



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA
DE MÉXICO

FACULTAD DE CIENCIAS

**CONDUCTA DEL PERRO DOMÉSTICO (*Canis lupus familiaris*)
DURANTE EL AMAMANTAMIENTO:
USO DE LOS PEZONES**

T E S I S

QUE PARA OBTENER EL TÍTULO DE:

B I Ó L O G A

P R E S E N T A :

MARISE LILIAN TREJO ELIZALDE



TUTORA: DRA. ROBYN ELIZABETH HUDSON

2013

Hoja de datos del jurado

1. Datos del alumno

Trejo
Elizalde
Marise Lilian
30 89 14 44
Universidad Nacional Autónoma de
México
Facultad de Ciencias
Biología
304197901

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
Hugh Michael
Drummond
Durey

5. Datos del sinodal 3

MVZ, MPA, Dipl Esp EC
Alberto
Tejeda
Perea

6. Datos del sinodal 4

Biol, Etóloga Clínica Veterinaria
Katia Aimeé
Olea
Wagner

7. Datos del trabajo escrito.

Conducta del perro doméstico (*Canis lupus familiaris*) durante el amamantamiento:
uso de los pezones
48 p
2013

*En memoria de mis
adoradísimas bestias.*



Entre ellas:



Cuddles



Frankie



Pelitos

*Gracias por acompañarme durante
esta vida, o parte de ella, y mantener
mi inspiración.*



Descansen en paz...

Agradecimientos...

Llegado este momento uno piensa en tantos seres que, implicados o no en el trabajo mismo, merecen ser recordados... cierto es que no todos serán mencionados... sobre todo porque no leerán esta hermosísima tesis...

Quiero iniciar con aquellos seres que me ayudaron a tener listo este trabajo que aunque sencillo fue a su vez bastante complicado:

Robyn (Dra. Robyn Elizabeth Hudson), gracias por pensar en este proyecto y aceptarme en tu laboratorio. Por ser tan emotiva cada vez que platicamos, pocas personas son tan apasionadas en su trabajo como lo eres tú. Gracias por estar tan concentrada y despistada a la vez, tan enfocada y a la vez tan volátil, llena de imaginación y tan creativa... Por ser un ejemplo a seguir y ayudarme en esta labor y etapa de mi vida, porque ahora que veo atrás llevamos ya unos años de conocernos y convivir, espero continuemos colaborando en la vida y, parte de ella, la ciencia. Gracias por enseñarme tanto y hacer que me enseñara sola a algunas otras cosas, en fin, gracias por ser mi tutora!

Lulú (Dra. María de Lourdes Arteaga Castañeda), gracias por ser una importante colaboradora en el PuppyTeam y además ser mi sinodal. Por conseguir la mayoría de las camadas y filmarlas. Por ser tan atenta y amable. Gracias por ayudarme con mis dudas.

Dr. Hans Distel, aunque imaginario para mi, sé que existes en algún lugar del planeta. Gracias por ayudarme con mis resultados descriptivos, pues sin ti no serían tan bellos, y por platicar con Robyn sobre el proyecto y dar ideas al respecto.

Heiko (Dr. Heiko G. Rödel), gracias por ayudarme con la estadística pues de otra manera no sería tan formal ni parecerían resultados reales. Por enseñarme principios del programa R, sencillo pero bello, espero un día usarlo tan hábilmente como tú. Gracias, además, por ser una persona tan sencilla y humilde, me has recordado ese aspecto tan importante en un mundo tan frío.

Caro (Carolina Rojas Castañeda), gracias por tu ayuda técnica en general, en los trámites, en la búsqueda de artículos, en cuestiones del laboratorio y en toda petición que te llegué a hacer. Gracias además por esas pequeñas pláticas tan amenas.

Dany (Daniel Cárdenas Vargas), gracias amigo por ser parte del PT e involucrarme en este infierno! Jajaja! Gracias a ti caí en este magnífico laboratorio y maravilloso camino de la vida. Gracias por presentarme ese pequeño pero increíble Curso de Educacion Canina con

bases Etológicas, ahí comenzaron a revolotear muchas ideas en mi mente. Aunque formes parte de este apartado, quiero agradecerte también por ser un gran amigo (literal!!! jiji) por todas esas divertidas charlas y las del mal también, que sin ellas probablemente hubiera hecho caso a mi orgullo y no hubiera vivido cosas tan bellas y probablemente no hubiera aprendido tanto.

Dan (Rubén Daniel González Cervantes), te agradezco tu aporte al PT y al proyecto. Gracias además por esos buenos consejos para realizar la tesis y todos esos trámites tan molestos que la titulación implica.

Dr. Amando Bautista Ortega, gracias por contribuir al manejo y colecta de los datos. Y por ser tan amable y recibirnos en Tlaxcala junto con la Dra. Margarita Martínez Gómez.

M. en C. Joel Flores Bonilla, que aunque no lo conozco sé que es parte importante de este estudio al contribuir en el reclutamiento de propietarios de las camadas y por lo tanto sujetos de estudio.

A los propietarios de las camadas, por permitirnos acceder a estas. En especial a Monse (Monserrat Suárez Rodríguez), porque, además de ser la primera en ayudarnos, me diste a, un miembro muy importante de mi familia, Ruani, que aunque latoso es un amor, y a la pequeña y linda Coquita, que quedó en manos de una gran familia.

Katia (Biol. Katia Aimée Olea Wagner), porque, aunque en extrañas circunstancias, accediste a ser mi sinodal. Por tratarme como si nos conociéramos hace tiempo. Por ser tan humana y darme un consejo muy importante y algunos aspectos a considerar en mi futuro. Espero este sea sólo el inicio y pueda contar contigo en colaboraciones futuras.

M. en P. A. Alberto Tejeda Perea, por ser tan accesible y ser mi sinodal. Por darme comentarios sencillos pero muy atinados.

Hugh (Dr. Hugh Michael Drummond Durey), por ser mi sinodal y darle suspenso a este complicado proceso. Por enseñarme aún más en un punto en el que creí ya no entraría en mi cerebro. Gracias, además, por resaltar aspectos en los que debo trabajar personalmente.

Perritos (*Canis lupus familiaris*), tan cerca pero tan lejos. Después de este acercamiento que provocó indagara más sobre ustedes, me doy cuenta de que la mayoría no los comprendemos del todo. Que incluso gente como yo que ha vivido con ustedes toda la vida no los conoce adecuadamente. Mucha gente no los atiende como debería y eso es probablemente lo más doloroso. Espero sus vidas sean cada vez mejores y estén bien valoradas! Ojalá los interpretemos adecuadamente en éste y en trabajos futuros, por ahora

parece que vamos bien. Gracias por ser tan interesantes, nobles y hermosos. Benditos sean!!! :P

Las personas que aunque no tienen una gran aportación al escrito (y lo digo por su gran apoyo moral mientras lo realizaba), si la tienen en mi vida y es por ello que les agradezco enormemente:

Papá, Mamá, Gaby, Diego, Sol. Sin ustedes me faltaría un tercio de lo que soy hasta ahora. Gracias por darme esta vida y compartirla.

Jess, mi otra hermana! Sin ti parte de mi se hubiera perdido. Gracias por estar a mi lado, no siempre físicamente pero siempre presente. Por todas nuestras vivencias. Por crecer conmigo. Por perderte en las luces cual mosca! Jajaja! Gracias por integrarte a mi familia e integrarme a la tuya (Gracias a tus padres (Ceci y Gabriel, QEPE), a Paola y a Maritza por ello también).

Painapul, porque las piñas siempre serán para las niñas. Gracias por ser mi súper amigui! Siempre seremos amigas aunque otras personas crean que eso “no is possible”! Las B'sE'sP'sTT estamos adaptadas para la vida en cualquier ambiente! Y además somos bien PRO! Jajaja! Gracias por todo Ppl! Por las suposiciones, las preguntas a las frescas, las charlas en cuadernos, las disposiciones, por ser tan rebelde (porque sin rebeldía no hay logros), por estar siempre que te necesito, por escucharme y aconsejarme, por inventar, implementar y apegarte a nuestras reglas de amistad y vida, por más raro que suene y sea.

Kryzpy, la Reina, gracias por tomar todas las decisiones... qué haríamos sin ti? Ya en serio, porque esto es muy serio. Gracias por tantas vivencias, por preguntarme cómo me siento, por compartir tu sabiduría conmigo, por iniciar nuestras tradiciones, por ser un gran amigo desde el principio de nuestra historia, por ser el padre de mis gemelitos...jajaja! Por eso y mucho más gracias amegüeto!

Marky, la Princesa, gracias por ser tan buen amigo y enseñarme que pase lo que pase siempre se puede seguir adelante. Por iluminarme con la existencia del PMPBR y estar viviendo esa linda experiencia junto conmigo. Por ser tan abierto al platicar y en ocasiones tan inocente.

Komadre, gracias por enseñarme tantas cosas y seguir en mi vida. Espero la distancia no haga de las tuyas.

Karlisle, Nach, Marth, Emily, Juls, Bobby, Vaka, M11, Pao, Chainis, Carlitos (QEPD), Karina, Eve, Nub, Ivón, Gerson, Pebbels, Marikita, Navalys, Elian, Clau... and so on... Perdonen por mencionarlos así pero es cuestión de locura. Gracias por formar parte de mi y mi vida. Los quiero, sigamos o no en cercanía.

Silvia (Dra. Silvia Castillo Argüero), que me enseñaste lo más importante de la ciencia: depende.

Dr. Antonio Lazcano, gracias por aceptarme en tu laboratorio y grupo de trabajo. Por ser un magnífico, carismático e interesante ser humano con el cual he podido tener la dicha de convivir.

Arturo (Dr. Arturo Carlos II Becerra Bracho), por ser tan amable y ayudarme a tener mi servicio socialista, además de haberme incluido al laboratorio. Gracias también por aceptarme en tu casa.

A todos aquellos profesores que me formaron, en general y como bióloga, gracias.

Siendo la economía un aspecto importante para el desarrollo de muchas cosas en la vida, en este caso de la ciencia, agradezco:

Al CONACyT (48692-Q) y al PAPIIT (IN223910-3), gracias por su apoyo a los proyectos de investigación y a mi persona directamente.

Y, finalmente:

Bini, siendo tú la persona más importante en mi vida del amor, gracias por estar a mi lado en las buenas, neutrales y malas del infierno infernal. Gracias por ayudarme a reconsiderar mi ser y hacer más dulce mi acercamiento a lo divino. Próximamente el camino por el que hemos andado me llevará de una u otra manera al nirvana y espero lo disfrutemos juntos. Gracias por enseñarme tantas cosas. Te agradezco que me impulsaras en cuestiones que no había considerado y por hacer más interesantes las que creí sencillas. Por ayudarme a revalorar varios aspectos de mi interior y exterior. Pase lo que pase siempre representarás el amor en mi vida, mi amor. Gracias por ser especial, acompañarme y apoyarme en esta etapa de la vida. Espero lo logremos. Te amo.

Mi misma, me agradezco porque, aunque ahora desquiciada, lo logré... :D

Que divertido es escribir agradecimientos, sólo uno sabe a qué se refiere...

Índice

Resumen

1. Introducción.....	1
1.1. Amamantamiento	2
1.2. El perro doméstico como modelo de estudio	7
1.3. Desarrollo temprano del perro	8
2. Objetivo.....	11
3. Objetivos particulares.....	11
4. Método.....	12
4.1. Animales	12
4.2. Procedimiento	13
4.3. Conductas registradas	14
4.4. Manejo y análisis de los datos	16
5. Resultados.....	21
5.1. Conductas en el contexto del amamantamiento	21
5.1.1. Madres	21
5.1.2. Cachorros	22
5.2. Uso de los pezones	25
5.2.1. ¿Gradiente en el uso de los pezones?	25
5.2.2. ¿Uso individual de pezones particulares?	27
5.2.3. ¿El patrón del uso individual de los pezones predice el crecimiento de los cachorros?	31
6. Discusión	33
6.1. Resultados principales con relación a los objetivos	33
6.2. Consideraciones críticas de métodos y validéz e interpretación de los resultados	34
6.3. Preguntas y sugerencias para estudios a futuro	34
7. Conclusiones.....	37
8. Referencias.....	38
9. Anexos.....	47
Anexo 1. Ejemplo de una hoja de registro	
Anexo 2. Artículo publicado en la revista <i>Ethology</i>	

Resumen

El amamantamiento es un contexto de gran relevancia en la vida de los mamíferos, en el cual es posible estudiar la competencia entre hermanos y sus posibles consecuencias en las diferencias en el comportamiento de los individuos a largo plazo, su fisiología e historias de vida. Hay, sin embargo, pocos estudios acerca de la conducta de succión de las crías incluso en especies tan accesibles como lo es el perro doméstico. En un primer acercamiento, se grabó la conducta de succión de 47 cachorros de 10 camadas pertenecientes a varias razas durante el primer mes posnatal antes del destete. El patrón en el uso de los pezones fue muy similar entre las diferentes camadas. Los cachorros mostraron una ligera “preferencia” por las filas de pezones centrales, solían cambiar de pezón a menudo durante las sesiones de amamantamiento y no mostraron evidencia referente al uso constante de pezones particulares, en el que cada cachorro usara principalmente 1 ó 2 pezones particulares como se observa en especies mejor estudiadas como el cerdo o gato. Los resultados de este estudio proveen un recordatorio sobre la diversidad de patrones de succión de las crías de mamíferos altriciales y el requerimiento de mayor información para poder comparar y comprender los mecanismos de tales diferencias, además de sus posibles implicaciones para los individuos a largo plazo y su contribución a las historias de vida.

1. Introducción

La mayoría de los mamíferos crece en compañía de hermanos, ya sea de la misma o de diferente edad, por lo tanto es de esperarse que las relaciones entre ellos formen una parte importante del ambiente en el que se desarrollan. Esto es evidente sobre todo en especies politocas con crías altriciales (Hudson & Trillmich 2008), desde marsupiales, insectívoros, lagomorfos y roedores hasta carnívoros.

Sin embargo, existe poca información sobre la conducta de los mamíferos neonatos bajo condiciones naturales o semi-naturales (revisiones en Mock & Parker 1997; Drummond 2006; Hudson & Trillmich 2008; Hudson *et al.* 2011). Lo cual es comprensible dada la dificultad de observarlos, pues la mayoría son de hábitos nocturnos y muchos de ellos cuidan a sus crías en lugares fuera del alcance de nuestra vista, es decir, en nidos cubiertos, madrigueras bajo tierra, cavidades en árboles o en marsupios (Mock & 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 & Parker 1997; Drummond 2006; Rödel *et al.* 2009; Hudson *et al.* 2011; Reyes-Meza *et al.* 2011; Rödel & Monclús 2011).

Hasta hace poco se ha centrado la atención principalmente en las interacciones madre-cría y sus posibles consecuencias a largo plazo en el desarrollo individual, lo cual está cambiando al notar que en muchas especies, sobre todo bajo condiciones naturales, las crías pasan más tiempo con sus hermanos que con su madre. Es por ello que es muy probable la influencia entre hermanos tanto en su crecimiento como supervivencia. Además, las relaciones entre hermanos posiblemente juegan un papel importante en la formación de los fenotipos individuales, ya sea morfológico, fisiológico o conductual. Por ello, el estudio de las interacciones entre crías es básico para la comprensión del desarrollo conductual tanto de las camadas como de los individuos (Hudson & Trillmich 2008; Hudson *et al.* 2011). Una parte importante del tiempo que las crías pasan con sus hermanos ocurre en el amamantamiento, haciendo clara la influencia que las interacciones entre hermanos podría tener en una actividad de suma importancia en la que el acceso a un recurso vital, la leche, está implicado y por el cuál las crías suelen competir (Mendl 1988; Mock & Parker 1997; McGuire 1998; Drummond *et al.* 2000; McGuire & Sullivan 2001; Sulloway 2001; Bautista

et al. 2003; 2005; Conley 2004; Drummond 2006; Drake *et al.* 2008; Fey & Trillmich 2008; Hofer & East 2008; Hudson & Trillmich 2008; Rödel *et al.* 2008a, b, c; Trillmich & Wolf 2008; White 2008). Además, a pesar de la obvia importancia para el desarrollo y supervivencia, la conducta de succión ha sido descrita en detalle para relativamente pocas especies (Hudson *et al.* 2009).

1.1. Amamantamiento

El amamantamiento es un evento muy importante ya que de éste depende la supervivencia inicial de las crías y su adecuado crecimiento. Además, en dicho contexto existe una alta interacción social, tanto madre-cría como entre crías, siendo un importante campo de estudio.

Las hembras de todas las especies de mamíferos amamantan a sus crías y son capaces de proveer a los neonatos de todos los nutrientes necesarios a través de la leche que producen (Loudon & Racey 1987; Thorne 1995). Todos los mamíferos neonatos dependen de la leche materna durante esta primera etapa de su desarrollo posnatal, siendo la lactancia el periodo energéticamente más demandante de la reproducción de las hembras (Hanwell & Peaker 1977; Millar 1979; Loudon & Racey 1987; Oftedal & Inverson 1987; Gittleman & Thompson 1988; Reilly *et al.* 1996; Scantlebury *et al.* 2000, 2001; Speakman 2000). Es por ello que la leche representa un recurso limitante por el que las crías recién nacidas suelen competir. Evidencia de ello es la información existente en un gran número de especies sobre la correlación negativa entre tamaño de camada y la ganancia de peso de las crías (por ejemplo Rödel *et al.* 2008b; revisiones en Mendl 1988; Hudson & Trillmich 2008; Hudson *et al.* 2011), y la supervivencia de las crías. Además, las crías muestran una mayor ganancia de peso después de la muerte de algún compañero de camada (por ejemplo Drummond *et al.* 2000). Los hermanos compiten por recursos mediante su acaparamiento (*scramble competition*) o en confrontaciones directas uno a uno (*interference competition*) frecuentemente involucrando agresión (Mock *et al.* 1998 citado por Bautista *et al.* 2005).

Siendo complicado realizar estudios sobre mamíferos neonatos, dadas las dificultades mencionadas anteriormente, existen pocos estudios de conducta relacionados con el amamantamiento, particularmente en condiciones naturales o semi-naturales. Tres de las especies domésticas mejor estudiadas bajo dicho contexto son el cerdo doméstico (*Sus scrofa f. domestica*), omnívoro cuyas crías son precoces; el gato doméstico (*Felis silvestris catus*),

carnívoro cuyas crías son altriciales, y el conejo doméstico (*Oryctolagus cuniculus*), herbívoro también con crías altriciales.

Los lechones del cerdo doméstico comienzan la búsqueda de las tetas casi inmediatamente después del nacimiento (Randall 1972 citado por Rohde-Parfet & Gonyou 1988; Fraser 1980) y son capaces de competir activamente, en confrontaciones cría-cría, por el acceso a las tetas de la madre minutos después de haber nacido (Fraser 1975; Fraser & Thompson 1991; Drake *et al.* 2008). Para iniciar el amamantamiento la madre da señales mediante vocalizaciones que atraen a los lechones para succionar las tetas (Algers & Jensen 1985; Castri *et al.* 1989), emitiendo gruñidos que permiten sincronizar el comportamiento de las crías durante las sesiones (Algers & Jensen 1985; Drake *et al.* 2008), además la comunicación madre-cría es mediada por señales físicas y odoríferas (Rohde-Parfet & Gonyou 1991 citado por Drake *et al.* 2008). La madre amamanta a los lechones aproximadamente una vez cada hora y la leche está disponible por 15-20 segundos durante cada evento (Fraser 1980). Poco después del nacimiento, algunos lechones se ubican y obtienen la posesión de una teta (Hemsworth *et al.* 1976; Drake *et al.* 2008). En los primeros 3 días cada cría se orienta a una zona de 4 ó 5 tetas, de las 14 disponibles, prefiriendo una en particular sin ser completamente definitiva (Rosillon-Warnier & Paquay 1984). Sin embargo, generalmente el establecimiento de un patrón ordenado al alimentarse ocurre después de los 7 días de edad, en el que cada cría usa con mayor frecuencia 1 ó 2 tetas en particular (Donald 1937; Fraser 1975; Hemsworth *et al.* 1976; Hartsock *et al.* 1977; Jeppsen 1982; Rosillon-Warnier & Paquay 1984; Algers & Jensen 1985; Orihuela & Solano 1995; Torrey & Widowski 2006; Drake *et al.* 2008), dicho orden es denominado orden de uso de las tetas (McBride 1963). La teta que cada cría succiona predominantemente tiende a ser aquella que el lechón usó con más frecuencia durante las primeras 6 horas después de nacer (Scheel *et al.* 1977; Drake *et al.* 2008) y la mayoría de los cambios en tetas preferidas aparentemente es a tetas adyacentes (Hemsworth *et al.* 1976). La formación del orden en el uso de las tetas es progresivo, inicialmente los lechones se dirigen hacia las tetas situadas cerca de los ángulos formados por las patas y el cuerpo de la madre, mostrando una clara tendencia a moverse hacia el frente y succionar las tetas delanteras (Donald 1937; Gill & Thomson 1956; McBride 1963; Wyeth & McBride 1964; Fraser & Jones 1975; Hartsock & Graves 1976; Hemsworth *et al.* 1976; Hartsock *et al.* 1977; Jeppsen 1982; Graves 1984; Rosillon-Warnier & Paquay 1984; Fraser & Thompson 1986, 1991; pero ver Fernández-Llario & Mateos-Quesada 2005;

Drake *et al.* 2008) debido a que supuestamente producen más leche que aquellas de la zona inguinal (Gill & Thomson 1956; McBride 1963; McBride *et al.* 1965; Hafez & Signoret 1969; Fraser & Jones 1975; Jeppsen 1982). Las crías más pesadas suelen ganar las contiendas obteniendo así las tetas delanteras (Hartsock & Graves 1976). Por lo tanto, los lechones que succionan una de las 8 tetas delanteras tiene una ganancia en peso mayor que el resto de sus hermanos (Rosillon-Warnier & Paquay 1984) y ocupa un rango superior en la jerarquía de dominancia (Scheel *et al.* 1977; pero ver Newberry & Wood-Gush 1985; Puppe & Tuchscherer 1999; revisión en Hudson & Distel en prensa; por críticas sobre el método previo). La conducta de succión en los lechones incluye un periodo en el que las crías masajean la ubre previo a la eyección de la leche y succionan lento y rápido durante la eyección, y un segundo periodo en el que masajean la ubre después de la eyección de la leche (Fraser 1980; Torrey & Widowski 2006). Probablemente, las crías aprenden a reconocer la teta de la cual succionan tanto visual como olfativamente, además de reconocer a sus vecinos (McBride 1963; Jeppsen 1982), siendo el olfato, el gusto y el tacto factores influyentes en la sujeción a las tetas (Morrow-Tesch & McGlone 1990).

En el gato doméstico el comportamiento de succión se muestra inmediatamente después del nacimiento (Kovach & Kling 1967; Hudson *et al.* 2009), observándose un patrón de uso preferencial por los pezones posteriores en los primeros días de nacidos (Ewer 1959; 1961; Rosenblatt *et al.* 1971; Hudson *et al.* 2009) que es evidente desde las 12 horas de nacidos (Hudson *et al.* 2009), haciéndose cada vez más definido conforme las crías crecen. Sin embargo, aparentemente no existe ninguna relación entre la preferencia por los pezones posteriores y la calidad de éstos con respecto a producción y composición de la leche, ni tampoco en relación a la supervivencia y crecimiento de los gatitos (Jacobsen *et al.* 2004; Hudson *et al.* 2009). Se propone que el orden en el uso de los pezones existe principalmente para minimizar la competencia entre los gatitos (Ewer 1959; ver DePassillé *et al.* 1988). Los gatitos contienden, mediante empujones y zarpazos, para acceder a los pezones, estableciendo cada cría el uso preferencial de 1 ó 2 pezones particulares pasando, después del segundo día posnatal, la mayor parte del tiempo de adherencia en su pezón de rango 1 (52.5%), seguido por su pezón de rango 2 (20.5%) y el resto del tiempo (9.3%) en otros pezones (Ewer 1959; Rosenblatt *et al.* 1971; Hudson *et al.* 2009). Cuando las madres cambian su postura de amamantamiento, acostándose sobre su lado derecho o izquierdo, la mayoría de las crías (86%) continúan adhiriéndose a sus pezones de rango 1 (Hudson *et al.*

2009). Las crías que cambian de pezón usado típicamente después del cambio de postura de la madre suelen tomar el pezón opuesto o uno vecino (Hudson *et al.* 2009), siendo su olfato importante para la ubicación de los pezones de la madre (Kovach & Kling 1967; Raihani *et al.* 2009) y el tacto en la región perioral el factor determinante para la sujeción (Blass *et al.* 1988).

En el caso del conejo doméstico, la coneja se mantiene de pie sobre los gazapos durante el amamantamiento, el cual se lleva a cabo únicamente una vez cada 24 horas por aproximadamente 3 minutos (Deutsch 1957; Zarrow *et al.* 1965; Hudson & Distel 1982, 1983, 1989; Hudson *et al.* 1996, 1999a; Coureaud *et al.* 2000a; Jilge & Hudson 2001; Martínez-Gómez *et al.* 2004; Bautista *et al.* 2005; 2008; Montúfar-Chaveznava *et al.* 2012; Rödel *et al.* 2012) obteniendo leche casi exclusivamente durante el segundo minuto de cada sesión (Bautista *et al.* 2005). Las 2 filas centrales, de 2 pares de pezones, son las más productivas al final de la primera semana posnatal. A pesar de ello los gazapos no presentan un orden fijo en el uso de los pezones, ya que cambian de pezón con frecuencia; no existe agresión evidente y tampoco suelen desplazar a sus hermanos sujetos a algún pezón. Los gazapos se sujetan rápidamente a los pezones de manera aparentemente azarosa, e incluso pueden cambiar de pezón varias veces durante un mismo evento de amamantamiento (Hudson & Distel 1983; Bautista *et al.* 2005). Sin embargo, los gazapos compiten vigorosamente por los pezones mediante “empujones” al azar (mientras se abren paso en su búsqueda por los pezones) en lugar de contiendas con agresión directa de cría a cría, teniendo ventaja los más pesados (Bautista *et al.* 2005; 2008), siendo estas crías las que crecen más rápido, además de tener una mayor probabilidad de supervivencia (Coureaud *et al.* 2000b; Drummond *et al.* 2000; Bautista *et al.* 2005; 2008). Los gazapos responden rápidamente siguiendo las señales de una feromona en el vientre de la madre, que inicia y guía la conducta de búsqueda por los pezones y la posterior adherencia a éstos (Hudson & Distel 1983, 1995; Distel & Hudson 1985; Hudson *et al.* 1999b; Schaal *et al.* 2003; Bautista *et al.* 2005).

Las crías del cerdo, gato y conejo doméstico presentan comportamientos bastante diferentes durante el amamantamiento: en las crías recién nacidas tanto en el cerdo como en el gato se desarrolla rápidamente un uso particular de los pezones entre los miembros de la camada, en el que cada cría usa principalmente un pezón en particular, mientras que los gazapos aparentemente no desarrollan un orden y utilizan cualquier pezón disponible en este

corto periodo, ocurrido una vez al día durante unos minutos, en el que la madre los amamanta.

Además de los ejemplos mencionados anteriormente (cerdo y gato doméstico) las crías de varios mamíferos prefieren succionar de tetas o pezones con una ubicación particular. Por ejemplo, las ratas de Noruega *Rattus norvegicus* (Tsai 1931; Bonath 1972) prefieren las tetas centrales, pero el leopardo de las nieves *Uncia uncia* (McVittie 1978), el puma *Felis concolor* (Pfeifer 1980), los damanes *Procavia johnstoni*, *Heterohyrax brucei* (Hoeck 1977), binturongs *Arctictis binturong* (Schoknecht 1984), ratones de la pradera *Microtus ochrogaster* (McGuire 1998) y ratones de los pinos *Microtus pinetorum* (McGuire & Sullivan 2001), prefieren las tetas posteriores. En especies con sólo 2 tetas también puede haber una preferencia. Por ejemplo, la oveja del bosque de Clun (*Ovis orientalis aries*), teniendo dos corderos cada uno succiona de un lado particular de la ubre de la madre (Wallace 1948; Brown 1961, 1963; Hafez & Scott 1962 citados por Ewbank 1963). Al igual que el conejo doméstico, algunas otras especies como el ratón “saltamontes” norteamericano (*Onychomys leucogaster*) no muestran una preferencia obvia por los pares de pezones posteriores o anteriores (Moodie 1999 citado por McGuire & Sullivan 2001). La razón por la cual muchas especies prefieren ciertos pezones es desconocida (revisiones en McGuire & Novak 1984; McGuire 1998; McGuire & Sullivan 2001; McGuire *et al.* 2011). La constancia con la que los hermanos de camada de varias especies usan pezones particulares hace pensar que éstos reflejan calidad del sitio de succión (revisión en Schoknecht 1984; pero ver Rosillon-Warnier & Paquay 1984; Hudson & Distel en prensa). Sin embargo, hay poca información disponible para cualquier mamífero en el patrón espacial o temporal de disponibilidad de la leche durante el amamantamiento o de las estrategias de competencia usadas por los hermanos para obtenerla (Bautista *et al.* 2005; Drummond 2006; Hudson & Trillmich 2008).

También existen diferencias en cuanto a la tendencia de las crías de succionar consistentemente el mismo pezón o un par de pezones. Los ratones “saltamontes” norteamericanos no regresan consistentemente a la misma ubicación para succionar (Moodie 1999 citado por McGuire & Sullivan 2001). En contraste, la preferencia de uso de uno o dos pezones se presenta aparentemente asociado a aquellas especies que también prefieren los pezones de una zona determinada (como los mencionados anteriormente). Estas preferencias pueden reducir peleas entre hermanos y promover la velocidad de sujeción a los pezones, además de

permitir a cada individuo asegurar que uno o dos pezones particulares reciben la estimulación adecuada para producir suficiente leche (Ewer 1959; McBride 1963; Hartsock & Graves 1976; Fraser & Thompson 1986).

El estudio de la conducta de succión provoca interés pues el crecimiento temprano de los animales es un rasgo importante para su historia de vida (Case 1978; Stearns 1992; Arendt 1997 citados por Rödel *et al.* 2008b), un mayor crecimiento durante esta etapa afecta positivamente características relacionadas con su adecuación tales como su supervivencia (Murie & Boag 1984; Wauters *et al.* 1993; Lenihan & Van Vuren 1996; Marboutin & Hansen 1998; Rödel *et al.* 2004; Kraus *et al.* 2005 citados por Rödel *et al.* 2008b), “fuerza competitiva” (Sandell & Smith 1991 citado por Rödel *et al.* 2008b) y reproducción (Haywood & Perrins 1992; Festa-Bianchet *et al.* 2000 citados por Rödel *et al.* 2008b).

1.2. El perro doméstico como modelo de estudio

Un buen sujeto de estudio es aquel al que se tiene un fácil acceso, que permite ser observado, manipulado y, de ser el caso, que requiera cuidados sencillos. Los animales domésticos reúnen dichas características siendo así buenos modelos para la investigación conductual.

El conocimiento sobre diversos aspectos conductuales en relación al perro, carnívoro doméstico y de compañía más popular (Thorne 1995) y antiguo (Serpell 1995; Thorne 1995; Miklósi 2007a), es en su mayoría anecdótico, basándose en el proceso de domesticación de este cánido y, sobre todo, en la experiencia práctica de los expertos (Hubrecht 1995; Miklósi 2007a, b). En términos generales, poco es sabido sobre la conducta del perro doméstico neonato. La información es escasa hasta en las revistas de este campo, como “*Animal Behaviour*”, “*Behaviour*” o “*Ethology*”, en los últimos 40 años aproximadamente (Miklósi 2007b).

De acuerdo con los datos morfológicos, etológicos y cromosómicos, recientes hallazgos genéticos (Tsuda *et al.* 1997; Vilá *et al.* 1997; Randi *et al.* 2000; Savolainen *et al.* 2002 citados por Feddersen-Petersen 2007) indican que los lobos y los perros están cercanamente relacionados, siendo el lobo el único ancestro de los perros domésticos (Feddersen-Petersen 2007). A diferencia de sus congéneres de vida silvestre, los perros están disponibles y pueden estudiarse con mayor facilidad (Mekosh-Rosenbaum *et al.* 1994).

Este cánido, siendo una especie altamente social (Cafazzo *et al.* 2010) y accesible, representa un modelo viable para el estudio de las relaciones entre los miembros de la manada e incluso en neonatos, al ser una especie politoca, entre los miembros de la camada.

1.3. Desarrollo temprano del perro

El desarrollo temprano del perro puede ser dividido en una serie de cuatro etapas o periodos: neonatal, de transición, de socialización y juvenil (Scott & Fuller 1965; Scott *et al.* 1974 citados por Serpell & Jagoe 1995; Scott & Marston 1950; Freedman *et al.* 1961; Scott 1962 citados por Houpt 2005). Considerando las experiencias intrauterinas es importante mencionar también un periodo previo a estos cuatro, el prenatal (Joffe 1969 citado por Serpell & Jagoe 1995; Hepper 1996 citado por Wells & Hepper 2006).

Las experiencias vividas durante el periodo prenatal tienen influencia en el comportamiento futuro pues asegura que se den las respuestas adaptativas apropiadas en el animal neonato (Hepper 1996 citado por Wells & Hepper 2006; Hepper 2008). Por ejemplo, la exposición a un estímulo quimiosensorial, a través de la dieta de la madre, afecta las preferencias quimiosensoriales de los cachorros neonatos, prefiriendo el químico al que estuvieron expuestos durante el periodo prenatal, en comparación con aquellos que no tuvieron dicha exposición (Wells & Hepper 2006). Algunas sugerencias de las funciones del aprendizaje prenatal incluyen el reconocimiento maternal, sujeción a los pezones, la succión de los mismos, conductas alimenticias y reconocimiento social (Semke *et al.* 1995; Hudson *et al.* 1999a, b; y Hepper 1996; Schaal & Marlier 1998; Hudson & Distel 1999; Coureaud *et al.* 2002; Mennella *et al.* 2004 citados por Wells & Hepper 2006). Sin embargo, poco es sabido sobre este periodo.

Durante el periodo neonatal (0–12 días) los cachorros son indefensos y completamente dependientes de su madre (Serpell & Jagoe 1995; Jensen 2007a). En esta etapa los cachorros son sensibles a estímulos táctiles, a ciertos sabores (Thorne 1995 citado por Serpell & Jagoe 1995) y a olores (Wells & Hepper 2006), aunque sus habilidades motrices son bastante limitadas y ni sus ojos ni canales auditivos están abiertos o son funcionales (Serpell 1995). Debido al estado de inmadurez de su sistema neurosensorial, solía asumirse que los neonatos caninos eran hasta cierto punto incapaces de tener un aprendizaje asociativo (Scott & Marston 1950 citado por Serpell & Jagoe 1995). Subsecuentemente, se ha

demostrado que los cachorros neonatos pueden aprender asociaciones simples (Cornwell & Fuller 1960; Stanley 1970 citados por Serpell & Jagoe 1995).

El periodo de transición (13–21 días) se caracteriza por el incremento de las habilidades de percepción (Miklósi 2007a), visual y auditiva principalmente. Las habilidades motoras se desarrollan también y eventualmente los cachorros comienzan a caminar (Jensen 2007b). El periodo de transición se da en no más de una semana, comienza con la apertura de los ojos, entre los 13 y 16 días de edad, terminando con la apertura del canal auditivo, aproximadamente entre los 18 y 20 días, y la primera aparición de la respuesta a ruidos fuertes, el “sobresalto” auditivo. Muestran la habilidad de “gatear” hacia atrás tan bien como hacia adelante, comienzan también a pararse y caminar, aunque algo torpes. Empiezan a defecar y orinar afuera del nido, por lo que la conducta eliminativa ya no requiere la estimulación táctil, ano-genital, dada por la madre. Los cachorros también muestran cambios conductuales durante esta fase comenzándose a desarrollar los patrones de comportamiento vistos en adultos. Los cachorros en esta etapa comienzan a mostrar interés en la comida sólida, y también comienzan a jugar con sus hermanos y muestran señales sociales como gruñir y mover la cola (Serpell & Jagoe 1995; Jensen 2007b; Miklósi 2007a).

Los patrones de vocalización de “socorro” también cambian. Considerando que los cachorros neonatos gimen principalmente en respuesta al frío o al hambre, un cachorro de tres semanas también gime si se encuentra fuera del nido en un entorno desconocido, incluso si es cálido y aún si está bien alimentado (Scott & Fuller 1965; Fox 1971 citados por Serpell & Jagoe 1995). La mayor parte de estos cambios de comportamiento cobran sentido al ser considerados en el contexto de desarrollo bajo condiciones naturales. En los cachorros de lobo que viven en condiciones naturales, 2–3 semanas representan la edad en la cual salen por primera vez del oscuro interior de la madriguera (Mech 1970; Packard 2003 citados por Miklósi 2007a). Sin embargo, evidencia de estudios comparativos sugiere que este periodo de transición comienza un poco antes y se completa con mayor rapidez en lobos que en el perro doméstico (Frank & Frank 1982; 1985; Zimen 1987 citados por Serpell & Jagoe 1995).

En el periodo de socialización (15–88 días) los cachorros empiezan a realizar la mayor parte de patrones conductuales presentes en adultos, los primeros signos de agresión y lazos sociales (Braastad & Bakken 2002 citado por Jensen 2007a). Esta etapa corresponde al periodo sensitivo para el aprendizaje acerca del ambiente social: visual, auditivo, táctil, motor y de comportamiento (Miklósi 2007a).

Durante este periodo ocurre gradualmente el destete, completándose alrededor de los 60 días de edad de las crías. Para ello la madre gruñe, hace muecas o da mordidas sutiles a los cachorros de manera que impide momentáneamente los intentos de las crías por amamantarse. El nivel de agresión de la madre hacia los cachorros aumenta y el número de sesiones de amamantamiento por hora disminuye después de la tercer semana de vida de las crías (Wilsson 1984 citado por Houpt 2005). Algunas hembras suelen regurgitar alimento a sus cachorros durante el proceso de destete, entre la cuarta y sexta semana (Martins 1949; Malm & Jensen 1993; Malm 1995 citados por Houpt 2005).

Los periodos concernientes a este estudio abarcan el neonatal, el de transición e inicios de la etapa de socialización; sin embargo, para tener un mejor panorama mencioné algunas características de este último así como del prenatal. Este panorama nos da una idea del comportamiento de los cachorros. Sin embargo, no hay mucha información con respecto al periodo neonatal, tampoco en relación a un contexto de suma importancia como lo es el amamantamiento.

2. Objetivo

Describir la conducta de los cachorros de perro doméstico durante el amamantamiento, desde el nacimiento hasta el principio del destete, al final del primer mes posnatal, haciendo especial énfasis en el uso de los pezones particulares por cada individuo.

3. Objetivos particulares

1. Investigar si existe un gradiente de uso de las filas de pezones en donde unas son usadas con mayor frecuencia en comparación con las otras.
2. Investigar si cada cachorro usa con mayor frecuencia un pezón en particular.
3. Si hay pezones usados con mayor frecuencia (“preferidos”), investigar si proporcionan una mayor cantidad de leche.
4. Si hay pezones “preferidos” (usados con más frecuencia y/o por más tiempo), investigar si las crías con mayor peso los usan para alimentarse.

4. Método

4.1. Animales

Se utilizaron 10 camadas de perro doméstico de diferentes madres con un total de 47 cachorros (Tabla 1), pertenecientes ya sea a particulares (camadas 1-3, 6-10) o a criadores (camadas 4 y 5). Ocho camadas pertenecientes al estado de Tlaxcala y 2 al Distrito Federal. Durante el periodo de estudio cada camada permaneció en su hogar para mantenerla en su ambiente cotidiano y tratar de evitar así la alteración de su conducta, principalmente de la madre hacia sus crías. Las condiciones en las que se encontraba cada camada eran variables, tanto el lugar de alojamiento como la dieta de cada madre. Cinco de las camadas se mantuvieron bajo techo, dentro de la casa o departamento de su propietario, mientras que las otras 5 se encontraban en el exterior (2 en condiciones de campo y 3 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 posnatal.

Tabla 1. Características de las camadas y base de datos

Nº de la camada	Raza	Nº de partos previos	Tamaño de la camada	Cachorros fallecidos	Tamaño final de la camada (♀/♂)	Nº de sesiones	Intervalo de edad (días)
1	Terrier Escocés*	1	5	–	5 (1/4)	5	3–19
2	Mixta*	2	8	2	6 (4/2)	11	1–25
3	Mixta*	>1	5	–	5 (3/2)	4	5–14
4	Pastor Belga Malinois*	3	3	–	3 (1/2)	4	3–12
5	Pastor Alemán*	3	8	4	4 (1/3)	10	2–23
6	Pastor Alemán	1	13	5	7 (4/3)	7	2–21
7	Schnauzer Miniatura	0	8	3	5 (1/4)	10	2–27
8	Shar Pei	5	4	–	4 (–/4)	9	3-24
9	Pit Bull	>1	6	–	6 (3/3)	9	2–24
10	Schnauzer Miniatura	0	2	–	2 (1/1)	12	1–28
Total o Media:			62	14 (23 %)	47 (19/28)	8.1	2.4–21.7

* Observador presente durante la grabación de la madre y la camada (ver Método)

4.2. Procedimiento

El estudio se llevó a cabo a partir de mayo del 2010 a febrero del 2012. Las madres dieron a luz y amamantaron a sus cachorros bajo diferentes condiciones, algunos de los lugares en los que se encontraban, denominados como nidos, consistían en una manta o periódico mientras que otros eran una cama comercial para perro. Dichas condiciones no fueron estandarizadas de ningún modo por no alterar la cotidianidad de las madres, 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 completamente de la leche materna). Se realizaron 3 sesiones de observación por semana, de ser posible a la misma hora cada observación. Por cada sesión se filmó durante aproximadamente 30 minutos para su posterior análisis (81 sesiones en total, aproximadamente 40 horas).

En la 1ª sesión, lo más cercana posible al día natal (Tabla 1), se determinó el sexo de los cachorros y se les colocó un listón de color en el cuello a cada uno para su identificación individual. Para las próximas sesiones la madre fue separada de su camada, de ser posible, 1 hora antes de cada sesión con el fin de incrementar la motivación de la madre de amamantar a sus crías y de los cachorros de alimentarse al regreso de su 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. 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.

En cada sesión, el peso corporal de cada cría fue registrado antes y después del amamantamiento con el uso de balanzas digitales (al gramo más cercano). Ésto 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 (ver Bautista *et al.* 2005; Hudson *et al.* 2009). Sin embargo, el gran número de valores negativos (indicando una pérdida de peso), debidos probablemente a la estimulación ano-genital que realizó la madre (mediante el lamido de los cachorros provocando la eliminación, ya sea antes o durante el amamantamiento), impidió estimar el consumo de leche por los cachorros. Por lo que para el análisis de la ganancia de peso individual sólo se utilizó el peso inicial de cada cachorro por cada sesión como una medida del desempeño de succión de cada cría. Las 5 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 interfiriera en el comportamiento de las madres (Tabla 1, ver 6.3).

4.3. Conductas registradas

Las filmaciones se analizaron en el laboratorio anotando observaciones acerca de la camada y la sesión de amamantamiento registrando, además, por cada sesión de observación las siguientes conductas:

- Postura de la madre. De qué lado, izquierdo o derecho, se recostaba la madre o si permanecía sentada o parada durante el amamantamiento (Fig. 1). Si durante la misma sesión de amamantamiento la madre cambiaba su postura, o se levantaba, se anotaban los tiempos en que esto ocurría y su nueva posición si es que volvía a amamantar.

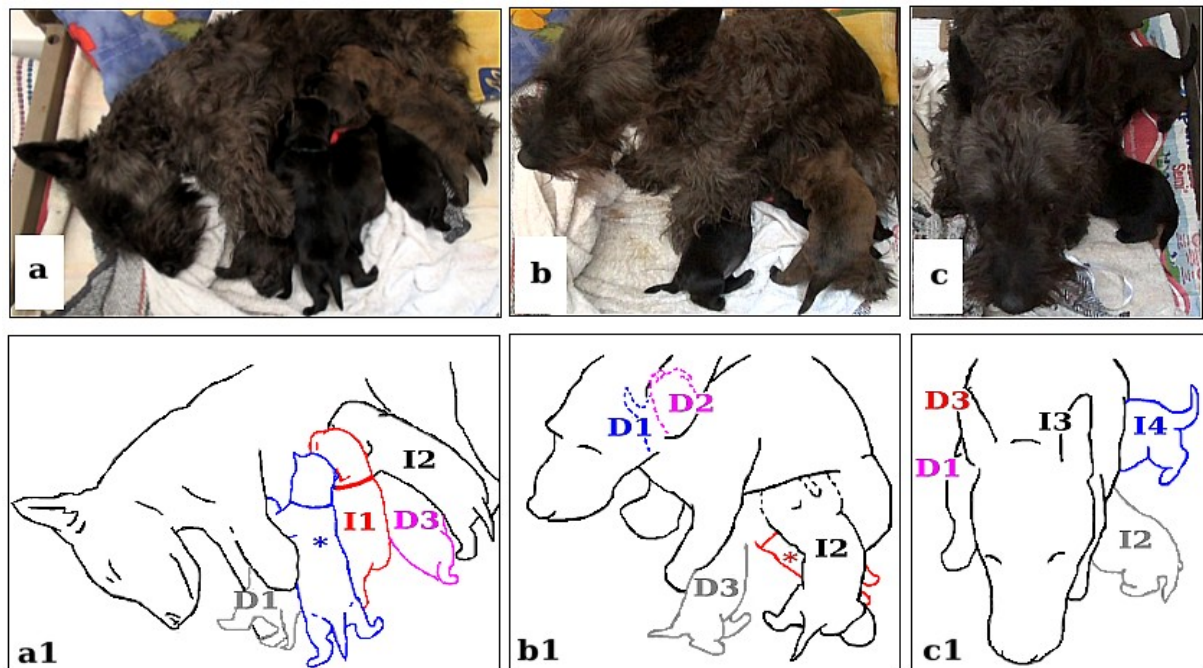


Fig. 1. Posturas que adoptaban las perras durante el amamantamiento. Ejemplo de la hembra N° 1 (Terrier Escocés) con sus cachorros.

a. Madre en la postura típica de amamantamiento. Cachorros de 10 días de edad, 4 de los 5 adheridos a un pezón cada uno.

a1. Esquema del amamantamiento que ilustra el pezón usado por cada cría (ver Fig. 2), una de ellas en proceso de búsqueda de un pezón (*).

b. Madre sentada. Cachorros de 10 días de edad, 4 de los 5 adheridos a un pezón cada uno.

b1. Esquema del amamantamiento que ilustra el pezón usado por cada cría (ver Fig. 2), una de ellas en proceso de búsqueda de un pezón (*).

c. Madre parada. Cachorros de 19 días de edad, los 5 adheridos a un pezón cada uno.

c1. Esquema del amamantamiento que ilustra el pezón usado por cada cría (ver Fig. 2).

- Uso de los pezones. Los pares de pezones fueron numerados de anterior a posterior, 1 a 4, considerando de qué lado se encontraba cada uno, izquierdo: I o derecho: D (Fig. 2). En todas las camadas se registró el inicio de sujeción (adherencia a un pezón) junto con la ubicación mencionada anteriormente, seguida del tiempo en el que la cría soltó el pezón, determinado como el fin de la sujeción. De éste modo se obtuvo la frecuencia y tiempo, en segundos, que cada cachorro permaneció sujeto a algún pezón.

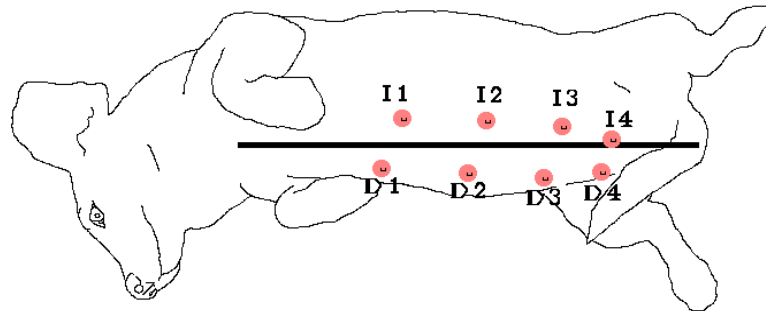


Fig. 2. Ubicación general de los pezones numerados de anterior a posterior (1–4) considerando si se encuentran del lado izquierdo (I) o derecho (D).

- Fin de sujeción. Además del tiempo se anotó la manera en que ocurría:
 - Deja (D). El cachorro soltaba el pezón.
 - Duerme (Do). Al quedarse aparentemente dormida la cría soltaba el pezón.
 - Disturbio de la madre (M). Cuando la cría soltaba el pezón debido a que la madre modificaba su postura al levantarse, estirarse, sentarse o al acicalar a los cachorros.
 - Empujón de otra cría (Em). Un cachorro presionaba con la cabeza u hocico el hocico de su hermano separándolo del pezón al que estaba sujeto.
 - Finaliza la grabación (F). El video de esa sesión terminaba.

Todas las observaciones mencionadas se anotaron en hojas de registro tomando los tiempos (ver Anexo 1 por un ejemplo). 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.

4.4. Manejo y análisis de los datos

Los datos fueron capturados en computadora con el uso de Excel para su posterior procesamiento. El análisis de los datos se realizó y está presentado en dos formas, una usando estadística descriptiva (ver Figs. 3, 4, 6 y 7) y otra con el programa R, version 2.14.2 (R Development Core Team 2012) aplicando modelos lineales de efectos mixtos (generalizados) utilizando el paquete *lme4* (Bates *et al.* 2011; ver Figs. 5, 8 y 9). En donde los modelos lineales fueron usados, se verificó la homogeneidad de varianzas y la bondad de ajuste graficando los residuos contra los valores ajustados, la normalidad de los residuos del modelo se aseguró mediante gráficas de probabilidad normal y usando la prueba de Shapiro-Wilk, y los modelos lineales generalizados se analizaron para sobredispersión (Faraway 2006). Los valores de P se calcularon por la prueba de cociente de verosimilitud basado en cambios en la desviación cuando cada término fue deshechado del modelo completo (Faraway 2006). Para los modelos de efectos mixtos significativos se calculó la Pseudo- R^2 de Nagelkerke, que puede ser usada como una medida que explica la varianza para este tipo de análisis (Nagelkerke 1991).

Primero, se analizaron los gradientes en el uso de diferentes filas de pezones (de anterior a posterior) usando los modelos lineales de efectos mixtos para los datos proporcionales con un error de distribución binomial (*logit-link*), y con la madre como factor al azar para aquellas medidas repetidas en las diferentes filas de pezones por camada. Se calcularon dos diferentes variables de respuesta: (a) el porcentaje de cachorros por camada succionando cada fila de pezones, y (b) el porcentaje de la suma del tiempo que los cachorros de cada camada succionaron en una fila determinada de pezones (ver Fig. 5). Para esto, no se usaron los datos de cada cachorro sino la proporción de cachorros de cada camada con respecto a la frecuencia del uso de las filas de pezones: como variable de respuesta (a) basada en los datos en relación a cuántos cachorros, del número total de cachorros por camada, usaron una fila particular por día; y como variable de respuesta (b) basada en la suma del tiempo total en el cual los cachorros de una camada se sujetaron a los pezones de una fila en particular en relación al tiempo total de sujeción a los pezones por sesión. Las filas de pezones (de anterior a posterior: 1–4) fueron usados como una variable de predicción (covariable).

Se analizaron los efectos lineales así como los efectos cuadráticos de la posición de las filas de pezones, este último con el fin de detectar potenciales patrones (óptimos) no lineales. Ésto se hizo con el fin de analizar parsimoniosamente tres hipótesis diferentes (contrariamente a todas las posibles diferencias en el uso de las diferentes filas): (i) Se consideró un posible incremento o decremento conforme aumentaba el número de la fila de pezones, con base en el supuesto de que los pezones de la zona anterior o posterior serían más atractivos (lo cual llevaría a una regresión lineal significativa). (ii) Se consideró un posible óptimo en el uso de las filas medias, pero sin el interés de encontrar cuál fila media era preferida, sino simplemente analizar la tendencia general (que llevaría a una regresión cuadrática no lineal significativa, implementada mediante el análisis de un efecto cuadrático de la covariable “posición de la fila de pezones”). (iii) Se consideró la posible ausencia de algún patrón de preferencia (lo que llevaría a una regresión no significativa). Como consecuencia, se usó “fila de pezones” como una variable ordinal y no como una categórica. Se estuvo al tanto de que no es una estrategia común (mas no errónea) usar una variable con un pequeño número de posibles valores como covariable, pero se decidió hacerlo así siguiendo el principio de parsimonia. Al hacerlo así, se pudieron reducir los parametros del modelo porque se analizó explícitamente para hipótesis específicas. Sin embargo, cabe resaltar que un miembro del comité examinador (H. Drummond) expresó una seria preocupación con respecto a la legitimidad de tratar datos esencialmente categóricos como ordinales. A su vez, es importante mencionar que durante algún tiempo los expertos en estadística han defendido la legitimidad de ésto cuando se presta la debida atención a la estructura del modelo mediante la realización de diagnósticos tales como lo son la revision de la bondad de ajuste, homogeneidad de la varianza, tal como se hizo en este estudio (Labovitz 1970; Arteaga *et al.* 2013; H. Rödel, Francia y C. Kraus, Alemania, comunicación personal).

Se corrieron distintos tipos de diagnósticos del modelo (bondad de ajuste, homogeneidad de la varianza) con el fin de verificar que la estructura de éste era adecuada. Además, se analizaron los posibles efectos del tiempo (semana posnatal en la que fueron hechas las observaciones; covariable), del tamaño de la camada (covariable) incluyendo sus interacciones: (i) tamaño de la camada por semana posnatal (¿los cachorros de camadas de diferente tamaño muestran la misma dinámica en el uso de los pezones a lo largo del tiempo?); (ii) tamaño de la camada por fila de pezones (¿el uso de pezones de diferentes filas es distinto por cachorros provenientes de camadas pequeñas o grandes?); (iii) tamaño de la

camada por semana posnatal por fila de pezones (¿los cachorros de camadas pequeñas/grandes muestran un patrón distinto en el uso de las filas de pezones a lo largo del tiempo?, ésto es, ¿el patrón (cuadrático) del uso de los pezones a lo largo del tiempo es consistente en cachorros pertenecientes a camadas pequeñas así como aquellos provenientes de camadas grandes?). Ya que ninguna de éstas interacciones fue significativa, fueron eliminadas del modelo con el fin de evitar que éstas interacciones no significativas enmascararan otros efectos (significativos).

Los modelos estadísticos incluyen la identidad de la madre como un factor aleatorio para ajustar los datos para las mediciones repetidas durante el periodo de estudio de hasta 28 días después del nacimiento por camada. En total, se usaron datos de 81 sesiones de observación de 10 madres distintas.

Segundo, un objetivo era probar si el patrón del uso individual de los pezones por los cachorros mostraba indicios de una “preferencia” por determinados pezones. En un primer paso, se comparó el número de pezones usados durante diferentes sesiones de amamantamiento (máximo 5, ver más adelante) por cada cachorro para examinar si los cachorros usaron sólo un pezón, o varios, por sesión (ver Fig. 8a). Subsecuentemente, se usó la frecuencia acumulada (convertida en porcentaje para el análisis) de diferentes pezones usados por cada cachorro a lo largo de las sesiones (ver Fig. 8b) para examinar si la identidad de los pezones usados por cada cachorro permanecía constante.

Para éstos análisis de uso de pezones individuales, se restringieron los conjuntos de datos a una duración máxima de 14 días posnatales para comparar a los cachorros a lo largo del tiempo considerando que tienen aproximadamente la misma edad, y para éste periodo de edad se tenía el mayor número de observaciones para la mayoría de las camadas. En total, para éste análisis, se consideraron hasta 5 sesiones de amamantamiento por camada, teniendo un total de 171 sesiones de observación con 41 cachorros de 9 camadas diferentes (una camada de 6 cachorros fue excluída debido a la carencia de datos sobre la masa corporal).

Con el fin de analizar un posible uso preferencial de pezones particulares por cada cachorro, se calculó un índice de consistencia I_c para cada cachorro (41 cachorros de 9 diferentes madres). Este índice I_c fue calculado como la frecuencia de ocurrencia cuando un pezón en particular era el preferido (dado por las medias del mayor tiempo de succión por evento de amamantamiento) en los 5 (ó 4 en 9% de los casos) eventos de amamantamiento registrados sobre el número de todas las comparaciones posibles (10 pares de comparaciones

en el caso de ser 5 sesiones de amamantamiento registradas). Por lo tanto, los valores del índice de consistencia I_c pueden variar potencialmente entre 0 (indicando que no hay similitud en el pezón “preferido” en las distintas sesiones) y 1 (indicando un uso “preferencial” del mismo pezón en todas las sesiones de amamantamiento).

Se simularon entonces 1000 conjuntos de datos (con un total de 41 “cachorros” cada uno) basado en una elección aleatoria de pezones, pero sesgado por la alta probabilidad de los cachorros de elegir las dos filas centrales de pezones en lugar de la anterior o posterior (método 1; probabilidades tomadas de los datos mostrados en la Fig. 5a). Este método se derivó del conocimiento previo del gradiente no-lineal en el uso de las filas de los pezones (ver Fig. 5a, b). Además, se simularon 1000 conjuntos de datos basados en una elección de los pezones por los cachorros totalmente aleatoria (método 2). Posteriormente se compararon los valores observados con los valores simulados de I_c (ya sea generados por el método 1 ó 2) usando los modelos lineales de efectos mixtos, incluyendo la identidad tanto de los cachorros como de la madre (2 veces 1000 cálculos repetidos). Si cada cachorro tenía una “preferencia” consistente por pezones particulares, se esperaba que los valores observados de I_c deberían ser significativamente mayores que los valores simulados basados en una elección aleatoria o en una elección sesgada por el mayor uso de las filas centrales de pezones.

Cuarto, se analizaron las correlaciones entre diferentes características individuales e I_c . Las variables de predicción consideradas fueron sexo (factor), tamaño de la camada, el rango de masa corporal inicial y por rango de crecimiento de los cachorros (todos usados como covariables). El rango de crecimiento se calculó en base al porcentaje del incremento en la relativa masa corporal de cada cachorro, en comparación con sus hermanos de camada, a lo largo del periodo de observación para cada camada en particular. La clasificación por rangos de masa corporal y crecimiento de los cachorros entre cada camada (entre 0 y 1 con el fin de ajustar los diferentes tamaños de camada) fue hecha para ajustar por las grandes diferencias en masa corporal y en crecimiento de las distintas razas usadas en el estudio lo que habría hecho que una comparación entre la masa corporal absoluta o la ganancia de peso absoluta entre las camadas no tuviera sentido.

Finalmente, se probó si los patrones individuales de “elección” de pezones (medidos por I_c) contribuían al crecimiento de los cachorros (clasificados como rangos en ganancia de masa corporal entre camadas, ver arriba). Además, se analizaron los efectos del sexo, clasificación por rangos de masa corporal inicial, y tamaño de camada sobre el crecimiento,

medido como porcentaje en el incremento de masa corporal. Los últimos dos análisis fueron hechos usando modelos lineales de efectos mixtos incluyendo la identidad de la madre como factor aleatorio. Los datos de 41 cachorros de 9 diferentes madres estuvieron disponibles para éste análisis.

5. Resultados

5.1. Conductas en el contexto del amamantamiento

Las conductas observadas y descritas a continuación (antes, durante y después del amamantamiento) estaban presentes en todas las camadas.

5.1.1. Madres

Antes. Cuando se regresaba a las madres con su respectiva camada, estas al entrar al nido lo revisaban y en caso de que hubiera excretas (principalmente cuando los cachorros defecaban y orinaban sin la necesidad de que su madre los estimulara, después de los 18–20 días de edad) lo limpiaban, lamiendo e ingiriendo las excretas, posteriormente frotaban a los cachorros con su nariz y comenzaban a lamer a uno o varios de ellos (74% de las sesiones); los cachorros entonces se dirigían hacia su madre (principalmente antes de los 18–20 días de edad). Durante este proceso de acicalamiento las madres estimulaban ano-genitalmente a una o más crías, en ocasiones lo hacían durante el amamantamiento (ver más adelante). Al terminar dicho acicalamiento, que tardaba un par de minutos, la madre adoptaba la postura de amamantamiento, generalmente recostándose sobre un costado aunque en algunas ocasiones permanecía sentada o, principalmente cuando los cachorros mejoran su habilidad motriz, de pie (Fig. 1).

Durante. Las madres adoptaban una posición en la que permitían a los cachorros el acceso al vientre. Sin embargo, esta posición solía variar según el contexto; se observaron tres principales variantes: cuando se dejaba a la madre sola con las crías, ésta eventualmente se recostaba por completo en uno de sus costados; cuando se encontraba alguien presente o cercano al nido durante el amamantamiento la madre solía recostarse en uno de sus costados pero encorvándose y cubriendo a las crías o permanecía sentada; y el tercero cuando los cachorros adquieren mayor motilidad y caminan o empiezan a hacerlo (18–20 días de edad aproximadamente) al ver a la madre de inmediato se dirigían a ella intentando sujetarse a algún pezón, lo que en ocasiones provocaba que no tomara la postura típica de amamantamiento y permaneciera parada o sentada (Fig. 1). Por sesión la madre podía adoptar una o más posturas. Conforme avanzaba la sesión de amamantamiento y las crías permanecían más quietas, la madre podía acostarse o finalizar el amamantamiento (finalizándolo en 75 % de las sesiones) y salir del nido.

Si los cachorros se dirigían a la madre rápidamente y se movían alrededor de ella tratando de llegar al vientre e incluso buscaban y trataban de sujetarse a algún pezón, ella entraba y salía del nido hasta que pudiera acomodarse dentro del mismo para iniciar el amamantamiento. Mientras la madre amamantaba eventualmente lamía a una o más crías (en promedio 7.5 veces por sesión), en ocasiones estimulando ano-genitalmente. En caso de que algún cachorro se alejara del resto del grupo la madre, casi siempre, se levantaba y lo acercaba ya sea lamiéndolo, lo que hacía que el cachorro avanzara en dirección a la madre, o, raramente, levantándolo con el hocico; solía ir por la cría principalmente cuando esta gimoteaba y se movía a las orillas del nido. Si llegaba a recostarse sobre algún cachorro o éste no lograba encontrar un pezón (o incluso no alcanzaba el vientre estando del lado del lomo de la madre) empezaba a gimotear y la madre sólo se acomodaba sutilmente, pero si la cría persistía, la madre se levantaba y volvía a acomodarse. En aproximadamente 38% de las sesiones las hembras solían entrar y salir del nido en promedio 1.5 veces por sesión.

Después. Debido a los tiempos de grabación y al tipo de toma, enfocada en el nido, no siempre fue posible observar qué es lo que la madre hacía después del amamantamiento por lo que no fue posible describir detalladamente su comportamiento. Sin embargo, se observó que para finalizar el evento la madre se levantaba y salía del nido, aunque en ocasiones, principalmente cuando las crías aún no caminaban (antes de los 20 días de edad aproximadamente), permanecía en un área del nido contraria a la ubicación de los cachorros. En las sesiones en las que las crías dejaban de amamantarse por si solas la madre solía quedarse con éstas, ya sea permaneciendo recostada, acicalando a los cachorros o aparentemente durmiendo.

5.1.2. Cachorros

En 4 camadas un total de 14 cachorros murieron; 8 al nacimiento y el resto en los primeros días de vida (Tabla 1). Los cachorros que vivieron, aparentemente, se desarrollaron adecuadamente y no hubo muertes posteriores.

Antes. Durante las primeras semanas, en ausencia de la madre, generalmente la camada se agrupaba y aparentemente los cachorros dormían. En el tiempo en el que las crías abrían los ojos y caminaban (18–20 días aproximadamente) comenzaban a moverse por el nido, empezaban a observarse conductas de juego como morderse las orejas o patas, y en ocasiones excretaban. Al entrar la madre al nido los cachorros se dirigían a ella (en los casos en los que

aparentemente las crías dormían, al tocarlos la madre, los cachorros se dirigían hacia ella), en ocasiones una o más crías permanecían aparentemente dormidas durante toda la sesión o parte de ella, principalmente durante las primeras semanas. Cuando la madre adoptaba una postura que permitía el acceso al vientre por las crías, éstas comenzaban la búsqueda de los pezones. Las primeras semanas la madre se sentaba o recostaba sobre un costado para que los cachorros pudieran llegar al vientre, pero una vez que éstos podían caminar alcanzaban el vientre estando la madre de pie e incluso podían adherirse a algún pezón.

Durante. Era común que no todos los cachorros se adhirieran a algún pezón durante la misma sesión de amamantamiento (25% de las sesiones) porque una o más crías permanecían aparentemente dormidas y porque además no siempre lograban encontrar un pezón. Los cachorros neonatos se movían impulsándose con las patas traseras, usando las delanteras para sujetarse al sustrato y posteriormente impulsarse con ellas mientras se abrían paso con la cabeza. Una vez en el vientre iniciaba la búsqueda de un pezón y generalmente los cachorros encontraban un pezón cuando pasaban cerca de éste, entonces comenzaban a frotar el área con su nariz y abrir las fauces. Aparentemente era más sencillo para los cachorros encontrar un pezón que ya había sido tomado por otra cría o por el mismo individuo.

La manera en que los cachorros tomaban un pezón era moviendo la cabeza de abajo hacia arriba abriendo las fauces hasta que esta acción coincidiera con el pezón pasando justo por ahí siendo ese el momento en que la cría lo tomaba. Una vez sujeta, la cría dejaba de avanzar y comenzaba a succionar y presionar hacia el pezón con el hocico y moviendo las patas delanteras presionando alrededor del pezón, alternadamente con cada pata y en ocasiones con ambas. Los cachorros pasaban en promedio (\pm DE), por sesión, 9.4 ± 2.2 minutos adheridos a los pezones usando en promedio 2.5 ± 0.8 pezones durante cada sesión (Figs. 7a y 8a). Generalmente los cachorros succionaban del pezón realizando movimientos con la lengua y el hocico. En ocasiones se observaba a los cachorros succionar el pezón presionando el hocico hacia el pezón seguido de un jalón, sin embargo, en algunas ocasiones adoptaban una posición en la que se estiraban y extendían la cola y comenzaban a moverla de manera que parecía vibrar, esto lo hacía un solo cachorro o varios al mismo tiempo con una duración aproximada de 2 segundos. El tiempo efectivo de amamantamiento, sujeción al pezón por el primer cachorro hasta el final de la sesión en el que ninguna cría estaba sujeta a algún pezón, fue en promedio 16.1 ± 3.7 minutos.

Todo esto ocurría mientras varios cachorros trataban de localizar un pezón, lo que provocaba que un cachorro interfiera con el proceso del otro dificultando la sujeción. Conforme los cachorros se desarrollaban, su habilidad de encontrar pezones y sujetarse aparentemente iba mejorando. Cuando un cachorro no lograba acceder a algún pezón y gemía (lo cual ocurría en menos de la mitad de las sesiones por camada), después de unos segundos la madre se reacomodaba permitiendo el acceso a otros pezones y generalmente desprendiendo a alguna cría de un pezón, entonces, el cachorro que gemía reiniciaba su búsqueda.

En pocas ocasiones un cachorro permanecía en el mismo pezón durante toda la sesión de amamantamiento y esto varía en cada sesión, ya que usualmente ocurre un recambio constante de pezones entre las crías (ver 5.2.2). En la mayoría de las ocasiones, la manera en la que los cachorros se desprendían de un pezón era que ellos mismos lo dejaban o por disturbio de la madre. En escasas ocasiones lo soltaban estando aparentemente dormidas, ya que usualmente quedaban adheridas aún en esa condición. Interacciones entre hermanos de camada tales como empujar con el hocico un cachorro a otro adherido provocando su desprendimiento del pezón, vocalizaciones (por ejemplo gruñidos), no se observaron en 6 de las camadas, y sólo en un total de 18 veces en las 45 sesiones correspondientes a las otras 4 ocurrieron. El cambio de pezón parecía ocurrir espontáneamente, más que como resultado de quitar a su hermano adherido a algún pezón. Generalmente la cría que empujaba se estaba desplazando buscando adherirse a algún pezón o simplemente avanzando y moviéndose por el vientre de su madre pasando entre sus hermanos. Aparentemente no había conductas de agonismo por acceso a un pezón, tales como zarpasos, mordidas o gruñidos (ver Hudson *et al.* 2009; Hudson & Distel, en prensa).

Después. Generalmente, los cachorros regresaban a un estado en el que aparentemente dormían. Cuando tenían alrededor de 18–20 días de edad en ocasiones trataban de seguir a la madre y gimoteaban, se desplazaban por el nido, jugaban como se mencionó anteriormente o excretaban.

5.2. Uso de los pezones

5.2.1. ¿Gradiente en el uso de los pezones?

Nueve de las hembras tenían 4 pares de pezones y una madre tenía 5. De la hembra con 5 pares de pezones (camada 8: Shar Pei, Tabla 1) no se incluyó en el análisis el primer par de pezones anteriores ya que nunca fue usado por los cachorros. Las camadas usaron 4 filas de pezones con excepción de la camada 10 que constaba de 2 cachorros los cuales, según las sesiones observadas, sólo usaron 3 filas: 2, 3 y 4. Todas las camadas coincidieron con el uso aparentemente indiferente de cualquier fila (ver Fig. 2 para la ubicación de los pezones; Fig. 3).

Aunque, referente al primer objetivo particular, considerando el tiempo acumulado de todas las camadas y el número promedio de sujeciones a las filas de pezones fue posible distinguir un patrón no lineal en el gradiente de uso de las filas de pezones con un máximo representado en las filas medias, 2 y 3 (ver Fig. 2 para la ubicación de los pezones; Fig. 4). Esto fue evidente por los efectos cuadráticos significativos con respecto al porcentaje de cachorros por camada usando las diferentes filas de pezones ($X_2^2=16.28$, $R^2_{\text{Nagelkerke}}=0.10$, $P<0.001$; Fig. 5a) y también por el porcentaje de tiempo que los cachorros de cada camada pasaban succionando en las diferentes filas ($X_2^2=639.49$, $R^2_{\text{Nagelkerke}}=0.85$, $P<0.001$; Fig. 5b). Dichos gradientes no lineales fueron consistentes a lo largo del tiempo, como se indicó por los términos de interacción no significativos (semana posnatal x fila de pezones: $P>0.10$), y no hubo efectos significativos por tamaño de la camada ($P>0.10$) ni por hembra/camada ($P>0.10$).

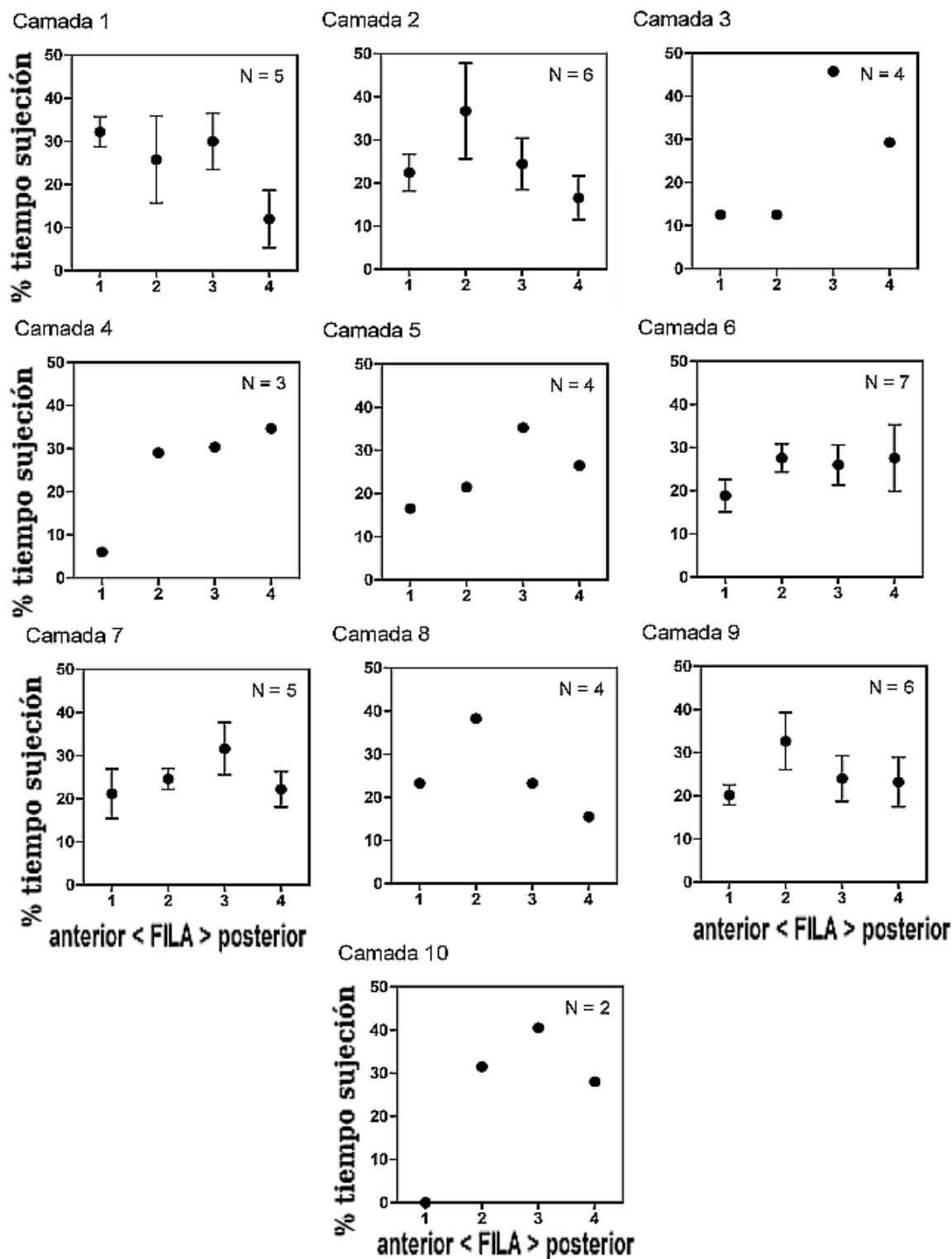


Fig. 3. Duración promedio (\pm error estándar de la media=EEM) de los cachorros de cada camada sujetándose a los pezones en las filas 1–4, expresado como % del tiempo total de sujeción de los individuos. N = número de cachorros de los que se obtuvieron datos y (EEMs dados cuando la N fue mayor a 4). En la camada 3 sólo 4 de 5 cachorros aportaron datos.

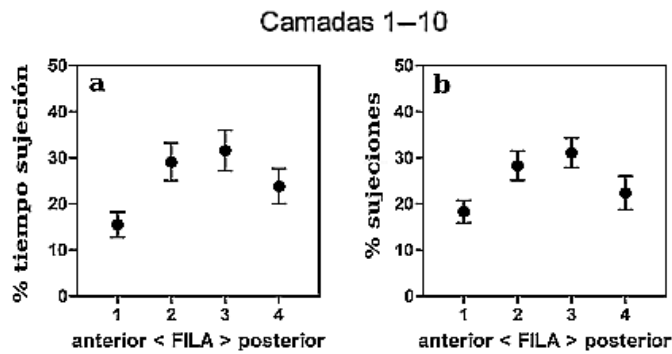


Fig. 4. Duración promedio (\pm EEM) de las sujeciones (a), y número promedio de sujeciones a las filas de pezones (b), expresado como % del tiempo promedio de sujeción o del número promedio de sujeciones de las 10 camadas de la Fig. 3. A pesar de la considerable variabilidad en el uso de las filas de pezones entre las camadas mostrada en la Fig. 3, en general las 2 filas centrales fueron usadas significativamente más que la anterior o la posterior (ver Fig. 5 y el texto para la estadística).

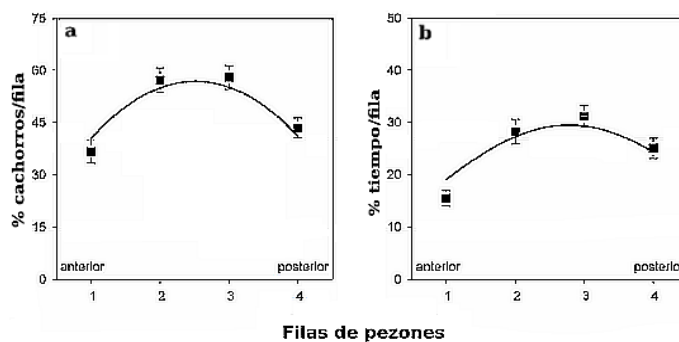


Fig. 5. Gradiente en el uso de las diferentes filas de pezones por los cachorros del perro doméstico. Los datos (dados como promedio \pm EEM) se derivan de 81 sesiones de observación de un total de 10 madres y 47 cachorros. Ambos parámetros, (a) el % de cachorros por camada usando filas de pezones particulares y (b) el % de tiempo de sujeción (por camada) en las diferentes filas muestra un significativo patrón no lineal; las líneas de regresión se basan en la estadística descrita en el texto. Nótese que todas las madres tenían 4 filas de pezones en uso, excepto la madre de la camada 10 en la que se usaron sólo 3 filas (modificado de Artega *et al.* 2013; Anexo 2).

5.2.2. ¿Uso individual de pezones particulares?

Conforme al segundo objetivo particular, no se observó un claro patrón de un uso individual consistente de pezones particulares (“preferidos”) por cada cachorro (Figs. 6 y 7; ver 5.2.3). Aunque el número de distintos pezones usados por cada cachorro no difieren significativamente entre sesiones ($X_1^2=3.03$, $P=0.08$; Fig. 8a), al considerar la frecuencia acumulada de los diferentes pezones usados por cada cachorro en las diferentes sesiones de amamantamiento, hubo un alto, y significativo, incremento en el uso de diferentes pezones a lo largo del tiempo ($X_1^2=160.41$, $R^2_{\text{Nagelkerke}}=0.75$, $P<0.001$; Fig. 8b). Ello indica que los cachorros no sólo usaron el mismo sino diferentes pezones en sesiones de amamantamiento consecutivas. Consistente con esto, los cachorros tenían bajos índices de consistencia en el

uso de filas de pezones (I_c , ver 4.4), los cuales fueron calculados en 5 sesiones de observación consecutivas. El valor de la media fue de 0.10 (Fig. 9), lo que indica que en promedio los cachorros muestran el mismo patrón de elección de pezones en 2 de 5 sesiones de observación.

Las comparaciones entre el índice de consistencia del uso de los pezones (I_c) calculado entre las 5 sesiones de observación consecutivas con valores aleatorios en el uso de los pezones, no tuvieron diferencias significativas (Fig. 9; ver más adelante la estadística). Para la simulación de elección de pezones aleatoria, se usaron dos métodos diferentes. Primero se tomó en cuenta el gradiente observado en el uso de las diferentes filas de pezones (método 1: X_1^2 promedio=0.62, P promedio=0.54, P [ci.95%inferior]=0.12, P [ci.95%superior]=0.93; Fig. 9). Segundo, en un enfoque menos conservador, no se consideró este gradiente. Sin embargo, también se obtuvo un resultado similar, no significativo (método 2: X_1^2 promedio=0.90, P promedio=0.51, P [ci.95%inferior]=0.043, P [ci.95%superior]=0.98; Fig. 9).

En las ocasiones en las que las madres cambiaban su postura de amamantamiento, los cachorros usualmente tomaban el pezón que se encontrara más cerca, podía ser en el que se encontraban adheridos previamente o algún otro. Cuando los cachorros cambiaban de pezón durante la sesión de amamantamiento generalmente tomaban uno vecino u opuesto, aunque era común que se desplazaran buscando y tomando, o no, algún otro.

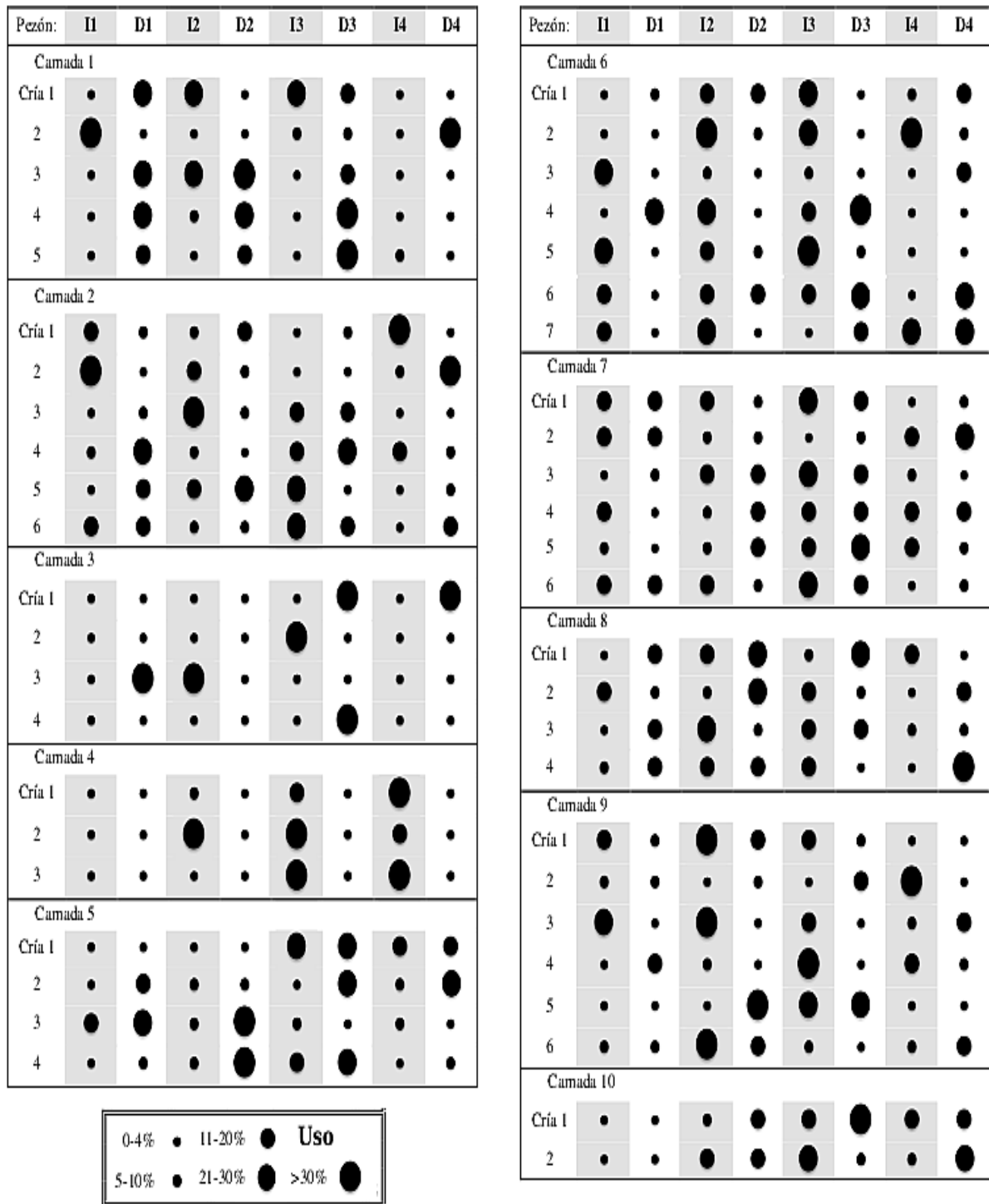


Fig. 6. Patrón del uso individual de los pezones por los cachorros de cada camada expresado como % de su tiempo total de sujeción en un promedio de 9 sesiones. En las camadas 3 y 4 estos cálculos se realizaron en base a un pequeño número de observaciones (en promedio 3 sesiones por cachorro), lo que puede llevar a una posible exageración en el uso de pezones particulares.

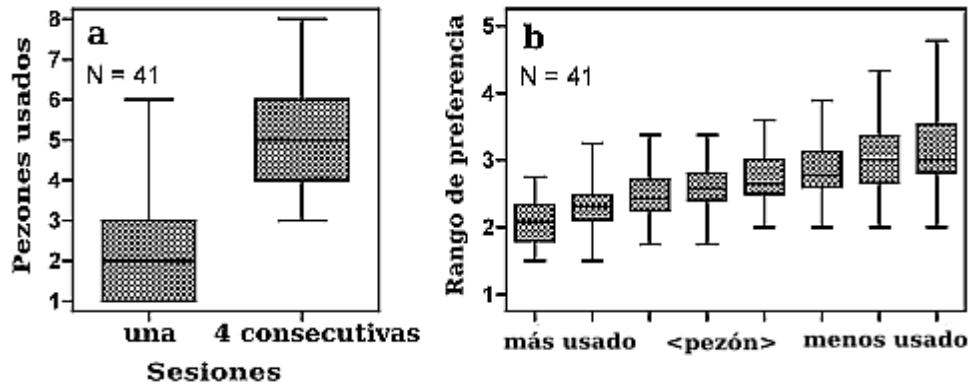


Fig. 7. Número de los distintos pezones usados por cría durante la primera sesión y durante 4 sesiones consecutivas (a), y el uso preferencial de pezones por los cachorros expresado como rango (b), es decir, del pezón más usado al menos usado por cada cachorro. N = número de individuos para los que el registro de sujeción de al menos 4 sesiones estaba disponible, excluyendo a la mayoría de los cachorros de las camadas 3 y 4 que tenían un número de sesiones < 4. Las líneas horizontales dentro de las cajas representan la mediana, los límites horizontales de las cajas representan los rangos intercuartiles y las líneas verticales los rangos absolutos. En (a) se representan los diferentes pezones usados por cachorro en la primera sesión y la frecuencia acumulada de los distintos pezones utilizados por individuo en 4 sesiones. En (b) se representan las pequeñas diferencias en los valores según el rango, indicando la falta de una marcada “preferencia” por pezones particulares por cría.

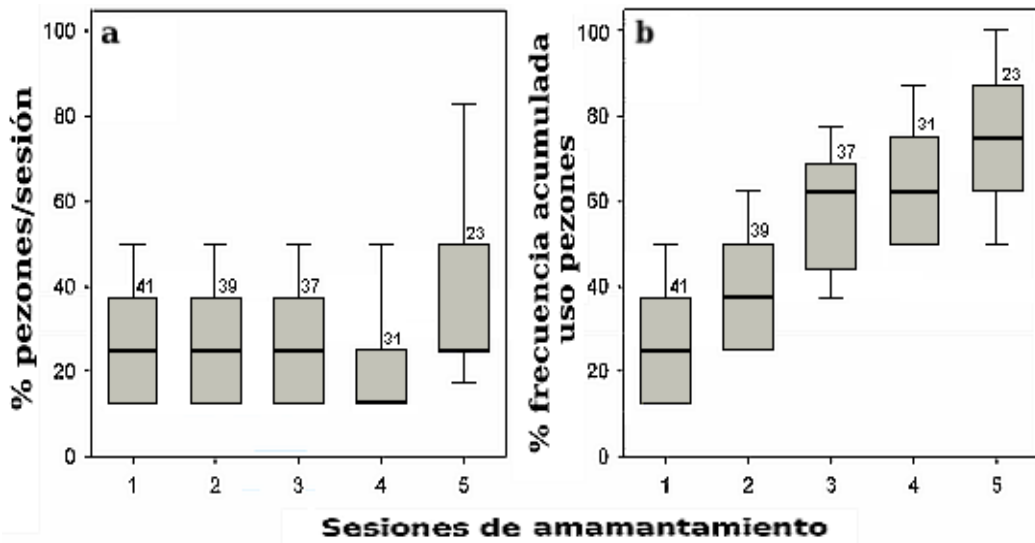


Fig. 8. Curso del tiempo del (a) porcentaje de pezones usados por cada cachorro durante 5 sesiones de amamantamiento durante los 14 primeros días posnatales y (b) el porcentaje de la frecuencia acumulada de diferentes pezones usados por cada cachorro a lo largo de las 5 sesiones. Las medianas están representadas por las líneas horizontales de color negro, las cajas indican los percentiles 25 y 75, y las líneas verticales muestran los percentiles 10 y 90. El tamaño de las muestras (es decir, el número de cachorros que aportaron datos) está dado en la gráfica. No hubo incremento o decremento a lo largo del tiempo en (a), pero si hubo un alto y significativo incremento en (b); ver los detalles de la estadística en el texto (modificado de Arteaga *et al.* 2013; Anexo 2).

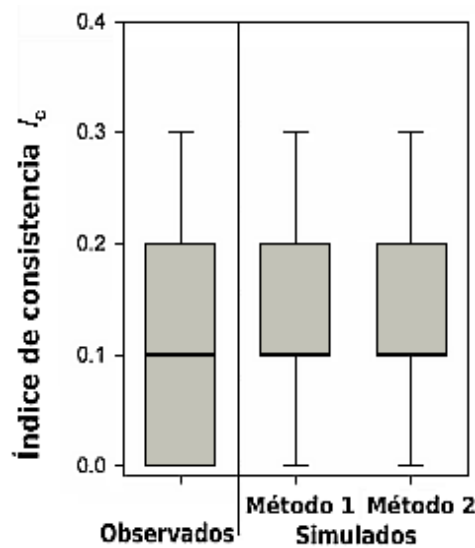


Fig. 9. Comparación del patrón individual observado del uso de los pezones por los cachorros del perro doméstico y de los valores simulando una elección al azar (las medianas están representadas por las líneas horizontales de color negro, las cajas indican los percentiles 25 y 75, y las líneas verticales los percentiles 10 y 90). Los datos son de 41 cachorros de 9 camadas, provenientes de 5 sesiones de observación consecutivas. El patrón individual del uso de los pezones fue determinado por el índice I_c ; los valores de cero indicarían que en cada sesión los diferentes cachorros usaron un pezón “preferido” distinto y los valores de 1 indicarían que en cada sesión los distintos cachorros usaron el mismo pezón “preferido”. Los valores simulados (ver el texto) se basaron en elecciones al azar generadas por computadora (1000 simulaciones), tomando (método 1) o no (método 2) en cuenta el gradiente observado en el uso de los pezones en las diferentes filas de pezones (Fig. 7). Las diferencias entre los grupos (usando pares de pruebas estadísticas de manera individual) no fueron significativas, ver el texto (modificado de Arteaga *et al.* 2013; Anexo 2).

5.2.3. ¿El patrón del uso individual de los pezones predice el crecimiento de los cachorros?

En cuanto al tercer objetivo particular, no fue posible estimar la cantidad de leche producida al medir la leche ingerida mediante el pesaje de los cachorros antes y después de cada sesión de amamantamiento. Por un lado, porque, como se mencionó anteriormente en la sección 4.2, la estimulación ano-genital realizada por la madre provocó una pérdida de peso en los cachorros interfiriendo con la estimación del consumo de leche evitando un análisis más detallado. Y por otro lado, como se mencionó arriba, los cachorros no usaban pezones particulares sino cualquier pezón. Lo cual está relacionado al cuarto objetivo particular, mostrando que las crías con mayor peso al final del estudio, al igual que las demás crías, usaban cualquier pezón para alimentarse.

El rango (dentro de cada camada) en la masa inicial de los cachorros así como el sexo o tamaño de la camada, no estuvieron correlacionados con el número de pezones usados, ni durante sesiones de amamantamiento particulares ni cuando la suma de los pezones usados fue considerado ($P>0.10$). Se obtuvieron resultados similares cuando se volvieron a analizar los datos considerando el uso de filas de pezones en lugar de pezones individuales.

El patrón de uso individual de los pezones evaluado por I_c , no se relacionó con la relativa masa inicial (rangos) de los cachorros ($X_1^2=1.50$, $P=0.22$), sexo ($X_1^2=0.28$, $P=0.60$) o tamaño de la camada ($X_1^2=1.75$, $P=0.19$). Las interacciones entre dichas variables de predicción (independientes) no fueron significativas ($P>0.10$). No hubo diferencias significativas entre cachorros macho y hembra, tampoco con respecto a la masa inicial ($X_1^2=0.08$, $P=0.78$) o al crecimiento ($X_1^2=0.17$, $P=0.68$).

El crecimiento relativo de los cachorros (% de crecimiento, clasificado dentro de cada camada) fue significativa y positivamente correlacionado con su masa inicial ($X_1^2=7.22$, $R^2_{\text{Nagelkerke}}=0.40$, $P=0.007$). Sin embargo, no hubo un efecto significativo del I_c ($X_1^2=0.01$, $P=0.93$), indicando que el patrón en el uso de los pezones, en el que cada cachorro usó distintos pezones, no afectó el crecimiento individual de los cachorros. Por otro lado, el tamaño de la camada y sexo tampoco se correlacionaron con el crecimiento individual, y no hubo interacción significativa entre las variables de predicción ($P>0.10$).

6. Discusión

6.1. Resultados principales con relación a los objetivos

Con respecto a los objetivos de este estudio, se encontró evidencia con respecto a la existencia de un gradiente en el uso de las filas de pezones en donde las filas centrales se usaron con mayor frecuencia en comparación con las anteriores y posteriores; una posible explicación de ello es la facilidad de acceder a dicha zona del vientre de la madre (Bautista *et al.* 2005 por observaciones similares en conejo) puesto que las extremidades de esta no interfieren en el camino de los cachorros. Cabe resaltar que la duración de sujeción presentada en el estudio no corresponde exactamente al tiempo de succión efectivo en el que los cachorros obtenían la leche, ya que en ocasiones los cachorros permanecían sujetos al pezón realizando movimientos de succión ocasionales o sólo permanecían sujetos y aparentemente dormidos. Sin embargo, no es posible asegurar si este acto da como resultado la obtención de la leche o implica otra conducta en la cual alimentarse resulta irrelevante (Korda & Brewinska 1977b).

No hubo evidencia sobre un uso consistente de uno o dos pezones particulares por cada individuo, en el que cada cachorro regresara a éstos en cada sesión de amamantamiento, pues los cachorros cambian frecuentemente de pezones lo que podría estar en función de que las crías detectan que no están obteniendo leche de un pezón, aunque la intensidad y duración de la succión por parte de los cachorros probablemente esté influenciando la producción de leche a través de una retroalimentación positiva en la fisiología de la madre (Hudson & Trillmich 2008).

Como consecuencia de la ausencia de un uso consistente de pezones particulares por cada cachorro, no se encontró evidencia en relación a la mejor calidad de algunos pezones, con respecto a que produjeran una mayor cantidad de leche en comparación con el resto, por lo que la diferencia en la leche debe ser mínima si es que existe alguna (Rüsse 1961 citado por Oftedal 1984; Scantlebury *et al.* 2000). Ya que todos los cachorros usaban varios pezones, no se encontró relación entre el patrón de uso de los pezones y su crecimiento.

En general, los cachorros más pesados al nacimiento (o al menos al inicio del estudio) solían ser los más pesados al final del primer mes posnatal (al término del estudio) a pesar de su patrón de uso de los pezones. Las crías más pesadas podrían tener mejores habilidades motrices lo que les puede permitir alcanzar las tetas de la madre más rápido en comparación con sus hermanos más ligeros (ver Bautista *et al.* 2005; Muciño *et al.* 2009 para resultados

que apoyan ésto en el conejo doméstico), aunque esto pareciera cierto al observar la conducta de los cachorros, el desarrollo de estos fue aparentemente adecuado. Sin embargo, mientras mayor sea el crecimiento de las crías en relación con sus hermanos de camada, supuestamente, mayor será su consumo de leche, su temperatura corporal y más eficiente su conversión de la leche en masa corporal (Rödel *et al.* 2008b).

6.2. Consideraciones críticas de métodos y validéz e interpretación de los resultados

Aunque los resultados se basan en tan sólo 10 camadas de una variedad de razas que se mantuvieron y observaron bajo diferentes condiciones, la similitud de los resultados entre las distintas camadas sugiere que éstos podrían ser válidos para el perro doméstico. Esto es apoyado por la discusión personal con criadores de perro de México y otros países, quienes confirman no haber observado un orden en el uso de los pezones por los cachorros.

A pesar de las muertes tempranas en algunas de las camadas, ya sea al nacimiento (Sverdrup-Borgea *et al.* 2011) o en los primeros días de nacidos (por observaciones similares en cerdo Curtis 1974; English & Smith 1975 citados por Castrén *et al.* 1989; jabalí Fernández-Llario & Mateos-Quesada 2005; Andersen *et al.* 2005 citados por Drake *et al.* 2008; y conejo Coureaud *et al.* 2000a, b; Drummond *et al.* 2000; Bautista *et al.* 2003; 2005), los cachorros sobrevivientes tuvieron un buen crecimiento, y la fuerte relación entre masa corporal al nacimiento (o en los primeros días de edad, según el inicio del estudio) y al inicio del destete (al final del estudio) es consistente con otros estudios de mamíferos politocos (revisión en Hudson *et al.* 2011).

Sin embargo, incluso si estos resultados son válidos para el perro doméstico, permanece en duda si el patrón de uso de los pezones encontrado en esta especie también refleja la situación en vida silvestre de, su ancestro naturalmente evolucionado, el lobo o es el resultado de las condiciones operando durante su domesticación (ver más adelante).

6.3. Preguntas y sugerencias para estudios a futuro

Es necesario incrementar el tamaño de la muestra y realizar el estudio bajo condiciones más estandarizadas y de ser posible en un ambiente silvestre, por ejemplo con perros ferales en los que la información científica es igualmente escasa (Cafazzo *et al.* 2010). Es importante estudiar al perro en diversos contextos, pues las condiciones en las que los animales bajo estudio son mantenidos, podrían estar influenciando las conductas y los tiempos en las que

estas se llevan a cabo (Algers & Jensen 1985; Kasanena & Algers 2002; Hötzel *et al.* 2004; por observaciones al respecto en cerdo).

Se requiere también el estudio de las diversas razas para determinar igualdad y/o variaciones en las características de este cánido. Generalmente las diferentes razas implican diferencias en diversas características como son el peso al nacer (Altman & Dittmer 1962; Kirkwood 1985; Evans & White 1988 citados por Scantlebury *et al.* 2001), el tamaño de la camada (Lyngset & Lyngset 1970; Robinson 1973 citados por Scantlebury *et al.* 2001; Sverdrup-Borgea *et al.* 2011), longevidad (Bronson 1982; Kirkwood 1985 citados por Scantlebury *et al.* 2001) y masa corporal (Kirkwood 1985; Heusner 1991 citados por Scantlebury *et al.* 2001). Sin embargo, la duración de la gestación (Krzyzanowski *et al.* 1975 citado por Scantlebury *et al.* 2000a), tiempo del destete (Evans & White 1988 citado por Scantlebury *et al.* 2000a) e incluso el patrón de succión presentado en este estudio son características aparentemente uniformes entre las razas.

Aunque la presencia de observadores (investigadores y/o propietarios) aparentemente no influye en el comportamiento de las madres y los cachorros en relación con los resultados principales, observando la conducta de las madres en presencia de observadores (condición bajo la que se muestran inquietas, aparentemente nerviosas o muy atraídas a éstos), se recomienda en futuros estudios monitorear el comportamiento de éstas por medio de grabaciones en ausencia de personas.

Se requiere mayor información básica del patrón de amamantamiento a lo largo del día para poder seleccionar tiempos de observación apropiados, optimizando la manipulación de los animales, así como el tiempo y duración de la separación de la madre y sus cachorros. Es necesario conocer las conductas relacionadas con éste contexto, como la construcción del nido (por ejemplo en el cerdo McBride 1963), el proceso del parto, la presencia del macho durante éste, la ayuda de la pareja (Miklósi 2007a) durante las etapas tempranas de vida de los cachorros y la convivencia con los neonatos (Korda & Brewinska 1977a), que son conductas que pueden iniciar una cadena de reacciones endógenas (por ejemplo hormonales) que influyen en un apropiado cuidado parental (Lorenz 1950; Noirot 1972 citados por Korda & Brewinska 1977a). Además, al tener las condiciones óptimas mejoraríamos también el bienestar de los sujetos de estudio.

Es necesario realizar análisis detallados acerca de la leche (eyección, producción, composición nutrimental) para poder empezar a comprender mejor los patrones de succión.

Se requiere también el estudio del comportamiento del lobo, ancestro del perro doméstico, y de otros cánidos durante el amamantamiento para poder establecer si el patrón presentado en este estudio es resultado de la domesticación, de las condiciones en las que el amamantamiento se lleva a cabo, o forma parte de un proceso filogenético (Kovach & Kling 1967).

Más allá de la explicación que tenga el patrón de uso de los pezones del perro doméstico observado en este estudio, los resultados presentados proveen un recordatorio de la variedad de patrones conductuales, tan fundamental como el amamantamiento en mamíferos, y de la necesidad de estudios comparativos tanto en animales domésticos como silvestres para evitar generalizaciones engañosas o erróneas.

7. Conclusiones

- Los cachorros del perro doméstico utilizan las filas de pezones centrales con mayor frecuencia.
- No establecen un orden con respecto al uso consistente de pezones particulares por individuo.
- Todos los cachorros usan varios pezones y no se detectó una relación entre el patrón de uso de los pezones y su crecimiento.
- Los cachorros más pesados al nacimiento, generalmente son los más pesados al final del primer mes posnatal.
- Es necesario estudiar el amamantamiento en diferentes cánidos, de ser posible en condiciones naturales o semi-naturales.

8. Referencias

- Algers B, Jensen P (1985) Communication during suckling in the domestic pig. Effects of continuous noise. *Appl Anim Behav Sci* 14:49–61
- Altman PL, Dittmer DS (1962) Growth. Federation of American Sciences for Experimental Biology, Washington DC
- Andersen IL, Berg S, Bøe KE (2005) Crushing of piglets by the mother sow (*Sus scrofa*)—purely accidental or a poor mother? *Appl Anim Behav Sci* 93:229–243
- Arendt JD (1997) Adaptive intrinsic growth rates: an integration across taxa. *Q Rev Biol* 72:149–7
- Arteaga L, Rödel HG, Trejo-Elizalde M, González D, Hudson R (2013) The pattern of nipple use before weaning among littermates of the domestic dog. *Ethology* 119:12–19
- Bates DM, Maechler M, Bolker B (2011) lme4: Linear mixed-effects models using Eigen and Eigenfaces. R package version 0.999375-39: <http://CRAN.R-project.org/package=lme4>
- Bautista A, Drummond H, Martínez-Gómez M, Hudson R (2003) Thermal benefit of sibling presence in the newborn rabbit. *Dev Psychobiol* 43:208–215
- Bautista A, Mendoza-Degante M, Coureaud G, Martínez-Gómez M, Hudson R (2005) Scramble competition in newborn domestic rabbits for an unusually restricted milk supply. *Anim Behav* 70:1011–1021
- Bautista A, García-Torres E, Martínez-Gómez M, Hudson R (2008) Do newborn domestic rabbits *Oryctolagus cuniculus* compete for thermally advantageous positions in the litter huddle? *Behav Ecol Sociobiol* 62:331–339
- Blass EM, Shuleikina-Turpaeva K, Luschekin V (1988) Sensory determinants of nipple-attachment behavior in 2–4-day-old kittens. *Dev Psychobiol* 21:365–370
- Bonath K (1972) Saugordnung und individuelle Differenzierung von Rattensäuglingen (*Rattus norvegicus*) am Gesäuge ihrer mütter. *Z Tierpsychol* 31:8–14
- Braastad B, Bakken M (2002) Behaviour of dogs and cats. En: Jensen P (ed) *The Ethology of Domestic Animals – An Introductory Text*. CABI, Wallingford, UK pp 173–193
- Bronson RT (1982) Variation in age at death of dogs of different sexes and breeds. *Am J Vet Res* 43:2057–2059
- Brown TH (1961) The parasitological significance of the ewe's influence on the live weight increase of the lamb at pasture. M Sc Thesis, University of London
- Brown H (1963) Personal communication. Grassland Res Inst, Hurley, Near Maidenhead, Berks, England
- Cafazzo S, Valsecchi P, Bonanni R, Natoli E (2010) Dominance in relation to age, sex, and competitive contexts in a group of free-ranging domestic dogs. *Behav Ecol* 21:443–455
- Case TJ (1978) On the evolution and adaptive significance of postnatal growth rates in the terrestrial vertebrates. *Q Rev Biol* 53:243–282
- Castrén H, Algers B, Jensen P (1989) Occurrence of unsuccessful sucklings in newborn piglets in a semi-natural environment. *Appl Anim Behav Sci* 23:61–73
- Cagri H, Algers B, Jensen P, Saloniemi H (1989) Suckling behaviour and milk consumption in newborn piglets as a response to sow grunting. *Appl Anim Behav Sci* 24:227–238
- Conley D (2004) *The Pecking Order: Which Siblings Succeed and Why*. New York, Pantheon Books
- Cornwell AC, Fuller JL (1960) Conditioned responses in young puppies. *J Comp Physiol Psychol* 54:13–15

- Coureaud G, Schaal B, Coudert P, Hudson R, Rideaud P, Orgeur P (2000a) Mimicking natural nursing conditions promotes early pup survival in domestic rabbits. *Ethology* 106:207–25
- Coureaud G, Schaal B, Coudert P, Rideaud P, Fortun-Lamothe L, Hudson R, Orgeur P (2000b) Immediate postnatal suckling in the rabbit: its influence on pup survival and growth. *Reprod Nutr Dev* 40:19–32
- Coureaud G, Schaal B, Hudson R, Orgeur P, Coudert P (2002) Transnatal olfactory continuity in the rabbit: behavioral evidence and short-term consequence of its disruption. *Dev Psychobiol* 40:372–390
- Curtis ES (1974) Responses of the piglet to perinatal stressors. *J Anim Sci* 38:1031–1036
- DePassillé AMB, Rushen J, Hartsock TG (1988) Ontogeny of teat fidelity in pigs and its relation to competition at suckling. *Can J Anim Sci* 68:325–338
- Deutsch J (1957) Nest building behaviour of domestic rabbits under semi-natural conditions. *Brit J Anim Behav* 5:53–54
- Distel H, Hudson R (1985) The contribution of the olfactory and tactile modalities to the nipple-search behaviour of newborn rabbits. *J Comp Physiol A* 157:599–605
- Donald HP (1937) Suckling and suckling preferences in pigs. *Emp J Exp Agric* 5:361–368
- Drake A, Fraser D, Weary DM (2008) Parent–offspring resource allocation in domestic pigs. *Behav Ecol Sociobiol* 62:309–319
- Drummond H (2006) Dominance in vertebrate broods and litters. *Q Rev Biol* 81:3–32
- 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
- English PR, Smith WJ (1975) Some causes of death in neonatal piglets. *Vet Annu* 15:95–104
- Evans JM, White K (1988) *The Book of the Bitch: A Complete Guide to Understanding and Caring for Bitches*. Henston, London
- Ewbank R (1963) Observations on the suckling habits of twin lambs. *Anim Behav* 12:34–37
- Ewer RF (1959) Suckling behaviour in kittens. *Behaviour* 15:146–162
- Ewer RF (1961) Further observations on suckling behaviour in kittens, together with some general considerations of the interrelations of innate and acquired responses. *Behaviour* 17:247–260
- Faraway JJ (2006) *Extending the Linear Model with R. Generalized Linear, Mixed Effects and Nonparametric Regression Models*. Chapman & Hall, Boca Raton, FL
- Feddersen-Petersen DU (2007) Social behaviour of dogs and related canids. En: Jensen P (ed) *The Behavioural Biology of Dogs*. CABI, Wallingford, UK pp 105–119
- Fernández-Llario P, Mateos-Quesada P (2005) Udder preference in wild boar piglets. *Acta Ethol* 8:51–55
- Festa-Bianchet M, Jorgenson JT, Réale D (2000) Early development, adult body mass, and reproductive success in bighorn sheep. *Behav Ecol* 11:633–639
- 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
- Fox MW (1971) *Behavior of Wolves, Dogs and Related Canids*. Harper and Row, New York
- Frank H, Frank MG (1982) On the effects of domestication on canine social development and behavior. *App Anim Ethol* 8:507–525
- Frank H, Frank MG (1985) Comparative manipulation-test performance in ten-week-old wolves (*Canis lupus*) and Alaskan malamutes (*Canis familiaris*): a Piagetian interpretation. *J Comp Psychol* 99:266–274

- Fraser D (1975) The 'teat order' of suckling pigs II. Fighting during suckling and the effects of clipping the eye teeth. *J Agric Sci Camb* 84:393–399
- Fraser D (1980) A review of the behavioural mechanism of milk ejection of the domestic pig. *Appl Anim Ethol* 6:247–255
- Fraser D, Jones RM (1975) The 'teat order' of suckling pigs I. Relation to birth weight and subsequent growth. *J Agric Sci Camb* 84:387–391
- Fraser D, Thompson BK (1986) Variation in piglet weights: Relationship to suckling behavior, parity number and farrowing crate design. *Can J Anim Sci* 66:31–46
- Fraser D, Thompson BK (1991) Armed sibling rivalry among suckling piglets. *Behav Ecol Sociobiol* 29:9–15
- Freedman DG, King JA, Elliot E (1961) Critical period in the social development of dogs. *Science* 133:1016–1017
- Gill JC, Thomson W (1956) Observations on the behaviour of suckling pigs. *Br J Anim Behav* 4:46–51
- Gittleman JL, Thompson SD (1988) Energy allocation in mammalian reproduction. *Am Zool* 28:863–875
- Graves HB (1984) Behavior and ecology of wild and feral swine (*Sus scrofa*). *J Anim Sci* 58:482–492
- Hafez ESE, Scott JP (1962) The behaviour of sheep and goats. En: Hafez ESE (ed) *The Behaviour of Domestic Animals*. Tindal & Cox, Bailliére, London pp 297–373
- Hafez ESE, Signoret JP (1969) The behaviour of swine. En: Hafez ESE (ed) *The Behaviour of Domestic Animals*. Baillière Tindall and Cassel, London pp 295–329
- Hanwell A, Peaker M (1977) Physiological effects of lactation on the mother. *Symp Zool Soc Lond* 41:297–312
- Hartsock TG, Graves HB (1976) Neonatal behavior and nutrition-related mortality in domestic swine. *J Anim Sci* 42:235–241
- Hartsock TG, Graves HB, Baumbardt BR (1977) Agonistic behaviour and the nursing order in suckling piglets: relationships with survival, growth and body composition. *J Anim Sci* 44:320–330
- Haywood S, Perrins CM (1992) Is clutch size affected by environmental conditions during growth? *Proc R Soc Lond B* 249:195–197
- Hemsworth PH, Winfield CG, Mullaney PD (1976) A study of the development of the teat order in piglets. *Appl Anim Ethol* 2:225–233
- Hepper PG (1996) Fetal memory: does it exist? What does it do? *Acta Paediatrica Supplement* 416:16–20
- Hepper P (2008) Prenatal development of postnatal functions. *Inf Child Dev* 17:199–202
- Heusner AA (1991) Body mass maintenance and basal metabolism in dogs. *J Nutr* 121:S8
- Hoeck HN (1977) “Teat order” in hyrax (*Procavia johnstoni* and *Heterohyrax brucei*). *Z Säugetierk Mammal Biol* 42:112–115
- 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
- Hötzel MJ, Pinheiro-Machado LC, Machado-Wolf F, Dalla-Costa OA (2004) Behaviour of sows and piglets reared in intensive outdoor or indoor systems. *Appl Anim Behav Sci* 86:27–39
- Houpt KA (2005) *Domestic Animal Behavior for Veterinarians and Animal Scientists*. 4th ed. Blackwell Publishing, Iowa

- Hubrecht R (1995) The welfare of dogs in human care. En: Serpell J (ed) *The Dog: Its Evolution, Behaviour and Interactions with People*. Cambridge University Press, Cambridge, UK pp 179–198
- Hudson R, Distel H (1982) The pattern of behaviour of rabbit pups in the nest. *Behaviour* 79:255–272
- Hudson R, Distel H (1983) Nipple location by newborn rabbits: behavioural evidence for pheromonal guidance. *Behaviour* 85:260–275
- Hudson R, Distel H (1989) Temporal pattern of suckling in rabbit pups: a model of circadian synchrony between mother and young. En: Reppert SM (ed) *Development of Circadian Rhythmicity and Photoperiodism in Mammals*. Research in Perinatal Medicine, vol IX. Perinatology, Boston, USA pp 83–102
- Hudson R, Distel H (1995) On the nature and action of the rabbit nipple-search pheromone: a review. En: Apfelbach R, Müller-Schwarze, Reuter K, Weiler E (eds) *Chemical Signals in Vertebrates VII*. Elsevier, London pp 223–232
- Hudson R, Bilkó Á, Altbäcker V (1996) Nursing, weaning and the development of independent feeding in the rabbit (*Oryctolagus cuniculus*). *Z Saugetierk Mammal Biol* 61:39–48
- Hudson R, Distel H (1999a) The flavor of life: perinatal development of odor and taste preferences. *Schweizerische medizinische Wochenschrift* 129:176–181
- Hudson R, Schaal B, Bilkó Á (1999b) Transmission of olfactory information from mother to young in the European rabbit. En: Box HO, Gibson KR (eds) *Mammalian Social Learning: Comparative and Ecological Perspective*. Cambridge University Press, Cambridge, UK pp 141–157
- Hudson R, Cruz Y, Lucio RA, Ninomiya J, Martínez-Gómez M (1999) Temporal and behavioral patterning of parturition in rabbits and rats. *Physiol Behav* 66:599–604
- Hudson R, Trillmich F (2008) Sibling competition and cooperation in mammals: challenges, developments and prospects. *Behav Ecol Sociobiol* 62:299–307
- Hudson R, Raihani G, González D, Bautista A, Distel H (2009) Nipple preference and contests in suckling kittens of the domestic cat are unrelated to presumed nipple quality. *Dev Psychobiol* 51:322–332
- Hudson R, Bautista A, Reyes V, Morales-Montor J, Rödel HG (2011) The effect of siblings on early development: a potential contributor to personality differences in mammals. *Dev Psychobiol* 53:564–574
- Hudson R, Distel H (en prensa) Fighting by kittens and piglets during suckling: what does it mean? *Ethology*
- Jacobsen KL, DePeters EJ, Rogers QR, Taylor SJ (2004) Influences of stage of lactation, teat position and sequential milk sampling on the composition of domestic cat milk (*Felis catus*). *J Anim Physiol Anim Nutr* 88:46–58
- Jensen P (2007a) *The Behavioural Biology of Dogs*. CABI, Wallingford, UK
- Jensen P (2007b) Mechanisms and function in dog behaviour. En: Jensen P (ed) *The Behavioural Biology of Dogs*. CABI, Wallingford, UK pp 61–75
- Jeppsen LE (1982) Teat-order in groups of piglets reared on an artificial sow I. Formation of teat-order and influence of milk yield on teat preference. *App Anim Ethol* 8:335–345
- Jilge B, Hudson R (2001) Diversity and development of circadian rhythms in the European rabbit. *Chronobiol Int* 18:1–26
- Joffe JM (1969) *Prenatal Determinants of Behavior*. Pergamon Press, New York
- Kasanena S, Algers B (2002) A note on the effects of additional sow gruntings on suckling behaviour in piglets. *Appl Anim Behav Sci* 75:93–101

- Kirkwood JK (1985) The influence of size on the biology of the dog. *J Small Anim Pract* 26:97–110
- Korda P, Brewinska J (1977a) The effect of stimuli emitted by sucklings on tactile contact of the bitches with sucklings and on number of licking acts. *Acta Neurobiol* 37:99–115
- Korda P, Brewinska J (1977b) The effects of stimuli emitted by sucklings on the course of their feeding by bitches. *Acta Neurobiol* 37:117–130
- Kovach JK, Kling A (1967) Mechanisms of neonate sucking behaviour in the kitten. *Anim Behav* 15:91–101
- Kraus C, Trillmich F, Künkele J (2005) Reproduction and growth in a precocial small mammal, *Cavia magna*. *J Mamm* 86:763–772
- Krzyzanowski J, Malinowski E, Studnicki W (1975) Badania nad czasem trwania ciąży u suk niektórych ras psów hodowanych w kraju. *Medycyna Weterynaryjna* 31:373–374
- Labovitz S (1970) The assignment of numbers to rank order categories. *Am Sociol Rev* 35:515–524
- Lenihan C, Van Vuren D (1996) Growth and survival of juvenile yellow-bellied marmots (*Marmota flaviventris*). *Can J Zool* 74:297–302
- Lorenz K (1950) The comparative method in studying innate behavior patterns. *Symp Soc Exp Biol*, Cambridge, UK, pp 221–268
- Loudon ASI, Racey PA (1987) *Reproductive Energetics in Mammals*. Clarendon Press, Oxford, UK
- Lyngset A, Lyngset O (1970) Kullstørrelse hos hund (Litter size in the dog). *Norges Vet Løgskole*, Oslo 22:186–191
- Malm K (1995) Regurgitation in relation to weaning in the domestic dog: A questionnaire study. *Appl Anim Behav Sci* 43:111–122
- Malm K, Jensen P (1993) Regurgitation as a weaning strategy—a selective review on an old subject in a new light. *Appl Anim Behav Sci* 36:47–64
- Marboutin E, Hansen K (1998) Survival rates in a non-harvested brown hare population. *J Wildl Manag* 62:772–779
- Martínez-Gómez M, Juárez M, Distel H, Hudson R (2004) Overlapping litters and reproductive performance in the domestic rabbit. *Physiol Behav* 82:629–636
- Martins T (1949) Disgorging of food to the puppies by the lactating dog. *Physiol Zool* 22:169–172
- McBride G (1963) The “teat order” and communication in young pigs. *Anim Behav* 11:53–56
- McBride G, James JW, Wyeth GSF (1965) Social behaviour of domestic animals VII. Variation in weaning weight in pigs. *Anim Prod* 7:67–74
- McGuire B (1998) Suckling behavior of prairie voles (*Microtus ochrogaster*). *J Mammal* 79:1184–1190
- McGuire B, Novak M (1984) A comparison of maternal behaviour in the meadow vole (*Microtus pennsylvanicus*), prairie vole (*M. ochrogaster*), and pine vole (*M. pinetorum*). *Anim Behav* 32:1132–1141
- McGuire B, Sullivan S (2001) Suckling behavior of pine voles (*Microtus pinetorum*). *J Mammal* 82:690–699
- McGuire B, Vermeylen F, Bemis WE (2011) Suckling behaviour in three species of voles. *Behaviour* 148:551–573
- McVittie R (1978) Nursing behavior of snow leopard cubs. *Appl Anim Ethol* 4:159–168
- Mech LD (1970) *The Wolf: The Ecology and Behaviour of an Endangered Species*. Natural History Press, New York

- Mekosh-Rosenbaum V, Carr WJ, Goodwin JL, Thomas PL, D'Vei A, Wysocki CJ (1994) Age-dependent responses to chemosensory cues mediating kin recognition in dogs (*Canis familiaris*). *Physiol Behav* 55:495–499
- 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
- Mennella JA, Griffin CE, Beauchamp GK (2004) Flavour programming during infancy. *Pediatrics* 113:840–845
- Miklósi Á (2007a) *Dog Behaviour, Evolution, and Cognition*. Oxford University Press, New York
- Miklósi Á (2007b) Human-animal interactions and social cognition in dogs. En: Jensen P (ed) *The Behavioural Biology of Dogs*. CABI, Wallingford, UK pp 207–222
- Millar JS (1979) Energetics of lactation in *Peromyscus maniculatus*. *Can J Zool* 57:1015–1019
- Mock DW, Parker GA (1997) *The evolution of sibling rivalry*. Oxford University Press, Oxford, UK
- Mock DW, Parker GA (1997) *The Evolution of Sibling Rivalry*. Oxford University Press, Oxford, UK
- Mock DW, Parker GA, Schwagmeyer PH (1998) Game theory, sibling rivalry, and parent-offspring conflict. En Dugatkin LA, Reeve HK (eds) *Game Theory and Animal Behavior* Oxford University Press, New York pp 146–167
- Montúfar-Chaveznavia R, Hernández-Campos O, Hudson R, Caldelas I (2012) Differential maturation of the molecular clockwork in the olfactory bulb and suprachiasmatic nucleus of the rabbit. *Neuroscience* 207:198–207
- Moodie JD (1999) Sibling rivalry for milk in northern grasshopper mice (*Onychomys leucogaster*). Ph.D. dissertation, University of Oklahoma, Norman.
- Morrow-Tesch J, McGlone JJ (1990) Sensory systems and nipple attachment behavior in neonatal pigs. *Physiol Behav* 47:1–4
- Muciño E, Bautista A, Jiménez I, Martínez-Gómez M, Hudson R (2009) Differential development of body equilibrium among littermates in the newborn rabbit. *Dev Psychobiol* 51:24–33
- Murie JO, Boag DA (1984) The relationship of body weight to overwinter survival in Colombian ground squirrels. *J Mammal* 65:688–690
- Nagelkerke NJD (1991) A note on a general definition of the coefficient of determination. *Biometrika* 78:691–692
- Newberry RC, Wood-Gush DGM (1985) The suckling behaviour of domestic pigs in a semi-natural environment. *Behav* 95:11–25
- Noirot E (1972) The onset of maternal behavior in rats, hamsters and mice. A selective review. En: *Advances in the Study of Behavior*. Vol. 4. Academic Press, New York pp 107–145
- Oftedal OT (1984) Lactation in the dog: milk composition and intake by puppies. *J Nutr* 114:803–812
- Oftedal OT, Inverson SJ (1987) Hydrogen isotope methodology for the measurement of milk intake and energetics of growth in suckling young. En: Huntly AC (ed) *Marine Mammal Energetics*. Soc Mar Mammals, special publications 1:67–96
- Orihuela A, Solano JJ (1995) Managing “teat order” in suckling pigs (*Sus scrofa domestica*). *Appl Anim Behav Sci* 46:125–130

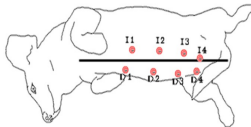
- Packard JM (2003) Wolf behaviour: reproductive, social and intelligent. En: Mech D, Boitani L (eds) *Wolves: Behavior, Ecology and Conservation*. University of Chicago Press, Chicago pp 35–65
- Pfeifer S (1980) Role of the nursing order in social development of mountain lion kittens. *Dev Psychobiol* 13:47–53
- Puppe B, Tuchscherer A (1999) Developmental and territorial aspects of suckling behaviour in the domestic pig (*Sus scrofa f. domestica*). *J Zool Lond* 249:307–313
- R Development Core Team (2012) R: A Language and Environment for Statistical Computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria, www.R-project.org
- 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
- Randall GCB (1972) Observations on parturition in the sow I. Factors associated with the delivery of the piglets and their subsequent behaviour. *Vet Rec* 90:178
- Randi E, Lucchini V, Christensen MF, Mucci N, Funk SM, Dolf G, Leschke V (2000) Mitochondrial DNA variability in Italian and East European wolves: detecting the consequences of small population size and hybridization. *Conserv Biol* 14:464–473
- Reilly JJ, Fedak MA, Thomas DH, Coward WAA, Anderson SS (1996) Water balance and the energetics of lactation in grey seals (*Halichoerus grypus*) as studied by isotopically labelled water methods. *J Zool* 238:157–165
- Reyes-Meza V, Hudson R, Martínez-Gómez M, Nicolás N, 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
- Robinson R (1973) Relationship between litter size and weight of dam in the dog. *Vet Rec* 92:221–223
- Rödel HG, Bora A, Kaetzke P, Khaschei M, Hutzelmeyer H, von Holst D (2004) Over-winter survival in subadult European rabbits: weather effects, density-dependence, and the impact of individual characteristics. *Oecologia* 140:566–576
- 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
- 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, Dausmann KH, Starkoff A, Schubert M, von Holst D, Hudson R (2012) Diurnal nursing pattern of wild-type European rabbits under natural breeding conditions. *Mammal Biol* 77:441–446
- Rohde-Parfet KA, Gonyou HW (1988) Effect of creep partitions on teat-seeking behavior of newborn piglets. *J Anim Sci* 66:2165–2173

- Rohde-Parfet KA, Gonyou HW (1991) Attraction of newborn pigs to auditory, visual, olfactory and tactile stimuli. *J Anim Sci* 66:2165–2173
- Rosenblatt JS (1971) Suckling and home orientation in the kitten. A comparative and developmental study. En: Tobach E, Aronson LR, Shaw E (eds) *The Biopsychology of Development*. Academic Press, New York pp 345–410
- Rosillon-Warnier A, Paquay R (1984) Development and consequences of teat-order in piglets. *Appl Anim Behav Sci* 13:47–58
- Rüsse I (1961) Die Laktation der Hündin. *Zentralbl. Veterinaehrmed* 8:252–281
- Sandell M, Smith HG (1991) Dominance, prior occupancy, and winter residence in the great tit (*Parus major*). *Behav Ecol Sociobiol* 29:147–152
- Savolainen P, Zhang Y, Luo J, Lunderberg J, Leitner T (2002) Genetic evidence for an East Asian origin of domestic dogs. *Science* 289:1619
- Scantlebury M, Butterwick R, Speakman JR (2000) Energetics of lactation in domestic dog (*Canis familiaris*) breeds of two sizes. *Comp Biochem Physiol Part A* 125:197–210
- Scantlebury M, Butterwick R, Speakman JR (2001) Energetics and litter size variation in domestic dog *Canis familiaris* breeds of two sizes. *Comp Biochem Physiol Part A* 129:919–931
- Schaal B, Marlier L (1998) Maternal and paternal perception of individual signatures in human amniotic fluid: potential role in early bonding. *Biol Neonate* 74:266–273
- Schaal B, Coureaud G, Langlois D, Ginies C, Semon E, Perrier G (2003) The mammary pheromone of the rabbit: chemical and behavioural characteristics. *Nature* 424:68–72
- Scheel DE, Graves HB, Sherritt GW (1977) Nursing order, social dominance and growth in swine. *J Anim Sci* 45:219–229
- Schoknecht PA (1984) Growth and teat ownership in a litter of binturongs. *Zoo Biol* 3:273–277
- Scott JP, Marston MV (1950) Critical periods affecting the development of normal and maladjusted social behavior in puppies. *J Genet Psychol* 77:25–60
- Scott JP (1962) Critical periods in behavioral development. *Science* 138:949–958
- Scott JP, Fuller JL (1965) *Genetics and the Social Behavior of the Dog*. University of Chicago Press, Chicago.
- Scott JP (1967) The development of social motivation. *Neb Syrup Motiv* 15:111–132
- Scott JP, Stewart JM, DeGhett VJ (1974) Critical periods in the organization of systems. *Dev Psychobiol* 7:489–513
- Semke E, Distel H, Hudson R (1995) Specific enhancement of olfactory receptor sensitivity associated with foetal learning of food odors in the rabbit. *Naturwissenschaften* 82:148–149
- Serpell J (1995) *The Dog: Its Evolution, Behaviour and Interactions with People*. Cambridge University Press, Cambridge, UK
- Serpell J, Jagoe JA (1995) Early experience and the development of behaviour. En: Serpell J (ed) *The Dog: Its Evolution, Behaviour and Interactions with People*. Cambridge University Press, Cambridge, UK pp 79–102
- Speakman JR (2000) The cost of living: field metabolic rates of small mammals. En: Fitter AH, Raffaelli DG (eds) *Advances in Ecological Research*. Academic Press, New York pp 177–297
- Stanley WC (1970) Feeding behavior and learning in neonatal dogs. En: Bosma JF (ed) *Second Symposium on Oral Sensation and Perception*. Charles Thomas, Springfield IL pp 242–290
- Stearns SC (1992) *The Evolution of Life Histories*. Oxford, Oxford University Press

- Sulloway JF (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
- Sverdrup-Borgea K, Tønnessena R, Nødtvedta A, Indrebø A (2011) Litter size at birth in purebred dogs—A retrospective study of 224 breeds. *Theriogenology* 75:911–919
- Thorne C (1995) Feeding behaviour of domestic dogs and the role of experience. En: Serpell J (ed) *The Domestic Dog: Its Evolution, Behaviour and Interactions with People*. Cambridge University Press, Cambridge, UK pp 103–114
- Torrey S, Widowski TM (2006) Is belly nosing redirected suckling behaviour? *Appl Anim Behav Sci* 101:288–304
- Trillmich F, Wolf JBW (2008) Parent-offspring and sibling conflict in Galápagos fur seals and sea lions. *Behav Ecol Sociobiol* 62:363–375
- Tsai LS (1931) Sucking preference in nursing young rats. *J Comp Psychol* 12:251–256
- Tsuda K, Kikkawa Y, Yonekawa H, Tanabe Y (1997) Extensive interbreeding occurred among multiple matriarchal ancestors during the domestication of dogs: evidence from inter- and intraspecific polymorphisms in the D-loop region of the mitochondrial DNA between dogs and wolves. *Genes Gen Systems* 72:229–238
- Vilá C, Savolainen P, Maldonado JE, Amorim IR, Rice JE, Honeycutt RL, Crandall KA, Lundeberg J, Wayne RK (1997) Multiple and ancient origins of the domestic dog. *Science* 276:1687–1689
- Wallace LR (1948) The growth of lambs before and after birth in relation to the level of nutrition. Part I. *J Agric Sci* 38:93–153
- Wauters L, Bijnens L, Dhondt AA (1993) Body mass at weaning and juvenile recruitment in the red squirrel. *J Anim Ecol* 62:280–286
- Wells DL, Hepper PG (2006) Prenatal olfactory learning in the domestic dog. *Anim Behav* 72:681–686
- White PP (2008) Maternal response to neonatal sibling conflict in the spotted hyena, *Crocuta crocuta*. *Behav Ecol Sociobiol* 62:353–361
- Wilsson E (1984) The social interaction between mother and offspring during weaning in German Shepherd dogs: Individual differences between mothers and their effects on offspring. *Appl Anim Behav Sci* 13:101–112
- Wyeth GSF, McBride G (1964) Social behaviour of domestic animals. *Anim Prod* 6:245–247
- Zarrow M, Denenberg V, Anderson C (1965) Rabbit: frequency of suckling in the pup. *Science* 150:1835–1836
- Zimen E (1987) Ontogeny of approach and flight behavior towards humans in wolves, poodles and wolf-poodle hybrids. En: Frank H (ed) *Man and Wolf*. Dr. W. Junk Publishers, Dordrecht, The Netherlands pp 275–292

9. Anexos

Anexo1. Ejemplo de una hoja de registro



Madre: Milenia
 Fecha y hora: 24Marzo2011/17:00
 Duración de la observación: 29 min

HOJA DE REGISTRO

Edad de las crías: Día 7
 Fecha de nacimiento: 17 Marzo 2011
 Postura de la madre: Izquierda

Nº 1/1
 Camarógrafo: MLAC
 Nº de camada de la madre: 4
 Lugar de observación: Criadero Totolac
 Registró: Marise LTE

Individuo/sexo:		Peso (g):
Nada/ ♀	6:17 D4 --> 8:50 (M); 12:38 I3 --> 27:46 (M);	A: 630.9
		D: 628.1
		Δ: -2.8
Azúl/ ♂	6:21 I3 --> 6:54 (D); 8:08 I3 --> 8:50 (M); 10:40 I4 --> 16:48 (D); 17:00 D4 --> 29:00 (F)	A: 621.2
		D: 619.2
		Δ: -2
Café/ ♂		A: 636.9
		D: 626
		Δ: -10.9
Verde/ ♂		A: 477.2
		D: 473.6
		Δ: -3.6

Comentarios: 1:00 Milenia se acuesta en su costado Izquierdo; 1:23 se levanta; Azúl presenta conductas aparentemente de inicios de juego; 6:05 Milenia se acuesta en su costado Izquierdo; Azúl parece ser en general el más activo y con mejor control motriz; 8:50 Milenia se levanta; 10:24 Milenia se acuesta en su costado Izquierdo; 17:27 Café se despierta y 18:40 se dirige hacia Milenia; Verde permanece dormido

Los minutos de sujeción registrados en el recuadro de cada individuo, así como los comentarios, se realizaron con base en el tiempo que se observó en el video. Por cada cachorro se anotó el tiempo de inicio de la sujeción (en el que se sujetó a un pezón) e identificación del pezón (izquierdo=I o derecho=D, 1-4 de anterior a posterior), seguido de una flecha (que indica que la cría permaneció adherida a ese pezón) y el tiempo de término de la sujeción (en el que la cría se desprende del pezón), anotando entre paréntesis la manera en la que el cachorro se desprende del pezón (en este ejemplo: M=disturbio de la madre; D=deja, es decir, el cachorro suelta el pezón; F=finaliza la grabación). Finalmente se anota un punto y coma (;) para indicar que el registro de ese periodo de sujeción terminó y así continuar con otros. Los recuadros en blanco que corresponden a los cachorros indican que estos no se amamantaron en esa sesión.

En las hojas se registraron los siguientes datos:

- Madre. Para conocer de qué camada se trata.
- Fecha y hora en la que se realizó la grabación.
- Duración de la observación. Tiempo total de la sesión filmada.
- Edad de las crías. Día posnatal, el día de nacimiento se considera el día cero.
- Fecha de nacimiento de la camada.
- Postura de la madre. Costado en el que se recuesta la hembra ya sea izquierdo o derecho, o si la madre permanece sentada o de pie.
- Camarógrafo. Persona que realizó la grabación.
- Número de camada de la madre.
- Lugar de observación. Indicando también la localidad en donde se realizó la grabación.
- Registró. Persona que analiza el video y registra los datos.
- N°. Identificación de la hoja de registro, es decir, número de hojas de cada sesión (1/1 significa que en esa sesión en particular sólo se utilizó una hoja para registrar los datos).
- Individuo. Color del listón de identificación de cada cachorro.
- Sexo de cada cría.
- Peso (g) de cada cría, antes y después del evento, y la diferencia (ganancia o pérdida).
- Comentarios. Movimientos de la madre, especificaciones de los cachorros, inicio del amamantamiento, fin del amamantamiento, fin de la grabación durante el amamantamiento (F), etcétera.



RESEARCH PAPER

The Pattern of Nipple Use Before Weaning Among Littermates of the Domestic Dog

Lourdes Arteaga*, Heiko G. Rödel†, Marise T. Elizalde‡, Daniel González‡ & Robyn Hudson‡

* Centro Tlaxcala de Biología de la Conducta, Universidad Autónoma de Tlaxcala, Tlaxcala, Mexico

† Université Paris 13, Sorbonne Paris Cité, Laboratoire d'Éthologie Expérimentale et Comparée, Villetaneuse, France

‡ Instituto de Investigaciones Biomédicas, Universidad Nacional Autónoma de México, Mexico, DF, Mexico

Correspondence

Robyn Hudson, Instituto de Investigaciones Biomédicas, Universidad Nacional Autónoma de México, A.P. 70228, Ciudad Universitaria C.P. 04510, Mexico, DF, Mexico.
E-mail: rhudson@biomedicas.unam.mx

Heiko G. Rödel, Université Paris 13, Sorbonne Paris Cité, Laboratoire d'Éthologie Expérimentale et Comparée E.A. 4443 (LEEC), F-93430 Villetaneuse, France.
E-mail: heiko.rodel@leec.uni-paris13.fr

Received: June 9, 2012

Initial acceptance: September 21, 2012

Final acceptance: October 3, 2012

(D. Zeh)

doi: 10.1111/eth.12030

Abstract

Suckling provides a well-defined and functionally significant context in which to study mammalian sibling competition and the possible consequences of this for long-term differences in individual behavior, physiology, and life histories. There have, however, been surprisingly few studies of suckling behavior, even in species as accessible as the domestic dog. In a first approach, we filmed the suckling behavior of 10 litters (47 puppies) of various dog breeds in their owners' homes during the first postnatal month before the start of weaning. The pattern of nipple use was very similar across litters but very different to that of the better-studied pig or cat. Puppies showed only weak preference for particular (central) nipple rows, they often switched nipples during nursing sessions and showed no evidence of teat consistency in which each littermate uses primarily one or two particular nipples. They also showed very little agonistic behavior that could be interpreted as contesting access to nipples. The present findings provide a reminder of the diversity of suckling patterns among altricial mammals and of the need for more comparative information to better understand the reasons for and functional significance of such differences.

All mammalian young depend for at least some period on the mother's milk for early postnatal growth and survival. Milk, however, is energetically costly for mothers to produce (Loudon & Racey 1987) and is thus a limiting resource for which the young can be expected to compete. Evidence for this comes from the widely found negative correlation between litter size and pre-weaning offspring weight gain (e.g., Rödel et al. 2008a; reviews in Mendl 1988; Hudson & Trillmich 2008; Hudson et al. 2011) and from surviving young showing greater weight gain following littermate deaths (Drummond et al. 2000). Suckling and its related effects on postnatal growth thus provide a well-defined and functionally significant context in which to study sibling competition and the possible consequences of this for long-term differences in individual behavior, physiology, and life histories (Rödel et al. 2009; Hudson et al. 2011; Reyes-Meza et al. 2011; Rödel & Monclús 2011).

Detailed information on the behavior of mammalian young during suckling is still quite scarce (reviews in Mock & Parker 1997; Drummond 2006; Hudson & Trillmich 2008). This is due in large part to the difficulty of observing them as in litter-bearing species, particularly suitable for studies of early sibling rivalry, the young are often raised in closed nests, burrows, dens, or pouches and vigorously defended by an often well-armed parent. Where (usually scanty) information is available, it suggests preferential use by the young of particular nipple rows across the mother's ventrum. Thus, posterior nipples are more frequently used in the domestic cat *Felis silvestris catus* and other felids (domestic cat: Ewer 1959; Hudson et al. 2009; other felids: McVittie 1978; Pfeifer 1980), in hyraxes *Procavia johnstoni* and *Heterohyrax brucei* (Hoeck 1977), in binturongs *Arctictis binturong* (Schoknecht 1984), in some voles *Microtus* spp. (McGuire & Sullivan 2001; McGuire et al. 2011), and

in wild boar *Sus scrofa* (Fernández-Llario & Mateos-Quesada 2005). The more central nipples are more frequently used in the domestic rabbit *Oryctolagus cuniculus* (Bautista et al. 2005) and in the laboratory rat *Rattus norvegicus* (tendency in Tsai 1931; Bonath 1972). And the anterior nipples are more frequently used in the domestic pig *Sus scrofa domestica* (e.g., Hartsock & Graves 1976; Hemsworth et al. 1976; Fraser & Thompson 1991; Puppe & Tuchscherer 1999).

In addition, in some species, most notably the domestic pig and cat, teat consistency, in which each member of the litter uses mainly one or two particular nipples or teats, is established soon after birth (pig: McBride 1963; Fraser 1975; Hemsworth et al. 1976; Puppe & Tuchscherer 1999; review in Drake et al. 2008; cat: Ewer 1959; Rosenblatt 1971; Hudson et al. 2009; Raihani et al. 2009). Such patterning in nipple or teat use has led to the suggestion that milk outlets differ in quality, that littermates compete for access to the best, and with the advantage typically going to the heavier young (e.g. Ewer 1959; Fraser & Thompson 1991). Evidence for this reasonable proposition is, however, weak and often inconclusive (review in R. Hudson & H. Distel submitted).

Furthermore, even in readily available and commonly studied mammalian species, information on the behavior of the young in the suckling context in general and on individual nipple use in particular is lacking. This is the case even in the domestic dog for which to our knowledge, no scientific reports on nursing or suckling behavior are available. Such information could be relevant to the investigation of factors contributing to the development of individual behavioral phenotypes in a species where this is an important subject of investigation (reviews in Miklósi 2007; Svartberg 2007; cf. Hudson et al. 2011). It was

therefore our aim in the present study to provide a first description of nipple use in litters of the domestic dog during the first postnatal month before the start of weaning.

Methods

Animals

We collected data from a total of 47 puppies in 10 litters from 10 different mothers. Characteristics of the mothers and litters are summarized in Table 1. The animals were pets kept in 10 private homes and fed on a variety of diets and maintained under a variety of conditions. Five were apartment dogs kept indoors except for daily walks, and five were kept outside in a yard or pen. Puppies were sold or given away as pets at about postnatal week seven after the end of the study.

Procedures

Mothers gave birth to and nursed their litters under a variety of conditions; some on a mat or blanket and some in a dog basket or dog bed. So as not to disturb the mothers and at the request of some owners, we did not attempt to alter or standardize rearing conditions in any way. As close to the day of birth as possible (Table 1), we weighed each puppy and for individual identification put a colored ribbon around its neck. When possible, litters were filmed every second or third day during a single nursing session (a total of 81 sessions; on average 8.1 sessions per litter). For this, mothers were separated from their litters an hour before recording to increase their motivation to nurse and of the puppies to suckle. Before returning mothers

Table 1: Database

Litter No	Breed	Parity	Litter size	Pups died	Final litter size (M/F)	N of sessions	Age range (days)
1	Scottish Terrier ^a	1	5	–	5 (4/1)	5	3–19
2	Mixed breed ^a	2	8	2	6 (2/4)	11	1–25
3	Mixed breed ^a	>1	5	–	5 (2/3)	4	5–14
4	Belgian Shepherd ^a	3	3	–	3 (2/1)	4	3–12
5	German Shepherd ^a	3	8	4	4 (3/1)	10	2–23
6	German Shepherd	1	13	5	7 (3/4)	7	2–21
7	Miniature Schnauzer	0	8	3	5 (4/1)	10	2–27
8	Shar Pei	5	4	–	4 (4/–)	9	3–24
9	Pit Bull	>1	6	–	6 (3/3)	9	2–24
10	Miniature Schnauzer	0	2	–	2 (1/1)	12	1–28
Sums or Means:			62	14 (23%)	47 (28/19)	8.1	2.4–21.7

^aExperimenter present with the mother and litter during filming (see Methods).

to their litters, the puppies were individually weighed on digital scales to the nearest gram. Nursing was then filmed for 30 min or until the mother left the litter for more than 3 min, whichever was first. In the absence of reliable information on the pattern of nursing behavior in the dog (see Introduction), the 1-h separation and 30 min observation times were somewhat arbitrary and were based on our experience in the cat (Hudson et al. 2009). Whereas the first five litters were filmed directly by the observer, to ensure that human presence did not interfere with the females' behavior, the last five litters were filmed in the absence of humans (Table 1) and with the camera mounted so as to give a good view of mothers in their customary nursing position. Immediately after nursing, the puppies were again weighed with the intention of using the difference between their pre- and post-nursing weight to estimate their milk intake (cf. Bautista et al. 2005; Hudson et al. 2009). However, the large number of negative values indicating weight loss suggested that licking by mothers immediately before or during nursing stimulated elimination by the puppies and that our estimates of milk intake were not sufficiently accurate to warrant further analysis. We therefore only used pre-nursing weights for the analysis of suckling performance as measured by individual puppies' weight gain.

Behaviors Recorded

As in our previous study of suckling behavior in the cat (Hudson et al. 2009), for each observation session, we recorded the following behaviors:

Mother's posture

Whether during nursing the mother was lying on her right or left side. Mothers usually nursed lying on their side, and all used either side. If during the same nursing session, the mother changed the side she was lying on or left the litter for more than 3 min but returned and resumed nursing, this was scored as a separate nursing event.

Nipple use

Nine mothers had four pairs of nipples and one mother had five. However, because in this female (a Shar Pei, Table 1) the most anterior pair was never used, we eliminated it from the analysis. We labeled the pairs from anterior to posterior as rows 1–4, and whether the nipples were on the left or on the right side of the mother's ventrum. We scored the fre-

quency and time in seconds each puppy was attached to which nipple.

Contest behavior

We also scored all incidents of unattached puppies pushing with their head and muzzle against the muzzle of attached littermates apparently trying to dislodge them. However, incidents of high-intensity contests involving swiping with the forepaws, biting, growling, or other forms of apparently agonistic behavior did not occur (cf. Hudson et al. 2009; R. Hudson & H. Distel, submitted).

Data Analysis and Sample Sizes

All analyses and simulations were performed with the program R, version 2.14.2 (R Development Core Team 2012). We applied (generalized) linear mixed-effects models using the package lme4 (Bates et al. 2011). We checked homogeneity of variances and goodness of fit by plotting residuals vs. fitted values. Where linear models were used, normality of the model residuals was assured by checking normal probability plots and using the Shapiro-Wilk test. Generalized linear models were checked for overdispersion (Faraway 2006). p-values were calculated by likelihood ratio tests based on changes in deviance when each term was dropped from the full model (Faraway 2006). For significant mixed-effects models, we calculated Nagelkerke's Pseudo- R^2 , which can be used as a measure of explained variance for this kind of analysis (Nagelkerke 1991).

First, we tested for gradients in the use of the different nipple rows (from anterior to posterior) using generalized linear mixed-effects models with a binomial error distribution (logit-link). Two different response variables were calculated: (1) the percentage of puppies per litter suckling at each nipple row and (2) the percentage of the summed-up time that the puppies of each litter suckled at a particular nipple row (see Fig. 1). The effects of the position of the nipple row (1–4, 1 = anterior, 4 = posterior) were used as a predictor variable (covariate). We tested for linear effects as well as for quadratic effects of nipple row position, the latter to detect potential non-linear (optimum) patterns. In addition, we tested for the effects of time (postnatal week when the observations were made; covariate) and of litter size (covariate) including their interactions. The statistical models included mother identity as a random factor in order to adjust for repeated measurements during the study period of up to 29 postnatal days per litter. In total, we used data from 81 observation sessions of 10 different mothers.

Fig. 1: Gradient in the use of different nipple rows by domestic dog puppies. Data (given as $\bar{x} \pm SE$) are derived from 83 observation sessions from a total of 10 mothers and 47 puppies. Both parameters (a) the% puppies per litter using particular nipple rows and (b) the% suckling time (per litter) at the different rows showed a significant non-linear pattern; regression lines are based on statistics given in the text. Note that all mothers only had four nipple rows in use.

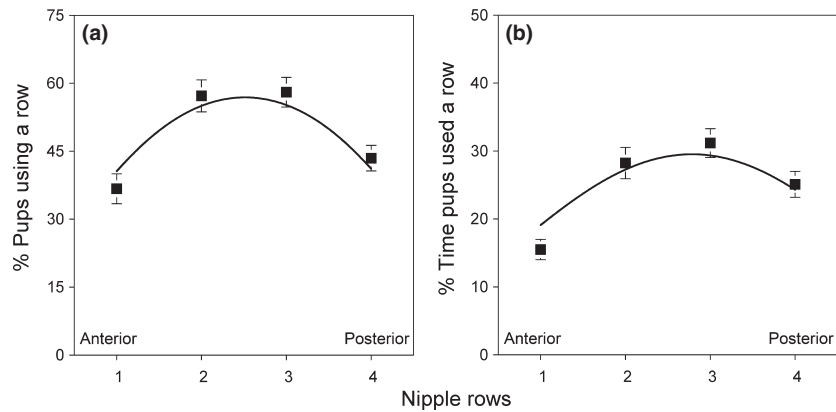
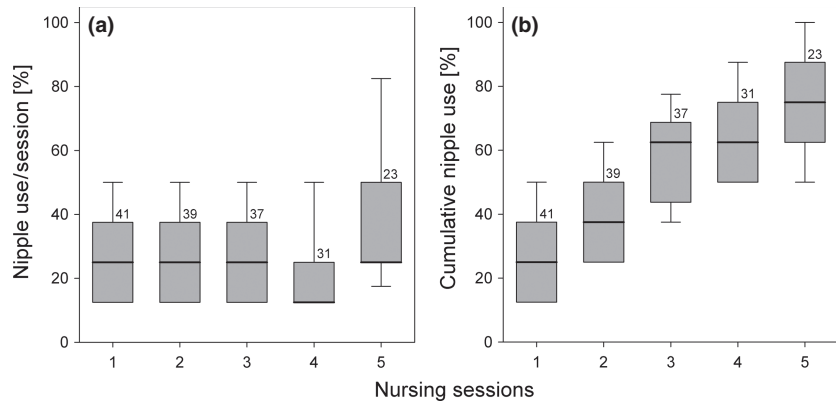


Fig. 2: Time course of the (a) percentage of different nipples used by individual puppies during each nursing session and (b) the percentage of the cumulative number of different nipples used by individual puppies across five recorded nursing sessions during the first 14 postnatal days. Medians are given by the solid line, boxes indicate 25th and 75th percentiles, and whiskers show the 10th and 90th percentiles. Sample sizes (number of puppies) are given in the graph. There was no increase or decrease across time in (a), but a highly significant increase in (b); see details on statistics in text.



Second, we aimed to test whether the individual pattern of puppies' nipple use showed indications of a 'preference' for particular nipples. For this, we compared the number of nipples used during different (up to five, see below) nursing sessions by individual puppies (see Fig. 2a). Subsequently, we compared the cumulative number (transformed into a percentage for analysis) of nipples used by individual puppies across the five recorded nursing sessions (see Fig. 2b). We analyzed the data with generalized linear mixed-effects models with binomial error distribution and logit-link, including puppy identity as a random factor to allow for repeated measurements. We also included the identity of the mother to correct for the same origin of the different puppies per litter. Given that the puppies showed some indication of preferring particular (middle) nipple rows, we expected that the number of nipples used per session should remain rather constant in both analyses. We restricted the data set to a maximum time span of 14 postnatal days in order to compare the time course of puppies across approximately the same age. In total, we recorded up to five nursing sessions per litter, making up a total of 171 observation sessions of 41 puppies from nine different litters used for this analysis (several puppies and one litter were excluded due to the lack of data on body mass).

In a third step, we first determined the nipple which individual puppies used the longest during the different nursing sessions. Such nipples are hereafter referred to as the 'preferred' nipple per individual puppy and per nursing session. Our goal was to test whether puppies consistently used these 'preferred' nipples across different nursing sessions. For this, we calculated a consistency index I_c for each puppy (41 puppies from nine different mothers). This index I_c was calculated as the frequency of occurrence when a particular nipple was the 'preferred' one (by means of the longest suckling time per nursing event) across the five (or four in 9% of cases) recorded nursing events over the number of all possible comparisons (10 pair-wise comparisons in the case of five recorded nursing sessions). Thus, the values of the consistency index I_c could potentially vary between 0 (indicating no similarity in the 'preferred' nipple across sessions) and 1 (indicating 'preferential' use of the same nipple across all sessions). We then simulated 1000 data sets (with $n = 41$ 'puppies' each) based on a random nipple choice, but biased by the puppies' higher probability of choosing the two middle nipple rows over anterior or posterior nipples (method 1; probabilities taken from data shown in Fig. 1a). This method was derived from our prior knowledge of puppies' non-linear gradi-

ent in nipple row use (see Fig. 1a,b). In addition, we simulated 1000 data sets based on a purely random choice by puppies (method 2). We then compared the observed values with the simulated values of I_c (either generated according to method 1 or 2) using linear mixed-effects models including puppies' and mothers' identity (two times 1000 repeated calculations). If individual puppies had a consistent preference for particular nipples, we expected that the observed values of I_c should be significantly higher than the simulated values based on a random choice or on a choice biased by greater use of the middle nipple rows.

Fourth, we tested for correlations between different individual characteristics and I_c . Predictor variables considered were sex (factor), litter size, the ranked 'starting mass', and the ranked growth of the puppies (all used as covariates). Ranking (between 0 and 1 in order to adjust for different litter sizes) was performed within litters to adjust for the large differences in body mass and in growth of the different breeds used in the study.

Finally, we tested whether individual patterns of nipple 'choice' (measured by I_c) contributed to the predicted growth of the puppies (ranked within litter, see above). In addition, we tested for the effects of sex, ranked starting mass, and litter size. The two latter analyses were performed using linear mixed-effects models including mother identity as a random factor, and we tested for all interactions among the predictor variables. Data from 41 puppies from nine different mothers were available for this analysis.

Results

Behavior of Mothers and Young

In four litters, a total of 14 puppies died; eight at birth and the rest during the next few days (Table 1). Surviving puppies appeared to thrive, and there were no subsequent deaths. When mothers were returned to their young for nursing, they typically spent several minutes nuzzling and licking the puppies (74% of sessions), particularly around the ano-genital area, before starting to nurse. All mothers also licked their puppies during each nursing session, on average 7.5 times. They interrupted nursing in 75% of sessions, and the effective nursing time from nipple attachment of the first puppy to the end of the session was 16.1 ± 3.7 min ($\bar{x} \pm SD$). Puppies spent an average 9.4 ± 2.2 min attached to nipples per session, although in 25% of sessions one or more puppies did not attach at all. Puppies attaching used on average 2.5 ± 0.8 nipples during each session (see Fig. 2a). Nipple switching seemed to occur spontaneously

rather than as a result of occupants being dislodged by a littermate. In fact, interactions among littermates that could be interpreted as contests were never observed in six litters and only a total of 18 times in the 45 sessions of the other four litters.

Gradient in the Use of Different Nipple Rows

The gradient of the puppies' nipple row use followed a non-linear pattern with a maximum at the middle rows. This was evident from the significant quadratic effects with respect to the percentage of puppies per litter using the different nipple rows ($\chi^2_2 = 16.28$, $R^2_{\text{Nagelkerke}} = 0.10$, $p < 0.001$; Fig. 1a) and also from the percentage time that the puppies of each litter spent suckling at the different rows ($\chi^2_2 = 639.49$, $R^2_{\text{Nagelkerke}} = 0.85$, $p < 0.001$; Fig. 1b). These non-linear gradients were consistent across time as indicated by the non-significant interaction terms (postnatal week \times nipple row: $p > 0.10$), and there were no significant effects of litter size ($p > 0.10$). We also checked for potential effects of the presence/absence of the experimenter during filming. However, there were no such effects ($p > 0.08$), and there were also no significant interactions between this factor and the quadratic patterns of nipple use ($p > 0.10$), indicating that these patterns were independent of experimenter presence.

Nipple Use Across Time

The number of different nipples used by individual puppies did not differ significantly among sessions ($\chi^2_1 = 3.03$, $p = 0.08$; Fig. 2a). However, considering the cumulative number of different nipples used by individual puppies across nursing sessions, there was a highly significant increase in the use of different nipples across time ($\chi^2_1 = 160.41$, $R^2_{\text{Nagelkerke}} = 0.75$, $p < 0.001$; Fig. 2b). This indicates that the puppies did not only use the same but also different nipples during consecutive nursing sessions.

The rank (within litter) of initial puppy mass as well as sex or litter size was not correlated with the number of nipples used, neither during particular nursing sessions nor when considering the cumulative number of nipples used ($p > 0.10$). We obtained similar results when re-analyzing the data considering the use of nipple rows instead of the individual nipples.

Individual Consistency in the Use of Particular Nipples?

There were no indications for the existence of a consistent use of particular ('preferred') nipples by

individual puppies. Puppies had rather low consistency indices in nipple row use (I_c), which were calculated across five consecutive observation sessions. The median value was 0.10 (see Fig. 3), indicating that on average puppies showed the same pattern of nipple choice in two of the five observation sessions.

Comparisons between the consistency index of nipple use (I_c) calculated across five consecutive observation sessions with randomized values of nipple use revealed no significant differences (Fig. 3; statistics see below). For simulating random choices of nipples, two different methods were used. We first took into account the observed gradient in nipple use across the different rows (method 1: $\chi^2_{\text{average}} = 0.62$, $p_{\text{average}} = 0.54$, $p[\text{ci.95\%}_{\text{lower}}] = 0.12$, $p[\text{ci.95\%}_{\text{upper}}] = 0.93$; Fig. 3). Second, in a less conservative approach, we did not consider this gradient. But also here we obtained similar, virtually non-significant results (method 2: $\chi^2_{\text{average}} = 0.90$, $p_{\text{average}} = 0.51$, $p[\text{ci.95\%}_{\text{lower}}] = 0.043$, $p[\text{ci.95\%}_{\text{upper}}] = 0.98$; Fig. 3).

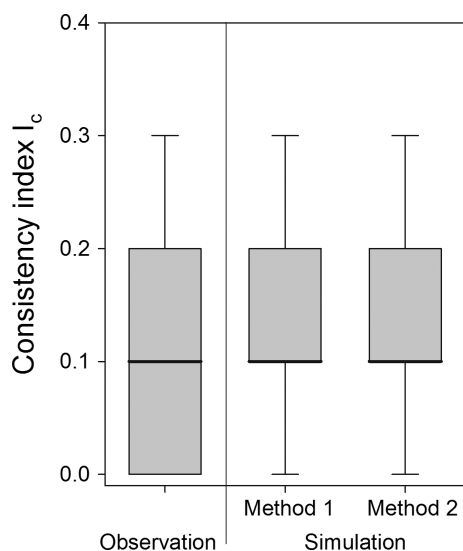


Fig. 3: Comparison of the observed individual pattern of nipple use of dog puppies and of values simulating a random choice (medians are given by the solid line, boxes indicate 25th and 75th percentiles, and whiskers show the 10th and 90th percentiles). Data are from 41 puppies of nine litters, collected across five consecutive observation sessions. The individual pattern of nipple use is given as the consistency index I_c ; values of 0 indicate that in each session puppies used a different 'preferred' nipple, and values of 1 indicate that in each session they used the same 'preferred' nipple. Simulated values are based on computer-generated random choices (1000 simulation runs), taking (method 1) or not taking into account (method 2) the observed gradient in nipple use across the different rows (Fig. 1). Differences between groups (using paired test statistics on an individual basis) were not significant; see text.

Individual Characteristics and Consistency in Nipple Use

The pattern of individual nipple use as assessed by I_c was neither related to the relative (ranked) starting mass of the puppies ($\chi^2_1 = 1.50$, $p = 0.22$), to their sex ($\chi^2_1 = 0.28$, $p = 0.60$), nor to litter size ($\chi^2_1 = 1.75$, $p = 0.19$). Interactions among these predictor variables were not significant ($p > 0.10$).

There were no significant differences between male and female puppies either with respect to ranked starting mass ($\chi^2_1 = 0.08$, $p = 0.78$) or to ranked growth ($\chi^2_1 = 0.17$, $p = 0.68$).

Does the Pattern of Individual Nipple Use Predict Puppy Growth?

The relative growth of the puppies (% growth, ranked within litter) was significantly and positively correlated with their ranked starting mass ($\chi^2_1 = 7.22$, $R^2_{\text{Nagelkerke}} = 0.40$, $p = 0.007$). However, there was no significant effect of I_c ($\chi^2_1 = 0.01$, $p = 0.93$), indicating that the pattern of nipple use did not affect individual growth. Furthermore, litter size and sex were not correlated with puppy growth, and there was no significant interaction among the tested predictor variables ($p > 0.10$).

Discussion

To our knowledge, this is the first report on suckling behavior and nipple use in the domestic dog and so allowing a comparison with better-studied polytocous mammalian species such as the domestic cat. The findings provide support for a gradient in nipple use. Across age and litters, puppies consistently used the two middle nipple rows significantly more often and for longer than the anterior or posterior rows (Fig. 1). However, this did not appear to be associated with superior nipple quality. We found no evidence that littermates aggressively compete for the middle rows or that use of these is associated with greater individual starting mass or greater weight gain (see below). Rather, unimpeded by the mother's legs, greater use of the middle rows could simply have been due to puppies' easier access to these (Bonath 1972; Bautista et al. 2005 for a similar pattern in the rat and rabbit, respectively).

However, our findings do not suggest that littermates of the domestic dog establish individually consistent use of particular nipples. In all litters and across the four-week study period, all nipples were used by several puppies, and conversely, each puppy used

several nipples and with a probability not significantly different from chance (Fig. 3). This, together with the failure to find a relation between individual puppies' pattern of nipple use and their starting mass, weight gain, or sex is consistent with a lack of difference in the quality of nipples for which littermates might be expected to compete (cf. Bonath 1972; Bautista et al. 2005; review in R. Hudson & H. Distel submitted, for similar findings in other species).

Despite the heterogeneity of our sample and observation conditions, the findings seem reliable. Thus, the within-litter pattern of nipple use could be generalized across different breeds, litter sizes, mothers' parity and conditions of maintenance, and as in other species of altricial mammals, starting body mass was a highly significant predictor of pre-weaning growth (Rödel et al. 2008b; Hudson et al. 2011). Furthermore, the very different pattern of nipple use we found previously in the domestic cat (and consistent with the literature) was based on observations conducted under similarly heterogeneous conditions (Hudson et al. 2009; cf. Ewer 1959; Rosenblatt 1971). In litters of cats also kept as pets in private homes we found, in contrast to the dog litters of the present study, that kittens establish a conspicuous and stable order in individual use of particular nipples soon after birth, while consistently showing a preference for the more posterior rows (Hudson et al. 2009; Raihani et al. 2009; also Ewer 1959). Speculatively, the lack of a clear pattern in individual nipple use by puppies (and confirmed by discussion with professional breeders) may explain the surprising lack of information on this in the literature; conspicuous patterns inviting investigation are simply not seen.

How, then, might we account for such differences in the pattern of nipple use between dogs and, for example, cats? One possibility might relate to these species' different lifestyles. As obligate carnivores, lone hunters (Bradshaw 2006; Fitzgerald & Turner 2000) and dependent on their agility and climbing ability to escape danger, it should be advantageous for cat mothers to maintain a minimum number of active mammary glands. This implies, however, that kittens should ensure an adequate personal milk supply by regularly sucking particular outlets to prevent their involution (R. Hudson, pers. obs.; Ewer 1959; Kim et al. 2001 in pigs). By contrast, the more omnivorous, group-living and less agile dog (or rather its wolf ancestor *Canis lupus*), may have been under less selective pressure to minimize the number of active mammary glands, and particularly as mothers are able to remain in the den with their litters for long periods due to provisioning with food by their mate or the pack (Mech &

Boitani 2003). This speculative suggestion needs further investigation by, admittedly difficult, observations of nursing behavior in wolves, feral dogs, and other canids. It should be noted, however, that several other mammalian species such as the domestic rabbit (Bautista et al. 2005), laboratory rat (Bonath 1972), and meadow vole *Microtus pennsylvanicus* (McGuire et al. 2011) also do not show teat consistency.

In conclusion, the findings of the present study provide a reminder of the diversity of suckling patterns among altricial mammals and of the need for more comparative information to account for such differences, including for species as familiar and accessible as the domestic dog and cat.

Acknowledgements

We thank Hans Distel for extensive discussion of the manuscript, Carolina Rojas for technical and bibliographical assistance, Luis Daniel Cárdenas Vargas and Amando Bautista for help with data collection and data management, veterinarian MVZ., M. en C. Joel Flores Bonilla for help in recruiting dog owners, the dog owners themselves for allowing us into their homes to work with their pets, and the Mexican funding agencies CONACYT (48692-Q) and DGAPA (IN223910-Q) for financial support.

Literature Cited

- Bates, D. M., Maechler, M. & Bolker, B. 2011: lme4: Linear mixed-effects models using Eigen and S4 classes. R package version 0.999375-39.: <http://CRAN.R-project.org/package=lme4>.
- 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.
- Bonath, K. 1972: Saugordnung und individuelle Differenzierung von Rattensäuglingen (*Rattus norvegicus*) am Gesäuge ihrer Mütter. *Z. Tierpsychol.* **31**, 8–14.
- Bradshaw, J. W. S. 2006: The evolutionary basis for the feeding behavior of domestic dogs *Canis familiaris* and cats *Felis catus*. *J. Nutr.* **136**, 1927S–1931S.
- Drake, A., Fraser, D. & Weary, D. M. 2008: Parent-offspring resource allocation in domestic pigs. *Behav. Ecol. Sociobiol.* **62**, 309–319.
- Drummond, H. 2006: Dominance in vertebrate broods and litters. *Q. Rev. Biol.* **81**, 3–32.
- 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.

- Ewer, R. F. 1959: Suckling behaviour in kittens. *Behaviour* **15**, 146–162.
- Faraway, J. J. 2006: *Extending the Linear Model with R. Generalized Linear, Mixed Effects and Nonparametric Regression Models*. Chapman & Hall, Boca Raton, FL.
- Fernández-Llario, P. & Mateos-Quesada, P. 2005: Udder preference in wild boar piglets. *Acta Ethol.* **8**, 51–55.
- Fitzgerald, B. M. & Turner, D. C. 2000: Hunting behaviour of domestic cats and their impact on prey populations. In: *The Domestic Cat. The Biology of its Behaviour*, 2nd edn (Turner, D. C. & Bateson, P., eds). Cambridge Univ. Press, Cambridge, pp. 151–175.
- Fraser, D. 1975: The “teat order” of suckling pigs. I. Relation to birth weight and subsequent growth. *J. Agric. Sci.* **84**, 387–391.
- Fraser, D. & Thompson, B. K. 1991: Armed sibling rivalry among suckling piglets. *Behav. Ecol. Sociobiol.* **29**, 9–15.
- Hartsock, T. G. & Graves, H. B. 1976: Neonatal behavior and nutrition-related mortality in domestic swine. *J. Anim. Sci.* **42**, 235–241.
- Hemsworth, P. H., Winfield, C. G. & Mullaney, P. D. 1976: A study of the development of the teat order in piglets. *Appl. Anim. Ethol.* **2**, 225–233.
- Hoeck, H. N. 1977: “Teat order” in hyrax (*Procavia johnstoni* and *Heterohyrax brucei*). *Z. Säugetierk.* **42**, 112–115.
- Hudson, R. & Trillmich, F. 2008: Sibling competition and cooperation in mammals. *Behav. Ecol. Sociobiol.* **62**, 299–307.
- 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, V., Morales Montor, J. & Rödel, H. G. 2011: The effect of siblings on early development: a potential contributor to personality differences in mammals. *Dev. Psychobiol.* **53**, 564–574.
- Kim, S. W., Easter, R. A. & Hurly, W. L. 2001: The regression of unsuckled mammary glands during lactation in sows: the influence of lactation stage, dietary nutrients, and litter size. *J. Anim. Sci.* **79**, 2659–2668.
- Loudon, A. S. I. & Racey, P. A. 1987: *Reproductive Energetics in Mammals*. Clarendon Press, Oxford.
- McBride, G. 1963: The “teat order” and communication in young pigs. *Anim. Behav.* **11**, 53–56.
- McGuire, B. & Sullivan, S. 2001: Suckling behavior of pine voles (*Microtus pinetorum*). *J. Mammal.* **82**, 690–699.
- McGuire, B., Vermeylen, F. & Bemis, W. E. 2011: Suckling behaviour in three species of voles. *Behaviour* **148**, 551–573.
- McVittie, R. 1978: Nursing behavior of snow leopard cubs. *Appl. Anim. Ethol.* **4**, 159–168.
- Mech, L. D. & Boitani, L. 2003: *Wolves: Behavior, Ecology and Conservation*. Univ. of Chicago Press, Chicago, IL.
- 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. 2007: Dog Behaviour, Evolution, and Cognition, chapter 10. Oxford Univ. Press, Oxford.
- Mock, D. W. & Parker, G. A. 1997: *The Evolution of Sibling Rivalry*. Oxford Univ. Press, Oxford.
- Nagelkerke, N. J. D. 1991: A note on a general definition of the coefficient of determination. *Biometrika* **78**, 691–692.
- Pfeifer, S. 1980: Role of the nursing order in social development of mountain lion kittens. *Dev. Psychobiol.* **13**, 47–53.
- Puppe, B. & Tuchscherer, A. 1999: Development and territorial aspects of suckling behaviour in the domestic pig (*Sus scrofa f. domestica*). *J. Zool. Lond.* **249**, 307–313.
- R Development Core Team 2012: *R: A Language and Environment for Statistical Computing*. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria, www.R-project.org.
- 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.
- Reyes-Meza, V., Hudson, R., Martínez-Gómez, M., Nicolás, N., Rödel, H. G. & 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.
- Rödel, H. G. & Monclús, R. 2011: Long-term consequences of early development on personality traits: a study in European rabbits. *Behav. Ecol.* **22**, 1123–1130.
- Rödel, H. G., Prager, G., Stefanski, V., von Holst, D. & Hudson, R. 2008a: Separating maternal and litter-size effects on early postnatal growth in two species of altricial small mammals. *Physiol. Behav.* **93**, 826–834.
- Rödel, H. G., 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, H. G., 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.
- Rosenblatt, J. S. 1971: Suckling and home orientation in the kitten. A comparative and developmental study. In *The Biopsychology of Development*. (Aronson, L. R. & Shaw, E., eds). Academic Press, New York, pp. 345–410.
- Schoknecht, P. A. 1984: Growth and teat ownership in a litter of binturongs. *Zoo Biol.* **3**, 273–277.
- Svartberg, K. 2007: Individual differences in behaviour – dog personality. In *The Behavioural Biology of Dogs*. (Jensen, P., ed). CAB International, Cambridge, MA, pp. 182–206.
- Tsai, L. S. 1931: Sucking preference in nursing young rats. *J. Comp. Psychol.* **12**, 252–256.