



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA
DE MÉXICO

FACULTAD DE CIENCIAS

La conducta de Flehmen: ¿Qué papel juega como
parte de la comunicación química en el gato doméstico
(*Felis silvestris catus*)?

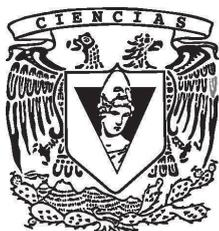
T E S I S

QUE PARA OBTENER EL TÍTULO DE:

BIÓLOGA

P R E S E N T A:

VANESSA GARCÍA LÓPEZ



DIRECTOR DE TESIS:
DRA. ROBYN HUDSON

2022

CIUDAD UNIVERSITARIA, CD.MX.



Universidad Nacional
Autónoma de México



UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

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

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

Agradecimientos académicos

Agradezco a mi tutora la Dra. Robyn Hudson por sus consejos, guía e infinito apoyo durante esta investigación, así como a todos mis compañeros y profesores del Departamento de Biología Celular y Fisiología, Instituto de Investigaciones Biomédicas, UNAM, incluyendo también la valiosa ayuda de Carolina Rojas Castañeda por su apoyo administrativo. Además de agradecerle a la Facultad de Ciencias, por la oportunidad de permitirme realizar mi tesis de licenciatura en la carrera de biología.

A la Dra. Oxána Bánszegi, la Dra. Elisa Jacinto y el Dr. Péter Szenczi por su ayuda y gran apoyo, así como su comprensión y guía durante la realización de mi tesis.

Al Dr. Lázaro Guevara López por su gran apoyo durante la realización de mi servicio social, por sus consejos, guía y por siempre alentarme a seguir adelante.

Al Programa de Apoyo a Proyectos de Investigación e Innovación Tecnológica (PAPIIT), proyecto IN213120 por el apoyo para este proyecto.

Dedicatorias

Quiero dedicar este trabajo a José y Lourdes, mis abuelos y a mi tía Irma, quienes siempre me apoyaron y alentaron a seguir adelante, quienes siempre me impulsaron a seguir mis sueños y a quienes prometí que algún día me verían titulada.

A mi padre y hermanas por su gran apoyo y cariño.

A mi madre, quien ha sido mi más grande fan durante toda mi carrera y quien siempre ha creído que soy capaz de lograr todo lo que me proponga.

A mis amigos y compañeros de vida, Diana Arellano, Itzel Suarez, Gustavo Flores y mi equipo del Instituto de Biología en especial a Ivonne Cano y Serguei Santamaria.

Resumen

La comunicación química juega un papel crucial en la vida de los mamíferos. Existen comportamientos ligados a este tipo de comunicación. Un comportamiento distintivo y poco estudiado, asociado con la percepción de estímulos odoríferos producidos por sus congéneres es conocido como la conducta de Flehmen. La conducta consiste en que el animal que percibe el estímulo odorífero adopta brevemente una expresión facial rígida, con la boca ligeramente abierta y, en el caso de algunas especies, el animal encrespa el labio superior hacia atrás mientras inhala el odorante. Tradicionalmente se ha propuesto que esta conducta ayuda al transporte de moléculas hacia el órgano vomeronasal, que es la primera estación de recepción y procesamiento de odorantes por el sistema olfatorio accesorio y que está implicada en la recepción de feromonas, principalmente en contextos sexuales. Sin embargo, estudios previos sugieren que esta puede no ser la única función de la conducta de Flehmen, ya que se ha observado en respuesta a estímulos odoríferos de coespecíficos fuera de contextos sexuales. Por lo tanto el objetivo de esta tesis fue investigar la presencia de la conducta de Flehmen en el gato doméstico *Felis silvestris catus*, utilizando un diseño experimental alejado de cualquier contexto sexual. En el Experimento 1 evaluamos la respuesta de 31 gatos domésticos castrados en etapa adulta (18 machos, 13 hembras) al olor corporal general de 20 crías de gato provenientes de 5 camadas, colectado cuando tenían una y siete semanas de edad. El olor corporal de las crías fue colectado y presentado a los gatos adultos en hisopos de algodón estériles. Cada adulto fue expuesto solo una vez con el olor de una cría en cada condición de sexo y edad. En aproximadamente la mitad de los ensayos los gatos adultos en cada una de las ocho categorías de prueba (machos adultos y hembras adultas presentados con olor corporal de crías de gato machos y hembras de una semana y siete semanas de edad) respondieron con la conducta de Flehmen. No mostraron esta conducta cuando se les presentaron hisopos de control en blanco. En el Experimento 2, se utilizaron 30 gatos adultos castrados (15 machos y 15 hembras) donde en menos de la mitad de los ensayos respondieron con la conducta de Flehmen al olor corporal de donantes no coespecíficas de mamíferos (5 hembras sexualmente intactas de caballo doméstico *Equus caballus*, 5 hembras de perro doméstico *Canis lupus familiaris* sexualmente intactas y 1 puma *Puma concolor* hembra sexualmente intacta). No se mostró la conducta de Flehmen en los ensayos realizados con el olor de un alimento preferido por los gatos (atún enlatado). Concluimos que la presencia de la conducta de Flehmen en el

gato doméstico no se limita a un contexto exclusivamente sexual, sino que tiene un papel más amplio en el sistema de comunicación química de esta especie. Cuál podría ser este papel requiere una mayor investigación.

Palabras clave: Comunicación química, olor corporal, conducta de Flehmen, órgano vomeronasal, sistema olfatorio accesorio, gato doméstico, *Felis silvestris catus*.

Nota: Las restricciones impuestas al contacto personal directo debido a la pandemia de COVID-19 nos impidieron obtener más muestras de olores y realizar las pruebas en gatos domésticos. No obstante, planeamos continuar con este programa tan pronto como las circunstancias lo permitan. Mientras tanto, los resultados actuales ya indican que la función de la conducta de Flehmen no se limita a contextos exclusivamente sexuales y que no es exclusivo de los machos.

Abstract

Chemical communication plays a crucial part in the lives of many mammals. A distinctive but somewhat mysterious behavior associated with the perception of odor stimuli from conspecifics is known by the German word as Flehmen. This consists in the animal perceiving such a stimulus briefly adopting a stiff facial expression with slightly open mouth, and in some species curling back the upper lip, while inhaling the odorant. This has been thought traditionally to aid the transport of molecules to the vomeronasal organ, the first station of odorant reception and processing by the accessory olfactory system and implicated in the reception of pheromonal stimuli, particularly in sexual contexts. However, previous reports suggest this may not be the only function of Flehmen as it has been observed in response to conspecific odors outside of sexual contexts. It was therefore our aim in the present study to investigate the performance of Flehmen in the domestic cat *Felis silvestris catus* using a design removed from any sexual context. In Experiment 1 we tested the response of 31 adult neutered pet cats (18 males, 13 females,) to the general body odor of 20 kittens from 5 litters, collected when the kittens were one week and again when seven weeks old. Body odor was collected on sterile cotton swabs and then presented shortly after to the adults. Each adult was tested only once with the odor of any individual kitten within its sex and age class. In approximately half of the trials, adults in each of the eight test categories (adult males and adult females tested with body odor of one-week and seven-week-old male and female kittens) responded with Flehmen. They did not show Flehmen when presented with blank control swabs. In Experiment 2, 30 neutered adult cats (15 males, 15 females) responded with Flehmen to the body odor of non-conspecific donors (5 sexually intact female horses *Equus caballus*, 5 sexually intact female dogs *Canis lupus familiaris*, and 1 sexually intact female puma *Puma concolor*), although to a much lesser degree. None showed Flehmen in response to the odor of a preferred food, canned tuna. We conclude that Flehmen in the cat, and by implication possibly in other mammals, is not confined to sexual contexts but has a broader role in this species' system of chemical communication. What this role might be requires further investigation.

Key words: Chemical communication, body odor, Flehmen behavior, vomeronasal organ, accessory olfactory system, domestic cat, *Felis silvestris catus*

Note: Soon after starting this project and with the intention of obtaining sample sizes sufficient for performing meaningful tests of statistical significance, the restrictions placed on direct personal contact due to the COVID-19 pandemic prevented us from obtaining further odor samples and testing cats of private owners. We nevertheless plan to continue with this program as soon as circumstances permit. Meanwhile, we consider that the results already indicate that the performance of Flehmen is not limited to sexual contexts, and not only to males.

Índice

1. Introducción	
1.1. Comunicación química en mamíferos.....	10
1.2. El sistema olfatorio (principal y accesorio).....	11
1.3. Conducta de Flehmen.....	13
1.4. El gato doméstico como modelo de estudio.....	14
2. Hipótesis.....	16
3. Objetivos.....	17
4. Predicciones.....	17
5. Métodos generales	
5.1. Animales y sitios de estudio	17
5.2. Estímulos odoríferos	18
5.3. Realización de las pruebas.....	19
5.4. Nota de ética.....	20
5.5. Análisis de la conducta	20
5.6. Análisis de los datos	22
6. Experimento 1 : Gatos adultos probados con olor corporal de crías de gato	
6.1. Métodos	23
6.2. Resultados y discusión.....	24
7. Experimento 2: Gatos adultos probados con el olor corporal de mamíferos no coespecíficos	
7.1. Métodos	27
7.2. Resultados y discusión.....	28
8. Discusión general.....	30

9. Conclusiones.....	31
10. Bibliografía.....	33

1. Introducción

1.1. Comunicación química en mamíferos

La mayoría de los mamíferos, con excepción de algunas especies marinas como los cetáceos y algunas especies de murciélagos (Mucignat-Carreta et al. 2012), utilizan en gran medida las pistas y señales químicas para la regulación de su vida social (Albone 1984; Brown y Macdonald 1985). La señalización química tiene varias ventajas y pueden percibirse en la oscuridad, lo que es importante para los mamíferos, ya que muchas especies son principalmente nocturnas o crepusculares. Las señales también pueden viajar a través del viento o el agua, lo que les permite ser detectadas a grandes distancias; pueden pasar por encima o alrededor de barreras físicas; y cuando se depositan en el medio ambiente, estas pueden seguir siendo detectadas por largos periodos de tiempo en ausencia del emisor de la señal (Dusenbery 1992; Bradbury y Vehrencamp 2011). Las funciones más importantes por las que los mamíferos utilizan las señales químicas incluyen la localización y elección de pareja, defensa territorial y el reconocimiento y categorización de miembros del grupo social, incluido el reconocimiento entre madres y crías (Albone 1984; Brown y Macdonald 1985).

La importancia de la comunicación química se refleja en la presencia de matrices de glándulas cutáneas odoríferas (Mykytowycz 1972; Stoddart 1980; Agosta 1992; véase un ejemplo en la Fig. 3), así como en patrones distintivos de depósito sobre el sustrato o distribución en el aire de secreciones producidas por dichas glándulas, junto con orina, heces y saliva, además de depositarlas en lugares estratégicos del medio ambiente (comportamiento de marcaje) para aumentar la probabilidad que miembros coespecíficos relevantes las detecten. Un ejemplo de ello es el liberamiento de señales químicas en mamíferos mediante marcas de orina y heces, que en la mayoría de los casos sirve para delimitar territorio entre miembros de la misma especie, por ejemplo, en el caso de las hienas marrones, que hacen uso de una glándula anal para marcar el área donde pasan la mayor parte del tiempo, o los tití leon dorados, que hace uso del marcaje con orina en los arboles frutales para poder reconocer sus fuentes principales de alimento, así como para indicar la propiedad de los recursos. La producción de señales químicas y el comportamiento de marcado, así como la naturaleza de respuesta a ellas por parte de coespecíficos suele estar mediada por el sistema endocrino (Keverne 1983; Vandenberg 1983; Breipohl 1986; Hudson et al. 1990; Johnston y DelBarco-Trillo 2009; Petrulis 2013, Petrulis 2015). La composición química de dichas señales es a menudo muy

específica, así como la respuesta a ellas, ya sea conductual y/o fisiológica, y pueden ocurrir sin la necesidad de experiencia o aprendizaje (Hudson y Distel 1983; Hudson 1985; Hudson y Distel 1990; Raihani et al. 2009). Estas señales se denominan generalmente “feromonas” y se utilizan con mayor frecuencia para señalar en contextos sexuales, por ejemplo, en el caso de los machos para la detección de hembras en estro y en el caso de las hembras para señalar receptividad sexual y su disposición para aparearse (Stoddart 1980; Vandenberg 1983; Agosta 1992; Wyatt 2003; Petruelis 2015).

1.2. El sistema olfatorio (principal y accesorio)

La importancia de la comunicación química en los mamíferos también se refleja en la variedad y complejidad de las superficies sensoriales y vías neurales que median la detección y el procesamiento de señales (Meredith 1983). Una división importante entre estas estructuras que continúa atrayendo mucha atención entre etólogos y neurocientíficos es la que existe entre el sistema olfatorio principal y el accesorio. Estos tienen distintas superficies receptoras y vías neurales dentro del sistema nervioso central; el sistema olfatorio principal con los receptores ubicados en el epitelio olfatorio de la cavidad nasal superior y el sistema olfatorio accesorio con los receptores ubicados en el órgano vomeronasal u órgano de Jacobson ubicado por encima del paladar y debajo de la cavidad nasal (Fig. 1; Scalia y Winans 1975; Meredith 1983; Evans 2003; Halpern y Martínez-Marcos 2003). Según la especie, el órgano vomeronasal está conectado por un conducto a la cavidad nasal, por un conducto que conecta las cavidades nasal y bucal, o por un conducto a la cavidad bucal (Doty 1976; Evans 2003; Kelliher 2007). Considerando que el sistema olfatorio principal es un sistema generalista importante en la detección y procesamiento de una amplia gama de odorantes y está fuertemente involucrado en el aprendizaje de estos, generalmente se piensa que el sistema olfatorio accesorio está involucrado en la percepción de señales feromonales. Particularmente aquellas que están involucradas en la mediación del comportamiento sexual y la respuesta a dicho comportamiento, la cual puede ser en gran medida independiente de la experiencia, adquirida por aprendizaje o incluso ser innata (Wysocki 1979; Meredith 1983; Doty 1986; Halpern 1987).

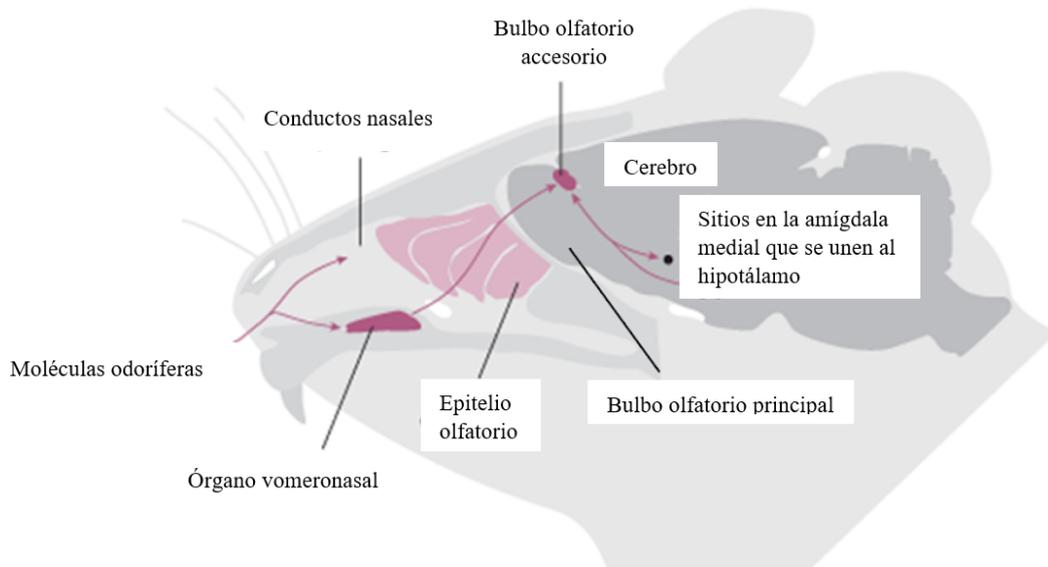


Fig. 1. Representación esquemática de los componentes principales del sistema olfatorio principal y accesorio basado en un modelo de roedor (Modificada de Christopher Emerling. https://www.researchgate.net/figure/Sketched-representation-of-the-mouse-olfactory-system-Central-and-peripheral-neurogenic_fig2_262532895).

No obstante el sistema olfatorio accesorio puede complementar al sistema olfatorio principal aportando información necesaria para obtener una percepción más amplia del contexto químico que se está explorando, esta complementación puede darse a varios niveles de procesamiento de la información química en áreas del cerebro donde convergen ambos sistemas (Mucignat-Caretta et al. 2012). Tanto el sistema olfatorio principal, como el accesorio complementan sus funciones con un grupo de subsistemas (al menos descritos en roedores) como lo son las aferentes trigeminales y los receptores ubicados en el órgano de Masera y el ganglio de Gruenberg (Breer et al. 2006 en Mucignat-Caretta et al. 2012).

A pesar de la importancia de la comunicación química en los mamíferos y la investigación extensa y continua en esta área (por ejemplo, la serie de libros *Chemical Signals in Vertebrates*, con volumen 14, Buesching 2019), aún existe incertidumbre en cuanto al funcionamiento de estos dos sistemas quimiosensoriales, ya sea por separado o simultáneamente, y de la relación entre ellos, incluyendo cómo la información proporcionada por ellos podría integrarse en niveles superiores del sistema nervioso central (Keller y Lévy 2012; Mucignat-Caretta et al. 2012; Griffiths y Brennan 2015). Un ejemplo de dicha incertidumbre es la duda sobre el

significado funcional del comportamiento conocido internacionalmente por la palabra alemana Flehmen y mostrada por una amplia gama de mamíferos en respuesta a olores conoespecíficos.

1.3. Conducta de Flehmen

La conducta conocida como Flehmen es un comportamiento distintivo y poco estudiado que se muestra en respuesta a ciertos estímulos odoríferos de congéneres. Consiste en que el animal que percibe estos estímulos adopta brevemente una expresión facial rígida, con la boca ligeramente abierta y, en algunas especies encrespan el labio superior hacia atrás, mientras inhala el odorante (ver Fig. 2 para un ejemplo clásico). Aunque se describió por primera vez y es particularmente visible en ungulados como el caballo doméstico *Equus caballus* (Tyler 1972; Marinier et al. 1988), el gaur *Bos gaurus* (Schaller 1967), el ganado bovino *Bos taurus* (Reinhardt 1983), en especies de antílopes (Hart y Hart 1987; Deutsch y Nefdt 1992), y la cabra *Capra hircus* (Ladwig et al. 1980; O'Brien 1982), también en una amplia gama de miembros de otros taxones, incluido el conejo europeo *Oryctolagus cuniculus* (Black-Cleworth y Verberne 1975), la gineta *Genetta genetta* y algunos felinos (Verberne 1970) incluido el puma *Puma concolor* (McBride y McBride 2010; Allen et al. 2014) y el gato doméstico *Felis silvestris catus* (Verberne y de Boer 1976; Hart y Leedy 1987; Miyazaki et al. 2017).

A partir del descubrimiento del órgano vomeronasal, descrito por primera vez en 1813 por Jacobson como un tubo epitelial con extremos ciegos que se encuentra bilateralmente en la base del tabique nasal en la mayoría de los mamíferos y está conectado a través del conducto vomeronasal a la cavidad nasal o canal nasopalatino en ungulados y carnívoros; se planteó la hipótesis, de que la conducta de Flehmen estaba implicada en el transporte de moléculas desde la cavidad oral hasta el órgano vomeronasal; hipótesis que se corroboró más adelante, ya que se tiene evidencia, de que tanto en felinos como en ungulados un conducto nasopalatino se extiende desde las criptas de de una papila incisiva justo detrás de los incisivos superiores hasta el órgano vomeronasal. Además de que en la anatomía del órgano vomeronasal en roedores y gatos, se ha descrito un mecanismo de bombeo vasomotor que atrae material hacia el órgano vomeronasal durante el flehmen (Hart y Leedy 1987; Brennan 2001). Es por esto que se cree que la conducta de Flehmen ayuda al transporte de moléculas al órgano vomeronasal, la primera estación de percepción y procesamiento de odorantes por parte del sistema olfatorio accesorio y que está implicada en la recepción de estímulos feromonales, principalmente en contextos sexuales (Knappe 1964; Estes 1972).



Fig. 2. Caballo semental que muestra la conducta de Flehmen después de oler una muestra de orina de una yegua en estro. (Fotografía por Péter Szenczi).

Ésta interpretación que aún es influyente en la comprensión del funcionamiento de la conducta de Flehmen se basó en informes, donde se reportó que ocurría en contextos sexuales, y principalmente o incluso exclusivamente en machos (Dagg y Taub 1970; Eisenberg y Kleiman 1972; Black-Cleworth y Verberne 1975; Henderson et al. 1980; Hart 1983; Hart y Leedy 1987). Sin embargo, comenzaron a surgir reportes de algunas especies en las que la conducta de Flehmen es realizada por ambos sexos y no solo en contextos sexuales, por ejemplo en el gato doméstico (Verberne 1976), y el caballo doméstico (Crowell-Davis y Houpt 1985). Esto sugiere una función más amplia para la conducta de Flehmen, y por implicación del sistema olfatorio accesorio. Una de las especies que contribuyó particularmente a la idea de una función más amplia de la conducta de Flehmen fue el gato doméstico (Verberne 1976; Hart y Leedy 1987).

1.4. El gato doméstico como modelo de estudio

El gato doméstico, *Felis silvestris catus*, ha sido durante mucho tiempo una especie modelo para la investigación de los procesos que subyacen a las funciones sensoriales, tanto a nivel conductual como neurobiológico. Varios factores han contribuido a esto: la similitud entre el

gato y los primates, incluido el humano, en la conformación de su cerebro; por ejemplo en tener una corteza encefálica con mayor número de convoluciones que la de la mayoría de los mamíferos (Blake 1979; Pillay y Manger 2007; Zilles et al. 2013), la presencia del gato en todo el mundo y la facilidad de reproducción y manipulación en condiciones seminaturales fuera de las condiciones altamente artificiales y restrictivas de un laboratorio.

Debido a la importancia del gato doméstico como modelo de estudio y a su creciente popularidad como animal de compañía (revisión en Martínez-Byer et al. 2020) ha surgido una necesidad importante de atención veterinaria y gracias a esto hay una amplia gama de antecedentes sobre su anatomía y fisiología. Además que, siendo una especie nocturna o crepuscular, utiliza el sentido del olfato en alto grado para la regulación de su vida social (Natoli 1985; Bradshaw y Cameron-Beaumont 2000; Pageat y Gaultier 2003), lo cual contribuye a que sea un buen modelo para estudios sobre comunicación química. Evidencia de ello es la amplia gama de glándulas odoríferas cutáneas distribuidas por el cuerpo de ambos sexos (Fig. 3) y las diversas formas de comportamiento de marcado (Feldman 1994; Pageat y Gaultier 2003). Ejemplos bien conocidos son el rociado de orina por parte de los machos sexualmente intactos (no castrados) y el frotamiento de mejillas y cabeza en las piernas de sus dueños por parte de gatos domésticos de ambos sexos. También se ha informado que los gatos muestran la conducta de Flehmen en una variedad de contextos, por ejemplo, machos sexualmente activos en respuesta al olor de hembras en estro (Hart y Leedy 1987), pero también se ha registrado la presencia de dicha conducta para ambos sexos en respuesta al olor corporal de conespecíficos fuera de contextos sexuales, como por ejemplo en respuesta al olor corporal de gatos de su mismo sexo, así mismo se ha registrado la presencia de dicha conducta en respuesta al olor de secreciones como orina y excremento provenientes de ambos sexos (Verberne y Boer 1976; Mellen 1993; Pageat y Gaultier 2003). Sin embargo, las diferencias del uso de la comunicación química entre individuos, y específicamente el uso de Flehmen, en las diferentes especies de felinos están poco estudiadas (revisión en Mellen 1993, y ver McBride y McBride 2010; Allen et al., 2014 para evidencia del uso de Flehmen en el puma).

EXISTEN NUEVE GLÁNDULAS ODORÍFERAS IDENTIFICADAS EN EL GATO

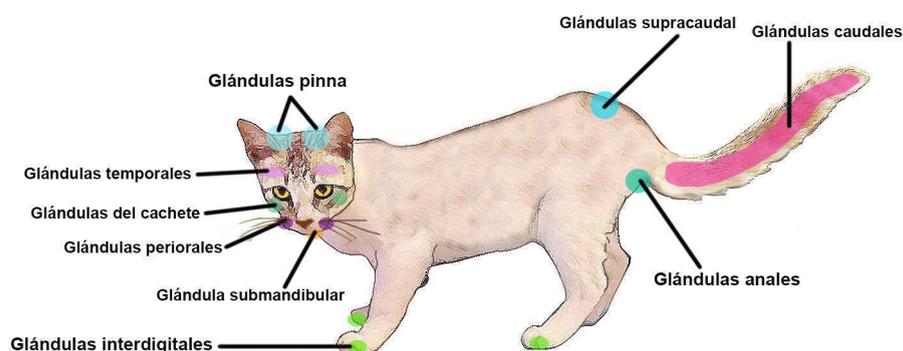


Fig. 3. Glándulas odoríferas subcutáneas del gato. (Dibujo por Pamela Torres basado de Pageat y Gaultier 2003).

Durante estudios realizados en nuestro laboratorio (Laboratorio de Psicobiología del Desarrollo, Instituto de Investigaciones Biomédicas, UNAM), sobre comportamiento guiado por el olfato en el gato doméstico (Bánszegi et al. 2017; Jacinto et al. 2019), observamos que algunas hembras de gato doméstico realizaban la conducta de Flehmen en respuesta al olor corporal de crías de gato, incluso si no eran suyas. Esto condujo al presente estudio, en el que nuestro objetivo es examinar sistemáticamente la conducta de Flehmen en gatos castrados de ambos sexos al olor corporal de crías de gato. La aparición de la conducta de Flehmen apoyaría la idea de que esta tiene un papel amplio más allá de los contextos sexuales en el sistema de comunicación química del gato.

2. Hipótesis

La conducta de Flehmen es parte del sistema general de comunicación olfativa del gato de ambos sexos y no se limita a contextos sexuales, ni a la percepción de los posibles estímulos hormonales asociados con estos. Además de ser una conducta que se presenta únicamente en respuesta a estímulos provenientes de coespecíficos.

3. Objetivos

Evaluar si gatos adultos, castrados, de ambos sexos muestran la conducta de Flehmen:

(i) En respuesta al olor corporal de crías recién nacidas y cuando están destetadas (Experimento 1)

(ii) En respuesta al olor corporal de otros mamíferos (no coespecíficos) y al olor de un alimento preferido por gato (Experimento 2).

4. Predicciones

Esperamos que los gatos adultos, castrados, de ambos sexos que respondieron:

(i) Muestran la conducta de Flehmen en respuesta al olor corporal de crías de gato de ambos sexos.

(ii) Que no muestren la conducta de Flehmen en respuesta al olor corporal de mamíferos no coespecíficos o al olor de un alimento preferido por el gato.

5. Métodos generales

5.1. Animales y sitios de estudio

Los adultos y las crías eran gatos domésticos de pelo corto y raza mixta con el fin de minimizar los posibles efectos genéticos que se pueden presentar con la reproducción selectiva de gatos de razas pura (p.ej. Salonen et al. 2019). Se realizaron dos experimentos. Los detalles del tamaño de muestra de los donadores de estímulos odoríferos y de los receptores del estímulo se dan a continuación para cada uno de los experimentos por separado. Todos los gatos adultos utilizados fueron animales de compañía probados en su entorno familiar. Los propietarios dispuestos a participar en el estudio fueron reclutados a través de un anuncio en internet enviado a familiares, amigos y conocidos. El anuncio incluía una breve descripción del propósito de la investigación, de los procedimientos principales y una lista de criterios que debían cumplirse para que el gato fuera incluido en el estudio: (i) Tener al menos un año de edad (sexualmente maduro). (ii) Castrado. (iii) Amigable con los extraños, sin huir ni comportarse de manera agresiva con ellos. (iv) Sano. (v) Que vivieran en la Ciudad de México. Además, recolectamos el olor corporal de cinco caballos adultos, cinco perros adultos y un puma, todos ellos hembras sexualmente intactas (Experimento 2) .

5.2. Estímulos odoríferos

Estos fueron colectados utilizando hisopos de algodón de 15 cm esterilizados (Deltalab S.L., España) frotandolos sobre el cuerpo del animal emisor del estímulo de manera estandarizada (Fig. 4). Debido a la falta de información sobre qué glándulas o áreas del cuerpo podrían estar involucradas en la emisión de señales químicas en las crías de gato, los hisopos se frotaron cinco veces sobre varias de las zonas que consideramos podrían estar involucradas en la comunicación química (ver Fig. 3; Pageat y Gaultier 2003): ambos lados de la cara, frente, axilas, espalda, estómago y área anogenital. Dicho procedimiento se llevó a cabo de la misma forma con todos los emisores de estímulos odoríferos de ambos experimentos (gatos de ambos sexos, yeguas, perras y puma). Una vez recolectada la muestra, los hisopos fueron devueltos a su cubierta plástica para ser utilizadas en un lapso de entre 30 min a una hora como máximo después de su recolección.



Fig. 4. Recolección de una muestra de olor corporal, con un hisopo esterilizado en una cría de gato de una semana de edad.

5.3. Realización de las pruebas

Antes de la realización de cada prueba, el investigador permaneció en la misma habitación que el gato por un periodo de familiarización de aproximadamente 20 min. El investigador permaneció cerca del gato libre de interactuar o tocar al gato si él así lo permitía. También para promover la calma del animal, el dueño permaneció dentro de la habitación durante la realización de las pruebas, pero se les pidió que no intervinieran tocando o hablándole al animal.

La hora y día de la realización de las pruebas dependía de la disponibilidad de los propietarios. Para realizar las pruebas se llamaba al gato a subir a una mesa o alguna otra superficie para facilitar la filmación, aunque en algunos casos por comodidad del gato se grabaron a la altura del suelo. Al inicio de la prueba el investigador comenzó a filmar sosteniendo una cámara (8-MP, Dual LED flash, Iphone 6 Plus) con una mano, aproximadamente a 10 cm de distancia de la cara del gato y con la otra sosteniendo un hisopo aproximadamente a 3 cm de las fosas nasales del gato, lo suficientemente cerca para que pudiera olerlo sin tocarlo, al menos hasta que comenzara la prueba (Fig. 5). La cámara se movió durante la prueba para mantener enfocada la nariz y la boca del animal. El gato tenía tiempo ilimitado para investigar el hisopo. La prueba se daba por terminada cuando el gato se alejaba (giraba la cabeza, o simplemente se alejaba del sitio donde se encontraba), lo que generalmente ocurría dentro de un minuto. No se incluyeron pruebas en el análisis de los gatos que parecían distraídos y que no prestaban atención al hisopo y que no presentaran movimiento visible de las fosas nasales.



Fig. 5. Presentación de un hisopo de algodón con olor corporal de una cría de gato en una prueba realizada a un gato adulto.

5.4. Nota de ética

Todos los gatos fueron probados sin restricciones, en sus propios hogares en presencia de sus dueños y con el consentimiento informado del mismo. Los caballos y perros utilizados para la recolección de olores corporales de mamíferos no coespecíficos eran animales de compañía pertenecientes a amigos. El olor corporal del puma fue recogido por su manejador en la Facultad de Medicina Veterinaria y Ciencias Animales, UNAM. El protocolo experimental cumplió con la Guía Nacional para la Producción, Cuidado y Uso de Animales de Laboratorio, México (Norma Oficial Mexicana NOM-062-200-1999) y fue aprobado por el Comité Institucional para el Cuidado y Uso de Animales Experimentales (SICUAE, permiso número DC-2017 / 1-4) de la Facultad de Medicina Veterinaria y Ciencias Animales, UNAM.

5.5. Análisis de la conducta

El análisis de la conducta se llevó a cabo utilizando el Software Solomon Coder, versión beta 17.02.15 (Péter 2017, Versión Beta 17.03.22), en el cual se registraron los siguientes comportamientos presentes en los videos: ausencia o presencia de la conducta de Flehmen que se define como el conjunto de al menos tres de las siguientes conductas: olfatear, boca abierta, movimiento de lengua, contacto naso-oral con el hisopo, restregarse y lamer, siendo las tres primeras las de mayor importancia (Figs. 6, 7). Para evaluar la confiabilidad en la evaluación

de la conducta entre evaluadores, 24 videos (20 %) de un total de 120 videos fueron elegidos al azar y analizados por otro investigador ajeno al tipo de pruebas. Calculamos el coeficiente de Cohen's Kappa utilizando el paquete IBM (2017) y obtuvimos un valor de 1.00 que se considera el máximo valor de concordancia.

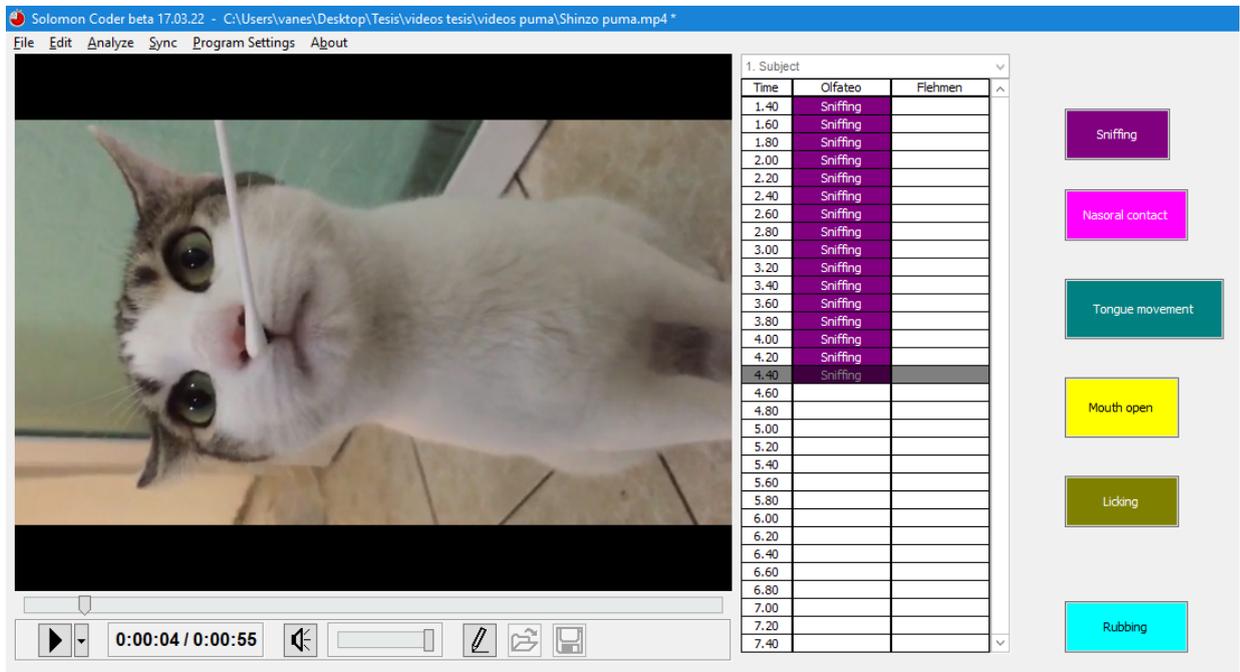


Fig. 6. Las variables de conducta se puntuaron a partir de las grabaciones de video utilizando el software Solomon Coder (panel medio) y a la derecha se muestra el ejemplo de una sección de dicha codificación.



Fig. 7. Conducta de Flehmen mostrada por una gata adulta poco después de percibir el olor corporal de una cría desconocida, presentado en un hisopo de algodón.

5.6. Análisis de los datos

Utilizando los valores obtenidos en nuestro análisis conductual de presencia/ausencia de la conducta de Flehmen (valor de 0 para ausencia, valor de 1 para presencia), se llevó a cabo el análisis estadístico descriptivo de los datos utilizando el Software Spyder Python versión 2.7 (Raybaut 2009), para la obtención de las gráficas presentadas en la sección de resultados. Debido al tamaño de muestra tan modesto en cada una de las 8 categorías analizadas y los datos de “recuento” de nivel nominal (binomial) no paramétrico (Siegel y Castellan 1995), no consideramos que nuestros datos tuvieran el suficiente poder estadístico para poder llevar a cabo un análisis estadístico adecuado (Halsey et al. 2015). Sin embargo, y como se discute más adelante, para los Experimentos 1 y 2 los resultados obtenidos, incluida la respuesta negativa en los ensayos de control, fueron lo suficientemente claros como para poder responder afirmativamente a la pregunta principal del estudio ¿Los gatos adultos de ambos sexos muestran la conducta de Flehmen en respuesta al olor corporal de sus congéneres en un contexto no sexual?

6. Experimento 1: Gatos adultos probados con olor corporal de crías de gato

Con base en observaciones realizadas en estudios previos de nuestro equipo de trabajo, donde se tiene registrado que gatos adultos realizan la conducta de Flehmen como respuesta al olor corporal de crías de gato, en este experimento nos planteamos la pregunta acerca de qué tan general es esto. Nos planteamos esta pregunta en particular, ya que la conducta de Flehmen en respuesta al olor de crías de gato antes del destete sugeriría que este comportamiento no se limita a un contexto sexual. Por lo tanto nos planteamos las siguientes preguntas: (i) ¿Gatos adultos de ambos sexos (castrados) realizarán la conducta de Flehmen al presentarles el olor corporal de crías antes del destete? (ii) Y de ser así, ¿dicha conducta dependerá de la edad y sexo de las crías?

6.1. Métodos

Evaluamos un total de 31 gatos adultos castrados (18 machos y 13 hembras), con el olor obtenido de 20 crías de gato, provenientes de 5 camadas (ver Tabla 1 para el número de sujetos de prueba y donadores en cada categoría). Cabe aclarar que para la realización de las pruebas, en más de una ocasión fue necesario utilizar al mismo individuo en más de una categoría, esto debido a que no se contaba con una muestra lo suficientemente amplia para tener 8 gatos en cada categoría. Siempre que nos fue posible, las pruebas se realizaron en los gatos adultos con el mismo donante de olor a la primera y a la séptima semana de edad de la cría. Para la realización de las pruebas, los gatos adultos y las crías se dividieron en cuatro categorías: (i) Gatos macho adultos probados con crías macho cuando estas tenían una y siete semanas de edad ($N = 8, 8$, respectivamente). (ii) Gatos macho adultos probados con crías hembra cuando estas tenían una y siete semanas de edad ($N = 8, 8$, respectivamente). (iii) Gatos hembra adultas probadas con crías macho cuando estas tenían una y siete semanas de edad ($N = 8, 8$, respectivamente). (iv) Gatos hembra adultas probadas con crías hembra cuando éstas tenían una y siete semanas de edad ($N = 8, 8$, respectivamente) (ver Fig. 8). Probamos la respuesta de los adultos al olor de crías en los dos estadios de edad para poner a prueba si el olor corporal de las crías podría provocar una respuesta de la conducta de Flehmen a medida que se acercaban a la edad del destete, esto debido a que las crías no presentan un olor corporal propio a la semana de nacidas, puesto que el olor de la madre al lamerlos influye en su olor corporal, mientras que a la séptima semana posiblemente las crías comienzan a presentar un olor corporal de individuo propio (ver Bánszegi et al. 2017; Jacinto et al. 2019) y este se ve influenciado por el desarrollo de las glándulas sebáceas y sudoríparas. Adicionalmente, para controlar el posible desempeño

inespecífico de la realización de la conducta de Flehmen debido a la curiosidad en respuesta a los hisopos, también se analizaron 7 gatos adultos ($N = 5$ machos $N = 2$ hembras) con hisopos esterilizados sin ningún estímulo odorífero.

Tabla. 1. Número y sexo de los individuos utilizados para cada categoría del experimento 1.				
Gatos adultos probados con el olor de crías a la primera semana de edad				
Categoría	No. de gatos adultos	Sexo de los gatos adultos	No. de crías	Sexo de las crías
1	8	M	8	M
2	8	M	8	H
3	8	H	8	M
4	8	H	8	H
Gatos adultos probados con el olor de crías a la séptima semana de edad				
5	8	M	8	M
6	8	M	8	H
7	8	H	8	M
8	8	H	8	H

Tabla 1. Numero y sexo de los gatos adultos y crías utilizados para la realización del Experimento 1.

6.2. Resultados y discusión

Al hacer una comparación de los resultados obtenidos en los ocho grupos (machos probados con olor de machos, machos probados con olor de hembras, hembras probadas con olor de machos y hembras probadas con olor de hembras de crías de gato a la primera y séptima semana de edad), para el caso de los gatos macho receptores de estímulos macho, 37% de los que fueron probados con crías macho presentan la respuesta de Flehmen a la primera semana de edad y un 62% de los receptores de estímulos que fueron probados con crías macho lo realizan a la séptima semana. De los machos que fueron probados con crías hembra de una semana, un 25% realizaron Flehmen y un 50% de los receptores de estímulos probados con crías hembra a la séptima semana lo realizaron. Un 37% de las hembras que olfatean a crías macho de una semana de edad presentan la conducta de Flehmen, mientras que 12% de las hembras probadas con el olor de crías macho de siete semanas lo realizaron. En comparación, se observa cómo un 62% de las hembras que olfatean a crías hembra de una semana de edad presentan la respuesta de Flehmen. Así mismo un 37% de las receptoras probadas con crías hembra lo presentan a la séptima semana (Fig. 8).

En ninguno de los casos los gatos adultos de ambos sexos mostraron la conducta de Flehmen cuando se les presentó el hisopo de control en blanco.

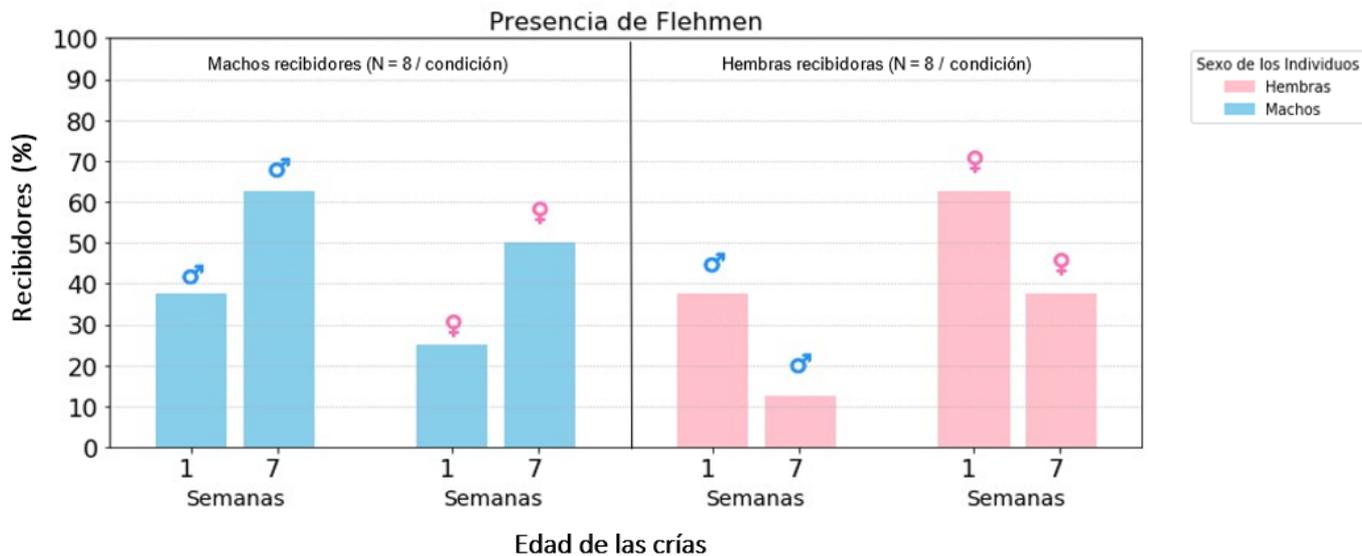


Fig. 8. Porcentaje de gatos receptores de estímulos que mostraron la conducta de Flehmen en las dos diferentes etapas de edad de las crías donadoras. Las barras indican el sexo de gato receptor, los simbolos colocados por encima de cada barra representan el sexo de las crías donadoras con la que fureon probados. Se realizaron ocho pruebas con recibidores y donadores para cada condición.

Knappe en 1964 (citado por Verberne y de Boer 1976 y por Hart 1983) postuló su teoría acerca de una posible función del órgano de Jacobson u órgano vomeronasal en la quimiorrecepción en mamíferos, mostrando la conducta de Flehmen como respuesta a la presencia de estímulos odoríferos de coespecíficos, aunque su teoría no fue lo suficientemente clara acerca de cómo es que dicha conducta está ligada a este órgano de Jacobson en el caso de mamíferos (Verberne y de Boer 1976). Esta teoría dio paso a que Hart (1983), inspirado en observaciones realizadas en ungulados donde observó la conducta de Flehmen como respuesta al estímulo odorífero de fluidos vaginales de hembras en estro, quisiera indagar qué otros grupos de mamíferos presentaban dicha conducta lo suficientemente evidente como para realizar un estudio con ellos. Encontrando así, que los felinos son el segundo grupo que realiza esta conducta (Hart y Leedy 1987). Al igual que en nuestro estudio, Hart y su equipo de trabajo emplearon una serie de experimentos que demuestran que la conducta de Flehmen está presente en gatos casi en la misma medida que en ungulados. Pero debido a la influencia de la teoría de Knappe, y aunado al trabajo de Verberne y de Boer (1976), Hart basó sus estudios en la

hipótesis tradicional de que la respuesta de Flehmen está ligada a un contexto sexual, limitando su estudio al emplear experimentos únicamente con hembras en estro como donadores de olores y gatos macho adultos como receptores de estos estímulos. Para el caso de nuestro estudio, obtuvimos resultados que, a diferencia de los mencionados anteriormente, evidencian que la presencia de la conducta de Flehmen no está ligada únicamente a la señalización química en el contexto sexual, sino que posiblemente juega un rol más amplio en la comunicación química de mamíferos como el gato doméstico, ya que en el presente experimento se utilizaron gatos castrados como receptores y crías antes de la madurez sexual como donadores.

En la Figura 8 se puede observar un patrón de distribución de los datos similar para ambos sexos, ya que tanto los gatos adultos, machos como hembras, que fueron probados con olores corporal de crías de gato de su mismo sexo presentan una mayor incidencia de la conducta de Flehmen a diferencia de los gatos adultos que fueron probados con olores de crías de gato del sexo opuesto que presentan menor incidencia de esta conducta. Sin embargo, podemos observar cómo las hembras que fueron probadas con olores de crías de coespecíficos en la primera semana de edad presentan un mayor porcentaje de incidencia de Flehmen, mientras que en los machos fue a las siete semanas de edad de las crías. No obstante, se debe tener cuidado para no interpretar erróneamente los datos en esta etapa de la investigación. Se probaron relativamente pocos animales, tanto donadores como receptores, menos para realizar pruebas estadísticamente adecuadas, ya que los datos obtenidos fueron binomiales, no paramétricos y de poco poder estadístico. Nuestra intención de aumentar el tamaño de la muestra fue frenada por las restricciones causadas por la epidemia de COVID-19. Sin embargo, basado en estos primeros resultados, a nivel descriptivo, parece haber una consistencia y generalidad considerable de esta respuesta conductual, lo que sugiere un papel de la conducta de Flehmen más amplio en la comunicación química en el gato fuera del contexto sexual. Apoyando la confiabilidad del método de prueba y de los resultados, es notable que ninguno de los 7 gatos adultos evaluados con un hisopo de control en blanco mostró la conducta de Flehmen.

Si es correcto, los resultados del Experimento 1 dejan pendientes las siguientes preguntas: ¿Qué tan específica es la respuesta de Flehmen? ¿Es específica de los estímulos químicos de coespecíficos y, por lo tanto, probablemente forma parte del sistema de comunicación química del gato doméstico (y de otras especies de mamíferos) o podría tener una función más amplia en la investigación de los estímulos odoríferos en el medio ambiente de manera más general?

7. Experimento 2. Gatos adultos probados con el olor corporal de mamíferos no coespecíficos

Para responder a las preguntas anteriores, se realizó un segundo experimento, en el que probamos si los gatos adultos respondían con la conducta de Flehmen al presentarles el estímulo odorífero de mamíferos no coespecíficos o el de un alimento preferido.

7.1. Métodos

Probamos un total de 30 gatos adultos, 15 machos y 15 hembras, todos castrados, a los que expusimos al olor corporal de 5 yeguas adultas, 5 perras adultas, y 1 puma adulto (todos ellos hembras sexualmente intactos), y el olor de un alimento altamente preferido por gatos, atún enlatado (ver Tabla 2 para el número de pruebas y donantes asignado de cada categoría).

Tabla. 2. Número y sexo de los individuos utilizados para cada categoría del Experimento 2.	
Categoría 1	
No. de gatos adultos	30
Sexo de los gatos	15 machos - 15 hembras
No. de individuos de puma	1
Sexo puma	H
Categoría 2	
No. de gatos adultos	30
Sexo de los gatos	15 machos - 15 hembras
No. de individuos de caballo	5
Sexo de los caballos	H
Categoría 3	
No. de gatos adultos	30
Sexo de los gatos	15 hembras - 15 machos
No. de individuos de perro	5
Sexo de los perros	H

Tabla. 2. Gatos adultos y tipo de estímulos odoríferos con los que fueron probados para el Experimento 2.

Los estímulos utilizados para las pruebas se pueden dividir de la siguiente manera:

(i) Estímulos odoríferos de otros mamíferos: el olor corporal de caballo, perro y un puma. Como en el Experimento 1, estas muestras fueron recolectadas frotando un hisopo esterilizado de 15 cm (Deltalab S.L., España) en el cuerpo del animal en forma estandarizada similar a lo realizado con las crías de gato. Los hisopos se transportaron en una hielera y se utilizaron en las pruebas en un lapso no mayor a una hora.

(ii) El estímulo odorífero de alimento adecuado para gato, atún en agua enlatado (marca DoloresTM) se presentó en un hisopo esterilizado, el cual se frotó sobre el alimento humedecido al momento de abrir la lata, y se utilizó una hora después de su recolección al igual que el resto de los estímulos. Elegimos un estímulo proveniente de alimento, ya que en los gatos el olfato juega un papel importante en la elección de su alimento (Bourgeois et. al 2006), y en el caso de este carnívoro obligado (Bradshaw et al. 1996) prefieren alimentos ricos en proteínas como el pescado. De acuerdo con esto, hemos descubierto que incluso los gatos sin experiencia previa en ser alimentados con atún enlatado, responden positivamente hacia el estímulo y comienzan a comerlo inmediatamente (Szenczi et al. 2019).

7.2. Resultados y discusión

Inesperadamente, los gatos adultos de ambos sexos respondieron con la conducta de Flehmen al estímulo odorífero de las tres especies de mamíferos no coespecíficos; 26% de los machos al igual que las hembras en respuesta al olor de puma, 6% de los machos y 20% de las hembras en respuesta al olor a caballo y 20 % de los machos y 13% de las hembras en respuesta al olor de perro (Fig. 9). Esto no se debió a simplemente a la curiosidad general y a la motivación natural para inspeccionar un olor nuevo, ya que esto se comprobó debido a la completa falta de incidencia de la conducta de Flehmen en respuesta al estímulo odorífero de alimento, aunque los animales se sintieron atraídos por el olor y se tuvo que retirar en casi todas las ocasiones el hisopo ya que comenzaban a morderlo.

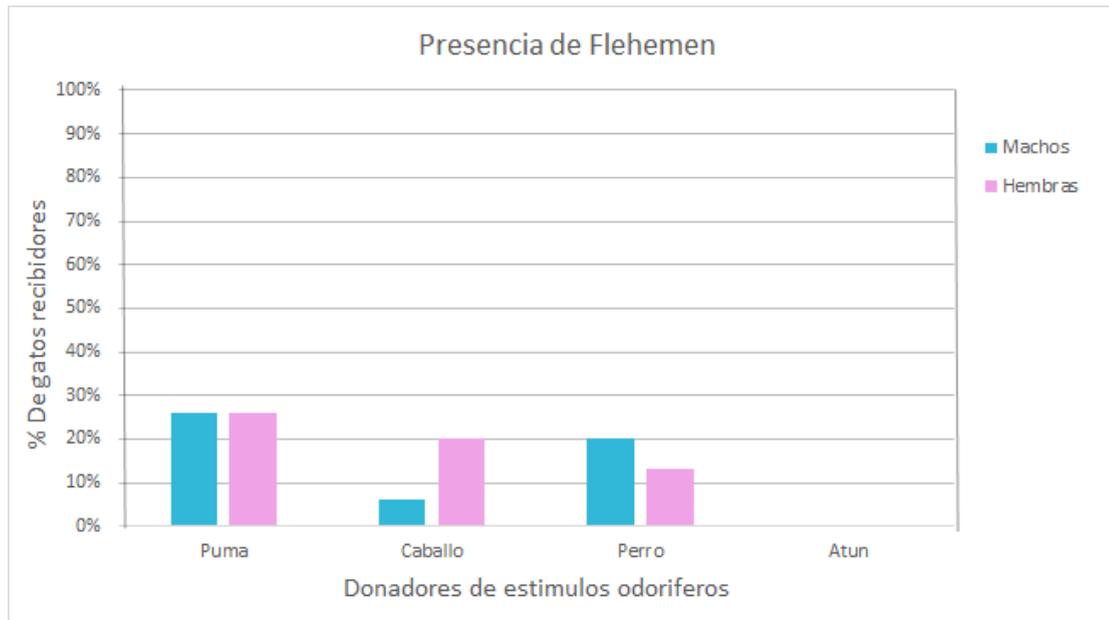


Fig. 9. Porcentaje de gatos recibidores que mostraron la conducta de Flehmen para cada uno de los estímulos odoríferos que les fue presentado. Las barras indican el sexo de los gatos recibidores. Se realizaron 15 pruebas con recibidores diferentes para cada condición.

Es incierto el significado funcional de la conducta de Flehmen para la comunicación, en respuesta a estímulos odoríferos de otras especies de mamíferos con las que los gatos tendrían poca o ninguna interacción en condiciones naturales. La explicación más parsimoniosa para la respuesta de los gatos a este tipo de estímulos en el presente estudio, es, que los mamíferos tienen componentes en su olor corporal que comparten con el resto, y es por eso que presentan dicha respuesta. Sin embargo, pese a la modesta cantidad de animales probados, es evidente que la respuesta de la conducta de Flehmen fue más fuerte en el Experimento 1 en respuesta al olor de coespecíficos, que a los olores de las tres especies de no coespecíficos probados aquí. La pregunta de una posible relación evolutiva en la composición química del olor corporal y la consiguiente fuerza de la respuesta de la conducta de Flehmen es una futura pregunta de investigación, siendo la predicción, que la respuesta de los gatos domésticos será más fuerte al olor corporal de otros felinos presumiblemente con más componentes químicos en común (cf. Laska y Hudson 1995; Löfstedt et al. 2016), que al olor corporal de otros mamíferos.

8. Discusión general

A pesar del tamaño reducido de muestra para cada uno de los grupos evaluados, y con una base de datos limitada para la realización de pruebas estadísticamente significativas, el resultado principal del estudio sugiere que la conducta de Flehmen en gatos, en respuesta al olor corporal de sus congéneres no se limita a un contexto exclusivamente sexual, sino que parece tener una función más amplia en el sistema de comunicación química del gato. Por lo tanto, en el presente estudio donde se utilizó un diseño experimental alejado lo más posible de los contextos sexuales, los gatos adultos castrados de ambos sexos que fueron probados con el estímulo odorífero de crías de gato, en un estadio mucho tiempo antes de la madurez sexual, respondieron con la conducta de Flehmen para el caso de ambos sexos y edades de las crías en una proporción similar tanto en hembras como en machos adultos. Estos resultados son consistentes con informes previos de Verberne y Boer en 1976, Mellen 1993, Pageat y Gaultier en 2003, sobre el comportamiento de Flehmen registrado en ungulados y felinos en contextos ajenos a los sexuales.

Por otro lado, no pudimos encontrar diferencias en la respuesta entre ambos sexos (Marinier et al. 1988), algunos autores reportan mayor incidencia de la conducta en hembras, al menos en el caso del puma (Allen et al. 2014). Por lo tanto, utilizando el mismo procedimiento que en el presente estudio, es necesario probar el comportamiento de gatos adultos de ambos sexos, gonadalmente intactos y castrados, en respuesta al olor corporal de gatos adultos de ambos sexos, tanto intactos como castrados. Es posible, y de hecho se puede esperar, que la respuesta de la conducta de Flehmen sea más evidente en contextos sexuales (actualmente en investigación). Esto sería consistente con la hipótesis tradicional de la función que tiene esta conducta en contextos sexuales, aunque como sugieren los presentes hallazgos, esta interpretación tradicional es limitada.

Además, los presentes hallazgos nos permiten plantearnos la cuestión de la naturaleza y origen de los odorantes corporales que provocan la conducta de Flehmen. La respuesta de los gatos adultos al olor corporal de crías de gato en un estadio muy joven, sugiere que la producción de estos componentes activos de estos odorantes no depende de los esteroides gonadales, ni de la maduración de las diversas glándulas olfativas cutáneas del gato (Fig. 3) que es poco probable que sean funcionales o, que estén completamente desarrolladas antes de la madurez sexual (Arteaga et al. 2007; cf. Fernández et al. 2022). Sin embargo, todavía no está claro si los odorantes producidos por ciertas áreas particulares del cuerpo de las crías podrían ser más efectivos para provocar la conducta; por ejemplo la región anogenital, dado que en

ratas, *Rattus norvegicus*, recién nacidas la secreción de las glándulas prepuciales provoca que las madres laman la área anogenital para provocar la micción y defecación de sus crías (Moore y Samonte 1986; Brouette-Lahlou et al. 1999). Estos estudios son necesarios de realizar en gatos adultos gonadalmente intactos, como parte del mapeo de la importancia de las diversas glándulas cutáneas de esta especie, sus secreciones y el comportamiento de marcado asociado en su sistema de comunicación química (Pageat y Gaultier 2003).

Los resultados del presente estudio, en conjunto con estudios anteriores, vuelven a plantear, e incluso enfatizan, la cuestión aún sin resolver sobre cuál es la función de la conducta de Flehmen. La atractiva pero temprana idea de que la conducta de Flehmen junto con el órgano vomeronasal y el sistema olfatorio accesorio, sirve exclusivamente para una función sexual mediada por el olfato (principalmente en machos), debe ser replanteada. Si bien, esto puede seguir siendo un aspecto importante de la conducta de Flehmen, su función ahora parece ser más amplia. Debido a las observaciones realizadas en otros estudios, donde hembras de gato responden aparentemente no con la conducta de Flehmen en respuesta a olor corporal de sus propias crías (datos propios no publicados; cf. Bánszegi et al. 2017), una posibilidad es que esta conducta sirva para obtener más información sobre el olor corporal de sus coespecíficos ajenos a su entorno, activando el sistema olfatorio accesorio, es decir, si un animal detecta el olor de un coespecífico desconocido a través de su sistema olfatorio principal, realiza la conducta de Flehmen para mejorar el transporte de moléculas al órgano vomeronasal para la transmisión de información al bulbo olfatorio accesorio y las vías centrales asociadas (Meredith 1983). Sin embargo, esta posición sigue siendo especulativa y debe investigarse, probando sistemáticamente la conducta de Flehmen en gatos adultos al olor de congéneres familiares y desconocidos.

9. Conclusiones

Los resultados de este estudio demuestran claramente que la conducta de Flehmen en el gato doméstico no se limita a un contexto sexual, sino que debe considerarse parte del sistema de comunicación química de esta especie en general. Sin embargo, su función sigue siendo incierta. Se requiere de más hipótesis que nos ayuden a proponer estudios con tamaños de muestras más grandes para saber si existen diferencias significativas en relación con las diferentes categorías de individuos, por ejemplo, animales intactos gonadalmente en respuesta al olor de animales castrados. Además, un estudio adicional sobre las diferencias existentes entre la presencia de la conducta de Flehmen ante estímulos odoríferos de mamíferos

cercanamente relacionados taxonómicamente, como otros felinos, en comparación con especies no tan relacionadas taxonómicamente, ya que esto puede contribuir a identificar la naturaleza química de las pistas químicas que provocan la conducta de Flehmen.

10. Bibliografía

Agosta WC (1992) *Chemical Communication: The Language of Pheromones*. WH Freeman, San Francisco, USA.

Albone ES (1984) *Mammalian Semiochemistry: The Investigation of Chemical Signals Between Mammals*. John Wiley, Chichester, UK.

Allen ML, Wittmer HU, Wilmers CC (2014) Puma communication behaviours: understanding functional use and variation among sex and age classes. *Behaviour* 151:819–840. <https://doi.org/10.1163/1568539X-00003173>

Arteaga CML, Martínez - Gomez M, Guevara- Gúzman R, Hudson R (2007). Chemical communication in domestic mammals. *Vet Mex.* 38: 105 - 123.

Bánszegi O, Jacinto E, Urrutia A, Szenczi P, Hudson R (2017) Can but don't: olfactory discrimination between own and alien offspring in the domestic cat. *Anim Cogn* 20:795–804. ISSN: 1435-9448 doi:10.1007/s10071-017-1100-z

Black-Cleworth P, Verberne G (1975) Scent-marking, dominance and flehmen behavior in domestic rabbits in an artificial laboratory territory. *Chem Sens Flav* 1:465–494.

Blake R (1979) The visual system of the cat. *Perception Psychophysics* 26:423–448.

Bourgeois H, Elliott D, Marniquet P, Soulard Y(2006) Dietary behavior of dogs and cats. *Bull Acad Vet Fr* pp:12-34.
<https://doi.org/10.4267/2042/47848>

Bradbury JW, Vehrencamp SL (2011) *Principals of Animal Communication*. Sinauer Associates, Sunderland, Massachusetts, USA.

Bradshaw JW, Goodwin D, Legrand-Defréтин V, Nott HM (1996) Food selection by the domestic cat, an obligate carnivore. *Comp Biochem Physiol A: Physiol* 114:205–209. doi: 10.1016/0300-9629(95)02133-7.

Bradshaw JW, Cameron-Beaumont CL (2000) The signalling repertoire of the domestic cat and its undomesticated relatives. In: Turner DC, Bateson P (Eds) *The Domestic Cat: the Biology of its Behaviour*, (Second Ed) pp 68–93. Cambridge University Press, Cambridge, UK.

Breer H, Fleischer J, Strotmann J (2006) The sense of smell: multiple olfactory subsystems. *Cell Mol Life Sci* 63:1465–1475.

Breipohl W (Ed) (1986) *Olfaction and Endocrine Regulation*. IRL Press, London, UK.

Brennan PA (2001) The vomeronasal system. *Cell Mol Life Sci* 58:546–555

Brouette-Lahlou I, Godinot F, Vernet-Maury E (1999) The mother rat's vomeronasal organ is involved in detection of dodecyl propionate, the pup's preputial gland pheromone. *Physiol Behav* 66:427–436. doi: 10.1016/s0031-9384(98)00334-5.

Brown RE, Macdonald DW (Eds) (1985) *Social Odours in Mammals*. Oxford University Press, Oxford, UK.

Buesching CD (Ed) (2019) *Chemical Signals in Vertebrates Vol 14*. Springer, Switzerland.

Crowell-Davis S, Houpt KA (1985) The ontogeny of flehmen in horses. *Anim Behav* 33:739–745.

Dagg AI, Taub A (1970) Flehmen. *Mammalia* 34:686–695.

Deutsch JC, Nefdt R J (1992). Olfactory cues influence female choice in two lek-breeding antelopes. *Nature* 356:596–598.

Doty RL (Ed) (1976) *Mammalian Olfaction, Reproductive Processes and Behavior*. Academic Press, New York, USA.

Doty RL (1986) Odour-guided behaviour in mammals. *Experientia* 42:257–271.
<https://doi.org/10.1016/j.cell.2015.04.052>

Dusenbery DB (1992) *Sensory Ecology: How Organisms Acquire and Respond to Information*. WH Freeman and Company, New York, USA.

Eisenberg JF, Kleiman DG (1972) Olfactory communication in mammals. *Annu Rev Ecol Syst* 3:1–32.
<https://doi.org/10.1146/annurev.es.03.110172.000245>

Estes RD (1972) The role of the vomeronasal organ in mammalian reproduction. *Mammalia* 36:315–338.

Evans C (2003) *Vomeronasal Chemoreception in Vertebrates: A Study of the Second Nose*. Imperial College Press, London, UK.

Feldman H (1994) Methods of scent marking in the domestic cat. *Can J Zool* 72:1093–1099.

Fernández Y, Arteaga L, Zepeda JA, Rödel HG, Hudson R, Bautista A (in press) Stable individual differences in the frequency of chin-marking behavior across development in the domestic rabbit. *Ethology* doi:10.1111/eth.13285

Griffiths PR, Brennan PA (2015) Roles for learning in mammalian chemosensory responses. *Horm Behav* 68:91–102.
doi:10.1016/j.yhbeh.2014.08.010

Halpern M (1987) The organization and function of the vomeronasal system. *Ann Rev Neurosci* 10:325–362.

Halpern M, Martínez-Marcos A (2003) Structure and function of the vomeronasal system: an update. *Prog Neurobiol* 70:245–318.

Halsey LG, Curran-Everett D, Vowler SL, Drummond GB (2015) The fickle *P* value generates irreproducible results. *Nature Methods* 12:179–185. <https://doi.org/10.1038/nmeth.3288>

Hart BL (1983) Flehmen behavior and vomeronasal organ function. In: Müller-Schwarze D, Silverstein RM (Eds) *Chemical Signals in Vertebrates* 3, pp 12-19. Springer, Boston, USA. https://doi.org/10.1007/978-1-4757-9652-0_5

Hart BL, Leedy MG (1987) Stimulus and hormonal determinants of flehmen behavior in cats. *Horm Behav* 21:44–52. [https://doi.org/10.1016/0018-506X\(87\)90029-8](https://doi.org/10.1016/0018-506X(87)90029-8)

Hart LA, Hart BL (1987) Species-specific patterns of urine investigation and Flehmen in Grants Gazelle (*Gazella granti*), Thomson's Gazelle (*Gazella thomsoni*), Impala (*Aepyceros melampus*) and Eland (*Taurotragus oryx*). *J Comp Psychol* 101:299–304.

Henderson J, Altieri R, Müller-Schwarze D (1980) The annual cycle of flehmen in black-tailed deer (*Odocoileus hemionus columbianus*). *J Chem Ecol* 6:537–547.

Hudson R (1985) Do newborn rabbits learn the odor stimuli releasing nipple-search behavior? *Dev Psychobiol* 18: 575-585 ISSN: 00121630 doi:10.1002/dev.420180612

Hudson R, Distel H (1983) Nipple location by newborn rabbits: behavioural evidence for pheromonal guidance. *Behaviour* 85:260-275 ISSN: 0005-7959 doi:10.1163/156853983X00255

Hudson R, Distel H (1990) Development of olfactory function in newborn rabbits: inborn and learned responses. In Døving KB (Ed) *Proceedings of the 10th International Symposium on Olfaction and Taste*, pp 216–224, GCS A/S, Oslo, Norway.

Hudson R, González-Mariscal G, Beyer C (1990) Chin-marking behavior, sexual receptivity, and pheromone emission in steroid-treated, ovariectomized rabbits. *Horm Behav* 24:1–13. [https://doi.org/10.1016/0018-506X\(90\)90022-P](https://doi.org/10.1016/0018-506X(90)90022-P)

IBM Corp. Publicado en 2017. IBM SPSS Statistics para Windows, versión 25.0. Armonk, Nueva York.

Jacinto E, Szenczi P, Hudson R, Bánszegi O (2019) Olfactory discrimination between litter mates by mothers and alien adult cats: lump or split? *Anim Cogn* 22:61–69.

<https://doi.org/10.1007/s10071-018-1221-z>

Johnston RE, DelBarco-Trillo J (2009) Communication by chemical signals: Behavior, social recognition, hormones and the role of the vomeronasal and olfactory systems. *Horm Brain Behav Online* 395–441.

<https://doi.org/10.1016/B978-008088783-8.00011-5>

Keller M, Lévy F (2012) The main but not the accessory olfactory system is involved in the processing of socially relevant chemosignals in ungulates. *Front Neuroanat*

<http://doi.org/10.3389>

Kelliher KR (2007) The combined role of the main olfactory and vomeronasal systems in social communication in mammals. *Horm Behav* 52:561–570.

<https://doi.org/10.1016/j.yhbeh.2007.08.012>

Keverne EB (1983) Pheromonal influences on the endocrine regulation of reproduction. *Trends Neurosci* 6:381–384.

Knappe VH (1964) Zur Funktion des Jacobsonschen Organs (Organo vomeronasale Jacobsoni). *Der Zoologische Garten* 28:188–194.

Ladwig J, Price EO, Hart BL (1980) Flehmen in male goats: role in sexual behavior. *Behav Neural Biol* 30:312–322.

Laska M, Hudson R (1995) Ability of female squirrel monkeys (*Saimiri sciureus*) to discriminate between conspecific urine odours. *Ethology* 99:39–52. ISSN 0179-1613.

Löfstedt C, Wahlberg N, Millar JG (2016) Evolutionary patterns of pheromone diversity in Lepidoptera. In Allison J & Cardé R (Eds) *Pheromone Communication in*

Moths: Evolution, Behavior and Application, pp. 43–78. University of California Press, Berkeley, USA.

Marinier SL, Alexander AJ, Waring GH (1988) Flehmen behaviour in the domestic horse: discrimination of conspecific odours. *Appl Anim Behav Sci* 19:227–237. [https://doi.org/10.1016/0168-1591\(88\)90003-2](https://doi.org/10.1016/0168-1591(88)90003-2)

Martínez-Byer S, Urrutia A, Szenczi P, Hudson R, Bánszegi O (2020) Evidence for individual differences in behaviour and for behavioural syndroms in adult shelter cats. *Animal* 10:592. doi:10.3390/ani10060962

McBride R, McBride C (2010) Florida panther flehmen response recorded at baited trail camera site. *Southeast Nat* 9:629–631. <https://doi.org/10.1656/058.009.0319>

Mellen JD (1993) A comparative analysis of scent-marking, social and reproductive behavior in 20 species of small cats (*Felis*). *Integr Comp Biol* 33:151–166. <https://doi.org/10.1093/icb/33.2.151>

Meredith M (1983) Sensory physiology of pheromone communication. In Vandenberg JG (Ed) *Pheromones and Reproduction in Mammals*, pp 200–252. Academic Press, New York, USA.

Miyazaki M, Nishimura T, Hojo W, Miyazaki T, Laine RA, Yamashita T (2017) Potential use of the domestic cat (*Felis catus*) urinary extracts for manipulating the behavior of free-roaming cats and wild small felids. *Appl Anim Behav Sci* 196:52–60.

Moore CI, Samonte BR (1986) Preputial glands of infant rats (*Rattus norvegicus*) provide chemosignals for maternal discrimination of sex. *J Comp Psychol* 100:76–80. <https://doi.org/10.1037/0735-7036.100.1.76>

Mucignat-Caretta C, Redaelli M, Caretta A (2012) One nose, one brain: contribution of the main and accessory olfactory system to chemosensation. *Front Neuroanat* 6: Art.46/1. doi:10.3389/fnana.2012.00046

Mykytowycz R (1972) The behavioural role of the mammalian skin glands. *Naturwissenschaften* 4:133–139.

Natoli E (1985) Behavioural responses of urban feral cats to different types of urine marks. *Behaviour* 94:234–243.

O'Brien PH (1982) Flehmen: its occurrence and possible functions in feral goats. *Anim Behav* 30:1015–1019.

Pageat P, Gaultier E (2003) Current research in canine and feline pheromones. *Vet Clin North Am Small Anim Pract* 33:187–211.

[https://doi.org/10.1016/S0195-5616\(02\)00128-6](https://doi.org/10.1016/S0195-5616(02)00128-6)

Péter A (2017) Solomon coder: a simple solution for behavior coding. (Version Beta 17.03.22). <http://solomoncoder.com/>

Petrulis A (2013) Chemosignals, hormones and mammalian reproduction. *Horm Behav* 63:723–741. <https://doi.org/10.1016/j.yhbeh.2013.03.01>

Petrulis A (Ed) (2015) Special Issue: Chemosignals and Reproduction. *Horm Behav* 68: 1–144

Pillay P, Manger PR (2007) Order-specific quantitative patterns of cortical gyrification. *Euro J Neurosci* 25:2705–2712. <https://doi.org/10.1111/j.1460-9568.2007.05524.x>

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. ISSN: 0012-1630
doi:10.1002/dev.20401

Raybaut B (2009). Anaconda Python Software Foundation.
<https://docs.python.org/3/copyright.html>

Reinhardt V. (1983). Flehmen, mounting and copulation among members of a semi-wild cattle herd. *Anim Behav* 31:641–650.

Salonen M, Vapalahti K, Tiira K, Mäki-Tanila A, Lohi H (2019) Breed differences of heritable behaviour traits in cats. *Sci Reports* 9:7949. doi:10.1038/s41598-019-44324-x

Scalia F, Winans SS (1975) The differential projections of the olfactory bulb and accessory olfactory bulb in mammals. *J Comp Neurol* 161:31–56.

Schaller GB (1967) *The Deer and the Tiger*. University of Chicago Press, Chicago, USA.

Siegel S, Castellan NJ (1995) *Estadística No Paramétrica Aplicada a las Ciencias de la Conducta* (Cuarta edición en español), Editorial Trillas, México

Stoddart DM (1980) *The Olfactory System of Vertebrates*. Chapman and Hall, London, UK.

Szenczi P, Velázquez-López ZI, Urrutia A, Hudson R, Bánszegi O (2019) Perception of the Delboeuf illusion by the adult domestic cat (*Felis silvestris catus*) in comparison with other mammals. *J Comp Psychol* 133:223–232. doi:10.1037/com0000152

Tyler SJ (1972) The behaviour and social organization of the New Forest Ponies. *Anim Behav Monogr* 5:87–196. [https://doi.org/10.1016/0003-3472\(72\)](https://doi.org/10.1016/0003-3472(72))

Vandenbergh JG (Ed) (1983) *Pheromones and Reproduction in Mammals*. Academic Press, New York. USA.

Verberne G (1970) Beobachtungen und Versuche über das Flehmen katzenartiger Raubtiere. *Zeitschrift Tierpsychol* 27:807–827.

Verberne G (1976) Chemocommunication among domestic cats, mediated by the olfactory and vomeronasal senses. II. The relation between the function of Jacobson's organ (vomeronasal organ) and Flehmen behaviour. *Zeitschrift Tierpsychol* 42:113–128.

Verberne G, de Boer J (1976) Chemocommunication among domestic cats, mediated by the olfactory and vomeronasal senses: I. Chemocommunication. *Zeitschrift Tierpsychol* 42:86–109. <https://doi.org/10.1111/j.1439-0310.1976.tb00958.x>

Wyatt TD (2003) *Pheromones and Animal Behaviour: Communication by Smell and Taste*. Cambridge University Press, Cambridge, UK.

Wysocki CJ. (1979) Neurobehavioral evidence for the involvement of the vomeronasal system in mammalian reproduction. *Neurosci Biobehav Rev* 3:301–341.

Zilles K, Palomero-Gallagher N, Amunts K (2013) Development of cortical folding during evolution and ontogeny. *Trends Neurosci* 36:275–284. doi:10.1016/j.tins.2013.01006