



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO
POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS
INSTITUTO DE INVESTIGACIONES BIOMÉDICAS
ECOLOGÍA

CUIDADO PARENTAL Y CONDUCTA DE SUCCIÓN
EN EL DINGO AUSTRALIANO
DURANTE EL PRIMER MES POSNATAL

TESIS

QUE PARA OPTAR POR EL GRADO DE:
MAESTRA EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

PRESENTA:

MARISE LILIAN TREJO ELIZALDE

TUTORA PRINCIPAL DE TESIS: DRA. ROBYN ELIZABETH HUDSON
INSTITUTO DE INVESTIGACIONES BIOMÉDICAS, UNAM
COMITÉ TUTOR: DR. CONSTANTINO DE JESÚS MACÍAS GARCÍA
INSTITUTO DE ECOLOGÍA, UNAM
DR. GABRIEL ROLDÁN ROLDÁN
FACULTAD DE MEDICINA, UNAM

CIUDAD UNIVERSITARIA, CD. MX., NOVIEMBRE 2016



Universidad Nacional
Autónoma de México



UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

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

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



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO
POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS
INSTITUTO DE INVESTIGACIONES BIOMÉDICAS
ECOLOGÍA

CUIDADO PARENTAL Y CONDUCTA DE SUCCIÓN
EN EL DINGO AUSTRALIANO
DURANTE EL PRIMER MES POSNATAL

TESIS

QUE PARA OPTAR POR EL GRADO DE:
MAESTRA EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

PRESENTA:

MARISE LILIAN TREJO ELIZALDE

TUTORA PRINCIPAL DE TESIS: DRA. ROBYN ELIZABETH HUDSON
INSTITUTO DE INVESTIGACIONES BIOMÉDICAS, UNAM
COMITÉ TUTOR: DR. CONSTANTINO DE JESÚS MACÍAS GARCÍA
INSTITUTO DE ECOLOGÍA, UNAM
DR. GABRIEL ROLDÁN ROLDÁN
FACULTAD DE MEDICINA, UNAM

CIUDAD UNIVERSITARIA, CD. MX., NOVIEMBRE 2016



Lic. Ivonne Ramírez Wence
Director General de Administración Escolar, UNAM.
Presente

Me permito informar a usted que en la reunión ordinaria del Comité Académico del Posgrado en Ciencias Biológicas, celebrada el día 13 de junio del 2016, se aprobó el siguiente jurado para el examen de grado de **MAESTRA EN CIENCIAS BIOLÓGICAS** de la alumna **TREJO ELIZALDE MARISE LILIAN** con número de cuenta **304197901** con la tesis titulada **"CUIDADO PARENTAL Y CONDUCTA DE SUCCIÓN EN EL DINGO AUSTRALIANO DURANTE EL PRIMER MES POSNATAL"**, realizada bajo la dirección de la **DRA. ROBYN ELIZABETH HUDSON**:

Presidente: DRA. MARÍA DE LOURDES ARTEAGA CASTAÑEDA
Vocal: DR. FRANCISCO GALINDO MALDONADO
Secretario: DR. GABRIEL ROLDÁN ROLDÁN
Suplente: DRA. ZAMIRA ANAHÍ ÁVILA VALLE
Suplente: DR. CONSTANTINO DE JESÚS MACÍAS GARCÍA

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

ATENTAMENTE
"POR MI RAZA HABLARA EL ESPIRITU"
Cd. Universitaria, Cd. Mx., a 6 de septiembre del 2016.

M. del Coro Arizendi

DRA. MARÍA DEL CORO ARIZMENDI ARRIAGA
COORDINADORA DEL PROGRAMA



Agradecimientos

Primeramente al Posgrado en Ciencias Biológicas de la Universidad Nacional Autónoma de México (UNAM).

Al apoyo financiero recibido por beca CONACYT (294591). El provisto desde Australia por la Universidad de Queensland Central (*Central Queensland University*) y la fundación del dingo australiano (*Australian Dingo Foundation*).

A mi Tutora, la Dra. Robyn Elizabeth Hudson, y a los miembros del Comité Tutor, el Dr. Constantino de Jesús Macías García y el Dr. Gabriel Roldán Roldán.

Agradecimientos a título personal

Quiero agradecer a Lyn y Alan Watson (Q.E.P.D), fundadores del Dingo Discovery Sanctuary and Research Centre en Victoria Australia, por permitirnos acceder al santuario y filmar a sus dingos y a Lyn Whitworth por su apoyo en el santuario.

Al Dr. Gerard Kennedy, del Instituto Cairnmillar en Melbourne Australia, por iniciar y mantener el contacto con el santuario a lo largo del estudio.

Al Dr. Bradley Smith, de la Universidad de Queensland Central en Rockhampton Australia, por grabar la conducta de los dingos y hacer disponible ese material y toda otra información relevante sobre éstos bellos animales.

Al Dr. Heiko Rödel, de la Universidad de Paris 13 en Francia, por su asesoramiento y ayuda con el análisis estadístico.

A la Dra. Lourdes Arteaga, de la Universidad Autónoma de Tlaxcala, por permitirnos volver a analizar los datos previamente publicados del perro doméstico (Arteaga et al. 2013), apoyarnos en el análisis de videos y por su apoyo como miembro del jurado.

A la Dra. Zamira Ávila por sus sugerencias durante la revisión de la tesis y su apoyo como miembro del jurado.

Al Dr. Francisco Galindo por su apoyo como miembro del jurado.

A Carolina Rojas por su gran ayuda con la obtención de artículos y asistencia técnica en general.

Nuevamente a los Doctores Kennedy, Smith y Rödel por contribuir con la publicación de este estudio (Hudson et al. 2016; Anexo).

Una vez más a la Dra. Robyn Hudson por todo este proyecto y su apoyo a nivel personal; al Dr Constantino Macías por sus comentarios; y al Dr. Gabriel Roldán, además de por su apoyo académico, por volverse un gran amigo.

A los animales del mundo y a la naturaleza. Los amo!

A mis amigos por su amor y por ayudarme con mi estrés. Los amo!

A mi familia por su apoyo y amor eterno e incondicional. Los amo!

A mi amorcito corazón mi puchungo del amor por ser mi compañero del amor. Te amo!

Al universo por permitirme existir y a mi misma por ser. Me amo!

¡Gracias!

Índice

Resumen

Abstract

1. Introducción.....	0
1.1. Amamantamiento	
1.2. Competencia por la leche materna	
2. Antecedentes.....	4
2.1. El perro doméstico	
2.2. El dingo australiano como modelo de estudio	
3. Hipótesis.....	10
4. Objetivo.....	10
5. Método.....	11
5.1. Lugar de estudio	
5.2. Animales	
5.3. Procedimiento	
5.4. Manejo y análisis de datos	
6. Resultados.....	20
6.1. Uso de los pezones	
6.1.1. Comparación en la conducta de succión de los cachorros del dingo y del perro doméstico	
6.1.2. Uso acumulado de los diferentes pezones	
6.1.3. Distribución del uso individual de los pezones	
6.1.4. Falta de correlaciones en el uso de pezones a lo largo del tiempo	
6.2. Cuidado parental	
6.2.1. Descripción de las conductas	
7. Discusión.....	26
8. Conclusiones.....	32
9. Referencias.....	33
10. Anexo.....	42
Anexo. Hudson R, Rödel HG, Trejo-Elizalde M, Arteaga L, Kennedy GA, Smith BP (2016) Pattern of nipple use by puppies: A comparison of the dingo (<i>Canis dingo</i>) and the domestic dog (<i>Canis familiaris</i>). J Comp Psychol 130(3):269–277	

Lista de figuras y tablas

Figuras

1. Dingos y su distribución en Australia..... 6
2. Relaciones genéticas entre secuencias de regiones control de mtDNA (582 pb) de dingos, perros domésticos y lobos..... 7
- 3.1. y 3.2. Árboles filogenéticos construidos mediante el método del vecino más cercano (neighbour-joining) de perro doméstico y lobo gris.... 8-9
4. Condiciones generales del sitio de reproducción en el que se mantiene a los dingos en el DDC..... 12
5. Vista interna del nido..... 12
6. Identificación individual de las crías mediante diferencias en el pelaje... 15
7. Transcurso del tiempo en relación a la proporción acumulada de los diferentes pezones utilizados por cada individuo de dingo y perro doméstico, registrados durante cuatro sesiones de amamantamiento en las primeras dos semanas posnatales..... 22
8. Distribución del porcentaje del tiempo y del porcentaje de la frecuencia en el que los cachorros del dingo y del perro doméstico se sujetaron a los diferentes pezones de su madre..... 23

Tablas

1. Características de los dingos: las madres y sus camadas..... 13
2. Comparación de conductas observadas en cachorros del dingo y del perro doméstico durante las sesiones de amamantamiento..... 20

Resumen

Es sorprendente la escasa información disponible acerca de la conducta de los mamíferos recién nacidos en un contexto de vital importancia como lo es el amamantamiento. Reportamos previamente el patrón de uso de los pezones por cachorros del perro doméstico, notablemente distinto a aquel presente en las crías del gato doméstico. Las crías de gato desarrollan rápidamente un “orden” al usar los pezones, éste consiste en el uso de uno o dos pezones particulares por individuo; en contraste, los cachorros del perro doméstico no muestran dicho patrón. Nos preguntamos si la conducta “caótica” observada en los cachorros del perro doméstico (*Canis familiaris*) podría deberse a una selección relajada dada por la domesticación. Como primer estudio, analizamos la conducta de succión en cuatro camadas de dingos cautivos de linaje silvestre (*Canis dingo*), especie de cánido que ha habitado el continente australiano en cantidades considerables por al menos 5 000 años con una influencia mínima del ser humano. En todas las medidas tomadas en relación a la conducta individual de los cachorros – tiempo de sujeción a los pezones, ausencia de uso individual de pezones particulares y su consiguiente falta de “orden”, carencia de succión sincronizada entre hermanos, ausencia de conductas agonísticas – no encontramos diferencias entre las dos especies. En un segundo estudio, registramos de manera continua durante 24 horas la conducta de ambos padres en relación a los cachorros después del parto hasta el inicio del destete al final de la tercer semana posnatal. A pesar de que los datos siguen bajo análisis, pareciera que las madres permanecen casi de manera constante con los cachorros, principalmente durante las primeras dos semanas posnatales, mientras que las parejas rara vez permanecen dentro del nido. En conclusión, sugerimos que la diferencia en el patrón de la conducta de succión entre crías del gato doméstico (y otros felinos) y del perro doméstico pareciera no ser producto de la domesticación sino que podría representar diferencias filogenéticas entre félidos y cánidos como consecuencia de sus diferentes estilos de vida y asociada conducta parental. Estos resultados enfatizan la necesidad de estudios comparativos con el fin de evitar generalizaciones simplistas partiendo de

una o dos especies dentro de un amplio grupo taxonómico como son los mamíferos.

iii

Abstract

Surprisingly little information is available about the behaviour of newborn mammals in the functionally vital context of suckling. We have previously reported notable differences in the pattern of nipple use by kittens of the domestic cat and puppies of the domestic dog. Whereas kittens rapidly develop a “teat order”, with each individual using principally one or two particular nipples, puppies show no such pattern. We asked whether the more “chaotic” behaviour seen in puppies of the domestic dog (*Canis familiaris*) could be the result of relaxed selection due to domestication. In a first test of this hypothesis we studied suckling behaviour in four litters of wild-type captive dingoes (*Canis dingo*), a canid species that has inhabited the Australian mainland in substantial numbers for at least 5,000 years with minimal human influence. On all measures of individual puppies’ behaviour – time spent attached to nipples, lack of individual use of particular nipples and consequent absence of a “teat order”, lack of synchronized suckling with other littermates, lack of agonistic behaviour – we found no differences between the two species. In a second study, we registered the behavior of both parents continuously across 24 hours in relation to the puppies after birth until the start of weaning at the end of the third postnatal week. Although the data are still being analyzed, it seems that whereas mothers remained almost continuously with the puppies particularly during the first two postnatal weeks, fathers only rarely entered the den. In conclusion, we suggest that the difference between the pattern of suckling behaviour of kittens of the domestic cat (and other felids) and the domestic dog is not an artefact of domestication, but rather reflects phylogenetic differences between felids and canids as a consequence of their different lifestyles and associated patterns of parental care. These findings emphasize the need for comparative studies to avoid simplistic generalizations from one or two species across broad taxonomic groups.

1. Introducción

Muchos mamíferos crecen 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, y sólo en algunas especies, 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, inclusive en cautiverio, dada la dificultad de observarlos, pues la mayoría de los mamíferos 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), considerando también que la interferencia humana podría ocasionar el abandono de las crías por parte de los padres, además del peligro para el observador debido a la intervención de éstos o sus cuidadores, usualmente bien armados, para proteger a las 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. Por ello 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. 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 durante 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 cual 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 (McGuire 1998; McGuire & Sullivan 2001; Hudson et al. 2009; McGuire et al. 2011; Arteaga et al. 2013; Hudson & Distel 2013).

1.1. Amamantamiento

El amamantamiento es un evento muy importante ya que de éste depende la supervivencia posnatal de las crías y su adecuado crecimiento. Además, en dicho contexto existe una alta interacción social, tanto madre-cría como, en especies politocas (que dan a luz camadas con varias crías), entre hermanos, siendo un amplio campo de estudio.

Es importante diferenciar la lactancia del amamantamiento ya que la primera consiste en el proceso fisiológico para la producción de leche materna mientras que el segundo se refiere al contexto en el cual se muestran las conductas de las madres y las crías, la madre provee de su leche a las crías y éstas se sujetan de los pezones o tetas, en general, y succionan de éstos para ingerir la leche materna (Hall et al. 1986).

1.2. Competencia por la leche materna

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, 2008). Es por ello que la leche representa un recurso limitante por el que se esperaría que las crías recién nacidas compitan (Drummond et al. 2000; Bautista et al. 2005; Drummond 2006; Hudson & Trillmich 2008). 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). 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 Drummond et al. 2000; Rödel et al. 2008b; revisiones en Mendl 1988; Hudson & Trillmich 2008; Hudson et al. 2011), que en la mayoría de las especies estudiadas hasta la fecha, mientras más grande es la camada más lenta es la tasa de crecimiento de las crías y menor su peso al destete. Además, las crías muestran una mayor ganancia de peso después de la muerte de algún compañero de camada (por ejemplo Drummond et al. 2000).

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. Es sorprendente la escasez de estudios en mamíferos altriciales criados en camadas en los que podría esperarse una competencia intensa que podría estar afectando física y conductualmente el desarrollo de las crías. Además, el estudio de la conducta de succión provoca interés dado que el crecimiento temprano de los animales es un rasgo importante para su historia de vida (Case 1978; Stearns 1992; Arendt 1997), 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), “fuerza competitiva” (Sandell & Smith 1991) y reproducción (Haywood & Perrins 1992; Festa-Bianchet et al. 2000).

Por ello, desde hace algunos años, se ha sido estudiado este contexto en varias especies domésticas más accesibles como lo son el cerdo (*Sus scrofa*), conejo (*Oryctolagus cuniculus*), gato (*Felis silvestris catus* [=*F. catus*]) y perro (*Canis familiaris* [=*C. lupus familiaris*]) domésticos.

2. Antecedentes

2.1. El perro doméstico

Desde hace unos años se han estudiado las interacciones madre-crías en el gato doméstico que hemos comparado con nuestros estudios en el perro doméstico. Consistente con otros estudios (gato: Ewer 1960; Rosenblatt 1971; puma *Puma concolor*; Pfeifer 1980; leopardo de las nieves *Panthera uncia* (= *Uncia uncia*): McVittie 1978; lince europeo *Lynx lynx*: Glukhova & Naidenko 2014), se ha encontrado que los gatos recién nacidos desarrollan rápidamente un claro orden en el uso individual de pezones particulares (Hudson et al. 2009), los cuales defienden vigorosamente contra sus hermanos de camada (Hudson et al. 2009; Hudson & Distel 2013; Hudson 2014). En contraste, y acorde con un estudio previo (Rheingold 1963), encontramos que los cachorros del perro doméstico no presentan dichas conductas, y el patrón de la conducta de succión es distinta en varios aspectos a la presente en gatos. Cachorros de varias razas y bajo diversas condiciones de mantenimiento, no mostraron un orden claro en el uso individual de pezones, no mostraron conductas agonísticas durante el amamantamiento y, en contraste con el gato en el que usualmente todas las crías de la camada se sujetan a los pezones en cada sesión de amamantamiento, suelen sujetarse a los pezones de un modo aparentemente azaroso en el que algunas crías están sujetas mientras otras continúan la búsqueda por un pezón, se mueven dentro del área de anidación, duermen o juegan (Arteaga et al. 2013).

De acuerdo a la literatura, perros domésticos de vida libre difieren notablemente de otros cánidos de vida silvestre en relación con las características y frecuencia de la actividad reproductiva (estacionalidad, edad reproductiva, frecuencia del estro, formación de pareja) y conductas de alimentación de los padres (amamantamiento, provisionamiento hacia la madre y crías por parte del macho u otros miembros de la manada) (Boitani et al. 1995; revisión en Lord et al.

2013). Los autores argumentan que éstas diferencias reflejan la adaptación del perro doméstico al nicho humano y fácil acceso a recursos, que en consecuencia ha relajado la presión de selección hacia un cuidado extendido y bi-parental.

Especulamos (Arteaga et al. 2013) que la conducta de succión aparentemente menos coordinada en el perro, que en el gato, podría ser el resultado de una selección relajada durante el extenso proceso de domesticación que ésta especie ha tenido en su larga y cercana asociación con el ser humano. Es decir, dado que la domesticación es un proceso artificial en la cual se seleccionan ciertos rasgos otras características en este caso la conducta de succión vendría siendo neutra, no afectando las posibilidades de supervivencia y reproducción de la especie.

La evidencia arqueológica sugiere que el lobo (*Canis lupus*), supuesto ancestro del perro doméstico, se asoció al humano, entonces cazador y recolector, hace 10,000 años o más (Clutton-Brock 1995; Miklósi 2007; Shannon et al. 2015; Wang et al. 2015), mientras que el supuesto ancestro del gato doméstico (*Felis lybica* [=*F. sylvestris lybica*]) se asoció al humano hace 4,000 años con la llegada de la agricultura y la proliferación de comunidades sedentarias (Serpell 2014). Más evidencia referente a la larga historia de domesticación del perro en comparación a la del gato es el hecho de que los perros ya no son capaces de formar poblaciones estables, auto-sostenibles reproductivamente, independientes a las comunidades humanas (Boitani et al. 1995); en contraste, los gatos domésticos son capaces de hacerlo, en ocasiones a grado tal que representan una amenaza a otros organismos de vida silvestre, en especial en sistemas ecológicos insulares (Fitzgerald & Turner 2000).

Con el fin de discernir si las diferencias observadas en el patrón de uso de los pezones entre crías de gato y perro se deben a los distintos grados de domesticación o podrían representar diferencias filogenéticas en la organización de este aspecto vital de la conducta entre madre y crías, sería necesario estudiar el patrón de la conducta de succión en una especie no domesticada y taxonómicamente cercana al perro, siendo el dingo australiano (*Canis dingo* [=*C. lupus dingo*]) el que nos ofrece tal posibilidad.

2.2. El dingo australiano como modelo de estudio

El dingo habita la mayor parte del continente australiano (Fig. 1) con un número considerable de individuos y, al ser un depredador de orden superior, tiene una gran influencia en la estructura y el funcionamiento de los ecosistemas australianos (Glen et al. 2007; Newsome et al. 2015). Aunque la organización social del dingo es muy variable con respecto al hábitat, presas, clima y actividad humana, es, en general, una especie altamente social que vive en grupos sociales o familiares, mantiene un claro territorio y caza de manera cooperativa (Smith 2015).

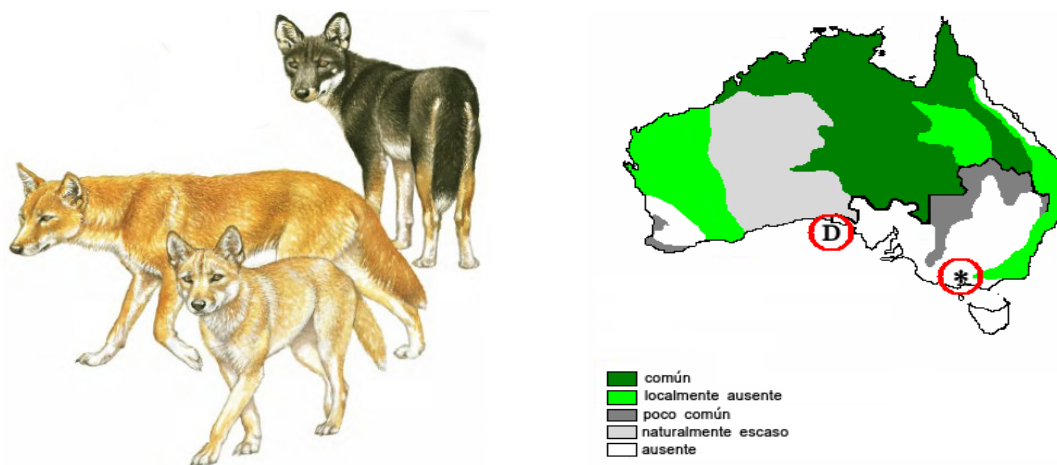


Fig. 1. Dingos y su distribución en Australia. A la izquierda se presentan las variedades del dingo, siendo la forma típica la observada en medio (modificado de Hunter 2011); mientras que a la derecha se muestra la distribución del dingo en Australia, se indica con un * la ubicación del Santuario (DDC) en donde se realizó el estudio y señalizada con una D se muestra una cerca construida para limitar la distribución del dingo, y perros, del norte al sureste de Australia con la finalidad de proteger al ganado (modificado de Fleming et al. 2001).

Se reproducen una vez al año durante los meses invernales dando a luz a una camada de 3 a 6 crías entre mayo y agosto. Los cachorros nacen dentro de

una madriguera en donde la madre permanece por extensos periodos de tiempo durante las primeras semanas posnatales, siendo su pareja u otros miembros del grupo quienes le proveen de alimento (Lord et al. 2013; Smith 2015).

Entonces, e importante para los fines del presente estudio, el patrón de reproducción y el cuidado parental del dingo resulta similar a aquel presente en su presunto ancestro el lobo en contraste con el observado en el perro doméstico (Boitani et al. 1995; Corbett 2001; Mech & Boitani 2003; Miklósi 2007; Thomson 1992; Thomson et al. 1992).

A pesar de que su origen preciso es controvertido, es probable que el dingo australiano *Canis dingo* (International Commission on Zoological Nomenclature 1957; Crowther et al. 2014) = *C. lupus dingo* (Wilson & Reeder 2005) descienda de una población antigua de un cánido del sureste asiático, llegando al continente australiano hace aproximadamente 5,000 años (Savolainen et al. 2004; Smith & Savolainen 2015; Figs. 2; 3.1 y 3.2). Desde entonces, el dingo ha vivido independientemente de la influencia humana y de otras poblaciones de perros o lobos, siendo único entre los cánidos del mundo.

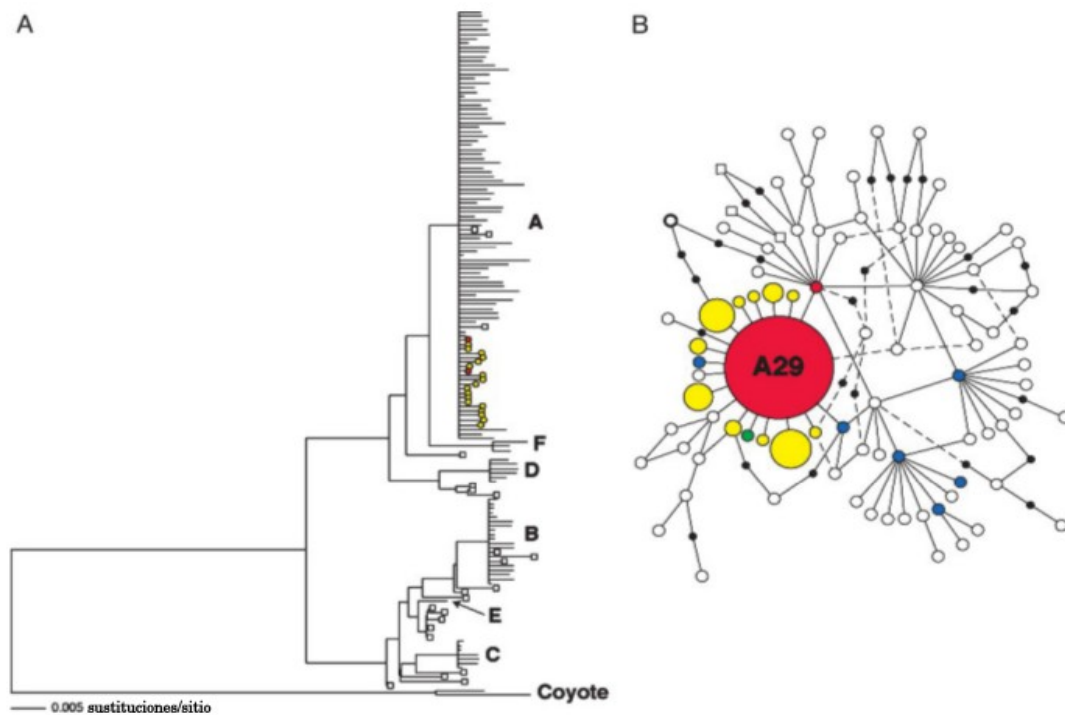


Fig. 2. Relaciones genéticas entre secuencias de regiones control de mtDNA (582 pb) de dingos, perros domésticos y lobos. A: Árbol filogenético mostrando los tipos de mtDNA de perro, lobo y dingo. Las terminaciones sin marcar se refieren a los tipos de mtDNA correspondientes al perro doméstico, los círculos amarillos denotan tipos únicos pertenecientes al dingo, los círculos rojos indican tipos encontrados tanto en dingo como perro, y los cuadrados se refieren a los tipos de mtDNA del lobo. El árbol está enraizado a secuencias del coyote. Los clados del perro (A–F) se indican con letras. B: Red de expansión mínima del clado principal en perro (clado A). Tipos de secuencias (círculos) y nodos vacíos (puntos negros) están separados por un paso mutacional (sustituciones; inserciones y deleciones no se muestran). El tipo de mtDNA indicado por líneas gruesas tiene cuatro enlaces más cortos (con una extensión de tres pasos mutacionales) en relación a otros tipos de mtDNA, pero dos de éstos no se muestran con el fin de simplificar la figura. Amarillo, tipo de mtDNA único del dingo; rojo, tipo encontrado tanto en dingo como perro; azul, tipo encontrado en perros de Indonesia, Filipinas, o Malasia; Verde, tipo único de Nueva Guinea. Los cuadrados representan a los lobos. Las áreas de los círculos rojos y amarillos son proporcionales a la frecuencia entre dingos, pero el área de A29 está reducida al 50% (tomado con traducción de Savolainen et al. 2004).

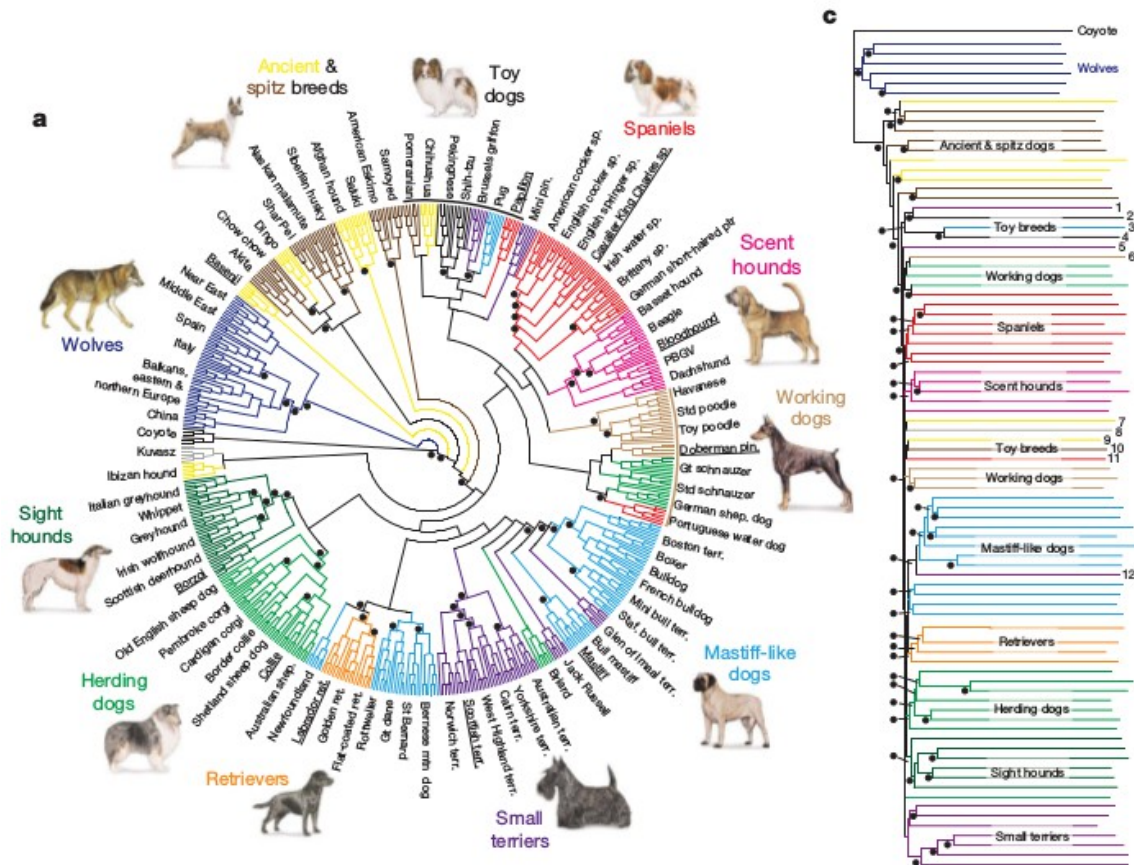


Fig. 3.1. Árboles filogenéticos construidos mediante el método del vecino más cercano (*neighbour-joining*) de perro doméstico y lobo gris. El color de las ramificaciones indica el fenotipo/función designado por los criadores de perros. Un punto indica 95% de apoyo al *bootstrap* de 1,000 replicas. Cladograma (a) y filograma (c) de haplotipos compartidos basado en ventanas de 10-SNP (*single nucleotide polymorphism*; n=6 por cada raza y población de lobo). (tomado con traducción de VonHoldt et al. 2010).

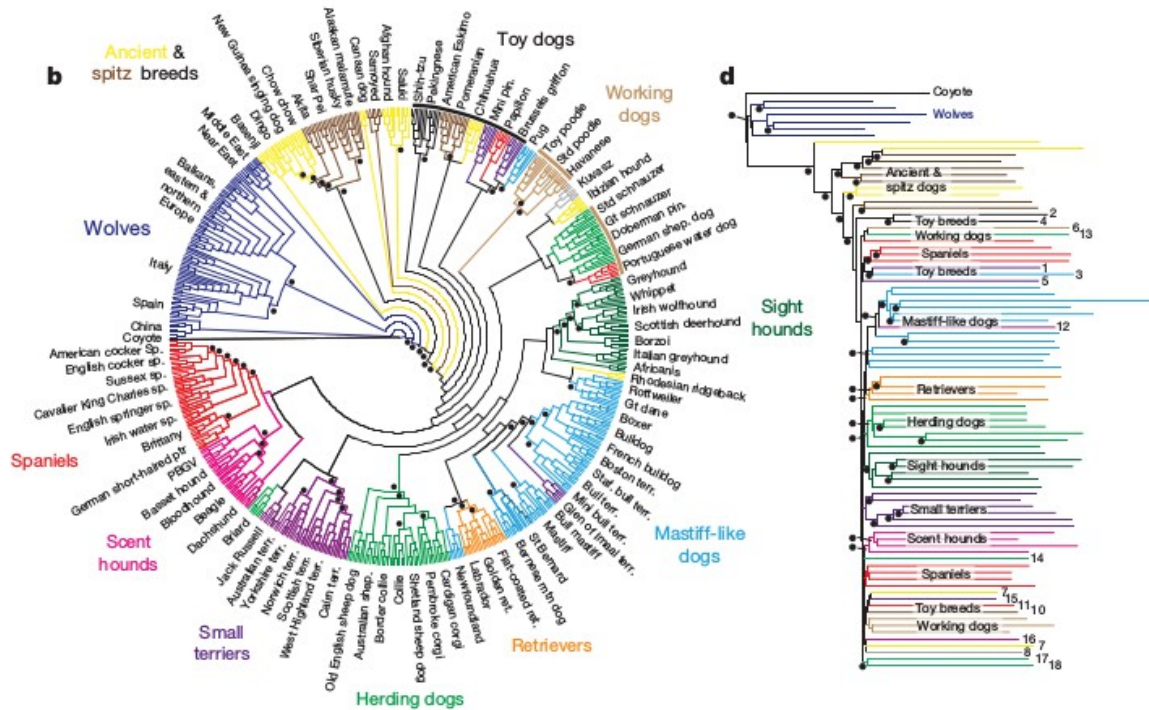


Fig. 3.2. Árboles filogenéticos construidos mediante el método del vecino más cercano (*neighbour-joining*) de perro doméstico y lobo gris. El color de las ramificaciones indica el fenotipo/función designado por los criadores de perros. Un punto indica 95% de apoyo al *bootstrap* de 1,000 replicas. Cladograma (b) y filograma (d) de alelos compartidos de individuos de SNPs individuales para razas y poblaciones de lobo (tomado con traducción de VonHoldt et al. 2010).

3. Hipótesis

Si las conductas observadas en el perro doméstico en relación al amamantamiento son producto del proceso de domesticación entonces serán distintas a las observadas en el dingo mientras que si las conductas observadas son producto del proceso filogenético entonces serán similares entre ambas especies.

4. Objetivo

Comparar al perro doméstico y al dingo australiano describiendo, en este último, la conducta de succión y el cuidado parental.

5. Método

5.1. Lugar de estudio

Dingo: El estudio se llevó a cabo en las instalaciones privadas del *Dingo Discovery Sanctuary and Research Centre* (DDC), ubicado en Victoria, Australia. Las parejas se mantuvieron en encierros (9m x 1.5m [13.5m²]) que constan de 7m de grava y una sección de 2m de concreto en donde se tiene una caja de madera (940mm largo x 635mm ancho x 860mm alto), ésta fue usada como nido (Figs. 4 y 5). Dentro de la caja se colocaron tiras de papel que eran reemplazadas diariamente o como fuese requerido. Un techo de lámina cubría 2m del encierro sobre la sección de concreto y el resto del techo estaba cubierto por una malla de alambre para prevenir algún escape. Las paredes del encierro eran de 2m de altura, todas construidas con malla de alambre. Además, entre encierros se les colocó una lámina de 1.2m de altura para actuar como barrera contra el viento y para prevenir cualquier pelea entre vecinos.

A los dingos se les permitía el acceso para ejercitarse a uno de siete amplios patios cubiertos de pasto, éstos incluían madrigueras naturales, grandes troncos huecos, árboles, áreas rocosas y objetos de enriquecimiento se les proveían diariamente. Después del parto el acceso a dichos patios era limitado y ocurría en momentos en los que se considerara adecuado.

Perro doméstico: Brevemente, los animales eran mascotas pertenecientes a particulares y mantenidos en diferentes casas privadas. Eran de diversas razas, edades y número de partos. Eran alimentados con una dieta variable y mantenidos bajo condiciones diversas (Arteaga et al. 2013).

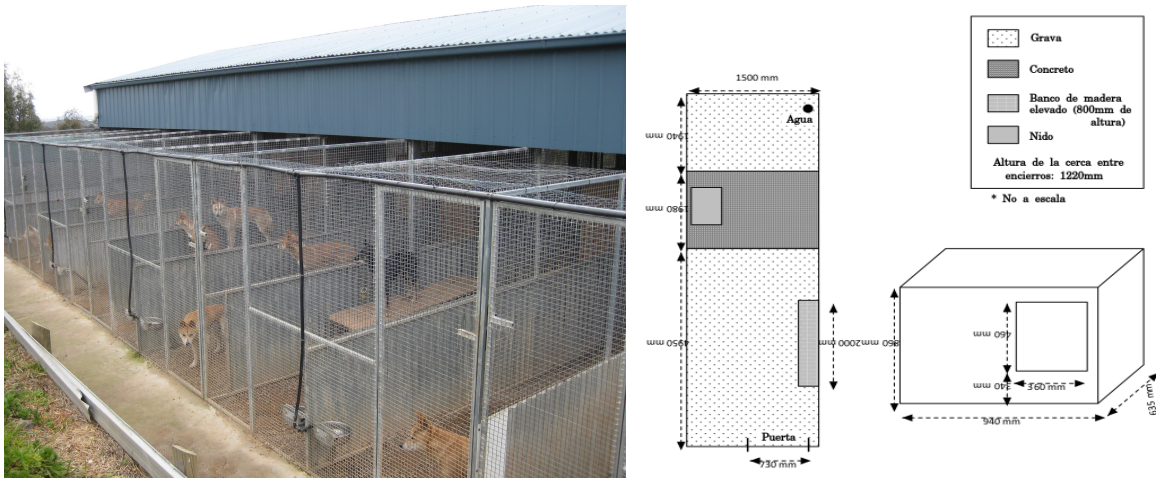


Fig. 4. Condiciones generales del sitio de reproducción en el que se mantiene a los dingos en el DDC. Izquierda: dingos en los encierros de crianza. Derecha: diagrama de los encierros en los que se mantiene a las parejas y sus camadas (de Bradley Smith).

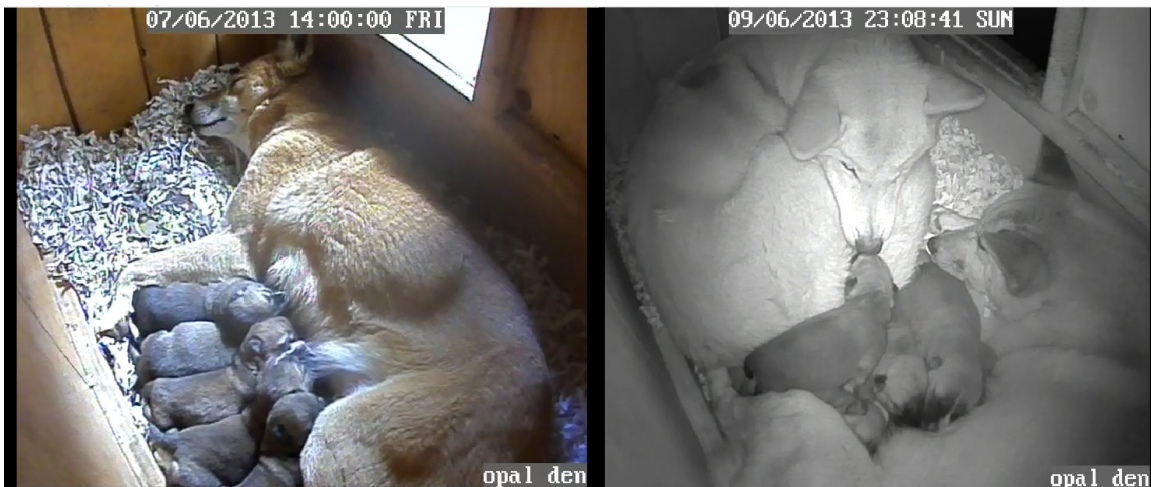


Fig. 5. Vista interna del nido. Izquierda: madre amamantando a su camada día 6 posnatal. Derecha: padres junto con su camada día posnatal 8.

5.2. Animales

Dingo: Doce cachorros de dingo provenientes de cuatro camadas (nacidas en mayo del 2013) participaron en el estudio (Tabla 1). Todos los padres nacieron y se criaron en cautiverio en el DDC, y pasaron un análisis de pureza conducido por la Universidad de Nueva Gales del Sur (*University of New South Wales*), Australia (Wilton 2001).

Las madres estaban acostumbradas al manejo y presencia humana y aparentemente estaban adaptadas a las condiciones del estudio. La socialización de los cachorros comenzó a los 1–3 días de edad, manejándolos cuidadosamente durante breves periodos de tiempo por dos miembros del DDC (incluyendo el pesarlos), hasta las 4–5 semanas de edad.

Los adultos fueron alimentados con una combinación de alimento seco para perros (croquetas) y pollo fresco (entero o picado/molido). A las madres se les cambió la dieta, a los 14 días previos a la fecha estimada de parto, por alimento de mayor contenido energético y se les alimentaba dos veces al día (mañana y noche). Lo anterior hasta que los cachorros iniciaran el destete y se les comenzará a dar alimento semi-sólido una vez que sus dientes hubiesen salido por completo a los 21 días de edad (a discreción de los miembros del santuario). El alimento consistía en croquetas para perro y pollo picado remojado con agua tibia. Se les alimentaba dos veces al día (mañana y noche) separados de los adultos.

Perro doméstico: Los datos correspondientes a 42 cachorros de nueve madres, de un estudio previo, se volvieron a analizar (detalles de las madres, los cachorros y métodos en Arteaga et al. 2013) para el presente estudio.

Tabla 1. Características de los dingos: las madres y sus camadas

Madre	Edad (años)	Nº de partos	Tamaño o de la camada	Sex		Muertes posnatales	Tamaño final de la camada
				M	F		
Amelia	2	0	5	2	3	0	5
Petal	5	0	6	4	2	0	6
Freckle	8	2	6	2	4	1	5
Opal	7	3	7	3	2	2	5

5.3. Procedimiento

Dingo: Las conductas dentro del nido fueron grabadas de manera continua usando una cámara de vigilancia (Swann Pro 530) y una grabadora de video digital (Swann 4 channel DVR, model DVR4-4000). Las grabaciones se hicieron a una velocidad de 20 cuadros por segundo y a una velocidad máxima de 1024 kilobits por segundo. Las cámaras fueron instaladas en una esquina interior del techo de la caja nido aproximadamente 24 horas antes del parto. Las grabaciones comenzaron desde entonces hasta que los cachorros pasaban más tiempo fuera del nido (o a los 21 días, lo que ocurriera primero). Por lo tanto, se obtuvieron grabaciones continuas desde el parto hasta 17–21 días, con excepción de 5 días de grabación perdidos a causa de cortes de energía y la destrucción del equipo de filmación por parte de los dingos.

La distinción de cada cría se realizó mediante la coloración y/o marcas del pelaje, ya que cualquier marcaje artificial fue prohibido (Fig. 6). Al igual que nuestro estudio previo en la conducta de succión del perro doméstico (Arteaga et al. 2013), las conductas registradas fueron el tiempo y frecuencia que cada cachorro pasó sujeto a determinado pezón. Al igual que la mayoría de los perros, los dingos tienen típicamente cuatro pares de pezones que se identificaron de anterior a posterior en filas del 1–4, determinando también de qué lado se encontraba el pezón (izquierda o derecha del vientre materno). Además, consideramos la ocurrencia de alguna conducta que indicara competencia por pezones, como lo es una cría no sujeta empujando con su hocico y/o cabeza en contra del hocico de otra cría sujeta a algún pezón tratando, aparentemente, de desplazarlo (cf. Hudson et al. 2009; Hudson & Distel 2013 en gatos). Sin embargo, debido a que no se registró tal conducta (ver también los resultados de la prueba de confiabilidad inter-observadores más adelante) esto ya no fue considerado.



Fig. 6. Identificación individual de las crías mediante diferencias en el pelaje. Día 1 izquierda y día 18 derecha. Cría 1: pelirrojo oscuro; cría 2: negro; cría 3: negro con mancha blanca en la nuca; cría 4: pelirrojo oscuro con mancha blanca en la nuca; cría 5: pelirrojo con mancha blanca en la nuca; cría 6: pelirrojo.

Las madres dieron a luz sin crías muertas al nacer, criaron a sus cachorros hasta el destete sin aparente dificultad y permitieron la observación y manipulación de las crías por miembros del DDC sin protesta alguna.

Los cachorros fueron pesados aproximadamente cada tercer día desde el nacimiento para observar su ganancia de peso como indicador general de su salud. Las crías sobrevivieron hasta el final del estudio (con la excepción de los dos cachorros más pequeños en la camada de Opal que fueron sacrificados por el dueño en el primer día posnatal y un cachorro en la camada de Freckle que desapareció por causas desconocidas en el tercer día posnatal pero que probablemente fue ingerido por la madre) y posteriormente fueron vendidas como mascotas, a parques faunísticos o a zoológicos. Todos los métodos fueron aprobados por el comité de ética de la Universidad de Queensland (*Central Queensland University, Australia*), con el número de proyecto A12/11-293.

Perro doméstico: El reporte detallado de los procedimientos está dado en Arteaga et al. (2013). Brevemente, para no molestar a las madres y como petición de algunos propietarios, no se alteraron o estandarizaron de ninguna manera las condiciones de crianza.

Lo más cercano al nacimiento posible, los cachorros fueron marcados para su identificación individual con listones de colores. Las camadas se filmaron cada tercer día (cuándo así fuera permitido) durante una sola sesión de amamantamiento. Las madres eran separadas de las crías una hora antes de la filmación con el fin de aumentar la motivación tanto de la madre de amamantar como de las crías de succionar. Entonces, el amamantamiento fue grabado por 30 minutos. Esto dio como resultado 8.1 sesiones de grabación en promedio por camada. Las conductas registradas fueron las mismas que las anteriormente mencionadas para el dingo.

Detalles con respecto al trato de los animales están especificados en Arteaga et al. (2013). El uso de ellos para este estudio cumplió con las lineamientos para el cuidado y uso de animales en investigación establecidos por la Asociación Americana de Psicología y de acuerdo con la Guía Nacional para la Producción, Cuidado y Uso de Animales de Laboratorio, México (Norma Oficial Mexicana NOM-062-200-1999).

5.4. Manejo y análisis de datos

Para los análisis estadísticos se utilizó el programa R, versión 3.1.1 (R Core Team 2014). Los tamaños de las muestras analizadas fueron 12 cachorros de dingo (aquellos que pudieron ser identificados confiablemente mediante el patrón de coloración de su pelaje) provenientes de cuatro camadas y 42 cachorros de perro doméstico pertenecientes a nueve camadas de los cuales hubo datos suficientes para ser comparados con la muestra del dingo. Con la finalidad de permitir una comparación directa de los hallazgos en estas dos especies, los datos correspondientes a nuestro estudio previo en perro doméstico (Arteaga et al. 2013) fueron analizados nuevamente en el presente estudio, acorde con el análisis realizado con el dingo. Además, las representaciones gráficas usadas previamente fueron modificadas. Sin embargo, como se reporta en los resultados y la discusión, esto no cambió los hallazgos o conclusiones de nuestro estudio previo sobre el perro.

Primero, comparamos diversos parámetros registrados aproximadamente durante 30 minutos de observación equivalentes entre cachorros de dingo y perro. Para ello, calculamos los valores promedio del tiempo total en el que las crías estuvieron sujetas a los pezones y el tiempo en el que las crías se sujetaron a un pezón determinado, promediando para cada cría en todas las sesiones de amamantamiento disponibles (32 sesiones, siendo siempre 8 por camada en el dingo; 68 sesiones, en promedio 7.6 en el perro) en las primeras tres semanas posnatales. Las comparaciones se realizaron mediante modelos lineales de efectos mixtos (LMM por sus siglas en inglés), basados en el método de estimación por máxima verosimilitud restringida usando el paquete lme4 (Bates et al. 2014). La identidad de la camada se usó como factor aleatorio.

Después, analizamos si y cómo el número acumulado de pezones usados por cría (variable dependiente) aumentaba en el transcurso de las primeras cuatro sesiones de amamantamiento consecutivas (factor con 4 niveles) observadas durante las primeras dos semanas posnatales en las que la succión fue más frecuente y las sesiones comparables con aquellas de nuestro estudio previo en el perro fueran obtenidas más fácilmente. Para la distribución de Poisson se usaron modelos lineales generalizados mixtos (GLMM por sus siglas en inglés), incluyendo la identidad de camada y de las crías como factores aleatorios. Además, incluimos efectos aleatorios a nivel individual considerando los efectos potenciales de una sobredispersión (Browne et al. 2005).

Como tercer paso, exploramos la distribución del tiempo y la frecuencia por sesión de amamantamiento en la que cada cría de las dos especies estuvo sujeta a los diferentes pezones de su madre. Para ello, éstas dos variables se graficaron contra la categoría del tiempo de sujeción a los pezones, así como a su frecuencia de uso. Las supuestas preferencias al usar pezones particulares sería evidente si se observara un marcado decremento en la duración o frecuencia de sujeción en aquellos pezones que no correspondieran al pezón más usado (categoría 1, ver Fig. 8). Además, comprobamos si la pendiente (negativa) de esta asociación era distinta entre cachorros de dingo y perro poniendo a prueba la interacción entre la categoría de tiempo o frecuencia de uso (covariables) y las especies (factor con 2 niveles).

Se usaron modelos lineales de efectos mixtos, incluyendo identidad de la camada y cría como factores aleatorios.

Finalmente, comprobamos las correlaciones a través del tiempo en la duración y frecuencia proporcional del uso de los pezones por los cachorros entre dos intervalos de tiempo, la primera semana posnatal y la segunda/tercera semanas posnatales. Nuevamente, se usaron modelos LMM, incluyendo identidad de la camada y cría como factores aleatorios. Para ambos intervalos de tiempo, tanto en el dingo como en el perro, la duración y frecuencia de sujeción a los pezones maternos se ajustaron a una distribución normal mediante una transformación $\log[x+1]$.

Para todas las asociaciones y comparaciones puestas a prueba, calculamos la Pseudo- R^2 de Nagelkerke, que puede ser interpretada como una medida de la proporción de la varianza explicada (Magee 1990; Nagelkerke 1991).

Se comprobó la homogeneidad de varianzas y bondad de ajuste para todos los modelos, graficando los residuales contra los valores estimados. Adicionalmente, la normalidad de los residuales del modelo de los LMM se aseguró mediante gráficos de probabilidad normal (Faraway 2006). Los valores de P se calcularon mediante pruebas de Chi cuadrada tipo III de Wald.

En una prueba de confiabilidad entre observadores, con experiencia en la evaluación de la conducta de succión en gato y perro pero sin conocer los resultados para los cachorros del dingo, una muestra de los videos fue evaluada nuevamente. Debido a nuestro interés en posibles conductas agonísticas entre hermanos de camada durante el amamantamiento así como en el uso de los pezones, elegimos evaluar la conducta en una de las camadas más grandes en la que todas las crías sobrevivieron (madre: Petal). La conducta de cuatro cachorros (33% del número total de los sujetos), durante 8 sesiones (25% del número total de sesiones) se volvió a analizar.

A causa de la falta de familiaridad con los cachorros de dingo y considerando una identificación fiable de los individuos de coloración similar, el segundo observador sólo registró detalles de los que estaba completamente seguro correspondientes a aproximadamente la mitad de las sujeciones a los pezones que registró el primero, un observador experimentado.

No obstante, se encontró una buena correspondencia entre estas observaciones y aquellas registradas por el primer observador. De igual manera, ninguno de los observadores registró ninguna interacción agonística.

Ambos observadores estuvieron de acuerdo al 100% en cuanto al número de pezones (4 a 5) que succionó cada cría. Por cada sujeción a los pezones, mostraron un 88% de concordancia con respecto a qué cachorro sujetaba cuál pezón.

En todos los casos en el que los observadores diferían, la cría fue registrada en un pezón aledaño, ya sea a un lado o en el pezón opuesto. Además, una correlación intraclase basada en 1,000 permutaciones (biblioteca *rptR*, Schielzeth & Nakagawa 2013) reveló una alta concordancia en los tiempos de sujeción cuantificados por los dos observadores para cada evento ($R = 0.939$, $CI_{95\%}[0.806, 0.980]$, $N = 17$, $P < 0.001$).

6. Resultados

6.1. Uso de los pezones

6.1.1. Comparación en la conducta de succión de los cachorros del dingo y del perro doméstico

No hubo diferencia significativa entre cachorros de dingo y de perro doméstico en el tiempo total en el que cada cachorro estuvo sujeto a algún pezón durante una sesión de amamantamiento, el número de pezones promedio que usaron por sesión, ni en la media del tiempo en el que estuvieron sujetos a un pezón particular (Tabla 2).

Tabla 2. Comparación de conductas observadas en cachorros del dingo y del perro doméstico durante las sesiones de amamantamiento

Parámetro	Dingo	Perro	χ_1^2	<i>P</i>
Tiempo de sujeción / sesión	533 s \pm 89	602 s \pm 53	1.52	0.22
N de pezones usados / sesión	2.1 \pm 0.3	2.3 \pm 0.2	0.57	0.45
Tiempo de sujeción / pezón	255 s \pm 39	286 s \pm 33	0.38	0.54

Los datos corresponden a 12 cachorros de dingo (4 camadas) y 42 cachorros de perro doméstico (9 camadas) registrados durante sesiones de 30 minutos de observación. Se dan las medias e intervalos de confianza del 95%. Las comparaciones estadísticas fueron hechas mediante modelos lineales de efectos mixtos incluyendo la identidad de la camada como factor aleatorio. Los datos del perro doméstico fueron tomados y analizados nuevamente a partir de Arteaga et al. 2013.

Además, en un alto porcentaje de sesiones de amamantamiento, tanto en dingos (15 de 32; 46.9%) como perros (30 de 68; 44.1%), no todos los cachorros se sujetaban a algún pezón sino que podían estar, aparentemente, buscando un pezón, moviéndose dentro del nido, jugando con algún hermano de camada, o durmiendo.

Finalmente, no se observó ninguna conducta agonística durante el amamantamiento ni alguna conducta que se pudiera interpretar como competencia por pezones particulares, en dingos o perros.

6.1.2. Uso acumulado de los diferentes pezones

En el dingo (GLMM: $\chi^2_3 = 12.10$, $PseudoR^2 = 0.249$, $P = 0.007$) así como en el perro doméstico ($\chi^2_3 = 59.85$, $PseudoR^2 = 0.342$, $P < 0.001$), el número acumulado de pezones usados por individuo aumentó significativamente durante las cuatro primeras sesiones de amamantamiento registradas durante la primera y segunda semana posnatal (comparaciones post hoc en Fig. 7). Para el final del periodo de muestreo todos los cachorros habían usado varios pezones e incluso algunos individuos usaron todos. No hubo diferencia entre la pendiente de este aumento entre cachorros de dingo y perro, indicado por la interacción no significativa entre sesión de amamantamiento y especies ($\chi^2_3 = 1.30$, $PseudoR^2 = 0.006$, $P = 0.73$).

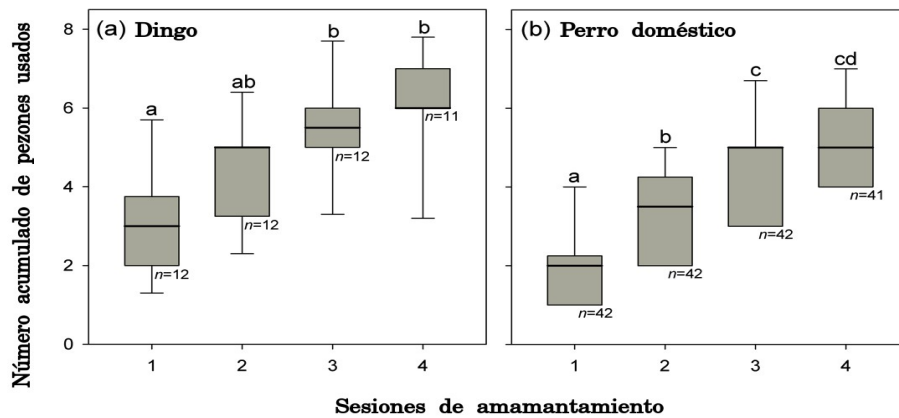


Fig. 7. Transcurso del tiempo en relación a la proporción acumulada de los diferentes pezones utilizados por cada individuo de (a) dingo y (b) perro doméstico, registrados durante cuatro sesiones de amamantamiento en las primeras dos semanas posnatales. Las líneas horizontales gruesas representan las medianas, las cajas indican los percentiles 25 y 75, y las líneas verticales muestran los percentiles 10 y 90. Los tamaños de muestra (número de cachorros) están dados en la gráfica. Ver el texto para la estadística. Los datos del perro doméstico fueron tomados y analizados nuevamente a partir de Arteaga et al. 2013.

6.1.3. Distribución del uso individual de los pezones

El porcentaje del tiempo total en el que los cachorros de ambas especies estaban sujetos a diferentes pezones, así como la frecuencia proporcional del uso de los diferentes pezones, las categorías mostraron un sesgo negativo, decreciendo de manera uniforme en todos los casos (Fig. 8 a–c). Las pendientes negativas de éstas distribuciones no difirieron significativamente entre cachorros del dingo y del perro en relación al tiempo proporcional que cada cría estuvo sujeta a los diferentes pezones (LMM: % tiempo × especies: $\chi_1^2 = 0.46$, $P_{pseudo}R^2 = 0.003$, $P = 0.50$) o a la frecuencia proporcional del uso de los pezones (% frecuencia × especies: $\chi_1^2 = 0.24$, $P_{pseudo}R^2 = 0.001$, $P = 0.62$).

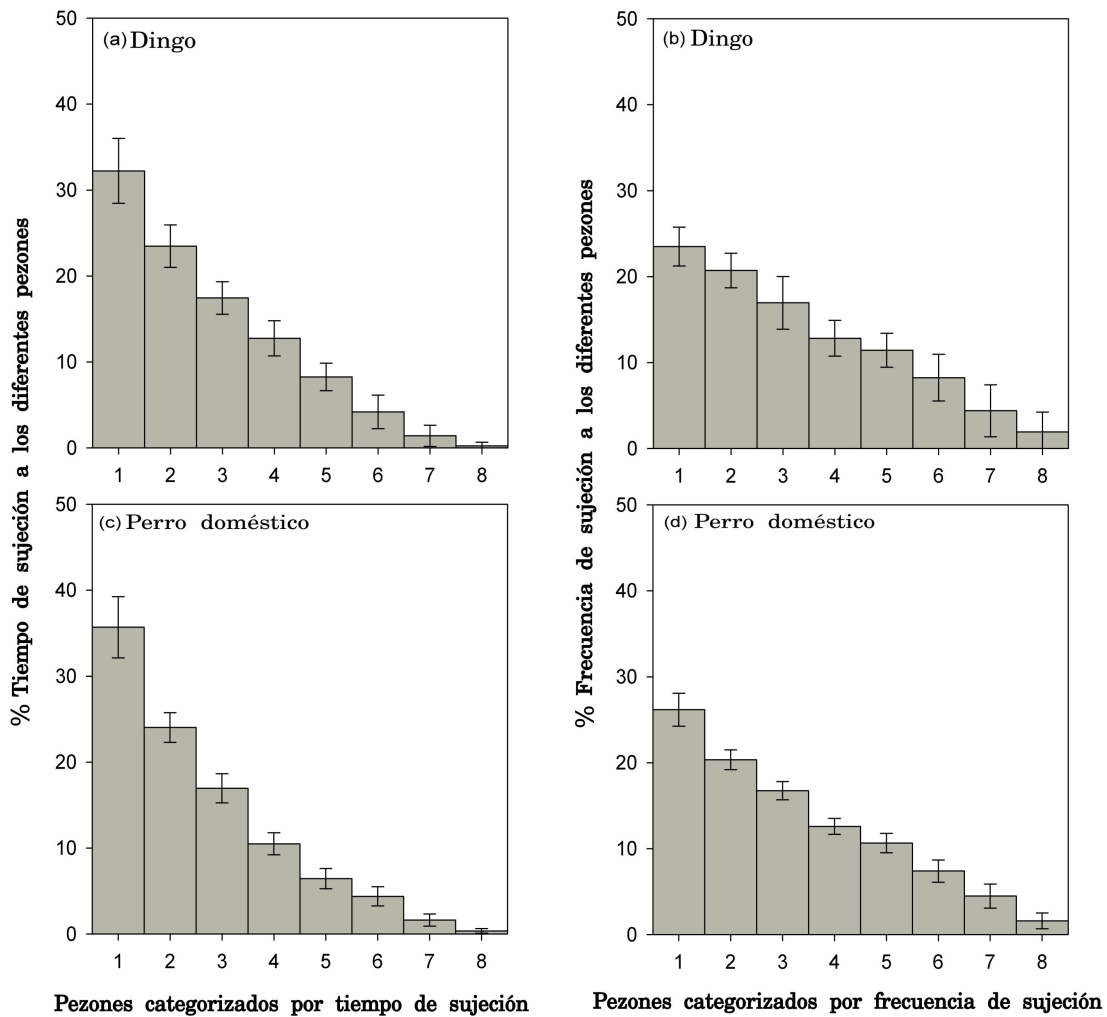


Fig. 8. Distribución del porcentaje del tiempo (a, c) y del porcentaje de la frecuencia (b, d) en el que los cachorros del dingo ($N = 12$) y del perro doméstico ($N = 42$) se sujetaron a los diferentes pezones de su madre. Las barras indican las medias \pm 95% intervalos de confianza, promediado sobre todos los cachorros. La clasificación de los pezones señala la frecuencia absoluta y el tiempo de sujeción de cada cría a los distintos pezones, en donde 1 denota el pezón que cada cachorro se sujetó con mayor frecuencia/durante más tiempo y 8 indica el pezón que cada cría sujetó con menor frecuencia/durante menos tiempo. Véase el texto para la estadística. Los datos del perro doméstico fueron tomados y analizados nuevamente a partir de Arteaga et al. 2013.

Estos datos indican que en ninguna de las especies los cachorros mostraron un mayor uso de uno o dos pezones particulares. De manera indirecta, esto también sugiere que los cachorros no muestran una preferencia particular por el uso de ciertos pezones con respecto a su ubicación en el vientre materno.

6.1.4. Falta de correlaciones en el uso de pezones a lo largo del tiempo

No hubo indicios de una asociación significativa sobre uso de los pezones a lo largo del tiempo, *i.e.* entre la primer, segunda y tercer semana posnatal, en relación al porcentaje de tiempo total en el que los cachorros de ambas especies se sujetaban a los diferentes pezones (LMM: dingo: $\chi_1^2 = 0.45$, $P_{\text{pseudo}}R^2 = 0.005$, $P = 0.50$; perro: $\chi_1^2 = 0.41$, $P_{\text{pseudo}}R^2 = 0.001$, $P = 0.52$), o a la frecuencia proporcional en el uso de los diferentes pezones (dingo: $\chi_1^2 = 1.29$, $P_{\text{pseudo}}R^2 = 0.014$, $P = 0.26$; perro: $\chi_1^2 = 1.94$, $P_{\text{pseudo}}R^2 = 0.006$, $P = 0.16$).

6.2. Cuidado parental

6.2.1. Descripción de las conductas

Cabe destacar que estos datos están actualmente bajo análisis por lo que la descripción se basó en la observación.

Madres. Las madres permanecieron con las crías aproximadamente entre el 73–97% del día la primer semana, 67–89% la segunda semana y 37–79% la tercer semana, lo cual disminuyó gradualmente conforme éstas crecieron.

Las madres amamantaron a sus crías aproximadamente entre el 53–93% del día la primer semana, 30–54% la segunda semana y 24–50% la tercer semana.

La duración del amamantamiento fue del 40–96% del tiempo que la madre permaneció en el nido y disminuyó conforme las crías crecían, es decir, 67–96% la primer semana; 43–75% la segunda semana y 40–74% la tercer semana.

Parejas. Las parejas participaban poco, pasaban en general aproximadamente entre <1–26% del día en el nido (50% en un sólo caso). Sin embargo, su presencia en el nido e interacción con las crías (primordialmente el lamerlas tanto

general como ano-genitalmente, no más del 1% del día aproximadamente) aparentemente iba aumentando conforme pasaban los días.

El tiempo que pasaban durante el día dentro del nido parecía estar ubicado más en la tarde y noche que en las mañanas.

La regurgitación llegó a observarse en uno de los padres en dos ocasiones cuando las crías dependían aún completamente de la leche, sin embargo, la hembra ingirió sólo una pequeña porción de éste y el macho volvió a ingerir el resto (ver discusión).

7. Discusión

Para todas las medidas conductuales consideradas en el presente estudio, el patrón de uso de los pezones por los cachorros del dingo no difieren de aquel que encontramos previamente en cachorros del perro doméstico (Arteaga et al. 2013). Tanto en el dingo como en el perro, los cachorros pasan un tiempo similar sujetándose a los pezones durante las sesiones de amamantamiento, se sujetan a un número similar de pezones distintos, y pasan cantidades similares de tiempo sujetos a cualquier pezón antes de soltarlo.

Así como en el perro, los cachorros de dingo no mostraron un orden claro en el uso de pezones particulares sino que durante el transcurso de las sesiones de amamantamiento cada cría usaba varios pezones diferentes. Además, en ambas especies, en cerca de la mitad de las sesiones de amamantamiento observadas, una o más crías no se sujetaban a ningún pezón, ni parecía estar motivada a hacerlo ya que éstas permanecían moviéndose dentro del nido, durmiendo o jugando. Ésto es remarcable en contraste con el gato en el que se ha visto que toda la camada suele sujetarse a los pezones durante las sesiones de amamantamiento y en particular las primeras dos semanas posnatales (Hudson et al. 2009; Raihani et al. 2009; observaciones de R. Hudson).

En los cachorros del dingo y del perro, no se observó ninguna conducta evidentemente agonística durante el amamantamiento, ni algún comportamiento que pudiese interpretarse como competencia por los pezones. Ésto es contrastante con reportes sobre conducta agonística entre crías de la hiena manchada, del gato y lechones durante el amamantamiento (Hofer & East 2008; White 2008; Hudson et al. 2009; revisión en Hudson & Distel 2013) pero resulta consistente con la falta aparente de dicha conducta entre cachorros del lobo (Packard et al. 1992).

Así como en la mayoría de las especies de cánidos y félidos, es extremadamente difícil estudiar la conducta de los dingos en vida silvestre.

Los dingos tienen una gran capacidad de dispersión, ocupan amplios territorios, son cautelosos y difíciles de observar en la mayoría de los ambientes en los que habitan, y la identificación de los individuos es en general complicada.

Con respecto a los estudios en cautiverio, sólo algunos santuarios en Australia (o incluso el mundo) crían dingos, limitando la posibilidad de obtener muestras de gran tamaño (Smith & Watson 2015). El DDC, en donde se llevó a cabo el presente estudio, es el santuario más grande existente hasta la fecha en el que se reproducen a los dingos pero, debido a que éstos (al igual que los lobos, pero a diferencia del perro doméstico) sólo se reproducen una vez al año, incluso allí la obtención de una muestra considerable requeriría un estudio de varios años.

A pesar de lo anterior, y retomando la pregunta original de este estudio, podríamos concluir tentativamente que el patrón de uso de los pezones por el perro doméstico, tan similar al del dingo y tan distinto al del gato doméstico y otros felinos, no fue resultado del proceso de domesticación sino que representa una diferencia filogenética.

A pesar de nuestra pequeña muestra, los hallazgos obtenidos en este estudio del dingo parecen ser fidedignos. Los padres eran dingos puros, es decir que fueron analizados genéticamente para comprobar que no hubiese ningún alelo de perro doméstico en su DNA (Wilton 2001). Estaban habituados a la presencia del ser humano y permitían el manejo de sus cachorros, por un cuidador conocido, sin protesta alguna. No obstante, el efecto de las condiciones que implica el cautiverio, tales como el provisionamiento de alimento y la presencia de parejas reproductivas adyacentes, se desconoce.

Con respecto al cuidado parental, los datos requieren un análisis cuantitativo y más detallado. Sin embargo, nos fue evidente que la madre pasa largos periodos de tiempo con las crías y el amamantamiento no necesariamente ocurre durante todo éste tiempo. A pesar de esto, pareciera que en varias de las ocasiones en que la madre salía de la caja nido posiblemente estaba relacionado con su hora de comida o de salir del encierro, por lo que nos preguntamos si en condiciones naturales, las visitas del macho o los miembros de la manada tienen alguna influencia sobre su conducta.

Además, en nuestro estudio tuvimos la oportunidad de observar tanto parejas compuestas por madre y padre como por la madre y otro macho de la manada (mantenidos así como decisión de manejo de los dingos en el DDC), desafortunadamente debido a la pequeña muestra obtenida desconocemos el

efecto que ésto puede tener tanto en la conducta de la madre como en el cuidado de las crías. No obstante, el padre pareciera tener un rol ligeramente distinto al de otro miembro de la manada que acompañaba a una madre y su camada en el encierro, o la experiencia de los machos en éste contexto puede tener alguna influencia en su comportamiento así como la relación que mantienen con la madre. La aceptación de la madre a las parejas parecía ser diferencial por lo que evaluar otros aspectos como la experiencia (número de partos previos) o incluso relación social, nivel y tipo de interacción con la pareja con la que compartía el encierro puede tener alguna influencia en su comportamiento y en el de los machos.

Adicionalmente, desconocemos si lo observado en las parejas/compañeros es su papel natural bajo este contexto dado las condiciones de cautiverio y la perturbación humana. Suponemos que el macho no parece estar tan involucrado dado que en el santuario se les provee de todo recurso necesario y estos no requieren proveer alimento o protección a la madre y su camada. Empero, hubo cierta participación del macho, observando inclusive regurgitación por parte de éste a pesar de la disponibilidad de alimento. Éste es un comportamiento, hasta donde sabemos, nunca visto en gato ni reportado en el perro doméstico pero presente en el lobo y otros cánidos (Mech et al. 1999; Mech & Boitani 2003; Thomson 1992; Henry 1996; Corbett 2001; Smith 2015). Además, resulta interesante la observación de una mayor presencia y participación del macho conforme los cachorros van creciendo, viéndose involucrados entonces en el proceso de destete.

A pesar de las dificultades que implican los estudios bajo condiciones de cautiverio nuestros hallazgos parecieran ser válidos contrastados con lo observado en la consistencia entre reportes sobre gatos y otros felinos que fueron evaluados bajo diversas condiciones de cautiverio, aunque frecuentemente basados en pocas camadas al igual que en nuestro estudio. Además, esta información apoya nuestro resultado principal acerca de la similitud en la conducta de succión de los cachorros del dingo australiano y del perro doméstico, y las diferencias de éstos en comparación con las crías del gato doméstico. No obstante, nuestros resultados requieren ser contrastados con estudios de dingos en vida silvestre y con sus camadas en madrigueras naturales.

Por ejemplo, patrones similares en la conducta de succión en gatos han sido reportados en estudios de animales criados en confinamientos tales como cajas de laboratorio (Rosenblatt 1971) y en gatos hogareños sin confinamiento (Ewer 1960; Hudson et al. 2009; Raihani et al. 2009), así como en otras especies de félidos mantenidos bajo una variedad de condiciones de cautiverio (McVittie 1978; Pfeifer 1980; Glukhova & Naidenko 2014). Las similitudes entre felinos y diferencias con perro doméstico y dingo, sugieren que en general las crías de estos dos grupos taxonómicos, cánidos y félidos, podrían haber desarrollado distintos patrones de conducta en el contexto del amamantamiento durante su proceso evolutivo. Aunque ello requiere ser confirmado mediante el estudio de diversas especies de ambos grupos taxonómicos, y de ser posible en vida silvestre, podríamos preguntarnos entonces, ¿cómo podrían explicarse dichas diferencias?

Como sugerimos previamente, una posibilidad podría estar relacionada con los diferentes tipos de vida que llevan estos grupos taxonómicos (Arteaga et al. 2013). En el caso de los felinos, al ser carnívoros obligados, usualmente cazadores solitarios (Bradshaw 2006; Fitzgerald & Turner 2000; Sunquist & Sunquist 2002), y dependientes de su agilidad y habilidad de escalar para escapar del peligro, es posible considerar ventajoso el hecho de que las madres mantengan un número mínimo de glándulas mamarias activas. Sin embargo, esto implica que las crías de gato deberían asegurar un suministro adecuado de leche mediante la succión regular de su “propio” pezón, previniendo de este modo su involución (Ewer 1960; observaciones de R. Hudson, Kim et al. 2001 en cerdo *Sus scrofa*; ver Hudson & Distel 2013; Hudson 2014 por una revisión sobre el posible significado funcional del orden en el uso de los pezones o tetas por las crías de gato y cerdo).

En contraste, en el caso de los cánidos siendo omnívoros que viven en grupos o parejas, las madres podrían estar bajo una menor presión de selección que implique la disminución del número de glándulas mamarias activas. Siendo esto posible considerando que las madres suelen permanecer en la madriguera junto con sus crías por largos periodos de tiempo gracias al provisionamiento de alimento y protección por parte de su pareja o miembros de la manada (lobo:

Mech et al. 1999; Mech & Boitani 2003; dingo: Thomson 1992; Corbett 2001; Smith 2015; zorro rojo *Vulpes vulpes*: Henry 1996). Tal provisionamiento, con consecuencias en torno a la conducta de succión/amamantamiento aparentemente similares, no está limitado a cánidos. Un caso similar se presenta en un roedor, la rata topo desnuda *Heterocephalus glaber*. En esta especie la hembra reproductiva es provisionada por otros miembros de la colonia y las crías tienen acceso continuo a los pezones, sin sincronía y, aparentemente, carente de competencia (Sherman et al. 1999).

Los cánidos jóvenes con madres que reciben apoyo social (definitivamente se requiere conocer lo que pasa con otras especies, en qué otras existe dicho apoyo) son capaces de probar varios pezones en cualquier momento y con poca o ninguna interferencia de sus hermanos de camada, quienes en cierto momento pueden no estar igualmente motivados a amamantarse (cf. Rheingold 1963). Aparentemente esto implicaría la oportunidad para las crías de extraer leche a voluntad de las glándulas mamarias considerablemente desarrolladas.

Aunque la eyección de leche en el perro, así como en otros mamíferos, es estimulada por la liberación de la hormona oxitocina en respuesta a la succión de los pezones por parte de los cachorros (Pickford 1960), hasta donde sabemos no se conoce nada sobre cómo opera este mecanismo en respuesta a la succión de las crías de manera intermitente, repetida y sin coordinación aparente. En contraste, una camada de gato obtiene la leche en un solo evento de tan solo unos segundos por sesión de amamantamiento, después de haber estado succionando por varios minutos (Hudson et al. 2009). Transferir la leche rápidamente a las crías, es una situación que puede servir a una madre que debe dejar a su camada para reanudar la cacería.

Dado el interés existente en la ontogenia de diferencias individuales en fenotipos conductuales (Stamps & Groothuis 2010; Trillmich & Hudson 2011), incluyendo el papel que podrían estar jugando los hermanos de camada para moldearlos (Drummond et al. 2000; Hudson & Trillmich 2008; Hudson et al. 2011; Bautista et al. 2015), es importante comprender la variedad de patrones conductuales y las especializaciones adaptativas en un contexto característico y de vital importancia para los mamíferos, el amamantar para las madres y el

succionar para las crías. Existe una clara necesidad de información sobre la diversidad de patrones conductuales y sus bases fisiológicas.

8. Conclusiones

1) El patrón de amamantamiento en el perro doméstico *Canis familiaris* (= *C. lupus familiaris*), tanto la succión por parte de las crías como el amamantar de las madres, es muy similar al observado en el dingo australiano *Canis dingo* (= *C. lupus dingo*).

2) Por lo tanto, las diferencias previamente descritas en el patrón de amamantamiento y uso de los pezones entre el perro y el gato doméstico *Felis silvestris catus* (= *F. catus*), y otros felinos, aparentemente no son un efecto colateral de la domesticación del perro sino que parece representar una diferencia en la organización social y el cuidado parental entre cánidos y félidos.

3) Ésta posibilidad requiere ser confirmada mediante estudios en más especies dentro de ambos grupos taxonómicos, preferentemente en vida silvestre o al menos bajo condiciones semi-naturales.

9. Referencias

- Arendt JD (1997)** Adaptive intrinsic growth rates: an integration across taxa. *Q Rev Biol* 72:149–7
- Arteaga L, Rödel HG, Elizalde MT, González D, Hudson R (2013)** The pattern of nipple use before weaning among littermates of the domestic dog. *Ethology* 119:12–19
- Bates D, Maechler M, Bolker B (2014)** lme4: Linear mixed-effects models using Eigen and S4. <http://CRAN.R-project.org/package=lme4>: R versión 1.1–7.
- 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, Zepeda JA, Reyes-Meza V, Martínez-Gómez M, Rödel HG, Hudson R (2015)** Contribution of within-litter interactions to individual differences in early postnatal growth in the domestic rabbit. *Anim Behav* 108:145–153
- Boitani L, Ciucci FP, Andreli G (1995)** Population biology and ecology of feral dogs in central Italy. En: Serpell JA (ed) *The Domestic Dog*. Cambridge University Press, Cambridge, UK pp 217–244
- Bradshaw JWS (2006)** The evolutionary basis for the feeding behavior of domestic dogs (*Canis familiaris*) and cats (*Felis catus*). *J Nutrition* 136:1927S–1931S
- Browne WJ, Subramanian SV, Jones K, Goldstein H (2005)** Variance partitioning in multilevel logistic models that exhibit overdispersion. *J Royal Statistical Soc A*, 168:599–613
- Case TJ (1978)** On the evolution and adaptive significance of postnatal growth rates in the terrestrial vertebrates. *Q Rev Biol* 53:243–282
- Clutton-Brock J (1995)** Origin of the dog: domestication and early history. En: Serpell JA (ed) *The Domestic Dog*. Cambridge University Press, Cambridge, UK pp 7–20

- Conley D (2004)** The Pecking Order: Which Siblings Succeed and Why. New York, Pantheon Books, USA
- Corbett LK (2001)** Dingoes in Australia and Asia. 2^a ed JB Books, Marlston, South Australia
- Crowther M, Fillios M, Colman N, Letnic M (2014)** An updated description of the Australian dingo (*Canis dingo* Meyer, 1793). J Zoo 293:192–203
- 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
- Ewer RF (1960)** Suckling behaviour in kittens. Behaviour 15:146–162
- Faraway JJ (2006)** Extending the Linear Model with R. Generalized Linear, Mixed Effects and Nonparametric Regression Models. Chapman & Hall, Boca Raton, USA
- 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
- Fitzgerald BM, Turner DC (2000)** Hunting behaviour of domestic cats and their impact on prey populations. En: Turner DC, Bateson P (eds) The Domestic Cat. The Biology of its Behaviour. 2^a ed Cambridge University Press, Cambridge, UK pp 151–175
- Fleming P, Corbett L, Harden R, Thomson P (2001)** Managing the Impacts of Dingoes and Other Wild Dogs. Bureau of Rural Sciences, Canberra, AUS
- Gittleman JL, Thompson SD (1988)** Energy allocation in mammalian reproduction. Am Zool 28:863–875
- Glen A, Dickman C, Soulé M, Mackey B (2007)** Evaluating the role of the dingo as a trophic regulator in Australian ecosystems. Aus Ecol 32:492–501

- Glukhova A, Naidenko S (2014)** Suckling behavior in Eurasian lynx (*Lynx lynx* L.) cubs: characteristics and correlation with competitive interactions. *Zoo Biol* 33:388–393
- Hall WG, Hudson R, Brake SC (1986)** Terminology for use in investigations of nursing and suckling. *Dev Psychobiol* 21:89–91
- Hanwell A, Peaker M (1977)** Physiological effects of lactation on the mother. *Symp Zool Soc Lond* 41:297–312
- Haywood S, Perrins CM (1992)** Is clutch size affected by environmental conditions during growth? *Proc R Soc Lond B* 249:195–197
- Henry JD (1996)** Red Fox. The Catlike Canine. Smithsonian Institution Press, Washington DC, USA
- Hofer H, East ML (2008)** Siblicide in Serengeti spotted hyenas: A long-term study of maternal input and cub survival. *Behav Ecol Sociobiol* 62:341–351
- Hudson R (2014)** Behavioural epiphenomena revisited: reply to Skok and Škorjanc. *Ethology* 120:739–741
- 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 (2013)** Fighting by kittens and piglets during suckling: what does it mean? *Ethology* 119:353–359
- Hunter L (2011)** Carnivores of the World. Princeton University Press, New Jersey, USA
- International Commission on Zoological Nomenclature (1957)** Opinion 451. Use of the plenary powers to secure that the specific name “dingo” Meyer, 1793, as published in the contribution “*Canis dingo*”, still be the oldest available name of the dingo of Australia (class Mammalia). En: Hemming F (ed) Opinions and Declarations Rendered by the International Commission

on Zoological Nomenclature. International Trust for Zoological Nomenclature, London, UK pp 329–338

Kim SW, Easter RA, Hurley WL (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

Kraus C, Trillmich F, Künkele J (2005) Reproduction and growth in a precocial small mammal, *Cavia magna*. *J Mamm* 86:763–772

Lenihan C, Van Vuren D (1996) Growth and survival of juvenile yellow-bellied marmots (*Marmota flaviventris*). *Can J Zool* 74:297–302

Lord K, Feinstein M, Smith B, Coppinger R (2013) Variation in reproductive traits of members of the genus *Canis* with special attention to the domestic dog (*Canis familiaris*). *Behav Proc* 92:131–142

Loudon ASI, Racey PA (1987) Reproductive Energetics in Mammals. Clarendon Press, Oxford, UK

Magee L (1990) R² measures based on Wald and likelihood ratio joint significance tests. *Am Statistician*, 44:250–253

Marboutin E, Hansen K (1998) Survival rates in a non-harvested brown hare population. *J Wildl Manag* 62:772–779

McGuire B (1998) Suckling behavior of prairie voles (*Microtus ochrogaster*). *J Mammal* 79:1184–1190

McGuire B, Sullivan S (2001) Suckling behavior of pine voles (*Microtus pinetorum*). *J Mammal* 82:690–699

McGuire B, 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, Wolf PC, Packard JM (1999) Regurgitative food transfer among wild wolves. *Canadian J Zool* 77:1192–1195

Mech LD, Boitani L (2003) Wolves. Behavior, Ecology and Conservation. University of Chicago Press, Chicago, USA

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. Oxford University Press, Oxford, UK
- 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, 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, USA, pp 146-167
- 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
- Newsome T, Ballard G, Crowther M, Dellinger J, Fleming P (2015)** Resolving the value of the dingo in ecological restoration. Rest Ecol 25:201–208
- 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
- Packard JM, Mech LD, Ream RR (1992)** Weaning in an arctic wolf pack: behavioral mechanisms. Canadian J Zool 70:1269–1275
- Pfeifer S (1980)** Role of the nursing order in social development of mountain lion kittens. Dev Psychobiol 13:47–53
- Pickford M (1960)** Factors affecting milk release in the dog and quantity of oxytocin liberated by suckling. J Physiol 152:515–526
- R Core Team (2014)** 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
- 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
- Rheingold HL (1963)** Maternal behavior in the dog. En: Rheingold HL (ed) *Maternal Behavior in Mammals*. John Wiley & Sons, New York, USA pp 169–207.
- 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
- 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, USA pp 345–410
- 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, Leitner T, Wilton AN, Matisoo-Smith E, Lundberg J (2004)** A detailed picture of the origin of the Australian dingo, obtained from the study of mitochondrial DNA. *Proc Nat Acad Sci* 101:12387–12390
- 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
- Schielzeth H, Nakagawa S (2013)** rptR: Reproducibility for Gaussian and non-Gaussian data. R version 0.6.405/r52. <http://R-Forge.R-project.org/projects/rptr/>
- Serpell JA (2014)** Domestication and history of the cat. En: Turner DC, Bateson P (eds) *The Domestic Cat. The Biology of its Behaviour*. 3rd ed Cambridge University Press, Cambridge, UK pp 83–100
- Shannon LM, Boyko RH, Castelhana M, Cory E, Haywood JJ, McLean C, Boyko AR (2015)** Genetic structure in village dogs reveals a Central Asian domestication origin. *Proc Nat Acad Sci* 112:13639–13644
- Sherman PW, Braude S, Jarves UM (1999)** Litter sizes and mammary numbers of naked mole-rats: breaking the one-half rule. *J Mammal* 80:720–733
- Smith B (2015)** Biology and behaviour of the dingo. En: Smith B (ed) *The Dingo Debate: Origins, Behaviour and Conservation*. CSIRO Publishing, Melbourne, AUS pp 25–53
- Smith B, Savolainen P (2015)** The origin and ancestry of the dingo. En: Smith B (ed) *The Dingo Debate: Origins, Behaviour and Conservation*. CSIRO Publishing, Melbourne, AUS pp 55–79
- Smith B, Watson L (2015)** The role of private sanctuaries in dingo conservation and the management of dingoes in captivity. En Smith B (ed.) *The Dingo Debate: Origins, Behaviour and Conservation*. CSIRO Publishing, Melbourne, AUS pp 277–299
- 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, USA, pp 177–297

- Speakman JR (2008)** The physiological costs of reproduction in small mammals. *Phil Trans R Soc Lond B: Biol Sci* 363:375–398
- Stamps J, Groothuis TGG (2010)** The development of animal personality: relevance, concepts and perspectives. *Biol Rev* 85:301–325
- Stearns SC (1992)** *The Evolution of Life Histories*. Oxford, Oxford University Press, UK
- 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
- Sunquist M, Sunquist F (2002)** *Wild Cats of the World*. University of Chicago Press, Chicago, USA
- Thomson PC (1992)** The behavioural ecology of dingoes in North-Western Australia: II. Activity patterns, breeding season, and pup rearing. *Wildl Res* 19:519–530
- Thomson PC, Rose K, Kok NE (1992)** The behavioural ecology of dingoes in North-Western Australia: V. Population dynamics and variation in the social system. *Wildl Res* 19:565–584
- Thorne C (1995)** Feeding behaviour of domestic dogs and the role of experience. En: Serpell JA (ed) *The Domestic Dog: Its Evolution, Behaviour and Interactions with People*. Cambridge University Press, Cambridge, UK pp 103–114
- Trillmich F, Wolf JBW (2008)** Parent-offspring and sibling conflict in Galápagos fur seals and sea lions. *Behav Ecol Sociobiol* 62:363–375
- Trillmich F, Hudson R (2011)** The emergence of personality in animals: the need for a developmental approach. *Dev Psychobiol* 53:505–509
- VonHoldt BM, Pollinger JP, Lohmueller KE, Han E, Parker HG, Quignon P, Degenhardt JD, Boyko AR, Earl DA, Auton A, Reynolds A, Bryc K, Brisbin A, Knowles JC, Mosher DS, Spady TC, Elkahloun A, Geffen E, Pilot M, Jedrzejewski W, Greco C, Randi E, Bannasch D, Wilton A, Shearman J, Musiani M, Cargill M, Jones PG, Qian Z, Huang W, Ding ZL, Zhang YP, Bustamante CD, Ostrander EA, Novembre J, Wayne RK (2010)** Genome-wide SNP and haplotype analyses reveal a rich history underlying dog domestication. *Nature* 464:898–902

- Wang GD, Zhai W, Yang HC, Wang L, Zhong L, Liu YH, Zhang YP (2015)** Out of southern East Asia: the natural history of domestic dogs across the world. *Cell Res* 26:21–33
- Wauters L, Bijnens L, Dhondt AA (1993)** Body mass at weaning and juvenile recruitment in the red squirrel. *J Anim Ecol* 62:280–286
- White PP (2008)** Maternal response to neonatal sibling conflict in the spotted hyena, *Crocuta crocuta*. *Behav Ecol Sociobiol* 62:353–361
- Wilson DE, Reeder DM (2005)** Mammal species of the world: a taxonomic and geographic reference. 3rd ed The Johns Hopkins University Press, Baltimore, USA
- Wilton A. (2001)**. DNA methods of assessing dingo purity. En: Dickman CR & Lunney D (eds.) *A Symposium on the Dingo*. Sydney, New South Wales: Royal Zoological Society of New South Wales, AUS pp. 49–56

10. Anexo

Hudson R, Rödel HG, Trejo-Elizalde M, Arteaga L, Kennedy GA, Smith BP (2016) Pattern of nipple use by puppies: A comparison of the dingo (*Canis dingo*) and the domestic dog (*Canis familiaris*). *J Comp Psychol* 130(3):269–277

Pattern of Nipple Use by Puppies: A Comparison of the Dingo (*Canis dingo*) and the Domestic Dog (*Canis familiaris*)

Robyn Hudson

Universidad Nacional Autónoma de México, Distrito Federal

Heiko G. Rödel

Université Paris 13, Sorbonne Paris Cité, France

Marise Trejo Elizalde

Universidad Nacional Autónoma de México, Distrito Federal

Lourdes Arteaga

Universidad Autónoma de Tlaxcala, Tlaxcala

Gerard A. Kennedy

Cairnmillar Institute, Victoria, Australia

Bradley P. Smith

Central Queensland University, Rockhampton

Surprisingly little information is available about the behavior of newborn mammals in the functionally vital context of suckling. We have previously reported notable differences in the pattern of nipple use by kittens of the domestic cat and puppies of the domestic dog. Whereas kittens rapidly develop a “teat order,” with each individual using principally 1 or 2 particular nipples, puppies show no such pattern. We asked whether the more “chaotic” behavior seen in puppies of the domestic dog (*Canis familiaris*) could be the result of relaxed selection due to domestication. In a first test of this hypothesis, we studied suckling behavior in 4 litters of wild-type captive dingoes (*Canis dingo*), a canid species that has inhabited the Australian mainland in substantial numbers for at least 5,000 years with minimal human influence. On all measures of individual puppies’ behavior—time spent attached to nipples, lack of individual use of particular nipples and consequent absence of a teat order, lack of synchronized suckling with other littermates, lack of agonistic behavior—we found no differences between the 2 species. In conclusion, we suggest that the difference between the pattern of suckling behavior of kittens of the domestic cat (and other felids) and the domestic dog is not an artifact of domestication, but rather reflects phylogenetic differences between felids and canids as a consequence of their different lifestyles and associated patterns of parental care. These findings emphasize the need for comparative studies to avoid simplistic generalizations from 1 or 2 species across broad taxonomic groups.

Keywords: suckling behavior, teat order, sibling competition, *Canis dingo*, *Canis familiaris*

All mammals depend for their early growth and survival on mother’s milk, the obtaining in sufficient quantities of which represents one of life’s earliest challenges. In particular, most altricial young, blind at birth and often having limited motor abilities, must locate, attach to, and suck nipples without direct maternal assistance. In addition, as milk is energetically costly for mothers to produce (Loudon & Racey, 1987; Speakman, 2008), it usually represents a limited resource for which littermates must compete (Drummond, Vázquez, Sánchez-Cólon, Martínez-Gómez,

& Hudson, 2000; Drummond, 2006). Despite the importance of suckling, little information is available on the behavior of altricial young in this vital context, and then only for a few species (Drummond, 2006; Hudson & Trillmich, 2008; Mock & Parker, 1997). Studying such behavior, even in captivity, is notoriously difficult; altricial young are usually hidden in dens, nests, or pouches, human interference may lead to them being abandoned, and they are often vigorously defended by well-armed mothers or other caretakers.

This article was published Online First April 28, 2016.

Robyn Hudson, Instituto de Investigaciones Biomédicas, Universidad Nacional Autónoma de México, Distrito Federal, Mexico; Heiko G. Rödel, Laboratoire d’Ethologie Expérimentale et Comparée, Université Paris 13, Sorbonne Paris Cité, France; Marise Trejo Elizalde, Instituto de Investigaciones Biomédicas, Universidad Nacional Autónoma de México; Lourdes Arteaga, Centro Tlaxcala de Biología de la Conducta, Universidad Autónoma de Tlaxcala, Tlaxcala, Mexico; Gerard A. Kennedy, School of Psychology, Counselling and Psychotherapy, Cairnmillar Institute, Victoria, Australia; Bradley P. Smith, School of Human Health and Social Sciences, Central Queensland University, Rockhampton.

We thank Lyn Watson and Lyn Whitworth from the Dingo Discovery and Research Sanctuary, and Carolina Rojas for technical and bibliographical assistance. Financial support was provided by Central Queensland University, and the Australian Dingo Foundation. Marise Trejo Elizalde received a postgraduate fellowship from the Mexican national funding agency, CONACYT (294591). A travel grant was provided to Robyn Hudson by the Université Paris 13.

Correspondence concerning this article should be addressed to Robyn Hudson, Instituto de Investigaciones Biomédicas, Universidad Nacional Autónoma de México, A.P. 70228, Ciudad Universitaria C.P. 04510, Distrito Federal, Mexico. E-mail: rhudson@biomedicas.unam.mx

For some years we have been studying mother–offspring interactions in the domestic cat (*Felis silvestris catus*) and domestic dog (*Canis familiaris*). Consistent with other reports in the literature (domestic cat: Ewer, 1960; Rosenblatt, 1971; puma, *Puma concolor*: Pfeifer, 1980; snow leopard, *Panthera uncia*: McVittie, 1978; Eurasian lynx, *Lynx lynx*: Glukhova & Naidenko, 2014), we have found that newborn kittens rapidly develop a clear order in the individual use of particular nipples, which they vigorously defend against encroaching littermates (Hudson, Raihani, González, Bautista, & Distel, 2009; Hudson & Distel, 2013; Hudson, 2014; Raihani, González, Arteaga, & Hudson, 2009). In contrast, and also in accord with a previous report (Rheingold, 1963), we have also found that puppies of the domestic dog do not do this, and that their pattern of suckling differs in several respects to the cat. Puppies of various breeds and under various conditions of maintenance showed no clear order in individual nipple use, no agonistic behavior during suckling, and in contrast to kittens, which usually all attach to nipples in coordinated suckling bouts, puppies often attached in a seemingly haphazard manner, with some suckling while others continued searching for nipples, moved around the nest area, slept, or played (Arteaga, Rödel, Elizalde, González, & Hudson, 2013).

According to the literature, free-ranging domestic dogs differ notably from wild canids in relation to the characteristics and frequency of reproductive activity (e.g., seasonality, age of first reproduction, frequency of estrus, pair bonding) and parental feeding behaviors (e.g., nursing, male or other pack members provisioning the mother and young; Boitani, Ciucci, & Andreli, 1995; review by Lord, Feinstein, Smith, & Coppinger, 2013). These authors argued that such differences reflect the domestic dog's adaptation to the human niche and access to readily available resources, which has subsequently relaxed the selection pressure for extended and biparental care. We speculated (Arteaga et al., 2013) that the seemingly less coordinated suckling behavior in the dog might have been the result of relaxed selection during this species' much longer and closer association with humans than has been the case for the domestic cat. Whereas archaeological evidence suggests that the presumed ancestor of the domestic dog, the wolf (*Canis lupus*), started its association with human hunter-gatherer societies 10,000 years ago or more (Clutton-Brock, 1995; Miklósi, 2007; Shannon et al., 2015; Wang et al., 2015), the presumed ancestor of the domestic cat (*Felis lybica*) is thought to have done so about 4,000 years ago with the advent of agriculture and the proliferation of sedentary human communities (Serpell, 2014). Further evidence for the longer history of the domestication of the dog relative to the cat is the fact that dogs are no longer able to form reproductively self-sustaining populations independent of human communities (Boitani et al., 1995), whereas domestic cats

readily do so, sometimes to the point of posing a threat to native wildlife, particularly of island ecologies (Fitzgerald & Turner, 2000). To decide whether observed differences in the pattern of suckling behavior between kittens and puppies are due to different degrees of domestication, or rather represent phylogenetic differences in the organization of this vital aspect of mother–young behavior, it would be necessary to investigate the pattern of suckling in nondomesticated, taxonomically close relatives of the dog.

In a first step, it was our aim in the present study to investigate suckling behavior in puppies of the Australian wild dog, or dingo (*Canis dingo*; International Commission on Zoological Nomenclature, 1957; Crowther, Fillios, Colman, & Letnic, 2014), during the early den period, and to compare it with our previous findings in the domestic dog.

Although the precise origin of the dingo is contentious, it is likely descended from an ancient population of a southeast Asian canid, and arrived on the Australian continent around 5,000 years ago or more (Savolainen, Leitner, Wilton, Matisoo-Smith, & Lundeberg, 2004; Smith & Savolainen, 2015). Since this time, the dingo has lived independent of human influence, and from other dog or wolf populations, making it unique among the world's canids. The dingo inhabits most of the Australian mainland in appreciable numbers, and as a top-order predator, has a profound influence on the structure and function of Australian ecosystems (Glen, Dickman, Soulé, & Mackey, 2007; Newsome et al., 2015). Although the social organization of dingoes is highly variable (according to habitat, prey, climate and human activity), in general, they are a highly social species the members of which live in family or social groups, maintain distinct territories, and hunt cooperatively (Smith, 2015). They are seasonal breeders, giving birth to one litter of typically three to six puppies a year during the winter months (May–August). The puppies are born into a den where the mother remains for extended periods during the first postnatal weeks, and where she is provisioned by her mate (Lord et al., 2013; Smith, 2015). Thus, and importantly for the purpose of our study, the dingo's pattern of reproduction and parental care is more similar to that of its presumed ancestor, the wolf, than it is to that of the domestic dog (Boitani et al., 1995; Corbett, 2001; Mech & Boitani, 2003; Miklósi, 2007; Thomson, 1992; Thomson, Rose, & Kok, 1992).

Method

Animals, Housing Conditions, and Sample Sizes

Dingo. Twelve dingo puppies from four litters (born in May of 2013) participated in this study (see Table 1). All parents were captive born and raised at the Dingo Discovery Centre and Re-

Table 1
Details of the Dingo Mothers and Litters

Dingo	Age (years)	Parity	Litter size	Postnatal deaths	Final litter size	Sex	
						M	F
Amelia	2	0	5	0	5	2	3
Petal	5	0	6	0	6	4	2
Freckle	8	2	6	1	5	2	4
Opal	7	3	7	2	5	3	2

search Sanctuary (DDC), a privately run facility located in Gisborne, Victoria, Australia, and passed a genetic analysis of purity conducted by the University of New South Wales, Sydney, Australia (Wilton, 2001). Breeding pairs were housed in enclosures (9 × 1.5 m, or 13.5 m²), comprising 7 m of flooring made of quarry rubble (gravel) and a 2-m section of concrete where a wooden whelping box (940 L × 635 W × 860 mm H) was positioned. Shredded paper was placed inside the whelping box and was replaced daily or as required. A corrugated iron roof covered 2 m of the enclosure above the concrete section, and the remaining roof was covered with wire mesh to prevent escape. Enclosure walls were 2 m high. All enclosure walls were constructed with wire mesh, with the addition of 1.2-m sheets of corrugated iron between enclosures to act as a windbreaker and to prevent fighting between neighbors. Access to one of seven large, grassy exercise yards that included natural dens, large hollow logs, trees, rocky areas and enrichment objects was provided daily. After whelping, access to these yards was limited, and occurred on an ad hoc basis.

The mothers were accustomed to human handling and presence, and appeared well-adjusted to the study conditions. Socialization of the puppies began at 1–3 days of age, with puppies handled gently for brief periods by two of the staff members (including weighing), until they were about 4–5 weeks of age. Adult dingoes were fed a combination of dry dog food and fresh chicken (carcass or ground carcass mince). The diet of the mother was changed 14 days prior to the estimated whelping date to a higher energy food, and mothers were fed twice a day (morning and evening). This continued until the puppies started to be weaned to semisolid food when their teeth had fully erupted at approximately 21 days of age (at the discretion of the sanctuary staff). The food consisted of dry puppy chow and chicken mince soaked in warm water. Puppies were fed twice a day (morning and evening) separately from the adults.

Domestic Dog. Data from 42 puppies from nine mothers, reanalyzed from a previous study (details of the mothers, puppies, and methods can be found in Arteaga et al., 2013) contributed to the present report. Briefly, the animals were kept in different private homes, they were of various breeds, ages, and parity, and were fed a variety of diets and maintained under a variety of conditions.

Procedures

Dingo. Den behaviors were recorded continuously using a small surveillance camera (Swann Pro 530) and a digital video recorder (Swann 4-channel DVR, Model DVR4-4000). Video recordings were made at a frame rate of 20 fps, and a max bit rate of 1,024 kbps. Cameras were installed in the top corner of four dens at least 24 hr prior to birth. Recording began at least 24 hr prior to birth, and ceased when the puppies started spending time outside the den box (or at 21 days, whichever occurred first). This resulted in continuous postpartum footage totaling between 17 and 21 days, except for a total of 5 days of lost footage due to power outages and destruction of camera equipment by the dingoes. Individual puppies could be distinguished by distinctive coat markings. As in our previous report on suckling behavior in the domestic dog (Arteaga et al., 2013), the main behaviors scored were the frequency and time each puppy spent attached to which

nipple. Like most dogs, dingoes typically have four pairs of nipples, which we labeled 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 also noted any incidents of apparent contest behavior such as unattached puppies pushing with their head and muzzle against the muzzle of attached littermates, apparently trying to dislodge them (cf. Hudson et al., 2009; Hudson & Distel, 2013 for kittens). However, as no such behaviors were recorded (see also results of the interobserver reliability check below), we did not consider this further.

Domestic Dog. A detailed report of procedures is given in Arteaga et al. (2013). Briefly, so as not to disturb mothers and at the request of some owners, we did not attempt to alter or standardize rearing conditions in any way. Soon after birth, puppies were fitted with a colored neck ribbon for individual identification, and where possible, litters were filmed every 2nd or 3rd day during a single nursing session. For filming, mothers were separated from their litters 1 hr before recording to increase their motivation to nurse and the puppies' motivation to suckle. The separation was generally effective, and nursing was then filmed for 30 min or until the mother left the litter for more than 3 min, whichever came first. This resulted in the recording of an average of 8.1 sessions per litter. The behaviors scored were the same as those described for the dingo, above.

Ethics Note

Dingo mothers gave birth with no natal deaths, raised their young to weaning without apparent difficulty, and allowed observation and manipulation of their puppies by sanctuary staff without protest. Puppies were weighed approximately every third day from birth to check weight gain as an indicator of general health. All puppies survived to the end of the study (with the exception of the two smallest puppies in Opal's litter which were euthanized by the owner on postnatal Day 1, and a puppy in Freckle's litter which disappeared from unknown causes on postnatal Day 3 but was possibly eaten by the mother), and were sold as pets or to zoos or fauna parks. All methods were approved by the Central Queensland University Animal Ethics Committee, Project Number A12/11–293. For the dogs, details of treatment of the animals are given in Arteaga et al. (2013). Use of them for this study complied with the guidelines for the care and use of animals in research of the American Psychological Association, and with the National Guide for the Production, Care and Use of Laboratory Animals, Mexico (Norma Oficial Mexicana NOM-062–200–1999).

Data Analysis and Sample Sizes

Statistical analyses were done with the program R, Version 3.1.1 (R Core Team, 2014). The sample sizes available for analysis were 12 dingo puppies from the four litters that could be reliably distinguished by distinctive fur markings, and 42 puppies of the domestic dog from nine litters for which we had sufficient data for comparison with the dingo sample. To enable a direct comparison of findings for the two species, we reanalyzed the data from Arteaga et al. (2013) so as to correspond to our analysis here for the dingo, and we have modified the previous graphical representations accordingly. However, as reported in the Results and Discussion sections, this did not change the findings or conclusions of our previous study in the dog.

First, we aimed to compare different parameters observed during approximately equivalent 30-min observations between the dingo and the dog puppies. For this, we calculated average values of the total time spent attached to nipples and the time spent attached to a particular nipple, averaged for each individual puppy over all available nursing sessions during the first three postnatal weeks (32 sessions, always 8 per litter in the dingo; 68 sessions, on average 7.6 in the dog). Comparisons were done with linear mixed-effects models (LMM) based on restricted maximum-likelihood estimates using the R package lme4 (Bates, Maechler, & Bolker, 2014). The identity of the litter was used as a random factor.

We then analyzed whether and how the cumulative number of nipples used by individual puppies (dependent variable) increased over the first four consecutive nursing sessions (factor with 4 levels) observed during the first two postnatal weeks when suckling was most frequent and sessions that were comparable with those of the previous dog study could be most readily obtained. Generalized LMM (GLMM) for Poisson distribution were used, including litter identity and puppy identity as random factors. Furthermore, we included individual-level random effects to account for potential effects of overdispersion (Browne, Subramanian, Jones, & Goldstein, 2005).

Third, we explored the distribution of the time and the frequency per nursing session that individual puppies of the two species were attached to mothers' different nipples. These two variables were plotted against ranked attachment time to nipples, as well as their frequency of use. Purported preferences in using particular nipples would be evident from a sharp decrease in the duration or in the frequency of attachment to nipples other than to the most used nipple (rank 1, see Figure 2). Furthermore, we checked whether the (negative) slope of this association differed between puppies of the dingo and dog by testing the interaction between the ranked time or frequency of use (covariates) and species (factor with two levels). LMMs were used, including litter and puppy identity as random factors.

Finally, we tested for correlations across time in puppies' proportional duration and frequency of nipple use between two time intervals, the first postnatal week and the second/third postnatal weeks. Again, LMM models were used, including litter and puppy identity as random factors. For both time intervals and in the dingo as well as in the dog, the duration and the frequency of attachment to mothers' nipples were adjusted to a normal distribution by $\log[x + 1]$ transformation. For all associations and comparisons tested, we calculated Nagelkerke's pseudo- R^2 , which can be interpreted as a measure of the proportion of variance explained (Maggie, 1990; Nagelkerke, 1991).

We checked all models for homogeneity of variances and goodness of fit by plotting residuals versus fitted values. In addition, normality of the model residuals of linear mixed-effects models was assured by checking normal probability plots (Faraway, 2006). Probability (p) values were calculated by Type-III Wald χ^2 tests.

In an interobserver reliability check, a second observer, experienced in the evaluation of suckling behavior in kittens and domestic dog puppies, but blind to the results obtained for the dingo puppies, reevaluated a sample of the video material. Because we were interested in possible agonistic behavior among littermates during suckling as well as in nipple use, we chose to reevaluate the

behavior in one of the larger litters (mother Petal; Table 1) in which all puppies survived. The behavior of four puppies (33% of total number of subjects), during eight sessions (25% of total number of sessions) was reanalyzed. Because of lack of familiarity with the dingo puppies and caution in reliably distinguishing among such similarly colored individuals, the second observer only felt confident in registering details for approximately half as many nipple attachments as the first, highly experienced observer. Nevertheless, good correspondence was found between these observations and the corresponding records for the first observer. Thus, neither observer registered any agonistic interactions, although explicitly instructed to look for these. The two observers were also in 100% agreement on the number of different nipples (4–5) each of the puppies suckled. For each nipple attachment they showed 88% agreement on which puppy was attached to which nipple. In all cases in which the two observers differed, the puppy was recorded as being on a neighboring nipple, either beside or opposite. Furthermore, an intraclass correlation based on 1,000 permutations from library rptR (Schielzeth & Nakagawa, 2013) revealed a high concordance in the attachment times quantified by the 2 observers for each of these events ($R = .939$, $CI_{95\%} [.806, .980]$, $n = 17$, $p < .001$).

Results

Comparison of Suckling Behavior in Dingo and Domestic Dog Puppies

The total time that individual puppies were attached to nipples during a nursing session, the average number of nipples they used per session, as well as the mean time they were attached to a particular nipple did not differ significantly between puppies of the dingo and the domestic dog (see Table 2).

Moreover, in a high percentage of nursing sessions in both dingoes (15 out of 32; 46.9%) and domestic dogs (30 out of 68; 44.1%), not all puppies were attached to nipples—they were either apparently searching for a nipple on the mother's ventrum, moving around the den or nest area, playing with littermates, or apparently sleeping. And finally, in dingoes as in domestic dogs, we did not observe any directly agonistic behavior during suckling, nor did we see behavior that could be interpreted as competition for particular nipples.

Cumulative Use of Different Nipples

In the dingo (GLMM: $\chi^2_3 = 12.10$, $_{\text{pseudo}}R^2 = .249$, $p = .007$) as well as in the domestic dog ($\chi^2_3 = 59.85$, $_{\text{pseudo}}R^2 = .342$, $p < .001$), the cumulative number of nipples used by individual puppies increased significantly across the first four nursing sessions recorded during the first and second postnatal week (see post hoc comparisons in Figure 1). By the end of the sampling period, all puppies had used several nipples, and some individuals had used all. The slope of this increase did not differ between puppies of the dingo and the dog, as indicated by the nonsignificant interaction of Nursing Session \times Species ($\chi^2_3 = 1.30$, $_{\text{pseudo}}R^2 = .006$, $p = .73$).

Table 2
Comparison of Different Behaviors Observed During Nursing Sessions in Puppies of the Dingo and the Domestic Dog

Parameter	Dingo	Domestic dog	χ^2	<i>p</i>
Attachment time/session	533 s ± 89	602 s ± 53	1.52	.22
<i>n</i> Nipples used/session	2.1 ± .3	2.3 ± .2	.57	.45
Attachment time/nipple	255 s ± 39	286 s ± 33	.38	.54

Note. Data are from 12 dingo puppies (4 litters) and 42 domestic dog puppies (9 litters) recorded during 30-min observation sessions. Means and 95% CIs are given, and statistical comparisons were done by linear mixed-effects models including litter identity as a random factor. Data for the domestic dog are taken and reanalyzed from Arteaga, Rödel, Elizalde, González, & Hudson, 2013.

Distribution of Individual Nipple Use

The percentage of the total time that puppies of the two species spent attached to different nipples, as well as their proportional frequency of the use of different nipples, showed right-skewed distributions in ranking, evenly decreasing in all cases (see Figure 2a, c). The negative slopes of these right-skewed distributions did not differ significantly between puppies of the dingo and dog with respect to proportional time that individual puppies were attached to the different nipples (LMM: % Time × Species, $\chi^2 = 0.46$, $p_{\text{pseudo}}R^2 = .003$, $p = .50$) or to the proportional frequency of nipple use (% Frequency × Species: $\chi^2 = 0.24$, $p_{\text{pseudo}}R^2 = .001$, $p = .62$). Together, these data indicate that in neither species did the puppies show greater use of one or two particular nipples, as would be indicated by a sharp right-skewed drop in the staircase function. Indirectly, this also indicated that the puppies showed no particular preference in the use of nipples with respect to location on the female's ventrum.

Lack of Correlations Across Time in Use of Nipples

There was no indication of a significant association across time in nipple use; that is, no association was found between the first postnatal week and the second and third postnatal week, with respect to the percentage of the total time that the puppies of the two species spent attached to different nipples (LMM: dingo, $\chi^2 = 0.45$, $p_{\text{pseudo}}R^2 = .005$, $p = .50$; dog, $\chi^2 = 0.41$, $p_{\text{pseudo}}R^2 = .001$, $p = .52$), or to their proportional frequency in the use of different nipples (dingo, $\chi^2 = 1.29$, $p_{\text{pseudo}}R^2 = .014$, $p = .26$; dog, $\chi^2 = 1.94$, $p_{\text{pseudo}}R^2 = .006$, $p = .16$).

Discussion

For all of the behavioral measures considered in the present study, the pattern of nipple use by dingo puppies did not differ from the pattern we had previously found in puppies of the domestic dog (Arteaga et al., 2013). During nursing sessions, dingo and dog puppies spent similar amounts of time attached to nipples, they attached to a similar number of different nipples, and they spent similar amounts of time attached to any one nipple before releasing it. As in the dog, dingo puppies did not show a clear order in the use of particular nipples but rather across nursing sessions each puppy used several different nipples. Moreover, in both dingoes and dogs, in close to half of the observed nursing session, one or more puppies did not attach to nipples, nor appeared motivated to do so as indicated by them moving around the den, sleeping, or playing. This is in contrast to the cat in which, in our experience, the whole litter usually attaches to nipples during a nursing session, and particularly during the first two postnatal weeks (Hudson et al., 2009; Raihani et al., 2009; Hudson's own observations). In both dingo and dog puppies, overtly agonistic behavior during suckling or behavior that could be interpreted as competition for nipples

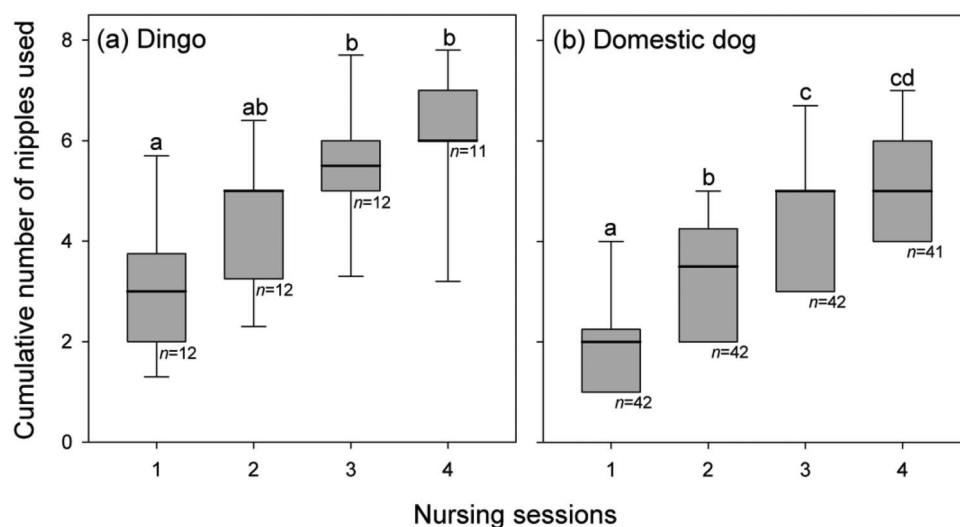


Figure 1. Time course of the cumulative proportion of different nipples used by individual puppies of (a) the dingo and (b) the domestic dog across four recorded nursing sessions during the first 2 postnatal weeks. Solid horizontal lines give medians, boxes indicate 25th and 75th percentiles, and vertical lines show the 10th and 90th percentiles. Sample sizes (number of puppies) are given in the graph. See text for statistics. Data for the domestic dog were taken and reanalyzed from Arteaga et al., 2013.

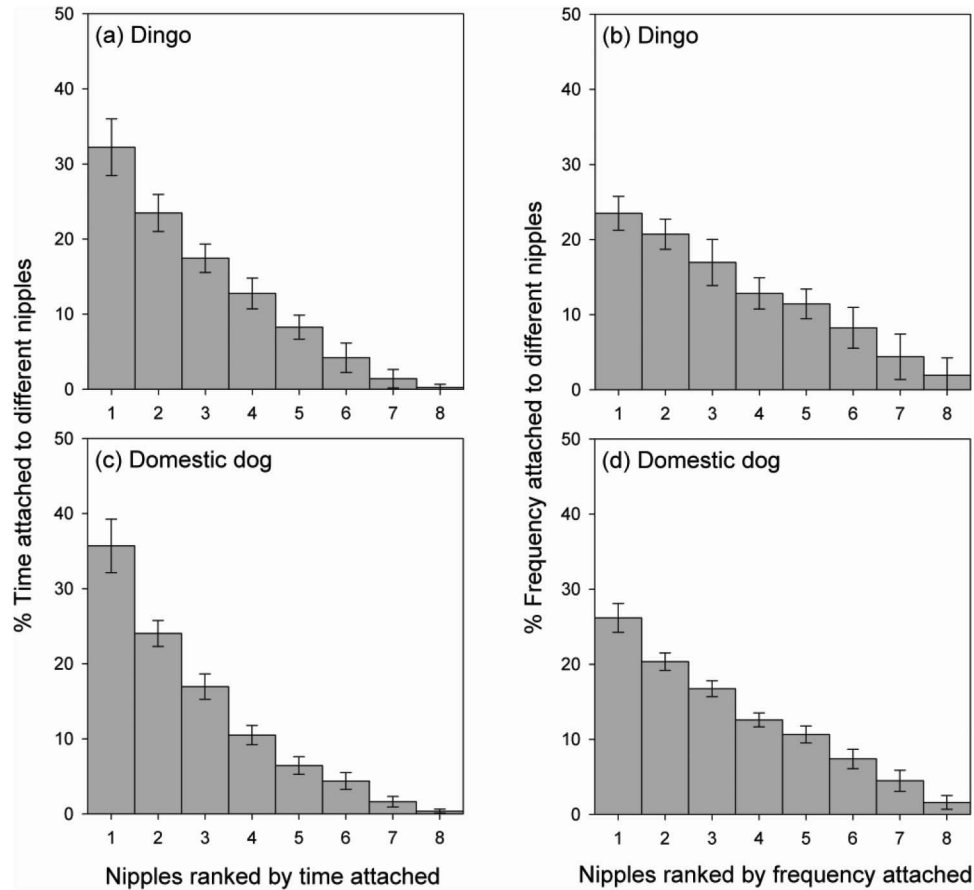


Figure 2. Distribution of the percentage time (a, c) and the percentage frequency (b, d) that puppies of the dingo ($n = 12$) and the domestic dog ($n = 42$) were attached to the different nipples of their mothers. Bars indicate means \pm 95% CIs averaged over all puppies. The ranking of the nipples indicates the absolute frequency and time of attachment to the different nipples by each individual puppy: 1 denotes the nipple per puppy with the longest, most frequent attachment, and 8 denotes the nipple with the shortest, least frequent attachment. See text for statistics. Data for the domestic dog were taken and reanalyzed from [Arteaga et al., 2013](#).

was never seen. This contrasts with reports of agonistic behavior among suckling kittens and piglets ([Hudson et al., 2009](#); review in [Hudson & Distel, 2013](#)) but is consistent with the apparent lack of such behavior among wolf pups ([Packard, Mech, & Ream, 1992](#)).

As for many other canid and felid species, the behavior of dingoes is extremely difficult to study in the wild. They are highly mobile, occupy large territories, they are wary and difficult to observe in most environments, and the identification of individuals is often difficult. Regarding captive studies, only a few sanctuaries in Australia (or the world) breed dingoes, limiting the possibility of obtaining large samples ([Smith & Watson, 2015](#)). The DDC, where the present study was conducted, is the largest breeding sanctuary presently in existence, but because dingoes (like wolves, but in contrast to domestic dogs) only breed once a year, even here, obtaining a closely monitored large sample would require a study of several years. Nevertheless, returning to the question originally motivating this study, we may tentatively conclude that the pattern of nipple use by the domestic dog, so similar to the dingo and so different from the domestic cat and other felids, is unlikely to be

an artifact of domestication, but rather represents a phylogenetic difference. Despite our small sample size, the present findings for the dingo seem to be reliable. The parents were all pure dingoes, that is, genetic analysis did not show any domestic dog alleles in their DNA ([Wilton, 2001](#)). They were habituated to human presence and permitted handling of the puppies by familiar caretakers without protest. Nevertheless, the effect of captive conditions such as the provision of food and the presence of neighboring breeding pairs is not known, and despite the difficulties mentioned above, ultimately the validity of the findings needs to be checked by studies of wild dingoes and their litters in natural dens.

However, in support of the validity of the main finding of similarity in the suckling behavior of dingo and domestic dog puppies, in contrast to the behavior of kittens of the domestic cat, we note the consistency in reports on felids tested under various conditions of captivity, although they are also often based on only a few litters. For example, highly similar patterns of suckling behavior in kittens have been reported in studies of animals reared in confined laboratory cages ([Rosenblatt, 1971](#)) and

those reared in unconfined housing (Ewer, 1960; Hudson et al., 2009; Raihani et al., 2009), in other felid species kept under a range of captive conditions (Glukhova & Naidenko, 2014; McVittie, 1978; Pfeifer, 1980). Such similarity among felid species, but so different to the domestic dog and now apparently to the dingo, suggest that in general, the young of these two taxonomic groups, canids and felids, might indeed have evolved different patterns of behavior in the nursing context. Although this clearly needs to be confirmed by the investigation of additional species from both taxonomic groups, and where possible in the wild, we may already ask how such differences might be explained?

As we suggested previously, one possibility might relate to the generally different lifestyles of these two taxonomic groups (Arteaga et al., 2013). As obligate carnivores, usually lone hunters (Bradshaw, 2006; Fitzgerald & Turner, 2000; Sunquist & Sunquist, 2002), and dependent on their agility and climbing ability to escape danger, it should be advantageous for feline mothers to maintain a minimum number of active, burdensome mammary glands. This implies, however, that the kittens or cubs should ensure an adequate milk supply by regularly sucking their “own” nipple, thereby preventing its involution (Ewer, 1960; Hudson, own observations, Kim, Easter, & Hurley, 2001 in pigs, *Sus scrofa*; see Hudson & Distel, 2013; Hudson, 2014 for reviews of the possible functional significance of the teat order in kittens and piglets). By contrast, more omnivorous and group- or pair-living canid mothers may have been under less selection pressure to minimize the number of active mammary glands. This may be particularly the case, as mothers are able to remain in the den with their litter for long periods due to provisioning with food by their mate or the pack (wolf: Mech, Wolf, & Packard, 1999; Mech & Boitani, 2003; dingo: Corbett, 2001; Smith, 2015; Thomson, 1992; and red fox, *Vulpes vulpes*, Henry, 1996). Such provisioning, and with apparently similar consequences for nursing/suckling behavior, is not confined to canids. A similar case is also provided by a rodent species, the naked mole-rat *Heterocephalus glaber*. In this species, the breeding female of a colony is provisioned by other colony members, and the young have continuous, nonsynchronized and apparently noncompetitive access to nipples (Sherman, Braude, & Jarvis, 1999). The young of canid and other mammalian mothers who receive social support (with confirmation from further species certainly needed) are able to sample a range of nipples at any moment and with little or no obstruction from littermates, who at any particular time may not be similarly motivated to suckle (cf. Rheingold, 1963). This would imply, however, that the young can extract milk from the often considerably enlarged mammary glands at will. Although milk let-down in the dog, as in other mammals, is stimulated by the release of the hormone oxytocin from the posterior pituitary in response to suckling (Pickford, 1960), to our knowledge nothing is known about the operation of this mechanism in response to the repeated, intermittent, and apparently uncoordinated suckling by individual puppies. By contrast, a litter of kittens obtains milk in a single let-down of only a few seconds per nursing episode after several minutes of combined suckling (Hudson et al., 2009), a situation possibly serving rapid milk transfer to the young by a mother who must then soon leave them to resume hunting.

Given increasing interest in the ontogeny of individual differences in behavioral phenotypes (Stamps & Groothuis, 2010; Trill-

mich & Hudson, 2011), including in the potential role of littermates in shaping these differences (Drummond et al., 2000; Hudson & Trillmich, 2008; Hudson, Bautista, Reyes-Meza, Montor, & Rödel, 2011; Bautista et al., 2015), it is important to have an appreciation of the range of behavioral patterns and adaptive specializations in such a functionally vital and ubiquitous context for mammals as mothers nursing and young offspring suckling. There is a clear need for more information on the diversity of behavioral patterns and their physiological underpinnings in this regard.

References

- Arteaga, L., Rödel, H. G., Elizalde, M. T., González, D., & Hudson, R. (2013). The pattern of nipple use before weaning among littermates of the domestic dog. *Ethology*, *119*, 12–19. <http://dx.doi.org/10.1111/eth.12030>
- Bates, D., Maechler, M., & Bolker, B. (2014). *lme4: Linear mixed-effects models using Eigen and S4*. Retrieved from <http://CRAN.R-project.org/package=lme4>
- Bautista, A., Zepeda, J. A., Reyes-Meza, V., Martínez-Gómez, M., Rödel, H. G., & Hudson, R. (2015). Contribution of within-litter interactions to individual differences in early postnatal growth in the domestic rabbit. *Animal Behaviour*, *108*, 145–153. <http://dx.doi.org/10.1016/j.anbehav.2015.07.028>
- Boitani, L., Ciucci, F. P., & Andreli, G. (1995). Population biology and ecology of feral dogs in central Italy. In J. Serpell (Ed.), *The domestic dog* (pp. 217–244). Cambridge, UK: Cambridge University Press.
- Bradshaw, J. W. S. (2006). The evolutionary basis for the feeding behavior of domestic dogs (*Canis familiaris*) and cats (*Felis catus*). *The Journal of Nutrition*, *136*, 1927S–1931S.
- Browne, W. J., Subramanian, S. V., Jones, K., & Goldstein, H. (2005). Variance partitioning in multilevel logistic models that exhibit overdispersion. *Journal of the Royal Statistical Society: Series A. General*, *168*, 599–613. <http://dx.doi.org/10.1111/j.1467-985X.2004.00365.x>
- Clutton-Brock, J. (1995). Origin of the dog: Domestication and early history. In J. Serpell (Ed.), *The domestic dog* (pp. 7–20). Cambridge, UK: Cambridge University Press.
- Corbett, L. K. (2001). *Dingoes in Australia and Asia* (2nd ed.). Marlston, SA, Australia: JB Books.
- Crowther, M., Fillios, M., Colman, N., & Letnic, M. (2014). An updated description of the Australian dingo (*Canis dingo* Meyer, 1793). *Journal of Zoology*, *293*, 192–203. <http://dx.doi.org/10.1111/jzo.12134>
- Drummond, H. (2006). Dominance in vertebrate broods and litters. *The Quarterly Review of Biology*, *81*, 3–32. <http://dx.doi.org/10.1086/503922>
- Drummond, H., Vázquez, E., Sánchez-Cólon, S., Martínez-Gómez, M., & Hudson, R. (2000). Competition for milk in the domestic rabbit: Survivors benefit from littermate deaths. *Ethology*, *106*, 511–526. <http://dx.doi.org/10.1046/j.1439-0310.2000.00554.x>
- Ewer, R. F. (1960). Suckling behaviour in kittens. *Behaviour*, *15*, 146–162. <http://dx.doi.org/10.1163/156853960X00142>
- Faraway, J. J. (2006). *Extending the linear model with R: Generalized linear, mixed effects and nonparametric regression models*. Boca Raton, FL: Chapman & Hall.
- Fitzgerald, B. M., & Turner, D. C. (2000). Hunting behaviour of domestic cats and their impact on prey populations. In D. C. Turner & P. Bateson (Eds.), *The domestic cat: The biology of its behaviour* (2nd ed., pp. 151–175). Cambridge, UK: Cambridge University Press.
- Glen, A., Dickman, C., Soulé, M., & Mackey, B. (2007). Evaluating the role of the dingo as a trophic regulator in Australian ecosystems. *Australian Ecology*, *32*, 492–501. <http://dx.doi.org/10.1111/j.1442-9993.2007.01721.x>

- Glukhova, A., & Naidenko, S. (2014). Suckling behavior in Eurasian lynx (*Lynx lynx* L.) cubs: Characteristics and correlation with competitive interactions. *Zoo Biology*, 33, 388–393. <http://dx.doi.org/10.1002/zoo.21173>
- Henry, J. D. (1996). *Red fox: The catlike canine*. Washington, DC: Smithsonian Institution Press.
- Hudson, R. (2014). Behavioural epiphenomena revisited: Reply to Skok and Škorjanc. *Ethology*, 120, 739–741. <http://dx.doi.org/10.1111/eth.12264>
- Hudson, R., Bautista, A., Reyes-Meza, V., Montor, J. M., & Rödel, H. G. (2011). The effect of siblings on early development: A potential contributor to personality differences in mammals. *Developmental Psychobiology*, 53, 564–574. <http://dx.doi.org/10.1002/dev.20535>
- Hudson, R., & Distel, H. (2013). Fighting by kittens and piglets during suckling: What does it mean? *Ethology*, 119, 353–359. <http://dx.doi.org/10.1111/eth.12082>
- 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. *Developmental Psychobiology*, 51, 322–332. <http://dx.doi.org/10.1002/dev.20371>
- Hudson, R., & Trillmich, F. (2008). Sibling competition and cooperation in mammals: Challenges, developments and prospects. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 62, 299–307. <http://dx.doi.org/10.1007/s00265-007-0417-z>
- International Commission on Zoological Nomenclature. (1957). Opinion 451: Use of the plenary powers to secure that the specific name “dingo” Meyer, 1793, as published in the contribution “*Canis dingo*”, still be the oldest available name of the dingo of Australia (class Mammalia). In F. Hemming (Ed.), *Opinions and declarations rendered by the International Commission on Zoological Nomenclature* (pp. 329–338). London, UK: International Trust for Zoological Nomenclature.
- Kim, S. W., Easter, R. A., & Hurlley, W. L. (2001). The regression of unsuckled mammary glands during lactation in sows: The influence of lactation stage, dietary nutrients, and litter size. *Journal of Animal Science*, 79, 2659–2668.
- Lord, K., Feinstein, M., Smith, B., & Coppinger, R. (2013). Variation in reproductive traits of members of the genus *Canis* with special attention to the domestic dog (*Canis familiaris*). *Behavioural Processes*, 92, 131–142. <http://dx.doi.org/10.1016/j.beproc.2012.10.009>
- Loudon, A. S., & Racey, P. A. (1987). *Reproductive energetics in mammals*. Oxford, UK: Clarendon Press.
- Magee, L. (1990). R^2 measures based on Wald and likelihood ratio joint significance tests. *The American Statistician*, 44, 250–253.
- McVittie, R. (1978). Nursing behavior of snow leopard cubs. *Applied Animal Ethology*, 4, 159–168. [http://dx.doi.org/10.1016/0304-3762\(78\)90081-0](http://dx.doi.org/10.1016/0304-3762(78)90081-0)
- Mech, L. D., & Boitani, L. (2003). *Wolves: Behavior, ecology and conservation*. Chicago, IL: University of Chicago Press. <http://dx.doi.org/10.7208/chicago/9780226516981.001.0001>
- Mech, L. D., Wolf, P. C., & Packard, J. M. (1999). Regurgitative food transfer among wild wolves. *Canadian Journal of Zoology*, 77, 1192–1195. <http://dx.doi.org/10.1139/z99-097>
- Miklósi, Á. (2007). *Dog behaviour, evolution, and cognition*. Oxford, UK: Oxford University Press. <http://dx.doi.org/10.1093/acprof:oso/9780199295852.001.0001>
- Mock, D. W., & Parker, G. A. (1997). *The evolution of sibling rivalry*. Oxford, UK: Oxford University Press.
- Nagelkerke, N. J. D. (1991). A note on a general definition of the coefficient of determination. *Biometrika*, 78, 691–692. <http://dx.doi.org/10.1093/biomet/78.3.691>
- Newsome, T., Ballard, G., Crowther, M., Dellinger, J., Fleming, P., Glen, A. S., . . . Dickman, C. R. (2015). Resolving the value of the dingo in ecological restoration. *Restoration Ecology*, 23, 201–208. <http://dx.doi.org/10.1111/rec.12186>
- Packard, J. M., Mech, L. D., & Ream, R. R. (1992). Weaning in an arctic wolf pack: Behavioral mechanisms. *Canadian Journal of Zoology*, 70, 1269–1275. <http://dx.doi.org/10.1139/z92-177>
- Pfeifer, S. (1980). Role of the nursing order in social development of mountain lion kittens. *Developmental Psychobiology*, 13, 47–53. <http://dx.doi.org/10.1002/dev.420130108>
- Pickford, M. (1960). Factors affecting milk release in the dog and the quantity of oxytocin liberated by suckling. *Journal of Physiology*, 152, 515–526. <http://dx.doi.org/10.1113/jphysiol.1960.sp006506>
- Raihani, G., González, D., Arteaga, L., & Hudson, R. (2009). Olfactory guidance of nipple attachment and suckling in kittens of the domestic cat: Inborn and learned responses. *Developmental Psychobiology*, 51, 662–671. <http://dx.doi.org/10.1002/dev.20401>
- R Core Team. (2014). *R: A language and environment for statistical computing*. Vienna, Austria: R Foundation for Statistical Computing. Retrieved from www.R-project.org
- Rheingold, H. L. (Ed.). (1963). *Maternal behavior in the dog. Maternal behavior in mammals* (pp. 169–207). New York, NY: Wiley.
- Rosenblatt, J. S. (1971). Suckling and home orientation in the kitten: A comparative developmental study. In E. Tobach, L. Aronson, & E. Shaw (Eds.), *The biopsychology of development* (pp. 345–410). New York, NY: Academic Press.
- Savolainen, P., Leitner, T., Wilton, A. N., Matisoo-Smith, E., & Lundeberg, J. (2004). A detailed picture of the origin of the Australian dingo, obtained from the study of mitochondrial DNA. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 101, 12387–12390. <http://dx.doi.org/10.1073/pnas.0401814101>
- Schielzeth, H., & Nakagawa, S. (2013). rptR: Reproducibility for Gaussian and non-Gaussian data. (R package version 0.6.405/r52) [Computer software]. Retrieved from <http://r-forge.r-project.org/projects/rptr/>
- Serpell, J. A. (2014). Domestication and history of the cat. In D. C. Turner & P. Bateson (Eds.), *The domestic cat: The biology of its behaviour* (3rd ed., pp. 83–100). Cambridge, UK: Cambridge University Press.
- Shannon, L. M., Boyko, R. H., Castelano, M., Corey, E., Hayward, J. J., McLean, C., . . . Boyko, A. R. (2015). Genetic structure in village dogs reveals a Central Asian domestication origin. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 112, 13639–13644. <http://dx.doi.org/10.1073/pnas.1516215112>
- Sherman, P. W., Braude, S., & Jarvis, J. U. M. (1999). Litter sizes and mammary numbers of naked mole-rats: Breaking the one-half rule. *Journal of Mammalogy*, 80, 720–733. <http://dx.doi.org/10.2307/1383241>
- Smith, B. (Ed.). (2015). *Biology and behaviour of the dingo. The dingo debate: Origins, behaviour and conservation* (pp. 25–53). Clayton South, Victoria, Australia: CSIRO Publishing.
- Smith, B., & Savolainen, P. (2015). The origin and ancestry of the dingo. In B. Smith (Ed.), *The dingo debate: Origins, behaviour and conservation* (pp. 55–79). Clayton South, Victoria, Australia: CSIRO Publishing.
- Smith, B., & Watson, L. (2015). The role of private sanctuaries in dingo conservation and the management of dingoes in captivity. In B. Smith (Ed.), *The dingo debate: Origins, behaviour and conservation* (pp. 277–299). Clayton South, Victoria, Australia: CSIRO Publishing.
- Speakman, J. R. (2008). The physiological costs of reproduction in small mammals. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B, Biological Sciences*, 363, 375–398.
- Stamps, J., & Groothuis, T. G. G. (2010). The development of animal personality: Relevance, concepts and perspectives. *Biological Reviews of the Cambridge Philosophical Society*, 85, 301–325. <http://dx.doi.org/10.1111/j.1469-185X.2009.00103.x>
- Sunquist, M., & Sunquist, F. (2002). *Wild cats of the world*. Chicago, IL: University of Chicago Press.
- Thomson, P. C. (1992). The behavioural ecology of dingoes in North-Western Australia. II. Activity patterns, breeding season, and pup rear-

- ing. *Wildlife Research*, 19, 519–530. <http://dx.doi.org/10.1071/WR9920519>
- Thomson, P. C., Rose, K., & Kok, N. E. (1992). The behavioural ecology of dingoes in North-Western Australia: V. Population dynamics and variation in the social system. *Wildlife Research*, 19, 565–584. <http://dx.doi.org/10.1071/WR9920565>
- Trillmich, F., & Hudson, R. (2011). The emergence of personality in animals: The need for a developmental approach. *Developmental Psychobiology*, 53, 505–509. <http://dx.doi.org/10.1002/dev.20573>
- Wang, G. D., Zhai, W., Yang, H. C., Wang, L., Zhong, L., Liu, Y. H., . . . Zhang, Y. P. (2015). Out of southern East Asia: The natural history of domestic dogs across the world. *Cell Research*, 26, 21–33.
- Wilton, A. (2001). DNA methods of assessing dingo purity. In C. R. Dickman & D. Lunney (Eds.), *A symposium on the dingo* (pp. 49–56). Sydney, NSW: Royal Zoological Society of New South Wales. <http://dx.doi.org/10.7882/FS.2001.008>

Received June 9, 2015

Revision received December 23, 2015

Accepted January 4, 2016 ■

E-Mail Notification of Your Latest Issue Online!

Would you like to know when the next issue of your favorite APA journal will be available online? This service is now available to you. Sign up at <http://notify.apa.org/> and you will be notified by e-mail when issues of interest to you become available!