



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA
DE MÉXICO

FACULTAD DE CIENCIAS

Conducta agonística de los cachorros del perro
doméstico (*Canis lupus familiaris*) durante el
amamantamiento

T E S I S

QUE PARA OBTENER EL TÍTULO DE:

BIÓLOGO

P R E S E N T A:

LUIS DANIEL CÁRDENAS VARGAS



DIRECTORA DE TESIS:
DRA. ROBYN HUDSON
2017

CIUDAD UNIVERSITARIA, CD. MX.



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.

Hoja de datos del jurado

1. Datos del alumno

Cárdenas

Vargas

Luis Daniel

01 (999) 983 11 66, 5554 123 365

Universidad Nacional Autónoma

de México

Facultad de Ciencias

Biología

302135817

2. Datos del tutor

Dra.

Robyn Elizabeth

Hudson

3. Datos del sinodal 1

Dra.

María de Lourdes

Arteaga

Castañeda

4. Datos del sinodal 2

Dr.

Gabriel

Roldán

Roldán

5. Datos del sinodal 3

Dra.

Zamira Anahí

Ávila

Valle

6. Datos del sinodal 4

Dr.

Francisco Aurelio

Galindo

Maldonado

7. Datos del trabajo escrito.

Conducta agonística de los cachorros
del perro doméstico (*Canis lupus familiaris*)
durante el amamantamiento

32 p
2017

Agradecimientos

A todas las personas que ayudaron a la realización de este proyecto pero en especial a:

Robyn (Dra. Robyn Hudson), gracias por tu guía tus consejos y todo lo que me enseñaste, además de todo el apoyo y las correcciones para lograr que este trabajo tuviera el nivel que tiene. Gracias por todas esas tardes llenas de pláticas con ideas y discusiones que siempre aportaban por lo menos un insomnio para digerir todo

Lulú (Dra. Maria de Lourdes Arteaga) por tu dedicación y esfuerzo para ayudarnos a conseguir las camadas y todas esas horas de video. Gracias por las anotaciones y los consejos para tener como resultado un trabajo de alto nivel.

Caro (Carolina Rojas Castañeda) por todo el apoyo pronto y oportuno brindado durante la realización del proyecto y la tesis, así como las incontables veces que me apoyaste en el trabajo de laboratorio.

Dan (M. en C. Rubén Daniel González Cervantes) gracias por todos os consejos y por el apoyo desde el inicio del proyecto y por tu amistad todos estos años y ser un guía para que esta idea llegara a buen puerto.

Maris (M. en C. Marise Lilian Trejo Elizalde) por apoyarme en la locura de entrar en este proyecto aunque ninguno de los dos sabía que pasaría, por tu amistad llena de pláticas eternas e interesantes y locuras compartidas además de cada gran aportación que has hecho a mi vida como presentarme a la que sería mi esposa.

A todos los miembros del Laboratorio de Psicobiología de la Conducta y el Taller de Biología de la Conducta por todas las enseñanzas consejos y momentos increíbles cada año en el Curso, fueron los momentos favoritos de mi formación como biólogo y nunca los olvidare.

A cada uno de los propietarios y cada uno de las perritas participantes y sus cachorros por las facilidades otorgadas para la realización del proyecto, sabiendo que cada uno de los cachorros quedo en un lugar lleno de amor con muchos cuidados y que tuve la oportunidad de conocer desde muy pequeños y algunos ahora como perros adultos.

Y como ningún proyecto podría realizarse sin apoyo económico gracias al CONACyT (48692-Q) y al PAPIIT (IN223910-3).

Ahora a titulo más personal quiero agradecer a:

Mi Mamá y mi Papá que me dieron todo y más para tener el privilegio de estudiar una carrera universitaria en la UNAM, que confiaron en mí y en que lo lograría más tarde que temprano pero sobre todo que nunca dejaron de creer. Que me educaron con amor y ejemplos para demostrarme siempre que uno nunca se rinde aunque el camino sea sinuoso.

A Pau, mi Little Sis que siempre ha estado conmigo a pesar de todo y a pesar de nosotros. Aunque seas un dolor de cabeza siempre contaras conmigo y siempre estaré cerca aunque no esté a un lado.

A mi esposa Martha, por impulsarme a ser la mejor versión de mí mismo y recordarme que las excusas siempre son fáciles de inventar pero esforzarse tiene más recompensas a la larga. Por confiar en que sería un compañero digno de compartir el viaje y tener el valor de casarte con un Biólogo idealista que le encanta andar rescatando animales y agarrando bichos.

A mis abuelos, por enseñarme que la vida se vive acorde a tus decisiones, que se tiene que ser fiel a quien eres, que tienes que ser congruente con tus ideales y tus decisiones pero sobre todo con una sonrisa hasta el último día.

Al Survival Team, Huitzi y Jorge por esas interminables noches de café llenas de ciencia, gaming y sci fi y recordarme que se tiene uno que esforzar por lo que quiere aunque el camino no sea fácil pero sobre todo que siempre hay tiempo para una taza de café.

A Josue, my brother for another mother por todos los viajes compartidos y siempre estar al pendiente aunque tardemos meses en hablar.

A cada persona que aunque sea de manera tangencial y efímera impacto en mi vida y me impulso a ser la persona que soy hoy.

Índice

Resumen	
1. Introducción.....	1
1.1 Agresión	1
1.2 Agresión entre hermanos	3
1.3 El perro como descendiente del lobo	5
1.4 El perro como modelo para el estudio de la conducta agonística durante el desarrollo	8
2. Hipótesis.....	9
3. Objetivo.....	9
3.1 Objetivos particulares	9
4. Método.....	10
4.1 Animales	10
4.2 Procedimiento	12
4.3 Conductas registradas	14
4.4 Manejo y análisis de los datos	16
5. Resultados.....	17
5.1 Conducta de las madres	17
5.2 Desarrollo de las crías	17
5.3 Conducta de las crías en el contexto del amamantamiento	18
6. Discusión.....	20
7. Conclusiones.....	23
8. Bibliografía.....	24
9. Anexo.....	30

Anexo 1. Peso y ganancia de peso en gramos de cada cachorro

Resumen

Además de la madre, los primeros individuos con los que interactúan los mamíferos suelen ser sus hermanos, ya sea de la misma o de diferente edad, es por eso que estas relaciones tempranas forman una parte importante del desarrollo de cada individuo. Esto es evidente sobre todo en especies polítoicas con crías altriciales, desde marsupiales, insectívoros, lagomorfos y roedores hasta carnívoros

Sin embargo, la información sobre la conducta de los mamíferos neonatos es limitada sobre todo en condiciones naturales o semi-naturales o solo se ha documentado a partir de varios meses posteriores al destete. Los estudios existentes se han centrado en la interacción madre – cría pero en condiciones naturales las crías conviven la mayor parte del tiempo con sus hermanos, por lo tanto es más probable que estas interacciones tengan una importante influencia sobre su desarrollo, crecimiento y supervivencia. Esta interacción se presenta en varios contextos. Durante el amamantamiento las crías suelen competir, ya que es el momento en que se da acceso a la leche, que es el único alimento que reciben durante la etapa de desarrollo postnatal y su acceso limitado.

La competencia por un recurso como la leche materna ocurre de diferente manera, una de las cuales puede ser en el momento de unirse a un pezón, peleando por él, cómo en el caso del gato doméstico.

El perro doméstico debido a su fácil manejo, distribución y su estrecha relación genética con el lobo nos permite estudiar cuándo y cómo suceden las primeras interacciones agonísticas en la etapa postnatal, tomando en consideración que varios estudios han reportado el despliegue de dichas interacciones en el lobo en la etapa adulta. Por lo tanto, el perro es un modelo adecuado para el estudio de dichas interacciones durante el desarrollo temprano ya que se pueden hacer observaciones cerca del nido y de las madres con un riesgo menor de perturbar a los animales y para el observador.

Por todas estas razones, nos preguntamos si durante el amamantamiento de las crías de perro doméstico, existe competencia en forma de conductas agonísticas entre cachorros de la misma camada por el acceso a los pezones, y encontramos

que la única conducta que podría ser descrita como agonística es el “empujón”, aunque sólo se observaron 15 eventos en 4 de las 12 camadas de hembras de diferentes razas y mantenidas en diferentes condiciones, sin relación con el sexo de la cría, el peso o los días de edad postnatal. Sin embargo, estos resultados inusuales concuerdan con datos obtenidos en un estudio realizado con camadas de dingo australiano (*Canis dingo*) en paralelo a este estudio (Hudson *et al.* en prensa). Asimismo estos resultados tienen sentido cuando se compara con el estudio realizado en gatos (*Felis catus*), dado que para las hembras de esta especie es importante mantener una forma física más esbelta, debido a que les es útil para seguir cazando durante el periodo de lactancia, es por eso que mantienen únicamente el número de pezones necesarios para alimentar a las crías y éstas compiten directamente por el acceso a los mismos. En contraste, dado que los cánidos viven en grupo es probable que otro miembro provea de alimento a la hembra mientras amamanta por lo tanto no parece tan necesario economizar la cantidad de pezones en uso ni el número de veces en que la leche está disponible para los cachorros, lo que se refleja en episodios de alimentación de manera aparentemente aleatoria de las crías. Es indispensable realizar estudios posteriores en otros cánidos como el lobo (*Canis lupus*) son necesarios para confirmar que esta característica es natural del grupo, en vista de que el estudio en dingos apoya dicha idea, en contraposición a la hipótesis de que se deba al proceso de la domesticación.

1. Introducción

1.1 Agresión

La competencia por un recurso ya sea alimento, parejas potenciales o territorio se ha observado en una gran variedad de especies; del resultado de estas interacciones competitivas puede depender la supervivencia y su adecuación. Es por eso que este tema ha sido ampliamente estudiado, sin embargo, poco se sabe del cómo suceden estas interacciones a temprana edad y la forma en que afecta el desarrollo y solo se han estudiado en pocas especies. Particularmente la información acerca de la conducta de los mamíferos neonatos es muy limitada sobre todo en condiciones naturales o semi-naturales debido al contexto oculto en las que se desarrollan las crías, o en todo caso, existe información a partir de varios meses posteriores al destete y fuera del lugar de crianza (Drummond 2006, Hudson y Trillmich 2008, Hudson *et al.* 2011).

La competencia entre animales puede darse de dos formas, “acaparamiento o explotación” y “enfrentamiento o interferencia” (Weir y Grant 2004). La competencia por acaparamiento ocurre generalmente cuando los recursos se encuentran dispersos y los individuos pueden acceder al mismo tiempo al recurso en diferentes momentos y lugares (Krebs y Davies 1997). La competencia por enfrentamiento o interferencia implica agresión o confrontación por parte de los involucrados ya que el recurso se encuentra concentrado y el acceso a él es restringido. Sin embargo, aunque puede presentarse agresión directa con el fin de lesionar, normalmente se utilizan conductas como despliegues visuales, auditivos, olfatorios y/o vibratorios, que a menudo están ritualizadas o estereotipadas y no provocan daño alguno. Si se llega a causar daño, este puede provocar lesiones severas y en algunos casos la muerte del individuo más débil (Drummond 2006).

Cuando la competencia se da por enfrentamiento o interferencia se expresa a través de conductas agonísticas. Éstas se definen como 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, McGlone 1986); abarcan tanto aquellas conductas que no llegan al contacto físico (ataques ritualizados, amenazas y sumisiones), como

conductas que claramente requieren contacto físico, por ejemplo el daño provocado por las armas naturales (zarpas, colmillos, astas, cuernos, etc) y artificiales (rocas, palos, etc. reportados en primates; Richards 1974, Syme 1974, Bernstein 1976). Ambas suelen estar asociadas a contextos como el acceso a una pareja y la distribución y recolección de recursos o territorios.

La conducta agonística se describe y explica desde tres criterios: mecanismos fisiológicos, patrones motores mostrados durante la conducta agonística, y situación medioambiental (McGlone 1986). Cualquiera que sea el enfoque de estudio de las conductas agonísticas los mecanismos que la conforman frecuentemente son los mismos: agresión y sumisión. Mas frecuentemente, pero no exclusivamente, estos mecanismos han sido observados y reportados en diversos estudios, en las interacciones sociales de las varias especies de mamíferos que forman agrupaciones ya sea que tengan una jerarquía o no. Dentro de las especies que comparten estas características, un grupo que ha sido estudiado sistemáticamente en el tema de la agresión ritualizada son los cánidos, específicamente los lobos, cuya jerarquía y diferentes despliegues conductuales alrededor de mantener la organización dentro del grupo han sido utilizados en muchas ocasiones para ejemplificar la agresión y sumisión (Mech 2003; Fig. 1).



Fig. 1. Despliegue de conductas agonísticas. El lobo que está de pie muestra los dientes y mira fijamente al otro en una pose de dominancia, el otro lobo se recuesta sobre su costado y agacha la cabeza e incluso trata de lamer el hocico del otro lobo en una pose clásica de sumisión
(tomada de <https://lmarie7b.files.wordpress.com/2015/05/the-alpha-male-gray-wolf-canis-lupus-jim-and-jamie-dutcher.jpg>)

1.2 Agresión entre hermanos

El establecimiento de las relaciones tempranas en las que estarán involucrados los hermanos a lo largo de su historia de vida, forman una parte importante del desarrollo físico y social de miembros de muchas especies de vertebrados, incluyendo mamíferos placentarios con crías artificiales, desde marsupiales, insectívoros, lagomorfos y roedores hasta carnívoros (Drummond 2006, Hudson y Trillmich 2008).

Varios estudios apoyan la idea de que los sucesos que ocurren en las etapas tempranas del desarrollo de los mamíferos, tendrán un gran impacto en la vida adulta de los individuos afectando las interacciones sociales, estado físico y adecuación en general (Bateson 1966, 1979). Un ejemplo de esto es la correlación negativa entre el tamaño de la camada y la ganancia de peso en las crías, incluso se ha observado la ganancia de peso de las crías después de la muerte de un miembro de la camada (Mendl 1988, Drummond *et al.* 2000, Hudson y Trillmich 2008, Hudson *et al.* 2011).

Considerando la importancia de los hermanos llama la atención que los estudios existentes se hayan centrado en la interacción madre – cría, ya que, como se ha mencionado, en condiciones naturales las crías conviven la mayor parte del tiempo con sus hermanos, debido a que las madres salen con frecuencia del nido ya sea para alimentarse o traer comida para las crías; por ello es más probable que estas interacciones tengan una influencia primordial sobre su desarrollo, crecimiento y supervivencia (Hudson y Trillmich 2008, Hudson *et al.* 2011).

Llevar a cabo un estudio de mamíferos en condiciones naturales o semi-naturales tiene diversas dificultades, las de mayor consideración son los hábitos nocturnos de muchas de estas especies y que las crías se encuentran protegidas del exterior ya sea por un nido, una madriguera bajo tierra o dentro del marsupio de la madre (Mock y Parker 1997, Bautista *et al.* 2005, McGuire *et al.* 2011), además del peligro para el observador debido a la intervención de los padres para proteger a sus crías.

En consecuencia, hasta la fecha se le ha dado poca atención a las relaciones entre los miembros de la camada o el efecto que podrían tener tanto en la supervivencia como en su desarrollo individual e historias de vida (Mock y Parker 1997, Drummond *et al.* 2000 Drummond 2006; Hudson y Trillmich 2008, Rödel *et al.* 2008 a, b., Rödel *et al.* 2009, Reyes-Meza *et al.* 2011, Rödel y Monclús 2011).

Al inicio de la etapa postnatal el amamantamiento es el contexto en donde se dan algunas de las interacciones más significativas entre hermanos ya que para los mamíferos la leche materna es el recurso más importante pues de esta depende su supervivencia (Bautista *et al.* 2005, Rödel *et al.* 2008 b, c, Trejo Elizalde 2013, Hudson *et al.* En prensa).

Además, de tener un gran valor nutritivo ya que es rica en proteínas y grasas, es esencial para las crías, porque constituye un elemento muy importante en el desarrollo del sistema inmune. Sin embargo, su producción es costosa para la madre y en muchos casos un recurso limitado (Loudon y Racey 1987; Thorne 1995, Kunz y Orrell 2004).

El costo energético de la producción de leche es alto, una madre puede duplicar su forrajeo solo para mantener la riqueza nutricional y la cantidad adecuada para sus crías. Es probable que las crías de algunas especies de mamíferos, para acaparar este recurso, compitan por su acceso como se ha reportado en otros mamíferos (Mendl 1988, Mock y Parker 1997, McGuire 1998, Drummond *et al.* 2000, McGuire y Sullivan 2001, Sulloway 2001, Conley 2004, Forbes 2005, Drummond 2006, Drake *et al.* 2008, Fey y Trillmich 2008, Hofer y East 2008, Hudson y Trillmich 2008, Rödel *et al.* 2008a, b, c, Trillmich y Wolf 2008, White 2008, Hudson y Distel 2013). Por ejemplo una de las conductas reportadas para el acaparamiento es el unirse a un pezón y “defenderlo” estableciendo un orden en su uso (Hudson *et al.* 2009, Arteaga *et al.* 2013, Hudson y Distel 2013).

El perro, al pertenecer al grupo de los cánidos presenta la oportunidad de estudiar este aspecto del desarrollo, dado que guarda una relación estrecha con el lobo en el que se ha registrado competencia directa por el acceso a recursos como el alimento.

1.3 El perro como descendiente del lobo

El registro arqueológico sugiere que los primeros perros domésticos se encontraron en el Medio Oriente aproximadamente hace 14,000 años (Wang *et al.* 2015). Sin embargo, restos cercanos de especímenes de 8,000 años de edad fueron hallados en Europa, y en Norte América. Comparaciones morfológicas sugieren que los perros son más cercanos fenotípicamente a los lobos de China (Savolainen *et al.* 2002, Shannon *et al.* 2015). Las secuencias de ADN mitocondrial de restos de antiguos perros de Alaska y Latinoamérica, sugieren que las razas nativas de América se originaron a partir de linajes ancestrales que acompañaron a los humanos en el pleistoceno tardío a través del estrecho de Bering, al aislarse geográficamente dio origen a un clado de perros único propios del continente (Leonard *et al.* 2002).

Si bien es incierto el momento justo y el lugar, las teorías sobre el origen del perro varían desde una sola población hasta las que sugieren que surgieron de posiblemente más de una especie de lobo y otros cánidos. Esto es altamente probable ya que todas las especies en el género *Canis* están relacionadas estrechamente filogenéticamente lo que podría resultar en entrecruzamientos (Wayne y Ostrander 1999).

Esto llevó a pensar tanto a Charles Darwin como Konrad Lorenz, que debido a la plasticidad fenotípica lo más probable es que el origen del perro sea a partir de dos o más especies de cánidos. Sin embargo, la mayoría de las razas de perros existentes fueron creadas por selección artificial en los últimos 100 años. (Savolainen *et al.* 2002). Además, evidencias de genética molecular apoyan fuertemente el origen del perro como descendiente de los lobos, ya que comparten alelos de proteínas en común y secuencias de ADN mitocondrial similares o idénticas, con una divergencia de solo 1.5 %, en comparación los perros divergen de los coyotes en un 7.5 % (Fig. 2). Más controvertido es el número específico de eventos de domesticación y cuándo y dónde sucedieron (Wayne y Ostrander 1999).

Una teoría más reciente sobre el suceso que dio origen al perro propone que, si bien el predecesor es el lobo, estos pasaron por un proceso de especiación derivado de un encuentro con los humanos mesolíticos que cambiaron su nicho ecológico, estableciendo villas con un flujo constante de recursos como comida, seguridad y más oportunidades para la reproducción. Estas condiciones propiciaron que después de varias generaciones aparecieran perros-lobo menos agresivos, característica que les daba ventajas de supervivencia de poder acercarse más a los asentamientos humanos para acceder a los recursos mencionados, que aquellos lobos que tendían a rehuir de la presencia humana (Coppinger y Coppinger 2001a). Eventualmente los humanos aprendieron a explotar la presencia de los lobos para la caza y la protección.

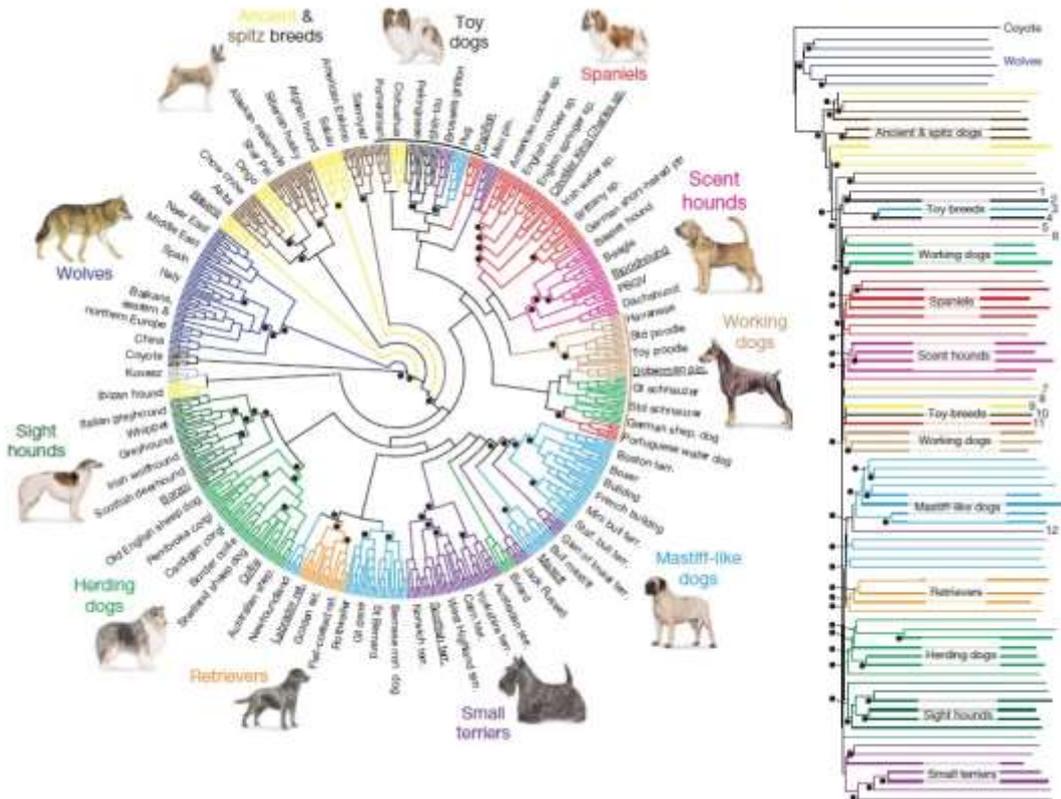


Fig. 2. Cladograma de interrelación entre los lobos y las diferentes razas de perros. Construido con la cantidad de alelos compartidos en una muestra de 48,000 polimorfismos de un solo nucleótido de 912 perros de 85 razas y una muestra de 225 lobos grises de 11 poblaciones distribuidas en el mundo (tomada de Vonholdt et al. 2010).

Esta estrecha relación entre estos primeros humanos y los primeros perros-lobo, que se beneficiaban de la presencia del otro, ahora nos permite tener un animal que está acostumbrado a la presencia humana y su manipulación, pero también que da la oportunidad de acercamiento hacia el grupo de los cánidos, particularmente del lobo debido a su estrecha relación genética.

1.4 El perro como modelo para el estudio de la conducta agonística en el desarrollo

A pesar de la larga e intrincada relación social entre los humanos y los perros, su fácil manejo y distribución cosmopolita, el conocimiento sobre la conducta de este animal, se basa sobre todo en la experiencia práctica de los criadores o gente involucrada en la cultura canina lo cual ha provocado una mitificación de varios aspectos de su biología y una antropomorfización de sus conductas (Miklósi 2007a).

Todavía más escasa es la información acerca de la conducta del perro doméstico neonato, una explicación probable es que en esta etapa del desarrollo no pueden ser explotadas cualidades para trabajo como perros guía, búsqueda y detección. La información es escasa hasta en las revistas especializadas en este campo, como “Animal Behaviour”, “Behaviour” o “Ethology”, en los últimos 40 años aproximadamente y la mayoría de los estudios comienzan a partir de los 6 meses de vida (Miklósi 2007b). Además de compartir varias características físicas y conductuales con el lobo y que su origen este asociado a él, se puede notar que ha desarrollado sus propias habilidades, principalmente para la interacción con los humanos (Coppinger y Coppinger 2001b).

Sin embargo, a pesar de que su origen se basa en la domesticación, y que ha sido afectado por la selección artificial para dar origen a las diferentes razas que se conocen incluyendo las diferencias morfológicas y conductuales entre ellas, comparten conductas sociales con otros cánidos como el lobo o el dingo (Savolainen *et al.* 2002).

Lo anterior nos hace pensar que durante el desarrollo temprano las conductas agonísticas que se pudieran presentar en un contexto con un recurso limitado como lo es el amamantamiento podrían compartirse entre estas especies.

Su docilidad, fácil manejo y que las condiciones naturales de este animal son consideradas las de los seres humanos con los que comparte hábitat, nos da un buen modelo para aproximarnos al estudio de esta importante etapa de desarrollo y las conductas que puedan estar asociadas a ésta, en este caso las conductas agonísticas.

2. Hipótesis

Dado que los cachorros de una misma camada durante el amamantamiento consumen un recurso limitante como lo es la leche materna, se espera que éstos compitan por el acceso a este recurso mostrando conductas agonísticas.

3. Objetivo

Determinar si durante el amamantamiento existe competencia directa por confrontación (conductas agonísticas) entre cachorros de la misma camada por el acceso a los pezones.

3.1 Objetivos particulares

- Describir los patrones agonísticos en cachorros de perro doméstico durante el amamantamiento.
- Describir el desarrollo de las conductas agonísticas en la camada durante el primer mes postnatal.
- Determinar si existe una relación entre el tamaño de la camada (número de cachorros) y la tasa de interacciones agonísticas.
- Establecer si existe una relación entre la frecuencia de las interacciones agonísticas con:
 - el sexo de las crías
 - el peso de las crías al nacer
 - su ganancia de peso

4. Método

4.1 Animales

Se utilizaron 12 camadas de perro doméstico de diferentes razas y número de crías provenientes de 12 madres distintas. Un total de 68 cachorros de los cuales sobrevivieron 51 y se incluyeron en el estudio, de los 17 que no sobrevivieron, 10 murieron al nacimiento y los otros 7 entre los días 5 y 15 postparto (Tabla 1). Las camadas fueron proporcionadas por particulares (camadas 1–3, 6–12) y criadores (camadas 4 y 5). Ocho camadas fueron filmadas en el estado de Tlaxcala y 4 en la Ciudad de México a través de miembros del Centro Tlaxcala de Biología de la Conducta UATx y del laboratorio de Psicobiología de la Conducta UNAM, respectivamente. Durante el periodo de estudio cada camada permaneció en su hogar con la intención de mantenerla en su ambiente y rutina cotidiana y tratar de evitar así la alteración de su conducta, principalmente la interacción madre-crías. Las condiciones en las que se encontraba cada camada eran variables, tanto el lugar de alojamiento como la dieta de cada madre. Siete de las camadas se mantuvieron bajo techo, dentro de la casa o departamento de su propietario, mientras que las otras cinco se encontraban en el exterior (dos en condiciones de campo y tres en el patio del lugar, en su respectivo encierro o perrera). Los cachorros fueron vendidos o dados en adopción como mascotas alrededor de la 7^a u 8^a semana postnatal.

Tabla 1. Características de las camadas y base de datos

Camada*	Madre	Raza	Partos previos	Tamaño de la camada	Cachorros fallecidos	Tamaño final de la camada		Sesiones de observación	Periodo de observación (días postnatales)	Interacciones agonísticas totales
						Hembras	Machos			
1	Bella	Terrier Escocés	1	5	0	1	4	5	3--19	0
2	Daysi	Mixta	2	8	2	4	2	11	1--25	6
3	Soco	Mixta	1	5	3	1	1	4	5--14	0
4	Star	Pastor Belga Malinois	3	3	0	1	2	4	3--12	5
5	Milena	Pastor Alemán	3	8	4	1	3	10	2--23	0
6	Loba	Pastor Alemán	1	12	5	4	3	7	2--21	3
7	Camila	Schnauzer Miniatura	0	8	3	1	4	10	2--27	1
8	Rita	Shar Pei	5	4	0	0	4	9	3--24	0
9	Coffee	Pitbull	1	6	0	3	3	9	2--24	0
10	Goya	Schnauzer Miniatura	0	2	0	1	1	12	1--28	0
11	Atena	French Poodle	2	4	0	2	2	25	2--29	0
12	Vache	Chihuahua	1	3	0	2	1	20	2--25	0
		Total		68	17	21	30	126		15

*Camadas ordenadas de manera cronológica de acuerdo a como se incluyeron en el estudio.

4.2 Procedimiento

El estudio se realizó a partir de mayo 2010 a diciembre 2013. Las madres parieron y amamantaron a sus cachorros bajo diferentes condiciones, algunos de los lugares en los que se encontraban, denominados nidos, consistían en una manta o periódico mientras que otros eran una cama comercial para perro. Dichas condiciones no fueron estandarizadas de ningún modo para no alterar el lugar donde habitaban las madres y posiblemente provocar estrés, como ya se ha mencionado, y como petición de algunos propietarios. Las observaciones se llevaron a cabo durante 4 semanas a partir del nacimiento (periodo en el que las crías dependen principalmente de la leche materna). Se realizaron en promedio 3 sesiones de observación por semana, aproximadamente a la misma hora entre las 12:00 y las 16:00 horas. La filmación de cada sesión tiene una duración de aproximadamente 30 minutos para su posterior análisis (126 sesiones en total, aproximadamente 63 horas). En la 1ª sesión, en la mayoría de las camadas 1 ó 3 días después del nacimiento, se determinó el sexo de los cachorros y se les colocó un listón de color en el cuello para su identificación individual, así como el peso corporal de cada cría fue registrado antes y después del amamantamiento con el uso de balanzas digitales (al gramo más cercano). Esto se llevó a cabo con la intención de usar la diferencia entre el peso inicial (antes de la sesión) y el final (después del amamantamiento) para estimar el consumo de leche.

Para las próximas sesiones la madre fue separada de su camada, al menos 1 hora antes de cada sesión con el fin de incrementar su motivación de amamantar a sus crías y de los cachorros a alimentarse al regreso de la madre. Durante la separación de la madre se pretendía estimular ano-genitalmente a los cachorros, provocando la eliminación de orina y heces, para que esto no interfiriera con la estimación de la cantidad de leche consumida (Bautista *et al.* 2005, 2015). Sin embargo, se realizó sólo en la camada 2 y en otras camadas no se llevó a cabo a petición de los propietarios. Con el fin de estandarizar dicha variable dejó de realizarse en el resto de las camadas. Como una medida para estimar las diferencias en el desarrollo de los cachorros al final del estudio, se utilizó el porcentaje de ganancia de peso, este se calculó tomando en cuenta el peso inicial registrado en la primera sesión y el peso final registrado al

término de la última sesión. Esta medida también permitió observar diferencias en el desarrollo entre camadas.

Las 7 primeras camadas se grabaron en presencia de observadores mientras que las 5 restantes se filmaron en ausencia de éstos, montando la cámara con un tripié, para que la presencia del observador no influya en la conducta de las madres.

4.3 Conductas registradas

Se tomó como base para la descripción de las conductas el estudio en gatos de Hudson *et al.* (2009), donde encontraron conductas como zarpazos y empujones contra las crías durante el amamantamiento. Sin embargo, la única conducta agonística registrada ocurrida en el presente estudio fue el “empujón”, descrito como la acción de una cría que no está sujeta a un pezón apoyando su hocico en el hocico de una cría que sí está sujeta al pezón y con las extremidades posteriores firmes en una superficie realizando un movimiento hacia adelante (Fig. 3). Aun cuando se escuchaban vocalizaciones se realizaban de manera aleatoria.

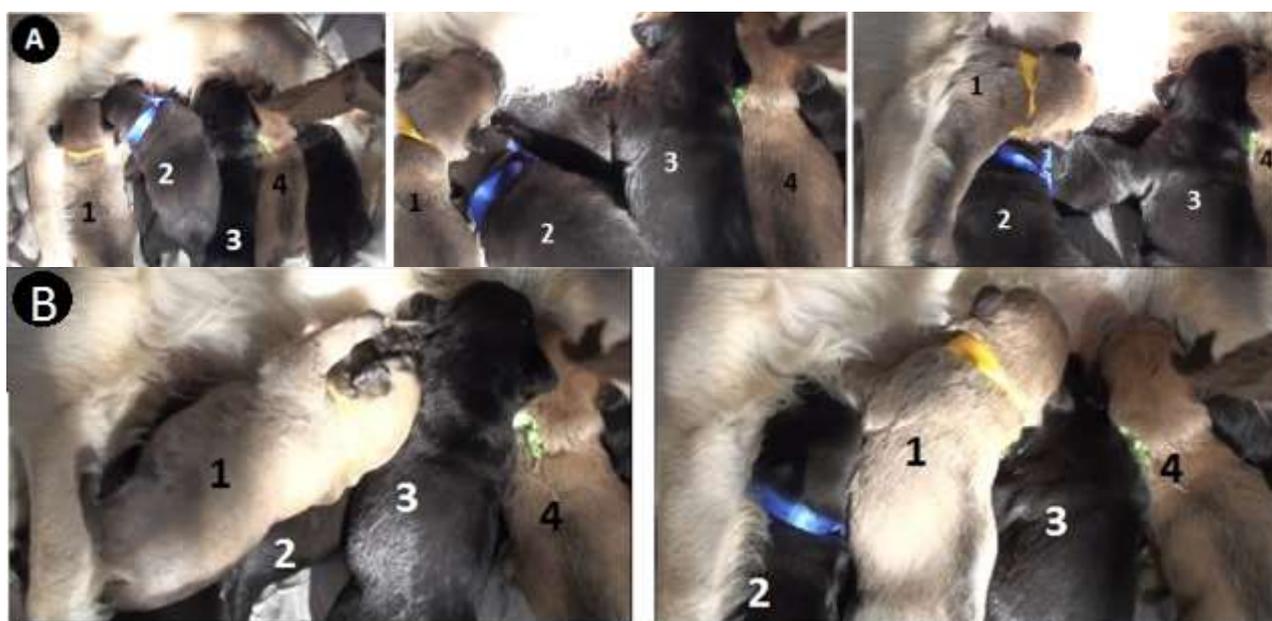


Fig. 3. Conducta agonística descrita como “empujón” mostrada por cachorros de perro de dos semanas de edad. A) *Desplazamiento exitoso*. En el panel izquierdo las crías se encuentran sujetas a un pezón durante el amamantamiento y el cachorro 2 apoya su cabeza contra la cabeza del cachorro 1. En el panel central el cachorro 2 empuja hasta quedar por debajo del cachorro 1. En el panel derecho el cachorro 2 empuja con el resto de su cuerpo al cachorro 1, lo desplaza y se sujeta al pezón. Toda la secuencia dura aproximadamente minuto y medio. B) *Desplazamiento no exitoso*. En el panel izquierdo el cachorro 1 se desplaza sobre el cachorro 2 y coloca su hocico junto a la cabeza del cachorro 3. En el panel derecho el cachorro 1 no desplaza al cachorro 3 y se queda sobre éste. Toda la secuencia dura aproximadamente 1 minuto.

Se registró para esta conducta los siguientes datos: la cría que realizaba la conducta, la cría que lo recibía, si la cría que recibía el empujón era desplazada del pezón (desplazamientos exitoso), si la cría que realizaba el empujón tomaba el pezón cuando los empujones resultaban en un desplazamiento; y la ubicación espacial de ocurrencia del evento, es decir el pezón al que estaba sujeto la cría que recibía el empujón, considerando que los pares de pezones fueron numerados de anterior a posterior, 1 a 4, y tomando en cuenta de qué lado se encontraba cada uno, izquierdo o derecho (Fig. 4).

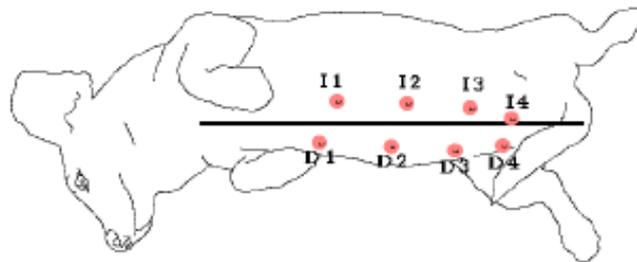


Fig. 4. Distribución más común de los pezones. Se numeraron los pezones desde la región anterior a la posterior, vista la madre ventralmente se determinaron dos filas de pezones izquierda y derecha (figura tomada de Trejo Elizalde 2013).

Todas las observaciones mencionadas y registradas en videograbaciones se anotaron en hojas de registro. Por cada sesión de amamantamiento se realizó el registro de manera continua, observando a todos los cachorros a la vez y de ser necesario, en caso de que varios cachorros cambiaran de posición en periodos de tiempo de un par de segundos o menores, el video se regresaba y se analizaba a cada cría para cerciorarse que el dato registrado fuera el observado.

Se registraron 5 medidas por cada empujón

- Ubicación (posición del pezón).
- Cachorro que empuja.
- Cachorro empujado.
- Éxito o falla (lo separa o no del pezón).
- Sujeta o no el pezón.

4.4 Manejo y análisis de los datos

Dada la escasa cantidad de empujones (15 en total, 8 camadas no presentaron interacciones agonísticas; Tabla 1) no fue posible realizar pruebas estadísticas. Sin embargo, se realizó un registro por un observador ciego ante los registros del otro observador con una alta coincidencia (coeficiente de Pearson: $R= 0.939$, $N= 17$, $P= < 0.001$; Martin y Bateson 2009).

5. Resultados

A pesar de la variedad de razas, la diferencia en el tamaño de las camadas, condiciones de observación, y de mantenimiento de los animales, el patrón de conducta de las madres y los cachorros fue en general muy similar.

5.1 Conducta de las madres

Cuando las madres regresaban aproximadamente después de 1 hora de separación a donde estaban las camadas, se mantuvieron sobre los cachorros olfateándolos y lamiéndolos por varios minutos. Ellas asumieron la postura típica de amamantamiento, recostándose sobre un lado exponiendo los pezones a las crías, la mayor parte del tiempo postradas tranquilamente. En ningún momento hubo alguna conducta que pudiera ser interpretada como si las madres guiaran a los cachorros hacia los pezones o interfirieran en las interacciones entre éstos durante el amamantamiento. En tres ocasiones dos madres tomaron de regreso a cachorros que se habían alejado del nido y reanudaron el amamantamiento. En el 90% de las sesiones las 12 madres terminan de amamantar y salieron el nido antes del término de la sesión de observación de 30 minutos.

5.2 Desarrollo de las crías

Diecisiete (25%) de los 68 cachorros nacidos de las 12 madres del estudio no sobrevivieron (Tabla 1). Las muertes ocurrieron en cinco de las camadas, y 10 (59%) de las muertes se asociaron con dificultades al nacer, resultando en cachorros muertos durante el nacimiento o muriendo unas horas después de éste. Además, ocurrieron otras muertes durante el periodo postnatal en tres camadas, en dos casos en las camadas más grandes (Anexo 1). Sin embargo, los cachorros sobrevivientes prosperaron y ganaron peso sustancialmente al final del periodo de observación, a pesar de que las diferencias en los tamaños de las

razas y el tamaño de las camadas, hacen que resulte difícil comparar el crecimiento (ganancia de peso) entre las mismas. Sin embargo, el peso de los miembros de la misma camada, al nacer o próximo al nacimiento (peso inicial) fue útil para predecir el peso de los cachorros al final del estudio, en relación con los otros cachorros de la misma camada, por lo menos para los individuos en los extremos de la distribución de la población; los cachorros más pesados al principio del estudio tendieron a estar entre los más pesados al final, al igual que los cachorros más ligeros tendieron a estar entre los más ligeros al final (Anexo 1).

5.3 Conducta de las crías en el contexto del amamantamiento

Cuando las madres asumieron la postura de amamantamiento, algunos de los cachorros acudieron casi inmediatamente para hacer contacto con el vientre, comenzaron a hacer movimientos de búsqueda y después de 3 ó 5 minutos estaban sujetos a los pezones. No obstante, en varias sesiones algunos individuos no parecían motivados a alimentarse, permanecieron descansando o aparentemente durmiendo a pesar de las lamidas de la madre, o involucrados en otras actividades como jugar. En el 87% de las observaciones en todas las camadas algunos individuos no se alimentaron en algunas sesiones.

Contrario a lo esperado, observamos casi ninguna conducta que pudiera ser interpretada como agresión entre cachorros de la misma camada durante el amamantamiento. Como se mencionó previamente, la única conducta que podría implicar competencia o agresión en los pezones fue el *empujón* (Fig. 3), e incluso éste sólo fue registrado 15 veces en solo 4 de las 12 camadas (Tabla 1). Aparentemente durante los episodios de amamantamiento, los cachorros se movieron a lo largo del vientre de la madre, en lo que parecía ser un patrón aleatorio, escalando por encima o pasando por debajo de los demás cachorros hasta encontrar un pezón libre. Como se ha reportado previamente en un estudio en el que se utilizaron 10 de las 12 camadas presentes (Arteaga *et al.* 2013), no

hubo evidencia de que los cachorros establecieran un orden particular de como utilizan los pezones o que mantuvieran un control particular.

Como se ha explicado anteriormente el número de eventos agonísticos fue escaso para realizar un análisis estadístico de relevancia, pero puede notarse que no hubo asociación con el sexo (9 empujones (60%) vs. 6 empujones (40%) fueron efectuados por machos y hembras respectivamente), con la edad (9 empujones (60%) vs. 6 empujones (40%) fueron efectuados dentro de los primeros 10 y los segundos 10 días postnatales respectivamente), o con el tamaño de la camada; estos eventos ocurrieron tanto en las pequeñas (Star) y las camadas grandes (Daysi y Loba) (Tabla 1). Tampoco hubo diferencias en el despliegue de *empujones* entre cachorros pesados y ligeros (8 cachorros (53.3%) y 7 cachorros (46.7%) respectivamente).

6. Discusión

Los resultados de este estudio fueron inesperados y no apoyan nuestra hipótesis de que los cachorros de la misma camada del perro doméstico compiten directa y agresivamente por el acceso a los pezones durante el periodo de amamantamiento, donde dependen de la leche materna para la supervivencia y para mantener un crecimiento adecuado. Vimos pocas interacciones entre cachorros que pudieran ser interpretadas incluso como una agresión ligera - solo 15 encuentros de empujarse contra otro cachorro —, y en más de la mitad de las camadas no se observó interacción agonística alguna, por esa razón nuestras preguntas acerca de la posible relación entre conducta agresiva y el sexo, peso corporal y crecimiento se vuelven irrelevantes.

Aunque inesperados, los resultados parecen confiables. Los datos fueron obtenidos de 12 hembras y sus camadas de razas (y mezclas de razas) que varían ampliamente en tamaño y en supuesto comportamiento agresivo (e. g. Pitbull, Pastor Alemán vs. French Poodle, Chihuahua), mantenidos bajo una amplia variedad de condiciones, y estudiados bajo varias condiciones de observación (con y sin presencia del observador para filmar). Las camadas también varían en número de cachorros sobrevivientes, de entre 2 y 7. Aunado a esto hubo una buena concordancia entre los registros de conductas agresivas obtenidas de dos observadores independientes que le suman confiabilidad a los datos.

Así que, ¿cómo estos resultados pueden ser explicados? Una posibilidad es que sea resultado de la domesticación (Belyaev 1979; Belyaev *et al.* 1981, para un ejemplo famoso en zorros). Durante milenios los humanos seleccionaron individuos que procedían de los lobos, favoreciendo rasgos como la docilidad y la falta de agresión compatible con la vida de las comunidades humanas, esto podría haber resultado en la reducción de la agresión a temprana edad. Una segunda posibilidad, como se ha sugerido anteriormente en relación con el patrón de uso de los pezones por los cachorros (Arteaga *et al.* 2013), representaría una característica en el desarrollo del perro doméstico que comparte con su ancestro el lobo y otros cánidos, pero se diferencia del gato doméstico y otros félidos. En el estudio de la conducta de los

cachorros de la misma camada durante el amamantamiento en el perro salvaje australiano o dingo (*Canis dingo*) llevado a cabo en una colonia en cautiverio en paralelo con el presente estudio, encontramos un patrón de conducta muy similar, es decir, los cachorros de dingo mostraron poca o ninguna conducta agresiva durante el amamantamiento. El hecho de que los cachorros de dingo, una especie de cánido que ciertamente desciende del lobo, pero que ha vivido en Australia por al menos 5000 años independiente de la influencia humana (Hudson *et al.* en prensa), muestren el mismo patrón de conducta que los cachorros en el presente estudio sugiere que esto representa una característica filogenética del perro derivada de su ancestro, el lobo, más que haber sido resultado de la domesticación. Sin embargo, se requieren diferentes estudios adicionales en amamantamiento en el lobo, dingo y otros cánidos relacionados tanto en cautiverio como de manera silvestre para confirmar la realidad biológica de estas similitudes.

Tomando en cuenta lo anterior, ¿cómo podemos explicar el diferente patrón de uso de los pezones y la conducta agonística entre el perro doméstico (y su ancestro el lobo) y el gato doméstico (y otros félidos estudiados a la fecha)? Como hemos sugerido anteriormente, una posibilidad podría estar relacionada a los diferentes estilos de vida, en general, de estos dos grupos taxonómicos (Arteaga *et al.* 2013). Para los félidos como carnívoros obligados, usualmente cazadores solitarios (Fitzgerald y Turner 2000; Sunquist y Sunquist 2002, Bradshaw 2006), y dependientes de su agilidad y habilidad para escalar para escapar del peligro, es una ventaja para las madres el mantener un mínimo de glándulas mamarias activas y pesadas. Esto implica, no obstante, que las crías reciban la provisión adecuada de leche amamantándose de su “propio” pezón, previniendo así su involución (R. Hudson, observaciones propias; Kim *et al.* 2001 en cerdos *Sus scrofa*). En contraste, un grupo omnívoro de madres de cánidos estarán en menor presión de selección para minimizar el número de glándulas mamarias activas. Este podría ser el caso particular de especies donde las madres pueden quedarse en el nido con su camada por largos periodos de tiempo debido a que son aprovisionadas de comida por su pareja o la manada (lobo: Mech *et al.* 1999; dingo: Smith 2015; Thomson 1992; zorro rojo *Vulpes vulpes*: Henry *et al.* 2005). Los cachorros de estas especies tienen un casi continuo acceso a los pezones de la madre y pueden permanecer sujetos por largos periodos. Consecuentemente, son capaces de utilizar un amplio rango de pezones en cualquier momento y con poca o ninguna

obstrucción de los otros cachorros de la camada, que en cualquier momento pueden no sentirse motivados a amamantarse simultáneamente. Esto implica, sin embargo, que las crías pueden extraer leche de las considerablemente grandes glándulas mamarias a discreción. En contraste, una camada de gatos obtendrá leche en una sola “bajada” de leche por solo algunos segundos por episodio de amamantamiento después de varios minutos de succión (Hudson *et al.* 2009), posiblemente porque es una situación en la que la madre tiene que pasar leche rápidamente a las crías para irse y reanudar la cacería.

La razón inicial por la cual esperábamos que los cachorros de perro doméstico mostraran conductas agonísticas, era que quizás necesitaran desarrollar relaciones de dominancia en el contexto del amamantamiento. Esto está en varios reportes de la organización jerárquica del lobo y algunos grupos de perros ferales que se fundamentan en interacciones agresivas entre los miembros incluyendo competencia por el acceso al alimento (Boitani *et al.* 1995). Entonces necesitamos ahora preguntarnos a qué edad la conducta competitiva y agresiva emerge en el desarrollo del perro. Una posibilidad es que esto ocurra al destete cuando a las crías, por lo menos en condiciones naturales, la madre les comienza a traer pedazos pequeños de presa con el cual se espera que compitan (cf. Drummond, 2006).

Un estudio investigando la posibilidad de que la conducta agresiva y las relaciones de dominancia entre cachorros de la misma camada del perro doméstico surgen al destete en un contexto con alimento sólido (carne) está en este momento en progreso, usando un paradigma experimental que permita la comparación con un estudio similar de comportamiento agresivo en el destete entre crías de la misma camada en el gato doméstico (González, 2014; González *et al.* enviado).

7. Conclusiones

- Los cachorros del perro doméstico muestran poca o ninguna conducta de agresión o competencia directa durante el amamantamiento.
- Dada las similitudes con las observaciones en el dingo australiano y con los reportes en el lobo, parece ser parte del fenotipo de los cánidos y no como resultado de la domesticación.
- Sin embargo, esto necesita ser confirmado con estudios en lobos, dingos y otros cánidos en condiciones naturales o semi-naturales.
- Se necesitan estudios en el perro doméstico en etapas posteriores del desarrollo postnatal para entender cuando surgen la conducta agresiva y las relaciones de dominancia en su ancestro el lobo.

8. Bibliografía

- 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. doi: 10.1111/eth.12030
- 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. *Anim Behav* 70:1011–1021
- Bateson PPG (1966) The characteristics and context of imprinting. *Biol Rev* 41:177–217 doi: 10.1111/j.1469-185X.1966.tb01489
- Bateson PPG (1979) How do sensitive periods arise and what are they for? *Anim Behav* 27:470–486. doi: 10.1016/0003-3472(79)90184-2
- Bautista A, Zepeda JA, Reyes-Meza V, Martínez-Gómez M, Rödel HG, Hudson R (2015) Contribution of within-litter interactions to individual differences in early postnatal growth in the domestic rabbit. *Anim Behav* 108:145–153. doi: 10.1016/j.anbehav.2015.07.028
- Belyaev DK (1979) Destabilizing selection as a factor in domestication. *J Hered* 70:301–308
- Belyaev DK, Ruvinsky AO, Trut LN (1981) Inherited activation-inactivation of the star gene in foxes. *J Hered* 72:267–274
- Bernstein IS (1976) Dominance, aggression and reproduction in primate societies. *J Theor Biol* 60:459–472. doi: 10.1016/0022-5193(76)90072-2
- Boitani L, Ciucci FP, Andreli G (1995) Population biology and ecology of feral dogs in central Italy. En: Serpell JA (ed) *The Domestic Dog*. Cambridge University Press, Cambridge, UK pp 217–244
- Bradshaw JWS (2006) The evolutionary basis for the feeding behavior of domestic dogs (*Canis familiaris*) and cats (*Felis catus*). *J Nutr* 136:1927S–1931.
- Conley D (2004) *The Pecking Order: Which Siblings Succeed and Why*. Pantheon Books, New York, USA
- Coppinger R, Coppinger L (2001a) Wolves evolve into dogs. En: *Dogs: A Startling New Understanding of Canine Origin, Behaviour and Evolution*. Simon and Schuster. The Chicago University Press, Chicago, USA, pp 39-89
- Coppinger R, Coppinger L (2001b) Studying dogs. En: *Dogs: A Startling New*

- Understanding of Canine Origin, Behaviour and Evolution. Simon and Schuster. The Chicago University Press, Chicago, USA, pp 21-27
- Drake A, Fraser D, Weary DM (2008) Parent–offspring resource allocation in domestic pigs. *Behav Ecol Sociobiol* 62:309–319
- Drummond H, Vázquez E, Sánchez-Colón S, Martínez-Gómez M, Hudson R (2000) Competition for milk in the domestic rabbit: Survivors benefit from littermate deaths. *Ethology* 106:511–526. doi: 10.1046/j.1439-0310.2000.00554
- Drummond H (2006) Dominance in vertebrate broods and litters. *Q Rev Biol* 81:3–32
- Fey K, Trillmich F (2008) Sibling competition in guinea pigs (*Cavia aperea f. porcellus*): Scrambling for mother’s teats is stressful. *Behav Ecol Sociobiol* 62:321–329
- Fitzgerald BM, Turner DC (2000) Hunting behaviour of domestic cats and their impact on prey populations. En: Turner DC y Bateson PPG (ed) *The domestic cat: the biology of its behaviour*. Cambridge University Press, Cambridge, UK pp 151-176
- Forbes LS (2005) *A Natural History of Families*. Princeton University Press, Princeton, USA
- González D (2014) Desarrollo de la conducta agonoística entre hermanos en el gato doméstico en el contexto de competencia por alimento al destete. Tesis de Maestría, Facultad de Ciencias, UNAM
- González D, Szenczi P, Bánszegi O, Hudson R (enviado) Competition for Food at Weaning among Littermates of the Domestic Cat: Importance of Stimulus Type Aggress Behav
- Henry C, Poulle ML, Roeder JJ (2005) Effect of sex and female reproductive status on seasonal home range size and stability in rural red foxes (*Vulpes vulpes*). *Ecosci*, 12:202-209
- Hofer H, East ML (2008) Siblicide in Serengeti spotted hyenas: A long-term study of maternal input and cub survival. *Behav Ecol Sociobiol* 62:341–351
- Hudson R, Trillmich F (2008) Sibling competition and cooperation in mammals: Challenges, developments and prospects. *Behav Ecol Sociobiol* 62:299–307. doi: 10.1007/s00265-007-0417-z
- Hudson R, Raihani G, González D, Bautista A, Distel H (2009) Nipple preference and contests in suckling 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* 53:534-574
- Hudson R, Distel H (2013) Fighting by kittens and piglets during suckling: what does it mean? *Ethology* 119:353-359
- Hudson R, Elizalde MT, Kennedy GA, Rödel HG, Arteaga L, Smith B (en prensa) Pattern of nipple use by puppies: a comparison of the dingo (*Canis dingo*) and the domestic dog (*Canis familiaris*) *J Comp Psychol*
- Kim SW, Hurley WL, Han IK, Easter RA (2000) Growth of nursing pigs related to the characteristics of nursed mammary glands. *J Anim Sci* 78:1313-1318
- Krebs J, Davies N (1997) The ecology of relationships. En: *Behavioural Ecology: An Evolutionary Approach*, 4th edition. Wiley-Blackwell, Oxford, UK pp 254-265
- Kunz TH, Orrell KS (2004) Energy cost of reproduction. En: *Encyclopedia of Energy*. Vol.5. Elsevier, USA pp 423-442
- Leonard J, Wayne RK, Wheeler J, Valadez R, Guillén S, Vilá C (2002) Ancient DNA evidence for Old World origin of New World dogs. *Science* 298:1613-1616
- Loudon ASI, Racey PA (1987) *Reproductive Energetics in Mammals*. Clarendon Press, Oxford, UK
- Martin P, Bateson P (2009) *Measuring Behaviour. An Introductory Guide*. Cambridge University Press, Cambridge, UK
- McGlone JJ (1986) Influence of resources on pig aggression and dominance. *Behav Processes* 12:135-44. doi: 10.1016/0376-6357(86)90052
- McGuire B (1998) Suckling behavior of prairie voles (*Microtus ochrogaster*). *J Mammal* 79:1184-1190
- McGuire B, Sullivan S (2001) Suckling behavior of pine voles (*Microtus pinetorum*). *J Mammal* 82:690-699
- McGuire B, Vermeulen F, Bemis WE (2011) Suckling behaviour in three species of voles. *Behaviour* 148:551-573
- Mech LD (1999) Alpha status, dominance, and division of labor in wolf packs. *Can J Zool* 77:1196-1203. doi: 10.1139/z99-099
- Mech LD (2003) Wolf social ecology. En: Mech LD (ed) *Wolves: Behavior, Ecology, and Conservation*. The University of Chicago Press, Chicago, USA, pp 1-34
- Mendl M (1988) The effect of litter size variation on mother-offspring relationships and behavioural and physical development in several mammalian species

- (principally rodents). *J Zool Lond* 215:15–34
- Miklósi Á (2007a) Domestication. En: Miklósi Á (ed) *Dog Behaviour, Evolution, and Cognition*. Oxford University Press, New York, pp 95–136
- Miklósi Á (2007b) A comparative approach to canis. En: Miklósi Á (ed) *Dog Behaviour, Evolution, and Cognition*. Oxford University Press, New York, pp 67–93
- Mock DW, Parker GA (1997) *The Evolution of Sibling Rivalry*. Oxford University Press, Oxford, UK
- Mock D, Parker G (1998) Siblicide, family conflict and the evolutionary limits of selfishness. *Anim Behav* 56:1–10. doi: 10.1006/anbe.1998.0842
- Reyes-Meza V, Hudson R, Martínez-Gómez M, Nicolás L, Rödel HG, Bautista A (2011) Possible contribution of position in the litter huddle to long-term differences in behavioral style in the domestic rabbit. *Physiol Behav* 104:778–785. doi: 10.1016/j.physbeh.2011.07.019
- Richards SM (1974) The concept of dominance and methods of assessment. *Anim Behav* 22:914–930. doi: 10.1016/0003-3472(74)90015-3
- Rödel HG, von Holst D, Kraus C (2009) Family legacies: short- and long-term fitness consequences of early life conditions in female European rabbits. *J Anim Ecol* 78:789–797
- Rödel HG, Monclús R (2011) Long-term consequences of early development on personality traits: a study in European rabbits. *Behav Ecol* 22:1123–1130
- Rödel HG, Hudson R, von Holst D (2008a) Optimal litter size for individual growth of European rabbit pups depends on their thermal environment. *Oecologia* 155:677–689
- Rödel HG, Bautista A, García-Torres E, Martínez-Gómez M, Hudson R (2008b) Why do heavy littermates grow better than lighter ones? A study in wild and domestic European rabbits. *Physiol Behav* 95:441–448
- Rödel HG, Prager G, Stefanski V, von Holst D, Hudson R (2008c) Separating maternal and litter-size effects on early postnatal growth in two species of altricial small mammals. *Physiol Behav* 93:826–834
- Savolainen P, Zhang Y, Luo J, Lundeberg J, Leitner T (2002) Genetic evidence for an East Asian origin of domestic dogs. *Science* (80-) 298:1610–3
- Scott J, Fredericson E (1951) The causes of fighting in mice and rats. *Physiol Zool* 24:273–309

- Shannon LM, Boyko RH, Castelhamo M, Cory E, Haywood JJ, McLean C, Boyko AR (2015) Genetic structure in village dogs reveals a Central Asian domestication origin. *Proc Nat Acad Sci* 112:13639–13644
- Smith B (2015) *The Dingo Debate: Origins, Behaviour and Conservation*. CSIRO Publishing, Melbourne, AUS
- Suloway FJ (2001) Birth order, sibling competition, and human behavior. En: Harmon RH (ed) *Conceptual Challenges in Evolutionary Psychology: Innovative Research Strategies*. Boston, Kluwer, USA pp 39–83
- Sunquist M, Sunquist F (2002) *Wild Cats of the World*. University of Chicago Press, Chicago, USA
- Syme GJ (1974) Competitive orders as measures of social dominance. *Anim Behav* 22:931–940. doi: 10.1016/0003-3472(74)90016-5
- Thomson PC (1992) The behavioural ecology of dingoes in north-western Australia. III. Hunting and feeding behaviour, and diet. *Wildlife Res*, 19:531-541
- Thorne C (1995) Feeding behaviour of domestic dogs and the role of experience. En: Serpell JA (ed) *The Domestic Dog: Its Evolution, Behaviour and Interactions with People*. Cambridge University Press, Cambridge, UK pp 103–114
- Trejo Elizalde ML (2013) *Conducta del perro doméstico (*Canis lupus familiaris*) durante el amamantamiento: uso de los pezones*. Tesis de Licenciatura, Facultad de Ciencias, UNAM
- Trillmich F, Wolf JBW (2008) Parent-offspring and sibling conflict in Galápagos fur seals and sea lions. *Behav Ecol Sociobiol* 62:363–375
- Vonholdt BM, Pollinger JP, Lohmueller KE, Han E, Parker HG, Quignon P, Degenhardt JD, Boyko AR, Earl DA, Auton A, Reynolds A, Bryc K, Brisbin A, Knowles JC, Mosher DS, Spady TC, Elkhouloun A, Geffen E, Pilot M, Jedrzejewski W, Greco C, Randi E, Bannasch D, Wilton A, Shearman J, Musiani M, Cargill M, Jones PG, Qian Z, Huang W, Ding Z-L, Zhang Y-P, Bustamante CD, Ostrander EA, Novembre J, Wayne RK (2010) Genome-wide SNP and haplotype analyses reveal a rich history underlying dog domestication. *Nature* 464:898–902
- Wang GD, Zhai W, Yang HC, Wang L, Zhong L, Liu YH, Zhang YP (2015) Out of southern East Asia: the natural history of domestic dogs across the world. *Cell Res* 26:21–33 www.nature.com/cr
- Wayne RK, Ostrander EA (1999) Origin, genetic diversity, and genome structure of

the domestic dog. *Bioessays* 21:247–257

Weir L, Grant J (2004) The causes of resource monopolization: interaction between resource dispersion and mode of competition. *Ethology* 110:63–74

White PP (2008) Maternal response to neonatal sibling conflict in the spotted hyena, *Crocuta crocuta*. *Behav Ecol Sociobiol* 62:353–361

9. Anexo

Anexo 1. Peso y ganancia de peso en gramos de cada cachorro. Las camadas se ordenaron de menor a mayor según el tamaño de camada, y entre camadas del cachorro más pesado al más ligero al inicio de la observación.

Goya (Schnauzer Miniatura)				
Cachorro		P. Inicial	P. Final	% Ganancia
Naranja	♂	170.3	1376.0	708.0
Verde	♀	135.7	1181.2	770.4
Media		153	1278.6	739.2

Vache (Chihuahua)				
Cachorro		P. Inicial	P. Final	% Ganancia
Verde	♂	196	800	308.2
Morado	♀	192	268	39.6
Rosa	♀	180	636	253.3
Media		189.333	568	200.4

Star (Pastor Belga Malinois)				
Cachorro		P. Inicial	P. Final	% Ganancia
Sin Listón	♂	473.3	2000	322.6
Rojo	♀	467	2000	328.3
Amarillo	♂	419.5	1758	319.1
Media		453.267	1919.333	323.3

Soco (Mestiza)				
Cachorro		P. Inicial	P. Final	% Ganancia
Verde C	♂	296.1	631.9	113.4
Amarillo	♀	235	489.6	108.3
Rojo	♂	228	277.2	21.6
Verde	♀	217.4	250.4	15.2
Media		244.125	412.275	64.6

Atena (French Poodle)				
Cachorro		P. Inicial	P. Final	% Ganancia
Naranja	♂	200	836	318.0
Rosa	♀	184	766	316.3
Verde	♂	180	822	356.7
Morado	♀	156	690	342.3
Media		180	778.5	333.3

Rita (Shar Pei)				
Cachorro		P. Inicial	P. Final	% Ganancia
Azul	♂	359.8	1702.4	373.2
Verde C	♂	337.8	1586.8	369.7
Rojo	♂	334.2	1578.2	372.2
Morado	♂	330.2	1554.8	370.9
Media		340.5	1605.55	371.5

Camila (Schnauzer Miniatura)				
Cachorro		P. Inicial	P. Final	% Ganancia
Amarillo	♂	196.2	1156.1	489.2
Verde	♂	189.2	1006.8	432.1
Azul	♀	165	1044.3	532.9
Café	♂	140.6	989.3	603.6
Rojo	♂	122.1	842.7	590.2
Media		162.62	1007.84	529.6

Bella (Terrier Escocés)				
Cachorro		P. Inicial	P. Final	% Ganancia
Sin Listón	♂	478	1040	117.6
Azul	♂	448	760	69.6
Blanco	♂	374	941	151.6
Rojo	♂	359	900	150.7
Rosa	♀	305	964	216.1
Media		392.8	921	141.1

Daisy (Mestiza)				
Cachorro		P. Inicial	P. Final	% Ganancia
Sin Listón	♀	264.9	1145.3	332.4
Azul	♀	253.3	1254.4	395.2
Verde	♀	218	1130	418.3
Verde C	♀	217.8	1099.6	404.9
Amarillo	♂	201	1190.1	492.1
Rojo	♂	180.9	1012.4	459.6
Media		222.650	1138.633	417.1

Coffe (Pitbull)				
Cachorro		P. Inicial	P. Final	% Ganancia
Verde C	♂	642.1	2174	238.6
Naranja	♂	612.6	1988	224.5
Rojo	♀	605.1	1972	225.9
Verde	♀	603.8	1820	201.4
Azul	♀	597.8	1980	231.2
Café	♂	559.1	1892	238.4
Media		603.417	1971.000	226.7

Millenia (Pastor Alemán)				
Cachorro		P. Inicial	P. Final	% Ganancia
Azul	♂	423.7	1527.5	260.5
Sin Listón	♀	401.8	1636.4	307.3
Verde C	♂	386.9	335.7	-13.2
Café	♂	367.4	1731.6	371.3
Verde	♂	358.1	1410.6	293.9
Azul Claro	♂	327.6	319.2	-2.6
Rojo	♀	307.6	303.5	-1.3
Media		367.586	1037.786	308.3

Loba (Pastor Alemán)				
Cachorro		P. Inicial	P. Final	% Ganancia
Azul	♂	515.7	2050	297.5
Café	♂	475.5	946	98.9
Verde C	♀	474.7	1324	178.9
Verde	♂	468.8	405.8	-13.4
Sin Listón	♀	458.8	1462	218.7
Naranja	♀	441.2	1446	227.7
Rosa M	♂	436.5	1688	286.7
Amarillo	♀	435.7	1668	282.8
Rosa P	♀	338.9	301.4	-11.1
Media		449.533	1254.578	182.9

* En el cálculo de la media sólo se incluyeron los cachorros que sobrevivieron al final del estudio.

** Cachorros sombreados murieron durante el estudio (ver Métodos para detalles).