicos que aparentemente proporcionan diferentes tipos de información a sus congéneres ya sea, para el reconocimiento de la edad, sexo y estado reproductivo de las hembras, así como también atraer a miembros del sexo opuesto. Esta forma indirecta de comunicación que muy bien puede estar implicada en el fenómeno de separación de sus congéneres (Eisenberg y Mckay 1974), contribuyendo así a la baja sociabilidad en estos ciervos, salvo en época reproductiva.

Se ha documentado, que los ungulados de hábitat dentro del bosque, utilizan la cobertura como mecanismo antidepredatorio (Eisenberg y Mckay 1974, Pays y col 2006). El uso de hábitat “cerrado” para estos animales, tiene una menor probabilidad de ser detectado por los depredadores si viven en grupos pequeños y discretos como lo hace el pudú. En contraste con los grandes ciervos que habitan en espacios “abiertos” (estepas), donde la estrategia es completamente distinta ya que al estar en un grupo grande, la probabilidad de huir se hace menor pero a su vez la probabilidad de que la víctima pueda ser otro miembro del grupo es alta (efecto dilución). Ciertamente, todas las especies tienen cierto grado de flexibilidad en su conducta social, un ejemplo de ello es el oribi (*Ourebia ourebi*), un pequeño antílope africano que utiliza estrategias completamente diferentes frente a variaciones en el ambiente respecto a la abundancia de recursos alimenticios, congregándose en pequeños grupos en ambientes abiertos para disminuir el riesgo de ser depredado, a través del efecto de dilución (Brashares y Arcese 2002).

Del mismo modo y en forma más complementada, Eisenberg y Mckay (1974) proponen que el establecimiento de pequeños grupos sociables o que el sistema social solitario, puede ser una adaptación combinada para evitar la atención de los depredadores y reducir la competencia por el alimento. Si bien, se sabe que el pudú es selectivo en su alimentación y que ésta selección de vegetación puede variar según la temporada (Eldridge y col 1987). Así, pueden seleccionar el tipo de vegetación que mejor satisfaga sus necesidades de alimentación, lo que es una parte importante de selección de hábitat y que a la vez entregue seguridad frente a depredadores (Jarman 1974).

Frente a este punto, el pudú utilizaría la cobertura como estrategia antidepredatoria y por ende, no puede estar asociado a más individuos ya que generaría conflictos y gastos de energía asociado. Conociendo que el pudú utiliza una variedad de hábitat, pudiendo encontrarse desde bosques maduros a relativamente inalterados o hábitat totalmente alterados y no encontrando una asociación entre los ambientes (Eldridge y col 1987). Tema no menor que demuestra la plasticidad de la especie y la adaptación a los ambientes.

Asociado también al mecanismo antidepredatorio está el patrón de actividad del pudú, que es principalmente crepuscular, con una fuerte disminución de la actividad en el medio día. En antílopes, la presión de predación se ha vinculado a la variación en la organización social (Jarman 1974) aunque en el oribi, probablemente sea un papel secundario en la determinación de su sistema social. En nuestro estudio, el cautiverio elimina este componente pero se sugiere, que en vida libre las poblaciones podrían utilizar estrategias antidepredatorias distintas, como el caso del oribi (Brashares y Arcese 2002).

Se sabe que los herbívoros pequeños necesitan más energía por unidad de peso corporal debido a mayores requerimientos metabólicos, pero su pequeña capacidad gastrointestinal limita la cantidad

de alimentos que pueden procesar. Para ello, los herbívoros pequeños, obtienen el mayor beneficio al consumir dietas de mayor calidad a diferencia de los herbívoros más grandes que tienen dietas más amplias y consumen grandes cantidades de forraje de baja calidad, como las gramíneas, permaneciendo la mayor parte del tiempo alimentándose en hábitat abiertos y en asociación a más individuos (Jarman 1974, Kleiman y col 2003). Por ende, dependiendo del estilo de alimentación de estas especies varía su grado de sociabilidad, lo cual las especies selectivas con altos requerimientos, no se verían favorecidas al vivir en grupo.

Con lo expuesto anteriormente, y en función de los análisis realizados se puede establecer que el pudú (*Pudu puda*) no presenta un sistema social complejo, sino que presenta sistemas sociales de tipo solitario con bajas interacciones sociales durante el día. Las características de hábitat “cerrado” determinarían en parte, el bajo nivel de sociabilidad de estos ciervos, ya que es habitante frecuente de bosques con alta densidad de sotobosque. En vida libre, queda la interrogante si estos ciervos cambiarían su conducta frente a diferentes variables que pudieran estar presentes en su hábitat tanto para machos y hembras que en este estudio no se pudieran analizar.

Para concluir, en términos de manejo considero que la superficie del hábitat (tamaño), es un punto fundamental para el desarrollo de las actividades del pudú, dado las características del sistema social de tipo solitario y al no formar grupos y vida en comunidad, se ve estrictamente necesario contar con una superficie adecuada para mantener la población en equilibrio. Como el pudú es una especie territorial y se hace más evidente en época reproductiva, en el estudio se relacionó con eventos de dominancia. Por otra parte, no sabemos cómo afecta el grado de parentesco de los individuos al estudio pero por los resultados obtenidos, pareciera no influir ya que no fue expresado de forma evidente. Por último, queda la interrogante de la posibilidad de una formación jerárquica en pudúes silvestres en base a interacciones de sumisión, lo que se propone investigaciones futuras.

6.4 CONCLUSIONES

- El análisis de asociación, los resultados indican que los pudúes no se agrupan en manadas y no comparten áreas específicas para la alimentación, es decir no viven en comunidad.
- En el análisis de “grupo” encontramos distintos individuos agrupados en parejas; machos con hembras y hembra con hembras pero asociaciones no completas y los machos no formaron grupos o asociaciones en el estudio.
- No hay formación de jerarquía basado en comportamiento agonista, considerando todos los individuos lo que sugiere que el pudú no se estructura jerárquicamente por agresión sino que se establece a partir de relaciones de sumisión.
- Hay una diferencia clara entre machos y hembras en cuanto al comportamiento social, existiendo distintos niveles de acuerdo al sexo y la edad.
- El comportamiento del pudú se desarrollaría en función de las características del hábitat, por lo que el sistema social de tipo solitario está relacionado a la densidad de la cubierta.
- Dada las características del sistema social del pudú, cabe mencionar que el espacio o tamaño del hábitat es fundamental y las medidas de manejo en cautiverio debieran tener presente las conductas ecológicas de la especie.

7. REFERENCIAS

- Bartos L, E Reyes, D Schams, G Bubenik, A Lobos. 1998. Rank dependent seasonal levels of IGF-1, cortisol and reproductive hormones in male pudu (*Pudu pudu*). *Com Biochem Physiol Part A* 120, 373-378.
- Brashares J, P Arcese. 2002. Role of forage, habitat and predation in the behavioural plasticity of a small African antelope. *J Anim Ecol* 71, 626-638.
- Cassinello J. 1995. Factors modifying female social ranks in *Ammotragus*. *Appl Anim Behav Sci* 45, 175-180.
- Cortés R, A Angulo, R Guzmán, E Reyes. 1988. Comportamiento del pudú (*Pudu pudu* (Molina)) en cautiverio (Mammalia, Cervidae). *Gayana Zoológica* 52, 3-14.
- Chase I, C Tovey, D Spangler-Martin, M Manfredonia. 2002. Individual differences versus social dynamics in the formation of animal dominance hierarchies. *Proc Natl Acad Sci* 99, 5744-5749.
- De Vries H. 1995. An improved test of linearity in dominance hierarchies containing unknown or tied relationships. *Anim Behav* 50, 1375-1389.
- De Vries H, J Stevens, H Vervaecke. 2006. Measuring and testing the steepness of dominance hierarchies. *Anim Behav* 71, 585-592.
- Eisenberg JF, GM McKay. 1974. Comparison of ungulate adaptations in the New World and Old World tropical forests with special reference to Ceylon and the rainforests of Central America. In Geist V, Walther F (eds). *The behaviour of ungulates and its relation to management*. Nº 24, UICN Morges, Switzerland, Vol 2, Pp 585-602.
- Eldridge WD, MM Macnamara, NV Pacheco. 1987. Activity patterns and habitat utilization of pudus (*Pudu pudu*) in south-central Chile. In Wemmered C M (ed). *Biology and management of the Cervidae*. Smithsonian Institution Press, Washington DC, USA, Pp 352- 370.
- Glickman S, C Zabel, S Yoerg, M Weldele, C Drea, L Frank. 1997. Social facilitation, affiliation, and dominance in the social life of spotted hyenas. *Ann N Y Acad Sci* 807, 175-184.
- Herskovitz P. 1982. Neotropical deer (Cervidae). Part I. Pudus, genus *Pudu* Gray. *Fieldiana Zoología New Series* 11, 1-86.
- Hewitt S, D Macdonald, H Dugdale. 2008. Context-dependent linear dominance hierarchies in social groups of European badgers, *Meles Meles*. *Anim Behav* 77, 161-169.

- Hinde R. 1976. Interactions, relationships and social structure. *Man* 11, 1–17.
- Jarman P. 1974. The social organization of Antelope in relation to their ecology. *Behaviour*. Vol. 48, No. ¾, Pp 215-267.
- Jiménez J. 2010. Sourthern *Pudu puda* (Molina 1782). In: Duarte JM, S González (eds). *Neotropical Cervidology: Biology and Medicine of Latin American Deer*. Funep: Jaboticabal, Brazil, Cap. 14, Pp 140- 150.
- Kappeler P, C Van Schaik. 2002. Evolution of primate social systems. *International Journal of Primatology* 23, 707-740.
- Kleiman D, V Geist, and M McDade. 2003. Order Artiodactyla. In Hutchins M (ed). *Grzimek's Animal Life Encyclopedia*. 2a ed. Farmington Hills, MI: Gale Group. Canada, Volume 15, Mammals IV, Pp 263-398.
- Marchinton RL, DH Hirth. 1984. Behaviour. In: Halls LK (ed). *White-tailed Deer: Ecology and Management*. Stackpole Books, Harrisburg, PA. Pp. 129-168
- Martin P, P Bateson. 1993. Measuring Behaviour. An Introductory Guide. Cambridge. Cambridge University Press.
- Merino M, R Vieira. 2010. Origin, systematics, and morphological radiation. In: Duarte JM, S González (eds). *Neotropical Cervidology: Biology and Medicine of Latin American Deer*. Funep: Jaboticabal, Brazil, Cap. 1, Pp 2-11.
- Mosley J. 1999. Influence of social dominance on habitat selection by free-ranging ungulates. *Proc. Grazing Behaviour of Livestock and Wildlife*. Idaho Forest, Wildlife and Range Experiment Stn. Bull, 70, 109-118.
- Pays O, S Benhamou, R Helder, J Gerard. 2007. The dynamics of group formation in large mammalian herbivores: an analysis in the European roe deer. *Anim Behav* 74(5), 1429-1441.
- Ruckstuhl K, Neuhaus P. 2002. Sexual segregation in ungulates: a comparative test of three hypotheses. *Biol Rev*, 77: 77-96.
- Whitehead H. 2008. Analyzing animal societies: quantitative methods for vertebrate social Analysis. The University of Chicago Press, Ltd., London, England, Pp 1-142.
- Whitehead H. 2009. SOCPROG programs: analysing animal social structures. *Behav Ecol Sociobiol* 63, 765-778.

8. ANEXOS

ANEXO 8.1. Animales identificados, Centro de Reproducción y Conservación del Pudú
 “Sendero del pudú”, Cayumapu-Valdivia.

ID	Color de arete/oreja	Descripción
1	Amarillo-rosado, derecho	Macho adulto
2	Verde-amarillo, izquierdo	Macho adulto
3	Roja, izquierda	Hembra adulta
4	Blanco, derecho	Macho adulto
5	Sin arete	Macho adulto
6	Rosado, derecho	Hembra adulta
7	Verde-azul, derecho	Hembra adulta
8	Blanco-azul, derecho	Macho adulto
9	Amarillo, derecho	Macho adulto
10	Rojo-amarillo, izquierdo	Hembra adulta
11	Verde-claro, derecho	Hembra adulta
12	Rojo-rosado, derecho	Hembra adulta
13	Azul, izquierdo	Macho adulto
14	Un asta	Macho adulto
15	S/a	Macho adulto
18	S/a	Hembra adulta
19	Verde, derecho	Hembra adulta
21	Amarillo, izquierdo	M Juvenil, subadulto
22	Blanco-verde, derecho	H Juvenil, subadulto
23	S/a (Peludito)	M Juvenil, subadulto
24	Salmón, derecho	Hembra adulta
25	Blanco-amarillo, derecho	H Cervatillo, 4 meses
26	Blanco, derecho	H Cervatillo, 5 meses
27	Amarillo-salmón, derecho	H Cervatillo, 5 meses

ANEXO 8.2. Estados y eventos

8.2.1 Estado de agresión



Golpe de astas



Desplazamiento físico



Marcaje de territorio

8.2.2 Estado de sumisión



Desplazamiento no físico



Echarse



Esperar

8.2.3 Estado de filiación



Acercamientos



Lamidos

ANEXO 8.3 Matrices

Individuos

	N1	N2	N3	N4	N5	N6	N7	N8	N9	N10	N11	N12	N13	N14	N15	N18	N19	N21	N22	N23	N24	N25	N26	N27
N1	0	0	0	7	2	0	1	0	1	0	1	0	0	0	0	0	2	0	4	0	0	0	0	0
N2	0	0	0	0	0	1	0	0	2	0	1	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0	0	0	0
N3	0	0	0	0	0	0	2	0	0	0	0	0	0	0	0	2	0	0	0	0	0	0	0	0
N4	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
N5	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
N6	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
N7	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	3	0	2	0	0	0	0	0
N8	1	0	0	0	0	0	0	0	3	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0
N9	1	0	5	1	2	0	1	0	0	0	0	1	0	0	0	2	3	1	0	0	0	0	0	0
N10	0	0	0	0	0	2	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
N11	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
N12	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
N13	0	0	0	0	3	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	4	2	0	0	0	0	0
N14	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0
N15	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
N18	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
N19	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
N21	0	0	0	0	0	2	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0
N22	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
N23	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
N24	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
N25	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
N26	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
N27	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0

8.3.1 Matriz sociométrica: Estado de agresión. Las filas corresponden a quien inicia la interacción (emisor) y las columnas corresponden al receptor de la interacción. Los ceros son interacciones desconocidas y los números corresponden a la frecuencia de cada encuentro ganado, es decir N1 gana 7 encuentros a N4 con agresión.

Individuos

	N1	N2	N3	N4	N5	N6	N7	N8	N9	N10	N11	N12	N13	N14	N15	N16	N19	N21	N22	N23	N24	N25	N26	N27
N1	0	1	1	4	1	0	6	1	3	3	0	0	0	0	0	3	2	1	6	0	0	0	0	0
N2	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1	0	1	0	2	1	0	0	0	0	0
N3	0	0	0	0	0	0	0	0	3	0	0	0	0	0	0	2	0	0	2	0	0	0	0	0
N4	3	0	2	0	2	3	2	1	3	0	2	1	1	0	0	0	0	0	4	0	0	0	1	1
N5	1	0	0	0	0	0	0	0	0	2	0	0	3	0	0	0	1	0	1	0	0	0	0	0
N6	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0
N7	1	0	0	0	2	1	0	0	1	1	0	0	0	0	0	2	1	0	1	0	0	0	0	0
N8	0	0	1	1	3	1	1	0	4	2	0	1	0	1	0	0	5	7	1	0	0	0	0	0
N9	2	0	7	5	3	0	3	0	0	1	1	0	3	0	0	2	4	0	4	0	0	0	0	0
N10	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	1	2	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0
N11	1	0	0	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
N12	0	2	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0
N13	0	0	0	0	2	0	2	1	0	0	2	0	0	0	0	1	1	1	1	0	0	0	0	0
N14	0	0	0	0	1	1	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	2	0	3	0	0	0	0	0
N15	0	2	1	0	0	0	0	0	0	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
N16	0	0	1	0	0	1	0	0	1	0	2	0	1	0	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0
N19	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
N21	0	0	0	0	0	1	2	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1
N22	1	0	0	0	0	2	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
N23	0	0	3	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
N24	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
N25	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
N26	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
N27	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0

8.3.2 Matriz Sociométrica: Estado de sumisión. Las filas corresponden a quien inicia la interacción (emisor) y las columnas corresponden al receptor de la interacción. Los ceros son interacciones desconocidas y los números corresponden a la frecuencia de cada encuentro, es decir N1 se enfrenta 4 veces a N4 y este último reacciona con sumisión.

Individuos

	N1	N2	N3	N4	N5	N6	N7	N8	N9	N10	N11	N12	N13	N14	N15	N18	N19	N21	N22	N23	N24	N25	N26	N27
N1	0	0	2	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0
N2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0
N3	2	0	0	1	0	0	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2	0	0	0	0	0
N4	0	0	0	0	0	0	3	1	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	2	0	0	0	0	0
N5	0	0	0	3	0	0	2	0	1	0	0	0	0	0	0	2	1	0	3	0	0	0	0	0
N6	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2	0
N7	0	0	0	0	1	1	0	0	4	0	0	0	0	0	0	0	0	1	3	0	0	0	0	0
N8	0	0	0	1	0	0	1	0	0	0	2	0	1	0	0	0	3	0	5	0	2	0	0	0
N9	0	0	0	0	0	0	4	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0
N10	0	0	0	0	0	1	1	0	1	0	2	1	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0
N11	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
N12	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
N13	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1	0	2	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0
N14	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1	0	1	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0
N15	0	0	1	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
N18	0	0	1	1	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0
N19	0	0	0	0	1	0	3	0	1	0	0	1	0	0	0	3	0	0	3	0	0	0	0	0
N21	0	0	0	0	0	0	0	1	1	1	0	0	0	0	0	0	1	0	0	2	0	1	0	0
N22	1	0	1	2	0	1	3	3	1	1	1	0	0	0	0	0	2	0	0	0	0	0	0	0
N23	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
N24	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
N25	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
N26	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
N27	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0

8.3.3 Matriz Sociométrica: Estado de filiación. Las filas corresponden a quien inicia la interacción (emisor) y las columnas corresponden al receptor de la interacción. Los ceros son interacciones desconocidas y los números corresponden a la frecuencia de cada encuentro.

9. AGRADECIMIENTOS

Quisiera agradecer a mí querido profesor patrocinante Dr. Mauricio Soto, por la oportunidad de trabajar con él. Gracias por la paciencia, apoyo, ánimo y dirección de este escrito. También quisiera agradecer a Jocelyn por su gran ayuda durante la realización de los manejos y en la identificación de los animales. Sin la ayuda de sus gestiones en la empresa, este estudio no se hubiera realizado. Muchísimas gracias por tu compañía y apoyo durante ese proceso.

Le agradezco afectuosamente al Centro de Rehabilitación de Fauna Silvestre (Cerefas), entre los que quiero destacar a Claudio Verdugo, Alejandro Aleuy, Angelo Espinoza y Roberto Leal por todo el cariño y apoyo durante mi periodo universitario, formando y mejorando mi carácter y competencias que muchos desearían desarrollar en este medio. También, al grupo de voluntarios y amigos (Omar, Ramón y Enzo) que participaron en más de un manejo para la identificación de los pudúes en estudio.

Por último, a mi gran familia en especial a mi madre Rossy, por su apoyo incondicional durante todos mis años de estudio. Ha sido un ejemplo de esfuerzo y dedicación para mí y mis hermanos.