



**UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA
DE MÉXICO**

FACULTAD DE CIENCIAS

**Jerarquías de dominancia en crías de gato doméstico
(*Felis silvestris catus*)**

T E S I S

QUE PARA OBTENER EL TÍTULO DE:

BIÓLOGA

P R E S E N T A:

Lucía Améndola Saavedra



DIRECTOR DE TESIS:

DR. HUGH DRUMMOND DUREY

2011



Universidad Nacional
Autónoma de México



UNAM – Dirección General de Bibliotecas

Tesis Digitales

Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©

PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

Todo el material contenido en esta tesis esta protegido por la Ley Federal del Derecho de Autor (LFDA) de los Estados Unidos Mexicanos (México).

El uso de imágenes, fragmentos de videos, y demás material que sea objeto de protección de los derechos de autor, será exclusivamente para fines educativos e informativos y deberá citar la fuente donde la obtuvo mencionando el autor o autores. Cualquier uso distinto como el lucro, reproducción, edición o modificación, será perseguido y sancionado por el respectivo titular de los Derechos de Autor.

1. Datos del alumno:

Lucía
Améndola
Saavedra
56 89 97 01
Universidad Nacional Autónoma de México
Facultad de Ciencias
Biología

2. Datos del tutor:

Dr.
Hugh
Drummond
Durey

3. Datos del sinodal 1:

Dra.
Robyn Elizabeth
Hudson

4. Datos del sinodal 2:

Dra.
Margarita
Martínez
Gómez

5. Datos del sinodal 3:

Dr.
Rurik Hermann
List
Sánchez

6. Datos del sinodal 4:

Dra.
Carolina
Escobar
Briones

7. Datos de la tesis.

Jerarquías de dominancia en crías de gato doméstico (*Felis silvestris catus*)
67 p
2011

A mi hijo y mis padres, con todo mi amor.

AGRADECIMIENTOS

A la Dra. Robyn Hudson, quién dirigió esta tesis junto con el Dr. Hugh Drummond, y por cuestiones administrativas no figura como coasesora de esta tesis. También le agradezco la facilitación de los gatos, ya que mantenerlos y manejarlos no es cosa fácil. Asimismo aprecio la calidad humana con la que nos trató, a mí y a mi hijo, durante todo este largo proceso.

Al Dr. Hugh Drummond, mi mentor, le agradezco toda la paciencia, empeño y horas de trabajo que dedicó a mi formación. Además, por preocuparse tanto por mí y mi hijo.

A mis sinodales por la dedicación y el tiempo que invirtieron en la revisión de mi tesis.

A mi madre por enseñarme a luchar por la vida y ser feliz en el camino, además, por escuchar mis problemas una y otra vez. A mi padre, que desde pequeña me guió por el camino de la investigación. Que me enseñó la importancia del rigor y la ética científica, cómo cuando, en cuarto de primaria inventé datos en un proyecto de investigación sobre biomasa de frutas. A mi hermano, Belén e Inés, les agradezco todo el amor y apoyo que me han dado. A Juan Burgueño, porque con amor logró enseñarme matemáticas en primaria y la estadística necesaria para mi tesis.

A mis compañeros y amigos de la facultad: Axel, Luis, Santi, Chio, Sergio, Gaby y Reme, porque nos conocimos niños y crecimos juntos por el camino de la ciencia y la vida.

A mis amigas: Ale, Lore, Eva, Jani y Gis, por darme ánimos cuando más lo necesitaba, por escucharme y aconsejarme siempre.

A mis compañeros de laboratorio: Momo, Oscar, Checo, Ale, Leena e Ileri, quienes fueron partícipes en la realización de éste trabajo, leyeron mi tesis, me ayudaron con los análisis y escucharon mi presentación en repetidas ocasiones. Les agradezco también la amistad que me brindaron a lo largo de estos tres años. A Cris que me apoyó y me escuchó todo este tiempo, gracias por el cariño que me diste.

Al equipo de gatos: Gina, amiga mía, Ángeles, Caro y Daniel, porque además de darme su amistad, me apoyaron en la fase experimental, incondicionalmente. Gina, gracias por tu amistad en los momentos más difíciles.

A Kazán y Tabaré, porque al observarlos a ustedes, descubrí en mí el amor al estudio de la conducta.

Esta tesis fue apoyada por el proyecto “PAPIIT IN 217100” de la Dra. Robyn Hudson, en el Instituto de Investigaciones Biomédicas.

ÍNDICE

INTRODUCCIÓN	1
Competencia por recursos limitantes	1
Sistemas de dominancia-subordinación	2
Desarrollo de las relaciones de dominancia-subordinación	5
El gato doméstico como modelo	8
Objetivo	11
MÉTODOS	13
Sujetos	13
Procedimiento experimental	14
<i>Experimento Díadas</i>	14
<i>Experimento Camada Completa</i>	16
Registro de la conducta	17
Análisis de datos	19
<i>Experimento Díadas</i>	19
<i>Experimento Camada Completa</i>	21
<i>Comparación entre los experimentos Díadas y Camada Completa</i>	24
RESULTADOS	25
Expresión de agonismo en los dos experimentos	25
Experimento Díadas	26
<i>Relaciones de dominancia-subordinación</i>	26
<i>Peso relativo y dominancia-subordinación</i>	28
<i>Dominancia-subordinación y acceso al alimento</i>	31
Experimento Camada Completa	7
<i>Relaciones de dominancia-subordinación</i>	7
<i>Peso relativo y dominancia- subordinación</i>	9
<i>Dominancia-subordinación y acceso al alimento</i>	10
Comparación entre los experimentos Díadas y Camada Completa	13
DISCUSIÓN	16
Expresión de conducta agonística	16
Relaciones de dominancia-subordinación	17
Peso relativo y dominancia-subordinación	21
Dominancia-subordinación y acceso al alimento	23
CONCLUSIONES	25
LITERATURA CITADA	27
APÉNDICE I	35
APÉNDICE II	36
APÉNDICE III	37
APÉNDICE IV	39
APÉNDICE V	40

INTRODUCCIÓN

Competencia por recursos limitantes

En la naturaleza, es común que entre animales se generen conflictos de intereses. Un conflicto de intereses se origina cuando los objetivos de dos individuos se contraponen, ya sea porque pretenden un mismo recurso limitante o porque al perseguir su objetivo un individuo limita el alcance del otro (Riechert 1998; Preuschoft & van Schaik 2000). Si los recursos (alimento, parejas, refugios, etc.) están limitados en espacio, tiempo o suministro, un conflicto de intereses puede resultar en competencia (Huntingford & Turner 1987).

Generalmente, los animales compiten de dos formas, acaparamiento y enfrentamiento (Nicholson 1954). Estas formas de competencia dependen principalmente de la distribución espacial y temporal de los recursos (Weary & Fraser 2002). El acaparamiento se utiliza cuando los recursos se encuentran muy dispersos, y por tanto es imposible que un individuo los controle y defienda (Preuschoft & van Schaik 2000). En esta forma de competencia un individuo puede competir contra el otro simplemente al comer más rápido (Weary & Fraser 2002); esto implica que tiene mayor acceso al recurso por ser más rápido y eficiente que su competidor. Cuando los recursos se encuentran poco dispersos, es más rentable la defensa activa del recurso compitiendo con enfrentamiento (Grand & Grant 1994; Weary & Fraser 2002). Los animales que compiten bajo con enfrentamiento, pueden utilizar agresión, que tiene la finalidad de producir un daño físico o utilizar conductas convencionales (despliegues visuales, auditivos, olfatorios y vibratorios) que a menudo están ritualizadas o estereotipadas y no son vejatorias (Riechert 1998; Weary & Fraser 2002).

Durante un enfrentamiento, los costos potenciales de utilizar agresión son altos, ya que los animales pueden sufrir heridas, realizar un gasto energético considerable, aumentar su conspicuidad y vulnerabilidad ante depredadores y sufrir de estrés (Huntingford & Turner 1987). Por tanto, los animales evalúan, en relación a sí mismos, las asimetrías en características individuales, en motivación y en el valor del recurso, para así tomar la decisión de escalar la agresión o no durante un enfrentamiento (Riechert 1998; Weary & Fraser 2002). Existe asimetría en el valor del recurso, cuando éste provee más beneficios para un individuo que para otro. Experiencia, tamaño, sexo y fuerza determinan la “capacidad para retener el recurso” (Resource Holding Power o RHP), que es una medida de la habilidad de pelea. En muchos casos el peso es un componente importante del RHP (Archer 1988; Riechert 1998). Las conductas convencionales, pueden proveer a los contrincantes una forma para evaluar las asimetrías y los posibles riesgos o daños físicos que podrían sufrir al utilizar agresión; en consecuencia, son utilizadas de manera más frecuente que la agresión física (Preuschoft & van Schaik 2000). La probabilidad de que los individuos utilicen agresión aumenta entre menos marcadas sean las asimetrías entre contrincantes (Riechert 1998).

Sistemas de dominancia-subordinación

Cuando un animal se enfrenta de forma recurrente con el mismo individuo, es común que además de que evalúen RHP relativos, también adopten algún mecanismo más o menos estable para el control de la agresión y la resolución del conflicto. Estos mecanismos tienen la ventaja de que, además de reducir la probabilidad de que un conflicto escale, disminuyen los costos de la competencia (Huntingford & Turner 1987; Preuschoft & van Schaik 2000; Drummond 2000a). Uno de estos mecanismos es el establecimiento de relaciones de dominancia-subordinación. Los sistemas de dominancia-subordinación son relaciones entre

dos individuos, caracterizadas por asimetrías agonísticas consistentes en el tiempo (Dewsbury 1982; Preuschoft & van Schaik 2000). El único modelo de competencia que puede dar origen a un sistema de dominancia-subordinación es el modelo de enfrentamiento (Huntingford & Turner 1987; Preuschoft & van Schaik 2000). En algunas especies, cuando las relaciones de dominancia-subordinación se están estableciendo, las interacciones agonísticas son agudas y los enfrentamientos largos; posteriormente, la intensidad y el tiempo de enfrentamiento decrecen y rara vez escalan (Preuschoft & van Schaik 2000; Drummond 2006).

Las relaciones de dominancia-subordinación se pueden generar a través de cinco mecanismos, que no son mutuamente excluyentes entre sí. En el primero de ellos un individuo prevalece sobre su contrincante por mayor RHP. Este mecanismo es llamado habilidad desigual de pelea y es considerado el más costoso de todos. El segundo, identificado como valoración, ocurre cuando un individuo evalúa el RHP relativo del otro contrincante y esto determina la resolución del conflicto (Drummond 2006). Cuando un individuo aprende de su propia experiencia en derrotas o victorias y está predispuesto a expresa señales de subordinación o dominancia, sin importar el contrincante con el que se enfrente, hablamos del tercer mecanismo, llamado entrenamiento de perdedor o ganador (Bernstein 1981; Preuschoft & van Schaik 2000; Drummond 2006). El cuarto mecanismo, a diferencia del entrenamiento de perdedor o ganador, requiere de reconocimiento individual. Es llamado relaciones individuales aprendidas; entre dos individuos, cada uno aprende a responder con señales de dominancia o subordinación, con base en el resultado de encuentros previos entre ellos. De forma tal, que un individuo puede aprender a responder de forma sumisa con algunos miembros del grupo y de forma dominante con otros. La territorialidad, el quinto mecanismo, ocurre cuando un individuo está dispuesto a defender agresivamente un sitio en particular y si

se encuentra en otro, está dispuesto a ceder. (Bernstein 1981; Preuschoft & van Schaik 2000; Drummond 2006).

Para que el sistema de dominancia-subordinación haya podido evolucionar, tiene que haber sido ventajoso en la adecuación del dominante y del subordinado (Preuschoft & van Schaik 2000). Los animales subordinados tienen menos beneficios pero incurren en menos costos que los animales dominantes (Huntingford & Turner 1987; Archer 1988). Un individuo subordinado se ahorra los costos de un enfrentamiento en el cual es probable que pierda y puede ganar tolerancia del animal dominante al emitir señales de subordinación (Preuschoft & van Schaik 2000). Asimismo, los individuos subordinados pueden adoptar estrategias alternativas para amortizar los costos de la subordinación (Huntingford & Turner 1987; e.g., Dunbar 1995). Por otro lado, los individuos dominantes pueden sufrir estrés y perder condición corporal al defender su estatus (Huntingford & Turner 1987; Archer 1988).

En muchas especies las relaciones de dominancia-subordinación afectan el acceso al alimento; los individuos de mayor rango tienen prioridad de acceso al alimento u otro recurso limitante (Appleby 1980; Huntingford & Turner 1987). Aunque los recursos no necesariamente están en disputa al momento de establecerse la dominancia (Huntingford & Turner 1987). En hembras de macaco japonés (*Macaca fuscata*), se ha demostrado que en los parches pequeños con alimento de mayor calidad se encuentran las hembras con mayor rango de dominancia, y en los parches con alimento de menor calidad las hembras con menor rango de dominancia (Saito 1996).

Cuando los animales viven en grupo, es probable que se establezcan relaciones de dominancia-subordinación. Al arreglo general de los individuos dominantes y subordinados dentro de un grupo se conoce como jerarquía de dominancia. En este arreglo encontramos

individuos que dominan a todos, individuos que dominan a algunos y son dominados por otros e individuos que son dominados por todos (Martin & Bateson 2007). El concepto de jerarquía de dominancia se origina con los estudios de Schjelderup-Ebbe (1922 citado por Syme 1974; 1935 citado por Drummond 2006) en gallinas domésticas. El autor notó que la dirección de la agresión entre cualquier par de animales en un grupo era unidireccional y estable. A partir de estas publicaciones, las jerarquías de dominancia han sido estudiadas en diversas especies sociales de aves, mamíferos, peces, anfibios e invertebrados (Syme 1974).

Comúnmente, las jerarquías de dominancia están caracterizadas por tres propiedades estructurales: estabilidad, transitividad y linealidad. Las jerarquías son estables cuando, entre los individuos un grupo, es predecible el resultado de los enfrentamientos. Por otro lado, hablamos de transitividad cuando entre tres individuos, el individuo A domina al individuo B, el individuo B es dominante sobre el individuo C y a su vez, el individuo A domina al individuo C. Cuando todas las posibles relaciones triádicas de un grupo son transitivas, existe una jerarquía lineal (Chase 1980; Boyd & Silk 1983). Otra característica estructural de las jerarquías de dominancia, que generalmente no es tomada en cuenta, es la pendiente o gradiente de dominancia. El gradiente de dominancia mide el tamaño de las diferencias en el grado de dominancia entre individuos de un grupo (Thierry 2000; de Vries *et al.* 2006).

Desarrollo de las relaciones de dominancia-subordinación

Por un lado, los animales que nacen y se desarrollan en compañía de uno o más hermanos suelen competir por los recursos limitantes (alimento, cuidado parental, entre otros), más aún porque suelen tener necesidades muy afines entre sí (Mock & Parker 1998; Drummond 2006). Por otro lado, los individuos que comparten el desarrollo temprano con hermanos pueden tener algunas ventajas, estas pueden incluir el mantenimiento de temperaturas óptimas, un

desarrollo social adecuado y menor susceptibilidad ante depredadores (Hudson & Trillmich 2008). Adicionalmente, las crías suelen tener un coeficiente de relación (r) de 0.5 entre hermanos de padre y madre, y de 0.25 entre medios hermanos, lo cual quiere decir que la probabilidad de que dos hermanos compartan un gen dado por ascendencia común, es alta. De esta forma, la adecuación inclusiva de un hermano (adecuación directa más adecuación indirecta) aumentará si otro hermano logra sobrevivir y reproducirse (Hamilton 1964; Mock & Parker 1998; Dugatkin 2004). Cuando los recursos son abundantes, prevalecerán las ventajas de crecer con hermanos; cuando los recursos son escasos, la competencia será más evidente y podría tener consecuencias fatales (Mock & Parker 1998). La competencia entre hermanos, en la mayoría de las especies, es mediada por acaparamiento, solicitud, enfrentamiento o una combinación de ellos (Mock & Parker 1998; Drummond 2006). Para amortizar los costos del enfrentamiento, incluyendo los costos indirectos a la adecuación inclusiva, es frecuente se establezcan relaciones de dominancia-subordinación (Mock *et al.* 1998).

Los trabajos que han aportado las bases para el entendimiento de las relaciones entre hermanos, se han realizado principalmente en aves. Por ejemplo, en el bobo de patas azules (*Sula nebouxii*) el fratricidio es facultativo. Las crías de una nidada de dos ó tres crías eclosionan de manera asincrónica (a intervalos de 4 días), lo que genera una asimetría en tamaño y madurez entre ellas (Drummond *et al.* 1986; Nelson 2005). Las crías de mayor edad, generalmente asumen el papel de dominante, emitiendo agresiones; las crías que eclosionan después toman el papel de sumisas, respondiendo con sumisión a las agresiones y casi nunca agrediendo (Drummond *et al.* 1986).

El interés por las relaciones entre hermanos en mamíferos ha ido en aumento, a pesar de que son más difíciles de estudiar que su contraparte en aves, ya que muchas especies son nocturnas, o dan a luz en galerías subterráneas (Mock & Parker 1998). Adicionalmente, existen múltiples diferencias entre las aves y los mamíferos, la principal de ellas es el modo de alimentación. Al parecer, durante la lactancia, las madres tienen pocas posibilidades de hacer una distribución diferencial de la leche entre las crías hermanas (Hudson & Trillmich 2008). Las crías hermanas en mamíferos compiten de diferentes formas en el contexto de amamantamiento. Las crías de cerdo doméstico (*Sus scrofa domestica*) desarrollan propiedad de tetas, algo similar a la territorialidad, durante los primeros días de vida. Cada cría se adhiere a una teta, de la cual se amamantará consistentemente en cada evento de amamantamiento, hasta el destete que ocurre aproximadamente a las 17 semanas de edad. En otras especies de mamíferos, como en el conejo doméstico (*Oryctolagus cuniculus*; Bautista et al. 2005) y el cuyo (*Cavia aperea f. porcellus*; Fey & Trillmich 2008), las crías utilizan el acaparamiento para competir por leche.

En carnívoros, durante el periodo de destete la madre comienza a traer alimento sólido a sus crías. Si el alimento es limitado, la competencia entre las crías hermanas podría agudizarse y sería probable que se generaran relaciones de dominancia-subordinación. En cánidos, durante el periodo de destete, los roles de dominante y subordinado son dados inicialmente por asimetrías en RPH (Drummond 2006). Se ha descrito que en el periodo de destete, las crías de zorro rojo (*Vulpes vulpes*) comienzan a pelear vigorosamente y la agresión ocasionalmente puede ser fatal para alguna de las crías. Estos encuentros son interpretados como interacciones para establecer una jerarquía de dominancia estricta. Cuando la jerarquía se está estableciendo, los encuentros suelen ser más intensos; unos

cuantos días después, cuando ya está establecida la dominancia, la agresión decrece. El miembro más grande de la camada, ya sea hembra o macho, se convierte usualmente en la cría dominante (Henry 1986).

El gato doméstico como modelo

El gato doméstico presenta un excelente modelo para evaluar las relaciones de dominancia-subordinación, entre hermanos de la misma camada, durante el periodo de destete, ya que es un mamífero que se puede mantener y manejar con facilidad en condiciones seminaturales (Ewer 1959; 1961; Hudson *et al.* 2009; Raihani *et al.* 2009). Es posible manejar y experimentar con las madres y crías, generando molestas y disturbios mínimos en la conducta y sin afectar la relación madre-cría (Hudson *et al.* 2009; Raihani *et al.* 2009). El gato se puede encontrar en casi cualquier lugar del mundo, es decir que un seguimiento del presente estudio podría llevarse a cabo. Particularmente, el gato es un carnívoro polítoca; nacen entre 1 y 10 crías por camada, y al momento de destete están armados con garras y dientes. Es factible su observación y manejo durante este periodo.

Desarrollo

Al nacer, las crías de gato doméstico pesan entre 80 y 110 gramos. Son altriciales, nacen con los ojos cerrados y con el sentido del gusto poco desarrollado, pero el sentido del tacto ya se encuentra maduro y son capaces de seguir gradientes de temperatura (Bateson 2000). Inmediatamente después del nacimiento, las crías emiten conducta de búsqueda, durante la cual las crías mantienen el hocico pegado al vientre de la madre y se mueven alrededor de ella haciendo pequeños movimientos de lado a lado con la cabeza (Ewer 1961; Rosenblatt 1972). Las crías utilizan claves olfatorias innatas y aprendidas postnatalmente para ubicar los

pezones y mamar. Cuando la cara de una cría entra en contacto con la zona sin pelo alrededor del pezón, detiene la búsqueda, se sujeta del pezón y comienza a mamar (Raihani *et al.* 2009).

La dinámica entre la madre y las crías se va modificando a medida que las crías se desarrollan. Cuando las crías son recién nacidas y hasta los 20 días de edad, las madres inician los eventos de amamantamiento, acercándose a las crías y emitiendo llamados. Durante estos eventos, las crías comienzan a mamar del pezón, ronronean y pisotean el vientre de la madre, este pisoteo parece estimular de la eyección de leche. Las crías establecen gradualmente una propiedad de tetas (Ewer 1959; Hudson *et al.* 2009); cada cría se amamanta de uno ó dos pezones en particular, siendo los pezones posteriores los preferidos. No hay evidencias de que existan pezones de mayor o menor calidad y no se ha detectado que alguna característica individual determine que alguna cría sea más exitosa obteniendo los pezones posteriores (Hudson *et al.* 2009). Del nacimiento a los 28 días de edad, durante el amamantamiento, las crías pelean intensamente. Al no encontrarse diferencias en la calidad entre pezones, Hudson *et al.* (2009) plantean que las agresiones pueden deberse a que las crías interfieren entre sí al tratar de encontrar su pezón y las agresiones están dirigidas a remover el obstáculo.

Entre los 20 y los 30 días de edad, tanto las crías como las madres inician los eventos de amamantamiento. A partir de los 30 días de edad son las crías las que solicitan y buscan ser amamantadas; las madres comienzan evitar amamantar a sus crías y algunas veces las rechazan utilizando agresión. Durante el periodo de destete, las madres comienzan a traer presas a las crías. Al comienzo del periodo de destete, las crías ya tienen el sentido del olfato y oído maduros, regulan su propia temperatura, tienen todos los dientes de leche y ya corren (Bateson 2000).

Estructura social del gato adulto

El gato doméstico se puede encontrar en una diversidad de hábitats incluyendo el campo y la ciudad, feralizado o viviendo en hogar humano (Macdonald *et al.* 2000). La densidad poblacional del gato puede ir de 1 a 2000 individuos por km² (Natoli 1985; citado por Natoli & de Vito 1991). El ámbito hogareño varía entre 0.3 y 170 ha, para hembras y entre 0.7 y 620 ha, para machos. La densidad poblacional y el ámbito hogareño pueden estar mayormente determinados por la distribución y abundancia de los recursos, y en machos la disponibilidad de parejas puede ser particularmente importante (Braastad & Bakken 2002).

Cuando los gatos viven en grupo, las hembras adultas, frecuentemente emparentadas entre sí, y sus crías, que pueden pertenecer a diferentes generaciones, forman grupos modulares (Natoli & de Vito 1991). Las hembras crían de manera comunal en algunas ocasiones (Macdonald & Apps 1978; citado por Macdonald *et al.* 2000). Los machos pueden estar asociados a uno o más grupos de hembras, y entre machos, los territorios pueden estar traslapados considerablemente (Braastad & Bakken 2002).

Los adultos establecen jerarquías de dominancia lineales a través de interacciones agonísticas (Cole & Shafer 1966; de Boer 1977; Natoli & de Vito 1991; van den Bos y de Cock Buning 1994; Feldman 1994). Estas relaciones son independientes del hambre y del contexto de alimentación (Cole & Shafer 1966), en ausencia de competencia por recursos los machos suelen tener rangos de dominancia más altos que hembras (Natoli *et al.* 2001). Sin embargo, las hembras incrementan su rango de dominancia, sobre machos, en el contexto de competencia por alimento (Bonanni *et al.* 2007).

Objetivo

Dada la poca información disponible sobre las relaciones entre gatos hermanos durante el periodo de destete y la evidencia de una jerarquía de dominancia lineal en los gatos adultos, mi objetivo fue caracterizar el posible desarrollo de relaciones de dominancia-subordinación durante el periodo de destete. Se estimuló la expresión de conducta agonística exponiendo crías con hambre a una fuente de alimento concentrado en espacio.

Se plantearon las siguientes predicciones:

1. Las crías muestran conducta agonística en una situación de competencia por alimento sólido.
2. Se establece dominancia entre cada par de hermanos a través de agonismo, luego se mantiene a través de agonismo menos intenso (Figura 1).

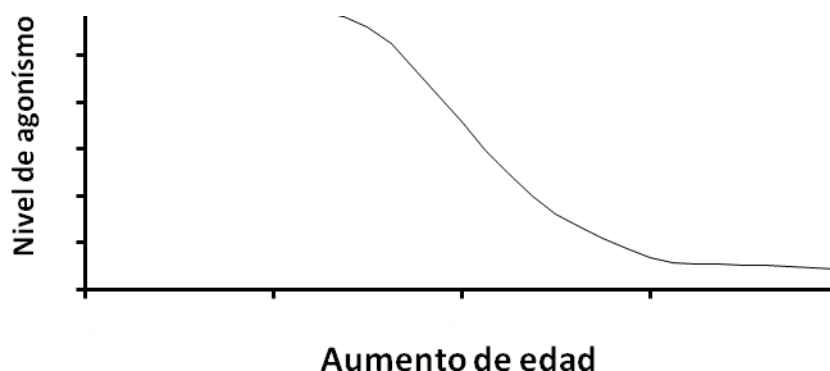


Figura 1. Desarrollo hipotético del nivel de agonismo entre pares de hermanos en una situación de competencia por alimento.

3. Entre dos hermanos, la de mayor peso suele ser la dominante.
 - Por lo tanto la cría más pesada expresa menos conducta sumisa y más conducta agresiva que la de menor peso.
4. La dominancia entre dos hermanos confiere prioridad en acceso al alimento.
 - Cuando el alimento es concentrado en espacio, la cría dominante:

- accede primero al recurso
- pasa más tiempo alimentándose
- ingiere más alimento

MÉTODOS

Sujetos

Entre septiembre del 2008 y mayo del 2009, se observaron cinco camadas ($n=26$ crías; 8 hembras y 18 machos) provenientes de tres hembras de gato doméstico, con un tamaño de camada de 5.2 ± 0.4 crías (media $\pm$ error estándar; rango=4-6 crías). Las hembras fueron mantenidas en una casa de la cual podían entrar y salir libremente. Se alimentaron *ad libitum* con croquetas y alimento blando Whiskas® de diversos sabores. Contaron con agua fresca y areneros de manera permanente.

Entre el nacimiento y la primera semana de vida, las crías de cada camada fueron marcadas con un punto de violeta de genciana si eran de color claro y con un punto de pintura blanca si eran de color oscuro, sobre la cabeza, espalda, nuca, hombros o cola, se determinó el sexo, mediante la observación de los genitales externos, y el peso con 0.1g de exactitud. La marcación con tintes no afecta la conducta de las crías ni de las madres, ni el desarrollo de las crías (Hudson *et al.* 2009).

Durante los primeros 34 días de edad, cada camada se mantuvo dentro de una habitación ventilada y con fotoperiodo natural, donde la madre podía entrar y salir sin restricciones. A partir de la sexta semana de edad, se les trasladó a otra habitación de 9.8 m² (3.70×2.65 m) también ventilada, con fotoperíodo natural y acceso libre de la madre. La habitación contó con rampas y repisas y un tapete plástico de 1.50x1.20 m. Entre los 35 y 66 días de edad las camadas habitaron permanentemente en la segunda habitación, donde se realizaron los experimentos para no someter a las crías al estrés de un ambiente desconocido.

Entre los 30 y 35 días de edad, se introdujeron sólidos en la alimentación de las crías con croquetas Whiskas® *ad libitum*. Además, se les suministró diariamente una lata de alimento blando Whiskas® de pollo y atún. Asimismo, contaron permanentemente con agua, leche y un arenero.

Una vez terminado el periodo experimental de cada camada (66 días de edad), todas las crías fueron dadas en adopción.

Procedimiento experimental

Durante el periodo de destete, entre los días 35 y 66 de edad, se practicaron dos experimentos a cada camada. Se consideró el inicio del periodo de destete a partir del día 35 de edad ya que Ewer (1968) reporta que a esta edad las madres comienzan a traer presas a las crías. En los dos experimentos, se estimuló la motivación de las crías al privarlas de alimento y leche materna por un periodo prolongado, y se incitó la expresión de la conducta agonística al exponerlas a una fuente de alimento concentrado en espacio. En el primer experimento, se formaron tres díadas de cada camada y se observó una díada por vez. En el segundo, se observaron a todas las crías de una misma camada al mismo tiempo. Las situaciones experimentales en las que se generan encuentros de pares o díadas, proporcionan medidas más precisa, facilitan la observación y registro de conductas, adicionalmente, se genera una situación de competencia menos compleja. Por otro lado, las situaciones experimentales donde se prueba a todo un grupo social junto, proporcionan una medida en condiciones más naturales que se aproximarán mejor a los modelos reales (Dewsbury 1982).

Experimento Díadas

Se expuso a cada díada a un plato ajustado con alimento sólido, con el fin de provocar competencia. El plato ajustado fue un recipiente circular (10 cm de diámetro y 3 cm de

profundidad) con una tapa que solo permitía que una cría se alimentara a la vez (Bonanni *et al.* 2007; Figura 1).

A la edad de 34 días, se seleccionaron tres crías de cada camada: la de mayor peso, la de menor peso y la de peso intermedio (cría cuya diferencia de peso con la cría de mayor peso fuera más cercana a la diferencia de peso con la cría de menor peso), sin tomar en cuenta el sexo, generándose de tal forma tres diadas: la de mayor peso con la de peso intermedio, la de mayor peso con la de menor peso y la de peso intermedio con la de menor peso (Apéndice I).

Todas las crías de la camada fueron privadas de alimento sólido y leche materna por 9.91 ± 0.25 hr antes de cada prueba. Las pruebas se aplicaron entre las 8:30 y 10:30 hr. Quince minutos antes de cada prueba, el tapete plástico y el plato ajustado se limpiaron con algodón y alcohol para eliminar posibles rastros químicos de pruebas anteriores, las crías fueron puestas dentro de una jaula fuera del cuarto de experimentación, y se extrajeron del cuarto el arenero y el recipiente con agua.

Siete minutos previos al inicio de la prueba, el plato ajustado fue fijado al tapete plástico y se le colocaron dentro 100g de alimento blando de pollo Whiskas® y se pesaron los dos sujetos con una báscula de un gramo de resolución. La prueba se inició en el momento en que se colocó a las crías juntas a una distancia de 60 cm del plato ajustado. Cada prueba tuvo una duración de 10 min y fue grabada, a una distancia de 2 m, con una cámara SONY® DCR CR 200 montada en un trípode de 1.20 m de altura. Al final, los dos sujetos fueron pesados nuevamente.

Cada diada, de cada camada, se probó en cada uno de cuatro periodos de edad (35-42 días, 43-50 días, 51-58 días y 59-66 días). Dentro de cada periodo de edad, las pruebas se aplicaron en el primer, tercer y quinto día, realizando una sola prueba por día.



Figura 1. Plato ajustado que permite el acceso a solo una cría a la vez.

Experimento Camada Completa

Antes de cada prueba se privó de alimento sólido y de leche materna a todas las crías de la camada por un periodo de 9.91 ± 0.25 hr. Las pruebas se aplicaron entre las 8:30 y las 10:30 hr.

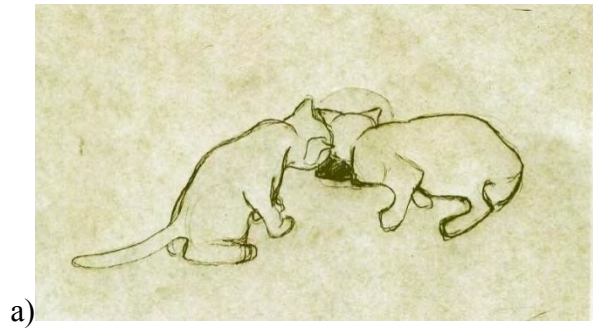
Veinticinco minutos antes de cada prueba se colocó a todas las crías de la camada en una jaula fuera de la habitación de experimentación, se sacaron de la habitación el arenero y el recipiente con agua, y se limpiaron, con algodón y alcohol, el plato ajustado y el tapete plástico. Quince minutos antes de la prueba se fijó el plato ajustado al tapete plástico y se colocaron 100gr de alimento blando de pollo Whiskas® dentro de él. Luego, se pesaron todas las crías de la camada y se colocaron juntas a 60 cm del plato ajustado, dando así inicio a la prueba. Al final de la prueba todas las crías fueron pesadas nuevamente.

Las pruebas tuvieron una duración de 15 minutos y fueron grabadas a una distancia de 2 m, con una cámara SONY® DCR CR 200 montada en un trípode de 1.20 m de altura. Se aplicó una prueba a los 41, 49, 57 y 65 días de edad de cada camada.

Registro de la conducta

Simultáneamente a la observación de los videos, se realizó el registro cuantitativo de las conductas utilizando el programa EthoLog 2.2 (Ottoni 2000). Este programa permite la transcripción de conductas directamente en la computadora, registrando la duración (estados) o la frecuencia (eventos) de cada una de ellas (Gutiérrez *et al.* 2003). La observación de los videos se realizó con el programa Picture Motion Browser 2.06.13151 (Sony Corporation 2006).

Dentro de un radio de 1 m de distancia del plato ajustado, identificando el actor y el receptor de cada conducta, se contabilizaron las frecuencias de empujones (impulso dado con la cabeza y/o tronco que tiende a mover a otra cría; Figura 2 a y b), zarpazos (golpe que una cría efectúa sobre otra con alguna de sus patas delanteras; Bradshaw & Cameron-Beaumont 2000; Figura 3), vocalizaciones (sonidos emitidos con la boca abierta la cual permanece así o se cierra gradualmente; Brown *et al.* 1978), mordidas (fuerza que una cría ejerce con la boca clavando sus dientes en otra) y desplazamientos (interrupción de la alimentación después de recibir agresión; Bonanni *et al.* 2007; Figura 2c). Para cada cría se registró, en segundos, la latencia del primer contacto del hocico con el plato ajustado y la duración de la alimentación acumulada, y adicionalmente se estimó la ingesta de alimento (g) como el aumento de peso durante la prueba.



a)



b)



c)

Figura 2. a) y b) Empujón efectuado con la cabeza por la cría de la izquierda hacia la cría de la derecha, la cual se encuentra alimentándose. c) Desplazamiento de la cría de la derecha como respuesta a un empujón.



Figura 3. Zarpazo de una cría a otra.

Análisis de datos

Para los cálculos de estadística descriptiva y los gráficos se empleó el paquete Excel de Microsoft Office ®. Las pruebas de normalidad, correlaciones, regresiones y pruebas no paramétricas se aplicaron con en el paquete estadístico SPSS 15.0 (SPSS, Inc., Chicago, Illinois, U.S.A.) y los análisis multivariados se realizaron con el programa R (R Development Core Team, Version 2.10.1).

Se utilizaron Modelos Lineales Generalizados Mixtos (GLMM por sus siglas en inglés), que permiten la inclusión de términos fijos y términos aleatorios, con medidas repetidas de individuos, camadas o diadas, aplicando el método de máxima verosimilitud. Se inició con un modelo saturado que contenía todas las variables independientes de interés y sus interacciones de segundo nivel. Se utilizaron pruebas de eliminación para remover las interacciones no significativas y después los términos no significativos, hasta obtener el modelo mínimo adecuado. Las pruebas de eliminación evalúan los cambios, en el cociente de verosimilitud (Coc. V.), entre un primer modelo y un segundo modelo resultante de la remoción de uno de los términos del primer modelo. El modelo mínimo adecuado, es el que contiene los términos que no pueden ser removidos sin que se genere un incremento significativo en el cociente de verosimilitud (Crawley 2007). Para cada factor o interacción retenidos se reporta la probabilidad obtenida en las pruebas de eliminación. Las pruebas estadísticas fueron de dos colas con nivel de significancia de 0.05; en la estadística descriptiva se reporta $\text{media} \pm \text{error estándar}$.

Experimento Díadas

La frecuencia de sumisión de cada cría en cada prueba, fue la frecuencia con la que fue desplazado, mientras que la frecuencia de agresión de cada cría en cada prueba, fue la suma de

las frecuencias de las categorías agonísticas agresivas (empujones, vocalizaciones, zarpazos y mordidas). La proporción de sumisión y la proporción de agresión fueron la frecuencia de sumisión o de agresión, respectivamente, que emitió cada cría, entre la sumisión o agresión total, respectivamente, de las dos crías dentro de la prueba.

Dentro de cada diada identifiqué como cría subordinada a la que en la última prueba tuvo mayor proporción de sumisión que su hermano. La cría dominante fue la cría que en la última prueba tuvo mayor proporción de agresión que su hermano. Ya que se espera que las relaciones de dominancia-subordinación se encuentren establecidas en la última prueba. Ninguna cría subordinada fue dominante y por tanto, dentro de cada diada una cría fue subordinada y la otra fue dominante.

La prueba Kolmogorov-Smirnov, aplicada a todas las variables dependientes analizadas, demostró que la frecuencia de sumisión, frecuencia de agresión y latencia difirieron de manera significativa de una distribución normal, por lo que se normalizaron aplicando la transformación raíz cuadrada (Martin & Bateson 2007).

Para determinar si una relación de dominancia-subordinación emerge progresivamente de los 35 a los 63 días de edad, se incluyó la proporción de sumisión emitida por cada cría subordinada, en cada una de sus cuatro pruebas en un Modelo Lineal Generalizado Mixto, que incluyó edad como variable independiente y diada anidada en camada como factor aleatorio. De la misma forma se analizó el desarrollo de relaciones de dominancia-subordinación utilizando la proporción de agresión emitida por la cría dominante. Para analizar si la cría más pesada de su diada toma el papel de dominante y la cría más ligera toma el de subordinada, y para detectar cambios en las frecuencias de sumisión y de agresión con la edad, se utilizaron Modelos Lineales Generalizados Mixtos independientes para la frecuencia de sumisión y la

frecuencia de agresión. En cada modelo incluimos los términos fijos edad, estatus de dominancia (1=si la cría fue dominante o 2=si la cría fue subordinada) y peso relativo (1=si la cría fue la más pesada de la díada o 2=si la cría fue la más ligera de su díada) y como factor aleatorio a la díada anidada en la camada. Utilicé Modelos Lineales Generalizados Mixtos para analizar si las crías dominantes tenían prioridad de acceso al alimento sobre las crías subordinadas. Incluí en tres modelos independientes a las variables ingesta, tiempo de alimentación y la latencia del primer contacto. En cada modelo se introdujeron como variables independientes a la edad y al estatus de dominancia. Cómo efecto aleatorio se consideró a la díada anidada en la camada. En ninguno de los modelos anteriores se pudo considerar la variable independiente sexo, ya que la proporción de hembras en las camadas, fue muy baja (0.27 ± 0.04 hembras, $n=5$ camadas; Apéndice I).

Experimento Camada Completa

Para cada una de las pruebas de Camada Completa se elaboraron dos matrices sociométricas, considerando las interacciones de todos los posibles pares de individuos del grupo. Una de las matrices sociométricas consideró la frecuencia de desplazamientos y la otra las frecuencias de las categorías agonísticas agresivas sumadas (empujones, vocalizaciones, zarpazos y mordidas); en las matrices, los renglones correspondieron los individuos emisores de la conducta y las columnas a los receptores. A partir de cada matriz de desplazamientos se calculó el índice de subordinación (IS), y a partir de cada matriz de agresiones se calculó el índice de dominancia (ID). Los índices se elaboraron con base en la puntuación normalizada de David (nDs; de Vries *et al.* 2006), que es una forma de medir el gradiente de dominancia. Esta medida calcula el éxito total de un individuo dentro de un grupo a partir de una matriz de dominancia basada en encuentros agonísticos (Gammell *et al.* 2003; de Vries *et al.* 2006). La

puntuación normalizada de David se basa en una suma no ponderada y en una suma ponderada del éxito total de un individuo, proporcional al éxito de cada uno de los otros individuos del grupo, combinadas con las sumas ponderadas y no ponderadas de los fracasos, en esta puntuación se considera el poder relativo de los otros individuos del grupo. Cuando las diferencias entre individuos son amplias la jerarquía de dominancia es precipitosa, por el contrario, cuando las diferencias son pequeñas, la jerarquía de dominancia es llana (de Vries *et al.* 2006; Apéndice II). Asimismo, utilizando las matrices sociométricas, se calcularon las frecuencias de agresión y sumisión de cada posible par de crías de cada camada, en cada prueba, como la suma de la agresión o de la sumisión de las dos crías.

La prueba Kolmogorov-Smirnov, aplicada a todas las variables dependientes analizadas, demostró que las variables frecuencia de agresión, frecuencia de sumisión, ingesta y tiempo de alimentación difirieron de manera significativa de una distribución normal, por lo que se normalizaron aplicando la transformación raíz cuadrada (Martin & Bateson 2007).

Para determinar si las relaciones de dominancia-subordinación, dentro de cada camada se consolidaban progresivamente, para cada una de las cinco camadas se calculó la coeficiente de correlación de Pearson entre el índice de subordinación de cada cría a la cuarta edad, con su índice de subordinación de cada una de las tres primeras edades. Se usó una prueba Friedman para saber si los coeficientes de correlación de las cinco camadas aumentaban con la edad. Las probabilidades de los coeficientes no fueron contabilizadas para el análisis. De la misma forma, se analizó el índice de dominancia.

Para analizar la magnitud de las diferencias en los grados de subordinación y dominancia entre crías de una misma camada y determinar si las diferencias aumentaron con la edad, se evaluaron los gradientes de subordinación y dominancia. Para generar el gradiente

de subordinación, se asignó un rango de subordinación a cada cría en cada prueba, es decir, a la cría con mayor índice de subordinación en una prueba dada se le asignó el rango uno y así sucesivamente hasta llegar a la cría con menor índice de subordinación. El gradiente de subordinación fue el valor del coeficiente de regresión (β) de la regresión lineal, entre el índice de subordinación y el rango de subordinación de una misma prueba. A los gradientes de subordinación de las cinco camadas se les aplicó una prueba de Friedman contrastando las cuatro edades. De la misma manera, se analizó el gradiente de dominancia.

Para detectar cambios en las frecuencias de sumisión y de agresión en cada diada con la edad, se utilizaron dos Modelos Lineales Generalizados Mixtos. Las camadas 1, 2, 3, 4 y 5 tuvieron 10, 15, 10, 15 y 6 díadas, respectivamente. El efecto aleatorio fue la identidad de la diada anidada en la identidad de la camada. Para investigar el efecto del peso relativo de las crías sobre el grado de subordinación y el grado de dominancia, se utilizaron dos Modelos Lineales Generalizados Mixtos, uno con la variable dependiente índice de subordinación y otro con la variable dependiente índice de dominancia. En los dos modelos se introdujeron el peso y la edad de cada cría en cada prueba como efectos fijos. La identidad de la cría, anidada en la identidad de la camada, fue la variable aleatoria. Investigué si la subordinación limita el acceso al alimento analizando ingesta, tiempo de alimentación y latencia del primer contacto con Modelos Lineales Generalizados Mixtos. En cada uno de esos modelos se incluyeron los términos fijos índice de subordinación y edad, se consideró como término aleatorio la identidad de la cría anidada en la identidad de la camada. De la misma manera analicé los efectos de la dominancia sobre las mismas tres variables dependientes. La variable dependiente sexo no pudo ser considerada en los análisis anteriores dado que la proporción de hembras, dentro de cada camada, fue muy baja (Apéndice I).

Comparación entre los experimentos Díadas y Camada Completa

Utilizando las matrices sociométricas elaboradas para el análisis de Camada Completa, seleccioné, exclusivamente, las interacciones agonísticas entre las crías que fueron probadas en el experimento Díadas. En cada camada, a partir de estos datos y siguiendo la metodología de Díadas, calculé la proporción de sumisión y la proporción de agresión para cada una de las tres díadas a cada una de las cuatro edades. Se aplicó la prueba Kolmogorov-Smirnov a las variables proporción de sumisión y proporción de agresión del experimento Camada Completa. Así como ocurrió en el experimento Díadas, ninguna difirió significativamente de una distribución normal.

Para poder hacer una comparación de las mismas díadas entre los dos experimentos, para Camada Completa, reconocí en cada díada a las crías que fueron identificadas, en el experimento Díadas, como crías dominantes o subordinadas de su díada. Se incluyó la proporción de sumisión emitida por cada cría subordinada, en cada una de sus cuatro pruebas de Díadas y en cada una de sus cuatro pruebas de Camada Completa, en un Modelo Lineal Generalizado Mixto que incluyó edad, experimento (1=Díadas o 2=Camada Completa) y la interacción entre edad y experimento como variables independientes y la identidad de la diada anidada en la identidad de la camada, como factor aleatorio. De la misma forma analizó la proporción de agresión emitida por cada cría dominante en cada una de sus cuatro pruebas de Díadas y en cada una de sus cuatro pruebas de Camada Completa.

RESULTADOS

Expresión de agonismo en los dos experimentos

Al comenzar cada prueba de Díadas o de Camada Completa, las crías se aproximaban simultáneamente al recipiente con alimento, y alguna de las crías comenzaba a alimentarse. En el experimento Camada Completa, algunas crías se dispersaban y comenzaban a emitir juego social, mientras que las crías que permanecían cerca de la fuente de alimento, se disputaban el recurso hasta que algunas crías desistían y una permanecía comiendo. En el experimento Díadas, generalmente las dos crías se disputaban el recurso, hasta que alguna de ellas cedía o hasta que transcurría el tiempo de la prueba.

El empujón fue la conducta agresiva más común: en el experimento Díadas todas las 15 díadas realizaron al menos un empujón, éstos se emitieron con frecuencia de 5.48 ± 0.48 empujones por cría/prueba. En el experimento de Camada Completa, el 88% de las 26 crías emitió al menos un empujón, y tuvo frecuencia de 1.92 ± 0.15 empujones por cría/prueba.

Una conducta muy difundida fue el desplazamiento: fue emitida por todas las 15 díadas, con frecuencia por cría/prueba de 2.53 ± 0.23 . El 88% de las 26 crías emitieron desplazamientos en el experimento Camada Completa, con frecuencia de 0.58 ± 0.06 desplazamientos por cría/prueba.

Los zarpazos fueron emitidos por el 80% de las 15 díadas, en el experimento Díadas y 61% de las 26 crías en el experimento Camada Completa. Registrándose con frecuencia de 0.7 ± 0.25 y 0.40 ± 0.08 zarpazos por cría/prueba, respectivamente. El 60% de las 15 díadas, en el experimento Díadas y el 53% de las 26 crías en el experimento Camada completa, emitió

vocalizaciones en al menos una de sus pruebas. Emitiéndose con frecuencia de 0.94 ± 0.17 y 0.17 ± 0.04 vocalizaciones por cría/prueba, respectivamente. En el experimento Díadas, el 20% de las 15 díadas emitieron mordidas en al menos una de sus cuatro pruebas, con frecuencia de 0.06 ± 0.03 mordidas por cría/prueba. En el experimento Camada Completa, ninguna cría efectuó mordidas.

Experimento Díadas

Relaciones de dominancia-subordinación

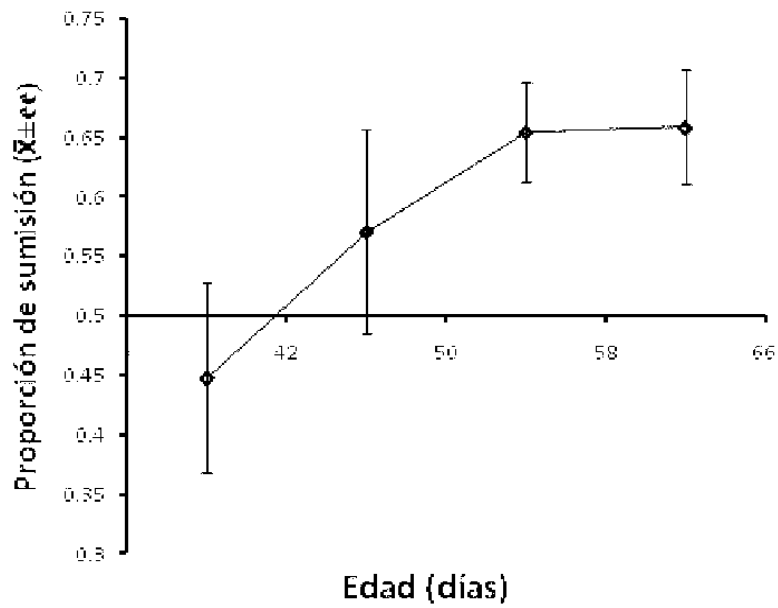
La proporción de sumisión emitida por las crías subordinadas aumentó de manera gradual entre el primer y tercer periodo de edad ($p < 0.00$; Cuadro 1; Figura 4a), incrementando de manera significativa, del primer al cuarto periodo de edad (prueba de Tukey: $p = 0.03$). La proporción de agresiones emitidas por las crías dominantes, aumentó a través de los cuatro periodos ($p < 0.00$; Cuadro 1; Figura 4b), con una diferencia significativa entre el primer y cuarto periodo de edad ($p = 0.02$), en tanto que entre las demás edades no hubieron diferencias.

Cuadro 1. GLMMs de la proporción de sumisión de las quince crías subordinadas y de la proporción de agresión de las quince crías dominantes.

		Proporción de Sumisión			Proporción de Agresión	
	Variables	gl	Coc. V.	P	Coc. V.	P
Modelo inicial	Edad	4	9.46	0.00***	8.66	0.00***

*** $p \leq 0.001$, gl=grados de libertad, Coc. V.=cociente de verosimilitud. Díada, anidada en camada, fue considerado como efecto aleatorio. Los coeficientes de las variables del modelo final se pueden consultar en el Apéndice III.

a)



b)

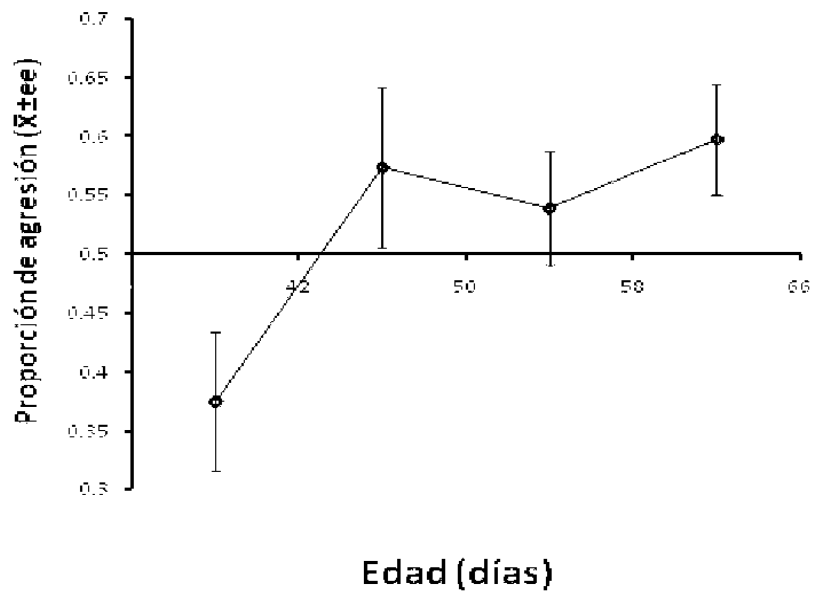


Figura 4. Desarrollo, entre 35 y 63 días de edad, de la proporción de agonismo. (a) Proporción de sumisión emitida a cada edad por la cría subordinada (n=15 diadas) y (b) Proporción de agresión emitida a cada edad por la cría dominante (n=15 diadas).

Peso relativo y dominancia-subordinación.

En las 5 camadas, las crías de mayor peso fueron en promedio $8.08 \pm 1.92\%$ más pesadas que las crías de peso intermedio y $22.71 \pm 2.60\%$ más pesadas que las crías de menor peso, mientras que las crías de peso intermedio fueron $12.52 \pm 2.07\%$ más pesadas que las crías de menor peso. En cuatro camadas, la dirección en las diferencias de peso de las crías de cada diada se mantuvo estable a lo largo de los experimentos. Sin embargo, en la quinta camada, a partir de la edad de 47 días la cría de peso intermedio sobrepasó en peso a la cría de mayor peso.

El peso relativo no afectó la sumisión. La sumisión fue afectada por la edad ($p < 0.00$), aumentando 85% del primer al tercer periodo de edad y 140% del primer al cuarto periodo de edad (Cuadro 2; Figura 5a). Asimismo, el estatus de dominancia afectó significativamente a la sumisión ($p < 0.01$); las crías dominantes se sometieron 21% menos que las crías subordinadas. No hubo interacción entre la edad y el peso relativo, ni entre la edad y estatus de dominancia.

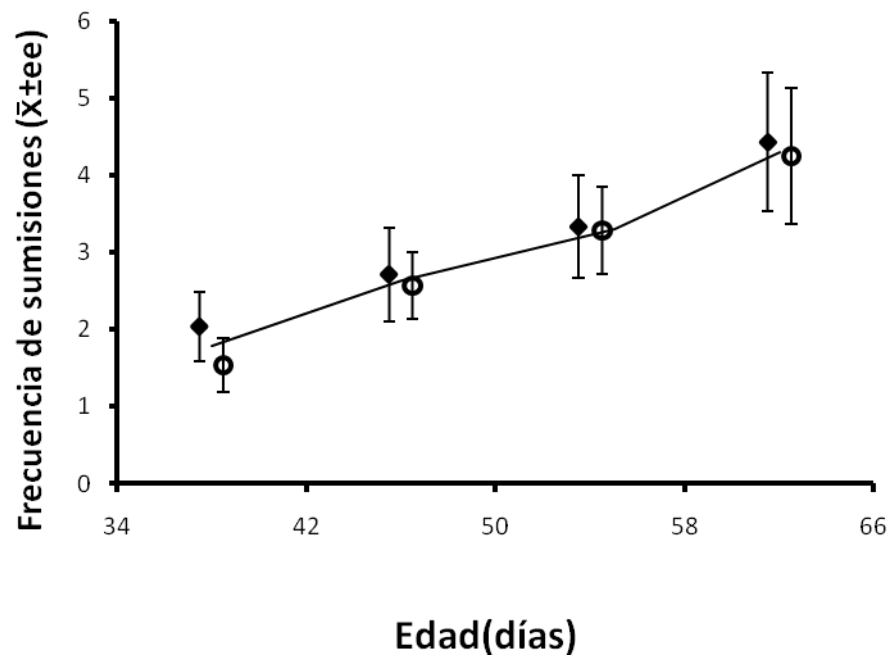
La agresión no fue afectada por el peso relativo o por el estatus de dominancia, pero aumentó con la edad ($p < 0.01$), incrementando 77% del primer al cuarto periodo de edad (Cuadro 2; Figura 5b). No se detectaron interacciones significativas.

Cuadro 2. GLMMs de la frecuencia de sumisión y de la frecuencia de agresión en 15 díadas.

Variables		Sumisión			Agresión		
		gl	Coc. V.	P	gl	Coc. V.	P
Modelo inicial	Edad	6	14.57	0.00***	6	6.06	0.01**
	Peso	6	0.17	0.68	6	2.66	0.14
	Estatus	6	5.21	0.02*	6	1.83	0.18
	Edad: peso	9	0.21	0.65	9	0.00	0.98
	Edad: estatus	9	2.27	0.13	9	0.13	0.72
	Peso: estatus	9	0.47	0.49	9	1.73	0.19
Modelo final	Edad	5	19.54	0.00***	5	6.07	0.01**
	Estatus	5	6.39	0.01**			

* $p \leq 0.05$, ** $p \leq 0.01$, *** $p \leq 0.001$, gl=grados de libertad, Coc. V.=cociente de verosimilitud. Diada, anidada en camada, fue considerado como efecto aleatorio. Los coeficientes de las variables del modelo final se pueden consultar en el Apéndice III.

a)



b)

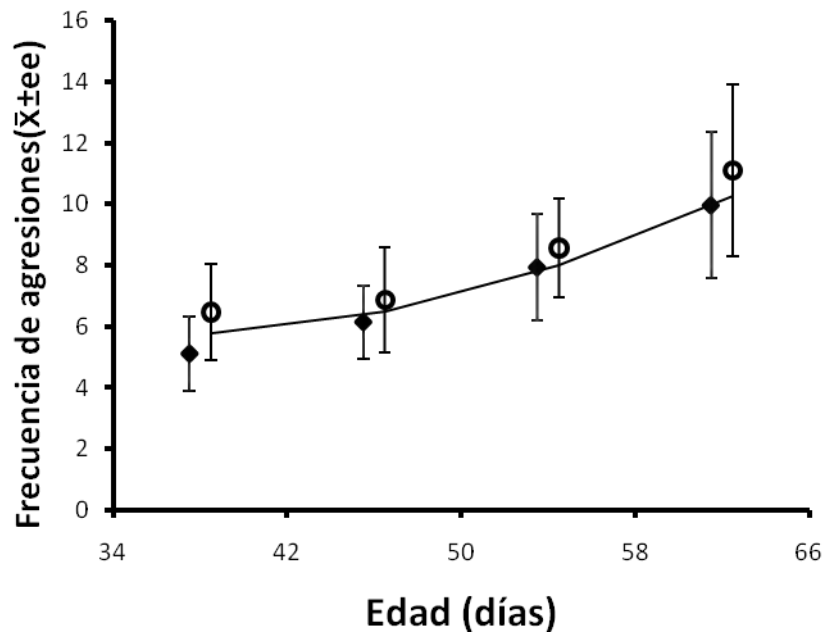


Figura 5. Desarrollo de la sumisión y de la agresión en 15 dñadas, a lo largo del periodo experimental (35 a 63 dñas de edad) ♦ crías más pesadas de su dñada y ○ crías menos pesadas de su dñada.

Dominancia-subordinación y acceso al alimento

El análisis sobre la ingesta, arrojó una interacción significativa entre la edad y estatus de dominancia ($p=0.01$; Cuadro 3; Figura 6a). Las crías dominantes incrementaron su ingesta 97% entre el primer y el tercer periodo de edad (prueba de Tukey: $p=0.04$) y 203% entre el primer y el cuarto periodo ($p=0.05$); mientras que para las crías subordinadas no se detectaron cambios significativos en la ingesta entre edades. En el tercer y cuarto periodo de edad, las crías subordinadas ingirieron menos alimento que las crías dominantes, 27% menos ($p<0.00$) y 50% menos ($p=0.01$), respectivamente.

Se detectó una interacción significativa entre la edad y el estatus de dominancia en el análisis sobre el tiempo de alimentación ($p<0.00$; Cuadro 3; Figura 6b). Las crías dominantes incrementaron el tiempo de alimentación 79% del primer al cuarto periodo de edad ($p<0.01$). Las crías subordinadas no variaron significativamente el tiempo de alimentación con la edad. En el tercer periodo de edad, las crías dominantes pasaron 94% más tiempo alimentándose que las crías subordinadas ($p=0.00$) y en el cuarto periodo de edad pasaron 82% más tiempo ($p=0.01$).

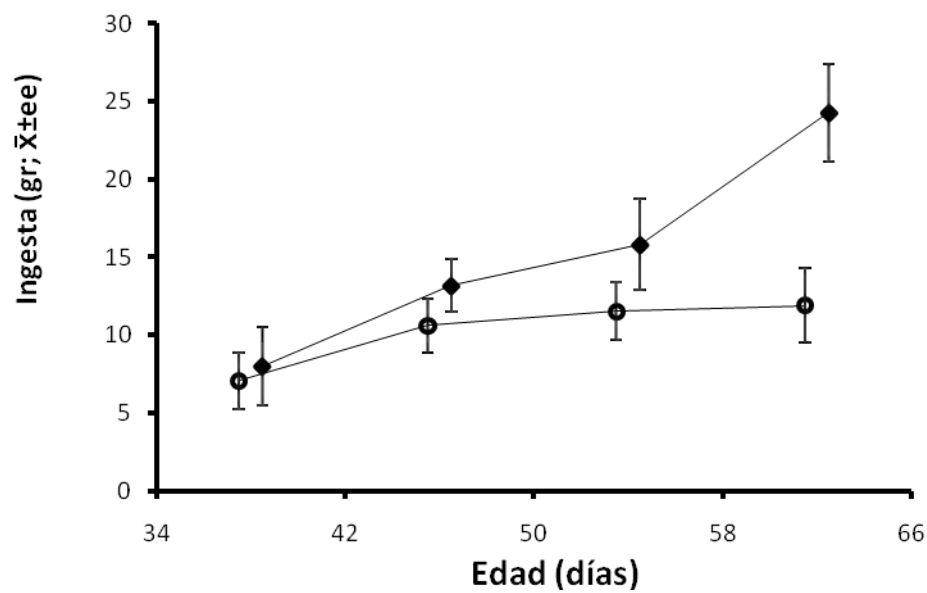
El efecto de la edad fue significativo sobre la latencia del primer contacto ($p<0.00$; Cuadro 3), la cual disminuyó con la edad ($\beta=-4.19$), evidenciando un decremento del 43% entre el primer y segundo periodo de edad y 33% entre el segundo y el tercero. El efecto del estatus de dominancia no fue significativo y no se encontraron interacciones significativas (Figura 7).

Cuadro 3. Análisis por GLMMs de los factores que pueden afectar la ingesta, el tiempo de alimentación y la latencia del primer contacto, de 15 díadas.

		Variables	gl	Coc.V	P
Ingesta	Modelo inicial	Edad	5	18.85	0.00***
		Estatus de dominancia	5	9.40	0.00***
		Edad: estatus de dominancia	6	0.01	0.01**
Tiempo de alimentación	Modelo inicial	Edad	5	0.16	0.16
		Estatus de dominancia	5	8.14	0.00***
		Edad: estatus de dominancia	6	10.00	0.00***
Latencia del primer contacto	Modelo inicial	Edad	5	16.71	0.00***
		Estatus de dominancia	5	0.89	0.34
		Edad: estatus de dominancia	6	0.33	0.56
	Modelo final	Edad	4	17.48	0.00***

** $p \leq 0.01$, *** $p \leq 0.001$, gl=grados de libertad, Coc. V.=cociente de verosimilitud. Díada, anidada en camada, fue considerado como efecto aleatorio. Los coeficientes de las variables del modelo final se pueden consultar en el Apéndice III.

a)



b)

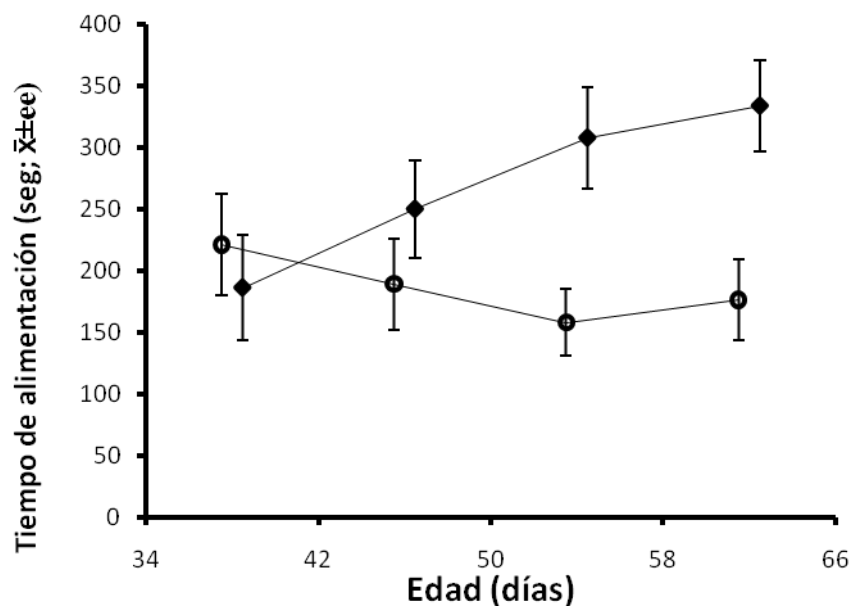


Figura 6. Efecto del estatus de dominancia sobre el acceso al recurso, de 15 díadas, entre los 35 y 63 días de edad. $\blacklozenge$ crías dominantes y $\bullet$ crías subordinadas.

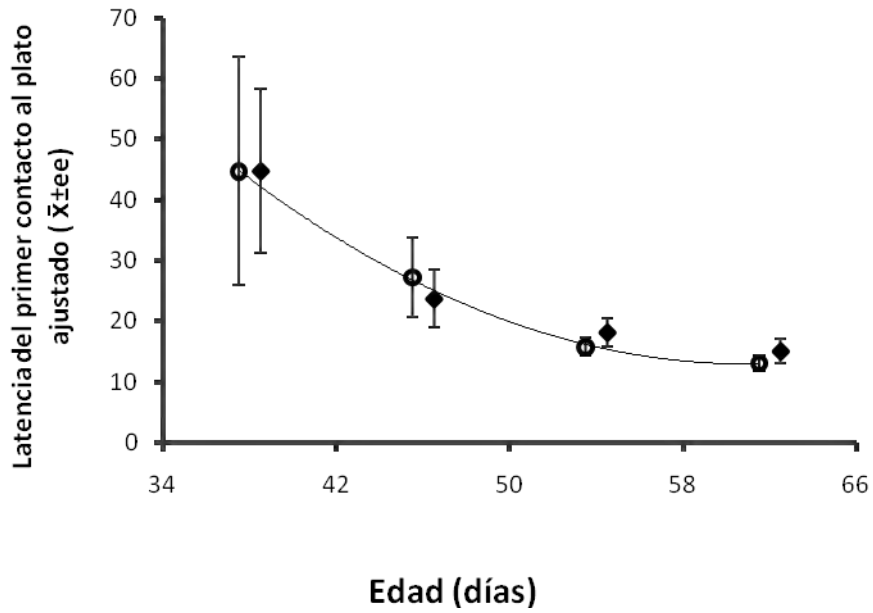


Figura 7. Desarrollo de la latencia del primer contacto al plato ajustado, de 15 días, entre los 35 y 63 días de edad.♦ crías dominantes y ● crías subordinadas.

Experimento Camada Completa

Relaciones de dominancia-subordinación

Dentro de su camada, el índice de subordinación de las crías en la cuarta edad, tuvo una correlación alta con el índice de subordinación en cada una de las tres primeras edades (Cuadro 4), pero los coeficientes de correlación con la 1ª, 2ª y 3ª edad no variaron entre sí de manera significativa (prueba de Friedman: $\chi^2=0.667$, $p=0.717$). De la misma forma, el índice de dominancia de la cuarta edad se correlacionó fuertemente con los índices de dominancia de la primera, la segunda y la tercera edad (Cuadro 4), pero los coeficientes de correlación con las diferentes edades no difirieron significativamente entre sí ($\chi^2=0.667$, $p=0.717$). En otras palabras, las relaciones de dominancia-subordinación detectadas en la cuarta edad fueron consistentes con las detectadas en edades anteriores pero no hubo evidencia de consolidación progresiva con la edad.

Las diferencias entre crías en el grado de subordinación fueron elevadas y no cambiaron de manera significativa con la edad (Cuadro 5; prueba de Friedman: $\chi^2=2.2$, $gl=3$, $p=0.532$). De la misma manera, hubo diferencias considerables en el grado de dominancia entre las crías y estas diferencias no variaron entre edades (Cuadro 5; $\chi^2=1$, $gl=3$, $p=0.801$). Es decir, las diferencias en grado de subordinación o dominancia entre las crías de una misma camada, no cambiaron entre los 41 y 65 días de edad.

La frecuencia de sumisiones emitidas por cada díada, de cada camada, aumentó con la edad (GLMM: $gl=4$, Coc. V.=6.42, **$p=0.01$** , $n=56$ díadas), significativamente de la primera a la cuarta edad (prueba de Tukey $p=0.02$; Figura 8), pero la frecuencia de agresiones, aún cuando tendió a aumentar con la edad, no se relacionó significativamente con ella, posiblemente porque la varianza fue alta ($gl=4$, Coc. V.=2.08, $p=0.15$, $n=56$ díadas; Figura 8).

Cuadro 4. Coeficientes de correlación entre los índices de subordinación (IS) y de dominancia (ID) en la cuarta edad y en cada una de las edades anteriores de 5 camadas.

Edades	IS	ID
	Coeficiente de correlación ($\bar{x} \pm ee$)	Coeficiente de correlación ($\bar{x} \pm ee$)
1 y 4	0.57 $\pm$ 0.14	0.60 $\pm$ 0.11
2 y 4	0.42 $\pm$ 0.15	0.65 $\pm$ 0.10
3 y 4	0.67 $\pm$ 0.07	0.52 $\pm$ 0.14

Cuadro 5. Gradiente de subordinación y de dominancia en cada una de las cuatro edades, n=5 camadas.

Edad (días)	Gradiente de subordinación	Gradiente de dominancia
	β ($\bar{x} \pm ee$)	β ($\bar{x} \pm ee$)
41	0.67 $\pm$ 0.06	0.76 $\pm$ 0.12
49	0.54 $\pm$ 0.07	0.54 $\pm$ 0.07
57	0.65 $\pm$ 0.08	0.65 $\pm$ 0.08
65	0.67 $\pm$ 0.02	0.67 $\pm$ 0.02

β =pendiente

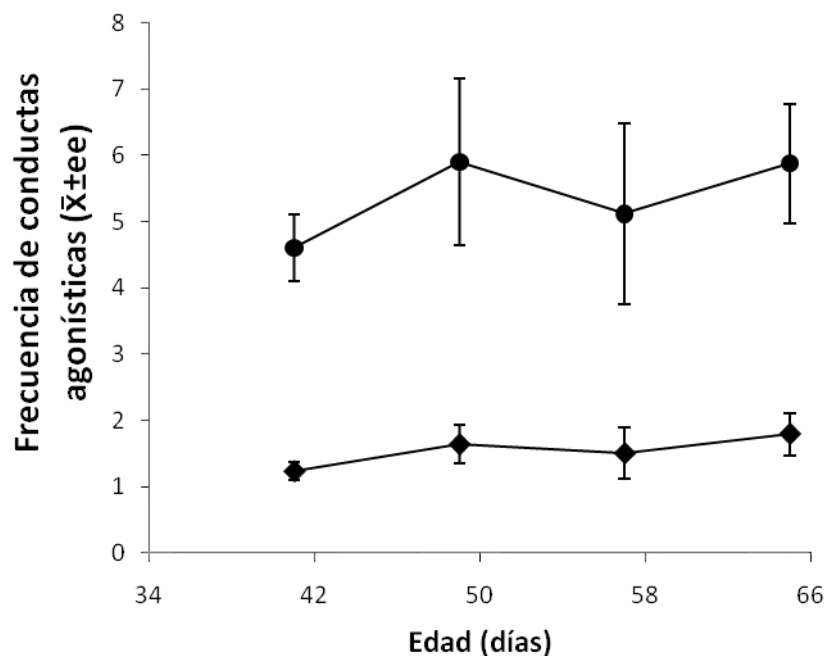


Figura 8. Desarrollo entre los 41 y 65 días de edad de sumisiones (◆) y de agresiones (●) emitidas por cada diada de las cinco camadas (camada 1=10 díadas, camada 2=15 díadas, camada 3=10 díadas, camada 4=15 díadas y camada 5=6 díadas).

Peso relativo y dominancia- subordinación

En las cinco camadas, las crías más pesadas de la camada fueron en promedio $23 \pm 4.02\%$, $20.3 \pm 4.46\%$, $21.16 \pm 1.09\%$ y $18.36 \pm 2.57\%$ más pesadas que las crías más ligeras de la camada, en las edades de 41, 49, 57 y 65 días, respectivamente. En promedio, cada cría dentro de su camada fue $6.03 \pm 1.06\%$, $5.53 \pm 1.03\%$, $5.05 \pm 1.02\%$ y $4.65 \pm 0.72\%$ más pesada que su hermano adyacente de menor peso, en las edades de 41, 49, 57 y 65 días, respectivamente. Asimismo, cada cría fue en promedio más ligera que su hermano próximo de mayor peso $6.70 \pm 1.27\%$ a los 41 días de edad, $6.05 \pm 1.21\%$ a los 49 días de edad, $5.54 \pm 1.19\%$ a los 57 días de edad y $4.98 \pm 0.80\%$ a los 65 días de edad.

El peso no tuvo un efecto significativo sobre el índice de subordinación, el cual tampoco se vio afectado por la edad. No se detectaron interacciones significativas (Cuadro 6). Sobre el índice de dominancia, ni el peso ni la edad surtieron efectos significativos. No hubo interacción entre la edad y el índice de dominancia (Cuadro 6; Figura 9).

Cuadro 6. GLMMs del efecto del peso y de la edad sobre el índice de subordinación (IS) índice de dominancia (ID).

Variables		IS			ID		
		gl	Coc. V.	P	gl	Coc. V.	P
Modelo inicial	Edad	5	0.40	0.53	5	0.58	0.44
	Peso relativo	5	0.07	0.79	5	0.71	0.40
	Edad: Peso relativo	6	0.07	0.79	6	0.09	0.77

Cría, anidada en camada, fue considerado como efecto aleatorio, gl=grados de libertad, Coc. V.=cociente de verosimilitud.

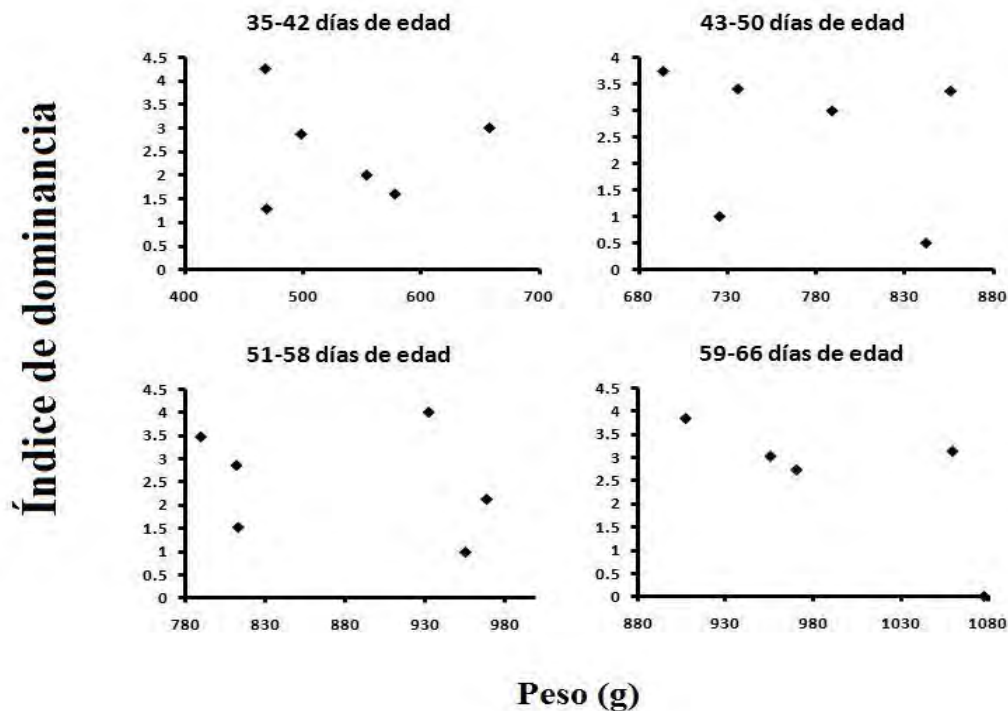


Figura 9. Ejemplo de la relación entre el peso y el índice de dominancia, utilizando a la camada 2, a cuatro edades (n=6 crías).

Dominancia-subordinación y acceso al alimento

La cantidad de alimento ingerido por una cría en una prueba, no se vio afectada por el índice de subordinación ($p=0.27$; Cuadro 7), tampoco por la edad o por el índice de dominancia ($p=0.12$; Cuadro 7). Ninguna interacción entre los factores fue significativa.

El tiempo de alimentación se vio afectado negativamente por el índice de subordinación ($p<0.00$; Cuadro 7; Figura 10), y positivamente por el índice de dominancia ($p=0.03$; Cuadro 7; Figura 10). La edad no afectó al tiempo de alimentación y no se detectaron interacciones significativas.

La latencia del primer contacto al plato disminuyó con la edad ($p<0.00$; Cuadro 7; Figura 11) pero no varió con el índice de subordinación ($p=0.15$; Cuadro 7) o el índice de dominancia

($p=0.21$; Cuadro 7). No hubo interacción entre la edad y el índice de dominancia, ni entre la edad y el índice de subordinación.

Cuadro 7. GLMMs del efecto del índice de subordinación (IS) y del índice de dominancia (ID) sobre las variables de acceso al alimento (n=26 crías).

			Ingesta			Tiempo de alimentación			Latencia del primer contacto		
			gl	Coc. V	P	gl	Coc. V	P	gl	Coc. V	P
Índice de subordinación	Modelo inicial	Edad	5	0.09	0.77	5	0.59	0.44	5	23.89	0.00***
		IS	5	2.36	0.12	5	16.74	0.00***	5	2.12	0.15
		Edad:IS	6	1.21	0.27	6	0.60	0.44	6	0.17	0.89
	Modelo final	Edad							5	6.11	0.01**
		IS				5	16.39	0.00***			
Índice de dominancia	Modelo inicial	Edad	5	0.12	0.72	5	0.38	0.53	5	24.56	0.00***
		ID	5	1.13	0.29	5	4.49	0.03*	5	1.60	0.21
		Edad:ID	6	2.38	0.12	6	0.19	0.66	6	0.31	0.58
	Modelo final	Edad							5	5.69	0.02*
		ID				5	3.72	0.05*			

* $p \leq 0.05$, ** $p \leq 0.01$, *** $p \leq 0.001$, gl=grados de libertad, Coc. V.=cociente de verosimilitud. Cría, anidada en camada, fue considerado como efecto aleatorio. Los coeficientes de las variables del modelo final se pueden consultar en el Apéndice IV.

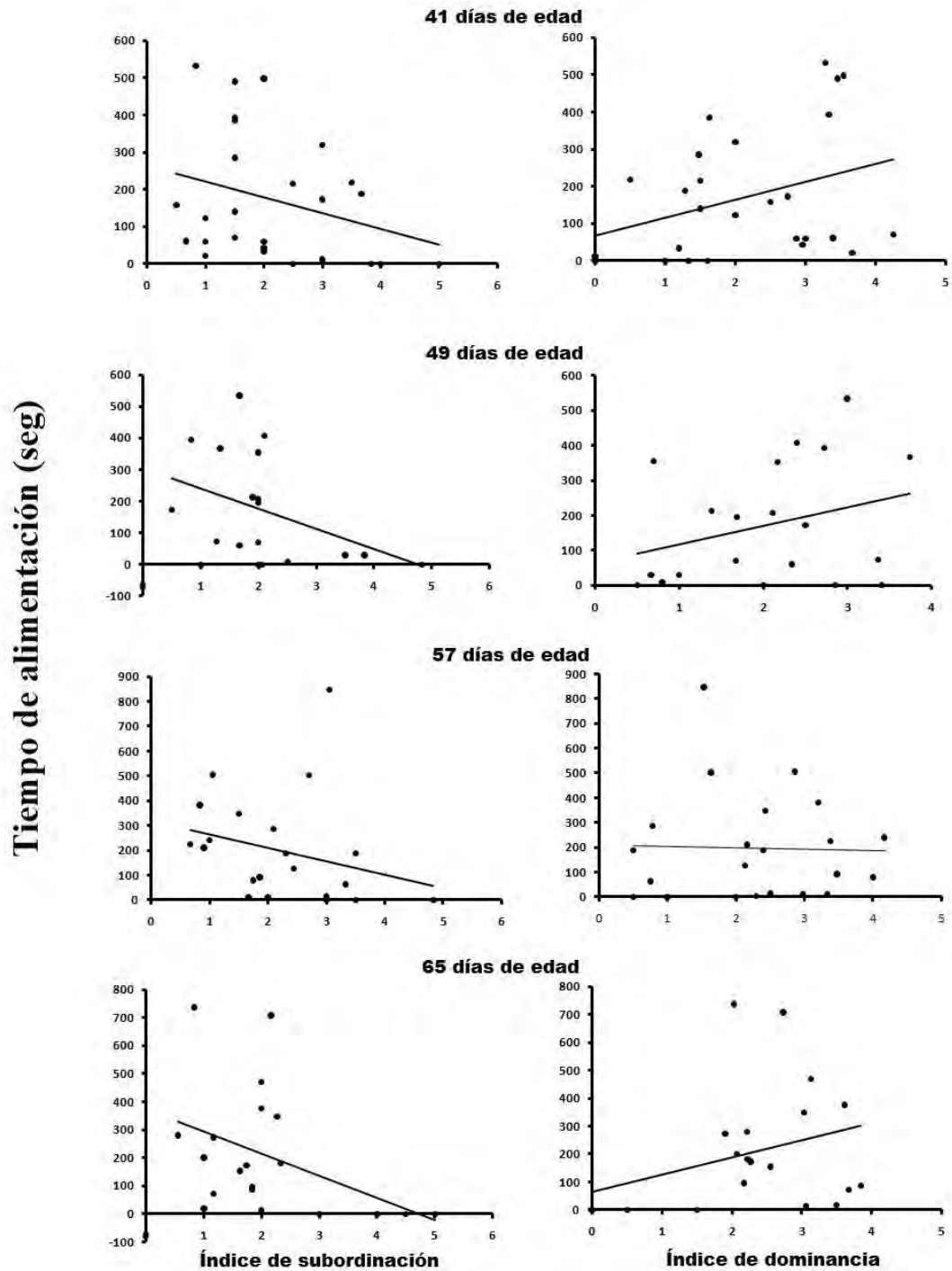


Figura 10. Relación entre el índice de subordinación y el tiempo de alimentación y entre el índice de dominancia y el tiempo de alimentación de cada cría (n=26 crías) en cada una de cuatro edades.

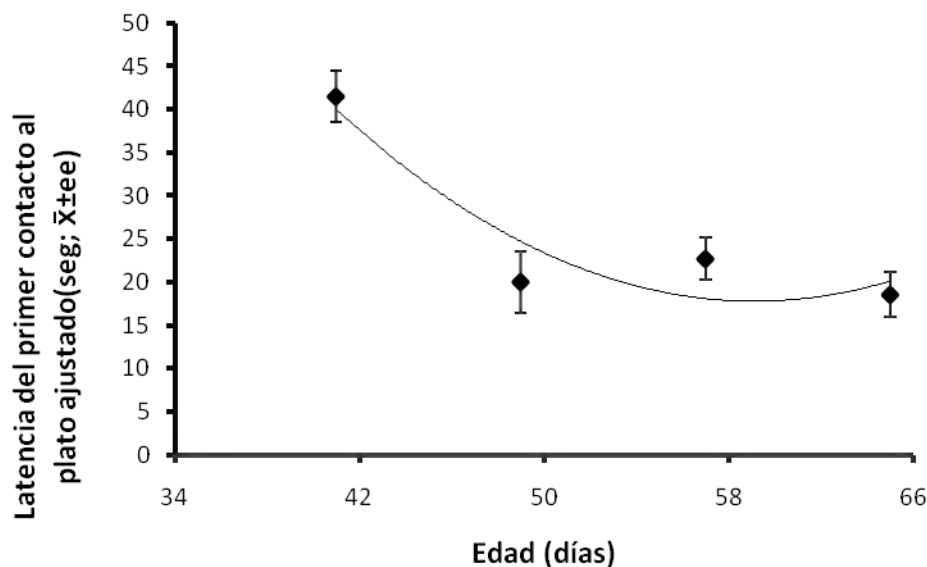


Figura 11. Desarrollo de la latencia del primer contacto entre 35 y 65 días de edad, $n = 26$ crías.

Comparación entre los experimentos Díadas y Camada Completa

El efecto del experimento fue significativo sobre la proporción de sumisión ($p=0.01$; Cuadro 8; Figura 12). La proporción de sumisión fue 24.13% mayor en el experimento Díadas en que el experimento Camada Completa. La proporción de sumisión fue afectada por la edad ($p \leq 0.00$; Cuadro 8; Figura 12), la cual aumentó significativamente entre el primer y tercer periodo de edad (prueba de Tukey: $p=0.01$) y entre el primer y cuarto periodo de edad ($p \leq 0.01$). Ninguna interacción fue significativa. En otras palabras, la proporción de sumisión de las crías subordinadas, fue menor en el experimento Camada Completa y en ambos experimentos aumentó con la edad.

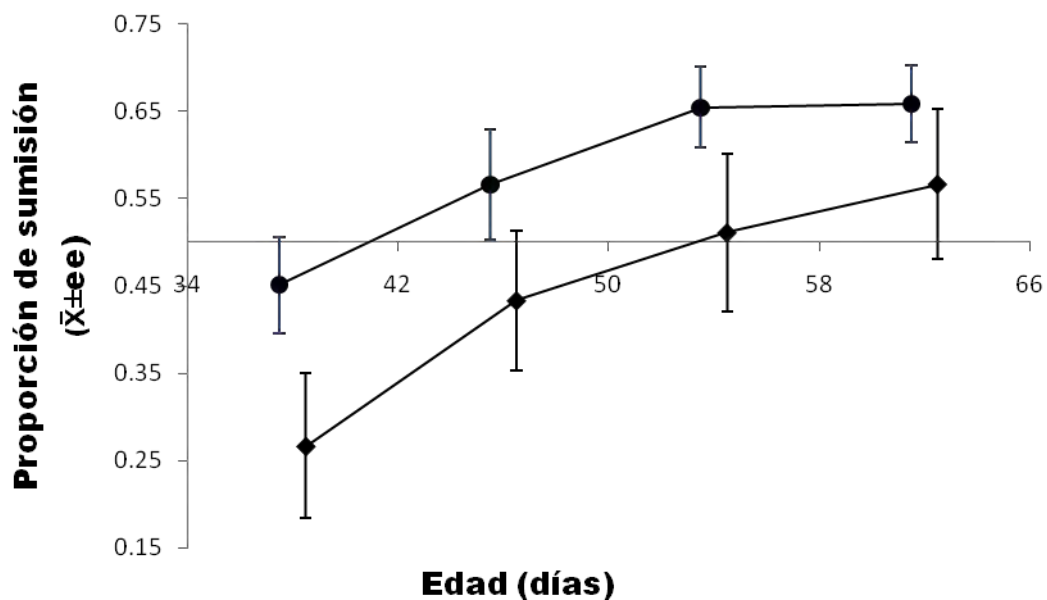
La proporción de agresión no se vio afectada por el experimento. El efecto de la edad fue significativo sobre la proporción de agresión ($p \leq 0.00$; Cuadro 8; Figura 12), la cual aumentó de manera significativa entre el primer y tercer periodo de edad ($p=0.01$) y entre el primer y cuarto periodo de edad ($p \leq 0.00$). No se detectaron interacciones significativas.

Cuadro 8. Análisis por GLMMs de la proporción de sumisión (n=15 crías) y agresión (n=15 crías) en los dos experimentos.

			Proporción de Sumisión		Proporción de Agresión	
Variables		gl	Coc. V.	P	Coc. V.	P
Modelo inicial	Edad	2	13.28	0.00***	17.65	0.00***
	Experimento	2	7.28	0.01*	1.98	0.16
	Edad:experimento	2	0.36	0.55	1.61	0.21
Modelo final	Edad	2	12.25	0.00***	17.36	0.00***
	Experimento	2	6.45	0.01*		

* $p \leq 0.05$, *** $p \leq 0.001$, gl=grados de libertad, Coc. V.=cociente de verosimilitud. Diada, anidada en camada, fue considerado como efecto aleatorio. Los coeficientes de las variables del modelo final se pueden consultar en el Apéndice V.

a)



b)

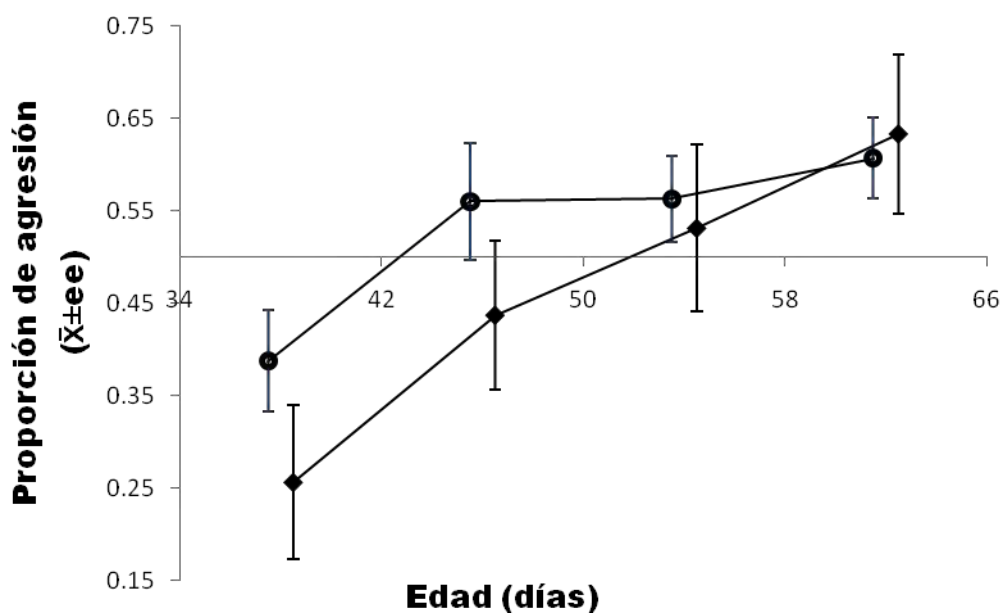


Figura 12. Comparación entre experimentos del desarrollo, entre 35 y 65 días de edad, de la proporción de agonismo ($n=15$ diadas). ♦ experimento camada Completa y ● experimento Días.

DISCUSIÓN

Expresión de conducta agonística

En ambas situaciones experimentales (Díadas y Camada Completa), las crías de gato doméstico entre los 35 y 66 días de edad, utilizaron conducta agonística al competir por alimento, lo que confirma nuestra primera predicción. El repertorio conductual agonístico registrado (empujón, zarpazo, vocalización y desplazamiento) correspondió al reportado por Hudson *et al.* (2009) para crías de 0 a 28 días de edad durante eventos de amamantamiento. En ambos estudios, los empujones y desplazamientos se registraron con mayor frecuencia que los zarpazos, vocalizaciones y mordidas. A excepción del empujón, estas conductas también han sido reportadas en el repertorio conductual agonístico del adulto. Adicionalmente, los adultos emiten persecución, lucha, postura sumisa y exposición de caninos, tal y como han sido descritas por de Boer (1977), van den Bos & de Cock Buning (1994), Feldman (1994) y Bonanni *et al.* (2007).

En el presente estudio se observó que las crías emitieron algo similar a la postura sumisa, al recibir alguna agresión y algo similar a la postura de amenaza, al agredir, pero estas conductas no fueron lo suficientemente definidas como para ser tomadas en cuenta en los registros. Este resultado puede deberse a que las crías no son capaces de emitir de forma total el repertorio conductual agonístico del adulto, porque no lo han desarrollado completamente. Durante el desarrollo de la conducta agonística, los cambios pueden deberse a la combinación de factores hormonales, de maduración neuromuscular y de aprendizaje (Bekoff 1981; Huntingford & Turner 1987; Drummond 2001b). Por lo regular, los mamíferos jóvenes expresan los patrones agonísticos del adulto al momento de la maduración sexual (Archer 1988), y en el gato doméstico esta maduración

ocurre entre el sexto y noveno mes de edad (Braastad & Bakken 2002). Probablemente, a medida que mejoren la coordinación y posturas, y se acerque el momento de maduración sexual, las crías tengan un mejor manejo del repertorio conductual agonístico del adulto, que el registrado en este experimento.

En el presente estudio, las crías utilizaron de manera preponderante los empujones, tal como ocurre durante los eventos de amamantamiento; en contraste los empujones entre adultos no han sido reportados. Es plausible que esto se deba a que las crías utilicen con mayor frecuencia agresiones de baja intensidad, para evitar los costos físicos y sociales de un enfrentamiento de mayor intensidad (Huntingford & Turner 1987; Archer 1988), ya que la pérdida de un hermano a consecuencia de un enfrentamiento con agresiones mayores podría comprometer su propio desarrollo. Los hermanos que cohabitan en el mismo nido proveen un ambiente que permite un desarrollo normal; esto puede incluir factores como protección contra depredadores, termorregulación, desarrollo motor o estimulación del cuidado parental (Hudson & Trillmich 2008). También puede verse comprometida la adecuación inclusiva de los hermanos sobrevivientes, ya que los hermanos pueden ser un vehículo importante para la propagación a generaciones futuras de los genes compartidos (Bekoff 1981; Mock *et. al.* 1998); de esta forma, en muchos casos el parentesco entre oponentes favorece la reducción de la intensidad de las agresiones (Bekoff 1981).

Relaciones de dominancia-subordinación

Las crías del experimento de Díadas expresaron relaciones de dominancia-subordinación, que parecen establecerse de forma gradual entre los 35 y 55 días de edad. A partir del segundo periodo de experimentación (entre 43 y 47 días de edad) las crías subordinadas emitieron mayor proporción de sumisión que las crías dominantes, sin embargo, el sentido de la sumisión no fue totalmente unidireccional, esto quiere decir que las crías dominantes también emitieron sumisiones, aunque en

menor proporción. De la misma forma, las crías subordinadas agredieron, en menor proporción, a las crías dominantes.

En el experimento de Camada Completa, no se detectaron cambios en el grado de correlación entre la dominancia-subordinación de edades tempranas con la cuarta edad. Es decir que no detectamos una consolidación progresiva de las relaciones de dominancia-subordinación con la edad. Al encontrar que las relaciones de dominancia-subordinación detectadas a la edad de 65 días, tuvieron una correlación alta con las relaciones encontradas en edades tempranas, podemos concluir que las estas relaciones ya se encontraban establecidas a los 41 días de edad. Las diferencias en el grado de subordinación y de dominancia entre crías de la misma camada fueron considerables y no incrementaron o decrecieron en el tiempo. Sin embargo, la jerarquía de dominancia detectada no fue totalmente precipitosa, ya que el gradiente de subordinación se encontró alrededor de 0.63 y el gradiente de dominancia alrededor de 0.65. Generalmente las jerarquías de dominancia son consideradas como despóticas cuando son lineales y el gradiente de dominancia es escarpado o precipitoso (cuando es totalmente escarpado la pendiente es cercana a uno y las diferencias entre individuos son muy grandes; de Vries *et al.* 2006), mientras que las jerarquías de dominancia son equitativas cuando son poco lineales y el gradiente de dominancia es llano (la pendiente es cercana o igual a cero y las diferencias entre individuos son pequeñas; Veherencamp 1983; de Vries *et al.* 2006).

Al comparar la proporción de sumisión de los individuos subordinados de cada díada, del experimento Díadas, con su proporción de sumisión en el experimento Camada Completa, detectamos el mismo patrón. Asimismo sucedió al comparar la proporción de agresión de las crías dominantes de cada díada entre experimentos. Esto quiere decir, que los patrones de

establecimiento de las relaciones dominancia-subordinación en entre crías, son consistentes en ambos experimentos.

Las relaciones de dominancia-subordinación o las jerarquías de dominancia, se pueden ubicar a lo largo de un continuo, desde las relaciones completamente despóticas hasta las sociedades equitativas. La ubicación en este continuo es afectada por la acción de dos fuerzas opuestas, la competencia y la cooperación, y el equilibrio entre éstas depende de las ventajas y desventajas de vivir o no en compañía de otros (Vehrencamp 1983). En ambas situaciones experimentales se detectaron diferencias entre crías en la magnitud y dirección de la conducta agonística, pero estas diferencias no fueron totalmente unidireccionales. No se registró sumisión espontánea y la conducta más utilizada durante los enfrentamientos fue el empujón (una agresión de baja intensidad). Las crías, efectivamente establecieron relaciones de dominancia-subordinación tolerantes, en las cuales las dominantes no excluyeron a las subordinadas del recurso de manera absoluta. Generalmente en las relaciones de dominancia-subordinación tolerantes los subordinados no tienen que pedir tolerancia constantemente (Huntigford & Turner 1987; Preuschoft & van Schaik 2000). Estos sistemas se presentan cuando la presencia del otro es necesaria para la supervivencia (Vehrencamp 1983; Hand 1986). Podría ser que la presencia de las crías hermanas fuera necesaria para la supervivencia en crías de gato doméstico. Las crías de conejo doméstico se benefician de la presencia de sus hermanos de la misma camada, ya que mantiene una temperatura ambiental adecuada. Sin embargo, las crías podrían estar al mismo tiempo compitiendo por los mejores lugares en el nido en términos de temperatura (Bautista *et al.* 2003; Bautista *et al.* 2008; Rödel *et al.* 2008).

En el experimento Díadas la frecuencia de sumisión y agresión aumentaron de forma gradual del primer al último periodo de edad, y en el experimento Camada Completa la sumisión

aumentó en frecuencia de la primera a la cuarta edad, contradiciendo la segunda predicción. Este aumento pudo deberse a factores relacionados con el desarrollo. Con la edad, disminuye la vulnerabilidad de las crías y aumentan sus requerimientos energéticos, por lo que posiblemente aumentan los beneficios que se obtienen a través del conflicto (Huntingford & Turner 1987).

Estudios previos sobre juego social (West 1974; Barret & Bateson 1978) y conducta de depredación (Caro 1981), indican que entre la séptima y octava semanas de vida, estas conductas sufren un incremento y cambios dramáticos. En el presente estudio, el agonismo aumentó de forma importante de la sexta a la novena semana de edad, evidenciando correspondencia entre el desarrollo de la conducta agonística y el desarrollo de las conductas de juego social y de depredación. Estos cambios pueden ser una respuesta adaptativa al periodo de destete, y dado que este periodo implica el cambio hacia la vida adulta, es muy importante una reorganización de la conducta. El aumento de la coordinación motriz, el aumento en tamaño corporal y la experiencia también podrían estar asociados al cambio conductual (Barret & Bateson 1978; Caro 1981).

Es posible que el agonismo disminuyera, producto del establecimiento de las relaciones de dominancia-subordinación, después de los 66 días de edad, pero no registramos conducta después de esa edad. Entre las crías de muchas especies de aves la agresión incrementa hasta un pico máximo y luego decrece (Cook *et al.* 2000 y Cullen 1957 citados por Drummond 2001a), el decremento está asociado al establecimiento de relaciones de dominancia-subordinación (Drummond 2001a).

Si la agresión aumentara hasta tornarse intolerable, las crías se verían forzadas a la dispersión (Drummond 2006). Las crías de coyote (*Canis latrans*) establecen relaciones de dominancia-subordinación. Sin embargo, la agresión aumenta por causas próximas a una dispersión diferencial, en la cual, las crías dominantes orillan a las crías subordinadas a dispersarse primero. Las crías

dominantes pueden dispersarse en mejores lugares, que se encuentren más cercanos al nicho natal, orillando a los subordinados a emigrar más lejos. La dispersión temprana puede acarrear tasas de mortalidad más altas. (Bekoff 1981). Es probable que entre las crías de gato doméstico el agonismo siga aumentando más allá de los 66 días de edad, hasta producir una dispersión diferencial, favoreciendo que los individuos subordinados emigren primero. Se ha demostrado que las relaciones de dominancia-subordinación en adultos de gato doméstico se establecen para generar dispersión diferencial, de forma tal que los gatos subordinados son expulsados (Durr & Smith 1997). Los patrones de dispersión podrían verse afectados por el sexo de las crías. En el gato doméstico la mayoría de los machos se dispersan fuera del nicho natal justo después de la madurez sexual, mientras que las hembras suelen ser filopátricas y al alcanzar la madurez son reclutadas para formar parte del grupo de hembras reproductivas (Liberg *et al.* 2000). Las hembras dominantes pueden determinar cuáles hembras quedan en las zonas centrales, expulsando a las hembras subordinadas a la periferia (Liberg 1980; Devillard *et al.* 2003). En el oso café (*Ursus arctos*) las crías hembras compiten por filopatria y las jerarquías de dominancia entre hermanas provocan que las hermanas subordinadas se dispersen (Zedrosser *et al.* 2007).

En el experimento Díadas, las diferencias en agonismo entre crías y los patrones de desarrollo resultaron más evidentes utilizando la proporción de sumisión. En el experimento Camada Completa, el cambio del agonismo con la edad, se detectó en la frecuencia de sumisiones y no en la frecuencia de agresiones. Posiblemente porque una relación de dominancia-subordinación entre dos animales, se define por quien se somete (Bernstein 1981).

Peso relativo y dominancia-subordinación

En ambos experimentos, no se detectaron diferencias en la expresión de conductas agonísticas en función del peso relativo; es decir que el estatus de dominancia no se vio afectado

por una asimetría en peso. Este resultado implica que nuestra tercera predicción no fue correcta. Generalmente, la desigualdad en peso o tamaño refleja una asimetría de RHP que determina la resolución del conflicto a favor del oponente más pesado o más grande. En los ciervos rojos (*Cervus elaphus*) jóvenes, el peso tiene una fuerte correlación positiva con el rango de dominancia (Suttie 1982). Entre las crías hembras hermanas del mono rhesus (*Macaca mulatta*) el peso es un buen indicador de la habilidad de pelea, y es importante en la determinación de patrones en las relaciones de dominancia-subordinación (Datta 1988).

Otras asimetrías en RHP, como pueden ser el sexo, la experiencia, o el valor del recurso pueden sobrepasar el efecto del peso (Riechert 1998). En el presente estudio, la asimetría en el tamaño de la cabeza pudo haber sido determinante. En el gato doméstico adulto, ésta es una medida más apropiada que el peso, para valorar la habilidad de pelea (Bonnani *et al.* 2007). El sexo pudo haber jugado un papel importante, porque en aves adultas las diferencias en hormonas sexuales pueden afectar el estatus de dominancia y la agresividad (Allee *et al.* 1939; citado por Dummond 2001b). En el gato doméstico los machos adultos son entre 15 y 40% más pesados que las hembras adultas y poseen caninos 19% más largos (D. Pontier datos no publicados citados por Bonanni *et al.* 2007).

La falta de importancia del peso relativo puede ser explicada por dinámicas sociales, en las cuales, el establecimiento de jerarquías de dominancia puede ser atribuido a las interacciones sociales entre los miembros de un grupo (Chase *et al.* 2002). Estas interacciones pueden incluir los efectos del entrenamiento de ganador o de perdedor (Jackson 1988), la formación de coaliciones y los efectos del observador (que ocurre cuando un individuo modifica la conducta en respuesta a la observación de encuentros entre otros individuos; Slater 1986; Chase *et al.* 2002).

Si bien no se han reportado relaciones de dominancia-subordinación en crías de gato en el contexto de amamantamiento (Hudson *et al.* 2009), las relaciones encontradas durante el periodo de destete podrían verse afectadas por las relaciones que las crías establecen entre sí durante el primer mes de vida en otros contextos, como el juego social o la competencia por lugares térmicamente mejores dentro del nido. El juego social podría ser muy importante e influenciar el establecimiento de las relaciones de dominancia y subordinación (Drummond 2006). En las ratas (*Ratus norvegicus*) la dominancia se establece de manera gradual durante las peleas de juego y la mayoría de los patrones agonísticos emergen primero durante estas peleas. Las conductas van siendo mejoradas de forma tal, que las diferencias entre peleas de juego y los enfrentamientos agonísticos reales son menos evidentes en crías de mayor edad que en crías de menor edad (Meaney & Stewart 1981).

Dominancia-subordinación y acceso al alimento

En el experimento de Díadas, a medida que las relaciones de dominancia-subordinación se establecieron, las diferencias en prioridad de acceso al recurso se hicieron más evidentes, indicando un posible efecto directo del estatus de dominancia sobre el acceso al recurso. La prioridad fue clara en el tercer y cuarto periodo de edad, cuando las asimetrías agonísticas fueron más marcadas (Figura 6; Cuadro 3).

En el experimento de Camada Completa el grado de subordinación o de dominancia se relacionó con el tiempo de alimentación, pero no con la cantidad de comida ingerida. Posiblemente, al presentarse competencia entre todas las crías de la camada, la prioridad de las crías más dominantes disminuyó por el tiempo que invirtieron en la defensa del recurso. Cuando la competencia por alimento sucede entre más de dos individuos de un grupo, no es fácil monopolizar el recurso y por tanto es menos rentable disputárselo. En el caso de las crías de gato doméstico, en

condiciones más naturales, es probable que operen otros mecanismos al competir por alimento sólido.

Si el alimento hubiese sido insuficiente para la supervivencia de todas las crías, el acceso de las crías subordinadas al recurso tal vez hubiera sido menor. Las crías de una misma nidada del ostrero común euroasiático (*Haematopus ostralegus*) desarrollan relaciones estables de dominancia-subordinación; estas relaciones son lineales y no agresivas y determinan la repartición de alimento entre ellos. Cuando el alimento es abundante, todas las crías lo obtienen pero cuando el alimento escasea, las crías subordinadas comen menos que sus hermanos y a veces mueren de inanición (Safriel 1981). La relación entre el rango de dominancia y la prioridad de acceso al alimento, entre crías hermanas, ha sido estudiada en diversas especies. En la hiena moteada (*Crocuta crocuta*), en cada camada una cría domina claramente a la otra, las crías dominantes desplazan del alimento sólido a las crías subordinadas (Smale *et al.* 1995). Los hermanos de la misma nidada de gaviota tridáctila (*Rissa tridactyla*), mantienen relaciones de dominancia-subordinación en las cuales la cría dominante gana acceso prioritario al alimento sobre su hermano subordinado (Braun & Hunt 1983). Las crías de garza ganadera (*Bulbucus ibis*; entre 2 y 5 crías por nidada; Weber 1975) establecen relaciones de dominancia-subordinación lineales (Ploger & Mock 1986); las crías dominantes reciben más alimento mientras que las más subordinadas son excluidas del recurso (Fujioka 1985; Ploger & Mock 1986).

En los dos experimentos la latencia del primer contacto al plato no fue un buen indicador de prioridad de acceso al recurso. A medida que las crías crecieron la latencia disminuyó, especialmente entre la primera y la segunda edad. El decremento de la latencia, puede ser atribuible a diversos factores que probablemente actuaron de manera simultánea: al desarrollo motriz, un aumento en la motivación y por aprendizaje (Rosenblatt 1972).

CONCLUSIONES

Las crías de gato doméstico expresaron relaciones de dominancia-subordinación a través de agonismo durante el periodo experimental. Contrario a lo esperado, la agresión y la sumisión aumentaron con la edad. Estos resultados generan interrogantes sobre el desarrollo del agonismo después de los 65 días de edad, en estudios posteriores, se sugiere que el periodo experimental sea más amplio. El análisis de la conducta en el experimento Díadas, fue más controlado y por tanto más preciso, la consistencia entre las dos situaciones experimentales en las relaciones de dominancia-subordinación, sugiere que los diseños experimentales de Díadas son adecuados y eficientes para estudiar las relaciones que se establecen entre las crías de gato doméstico durante el periodo de destete.

No existió una relación clara entre el peso relativo y el estatus de dominancia, esto indica que otras asimetrías en la capacidad de retener el recurso, en valor del recurso, u otros mecanismos están jugando un papel importante en el establecimiento de relaciones de dominancia-subordinación.

En el experimento Díadas se encontró una relación clara entre el estatus de dominancia y el acceso al recurso, mientras que en Camada Completa, esta relación se detectó únicamente para el tiempo de alimentación. Las discrepancias en la prioridad en acceso al alimento y el estatus de dominancia entre ambos experimentos, pudieron ser consecuencia de un artefacto originado por las condiciones en las que se mantuvieron las crías. En futuros experimentos, para generar un ambiente más aproximado al natural, debería suprimirse la alimentación ad libitum, reducirse el tiempo de duración de la prueba y controlar la cantidad y tipo de alimento ofrecido.

LITERATURA CITADA

- Allee, W.C., Collias, N.E. & Lutherman, C.Z.** 1939. Modification of the social order in flocks of hens by the injection of testosterone propionate. *Physiological Zoology* 12, 412-440.
- Appleby, M.C.** 1980. Social rank and food access in red deer stags. *Behaviour* 74, 294-309.
- Archer, J.** 1988. *The behavioural biology of aggression*. Cambridge, UK: Cambridge University Press.
- Barrett, P. & Bateson, P.** 1978. The development of play in cats. *Behaviour* 66, 106-120.
- Bateson, P.** 2000. Behavioural development in the cat. 9-22. En: D.C. Turner & P. Bateson (eds.) *The domestic cat: The biology of its behaviour*, 2^a ed. Cambridge, UK: Cambridge University Press.
- Bautista, A., Drummond, H., Martínez-Gómez, M. & Hudson, R.** 2003. Thermal benefit of sibling presence in the newborn rabbit. *Developmental Psychobiology* 43, 208-215.
- Bautista, A., Mendoza-Degante, M., Coureaud, G., Martínez-Gómez, M. & Hudson, R.** 2005. Scramble competition in newborn domestic rabbits for an unusually restricted milk supply. *Animal Behaviour* 70, 1011-1021.
- Bautista, A., García-Torres, E., Martínez-Gómez, M. & Hudson, R.** 2008. Do newborn domestic rabbits *Oryctolagus cuniculus* compete for thermally advantageous positions in the litter huddle? *Behavioral Ecology and Sociobiology* 62, 331-339.
- Bekoff, M.** 1981. Development of agonistic behavior: ethological and ecological aspects. 161-174. En: P.F. Brain & D. Benton (eds.) *Multidisciplinary approaches to aggression research*. Amsterdam, NL: Elsevier.
- Bernstein, I.** 1981. Dominance: the baby and the bathwater. *Behavioral and Brain Science* 4, 419-457.
- de Boer, J.N.** 1977. Dominance relations in pairs of domestic cats. *Behavioural Processes* 2, 227-242.

- Bonanni, R., Cafazzo, S., Fantini, C., Pontier, D. & Natoli, E.** 2007. Feeding- order in an urban feral domestic cat colony: relationship to dominance rank, sex and age. *Animal Behaviour* 74, 1369-1379.
- van den Bos, N. & de Cock Buning, T.** 1994. Social behaviour of domestic cats (*Felis lybica f. catus* L.): a study of dominance in a group of female laboratory cats. *Ethology* 1, 14-37.
- Boyd, R. & Silk, J.B.** 1983. A method for assigning cardinal dominance ranks. *Animal Behaviour* 31, 45-58.
- Braastad, B.O. & Bakken, M.** 2002. Behaviour of dogs and cats. 173-192. En: P. Jensen (ed.) *The ethology of domestic animals: an introductory text*. Wallingford, UK: CABI Publishing.
- Bradshaw, J. & Cameron-Beaumont, C.L.** 2000. The signalling repertoire of the domestic cat and its undomesticated relatives. 67-94. En: D.C. Turner & P. Bateson (eds.) *The domestic cat: The biology of its behaviour*, 2^a ed. Cambridge, UK: Cambridge University Press.
- Braun, B.M. & Hunt, G.L.** 1983. Brood reduction in black-legged kittiwakes. *The Auk* 100, 469-476.
- Brown, K.A., Buchwald, J.S., Johnson, J.R. & Mikolich, D.J.** 1978 Vocalization in the cat and kitten. *Developmental Psychobiology* 11, 559-570.
- Caro, T.M.** 1981. Predatory behaviour and social play in kittens. *Behaviour* 76, 1-24.
- Chase, I.D.** 1980. Social process and hierarchy formation in small groups: a comparative perspective. *American Sociological Review* 45, 905-924.
- Chase, I.D., Tovery, C., Spangler-Martin, D. & Manfredonia, M.** 2002. Individual differences versus social dynamics in the formation of animal dominance hierarchies. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 99, 5744-5749.
- Cole, D.D. & Shafer, J.N.** 1966. A study of social dominance in the cats. *Behaviour* 27, 39-53.
- Cook, M.I., Monaghan, P. & Burns, M.D.** 2000. Effects of short-term hunger and competitive asymmetry on facultative aggression in nestling black guillermots *Cephus grylle*. *Behavioral Ecology* 11, 282-287.
- Crawley, M.J.** 2007. *The R book*. Chichester, UK: John Wiley and Sons.

- Cullen, E.** 1957. Adaptations in the Kittiwake to cliff-nesting. *IBIS* 99, 275-302.
- Datta, S.** 1988. The acquisition of dominance among free-ranging rhesus monkey siblings. *Animal Behaviour* 36, 754-772.
- Devillard, S., Say, L. & Pontier, D.** 2003. Dispersal pattern of domestic cats (*Felis catus*) in a promiscuous urban population: do females disperse or die? *Journal of Animal Ecology* 72, 203-211.
- Dewsbury, D.A.** 1982. Dominance rank, copulatory behavior, and differential reproduction. *Quarterly Review of Biology* 57, 135-159.
- Drummond, H.** 2001a. The control and function of agonism in avian broodmates. *Advances in the Study of Behavior* 30, 261-301.
- Drummond, H.** 2001b. A revaluation of the role of food in broodmate aggression. *Animal Behaviour* 61, 517-526.
- Drummond, H.** 2006. Dominance in vertebrate broods and litters. *The Quarterly Review of Biology* 81, 3-32.
- Drummond, H., González, E. & Osorno, J.L.** 1986. Parent-offspring cooperation in the blue-footed booby (*Sula nebouxii*): social roles in infanticidal brood reduction. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 19, 365-373.
- Dugatkin, L.A.** 2004. *Principles of animal behavior*. New York, USA: W.W. Norton & Company.
- Dunbar, R.I.M.** 1995. The price of being at the top. *Nature* 373, 22-23.
- Durr, R. & Smith, C.** 1997. Individual differences and their relation to social structure in domestic cats. *Journal of Comparative Psychology* 3, 412-418.
- Ewer, E.F.** 1959. Suckling behavior in kittens. *Behaviour* 15, 146-162.
- Ewer, E.F.** 1961. Further observations on suckling behavior in kittens, together with some general considerations of the interrelations of innate and acquired responses. *Behaviour* 17, 247-260.
- Ewer, E.F.** 1968. *The ethology of mammals*. London, UK: Paul Elek.
- Feldman, H.N.** 1994. Domestic cats and passive submission. *Animal Behaviour* 47, 457-459.

- Fey, K. & Trillmich, F.** 2008. Sibling competition in guinea pigs (*Cavia aperea f. porcellus*): scrambling for mother's teats in stressful. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 62, 321-329.
- Fujioka, M.** 1985. Food delivery and sibling competition in experimentally even-aged broods of the cattle egret. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 17, 67-74.
- Gammell, M.P., de Vries, H., Jennings, D.J., Carlin, C.M. & Hayden, T.J.** 2003. David's score: a most appropriate dominance method than Clutton Brock *et. al's* index. *Animal Behaviour* 66, 601-605.
- Grand, T.C. & Grant, J.W.A.** 1994. Spatial predictability of food influences its monopolization and defence by juvenile convict cichlids. *Animal Behaviour* 47, 91-100.
- Gutiérrez, G., Ortiz, J.A. & Piñeras, C.** 2003. Observación del comportamiento mediante el uso de software especializado. *Avances en Medición* 1, 105-111.
- Hamilton, W.D.** 1964. The genetical evolution of social behaviour. II. *Journal of Theoretical Biology* 7, 17-52.
- Hand, J.L.** 1986. Resolution of social conflicts: dominance, egalitarianism, spheres of dominance, and game theory. *The Quarterly Review of Biology* 61, 201:220.
- Henry, J.D.** 1986. Red fox: The catlike canine. Washington, D.C. Smithsonian Institution Press.
- Hudson, R., Raihani, G., González, D., Bautista, A. & Distel, H.** 2009. Nipple preference and contests in sucking kittens of the domestic cat are unrelated to presumed nipple quality. *Developmental Psychobiology* 51, 322-332.
- Hudson, R. & Trillmich, F.** 2008. Sibling competition and cooperation in mammals: challenges, developments and prospects. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 62, 299-307.
- Huntingford, F. & Turner, A.** 1987. *Animal conflict*. London, UK: Chapman & Hall.
- Jackson, W.M.** 1988. Can individual differences in history of dominance explain the development of linear dominance hierarchies? *Ethology* 79, 71-77.
- Jensen, P.** 2002. Behaviour of pigs. 159-172. En: P. Jensen (ed.) *The ethology of domestic animals: an introductory text*. Wallingford, UK: CABI Publishing.

- Kolob, B. & Nonneman, A.S.** 1975. Development of social responsiveness in kittens. *Animal Behaviour* 23, 368-374.
- Liberg, O.** 1980. Spacing patterns in a population of rural free roaming domestic cats. *Oikos* 35, 336-349.
- Liberg, O., Sandell, M., Pontier, D., & Natoli, E.** 2000. Density, spatial organization and reproductive tactics in the domestic cat and other felids. 119-148. En: D.C. Turner & P. Bateson (eds.) *The domestic cat: The biology of its behaviour*, 2^a ed. Cambridge, UK: Cambridge University Press.
- Macdonald, D.W. & Apps, P.J.** 1978. The social behaviour of a group of semi-dependent farm cats, *Felis catus*: a progress report. *Carnivore Genetic Newsletter* 3, 256-268.
- Macdonald, D.W. Yamaguchi, N. & Kirby, G.** 2000. Group-living in the domestic cat: its sociobiology and epidemiology. 95-124. En: D.C. Turner & P. Bateson (eds.) *The domestic cat: The biology of its behaviour*, 2^a ed. Cambridge, UK: Cambridge University Press.
- Martin, P. & Bateson, P.** 2007. *Measuring behaviour: an introductory guide*, 3^aed. Cambridge, UK: Cambridge University Press.
- Meaney, M.J. & Stewart, J.** 1981. Neonatal androgens influence the social play of prepubescent rats. *Hormones and Behavior* 15, 197-213.
- Mock, D.W. & Lamey, T.C.** 1991. The role of brood size in regulating egret sibling aggression. *The American Naturalist* 138, 1015-1026.
- Mock, D.W. & Parker, G.A.** 1998. The evolution of sibling rivalry. New York, USA: Oxford University Press.
- Mock, D.W., Parker, G.A. & Schwagmeyer, P.L.** 1998. 146-167. En: L. A. Dugatkin & H. K. Reeve (eds.) *Game theory and animal behavior*. New York, USA: Oxford University Press.
- Natoli, E.** 1985. Spacing patterns in a colony of urban stray cats (*Felis catus*, L.) in the historic centre of Rome. *Applied Animal Ethology* 14, 289-304.
- Natoli, E., Baggio, A. & Pontier, D.** 2001. Male and female agonistic and affiliative relationships in a social group of farm cats (*Felis catus* L.). *Behavioural Processes* 53, 137-143.

- Natoli, E. & Vito, E.** 1991. Agonistic behaviour, dominance rank and copulatory success in a large multi-male feral cat, *Felis catus* L., colony in central Rome. *Animal Behaviour* 42, 227-241.
- Nelson, J.B.** 2005. *Pelicans, cormorants, and their relatives: The pelicaniformes*. Oxford University Press, U.K.
- Nicholson, A.J.** 1954. An outline of the dynamics of animal populations. *Australian Journal of Zoology* 2, 9-6.
- Ottoni, E.B.** 2000. EthoLog 2.2: a tool for transcription and timing of behavior observation sessions. *Behavior Research Methods, Instruments, and Computers* 32, 446-449.
- Ploger, B.J. & Mock, D.W.** 1986. Role of sibling aggression in food distribution to nestring cattle egrets (*Bubulcus ibis*). *The Auk* 103, 768-776.
- Preuschoft, S. & van Schaik, C.P.** 2000. Dominance and communication: Conflict management in various social settings. 77-105. En: F. Aureli & F.B.M. de Waal (eds.) *Natural conflict resolution*. California, USA: University of California Press.
- Raihani, G., González, D., Arteaga, L. & Hudson, R.** 2009. Olfactory guidance of nipple attachment and suckling in kittens of the domestic cat: Inborn and learned responses. *Developmental Psychobiology* 51, 662-671.
- Riechert, S.E.** 1998. Game theory and animal contest. 64-93. En: L. A. Dugatkin & H. K. Reeve (eds.) *Game theory and animal behavior*. New York, USA: Oxford University Press.
- Rödel, H.G., Hudson, R. & von Holst, D.** 2008. Optimal litter size for individual growth of European rabbit pups depends on their thermal environment. *Oecologia* 115, 677-698
- Rosenblatt, J.S.** 1972. Learning in newborn kittens. *Scientific American* 227, 18-25.
- Saito, C.** 1996. Dominance and feeding success in female Japanese macaques (*Macaca fuscata*): effects of food patch size and inter-patch distance. *Animal Behaviour* 51, 967-980.
- Safriel, U.N.** 1981. Social hierarchy among siblings in broods of the Oystercatcher *Haematopus ostralegus*. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 9, 59-63.
- Schjelderup-Ebbe, T.** 1922. Beiträge zur Sozialpsychologie des Haushuhns. *Zeitschrift für Psychologie* 88, 225-252.

- Schjelderup-Ebbe, T.** 1935. Social behavior in birds. 947-971. En: C.A. Murchinson (ed.) *A handbook of social psychology*. Worcester, USA: Clark University Press.
- Schoener, T.W.** 1983. Simple models of optimal feeding-territory size: a reconciliation. *The American Naturalist* 121, 608-629.
- Slater, P.J.B.** 1986. Individual differences and dominance hierarchies. *Animal Behaviour* 34, 1264-1265.
- Smale, L., Holekamp, K.E., Weldele, M., Frank, L.G. & Glickman, S.E.** 1995. Competition and cooperation between litter-mates in the spotted hyaena (*Crocuta crocuta*). *Animal Behaviour* 50, 671-682.
- Suttie, J.M.** 1982. Body size: dominance relationships in red deer stag calves. *Animal Behaviour* 31, 610-611.
- Syme, G.J.** 1974. Competitive orders as measures of social dominance. *Animal Behaviour* 22, 931-940.
- Thierry, B.** 2000. Covariation of conflict management patterns across macaque species. 106-128. En: F. Aureli & F.B.M. de Waal (eds.) *Natural conflict resolution*. California, USA: University of California Press.
- Turner, D.C. & Bateson, P.** 2000. The domestic cat: The biology of its behavior, 2^a ed. Cambridge, UK: Cambridge University Press.
- Vehrencamp, S.L.** 1983. A model for the evolution of despotic versus egalitarian societies. *Animal Behaviour*, 31(3): 667-682.
- de Vries, H., Stevens, J.M.G. & Vervaecke, H.** 2006. Measuring and testing the steepness of dominance hierarchies. *Animal Behaviour* 71, 585-592.
- Weary, D. & Fraser, D.** 2002. Social and reproductive behaviour. 65-77. En: P. Jensen (ed.) *The ethology of domestic animals: an introductory text*. Wallingford, UK: CABI Publishing.
- Weber, W.J.** 1975. Notes on cattle egret breeding. *The Auk* 92, 111-117.
- West, M.** 1974. Social play in the domestic cat. *American Zoologist* 1, 427-432.

- Yamane, A., Emoto, J. & Ota, N.** 1997. Factors affecting feeding order and social tolerance to kittens in the group-living feral cat (*Felis catus*). *Applied Animal Behaviour Science* 52, 119-127.
- Zedrosser, A., Støen, O., Sæbø, S. & Swenson, J.E.** 2007. Should I stay or should I go? Natal dispersal in the brown bear. *Animal Behaviour* 74, 369-376.

APÉNDICE I

Tabla de identificación de crías.

Identificación de sexo, registro del peso al inicio y al final del periodo experimental e identificación de las crías seleccionadas para el experimento Díadas, de cada camada identificando la madre de la camada.

Camada	Madre	Sexo	Selección para experimento Díadas	Cría	Peso (gr) a la edad de 35 días	Peso (gr) a la edad de 65 días
1	Lolita	M	Mayor peso	1	576.5	1046.6
		H		2	572.4	1042.6
		H	Peso intermedio	3	527.5	1033.7
		M		4	565.2	1042
		M	Menor peso	5	490.4	827.6
2	Polka	M	Mayor peso	1	650.1	980.9
		M		2	618.7	942.5
		M		3	574.6	917.3
		M	Peso intermedio	4	602.1	960
		H	Menor peso	5	557.1	863
		M		6	455	803
3	Fea	M	Mayor peso	1	435.9	954.6
		M		2	432.8	809.6
		M	Peso intermedio	3	358.7	779.2
		M		4	399.3	860.9
		H	Menor peso	5	306.3	710.6
4	Polka	M		1	657.3	1081.1
		M	Mayor peso	2	577.5	1077
		M		3	498.3	970.4
		M	Peso intermedio	4	553.6	1059
		H		5	469.3	955.6
		H	Menor peso	6	468	907.4
5	Fea	M	Peso intermedio	1	505.2	997.8
		H	Mayor peso	2	542.8	906.2
		M		3	481.2	872.3
		H	Menor peso	4	480	852.7

APÉNDICE II

Puntuación normalizada de David.

Para calcular el nDs primero se generó, a partir de cada matriz sociométrica de frecuencias, otra matriz con el cociente de la frecuencia de la conducta que emitió la cría i en su interacción con la cría j, entre la agresión o sumisión total que emitieron las crías i y j en su interacción, llamamos a esto Pij. A partir de la matriz de proporciones, la puntuación de David se calculó de la siguiente forma:

$$DS = W + W_2 - l - l_2$$

Dónde $W = \sum P_{ij} (j=1 \dots N; j \neq i)$, $W_2 = \sum W_j P_{ij} (j=1 \dots N; j \neq i)$, $l = \sum P_{ji} (j=1 \dots N; j \neq i)$, $l_2 = \sum l_j P_{ji} (j=1 \dots N; j \neq i)$.

Para normalizar la puntuación de David de cada individuo se aplicó la siguiente fórmula:

$$nDS = (DS + (N * (N - 1) / 2)) / N$$

Dónde N es el número de individuos en la matriz o el tamaño de camada.

APÉNDICE III

Resúmenes de los modelos mínimos adecuados del experimento Díadas.

Coefficientes del modelo sobre la proporción de agresión de las crías dominantes y sobre la proporción de sumisión de las crías subordinadas (Cuadro 3)

Modelos mínimos adecuados: Proporción de sumisión~Edad y Proporción de agresión~Edad

	Proporción de sumisión				Proporción de agresión			
	Valor Estimado	Error Estándar	Valor-t	p	Valor Estimado	Error Estándar	Valor-t	p
Intercepto	0.36	0.08	4.32	0.00**	0.32	0.07	4.32	0.00**
Edad	0.08	0.03	3.19	0.00**	0.07	0.02	3.04	0.00**

Coefficientes del modelo sobre la frecuencia de sumisión y la frecuencia de agresión (Cuadro 4)

Modelos mínimos adecuados: Frecuencia de sumisión~Edad+Estatus y Frecuencia de agresión~Edad

	Frecuencia de sumisión				Frecuencia de agresión			
	Valor Estimado	Error Estándar	Valor-t	p	Valor Estimado	Error Estándar	Valor-t	p
Intercepto	0.94	0.21	4.57	0.00***	2.05	0.30	7.09	0.00***
Edad	0.19	0.04	4.56	0.00***	0.22	0.09	2.47	0.01**
Estatus de dominancia	0.23	0.09	2.54	0.01**				

Coefficientes del modelo sobre la ingesta, el tiempo de alimentación y la latencia del primer contacto (Cuadro 5)

Modelos mínimos adecuados: Ingesta~Edad+Estatus de dominancia+Edad:estatus de dominancia, Tiempo de alimentación~Edad+Estatus de dominancia+Edad:estatus de dominancia y Latencia del primer contacto~Edad

	Variables	Valor Estimado	Error Estándar	Valor-t	p
Ingesta	Intercepto	6.46	2.86	2.25	0.03
	Edad	1.53	1.03	1.49	0.14
	Estatus de dominancia	-4.03	4.02	-1.00	0.32
	Edad: estatus de dominancia	3.62	1.45	2.50	0.01**
Tiempo de alimentación	Intercepto	0.31	45.61	4.98	0.00
	Edad	-16.47	16.47	-1.00	0.32
	Estatus de dominancia	-82.78	64.51	-1.28	0.20
	Edad: estatus de dominancia	66.44	23.29	2.85	0.01**
Latencia del primer contacto	Intercepto	0.17	0.02	8.79	0.00
	Edad	0.03	0.01	4.19	0.00***

APÉNDICE IV

Resúmenes de los modelos mínimos adecuados del experimento Camada Completa. No se reportan los modelos en el que el modelo mínimo adecuado fue nulo.

Coefficientes del modelo sobre la frecuencia de agresión y sobre la frecuencia de sumisión de las crías subordinadas (Cuadro 6)

Modelo mínimo adecuado: Frecuencia de sumisión~edad

	Frecuencia de sumisión			
	Valor Estimado	Error Estándar	Valor-t	p
Intercepto	0.92	0.33	2.74	0.01
Edad	0.28	0.11	2.55	0.01

Coefficientes del modelo sobre el tiempo de alimentación (Cuadro 7)

Modelo mínimo adecuado: Tiempo de alimentación~índice de subordinación, Tiempo de alimentación~índice de dominancia.

		Variables	Valor Estimado	Error Estándar	Valor-t	P
Tiempo de alimentación		Intercepto	24.62	3.36	7.33	0.00
		IS	-9.61	2.26	-4.26	0.00
		Intercepto	7.19	2.03	3.54	0.00
		ID	1.75	0.80	2.19	0.03

Coefficientes del modelo sobre la latencia del primer contacto (Cuadro 7)

Modelo mínimo adecuado: Latencia del primer contacto~edad.

		Variables	Valor Estimado	Error Estándar	Valor-t	p
Latencia del primer contacto		Intercepto	43.96	3.16	12.08	0.00
		Edad	-6.96	1.32	-5.27	0.00

APÉNDICE V

Resúmenes de los modelos mínimos adecuados de la comparación entre experimento Díadas y experimento Camada Completa.

Coeficientes del modelo sobre la proporción de agresión de las crías dominantes y sobre la proporción de sumisión de las crías subordinadas (Cuadro 8)

Modelos mínimos adecuados: Proporción de sumisión~Edad y Proporción de agresión~Edad

	Proporción de sumisión				Proporción de agresión			
	Valor Estimado	Error Estándar	Valor-t	p	Valor Estimado	Error Estándar	Valor-t	p
Intercepto	0.51	0.09	5.14	0.00	0.26	0.06	4.23	0.00***
Edad	0.08	0.02	3.70	0.00	0.09	0.02	4.3	0.00***
Experimento	-0.14	0.05	-2.17	0.01				