



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO

POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

INSTITUTO DE INVESTIGACIONES BIOMÉDICAS

BIOLOGÍA EXPERIMENTAL

**“Desarrollo de la conducta agonística entre hermanos
en el gato doméstico en el contexto de competencia por
alimento al destete”**

TESIS

**QUE PARA OPTAR POR EL GRADO DE
MAESTRO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS**

PRESENTA:

BIÓL. RUBÉN DANIEL GONZÁLEZ CERVANTES

**TUTOR PRINCIPAL DE TESIS: DRA. ROBYN ELIZABETH HUDSON
INSTITUTO DE INVESTIGACIONES BIOMÉDICAS**

**COMITÉ TUTOR: DR. GABRIEL ROLDÁN ROLDÁN
FACULTAD DE MEDICINA**

**DR HUGH MICHAEL DRUMMOND DUREY
INSTITUTO DE ECOLOGÍA**

MÉXICO D. F. OCTUBRE 2014



Universidad Nacional
Autónoma de México

Dirección General de Bibliotecas de la UNAM

Biblioteca Central



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.



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO

POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

INSTITUTO DE INVESTIGACIONES BIOMÉDICAS

BIOLOGÍA EXPERIMENTAL

**“Desarrollo de la conducta agonística entre hermanos
en el gato doméstico en el contexto de competencia por
alimento al destete”**

TESIS

**QUE PARA OPTAR POR EL GRADO DE
MAESTRO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS**

PRESENTA:

BIÓL. RUBÉN DANIEL GONZÁLEZ CERVANTES

**TUTOR PRINCIPAL DE TESIS: DRA. ROBYN ELIZABETH HUDSON
INSTITUTO DE INVESTIGACIONES BIOMÉDICAS**

**COMITÉ TUTOR: DR. GABRIEL ROLDÁN ROLDÁN
FACULTAD DE MEDICINA**

**DR HUGH MICHAEL DRUMMOND DUREY
INSTITUTO DE ECOLOGÍA**

MÉXICO D. F. OCTUBRE 2014



Dr. Isidro Ávila Martínez
Director General de Administración Escolar, UNAM.
Presente

Me permito informar a usted que en la reunión ordinaria del Subcomité de Ecología y Manejo Integral de Ecosistemas, celebrada el día 18 de agosto de 2014, se aprobó el siguiente jurado para el examen de grado de **MAESTRO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS** del alumno **GONZÁLEZ CERVANTES RUBÉN DANIEL** con número de cuenta **400011215** con la tesis titulada **“DESARROLLO DE LA CONDUCTA AGONÍSTICA ENTRE HERMANOS EN EL GATO DOMÉSTICO EN EL CONTEXTO DE COMPETENCIA POR ALIMENTO AL DESTETE”**, realizada bajo la dirección de la **DRA. ROBYN ELIZABETH HUDSON**:

Presidente: DR. FRANCISCO GALINDO MALDONADO
Vocal: DR. CARLOS RAFAEL CORDERO MACEDO
Secretario: DR. GABRIEL ROLDÁN ROLDÁN
Suplente: DR. HUGH MICHAEL DRUMMOND DUREY
Suplente: DRA. MARÍA DE LOURDES ARTEAGA CASTAÑEDA

Sin otro particular, me es grato enviarle un cordial saludo.

ATENTAMENTE
“POR MI RAZA HABLARA EL ESPIRITU”
Cd. Universitaria, D.F., a 14 de octubre de 2014.

DRA. MARÍA DEL CORO ARIZMENDI ARRIAGA
COORDINADORA DEL PROGRAMA



Agradecimientos.

Agradezco por todo su apoyo al programa de Posgrado en Ciencias Biológicas UNAM. Siempre en excelencia en labores, docencia e investigación.

Al apoyo recibido por parte del CONACyT, No. de becario: 508861 beca otorgada: 292461, y al proyecto de Investigación DGAPA IN205513 que le permitieron a mi laboratorio y a mí mismo realizar este trabajo.

A la Dra. Robyn Elizabeth Hudson, al Dr. Gabriel Roldán Roldán, y al Dr. Hugh Michael Drummond Durey por haberme apoyado, instruido y guiado durante los 2 años transcurridos en mi Maestría y de quienes aprendí a realizar una investigación científica seria y de calidad.

Agradecimientos personales

A mi Familia por apoyarme a cada momento, siempre estaré en deuda con ustedes. En particular a mis padres Rubén y Silvia quienes creyeron en mí y me enseñaron a perseverar y perseguir mis metas. A mis hermanos Miriam, Violeta y Edgar por los que aprendí a ser responsable, aunque no lo crean siempre pienso en ustedes.

En el laboratorio

A la técnica Carolina Rojas Castañeda, por su apoyo durante los experimentos. Al Dr. Peter Szenczi, a la Dra. Oxána Bánszegi, a las alumnas Jasemine y Liliana que me brindaron todo su apoyo en el análisis de mis experimentos y en la interpretación de estos. A mis amigos y compañeros Marise y Daniel, compartieron risas, salidas y congresos. Y en especial a Amor quien también compartió experimentos, teorías en ciencia y en vida; gracias por las historias, vivencias y alegrías.

A mis eternos amigos.

Que han estado en las buenas y en las malas, por la compañía y las risas. En particular a la banda rolera: Huitzi, Castor, Rigel, Rafa, Oscar, Borch, Choros y Fabio gracias por todas esas historias, aventuras y años de diversión. Y a la banda de los videojuegos, la universidad y de la vida diaria: Pedro y Lalo, siempre están allí para mi, gracias y cuenten conmigo cuando lo necesiten.

Y finalmente pero nunca última a Valentina por compartir cada paso en esta vida conmigo, por ser mi mejor amiga y mi compañera en la aventura que llamo vida. Gracias por imaginar conmigo, por aguantarme y cuidarme pero sobre todo por siempre creer en mis locuras, eres y serás siempre el amor de mi vida.

ÍNDICE

RESUMEN	1
ABSTRACT	2
1. INTRODUCCIÓN	3
1.1 Competencia	3
1.2 Dominancia	3
1.3 Diferencias individuales	6
1.4 El gato como modelo de estudio	7
1.5 Antecedentes	8
2. OBJETIVOS	10
3. HIPÓTESIS	10
4. PREDICCIONES	10
5. MÉTODOS	11
5.1 Animales	11
5.2 Lugar de estudio	12
5.3 Procedimiento experimental	13
5.4 Captura y análisis de los datos	21
6. RESULTADOS	22
6.1 Competencia por comida: toda la camada junta	22
6.2 Competencia por alimento: pruebas en diadas	32
7. DISCUSIÓN	34
8. CONCLUSIONES	39
9. LITERATURA CITADA	40

Anexos

Lista de Figuras y Tablas.

Tabla 1. Características de las 8 camadas (33 crías) utilizadas	11
Tabla 2 Plan de trabajo por meses correspondiente a la etapa del desarrollo de las crías	13
Tabla 3 Diseño semanal de las condiciones experimentales y sus respectivas replicas en los experimentos de competencia con toda la camada durante el segundo y tercer mes	16
Tabla 4 Reacción conductual de las crías durante sus primeros encuentros con la carne	24
Figura 1	12
Figura 2	13
Figura 3	20
Figura 4	22
Figura 5	23
Figura 6	25
Figura 7	27
Figura 8	28
Figura 9	30
Figura 10	31

RESUMEN

La competencia por recursos es la única interacción ecológica universal en la vida de los animales y suele ser costosa, en particular cuando incluye enfrentamientos agresivos. En mamíferos politocas estas interacciones ocurren a menudo desde el nacimiento entre hermanos de una misma camada. En algunas especies surgen relaciones sociales como la dominancia que aparentemente sirve para disminuir los efectos negativos de la agresión. Sin embargo, la realización de estudios sobre el desarrollo de la conducta competitiva está limitada en contextos ecológicamente válidos. El gato doméstico *Felis silvestris catus*, en el contexto de competencia por una “presa” al destete, ofrece un buen modelo de estudio del desarrollo de conductas agonísticas y posibles relaciones de dominancia bajo condiciones seminaturales.

En el presente trabajo investigamos la competencia ocurrida durante el segundo y tercer mes de vida postnatal entre individuos pertenecientes a la misma camada, y si esta propicia la formación jerarquías de dominancia. Comparamos 2 estímulos principales: Carne de res cruda y alimento enlatado; en dos contextos diferentes: toda la camada junta y en pares (diadas), ambos, en una arena experimental aislada, sin presencia de la madre y con una privación alimenticia.

Hemos encontrado una diferencia entre los diferentes tipos de estímulos presentados: observándose una marcada expresión de conductas agonísticas en presencia de la “carne cruda” y casi ninguna en el alimento enlatado; siendo solo algunos individuos por prueba los que realizan estas conductas y se alimentan del recurso. Sin embargo, no observamos una clara expresión diferencial entre miembros de la camada de esas conductas agonísticas durante la competencia con respecto al peso, o al sexo de los individuos. Tampoco observamos una disminución de conductas agonísticas con respecto a la edad de la crías y solamente observamos un incremento en estas conductas con respecto al tamaño de la camada. Debido a lo anterior es posible que las crías del gato doméstico no desarrollen una jerarquía de dominancia lineal durante su desarrollo, sino solo un sistema de competencia por el recurso temporal, adaptable, y posiblemente sensible a las condiciones particulares de cada camada.

ABSTRACT

Competition for resources is the only universal ecological interaction in the lives of animals and is usually costly, especially when it involves aggressive confrontations. In mammals that have more than one offspring at time, these interactions often occur from birth among siblings of the same litter. In some species social relations such as dominance arise, apparently to decrease the negative effects of aggression. However, there have been few studies on the development of competitive behavior in mammals in ecologically valid contexts. The domestic cat *Felis silvestris catus*, in the context of competition for a "prey" at weaning, provides a good model for studying the development of agonistic behavior and possible dominance relationships under semi-natural conditions.

In this study we investigated competition for food at weaning during the second and third month of postnatal life among individuals belonging to the same litter, and whether this is associated with the formation of dominance hierarchies. We compared kittens' behavior in response to the presentation of two stimuli: raw meat and canned food; and in two different contexts: the whole litter together and in pairs (dyads). All experiments were conducted in a test arena in the absence of the mother and after food deprivation.

We found a notable difference in kittens' response to the two types of stimuli presented: clear expression of agonistic behavior in the presence of raw meat in contrast to almost no aggression in the presence of canned food. In the meat condition, in any one test session usually only one individual showed overt agonistic behavior or ate from the meat. However, we did not find a clear relation among individual littermates in the differential expression of such agonistic behavior with body mass or sex, nor a change with age, although we did observe an increase in these behaviors with respect to litter size. Our results suggest that littermates of the domestic cat may not have a linear dominance hierarchy during early development, but rather a system of opportunistic competition for temporary monopolization of a food resource, and possibly sensitive to the particular conditions of each litter.

1. INTRODUCCIÓN

1.1 Competencia

Muchos animales viven y se desarrollan en grupos, para algunos es un continuo y para otros solo una etapa durante su vida (Hall et al. 1998). En estas condiciones cuando dos o más organismos usan los mismos recursos es que se observa la competencia. La competencia puede ser definida como las interacciones entre organismos por el acceso a un recurso limitante, en las cuales la adecuación de uno se ve disminuida o deteriorada por la presencia del otro. Estas interacciones pueden ser interespecíficas o intraespecíficas (Kaufmann 1983; Drews 1993). La competencia entre dos animales puede ser de dos formas, “acaparamiento o explotación” y “enfrentamiento o interferencia” (Weir y Grant 2004). La competencia por acaparamiento se da cuando los recursos se encuentran dispersos (Krebs y Davies 1997; Weary et al. 2002). La competencia por enfrentamiento o interferencia implica agresión o confrontación por parte de los involucrados. Sin embargo, poca de esta agresión suele ser directa, normalmente se utilizan conductas convencionales (despliegues visuales, auditivos, olfatorios y vibratorios), que a menudo están ritualizadas o estereotipadas; o pueden utilizar agresión, que tiene la finalidad de producir un daño físico (Riechert 1998; Weary et al. 2002).

En biología conductual se define como comportamiento agonístico el conjunto de conductas asociadas con la lucha, que incluyen el ataque, el escape, la amenaza, la defensa y el apaciguamiento (Scott y Fredericson 1951 citado por McGlone 1986). Históricamente las conductas agonísticas se han asociado a varios factores en los organismos, desde el estrés individual o grupal, un estado temporal que puede ser causado por factores ambientales como la densidad poblacional o la escases de alimento (Richards 1974; Bernstein 1976; Gourkow et al. 2014b), hasta las diferencias entre sexos y los niveles hormonales distintos en el desarrollo (Caro 1981; Brousset et al. 2005; Ellis et al. 2006).

1.2 Dominancia

Cuando las interacciones agonísticas involucran agresión por competencia directa los costos son altos, ya que los animales pueden sufrir heridas, realizar un gasto energético considerable, volverse más conspicuos y vulnerables ante depredadores y

sufrir de estrés, estos daños individuales o combinados puede causar lesiones severas y en algunos casos la muerte (Huntingford y Turner 1987; Drummond 2006). Uno de los sistemas sociales más conocidos por disminuir los efectos de las interacciones agonísticas ocurridas en la competencia directa es la jerarquía de dominancia. La *dominancia-subordinación* es una relación entre dos individuos en la cual uno (subordinado) difiere del otro (dominante) en situaciones competitivas, implicando generalmente, que el organismo dominante tiene prioridad de acceso al recurso por el cual se compite sobre el subordinado (Kaufmann 1983; Drews 1993; Mech 1999); esta relación se afecta por diferentes combinaciones de herencia, maduración, y componentes aprendidos en diferentes especies; puede determinarse por peleas particularmente entre individuos que no se conocen de aproximadamente el mismo tamaño y sexo (Drummond 2006), es una relación que resulta del aprendizaje, y es establemente mantenida por repeticiones de esas peleas o despliegues esporádicos y en varios casos la agresión disminuye con el tiempo dando paso a conductas menos intensas y estereotipas una vez establecidas las jerarquías (Kaufmann 1983; Drews 1993; Krebs y Davies 1997; Hall et al. 1998; Drummond 2006).

Cuando existen más de dos organismos interactuando en un sistema de dominancia algunas veces es posible observar jerarquías de dominancia entre todos los miembros, siendo estas el patrón resultante de las interacciones individuales de dominancia-subordinación de un grupo social establecidas a través del tiempo y conservadas por conductas agonísticas (Richards 1974; Drews 1993; Drummond 2006).

Estas relaciones pueden funcionar manteniendo a los individuos cohesivos en grupos para la ejecución de conductas determinantes para la supervivencia de los mismos como en la obtención de alimento por la caza o la defensa ante depredadores (Mech 1999; Sand et al. 2006). En algunos sistemas de dominancia la intensidad de las conductas agonísticas disminuye con el tiempo después de su formación, siendo reemplazadas las conductas agresivas directas por indirectas o estereotipadas, aminorando los costos de estas relaciones como puede ser el estrés (Drews 1993; Drummond 2006, Sand et al. 2006). Sin embargo, este punto ha sido controversial dado los estudios de niveles hormonales normalmente asociadas al estrés en individuos subordinados, donde, se esperaba ver una disminución en los principales indicadores

hormonas asociados al estrés y al contrario se ha observado un incremento derivado de las relaciones de dominancia (Creel 2001; Sands y Creel 2004).

Durante el desarrollo se han descrito comportamientos de dominancia que tienen importancia para la obtención de recursos, como es el caso de los bobos de patas azules, donde existe una asimetría en tamaño y madurez causada por la eclosión asincrónica de huevos y donde la cría mayor en edad usa esas ventajas para controlar a la más pequeña por agresiones que las crías pequeñas no pueden contestar por su inmadurez: En este ejemplo, la cría dominante tiene una prioridad de acceso a los recursos aportados por los padres incrementando sus posibilidades de supervivencia con respecto a su hermano más pequeño (Drummond et al. 1989; Drummond y Osorno 1992; Brumón 2006). Adicionalmente en la ontogenia, aparte de los estudios en humanos y otros primates, hay una falta de información sobre el desarrollo temprano de la conducta agonística y dominancia en mamíferos (Syme 1974; Drummond 2006; Hudson y Trillmich 2008). En mamíferos polítopos, los cuales tienen más de una cría por parto, los hermanos deben competir desde el nacimiento (e incluso prenatalmente) por los recursos limitados: espacio intrauterino, la leche materna, posiciones térmicas ventajosas (en nidos, madrigueras o en el propio agrupamiento), y el cuidado parental (Foxcroft et al. 2006; Hudson y Trillmich 2008; Hudson et al. 2011).

Conforme los individuos se desarrollan en las etapas subsecuentes al amamantamiento, obtener los recursos es indispensable para asegurar la supervivencia y el éxito reproductivo en la adultez (Drews 1993; Mock y Parker 1998); el periodo en mamíferos conocido como destete comprende la transición del consumo de leche materna al consumo de alimento sólido, por parte de las crías. Durante este periodo muchos animales desarrollan las habilidades motoras y sociales que les serán de utilidad en un futuro, como son: trepar, excavar, correr, esconderse, cazar o recolectar, así como los conocimientos de su entorno: identificar alimentos apropiados y de calidad, territorios adecuados de protección, anidación y reproducción; incluso desarrollarán personalidades individuales y estrategias alternativas para afrontar estos nuevos retos (Syme 1974; Lee 1998; Stamps y Groothuis 2010, 2011; Thornton y Clutton-Brock 2011; Hendrichsen y Tyler 2014; Spear y Campbell 2014).

1.3 Diferencias individuales

En los últimos años se han incrementado el interés por la personalidad animal, descrita como las diferencias individuales conductuales consistentes a través de diferentes contextos y a través del tiempo, es decir, todas las conductas que difieren entre organismos como respuestas a su medio pero que se mantienen constantes (similares) en cuanto a un “tipo” de respuesta con respecto a ellos mismos y al tiempo (Dall et al 2004; Koolhaas et al. 2007; Réale et al 2007, 2010; Trillmich y Hudson 2011). Por ejemplo: un animal osado al explorar sigue siendo osado al competir por parejas, como se ve en lobos (Mech 1999; Sands y Creel 2004; Cavigelli 2005). Esto contrasta firmemente con las ideas de principios del siglo pasado sobre los óptimos de los organismos (Pyke et al. 1977). Actualmente aceptamos que los organismos desarrollan estas diferencias en sí mismos con respecto a sus necesidades particulares, es decir, el óptimo de un individuo es distinto al de otro. Cuando se analizan los factores evolutivos que promueven estas diferencias encontramos que los animales se benefician de ellas al promover la expresión de fenotipos variados a partir de un solo genotipo (ventaja evolutiva particular), aumentando así la variabilidad de una población para responder a cambios en el medio ambiente (ventaja evolutiva poblacional), lo que debe traducirse en que se favorezca la presencia de distintas personalidades evolutivamente (Dall et al.2004; Cavigelli 2005; Wolf et al. 2007; Réale et al. 2010; Stamps y Groothuis 2010, 2011). A partir de esta variabilidad es posible formar distintas estrategias adaptativas entre organismos de una misma especie permitiendo la flexibilidad a los cambios ecológicos (Réale et al. 2007; Wolf et al. 2007; Koolhaas et al. 2010). Incluso estas diferencias individuales son más flexibles si consideramos la existencia de estados temporales cambiantes definidos como “animo” (Nettle y Bateson 2012).

Cuando analizamos el surgimiento de sistemas sociales como las jerarquías de dominancia desde las diferencias individuales entendemos que la variabilidad entre los miembros es la base para la formación de dicha conducta, pero también podríamos estar observando la expresión de diferentes estrategias interactuando al mismo tiempo. Es por lo tanto importante estudiar los beneficios que ganan todos los organismos involucrados en las jerarquías y no solo los individuos dominantes (Mech 1999; Drummond 2006).

1.4 El gato como modelo de estudio

El gato doméstico (*Felis silvestris catus*), es un mamífero carnívoro accesible y de fácil manejo. Desde el nacimiento (Saldaña Sánchez 2013) y hasta la adultez presenta un marcado dimorfismo sexual, siendo los machos adultos hasta 2 veces más pesados que las hembras y son ellos los que mantienen territorios por enfrentamientos con otros congéneres (Natoli y de Vito 1991; Bradshaw y Cameron-Beaumont 2000; Natoli et al. 2001). Su dieta está basada casi exclusivamente de carne fresca proveniente de presas como son reptiles, aves y mamíferos pequeños que varían dependiendo de las zonas de caza y hábitad del gato, debido a sus características como especie ampliamente distribuida (Bradshaw et al. 1996; Bradshaw y Cameron-Beaumont 2000; Bradshaw et al. 2000). Las crías se desarrollan en sus primeras semanas posnatales en un contexto social, es decir, como miembros de una camada (Barrett y Bateson 1978; Bateson 2000; Hudson et al. 2009). Durante el primer mes son altriciales y dependientes de la leche materna, y presentan contienda dentro del nido durante el amamantamiento (Ewer 1959; Deag et al. 2000; Hudson et al. 2009; pero ver Hudson y Distel 2013; Hudson 2014). A partir del segundo mes comienza la ingesta de alimento sólido (a través de presas vivas y muertas proveídas por parte de la madre); y el comienzo de la independencia de la leche materna y del cuidado parental. Durante el tercer mes posnatal, las crías consumen principalmente alimento sólido y son capaces de cazar y sobrevivir sin el cuidado materno (Barrett y Bateson 1978; Bradshaw et al. 1996; Natoli et al. 2001).

El gato doméstico se le ha usado como modelo por muchos años en áreas de la psicobiología, la fisiología y la medicina, en las cuales se han realizado estudios en ambientes artificiales del laboratorio. Sin embargo, esta especie conserva muchas de sus conductas naturales aún bajo domesticación, como son: el juego, la caza, la defensa de territorios, la elección de parejas y conducta maternal eficiente en contraste con otras especies domesticadas como el perro (Feaver et al. 1983; Fitzgerald y Karl 1986; Natoli y de Vito 1991; Hall et al. 1998; Natoli et al. 2001; Arteaga et al. 2013). Representa por lo tanto un buen modelo para el estudio de conductas agresivas durante el desarrollo, así como la formación de jerarquías de dominancia (de Boer 1977; Bradshaw y Cameron-Beaumont 2000; Drummond 2006; Hudson y Trillmich 2008; Hudson et al. 2009;

González 2012; Gourkow et al. 2014b).

1.5 Antecedentes

Estudios previos muestran que individuos adultos del gato doméstico forma jerarquías de dominancia y muestra defensa de territorios, formando relaciones de reconocimiento individual con repercusiones en la reproducción medida en copulas (Fitzgerald y Karl 1986; Natoli y de Vito 1991; Bradshaw y Cameron- Beaumont 2000; Natoli et al. 2001). Sin embargo, los trabajos de nuestro laboratorio no han encontrado evidencia de la formación de esos patrones de dominancia al nacimiento o en la lactancia, donde las contiendas ocurridas entre las crías no parecen estar dirigidas a obtener el recurso sino más bien son dadas por la alta excitación de las crías en dichos eventos (Hudson et al. 2009; González 2012; Hudson y Distel 2013; Hudson 2014). Esto sugiere, entre otras cosas, que las relaciones de dominancia y territorialidad reportadas en la adultez se desarrollan en una etapa posterior al periodo de amamantamiento.

Contrastando con el amamantamiento, donde el número de las tetas de la madre por lo general es suficiente para el tamaño de la camada (8 tetas por hembra en un promedio de 4 crías por parto), en el momento de transición de la leche materna a alimento sólido los recursos no son distribuidos equitativamente ya que la madre suele proveer una presa a la vez favoreciendo la competencia directa. Se han realizado un primer estudio sobre competencia al destete (Améndola Saavedra 2011). Dicho estudio utilizó un estímulo alimenticio comercial fabricado particularmente para gatos (enlatados de carne de res) como recurso a competir y realizo los experimentos con toda la camada junta y en diadas para medir la competencia entre crías por alimento sólido. Llegándose a observar pocas o casi nulas conductas agonísticas, o algún otro indicador de competencia, concluyeron que el gato doméstico no forma jerarquías de dominancia durante su desarrollo. Esto quizás a que el tiempo que pasan juntas las crías es muy poco y no permanecen justas hasta su adultez, etapa donde en efecto se desarrollan sistemas de dominancia en la reproducción (Natoli y de Vito 1991; Natoli et al. 2001). Sin embargo, observaciones recientes de nuestro laboratorio (no sistemáticas) han mostrado que los gatos adultos muestran conductas agonísticas por estímulos alimenticios más naturales, como es la carne roja (res). Nuestras primeras observaciones piloto parecen aportar

evidencia de estos patrones en crías sin experiencia previa con estos alimentos al comienzo del segundo mes de vida posnatal.

Comparativamente, en otras especies de felinos, el lince europeo (*Lynx lynx*) y el ibérico (*Lynx pardinus*), se han reportado conductas agonísticas y de competencia durante el desarrollo en particular en la etapa del destete, donde las crías compiten por las presas proporcionadas por las madres e incluso se han reportado incidentes de conductas agonísticas sin aparentes recursos para competir entre miembros de la camada. Esto ha incrementado el interés en los mecanismos y el desarrollo de la competencia en contextos como es la vida diaria de las crías y la competencia por recursos, así como el efecto en la posterior disolución de la camada cuando los individuos alcanzan la independencia de la madre y la madurez sexual (Antonevich y Naidenko 2008; Antonevich et al. 2009; Naidenko y Antonoviech 2009; Naidenko 2010).

Considerando los puntos anteriores, surgen las siguientes preguntas ¿Las crías del gato doméstico muestran conductas agonísticas en un contexto alimentación al destete? ¿Es esto competencia? Si es así ¿Cuándo y cómo se desarrolla? ¿Es el tipo de estímulo relevante para la competencia por agresión? Y finalmente ¿esta competencia resulta en relaciones de dominancia?

2. OBJETIVOS

- 1) Investigar si las crías hermanas de una misma camada muestran conductas agonísticas en un contexto competitivo por alimento al destete, en particular en el segundo y tercer mes posnatales.
- 2) Establecer si existen diferencias en las conductas agonísticas a diferentes estímulos alimenticios como son: la carne roja (estimulo más natural) y alimento enlatado (estimulo artificial) típicamente usada para alimentar a los gatos.
- 3) Determinar si estas conductas están asociadas con la formación de relaciones de dominancia.

3. HIPÓTESIS

- 1) Las crías de gato competirán por recursos limitados al destete, como el alimento sólido.
- 2) Mientras más semejante el alimento sea a sus presas naturales más competencia será observada.
- 3) Las crías del gato mostraran una jerarquía de dominancia entre hermanos a durante el destete como respuesta a los costos de la competencia por recursos entre miembros de la camada.

4. PREDICCIONES

- 1) Las crías de gato mostrarán competencia agresivamente por alimento al destete.
- 2) La competencia será dependiente de los diferentes estímulos alimenticios, y observaremos más conductas agonísticas con un estímulo más natural.
- 3) Existirán animales que ocuparán más tiempo el recurso.
- 4) Existirán animales que muestren más conductas agonísticas que otros miembros de la misma camada
- 5) La frecuencia de las conductas agonísticas disminuirá con la edad de las crías.
- 6) La composición de conductas agonísticas cambiara con la edad de las crías, mostrando menos agresión directa y más conductas de despliegues
- 7) Se observara una diferencia entre sexos a favor de los machos en la expresión de conductas agonísticas así como en tiempo de control del recurso.

5. MÉTODOS

5.1 Animales

Se obtuvieron 8 camadas de 4 hembras divididas en primera y segunda camada para cada una de ellas, dando un total de 33 crías (16 machos, 17 hembras; Tabla 1), en una colonia ya previamente establecida en la ciudad de México. Las hembras tuvieron acceso a alimento y agua ad libitum, y estuvieron en completa libertad para que se aparearan con cualquier gato local (ver Hudson et al. 2009; Raihani et al. 2009, 2014). El cuidado (protección y limpieza) y la alimentación de las crías durante el primer mes fueron por parte de la madre. A partir del segundo mes las crías recibieron alimento comercial (croquetas y enlatados) y agua fresca. Los enlatados y croquetas proporcionados en situaciones no experimentales consistieron en alimento preparado Whiskas® de sabores a “Pollo”, “Atún” y “Salmon”, el sabor a “Carne de Res” se reservó exclusivamente para los experimentos (ver descripción de experimento Lata). Todos los animales sobrevivieron al final del estudio y con la ayuda de veterinarios y biólogos locales fueron dados en adopción como mascotas.

Tabla 1. Características de las 8 camadas (33 crías) utilizadas

No. camada de estudio	No. camada de la madre	Fecha de nacimiento	Tamaño camada	Hembras	Machos	
1ª Cohorte	1	Mirkin 5	20 Enero 2013	3	1	2
	2	Zaka 6	27 Enero 2013	4	2	2
	3	Cola 5	13 Febrero 2013	3	3	0
	4	Lola 3	08 Abril 2013	3	1	2
2ª Cohorte	5	Mirkin 6	02 Mayo 2013	6	3	3
	6	Cola 6	07 Junio 2013	5	2	3
	7	Zaka 7	13 Junio 2013	4	2	2
	8	Lola 4	02 Agosto 2013	5	3	2
Totales			33	17	16	

5.2 Lugar de estudio

Desde el nacimiento hasta final del segundo mes de vida posnatal, las crías fueron mantenidas en un cuarto aislado de la colonia. El cuarto estuvo provisto con un nido constituido de un sofá de hule espuma infantil forrado de trapos, el cual las madres aceptaron perfectamente (Fig. 1). Las pruebas conductuales se llevaron a cabo en otro cuarto de la colonia, en donde se colocó una arena cuadrada de 1.5 m x 1.0 m de altura fabricada en acrílico (Fig. 2).



Fig. 1. Una madre y sus crías de 20 días de edad dentro del nido durante el amamantamiento. Nido: un sofá cama infantil de gomaespuma forrado con jerga de algodón, que permite una vista clara de la conducta de las crías durante el amamantamiento.

A partir del tercer mes de vida posnatal, las crías fueron separadas permanentemente de su madre trasladándolas a las instalaciones para gatos en el laboratorio de Psicobiología del Desarrollo del Instituto de Investigaciones Biomédicas UNAM, una localidad apartada de la colonia, donde siguieron llevándose a cabo las pruebas conductuales. Esta localidad también contaba con un cuarto de vivienda y un

cuarto separado para las pruebas conductuales con otra arena de acrílico de las mismas dimensiones previamente especificadas.



Fig. 2. Izquierda: arena experimental de acrílico de 1.5 m x 1.5 m x 1 m (altura), con una “caja de inicio” adentro. Derecha: estímulos a probar “Carne enlatada sabor res” y “Carne cruda de res”.

5.3 Procedimiento experimental

Siguiendo la historia de vida del gato doméstico, el presente estudio se dividió en 3 etapas correspondientes a los primeros 3 meses de vida posnatal: comprendiendo desde el nacimiento hasta su independencia materna.

Tabla 2. Plan de trabajo por meses correspondiente a la etapa del desarrollo de las crías

	Primer mes	Segundo mes	Tercer mes
Diseño experimental	<ul style="list-style-type: none"> • Amamantamiento • Habitación a la arena 	<ul style="list-style-type: none"> • Transición al alimento solido • Experimentos de competencia en la camada 	<ul style="list-style-type: none"> • Experimentos de competencia en la camada • Experimentos en diadas
Etapas de desarrollo de las crías	<ul style="list-style-type: none"> • Altriciales • Dependientes completamente de la leche materna 	<ul style="list-style-type: none"> • Destete • Consumo de alimentos sólidos 	<ul style="list-style-type: none"> • Independencia alimenticia de las crías

5.3.1 Primer mes: Amamantamiento, crecimiento y orden en el uso de pezones

Las crías fueron sexadas y marcadas al nacimiento para su identificación con collares de listones de colores, en base a este marcaje se les asignó un nombre código que usamos hasta el final del estudio. Se tomó el peso inicial por cría, y se realizó el seguimiento de peso por cría diariamente. La toma de peso de las crías también proporcionó el “contacto humano”, en nuestra experiencia necesario para mantenerlas en un estado dócil (domesticado) y facilitó los experimentos en etapas posteriores del desarrollo (ver Gourkow et al. 2014a).

Durante este primer mes, las crías fueron observadas por registros de barrido (Martin y Bateson 2007) durante el amamantamiento registrando el pezón particular en cual cada cría estaba alimentándose por sesión de amamantamiento (Hudson et al. 2009; González 2012), para obtener el uso particular de los pezones de cada camada; este orden es fácil de determinar dado que cada cría típicamente se alimenta de 1 ó 2 pezones de manera consistente (Ewer 1959; Hudson et al. 2009; Raihani et al. 2009; González 2012). El registro se realizó al menos 1 vez por día en horarios aproximadamente similares (por la mañana de 8 a 12 am) (Hudson et al. 2009; González 2012). Los eventos de amamantamiento registrados fueron espontáneos y no se usó metodología adicional para provocarlos. Estos datos se compararon con los obtenidos en pruebas de competencia por alimento sólido.

5.3.2 Segundo mes: Transición al alimento sólido y habituación a la arena de pruebas

Durante la quinta y sexta semana de vida posnatal (dependiente del desarrollo particular de la camada ya que algunas camadas tardan unos días más en mostrar interés por la comida) se les suministró a las crías alimento sólido en 2 formas: alimento comercial enlatado y croquetas (Whiskas® sabores “Pollo”, “Atún” y “Salmon”), con la finalidad de asegurar que todas las crías consumieran alimento sólido y fueran capaces de competir por alimento en las pruebas conductuales posteriores. Las crías estuvieron privadas de alimento 5 hrs previas a la sesión (incluido cualquier contacto con la madre), la cantidad de recurso colocado fue 100 g aproximadamente y la sesión se realizó en el mismo cuarto donde se encontraba el nido. La madre estuvo presente en estas pruebas dado que en condiciones naturales el primer encuentro

de las crías con alimento sólido es en la entrega de una presa, situación que es realizada por la madre. A pesar de que la función de estas pruebas era únicamente transicional a una etapa donde pudiéramos observar competencia, se filmó la prueba por 15 min sin la presencia de observadores y las crías fueron pesadas antes y después de las pruebas conductuales para estimar la cantidad total de recurso obtenido por sesión, estos datos no han sido usados en los análisis de competencia debido a las diferencias individuales entre las crías con respecto al interés por el alimento (algunas crías parecen desarrollar un interés más temprano por el alimento). Sin embargo se está realizando en paralelo otro estudio sobre la motivación temprana y la preferencia alimenticia a raíz de los resultados reportados en esta tesis.

Igualmente durante estas semanas las crías se colocaron 2 veces dentro de la arena, para su habituación a la misma. Estas pruebas duraron 5 min y fueron grabadas sin la presencia del observador ni de la madre.

5.3.3 *Segundo mes: Competencia*

Con el objetivo de investigar si existen conductas agonísticas y competencia por alimento al destete, así como identificar diferencias en la expresión de las conductas agonísticas cuando el estímulo alimenticio es distinto (natural vs artificial), durante la séptima y octava semana de vida posnatal se llevaron a cabo 3 diferentes pruebas conductuales: Carne, Lata (Fig. 2) y un Control, descritos a continuación.

Para toda prueba las condiciones fueron las mismas: la madre no estuvo presente, las crías fueron pesadas antes y después de las sesiones, y estuvieron privadas de alimento 5 hrs previas al experimento simulando el periodo de caza de la madre. Las sesiones duraron 5 min y se realizó una condición experimental distinta cada día (Tabla 3), los sujetos descansaron de estas pruebas los fines de semana como medida para la recuperación de la privación alimenticia en la semana de trabajo. Adicionalmente, algunos días de las pruebas fueron intercambiados azarosamente a lo largo de los experimentos con la finalidad de evitar un aprendizaje de las secuencias de alimentación y para evitar que siempre existiera una prueba de Lata justo después de una de control.

Tabla 3. Diseño semanal de las condiciones experimentales y sus respectivas replicas en los experimentos de competencia con toda la camada durante el segundo y tercer mes

	Lunes	Martes	Miércoles	Jueves	Viernes
Estimulo	Carne	Lata	Control	Lata	Carne
Replica (5 min después)	Carne	Lata	Control	Lata	Carne

Procedimiento

Colocamos a todas las crías juntas dentro de la arena en una “caja de inicio” fabricada de un bote de basura mediano, cilíndrico, de plástico negro y sin fondo (Fig. 2). Situamos la “caja de inicio” en un extremo de la arena y colocamos el recurso (estimulo) correspondiente a cada prueba experimental en el extremo contrario de la arena. Descripción detallada de los experimentos a continuación.

1) Prueba Carne con Hueso: Retiramos la caja de inicio dejando a las crías libres para competir por el recurso y video grabamos la sesión para su posterior análisis. El recurso fue aproximadamente 50 g de carne roja de res con hueso (el peso tuvo una varianza de 5g en promedio debido la forma y densidad del hueso) y fue colocado en el piso de la arena.. Esta prueba tuvo 1 réplica en cada sesión 5 min después de la prueba inicial (ver Tabla 3).

2) Prueba de Lata: Realizamos el procedimiento de liberación y grabado igual a prueba anterior (1). El recurso fue aproximadamente 50 g de alimento enlatado Whiskas sabor a “Carne de Res”, presentado en un recipiente comercial circular de plástico de 3 cm altura x 10 cm circunferencia. Esta prueba tuvo 1 réplica en cada sesión 5 min después de la prueba inicial (ver Tabla 3).

3) Control (sin alimento): Para comprobar que las conductas agonísticas solo se presentan cuando hay un recurso, realizamos el procedimiento de liberación y grabado igual a las prueba anteriores (1 y 2) dejando a las crías libres en la arena por 5 min. La arena se encontraba vacía (sin recurso).

5.3.4 Tercer mes: Competencia después del destete

Durante el tercer mes posnatal investigamos la competencia y comparamos estímulos que generan conductas agonísticas de manera similar a la “Competencia” en

el segundo mes, con la diferencia de que las crías eran independientes de la madre.

Las crías fueron trasladadas a una localidad apartada de la colonia original, ubicada en el Instituto de Investigaciones Biomédicas. Las crías contaban con las mismas condiciones nutricionales que en su localidad anterior: alimento ad libitum (croquetas, enlatados y agua) entre periodos experimentales. Pero estaban separadas permanentemente de la madre (sin cuidado parental, ni leche materna), esta condición es natural para los gatos en su tercer mes de vida posnatal en el cual comienzan a cazar su alimento y son juveniles independientes (Bradshaw et al. 1996; Bateson 2000).

Los experimentos se mantuvieron iguales a los explicados en 5.3.3 durante las semanas 9 y 10 (Tablas 2 y 3).

5.3.5 Tercer mes: Diadas

La duración de esta etapa comprendió la semana 11 y 12, pertenecientes al final del tercer mes de vida posnatal. En esta investigamos si existen relaciones de dominancia entre los individuos de la camada.

Se aplicó una prueba clásica en la búsqueda de relaciones de dominancia “diadas”, en esta se enfrentaron únicamente 2 crías a la vez por el recurso (carne de res con hueso). Esta prueba permite, por una matriz de ganadores versus perdedores, reconocer a la cría(s) dominante(s), y las crías subordinadas (Boyd y Silk 1983; de Vries et al. 2006).

Selección de diadas: Se escogió la cría con mayor peso, la de menor peso y la más intermedia en peso de la camada al día de inicio de esta serie de pruebas, ya que en otros estudios con mamíferos se ha propuesto que los individuos pesados suelen ser los dominantes (Kaufmann 1983; McGlone 1986; Mech 1999). Como segundo criterio, tomamos en cuenta a las crías que mostraban más ocurrencias de conductas agresivas en los experimentos anteriores. Este criterio solo fue tomado en cuenta cuando las crías seleccionadas por peso no presentaban conductas agonísticas durante las pruebas anteriores y solo fue necesario aplicarlo en una camada. Generamos 3 diadas de la siguiente forma:

1 = “mayor vs intermedia”, 2 = “mayor vs menor” y 3 = “intermedia vs menor”.

Las 3 combinaciones posibles fueron probadas secuencialmente cada día experimental en un orden aleatorio. La locación fue la arena (descrita previamente para

las otras pruebas), las crías estaban privadas de alimento 5 hrs previas a la sesión, y tomamos el peso antes y después de las sesiones. Las sesiones fueron filmadas en su totalidad y su duración fue de 2 min como medida para evitar la saciedad de los individuos, dado a que estas pruebas contenían a 2 individuos en lugar a toda la camada junta. Las pruebas de diadas se realizaron cada tercer día en la semana: lunes, miércoles y viernes; dejando a las crías descansar de la privación los días sin pruebas y los fines de semana. Este proceso fue elegido para impedir que las crías se acostumbren a recibir “Carne de Res” diariamente procedimiento que puede disminuir el valor de competencia del recurso. En total realizamos 18 pruebas experimentales (3 días por semana x 2 semanas x 3 pruebas cada día = 18), y cada individuo participo en 12 de esas pruebas.

Prueba Diada: Se colocaron las 2 crías previamente seleccionadas dentro de la “caja de inicio” en un extremo de la arena y pusimos el recurso en el extremo contrario de la arena colocado sobre el suelo (Igual que en la prueba carne). Retiramos la caja de inicio dejando a las crías libres para competir por el recurso. El recurso fue aproximadamente 50 g de carne roja de res con hueso.

5.3.6 Registro conductual

Los videos fueron analizados para registrar:

- La *latencia* por cada individuo, la cual definimos como: el tiempo en tarda una cría en llegar al recurso desde que levantamos la caja de inicio y hasta que su hocico toca el recurso.
- La *posesión* del recurso el cual definimos como: el tiempo que una cría tiene acceso al recurso, es decir, se alimenta del recurso, lo defiende exitosamente con comportamientos agonísticos, o lo traslada de lugar dentro de la arena (relocalización).
- El *éxito* o *fracaso* en obtener el recurso definido como: el resultado de “obtener o no” un recurso en posesión de otro gato, o defender o no el recurso de las otras crías cuando ya se tiene dominio del mismo. Consideramos que un recurso fue obtenido cuando una cría pasaba más de 3 segundos en posesión del recurso sin que otra cría lo tocara.

Se registraron y cuantificaron para cada individuo todas las *conductas*

agonísticas entre las crías (emisor y receptor) durante las confrontaciones por el recurso, como son: los zarpazos, las vocalizaciones, la defensa del recurso y las posturas sumisas descritas a continuación.

- Zarpazo: Una cría mueve una pata delantera hacia otra cría en un movimiento rápido descendente y/o extensible, con los dedos y las zarpas extendidas. Este movimiento está dirigido a la posición de otra cría pero puede golpear o no a la cría objetivo (algunas cría pueden esquivar) (Fig. 3a).
- Despliegue: Una cría mueve una pata delantera golpeando el suelo en un movimiento rápido descendente, con los dedos y las zarpas extendidas. Este movimiento es ejecutado solo en presencia de otra cría e impacta en el espacio entre la carne y dicha cría. (Fig. 3b).
- Gruñidos: Una cría gruñe en presencia de otra cría mientras mantiene dominio del recurso, o una cría que no tiene dominio del recurso gruñe mientras se aproxima a una cría que tiene dominio. Registramos frecuencia y gato emisor. No realizamos registros de otros tipos de vocalizaciones debido a su semejanza a los llamados cría-madre (Saldaña 2013), razón por lo cual fueron descartados como conductas agonísticas.
- Defensa o Acaparamiento del recurso: Una cría coloca sus patas delanteras alrededor del recurso o sobre el mismo, dificultando la accesibilidad de otras crías a dicho recurso.
- Relocalización del recurso: Una cría muerde el recurso y entonces lo jala o lo levanta en el hocico trasladándolo a otro lugar en la arena distinto del punto de original donde colocamos el recurso (Fig. 3c), este movimiento del recurso debe ser de al menos 10 cm, esto fue posible de estimar por la medición de la cuadrícula de la cerámica del piso (Fig. 2).
- Postura sumisa: Al recibir una “conducta agonística” (zarpazo, despliegue o vocalización) la cría agredida baja la cabeza y las orejas, retrae el cuello y/o la cola; subsecuentemente se alejar o no intentar acercarse más al recurso.
- Acechamiento: Una cría se agazapa sobre sus cuatro patas llevando el tronco de su cuerpo cerca del piso, entonces avanza lentamente hacia la cría que tiene dominio del recurso, fijando su mirada en el alimento (Fig. 3b, panel izquierdo, cría con listón rojo).
- Excavar: Una cría rasca el piso delante de ella con una o sus dos patas

delanteras.

Para todas las conductas agonísticas anotamos la frecuencia, las crías involucradas y las crías ganadoras de las contiendas cuando correspondía. La cantidad del recurso consumido no fue posible obtenerlo de la diferencia del peso tomado antes de la sesión ya que la cantidad consumida era demasiado pequeña en comparación con el peso total de las crías, sin embargo medimos el tiempo de dominio del recurso por cada cría.

a) Zarpazo



b) Despliegue



c) Relocalización



Fig. 3. Conductas registradas durante la prueba de carne: zarpazo, despliegue, relocalización (ver 5.3.6 para explicación). Las crías tenían 6 semanas de edad; el tiempo entre cada foto es de 0.5 s. Las flechas señalan la posición del recurso.

5.4 Captura y análisis de los datos.

Las sesiones observacionales filmadas se analizaron usando el programa “Solomon”, un software de uso libre especializado y desarrollado específicamente para en registro de conducta animal (<http://solomoncoder.com/>). Las conductas medidas fueron analizadas con relación al peso individual al principio del periodo de las pruebas, al orden en el uso particular de los pezones y al sexo. Los datos fueron analizados usando el programa R (<http://www.r-project.org/>) y las gráficas fueron preparadas usando el programa Statistica (<http://www.statsoft.com/>). Como muchos datos eran frecuencias, estaban principalmente distribuidos no normalmente (pruebas de Shapiro-Wilk), y se basaban en muestras pequeñas utilizando camadas ($n = 8$) como la unidad del análisis (Zorrilla 1997), se usaron pruebas estadísticas no paramétricas, tomando $p < 0.05$ como el nivel de significancia (Siegel y Castellan 1998). En los experimentos en los que hermanos de camada fueron probados todos juntos, cada camada ($n = 8$) se tomó como unidad de análisis, debido a la dependencia de los datos dentro de la camada (Zorrilla, 1997).

6. RESULTADOS

Las crías se adaptaron rápidamente a la arena de pruebas y dentro de uno o dos ensayos aprendieron la posición del estímulo alimenticio. La mayoría de las crías se dirigieron directamente hacia el alimento casi inmediatamente después de que se retiró la caja inicio, y en la condición de control rápidamente se movieron alrededor de la arena, aparentemente explorando o jugando (Fig. 4).

a) Lata



b) Carne



c) Control



Fig. 4. Ejemplos de la conducta de una camada de 7 semanas de edad, en las 3 condiciones experimentales (Tabla 3.). Paneles izquierdos; inmediatamente después de remover la caja de inicio (Fig. 2); Paneles centrales: aproximadamente 10 segundos después del inicio de la prueba; Paneles derechos: aproximadamente 20 segundos después del inicio de la prueba.

6.1 Competencia por alimento: toda la camada junta

6.1.1 Conducta agonística. En las pruebas en presencia de alimento las crías mostraron conductas agonísticas como describimos en 5.3.6. Los patrones de conductas agresivas más comunes fueron zarpazo, despliegue y vocalización (Fig. 3a,b). Sin embargo, la frecuencia de ocurrencia en una sesión de pruebas fue baja, con sólo uno o dos eventos y a veces ninguno. Por lo tanto, en la subsecuente presentación de datos y análisis sólo estos tres comportamientos son considerados y sus valores se

han combinado.

6.1.2 Tipo de estímulo. La frecuencia de comportamientos agonísticos se asoció fuertemente con el tipo de alimento presentado. Se registró significativamente un mayor número de comportamientos agonísticos cuando las crías fueron probados con la carne cruda que cuando se pusieron a prueba con el alimento enlatado. Casi ningún comportamiento agonístico fue observado en la condición de control, en la cual ningún alimento les fue presentado (Fig. 5; prueba de Friedman para medidas repetidas: $\chi^2=15.55$, $df = 2$, $p < 0.001$; post hoc comparaciones pareadas de Wilcoxon con corrección de Bonferroni: carne vs lata $p < 0.012$, carne vs control $p < 0.011$, lata vs control $p < 0.017$). La condición de control ya no fue considerada por tanto en los análisis posteriores.

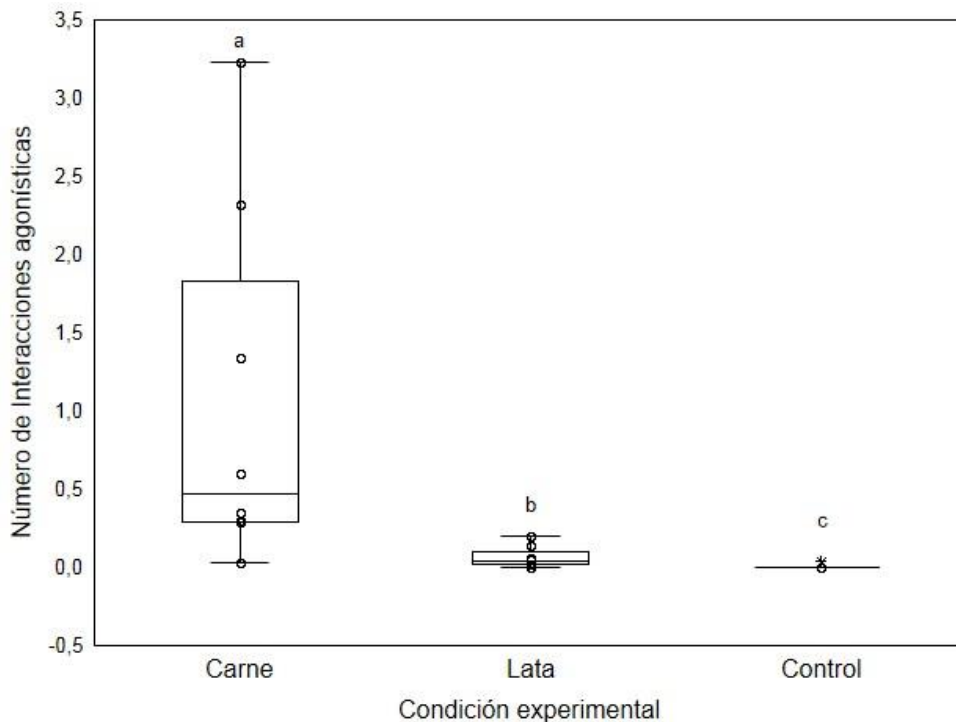


Fig. 5. Número promedio de interacciones agonísticas por cría (zarpazos, despliegues, y vocalizaciones) en las diferentes pruebas para las 8 camadas de estudio durante el segundo y tercer mes de vida posnatal. Los puntos representan el promedio por camada, las líneas horizontales dentro de las cajas representan las medianas, los límites horizontales de las cajas representan los rangos intercuartiles y las líneas verticales los rangos. Las diferencias estadísticamente significativas entre las condiciones están indicadas por letras diferentes; $p < 0.05$, ver texto para las pruebas estadísticas.

En la condición de carne el primer animal en llegar al recurso por lo general lo defendía con éxito de cualquier cría que se aproximara y tratara de ponerse en contacto con la carne, por medio de zarpazos, despliegues o gruñidos y en ocasiones mediante la

relocalización la carne a otra parte de la arena (Fig. 3c). Significando que, en generalmente en toda prueba una sola cría monopolizaba la carne (Fig. 4b), aunque no necesariamente la misma cría en cada prueba (véase 6.1.4). Con la excepción ocasional de gruñidos las conductas agresivas fueron mostradas exclusivamente por la cría en la posesión de la carne, y sólo cuando otra cría intentaba acceder a ella. Las conductas agresivas nunca fueron observadas lejos de la carne. Las crías que se acercan a la carne cuando estaba ocupada por otra cría adoptaron posturas sumisas y casi siempre se retiraban de inmediato cuando eran amenazadas (Fig. 3a,b). Nunca fueron observadas peleas reales. Por lo general, las crías ni siquiera intentaban acercarse demasiado a una cría ya sobre la carne, en cuyo caso no se observaba ningún comportamiento agresivo.

Tabla 4. Reacción conductual de las crías durante sus primeros encuentros con la carne

Camada		Respuesta a la carne		Conductas agonísticas			
		Olfateo	Consumo	Zarpazos	Despliegues	Gruñidos	Relocalización
Mirkin 5	1 día	X					
	2 día	X	X	X		X	X
Zaka 6	1 día	X	X				
	2 día	X	X	X	X	X	
Cola 5	1 día	X					
	2 día	X	X				X
Lola 3	1 día	X	X				
	2 día	X	X		X	X	X
Mirkin 6	1 día	X	X	X	X		X
	2 día	X	X	X	X	X	X
Cola 6	1 día	X	X	X	X	X	
	2 día	X	X	X	X	X	
Zaka 7	1 día	X					
	2 día	X	X				
Lola 4	1 día	X	X				
	2 día	X	X	X		X	

Cada día se realizó 2 pruebas cada una de 5 min.

Aun así en 2 camadas, las crías intentaron monopolizar agresivamente y alimentarse del recurso desde el primer día de la prueba, y en 7 de los 8 camadas esto mismo ocurrió desde el segundo día de la prueba (Tabla 4).

El patrón conductual observado en la condición de alimento enlatado fue muy diferente. Varias crías solían tener acceso y comían de forma simultánea del plato en un misma prueba, casi sin mostrar conductas agresivas como se mencionó anteriormente (Fig. 4a). Durante el estudio, el número total de los miembros individuales de una camada que tenía acceso (se alimentaban) durante la condición “lata” fue significativamente mayor que el número que tenía acceso durante la condición “carne” (Fig. 6; prueba de Wilcoxon: $Z = 2.52, n = 8, p = 0.012$).

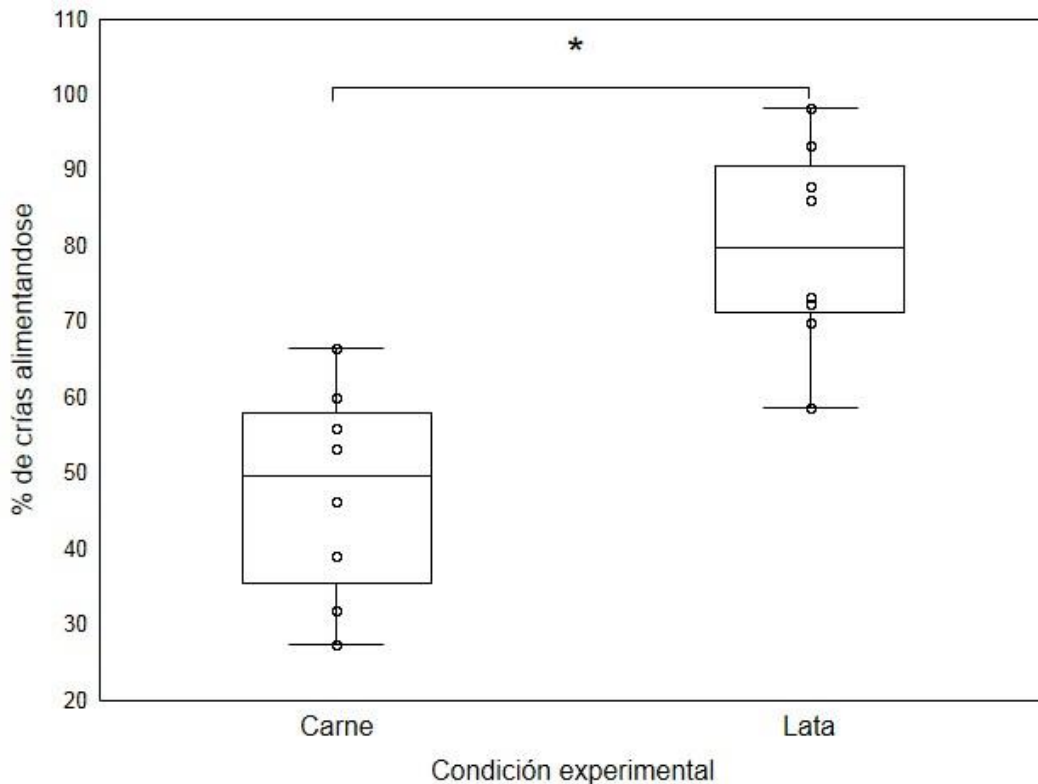


Fig. 6. Proporción de crías por camada que se alimenta durante las diferentes pruebas Carne y Lata. Los puntos representan los promedios por camadas, las líneas horizontales dentro de las cajas representa las medianas, los limites horizontales de las cajas representa los rangos intercuartiles y las líneas verticales los rangos; * $p < 0.05$, ver el texto para las pruebas estadísticas.

Debido a la respuesta claramente más agresiva y más competitiva para el estímulo carne, consideramos sólo esta condición en los siguientes análisis.

6.1.3 Desarrollo. La velocidad con la cual las crías alcanzan la carne se incrementa rápidamente a través de las semanas de pruebas, desde el principio de la segunda semana es notorio un incremento significativo y para el final del estudio solo le toma una fracción de segundo a la primera cría en alcanzar el recurso (Fig. 7a; prueba de Friedman: $\chi^2 = 23.97$, $df = 4$, $p < 0.00008$; comparaciones pareadas post hoc de Wilcoxon con corrección de Bonferroni: semana 1 vs 5 $p = 0.017$). Sin embargo, no hubo un cambio significativo en el tiempo en el número de comportamientos agresivos realizados por prueba (Fig. 7b; $\chi^2 = 6.21$, $df = 4$, $p = 0.18$), ni en la frecuencia relativa realizada de cada uno de las conductas agresivas (zarpazo, despliegue, y gruñidosa), ni en el número total de individuos que ganan acceso sobre la carne a través de las pruebas (Fig. 8a; $\chi^2 = 3.50$, $df = 4$, $p = 0.48$), o en el tiempo de cada prueba que una cría particular pasa monopolizando la carne excluyendo a otras crías (Fig. 8b; $\chi^2 = 4.90$, $df = 4$, $p = 0.30$).

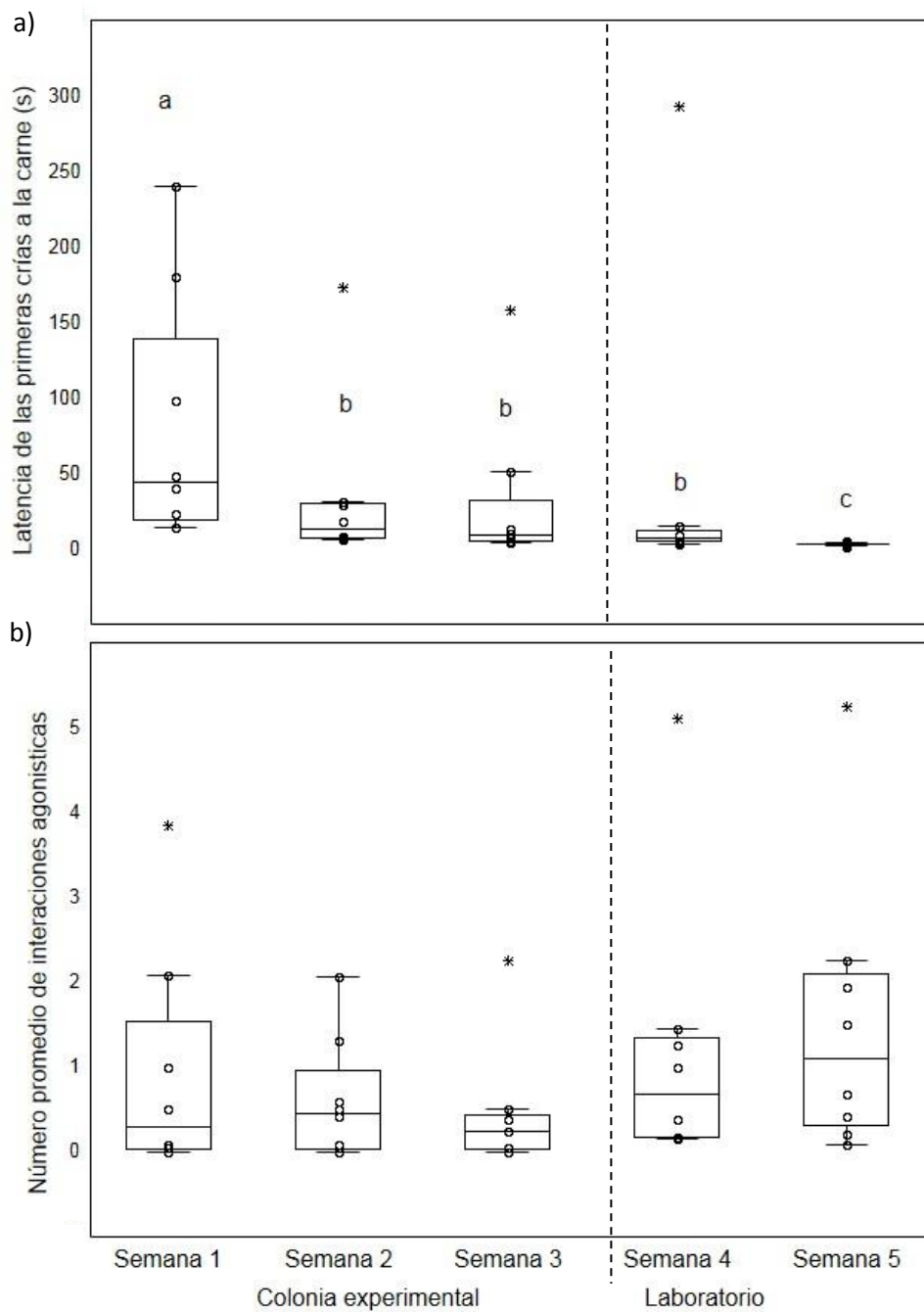


Fig. 7. Conductas presentadas por semana durante el segundo y tercer mes de vida postnatal. a) Latencia de las primeras crías de cada camada en llegar a la carne. b) Número de interacciones agonísticas ocurridas por camada. Los puntos representan el promedio por camada, las líneas horizontales dentro de las cajas representan medianas, las líneas horizontales de las cajas representan los rangos intercuartiles, las líneas verticales los rangos, en asteriscos están representados los valores atípicos y las diferencias estadísticamente significativas entre condiciones están indicadas por letras diferentes; $p < 0.05$; ver texto para la prueba estadística.

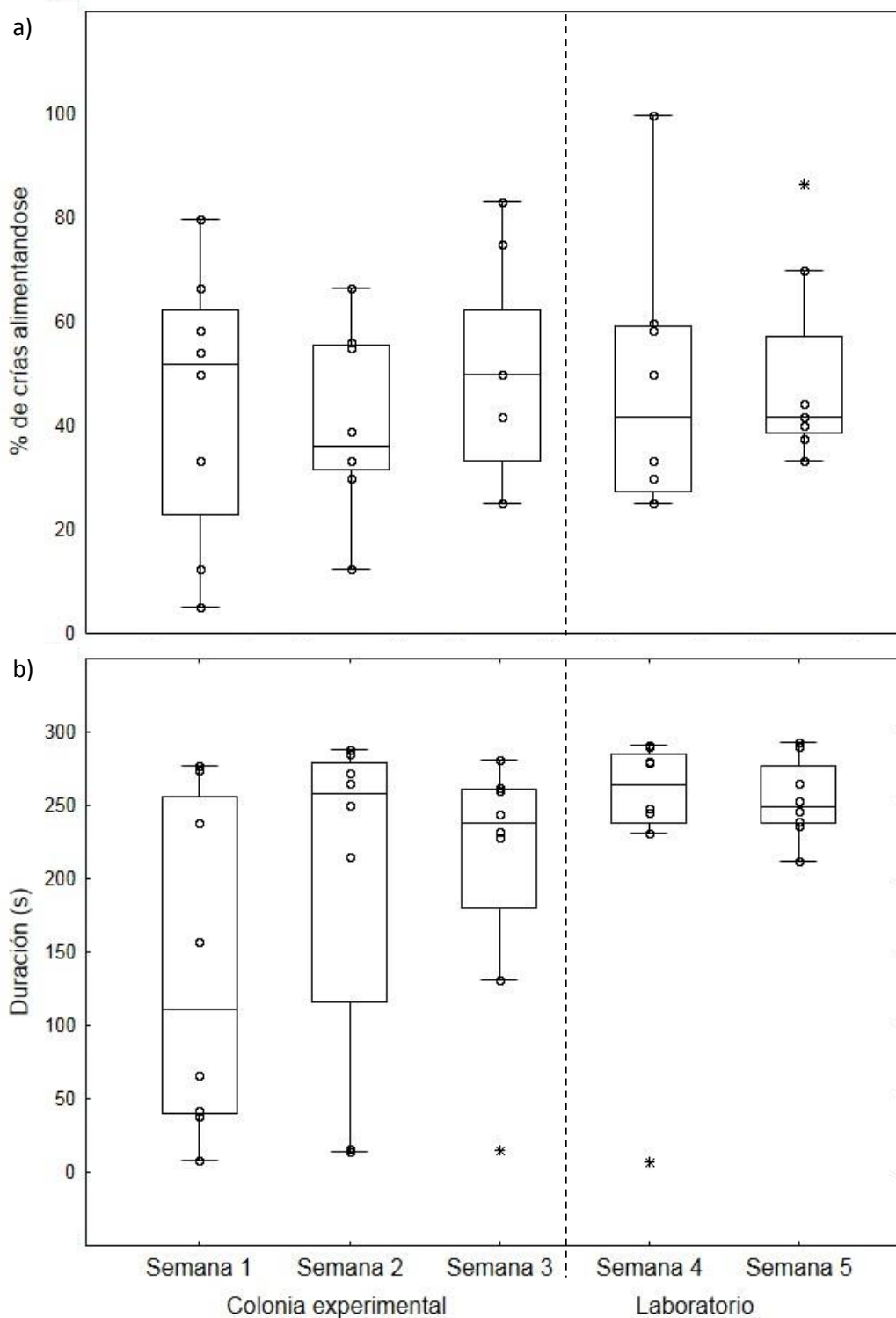


Fig. 8. Conducta alimenticia presentada por semana durante el segundo y tercer mes de vida postnatal. a) Porcentaje de las crías que se alimentan en la prueba de carne. b) Tiempo que las crías monopolizaban más la carne en su camada. Los puntos representan el promedio en segundos, las líneas horizontales dentro de las cajas representan medianas, los límites horizontales de las cajas representa los rangos intercuartiles y las líneas verticales los rangos, y en asteriscos están representados los valores atípicos; ver texto para las pruebas estadísticas.

6.1.4 Diferencias individuales en el desempeño dentro de la camada. Con respecto a la pregunta sobre las diferencias entre los hermanos de camada en cuanto a su éxito en la competencia por la carne, en particular si se forman las relaciones de dominancia, los resultados son mixtos. Para analizar esto consideramos solamente el tiempo que cada cría pasó monopolizando (alimentándose) la carne, ya que es la medida más significativa funcionalmente, y como se describe anteriormente, se asoció estrechamente con el tiempo necesario para que los individuos llegaran a la carne y el número de eventos agonísticos que llevaban a cabo. Para cada camada, para cada una de las 5 semanas de pruebas asignamos rangos a las crías de acuerdo a la suma de sus duraciones medidas al monopolizar la carne en cada una de las cuatro pruebas por semana (ver Tabla 3).

El patrón más claro de las diferencias dentro de la camada se observó para las crías con más alto y más bajo rango (Fig. 9). En 4 de las 8 camadas una cría en particular siempre ocupó el primer rango, o en una ocasión en una camada el segundo rango. Y en 5 de las 8 camadas una cría particular siempre ocupó el rango más bajo aunque algunas veces compartió este rango con algún otro hermano de camada. De hecho, es notable que esos empates ocurrieran casi exclusivamente con los rangos bajos entre los animales que casi nunca compiten por la carne directamente. Los patrones entre las crías de rango intermedio fueron mucho menos consistentes.

Para probar la estabilidad de los rangos dentro de las camadas a través de las 5 semanas de pruebas calculamos el coeficiente de concordancia de Kendall corregido para empates. Las 3 camadas con solo 3 crías fueron demasiado pequeñas para ser incluidas en el este análisis, aunque tomamos nota de que las 3 contenían una cría que siempre ocupaba el rango inferior y en una de esas camadas una cría que siempre ocupaba el rango superior (Fig. 9). De las 5 camadas restantes, 3 (Mirking 6, Cola 6, Lola 4) mostraron estabilidad significativa en rangos a través de las 5 semanas de pruebas (coeficiente de concordancia de Kendall: $n = 6$ crías, $W = 0.62$, $p < 0.01$; $n = 5$ crías, $W = 0.59$, $p < 0.01$; $n = 4$ crías, $W = 0.52$, $p < 0.05$, respectivamente).

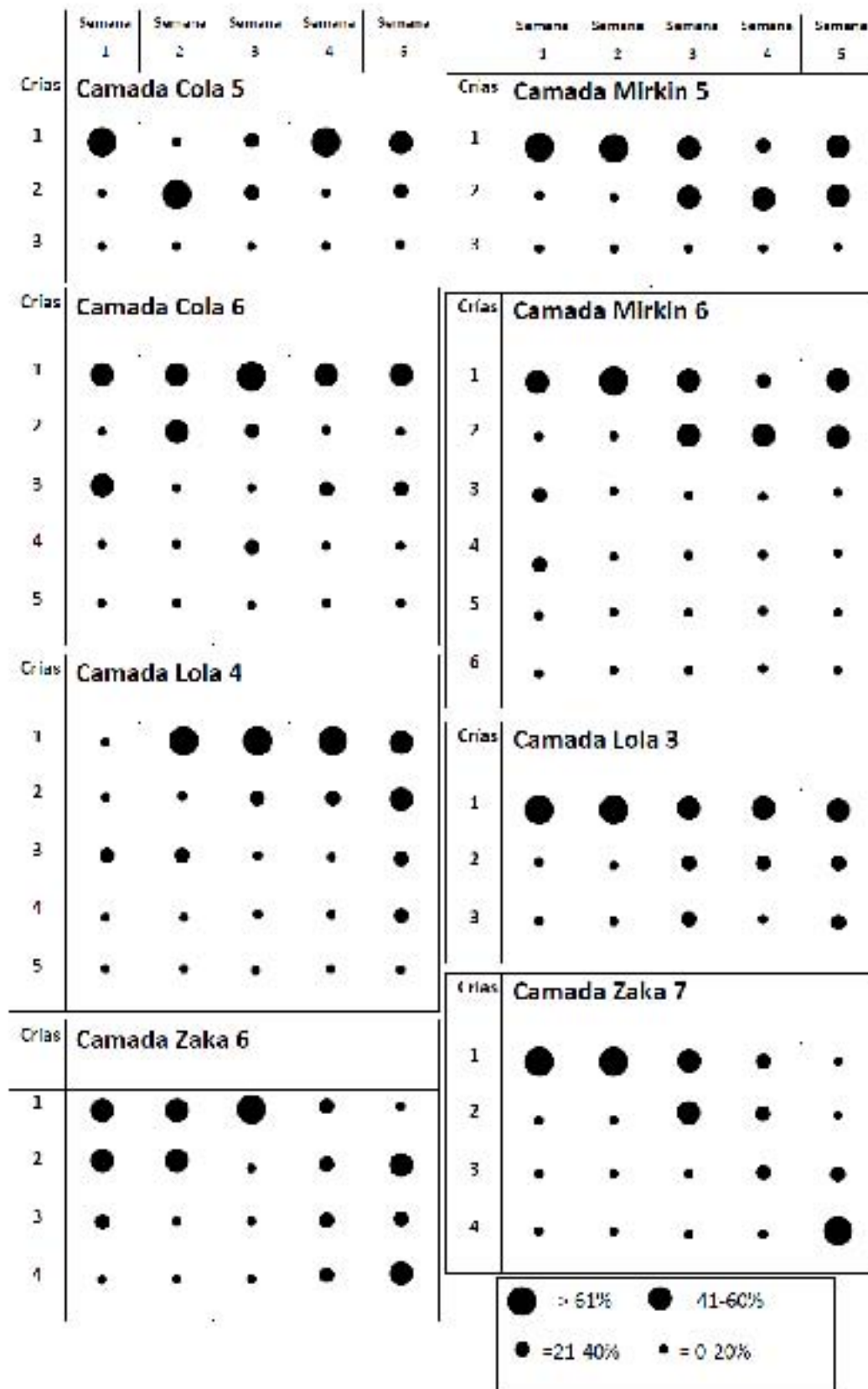


Fig. 9. Rangos porcentuales de cada camada por cría con respecto del tiempo ocupando la carne durante las 5 semanas del estudio. En cada camada las crías han sido ordenadas de aquellos que más monopolizan la carne a los que la monopolizan menos.

Adicionalmente, encontramos una correlación positiva entre la frecuencia media de conductas agonísticas y el tamaño de la camada. (Fig. 10; coeficiente de correlación de Spearman: $r_s = 0.75$, $p = 0.030$). Esto, sin embargo, no se relacionó con la diferencia entre camadas en la masa corporal de las crías. En contraste con resultados previos (Hudson et al. 2011), no hubo correlación entre el tamaño de la camada y la masa corporal, ya sea al principio o al final del período de pruebas ($r_s = 0.25$, $p = 0.55$; $r_s = 0.15$, $p = 0.73$, respectivamente).

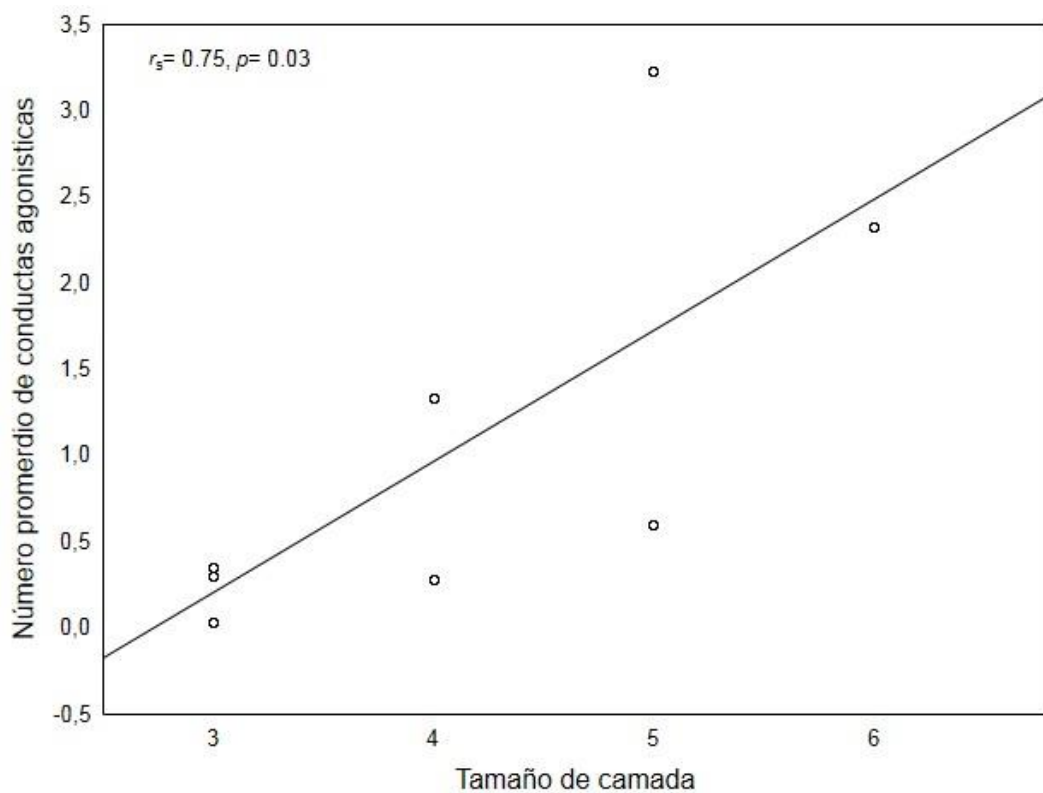


Fig. 10. Incremento de conductas agresivas por camada con respecto al incremento del tamaño (número de crías) de las camadas. Los puntos representan el promedio por camada.

6.1.5 Características de crías “exitosas”. No se encontró diferencias en ninguna medida en cuanto al desempeño entre crías machos y hembras: ni en la latencia en alcanzar el recurso (prueba Mann-Whitney: $U = 113$, $n = 16$, $p = 0.47$), ni en número de conductas agresivas ($U = 85$, $n = 16$, $p = 0.08$), o por el tiempo gastado monopolizando la carne ($U = 99$, $n = 16$, $p = 0.22$).

Tampoco encontramos una relación entre la masa corporal al inicio del período de pruebas y cualquier medida de rendimiento de las crías, incluso cuando esta se calculó como el porcentaje individual de masa corporal en relación a la media de masa corporal de los hermanos de camada con la que competía: ni para la latencia para llegar a la carne (correlación de Spearman: $r_s = 0.16$, $p = 0.36$), ni para el número de conductas agresivas ($r_s = 0.030$, $p = 0.87$), o por el tiempo gastado monopolizando la carne ($r_s = 0.12$, $p = 0.52$).

También relacionamos los patrones pre destete de uso de los pezones principales con su desempeño en la competencia por carne. Como en previos estudios (Ewer 1959; Hudson et al. 2009; Arteaga et al. 2009; González 2012), la mayoría de las crías mostraron un claro patrón de uso individual de los pezones; 90% uso un pezón particular en 50% o más de las observaciones, y 58% en 80% o más de las observaciones. Sin embargo, no se encontró relación entre el patrón de uso particular de los pezones de las crías predestete y cualquier medida de desempeño, es decir, no se encontró correlación entre la identidad del pezón principal de una cría y su subsecuente latencia en alcanzar la carne (correlación de Spearman: $r_s = 0.13$, $p = 0.46$), el número de conductas agresivas exhibidas ($r_s = 0.04$, $p = 0.83$), o el tiempo gastado monopolizando la carne ($r_s = 0.04$, $p = 0.82$). Al igual que en estudios anteriores (Ewer 1959; Hudson et al 2009; Arteaga et al 2009; González 2012) la mayoría de los crías (71%) tenían su pezón principal en las dos filas posteriores y ninguna cría utilizó la fila anterior, por todo esto no consideramos estadísticamente significativo relacionar la ubicación de los pezones primarios de las crías con su desempeño en la competencia por la carne.

6.2 Competencia por alimento: pruebas en diadas

La conducta de las crías fue similar en las pruebas experimentales en diadas a las pruebas experimentales con toda la camada, mostraron patrones similares de conducta agonística y en cada prueba un miembro del par rápidamente monopolizó la carne por la duración de la prueba. Sin embargo, puede ser un individuo diferente en cada una de las pruebas. De hecho, los análisis de chi cuadrada del número de pruebas en el que cada cría gana (monopoliza la carne) reportaron que en solo 2 camadas (Lola 3 y 4) la distribución de ganadores fue significativamente diferente del azar ($\chi^2 = 10.4$,

$df = 2, p < 0.01; \chi^2 = 18.4, df = 2, p < 0.02$, respectivamente).

No encontramos diferencias en el desempeño entre sexos. Por azar tuvimos un número igual de crías machos y hembras en las pruebas ($n = 12$ de cada uno), y cada sexo ganó casi el mismo número de las 144 contiendas (70 y 74, respectivamente). Del mismo modo, no encontramos relación entre la masa corporal individual y el desempeño; los análisis de chi cuadrada mostraron que el número de victorias para crías pesadas, intermedias y ligeras no difirieron significativamente del azar ($\chi^2 = 2.8, df = 2, p < 0.30$). Además, una prueba señal reportó que no hay asociación al comparar el rango de desempeño de cada cría en los experimentos en diadas con su correspondiente rango en los experimentos con toda la camada junta ($N = 15, \chi = 7, p = 0.50$).

7. DISCUSIÓN

7.1 Conductas agonísticas y competencia. Con respecto a nuestra primera y segunda predicción:

- 4) Las crías de gato mostrarán competencia agresivamente por alimento al destete.
- 5) La competencia será dependiente de los diferentes estímulos alimenticios, y observaremos más conductas agonísticas con un estímulo más natural

La expresión de conductas agonísticas por competencia por recursos alimenticios contrasta con lo reportado e investigado en estudios previos (Améndola 2011). Nuestros resultados apoyan la hipótesis de que existe una competencia agresiva por los recursos alimenticios desde una temprana edad en el gato doméstico. La agresividad mostrada por crías en las pruebas de carne es tanto más notable dado que no habían tenido ningún contacto con la carne cruda antes del comienzo de las sesiones experimentales.

Las conductas agresivas observadas pueden deberse a las necesidades particulares de los individuos en esta etapa del desarrollo (motivación), pues el destete demanda a un organismo una gran cantidad de recursos necesarios para su crecimiento, dichas demandas parecen ser cubiertas en el amamantamiento por la madre a través de la leche, quien la distribuye de forma equitativa, pero parecen estar sujetas a competencia en el destete cuando la madre (en un contexto natural) suministra presas a su camada. También puede deberse a las características particulares del alimento, como es su composición o valor alimenticio: información dada a las crías posiblemente por su olor y sabor; o a las características morfológicas del mismo, como es el tamaño y la capacidad de ser monopolizado por relocalización o por defensa. Ciertamente los recursos no defendibles representan un reto distinto que los que lo son, y diferenciar uno de otro es en sí mismo una nueva clase de reto durante el desarrollo.

En nuestro estudio el tipo de estímulo fue de suma importancia para la expresión de las conductas agonísticas entre hermanos, obtuvimos una marcada diferencia en la frecuencia de conductas agonísticas en la carne mientras que la comida enlatada parece ser más similar al control. Sin embargo la presentación del alimento enlatado puede haber influido la conducta de las crías, el recipiente posiblemente interfirió los intentos de acaparamiento y relocalización de las crías, disminuyendo a su vez la

competencia, No obstante el estímulo no cuenta con la consistencia necesaria para ser relocalizado por las crías, ya que suele ser bastante blando y una sola mordida puede fragmentarlo, de hecho, esta fue la razón principal para colocarlo en un recipiente y mantenerlo como un estímulo focalizado, y quizás esta misma consistencia es la que no favorece la competencia, al ser difícil mantener un control de algo fácilmente fragmentable. Si este fuera el caso, no esperaríamos una diferencia en cuanto a las respuestas conductuales de las crías y el estímulo con o sin recipiente. Con la finalidad de conocer la respuesta a esta y otras preguntas, se ha puesto en marcha otro estudio dedicado exclusivamente a las características de los estímulos alimenticios.

Es más plausible que las características previamente mencionadas sean más importantes para el gato cuando consideramos su biología; nuestra especie de estudio es un carnívoro estricto, su dieta consiste principalmente de la carne de vertebrados pequeños, mismos que poseen en esencia la misma molécula de hemoglobina en su sangre carácter mayormente conservado a lo largo de este taxa debido a sus funciones en la respiración; es por lo tanto bastante razonable pensar en que la identificación de los estímulos que caracterizaban a la carne estén asociados a la identificación de la sangre en la carne y a la fuerte defensa de este recurso, mismos que parecen estar ausentes en los enlatados de carne de res. Adicionalmente podemos también pensar en la consistencia de los músculos y en el tipo de grasa presente en estas presas, todas estas posibilidades apuntan a una respuesta etológica mayor por un estímulo más natural sobre uno artificial como es el alimento enlatado.

Sin embargo, cualquiera sea el factor clave para el desencadenamiento de la competencia agresiva en el gato (individual o multifactorial), nuestro estudio muestra la importancia de investigar las conductas de los animales con los estímulos más cercanos a los encontrados en su ambiente natural.

7.2 Diferencias individuales en competencia. Con respecto a nuestra tercera, cuarta y quinta predicción:

- 6) Existirán animales que ocuparán más tiempo el recurso.
- 7) Existirán animales que muestren más conductas agonísticas que otros miembros de la misma camada
- 8) Se observara una diferencia entre sexos a favor de los machos en la

expresión de conductas agonísticas así como en tiempo de control del recurso.

Al examinar las latencias al recurso, las conductas agresivas durante la competencia y el tiempo gastado ocupando el recurso, podemos observar diferencias individuales en la ejecución y desempeño de las crías de una misma camada. Pudimos notar individuos que controlan más tiempo la carne por sesión experimental y algunos que expresan más conductas agonísticas que miembros de su camada, sin embargo estas no parecen tener una relación entre sí. Si analizamos el evento de alimentación observamos que solo una cría por lo general ocupa el recurso a la vez, y si comparamos las latencias de las primeras crías en llegar al recurso por semana observamos una disminución con el trascurso del tiempo, sugiriendo que las crías aprenden donde están los recursos pero también aprenden a obtenerlos rápidamente. Ciertamente no encontramos una gran ocurrencia de conductas agonísticas por evento, pero si hay una constante ejecución de conductas distintivas como es el “zarpazo y el despliegue” por parte de la cría ocupante del recurso, y una aceptación generalizada del resto de la camada sobre su dominio del recurso una vez que una cría llega a él, sugiriendo que al menos en cuestión de peleas no existe una contienda constante por el recurso, sino más bien una competencia inicial por el recurso en cada evento de alimentación, y a lo más se observan intentos de robo por parte de las crías realizando “acechamientos”.

Sin embargo, las diferencias observadas entre camadas sobre las diferencias de desempeño individual no permitieron determinar un patrón consistente a lo largo de todas las camadas. Es decir, hay camadas donde existen individuos que se desempeñan mejor que otros en cuanto a controlar la carne pero existen otras camadas donde no hay un individuo con un desempeño sobresaliente. Pero, es necesario considerar que en nuestros experimentos las crías contaban con un periodo de recuperación, durante el cual se les permitía alimentarse y mantener su condición; y es posible que en camadas silvestres las condiciones de competencia sean más severas y posiblemente ocurran más eventos agonísticos entre las crías hermanas.

Así mismo, es posible que las condiciones particulares de cada camada (tamaño, nutrición de las crías, sexo de las crías, calidad de la madre, por nombrar algunas), tengan un efecto mayor sobre las relaciones interpersonales de los individuos dentro de su propia camada. Dichos factores pueden estar afectando nuestras observaciones y disminuyendo nuestra capacidad de comparar entre las distintas camadas. No obstante,

cuando examinamos el desempeño de las crías con relación al sexo observamos que no existe ninguna relación notoria, este resultado es opuesto a lo ampliamente aceptado en la literatura, pues se considera que los individuos más pesados tienen ventaja sobre los ligeros al poseer una masa corporal mayor. Dado que entre las hembras y machos en el gato existe una diferencia entre pesos ¿por qué no es observada una diferencia en el desempeño? Una posibilidad es que las crías más ligeras utilicen estrategias alternativas para enfrentar el mismo reto desempeñándose más rápidamente en la obtención del recurso.

El único factor que algunas veces parece correlacionarse con el desempeño de las crías es el peso al nacimiento y no el peso presente de los individuos. Sugiriendo que una impronta previa a los eventos de competencia por alimento sólido tiene ocurrencia y un mayor efecto sobre el desempeño de los individuos en etapas posteriores del desarrollo, quizás este evento ocurra durante el amamantamiento y posiblemente durante los primeros días de vida posnatal donde las crías todavía no tienen un orden de alimentación en los pezones. Sin embargo, tampoco encontramos una relación con la posición de alimentación y el desempeño futuro en competencia de las crías, y es posible que esta etapa únicamente sirva como un momento de reconocimiento de las capacidades particulares de las crías con respecto a sus hermanos de camada para contextos competitivos futuros, es decir, las crías ligeras se hacen conscientes de ser pequeñas y las crías pesadas de ser grandes.

Es posible entonces que en el gato doméstico no exista un patrón particular que se asemeje a un orden de alimentación. Esto contradice lo esperado en cuanto a la formación temprana de jerarquías de dominancia y postula la posible formación de ellas solo en etapas posteriores al desarrollo. Aun así es interesante discutir otros puntos con respecto a las jerarquías como es el la evolución en el tiempo de las conductas agresivas por la carne.

7.3 Patrones de dominancia. Con respecto a nuestra séptima y octava predicción:

- 9) La frecuencia de las conductas agonísticas disminuirá con la edad de las crías.
- 10) La composición de conductas agonísticas cambiara con la edad de las crías, mostrando menos agresión directa y más conductas de despliegues.

Si observaríamos una clásica jerarquía de dominancia esperaríamos ver una

disminución de las conductas agonísticas por reconocimiento individual y evaluación personal sobre las capacidades de los individuos incluidos en la jerarquía, es decir, un reconocimiento de las capacidades individuales de las crías sobre si son dominantes o sumisas con respecto a cada individuo en la camada. O esperaríamos ver un cambio en la composición de dichas conductas siendo reemplazadas por interacciones menos intensas, como una función de la dominancia para no sufrir los altos costos de la agresión. Sin embargo, en nuestro estudio, las conductas agonísticas no parecen disminuir con el tiempo y tampoco su composición parece afectarse con la edad, sugiriendo que las crías no forman una jerarquía durante su competencia por el alimento.

Cuando analizamos los experimentos de diadas encontramos que son consistentes con los experimentos previos de competencia, tenemos individuos en cada sesión que controlan la carne, sin embargo esos individuos varían entre pruebas y solo se mantienen constantes en dos de nuestras camadas, posiblemente por ventajas (ontogenéticas o fenotípicas) individuales particulares de esas dos crías. Esto reafirma la impresión de que para las crías el instante crítico de competencia es alcanzar el recurso antes que sus hermanos de camada, ya que posteriormente es poco probable hacerse con dicho recurso, y refuerza la idea de que las crías del gato doméstico no forman una jerarquía de dominancia.

Adicionalmente las conductas agonísticas parecen aumentar con respecto al tamaño de la camada, siendo el incremento en la competencia más dependiente de la cantidad e individuos involucrados que de la posible disminución si existiera una jerarquía de acceso preferencial. Sin embargo, aun cuando no es un resultado significativo, si observamos una leve disminución de las conductas agonísticas en las primeras 3 semanas de nuestro experimento, con un incremento en cuanto son separadas de sus madres. Esto sugiere que en efecto algunos individuos aprenden un lugar con respecto a sus capacidades competitivas y que posiblemente si algunos individuos permanecieran juntos hasta etapas adultas, quizás establecerían patrones similares a dominancias. Sin embargo esto parece poco probable pues es un comportamiento bastante normal para el gato doméstico el dejar rápidamente el nido y comienzan su independencia durante el tercer o cuarto mes de vida postnatal. Y aunque es sabido que el gato doméstico en la adultez formarán jerarquías de dominancia (territorio y reproducción) no serán por lo regular con individuos de su misma camada.

8. CONCLUSIONES

- Las crías del gato doméstico compiten con agresión directa por alimento sólido al destete.
- Aunque algunas crías son más exitosas y compiten más agresivamente que sus hermanos de camada, hay poca evidencia de la formación de relaciones estables de dominancia o de jerarquías dentro de la camada.
- Diseños experimentales ecológicamente relevantes para las crías (en el presente estudio, la carne cruda como el estímulo alimenticio y la camada junta como el contexto competitivo) pueden provocar diferentes conductas y producir resultados diferentes en comparación con los métodos más artificiales (en el presente estudio, los alimentos enlatados como estímulo y diadas como el contexto competitivo).
- Al investigar el comportamiento de los animales en cautiverio, se debe hacer lo posible por mantenerlos y probarlos en condiciones correspondientes lo más estrechamente posible al ambiente natural en el que se desarrollan.

9. LITERATURA CITADA

- Améndola Saavedra L (2011) Jerarquías de dominancia en crías de gato doméstico (*Felis silvestris catus*). Tesis de licenciatura, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México
- Antonevich AL, Naidenko SV (2008) Effect of sibling aggression on kitten's behavior in Eurasian lynx *Lynx lynx*. *Acta Zool Sinica* 54: 12–19
- Antonevich AL, Naidenko SV, Bergara J, Vázquez E, Vázquez A, López J, Pardo A, Rivas A, Martínez F, Vargas A (2009) A comparative note on early sibling aggression in two related species: the Iberian and the Eurasian lynx. In: Iberian lynx ex situ conservation: an interdisciplinary approach. Vargas A, Breitenmoser C, Breitenmoser U (Eds.), Fundación Biodiversidad/ IUCN Cat Specialist Group, Madrid, Spain, pp 157–163
- Arteaga L, Rödel HG, Elizalde MT, González D, Hudson R (2013) The pattern of nipple use before weaning among littermates of the domestic dog. *Ethology* 119: 12–19
- Barrett P, Bateson P (1978) The development of play in cats. *Behaviour* 66: 106–120
- Bateson P (2000) Development of young cats. In: The domestic cat. 2nd edition, Turner DC, Bateson P (Eds.), Cambridge University Press, Cambridge, UK, pp 7–22
- Bernstein IS (1976) Dominance, aggression and reproduction in primate societies. *J Theoret Biol* 60: 459–472
- de Boer JN (1977) Dominance relations in pairs of domestic cats. *Behav Processes* 2: 227–242
- Brummon Martinez I (2006) “Desarrollo de las jerarquías de dominancia en nidadas del bobo de patas azules. Tesis de licenciatura, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México
- Boyd R, Silk JB (1983) Method for assigning cardinal dominance ranks. *Anim Behav* 31: 45–58
- Bradshaw JWS, Goodwin D, Legrand-Defrétil V, Nott HMR (1996) Food selection by the domestic cat, an obligate carnivore. *Comp Biochem Physiol* 114: 205–209

- Bradshaw J, Cameron-Beaumont C (2000) The signaling repertoire of the domestic cat and its undomesticated relatives. In: The domestic cat. Turner DC, Bateson P (Eds.) 2nd edition, Cambridge University Press, Cambridge, UK, pp 67–94
- Bradshaw JWS, Healey LM, Thorne CJ, MacDonald DW, Arden-Clark C (2000) Differences in food preferences between individuals and populations of domestic cats *Felis silvestris catus*. *Appl Anim Behav Sci*, 68: 257–268
- Brousset DM, Galindo F, Valdez-Perez R, Romano M, Schuneman A (2005) Cortisol in saliva, urine and feces: non-invasive assessment of wild mammals. *Vet Mex* 36: 325–333
- Cavigelli SA (2005) Animal personality and health. *Behaviour* 142: 1223–1244
- Caro TM (1981) Sex difference in the termination of social play in cats. *Anim Behav* 29: 271–279
- Creel S (2001) Social dominance and stress hormones. *Trends Ecol Evol* 16: 491–497
- Dall SRX, Houston AI, McNamara JM (2004) The behavioural ecology of personality: consistent individual differences from an adaptive perspective. *Ecol Letters* 7: 734–739
- Deag JM, Manning A, Lawrence CE (2000) Factors influencing the mother-kitten relationship. In: The domestic cat. Turner DC, Bateson P (Eds.) 2nd edition, Cambridge University Press, Cambridge, UK. 23-46
- Drews C (1993) The concept and definition of dominance in animal behaviour. *Behaviour* 123: 283–313
- Drummond H (1989) Parent-offspring conflict and brood reduction in boobies. 1244-1253. En: Proceedings of XIX International Ornithological Congress, University of Ottawa Press, Ottawa.
- Drummond H, Osorno JL (1992) Training sibling to be submissive losers: dominance between booby nestlings. *Anim Behav* 44: 881-893.
- Drummond H (2006) Dominance in vertebrate broods and litters. *Q Rev Biol* 81: 3–32
- Ellis BJ, Jackson JJ, Boyce WT (2006) The stress response systems: universality and adaptive individual differences. *Dev Rev* 26: 175–212
- Ewer RF (1959) Suckling behaviour in kittens. *Behaviour* 15: 146–162
- Feaver J, Mendl M, Bateson P (1983) A method for rating the individual distinctiveness of domestic cats. *Anim Behav* 34: 1016-1025

- Fitzgerald BM, Karl BJ (1986) Home range of feral house cats (*Felis catus l.*) in forest of the Orongorongo valley, Wellington, New Zealand. *New Zealand J Ecol* 9:71–81
- Foxcroft GR, Dixon WT, Nowak S, Putman CT, Town SC, Vinsky MDA (2006) The biological basis for prenatal programming of postnatal performance in pigs. *J Anim Sci* 84: 105–112
- González D (2012) Desarrollo de la conducta agonística entre hermanos en el gato doméstico en el contexto de amamantamiento. Tesis de licenciatura, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México
- Gourkow N, LaVoy A, Dean GA, Phillips CJC (2014a) Associations of behaviour with secretory immunoglobulin A and cortisol in domestic cats during their first week in an animal shelter. *Appl Anim Behav Sci* 150: 55–64
- Gourkow N, Hamon SC, Phillips CJC (2014b) Effect of gentle stroking and vocalization on behaviour, mucosal immunity and upper respiratory disease in anxious shelter cats. *Prevent Vet Med* (en prensa)
- Hall M, Halliday T, McLannaha H, Toates F, Watson T (1998) Behaviour and evolution. Springer and the Open University, London, UK
- Hall SL, Bradshaw JWS (1998) The influence of hunger on object play by adult domestic cats. *Appl Anim Behav Sci* 58: 143–150
- Hendrichsen DK, Tyler NJC (2014) How the timing of weather events influences early development in a large mammal. *Ecol* 95: 1737–1745
- Hudson R, Trillmich F (2008) Sibling competition and cooperation in mammals: challenges, developments and prospects. *Behav Ecol Sociobiol* 62: 299–307
- 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. *Dev Psychobiol* 51: 322–332
- Hudson R, Bautista A, Reyes-Meza V, Morales Montor J Rödel HG (2011) The effect of siblings on early development: a potential contributor to personality differences in mammals. *Dev Psychobiol* 53: 564–574
- Hudson R, Distel H (2013) Fighting by kittens and piglets during suckling: what does it mean? *Ethology* 119: 356–359

- Hudson R (2014) Behavioural epiphenomena revisited: reply to Skok and Škorjanc. *Ethology* 120: 739–741
- Huntingford F, Turner A (1987) *Animal conflict*. Chapman and Hall, London, UK
- Kaufmann J (1983) On the definitions and functions of dominance and territoriality. *Biol Rev* 58: 1–20
- Krebs JR, Davies NB (1997) *Behavioural ecology. An evolutionary approach*. 4th edition, Cambridge University Press, Cambridge, UK, pp. 254–265
- Koolhaas JM, de Boer SF, Buwalda B, Reenen K (2007) Individual variation in coping with stress: a multidimensional approach of ultimate and proximate mechanisms. *Brain, Behav Evol* 70: 218–226
- Koolhaas JM, de Boer SF, Coppens CM, Buwalda B (2010) Neuroendocrinology of coping styles: towards understanding the biology of individual variation. *Front Neuroendocrinol* 31: 307–321
- Lee PC (1998) The meanings of weaning: growth, lactation, and life history. *Evol Anthropol* 5: 87–98
- Liberg O, Sandell M, Pointier D, Natollie E (2000) Density, spatial organization and reproductive tactics in the domestic cats and other felids. In: *The domestic cat*. Turner DC, Bateson P (Eds.) 2nd edition, Cambridge University Press, Cambridge, UK, pp 119-148
- Martin P, Bateson P (2007) *Measuring behaviour*. 3rd edition, Cambridge University Press, Cambridge, UK
- McGlone JJ (1986) Agonistic behavior in food animals: review of research and techniques. *J Anim Sci* 62: 1120–1139
- Mech LD (1999) Alpha status, dominance, and division of labor in wolf packs. *Can J Zool* 77: 1196-1203
- Mock DW, Parker GA (1998) *The evolution of sibling rivalry*. Oxford University Press, Oxford, UK
- Natoli E, de Vito E (1991) Agonistic behaviour, dominance and copulatory success in a large multi-male feral cat, *Felis catus L.*, colony in central Rome. *Anim Behav* 42: 227–241

- Natoli E, Baggio A, Pontier D (2001) Male and female agonistic and affiliative relationships in a social group of farm cats (*Felis catus L.*). *Behav Processes* 53: 137–143
- Naidenko SV (2010) Aggression in lynx adult-cub relations: can it be a reason for the dissolution of litters? *Ethol Ecol Evol* 13: 283–295
- Naidenko SV, Antonevich AL (2009) Sibling aggression in Eurasian Lynx (*Lynx lynx*), In: Iberian lynx ex situ conservation: an interdisciplinary approach. Vargas A, Breitenmoser C, Breitenmoser U (Eds.), Fundación Biodiversidad, Madrid, Spain, pp 149–155
- Nettle D, Bateson M (2012) The evolutionary origins of mood and its disorders. *Current Biol* 22: 712-721
- Pyke GH, Pulliam HR, Charnov EL (1977) Optimal foraging: a selective review of theory and tests. *Q Rev Biol* 52: 137-154
- 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. *Dev Psychobiol* 51: 662–671
- Raihani G, Rodriguez A, Saldaña A, Guarneros M, Hudson R (2014) A proposal for assessing individual difference in behaviour during early development in the domestic cat. *Appl Anim Behav Sci* 154: 48–56
- Réale D, Reader SM, Sol D, McDougall T, Dingemanse NJ (2007) Integrating animal temperament within ecology and evolution. *Biol Rev* 82: 291–318
- Réale D, Dingemanse NJ, Kazem AJN, Wright J (2010) Evolutionary and ecological approaches to the study of personality. *Phil Trans R Soc* 1560: 3937-3946
- Richards SM (1974) The concept of dominance and methods of assessment. *Anim Behav* 22: 914–930
- Riechert, SE (1998) Game theory and animal contest. In: Game theory and animal behaviour. Dugatkin LA, Reeve HK (Eds.), Oxford University Press. Oxford, UK, pp 64–93
- Saldaña Sánchez AA (2013) Diferencias individuales en la respuesta conductual al estrés en el gato doméstico en desarrollo. Tesis de Maestría, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, pp 22–24

- Sand H, Wikenros C, Wabakken P, Liberg O (2006) Effects of hunting group size, snow depth and age on the success of wolves hunting moose. *Anim Behav* 72: 181-789
- Sands J, Creel S (2004) Social dominance, aggression and faecal glucocorticoid levels in a wild population of wolves, *Canis lupus*. *Anim Behav* 67: 387-396
- Siegel S, Castellan NJ (1998) Estadística no paramétrica. 4th edición, Editorial Trillas, México
- Spear NE, Campbell BA (2014) Ontogeny of learning and memory, 4th edition. Psychology Press, New York, USA, pp 2-19
- Stamps JA, Groothuis TGG (2010). The development of animal personality: relevance, concepts and perspectives. *Biol Rev* 85: 301-325
- Stamps JA, Groothuis TGG (2011) Developmental perspectives on personality: implications for ecological and evolutionary studies of individual differences. *Phil Trans R Soc* 365: 4029-4041
- Syme GJ (1974) Competitive orders as measures of social dominance. *Anim Behav* 22:931-940
- Thornton A, Clutton-Brock T (2011) Social learning and the development of individual and group behaviour in mammal societies. *Phil Trans R Soc* 366: 978-987
- Trillmich F, Hudson R (2011) The emergence of personality in animals: the need for a developmental approach. *Dev Psychobiol* 53: 505-509
- de Vries H, Stevens JMG, Vervaecke H (2006) Measuring and testing the steepness of dominance hierarchies. *Anim Behav* 71: 585-592
- Weary DM, Drake A, Fraser D (2002), Parent-offspring resource allocation in domestic pigs. *Behav Ecol Sociobiol* 62: 309-319
- Weir LK, Grant JWA (2004) The causes of resource monopolization: interaction between resource dispersion and mode of competition. *Ethology* 110: 63-74
- Wolf M, van Doorn GS, Leimar O, Weissing FJ (2007) Life-history trade-offs favour the evolution of animal personalities. *Nature* 447: 581-585
- Yip SJS, Dickman CR, Denny EA, Cronin GM (2014) Diet of the feral cat, *Felis catus*, in central Australian grassland habitats: do cat attributes influence what they eat? *Acta Theriol* 59: 263-270
- Zorrilla EP (1997) Multiparous species present problems (and possibilities to developmentalists. *Dev Psychobiol* 30: 141-150

Anexo 1.

Hoja de registro en el programa Solomon.

Screenshot of the Solomon Coder beta 14.05.19 software interface. The window title is "Solomon Coder beta 14.05.19". The menu bar includes "File", "Edit", "Analyze", "Coding Options", "Program Settings", and "About". The main area is a large black rectangle with the text "816 x 640" centered. Below this is a table with columns for "Time", "Default", "Other", "Domn", and "Agrens". The table contains numerical values from 0.00 to 15.00 in the "Time" column and various action names in the other columns. To the right of the table are several colored buttons: "Near food" (green), "Out" (green), "Eat" (blue), "Sneak" (blue), "Watch" (blue), "Carry" (pink), "Defend" (pink), "Stomp [1]" (red), "Swipe back [1]" (red), "Swipe far [1]" (red), "Growl" (red), and "Dig" (yellow).

Time	Default	Other	Domn	Agrens
0,00	Near f	Eat	Defen	Stomp
0,50	Out *	Sneak	Carry	Swipe
1,00		Watch		Swipe
1,50		Dig		Growl
2,00				
2,50				
3,00				
4,00				
4,50				
5,00				
5,50				
6,00				
6,50				
7,00				
7,50				
8,00				
8,50				
9,00				
9,50				
10,00				
10,50				
11,00				
11,50				
12,00				
12,50				
13,00				
13,50				
14,00				
14,50				
15,00				