



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO  
PROGRAMA DE MAESTRÍA Y DOCTORADO EN CIENCIAS DE LA PRODUCCIÓN  
Y DE LA SALUD ANIMAL  
FACULTAD DE MEDICINA VETERINARIA Y ZOOTECNIA  
INSTITUTO DE INVESTIGACIONES BIOMÉDICAS

**RECONOCIMIENTO OLFATIVO PREDESTETE, MADRE-CRÍA EN  
EL GATO DOMÉSTICO *Felis silvestris catus***

TESIS POR ARTÍCULO  
QUE PARA OPTAR POR EL GRADO DE:  
DOCTORA EN CIENCIAS  
DE LA PRODUCCIÓN Y DE LA SALUD ANIMAL

P R E S E N T A:  
MPA ELISA JACINTO MONTES

TUTORA: DRA. ROBYN E. HUDSON  
INSTITUTO DE INVESTIGACIONES BIOMÉDICAS

MIEMBROS DEL COMITÉ TUTOR  
DRA. MARÍA LOURDES ARTEAGA CASTAÑEDA, UATx  
DR. FRANCISCO AURELIO GALINDO MALDONADO, FMVZ

CIUDAD UNIVERSITARIA, CDMX, ENERO DE 2020.



Universidad Nacional  
Autónoma de México

Dirección General de Bibliotecas de la UNAM

**Biblioteca Central**



**UNAM – Dirección General de Bibliotecas**  
**Tesis Digitales**  
**Restricciones de uso**

**DERECHOS RESERVADOS ©**  
**PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL**

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

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

## **Agradecimientos académicos**

Quiero agradecer a la Dra. Oxána Bánszegi por su invaluable ayuda y consejo a lo largo de todo el proyecto de investigación. Agradezco al Dr. Péter Szenczi por su gran influencia y apoyo para la realización de este trabajo.

Agradezco a Carolina Rojas Castañeda por su apoyo técnico.

Mi especial agradecimiento a mis colegas del *Cat Team* Andrea Urrutia, Jimena Chacha, Daniel González y Sandra Byer por su gran ayuda en la realización de los Experimentos. Así mismo a los criadores de gatos que participaron en este estudio, especialmente a Catherine Fiorella y su colonia de gatos británicos.

Agradezco la beca otorgada por CONACYT con registro número 82522 para la realización de los estudios de doctorado.

A Royal Canin<sup>MR</sup> por su generosa aportación de alimento para nuestra colonia de gatos.

A la Dirección General de Asuntos del Personal Académico, Universidad Nacional Autónoma de México (DGAPA-IN212416) por el apoyo para este proyecto.

## **Dedicatorias**

Quiero dedicar este trabajo a Francisco y a Lydia; a René, Gerardo, Lizette y Lydia.

No quiero dejar pasar la oportunidad de recordar a todos aquellos amigos y colegas que han transitado este camino conmigo, a veces en silencioso apoyo. Sin intención de omitir a alguien quiero agradecer a Rosa María, Lucía, José Antonio, Cinthia, Pamela y muchos otros más.

A los responsables de gatos que confiaron en nuestro trabajo para descubrir más acerca del olfato del gato, su entusiasta participación y sus anécdotas.

A Ubuntu Motubu que con su insaciable curiosidad me ayudó a ver otro ángulo de conocimiento.

## **Resumen**

A pesar de ser un animal de compañía de creciente importancia, poco se conoce acerca de la comunicación química en el gato doméstico. El objetivo de este estudio fue investigar la discriminación olfatoria de las crías por parte de las madres, en una etapa temprana de desarrollo. Se realizaron tres pruebas con gatas madres lactantes en el sexto, séptimo y octavo día posparto: 1) Prueba de acarreo: crías propias y ajenas fueron presentadas a la madre quién no mostró diferencia en la latencia en acarrearlas al nido. 2) Olfateo de la zona perianal de la cría: usando la técnica de habituación-deshabituación olfatoria, las madres mostraron diferencia en la duración olfateando entre crías propias y ajenas. 3) Olfateo de hisopos con olores de crías de diferente camada: utilizando el paradigma anterior se obtuvo una diferencia entre la duración del olfateo de crías propias y ajenas. Los resultados sugieren que la madre de gato es capaz de discriminar entre crías propias y ajenas usando pistas olfatorias, aunque no necesariamente lo hacen en su vida cotidiana. Un estudio subsecuente probó la habilidad de la madre para discriminar individualmente entre sus propias crías en la primera y séptima semana posnatal; utilizando el mismo paradigma se midió la duración olfateando dos diferentes crías de la misma camada por tres grupos de gatos: 1) madres con su camada, 2) adultos no relacionados y 3) madres no relacionadas. Mientras que la madre no discriminó entre el olor individual de sus crías, los gatos adultos y las madres ajenas sí lo hicieron en la séptima semana posnatal, pero no en la primera. Estos resultados sugieren que aunque las crías hayan desarrollado una firma olfatoria individual, las madres discriminan a sus propias crías usando el “olor de la camada” y no el olor individual, al menos hasta el destete.

Palabras clave: Comunicación química - Reconocimiento madre-cría - Olor de camada - Olor individual - Prueba de acarreo - Paradigma de habituación-deshabituación

## **Abstract**

Until now, little is known about chemical communication in the domestic cat, in spite of its increasing worldwide popularity as a companion animal. The aim of the present work was to investigate olfactory discrimination among kittens by mothers at an early developmental stage. In a first study, three tests were carried out with lactating mother cats on postnatal days 6, 7 and 8: 1) Retrieval test: Mothers didn't show a difference in the latency to retrieve own and alien kittens to the nest. 2) Sniffing of the kittens' perianal area: Using the olfactory habituation-dishabituation paradigm, mothers showed differences between the duration sniffing own and alien kittens. 3) Sniffing swabs rubbed with the odor of kittens from different litters: Using the same paradigm as before, the difference in the duration sniffing of kittens from own and alien litters. The results suggested that domestic cat mothers are able to discriminate between their own and alien kittens using olfactory cues from first postnatal week, although this does not necessarily mean they use these cues in their daily life. In a subsequent study, we tested the ability of mothers to discriminate among individual kittens from their litters in two different periods, the first and seventh postnatal week. We measured the duration of sniffing odor samples from two different kittens from the same litter using the habituation-dishabituation technique in three different groups of cats: 1) mothers with their own kittens, 2) unrelated adult cats, 3) unrelated mother cats. While mothers didn't discriminate between the individual odors of their own kittens, the unrelated adult cats and foreign mothers did so on the 7<sup>th</sup> postnatal week but not on the 1<sup>st</sup> week. The results suggest that although kittens of the domestic cat have an own olfactory signature, their own mothers discriminate their kittens using a general litter odor and not kittens' individual odor, at least until weaning.

**Keywords:** Chemical communication – Mother-young recognition – Litter odor – Individual odor – Retrieval test – Habituation-dishabituation paradigm

## Índice

	Página	
1	Introducción	1
1.1	Sistema quimiosensorial	2
1.2	Comunicación olfatoria	3
1.3	Métodos utilizados en el estudio del reconocimiento olfatorio	6
1.4	Reconocimiento de las crías por las madres	7
1.4.1	Período sensible	10
1.4.2	La oveja y su cría	11
1.5	El gato doméstico como modelo de estudio	12
2	Antecedentes	13
2.1	Comunicación olfatoria en el gato doméstico	13
3	Objetivo	16
4	Hipótesis	17
5	Presentación de los estudios realizados	17
6	Primer artículo publicado: <i>Can but don't: olfactory discrimination between own and alien offspring in the domestic cat</i>	19
7	Segundo artículo publicado: <i>Olfactory discrimination between litter mates by mothers and alien adult cats: lump or split?</i>	30
8	Discusión general	40
9	Conclusiones y perspectivas	46
10	Literatura citada	49

Lista de Tablas

Tabla 1. Componentes químicos de las secreciones faciales en el gato doméstico	15
--	----

Lista de Figuras

Figura 1. Estructuras olfatorias y sus zonas de proyección al bulbo olfatorio en una rata	2
Figura 2. Representación gráfica de la técnica de habituación-deshabitación	6
Figura 3. Representación esquemática de la distribución de los tipos de glándulas odoríferas del gato doméstico	14



## 1 Introducción

La mayoría de los mamíferos utiliza los olores para obtener información del medio que les rodea. El sistema olfatorio procesa los olores provenientes del ambiente siendo una herramienta en la toma de decisiones conductuales. Estas conductas que están fuertemente relacionadas con la percepción de olores pueden por ejemplo, ser divididas en forma general en interacciones cotidianas con conespecíficos, preferencias alimentarias o evitar predadores, conducta sexual y cuidado de las crías. Una de las conductas más importantes relacionadas con el olfato es el reconocimiento de las crías por sus madres (Thomas-Danguin et al. 2014; Mota-Rojas et al. 2018).

Durante el parto, la madre experimenta cambios a los cuales debe adaptarse rápidamente para asegurar su adecuación. Se sugiere que en el posparto, las madres son atraídas hacia el líquido amniótico, e.g. en la oveja *-Ovis aries-*, (Lévy y Poindron 1987), en la cabra *-Capra hircus-* (Poindron et al. 2007a), en la vaca *-Bos taurus-* (von Keyserlingk y Weary 2007), y como al nacer las crías están cubiertas por este líquido generalmente serán lamidas por sus madres lo que ayuda al reconocimiento de la cría (Lévy y Poindron 1987; Poindron et al. 2010). Una vez que la cría ha nacido y que la madre está en contacto con ella puede haber un reconocimiento entre la madre y su cría. Esto ha sido más evidente en especies gregarias y precociales como los ungulados; las madres paren a una (o dos) cría y pueden discriminarla de entre el resto del rebaño para permitirle acercarse y alimentarla. Aunque la etapa de lactancia ha sido estudiada desde el punto de vista de la madre, se conoce poco acerca de los mecanismos utilizados para lograr este reconocimiento. Aparentemente los mecanismos varían de acuerdo a la especie. Probablemente influenciado por las primeras observaciones realizadas en ungulados, en forma general fue aceptado que las madres que alimentaban y cuidaban a una cría era porque podían reconocerlas como propia, por lo tanto, si una madre cuidaba o alimentaba a una cría ajena, sería debido a que no puede distinguir si la cría es propia o ajena. El que la madre pueda discriminar a su cría garantiza los cuidados maternos, incluido el consumo de calostro que sólo está disponible por un tiempo corto después del nacimiento. Además, al reconocer a su cría, la madre se asegura de designar el recurso de la leche materna a su

propia cría. Si este proceso de discriminación fallara, podría dar lugar a un final letal para la cría y una pobre adecuación para la madre (Nowak et al. 2000).

El reconocimiento madre cría ha sido excepcionalmente estudiado en la borrega, en donde la oveja puede distinguir a su cría de una ajena y el principal mecanismo para esta discriminación es el aprendizaje del olor individual de la cría (Poindron et al. 1988; Porter et al. 1991). El papel del olfato en la discriminación de las crías por parte de la madre ha sido poco estudiado en otras especies. A continuación, se expone con mayor detalle el tema sobre comunicación química, los métodos que pueden ser utilizados para estudiar la discriminación olfatoria en animales, en que consiste el período sensible posparto y se revisa la información relevante respecto a la comunicación olfatoria en el gato doméstico (*Felis silvestris catus*).

### 1.1 Sistema quimiosensorial

El sistema quimiosensorial está conformado por cuatro diferentes estructuras sensibles en la mayoría de los mamíferos: el sentido del gusto (no señalado en la figura), el sistema olfatorio principal, el sistema olfatorio accesorio y las terminaciones nerviosas intranasales del sistema trigeminal, (Figura 1). Así como el ganglio de Grueneberg y el órgano septal que han sido reportados en roedores.

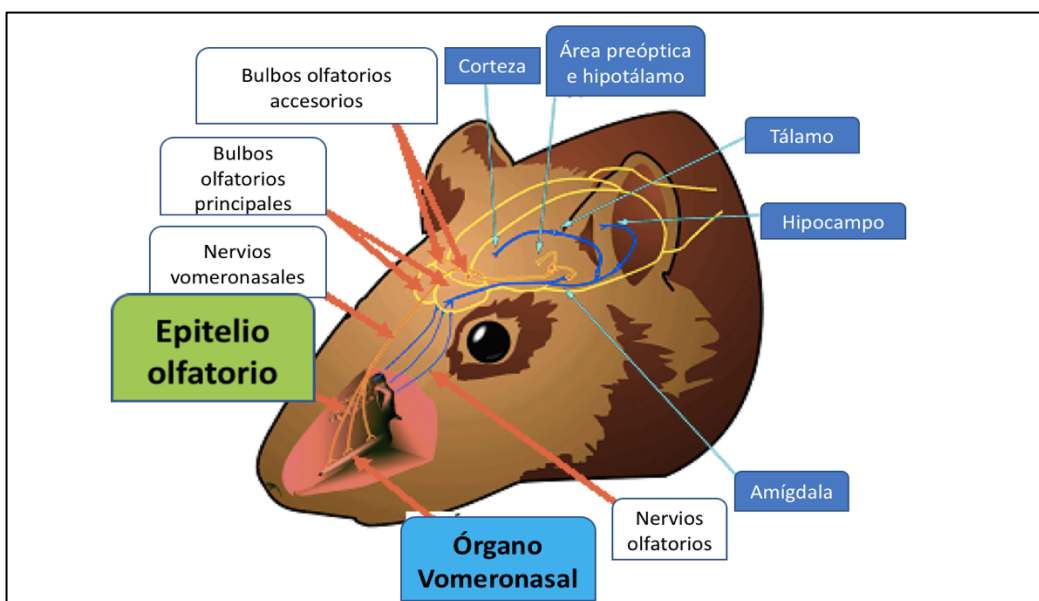


Figura 1. Estructuras olfatorias y sus zonas de proyección al bulbo olfatorio en una rata.

El epitelio olfatorio se ubica en una zona de la mucosa nasal. Este tiene un mayor grosor y posee un color diferente al resto de la mucosa dependiendo de la especie, en los carnívoros, como el gato, tiene un tono grisáceo. El epitelio olfatorio en el gato tiene una superficie aproximada de 21 cm<sup>2</sup>; este se encuentra ubicado en la cavidad nasal y está conformado por neuronas bipolares no mielinizadas. En un extremo de la neurona están los receptores sobre los cilios olfatorios que transmiten la información a lo largo del axón hasta el otro extremo, en donde hace sinapsis en uno de los muchos glomérulos que se ubican en el bulbo olfatorio principal (Hudson y Hamilton 1993).

El órgano vomeronasal (OVN) situado por debajo del hueso etmoides forma parte del sistema olfatorio accesorio, otro de los componentes del sistema quimiosensorial. Está compuesto por dos sacos ciegos pares, en el caso del gato estos sacos están conectados a la cavidad oral por medio del canal nasopalatino que se encuentra detrás de los incisivos superiores; dependiendo de la especie esta conexión puede estar desde la cavidad nasal hacia el OVN. En este órgano, las neuronas bipolares en su parte receptora poseen microvellosidades y en el otro extremo hacen sinapsis con otra neurona localizada precisamente en el bulbo olfatorio accesorio (Mucignat-Caretta et al. 2012).

El sistema somatosensorial o trigeminal se compone por una rama aferente sensitiva del nervio trigémino (V par craneal). Este sistema contribuye a la percepción de la cualidad de los odorantes y debido a su estrecha relación con el sistema olfatorio, es difícil separar ambos sistemas. Las ramas trigeminales están dispersas en la cavidad nasal; en el humano se sabe que un área de sensibilidad trigeminal puede ser encontrada en el tercio anterior de la cavidad nasal. Su función como centinela de las vías aéreas es prevenir la inhalación de sustancias potencialmente dañinas para el organismo (Doty et al. 1978; Hummel et al. 1996; Laska et al. 1997; Guarneros et al. 2009).

## 1.2 Comunicación olfatoria

La comunicación química se define como un proceso por el cual un emisor genera una señal química la cual es depositada o liberada en el ambiente, generalmente por vía aérea

aunque la señal también puede ser impregnada en algún objeto, y será captada por un receptor quien a través de los canales adecuados puede identificar, integrar y responder, de alguna forma, ya sea conductual o fisiológicamente a la señal (Eisenberg y Kleiman 1972). “Un olor es una mezcla de moléculas (cada una de ellas referida como un odorante) que se encuentra en su entorno y que dispara una sensación en el animal que lo detecta. Un olor está definido por la naturaleza y la concentración de los odorantes que están presentes en él”, (Meunier y Rampin 2017).

Existen dos términos importantes que deben ser considerados cuando hablamos de comunicación olfatoria: señales y pistas; algunas veces estos conceptos son utilizados indistintamente, aunque son muy diferentes. Las pistas olfatorias son sustancias químicas que son traspasadas al ambiente sin la intención de transmitir un mensaje por parte del organismo o del sujeto productor; un ejemplo de pistas puede ser el conjunto de olores de un organismo, e.g. sería el caso de un ratón *-Mus musculus-* que despiden un olor particular y que este olor pueda ser captado por un gato, el ratón no tiene intención de comunicar un mensaje al depredador; también son pistas olfatorias aquellos olores producidos en el ambiente e.g. humo del fuego; no existe la intención de comunicar un mensaje, sin embargo, este olor alertará a los animales que lo huelan del peligro (Wyatt 2003).

Las señales olfatorias se refieren a sustancias producidas por un emisor cuya función es transmitir un mensaje que será captada por el receptor. Para que exista comunicación, el receptor debe poseer los canales adecuados para codificar el mensaje que ha sido enviado. Las firmas olfatorias y las feromonas son buenos ejemplos de estas señales químicas e.g. la firma olfatoria de un neonato de borrego le sirve a la madre borrega para discriminarla de entre otras crías. Cuando esta señal es codificada por los receptores del sistema olfatorio del receptor, éste responderá de alguna manera que puede ser fisiológica o conductualmente (Agosta 1992; Meunier y Rampin 2017). Un concepto más moderno de feromona, es la modificada de Karlson y Lüscher (1959), que las define como moléculas que han evolucionado a señales, son emitidas por un individuo y recibidas por otro individuo de la misma especie en el cual causan una reacción específica que puede ser algún tipo de comportamiento o algún cambio fisiológico (Wyatt 2010).

Las sustancias odoríferas pueden ser liberadas al ambiente por medio de orina, heces, leche, secreciones del tracto reproductivo y secreciones de glándulas exócrinas - saliva y glándulas cutáneas. Estas sustancias pueden permanecer en un lugar o bien ser transportadas por vía aérea por lo que el mensaje continuará en el ambiente aún después de que el emisor se haya marchado; las sustancias pueden incluso ser detectadas días después de haber sido impregnadas, además de que no requieren luz para ser detectadas, pueden traspasar obstáculos y ser percibidas a grandes distancias. La desventaja es que el emisor no puede controlar el tiempo que durará el mensaje en el ambiente u objeto, tiempo durante el cual podrá ser captado por otros individuos (Agosta 1992). El olor despedido por una cría (emisor) transmite un mensaje cuando es captado por su madre (receptor).

Existen pocos estudios sobre la discriminación olfatoria madre - cría. Las especies domésticas que han sido estudiadas en una mayor proporción, en parte por su importancia dentro de la producción animal, son la oveja, seguidas de la cabra (Poindron et al. 2007a) y la vaca (Griffith 1996). En los animales de compañía sorprendentemente encontramos muy poca información, pero véase Hepper (1994) para el perro doméstico y Ohkawa y Hidaka (1987) para el gato doméstico. En el estudio en el perro se realizó una prueba de discriminación olfatoria después de dos años de separación, las madres pudieron discriminar entre crías propias y ajenas, igualmente las crías del perro pudieron discriminar el olor de sus madres de entre otras hembras. En el gato se reportó que aparentemente las madres no fueron capaces de discriminar entre sus propias crías y crías al momento de recobrar a sus crías y llevarlas al nido.

De los estudios que se han realizado sobre reconocimiento materno se conoce que son pistas olfatorias las involucradas en el reconocimiento de las crías por las madres. El olor de la cría debe ser aprendido por la madre. No es claro cuál es el proceso de producción de este olor individual, aparentemente para cada especie sigue un proceso distinto, aunque son producidos por el organismo, podrían ser de origen genético, ambiental o una combinación de ambos (Wyatt 2003; Wyatt 2010).

### 1.3 Métodos utilizados en el estudio del reconocimiento olfatorio

Estrictamente hablando, el reconocimiento olfatorio requiere que los olores hayan sido previamente conocidos por el sujeto y esto no siempre es el caso, en ocasiones se realizan pruebas con olores que no son familiares al receptor. El término reconocimiento olfatorio es generalmente utilizado como sinónimo de discriminación olfatoria. Sin embargo, discriminación es más apropiado para indicar que el sujeto distingue entre dos o más pistas olfatorias. Existen dos técnicas básicas que se utilizan para estudiar la discriminación olfatoria y pueden encontrarse variantes de las mismas. Para una revisión más amplia véase Halpin (1986). Estas técnicas son:

a) Técnica de habituación-discriminación. En esta prueba el olor A es presentado varias veces para ser olfateado por el sujeto de prueba, período en el que ocurre la habituación por lo que la duración de olfateo irá disminuyendo en cada ocasión en el que se presente el mismo olor; posterior a esto, es presentado el olor B o novedoso; si el sujeto aumenta la duración de olfateo en relación a la última prueba después de la fase de habituación, se considera que existe discriminación (Schultze-Westrum 1969). Esta técnica puede ser utilizada fuera del ambiente controlado del laboratorio, (Figura 2).

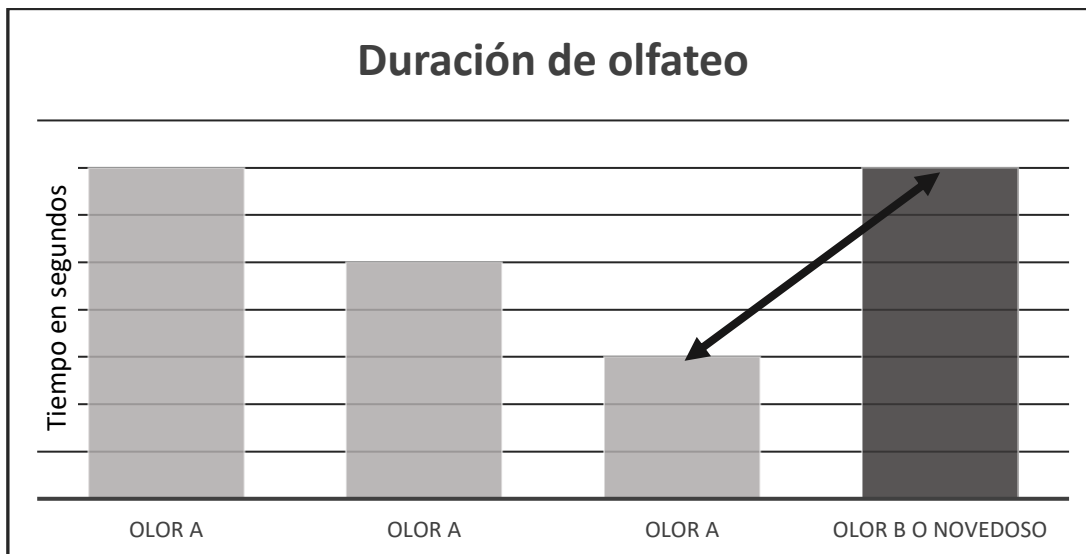


Figura 2. Representación gráfica de la técnica de habituación-deshabitación. Puede observarse como a medida que el individuo olfatea un mismo olor, se irá habituando por lo que irá disminuyendo su

duración de olfateo. Al final se presenta un olor novedoso que será investigado más tiempo. La diferencia se mide entre la última columna del olor A y el olor B.

b) Reforzamiento positivo. Esta técnica es utilizada cuando se desea que el sujeto distinga entre olores que le son conocidos antes de la prueba y consiste en entrenar al sujeto para responder preferentemente a uno de los olores de la muestra - comúnmente los refuerzos positivos utilizados son agua o alimento-, de modo que al momento de hacer la prueba el sujeto hará una distinción de ambos olores al “preferir” al del refuerzo positivo sobre del otro olor al realizar una discriminación entre ellos. Esta técnica es más utilizada bajo condiciones de laboratorio (Bowers y Alexander 1967).

#### 1.4 Reconocimiento de las crías por las madres

La relación madre-cría ha sido estudiada tanto en especies precociales e.g. borregos (Lévy et al. 2004; Poindron et al. 2007a) como altriciales e.g. roedores (Beach y Jaynes 1956a; Jesseau et al. 2009). Además de alimentar a su cría, la madre la provee de cuidados, calor, transporte y protección. En algunas especies de ungulados las crías son rechazadas por otras hembras lactantes y pueden estar en peligro si se acercan para amamantarse de una hembra que no sea su madre (Collias 1956).

Gubernick (1981) propuso tres factores evolutivos que pueden ayudar a determinar que tan fuerte puede ser la conexión entre una madre y su cría, e inferir su comportamiento. Estos factores son los siguientes: (1) el grado de madurez de la cría al nacer, (2) la estructura social de la especie y (3) el parentesco entre los miembros del grupo al que pertenecen.

1) Madurez de la cría al nacer. Esta clasificación está dada por el grado de desarrollo de las crías al momento de nacer, se dividen en dos grandes grupos: precociales y altriciales. Esta clasificación está dada por la diferencia en la madurez de las crías que influye en el comportamiento materno, los cuidados que la madre provee a sus crías son diferentes si tienen un menor grado de desarrollo al nacer y son más dependientes de los cuidados maternos (altriciales), o si las crías tienen un mayor desarrollo pero dependen de la madre para ser alimentados y protegidos (Poindron 2005).

En términos generales, las especies precociales paren una o dos crías. Los neonatos nacen con pelo y pueden mantener su temperatura corporal, su sistema de locomoción está bien desarrollado, pueden pararse poco después de nacer y amamantarse de la madre, pero véase Horrell y Hodgson (1992). En general las madres de especies gregarias se apartan del rebaño para parir en un lugar apartado lo que sugiere que las madres buscan el aislamiento que les permita desarrollar un vínculo exclusivo con su cría; e.g. las yeguas -*Equus caballus*- que lamen a un neonato ajeno, pueden confundirse y rechazar a su propia cría (Hersher et al. 1963; Lent 1974; Houpt 2002). En especies precociales, las madres desarrollan rápidamente un fuerte vínculo con su cría (Terrazas et al. 1999; Lévy y Keller 2009). El establecimiento de este vínculo poco después del parto es esencial para garantizar que la madre reconocerá y sólo alimentará a su propia cría, lo cual es de suma importancia en los animales que viven en manada y que afrontan la posibilidad de amamantar a una cría ajena, dejando a la propia sin alimentarse (Poindron 2005), e.g. las ovejas con asnomia no desarrollan esta selectividad, por lo que se sabe que este reconocimiento está dado por pistas olfatorias (Kendrick et al. 1997; Hernandez et al. 2002).

En las especies altriciales, las madres usualmente construyen o adaptan un nido aislado; en algunas especies las hembras tienen nidos comunales, en el gato puede ocurrir cuando las gatas pertenecen a la misma colonia (Feldman 1993). En los altriciales en extremo, las madres paren a varias crías inmaduras; los ojos y oídos se encuentran cerrados, tienen muy poco control motor sobre sus cuerpos y además no termoregulan durante los primeros días posnatales; el sistema olfatorio se encuentra fisiológicamente muy bien desarrollado al nacimiento, incluso en la etapa prenatal, (e.g. en el conejo Hudson y Distel 1983; Bilkó et al. 1994; Semke et al. 1995; Coureaud et al. 2002; en el perro Hepper y Wells 2006; en el gato Hepper et al. 2012). Debido al poco desarrollo de las crías al nacer, la madre debe permanecer en el nido durante largos períodos los primeros días posparto; la madre además de alimentar a sus crías, las provee de calor y las lame con frecuencia, poniendo énfasis en el área anogenital para estimular la eliminación de excretas (Deag et al. 2000). Podría ser probable que las madres de especies altriciales no tuvieran la necesidad de reconocer a sus crías, pero sí el lugar del nido o escondite; además en algunos mamíferos politocos, las



madres cuidan a las crías que se encuentran en el nido aunque no sean propias (Kendrick et al. 1997; Poindron 2005), aunque Olazábal et al. (2013) sugiere que las madres de especies altriciales forman lazos similares a las madres de especies precociales con sus crías.

2) Estructura social de las especies. Las especies solitarias no tienen una fuerte presión para distinguir entre crías propias y crías ajenas, ya que es poco probable que encuentren crías ajenas alrededor del nido. En especies politocas las madres pueden aceptar en el nido crías ajenas y criarlas como propias durante un período más largo en comparación con las especies que paren una o dos crías y que aprenden el olor de su cría a las pocas horas después de parir (Price et al. 1994; Deag et al. 2000). Otro caso es el de las especies gregarias, en donde la afluencia de crías en determinadas épocas del año es grande y las madres deben distinguir rápidamente a su cría, esto lo observamos en especies precociales que se unen al grupo social con su neonato (Hersher et al. 1963).

3) Parentesco. El grado de familiaridad entre los miembros del grupo social puede promover la crianza comunal y el cuidado cooperativo de las crías con lo cual se aumenta la adecuación de cada individuo del grupo (Hamilton 1964). Las madres cuidan a las crías propias y ajenas del grupo lo que permite que algunas hembras puedan realizar otras actividades. Algunas de las especies politocas tienen crianzas comunales y comparten las actividades de cuidado de las crías, e.g. degu -*Octodon degus*- (Jesseau et al. 2009), ratón común (Gandelman et al. 1970). En este contexto, las madres no tendrían la presión para discriminar a sus crías de entre otras del grupo.

El reconocimiento materno desde un punto de vista funcional conlleva la discriminación de las crías; entonces la madre puede discriminar a una cría propia de una cría ajena utilizando cualquiera de los mecanismos disponibles, visual, auditivo u olfatorio (Wolski et al. 1980; Ferreira et al. 2000). En una forma general, esta distinción en animales politocos sería la distinción de las crías propias de las crías ajenas, como el caso del cobayo -*Cavia porcellus*- en que las madres pudieron distinguir entre su camada y una camada ajena, usando pistas olfatorias dentro de las 48 horas después del parto (Porter et al. 1973).

Pudiera ser funcional para las madres politocas distinguir individualmente entre dos o más crías propias, como parece suceder en ratas *-Rattus norvegicus-* en donde la madre puede al menos discriminar entre crías macho y crías hembra en donde da un mayor cuidado parental al lamer más la zona anogenital de los machos (Moore 1981).

#### 1.4.1 Período sensible

Se refiere a un momento determinado en una etapa de vida de un individuo en el cual puede ser fuertemente influenciado por algún evento (Bateson 1979). Para la madre, este período se refiere a un tiempo particular dentro del periparto durante el cual podrá ser fuertemente influenciada por el contacto con el neonato, lo que afecta el comportamiento materno. Aparentemente este tiempo está dado por una transición entre los controles endocrinos y sensoriales materno, en las especies donde se ha logrado cuantificar, esta fase puede durar hasta unas horas después del parto (Poindron et al. 1988; Poindron et al. 2007a). Si bien es cierto que la relación madre-cría existe desde la gestación, el período perinatal es crítico para que exista un reconocimiento entre la madre y su cría, estableciéndose así un fuerte lazo entre ellos. Los cambios que se llevan a cabo en el sistema olfatorio en la madre después del nacimiento, son demasiado rápidos para poder ser atribuidos a cambios hormonales (Poindron et al. 1988).

Existen diferentes posibilidades para que el reconocimiento olfatorio entre la madre y su cría pueda desarrollarse. Una posibilidad es que la madre aprende el olor de la cría, en este caso se debe considerar que la cría tiene una firma olfatoria individual desarrollada desde antes o al momento del parto; también podría darse esta discriminación por los fluidos del parto como el líquido amniótico y el calostro; si la madre lame a la cría, debe considerarse también el olor de la saliva de la madre. Este lamido puede ser un tipo de “marcaje” o identificación del olor de la propia saliva de la madre sobre sus crías por lo que aprende a reconocer esta etiqueta como ha sido argumentado en el caso de la cabra (Gubernick 1980), pero véase (Poindron et al. 2007b) Para la cerda *-Sus scrofa domesticus-* que no lame a los lechones al nacer; se ha sugerido que las madres discriminan a lechones propios y ajenos utilizando el olor individual de cada lechón (Jensen 1986; Maletínská et al. 2002).

Otra posibilidad es el odortipo derivado de la genética individual debido al complejo mayor de histocompatibilidad expresada, por el cual los padres pueden discriminar y prefieren crías relacionadas genéticamente a ellas (Yamazaki et al. 2000). Pudiera darse que sólo sea una atracción al líquido amniótico, ya que la madre, naturalmente repelida por el olor del líquido amniótico, sea atraída por él durante el parto, como en el caso de la oveja, lo que en consecuencia, la acerca al neonato; a partir de esta atracción pueden darse otros mecanismos de aprendizaje (Lévy et al. 1983), pero véase Nowak et al. (2000).

#### 1.4.2 La oveja y su cría

La fuerte conexión que existe entre la madre y su cría fue primero observada en la oveja; sin embargo, estudios posteriores en otros ungulados han identificado que la cabra y la yegua forman asimismo una fuerte conexión madre-cría. El neonato del borrego y del caballo son especies seguidoras, a diferencia del neonato de la cabra que se esconde esperando por su madre un período después de nacer (Wolski et al. 1980; Gubernick 1981; Poindron et al. 1988; Romeyer et al. 1994; Houpt 2002). Se ha reconocido que en la oveja y en la cabra, el período sensible para que la madre aprenda el olor de su propia cría dura de dos a cuatro horas después del parto (Nowak y Poindron 2006).

Tschanz (1962) observó que la borrega cimarrón -*Ovis canadensis* - tenía un fuerte vínculo con el neonato ya que la madre sólo permitía ser amamantada por su propia cría, siendo agresiva con crías ajenas; observaron también que la oveja doméstica reconocía individualmente a su cordero por olor en un período temprano de hasta 12 horas posparto. En la oveja, las madres pueden identificar a su cordero a la distancia por medio de señales visuales y auditivas desde el primer día posnatal (Ferreira et al. 2000), pero sólo al acercarse el cordero distinguen entre un cordero propio y uno ajeno utilizando pistas olfatorias (Poindron y Schmidt 1985). Aún si la madre hace una elección incorrecta a la distancia, ella puede olfatear a la cría para reconocerlo cuando ésta se acerca a la ubre, antes de permitirle amamantar (Lindsay y Fletcher 1968). Un período sensible se ha confirmado ya que después de una separación posparto de 12 horas sin permitir a la madre contacto con la cría resulta en el rechazo por parte de la madre (Poindron et al. 1979). La madre borrega aprende rápidamente el olor de su cría; sin embargo, la falta de experiencia

materna puede alargar este período hasta por seis horas en madres primíparas. La experiencia materna permite que al menos algunos elementos del sistema quimiosensorial esté mejor preparado a los rápidos cambios que experimenta por la vía olfatoria en el parto, de igual forma hay un aumento en la sensibilidad en las partes del cerebro involucradas en este proceso (Kendrick et al. 1997).

Se asume que el término de la conducta de aislamiento de la madre borrega después del parto, marca el final del período sensible dentro del cual ocurre el reconocimiento entre la madre y su cría. Durante el parto ocurren dos eventos fundamentales que son críticos para que la madre borrega muestre un comportamiento materno: la estimulación cervicovaginal y la estimulación del bulbo olfatorio principal, lo que aumenta la sensibilidad a las pistas olfatorias de la cría (Keverne et al. 1983; Poindron et al. 1988). Si a la madre borrega no se le permite lamer a su cría, pero tiene acceso a su olor dentro del período sensible, la madre aprenderá el olor individual del cordero (Poindron et al. 1980; Lévy et al. 1983), por lo que las madres con anosmia aceptan alimentar crías ajenas ya que pierden la selectividad materna (Pissonnier et al. 1985). Cuando a la madre no se le permite olfatear a su cría durante el período sensible, la conducta materna comienza a disiparse hasta desaparecer (Poindron et al. 1980). Este vínculo tan estrecho que se forma entre la oveja y su cría es considerado una impronta debido a que sucede en un tiempo corto y específico en el cual la madre aprende el olor particular de su neonato (Hersher et al. 1963).

### 1.5 El gato doméstico como modelo de estudio

Los gatos dependen fuertemente del olfato para relacionarse con su ambiente por lo que es un buen modelo para la investigación sobre el olfato (Ellis y Wells 2010). Además es un animal de compañía que puede ser estudiado en condiciones seminaturales en un ambiente conocido para ellos y en presencia de los responsables (antes dueños), están familiarizados con los humanos lo que permite una cierta manipulación para realizar las pruebas (cf. Hudson et al. 2009). Los gatos son carnívoros altriciales que paren a sus crías en un nido y si no se les molesta, las madres muestran un comportamiento materno natural de acuerdo a la especie. Adicionalmente, la sincronización natural de estros en las gatas y que sea una especie politoca, permitió el acceso a camadas casi simultáneas. Esto fue importante para la

realización de algunas de las pruebas de olfateo del presente estudio ya que permitió tomar muestras odoríferas de crías de edades similares pero de diferentes madres para compararlas entre sí.

## **2 Antecedentes**

### **2.1 Comunicación olfatoria en el gato doméstico**

Los gatos utilizan señales auditivas y visuales además de olfatorias para relacionarse con el medio que les rodea; ellos poseen glándulas sebáceas cutáneas que producen diferentes compuestos odoríferos. En el gato adulto, estas glándulas están distribuidas en zonas específicas del cuerpo: cabeza, base de la cola y cola, área anal y área interdigital (Bradshaw 2018), (Figura 3). Los gatos frota partes de su cuerpo sobre conespecíficos, objetos o personas que coinciden con los sitios en donde se encuentran las glándulas cutáneas. Se ha observado que marcan con zonas de la cabeza, como la zona perioral o la barbilla, y con la base de la cola y cola (Overall 2013). Otra forma de marcaje es observada cuando el gato araña objetos, de esta forma los gatos dejan una señal visual y al mismo tiempo marcan con deposiciones de olor de las glándulas interdigitales. Los objetos preferidos para marcar con rasguños son verticales y se encuentran en los sitios de mayor tránsito dentro de la zona hogareña y no se ha observado que lo hagan para delimitarla (Feldman 1994). Se ha sugerido que en gatos asustados, el sudor producido por estas glándulas interdigitales produce un comportamiento de escape en conespecíficos que lleguen a captarlo (Pageat y Gaultier 2003).

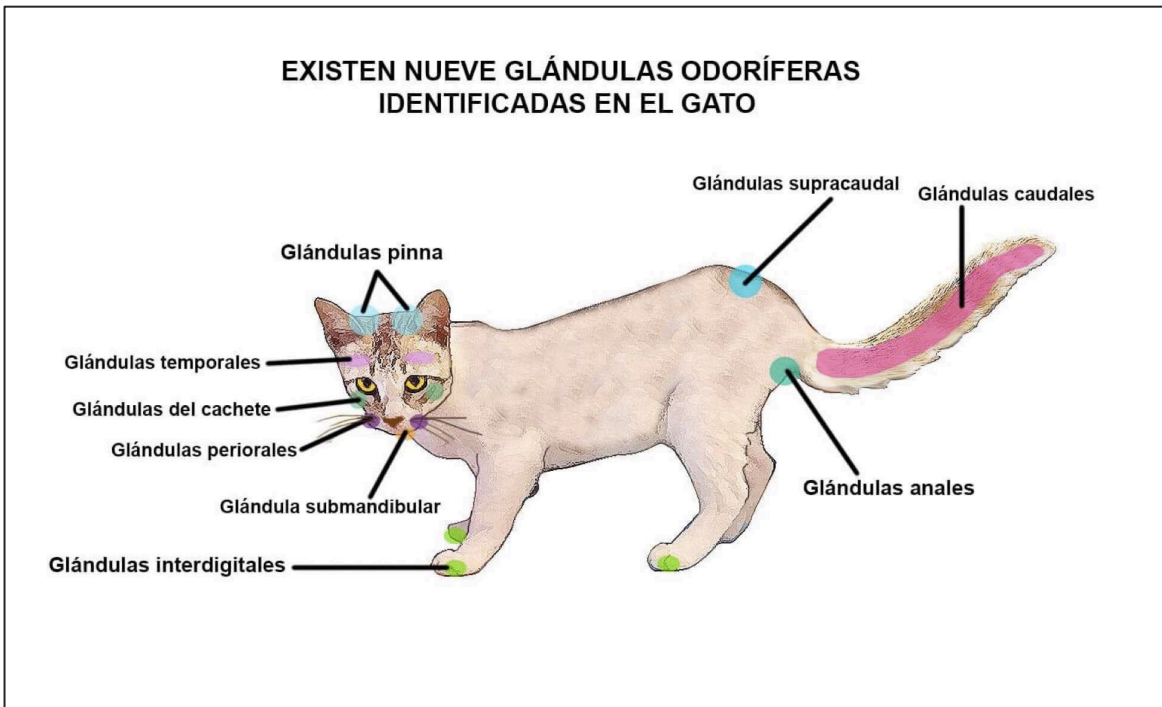


Figura 3. Representación esquemática de la distribución de los tipos de glándulas odoríferas del gato doméstico. Información basada en Pageat y Gaultier 2003  
Cortesía de Pamela Torres-Penilla

Hasta ahora, se ha logrado la identificación química de algunas fracciones de feromonas producidas en las glándulas de los cachetes del gato (MacDonald 1985; Pageat y Gaultier 2003), (Tabla 1). Algunas fracciones han sido estudiadas más ampliamente y se conoce que las fracciones F3 y F4 están asociadas con la comunicación afiliativa (Ellis et al. 2013), mientras que las pistas odoríferas de las glándulas anales funcionan como una firma individual y estable que es única para cada individuo (Miyazaki et al. 2018).

Tabla 1. Componentes químicos de las secreciones faciales en el gato doméstico. Tomado de Pageat y Gaultier 2003. Datos de MacDonald DW (1985) The carnivores: order Carnivora. En: Brown RE, Macdonald DW (eds) Social Odours in Mammals 2. Clarendon Press, Oxford, pp 619–722

Secreción	Componentes	Función
<b>F1</b>	Ácido oléico, ácido caprónico, ácido trimetilamina 5-aminovalerico, ácido n-butírico, ácido alfa-metilbutírico	Desconocida
<b>F2</b>	Ácido oléico, ácido palmítico, ácido propiónico, ácido p-hidroxifenilacético	Marcaje facial sexual en gatos machos
<b>F3</b>	Ácido oleico, ácido azelaico, ácido pimélico, ácido palmítico	Marcaje facial sobre objetos, antagonista del marcaje de orina y marcaje por rasguños
<b>F4</b>	5 ácido beta-colestánico 3 beta-ol, ácido oleico, ácido pimélico, ácido n-butírico	Marcaje de conespecíficos, antagonista de agresión territorial e irritación
<b>F5</b>	Ácido palmítico, ácido isobutírico, ácido 5-aminovalérico, ácido n-butírico, ácido alfa-metilbutírico, trimetilamina, ácido azelaico, ácido p-hidroxifenilacético	Desconocida

Además de la comunicación realizada a través de frotamientos, los gatos también realizan marcaje con heces y orina, una forma de comunicarse con conespecíficos dentro de su zona hogareña (Bradshaw et al. 2012), aunque aún existen interrogantes sobre el verdadero significado de la deposición de estas marcas. El marcaje con orina – que difiere al acto mismo de micción en posición de cuclillas, como normalmente orinan los gatos para después tapparla con sustrato – lo realizan parados y con la cola levantada, arrojando la orina en forma de spray o aerosol sobre una superficie vertical. En un estudio realizado para analizar los componentes químicos de la orina, se estableció que la cantidad de cauxina excretada depende directamente de la especie, el sexo y la edad. La cauxina es un componente protéico que regula la producción de felinina, cuyos derivados volátiles se han identificado como odorantes específicos de la especie y que pudieran representar feromonas. Se ha sugerido que estos compuestos derivados del cauxin proporcionan a conespecíficos la identificación del emisor: especie, sexo y edad (Miyazaki et al. 2008).

La conducta de marcaje con orina en el gato es diferente a otras especies que marcan sobre el mismo sitio en donde olfatearon la orina del emisor anterior. Si pasa por el sitio marcado por otro gato, lo olfateará y puede o no, dejar su propia marca de orina sin cubrir la marca ya existente, quizá esto permita a otros gatos olfatear cada una de las marcas depositadas. El comportamiento de marcaje con orina también se ha observado en hembras y no se considera un comportamiento agonístico debido a que al olfatear otras marcas de orina, los receptores no huyen o no evitan el lugar. Otro método de marcaje es por medio de las heces; los gatos en forma natural depositan sus heces y las cubren con sustrato, en el caso de marcaje, depositan una pila de heces en un lugar determinado, vaciando el contenido de sus glándulas anales en ellas, hasta ahora se ignora el significado de este comportamiento, ya que contrario a otras especies que delimitan sus territorios de esta forma, este tipo de marcas no se realiza en los límites sino dentro de la zona hogareña del gato (Feldman 1994).

Considerando lo que se sabe de la comunicación química en el gato, estos hallazgos sugieren la importancia de la comunicación olfatoria en esta especie, posiblemente incluyendo la relación entre la madre gata y sus crías (Arteaga et al. 2013).

### **3 Objetivo**

El objetivo general del presente trabajo fue investigar si las pistas olfatorias son importantes en el reconocimiento de las crías por sus madres durante el período predestete, en el gato doméstico. Los objetivos específicos para el primer estudio son:

- Determinar si la madre es capaz de distinguir entre crías propias y ajenas.
- Investigar si en este proceso las madres utilizan señales olfatorias.

Los objetivos específicos para el segundo estudio son:

- Determinar si la madre discrimina entre las crías de su propia camada.
- Investigar si en este proceso las madres utilizan señales olfatorias.



## **4 Hipótesis**

Las madres pueden reconocer a sus crías utilizando pistas olfatorias.

Las predicciones para los objetivos específicos:

- Las pistas olfatorias pueden ser usadas por la madre para discriminar entre crías propias y ajenas.
- Las pistas olfatorias pueden ser usadas por la madre para distinguir individualmente entre las crías de la misma camada.

## **5 Presentación de los estudios realizados**

En el primer estudio se investigó si la madre gata era capaz de discriminar a crías propias de crías ajenas en los primeros días posnatales; se eligió el método de acarreo de crías, una conducta natural para madres de algunas especies altriciales al encontrar alguna cría alejada del nido y regresarla, e.g. rata (Beach y Jaynes 1956b). En esta prueba se esperaba que la madre distinguiera a sus propias crías y las acarreará al nido dejando a las crías ajenas donde se encontraban; sin embargo, la prueba proveía varias pistas simultáneas: olfatorias, visuales y auditivas. Cuando se obtuvieron los resultados de esta prueba se decidió utilizar solamente pistas olfatorias utilizando el paradigma de habituación – discriminación (Halpin 1986).

Con los resultados del primer trabajo que señalaban claramente que existía una discriminación olfatoria entre crías propias y crías ajenas por parte de la madre gata, en la primera semana posnatal (Bánszegi et al. 2017), surgieron más preguntas y una de ellas derivó en un segundo trabajo que fue investigar si las madres eran capaces de discriminar individualmente a sus crías de la misma camada utilizando pistas olfatorias. El estudio se realizó en dos períodos: primera y séptima semana posnatal, esto para comparar la respuesta de la madre en dos diferentes etapas de desarrollo de las crías, pero dentro de la etapa predestete.

En este estudio participaron, además de las madres gatas, gatos adultos no relacionados con las crías como control del estudio que se realizó con las madres; sorprendentemente, los gatos adultos sí realizaron una discriminación individual entre las pistas olfatorias de las crías de la misma camada mientras que las madres no lo hicieron (Jacinto et al. 2019).

Para la realización de ambos estudios, el protocolo fue enviado al Subcomité Institucional para el Cuidado de Animales en Experimentación UNAM, para su aprobación en cumplimiento de las normas éticas para el trabajo con animales. A continuación, se presentan los dos artículos publicados derivados de este trabajo.

## 6 Primer artículo publicado


### *Pueden hacerlo, pero no lo hacen: discriminación olfatoria entre crías propias y ajenas en el gato doméstico*

#### Resumen del artículo

El cuidado materno en los mamíferos usualmente tiene un alto costo energético. Para maximizar su adecuación, las madres deberían preferentemente cuidar a sus propias crías. Sin embargo, la mayoría de los estudios realizados sobre el reconocimiento madre-cría se han enfocado a especies que viven en grupo o colonias y existe muy poca información sobre la discriminación materna en especies más solitarias. Se ha encontrado que el olfato tiene un papel importante en la discriminación madre-cría en varios taxones. Por ello, nuestro objetivo fue estudiar esto en una especie que evolucionó de un ancestro de vida solitaria, el gato doméstico. Nos preguntamos si las madres distinguían entre sus propias crías y crías ajenas cuando cuidaban a sus crías y si las madres utilizaban pistas olfatorias en el proceso de la discriminación de las crías. Los resultados del Experimento 1 mostraron que las madres gatas no discriminaron entre sus propias crías y crías ajenas al momento del acarreo de las mismas hacia el nido. Las madres trataron a las crías propias y ajenas en una forma similar respecto a la latencia y el orden de acarreo. Sin embargo, los resultados de los Experimentos 2 y 3, en donde fue utilizada la técnica de habituación-discriminación olfatoria, mostraron que las madres eran capaces de distinguir entre los olores de sus propias crías y las ajenas. Discutimos qué factores ecológicos o de comportamiento pueden influenciar la decisión de la madre cuando fue enfrentada a discriminar entre su propia cría y una cría ajena y por qué las madres pudieron no discriminar entre estas crías cuando son capaces de hacerlo. Nuestros hallazgos apoyan la premisa que estudiar únicamente el cuidado materno no debe ser utilizado como una medida de reconocimiento de las crías por la madre y que de igual forma, el cuidado materno de una cría propia y una ajena no debe ser inmediatamente interpretado como una inhabilidad para discriminar entre ambas crías.

Permiso de reimpresión otorgado por Springer Nature licencia No. 4671510563043

## **Can but don't: olfactory discrimination between own and alien offspring in the domestic cat**

Oxána Bánszegi<sup>1</sup>  · Elisa Jacinto<sup>2</sup> · Andrea Urrutia<sup>1</sup> · Péter Szenczi<sup>3</sup> · Robyn Hudson<sup>1</sup>

## 7 Segundo artículo publicado

### *Discriminación olfatoria entre hermanos por madres y gatos adultos ajenos: ¿agrupar o dividir?*

Resumen del artículo:

Las madres gatas pueden discriminar entre sus propias crías y crías ajenas utilizando el olor del cuerpo de las crías. En este estudio nos preguntamos si las madres podrían también distinguir en forma individual entre sus propias crías de una misma camada utilizando el olor de su cuerpo. Realizamos tres experimentos usando la técnica de habituación-deshabitación con el olor de crías de una y siete semanas de edad y ambos sexos. En el Experimento 1, no encontramos evidencia de que las madres discriminaran entre sus propias crías a cualquier edad cuando fue presentado tres veces el olor de una cría (ensayos de habituación) y después el olor de una cría diferente (ensayo de deshabitación o discriminación), incluso cuando la cría donadora fuera de sexo diferente. En el Experimento 2, los gatos adultos no relacionados y de ambos sexos distinguieron individualmente entre el olor de las crías de siete semanas de edad, pero no en crías de una semana. En el Experimento 3, las madres distinguieron individualmente entre el olor de las crías de una camada ajena en una forma similar que en el experimento anterior. Concluimos que las crías de una misma camada poseen firmas odoríferas individuales que pueden ser discriminadas por gatos adultos no relacionados. Estas pistas toman algún tiempo en desarrollarse en las crías, pero que no son discriminadas por su propia madre, al menos no durante el período antes del destete. Las madres posiblemente perciben y responden al olor aprendido del “nido” u “olor de camada” que es compartido por todas las crías de la misma camada o bien, la madre puede categorizar los olores individuales de las crías con una etiqueta de “cría propia”. El hecho de que las madres no discriminaran entre los olores de sus propias crías, y sí lo hicieran entre el olor individual de crías de una camada ajena sugiere que las madres gatas tienen la capacidad para dividir cognitivamente la información olfatoria y de responder en forma diferente a los olores. Esto podría indicar que existen diferentes niveles de procesamiento de la información olfatoria.

Permiso de reimpresión otorgado por Springer Nature licencia No. 4671510823080



## Olfactory discrimination between litter mates by mothers and alien adult cats: lump or split?

Elisa Jacinto<sup>1</sup> · Péter Szenczi<sup>2</sup> · Robyn Hudson<sup>3</sup> · Oxána Bánszegi<sup>3</sup>

## 8 Discusión general

Los estudios con las madres del gato doméstico fueron realizados durante una etapa importante para la relación madre-cría, el período posparto. No se encontró información sobre el período sensible en esta especie que pudiese sugerir el momento adecuado para realizar las pruebas de discriminación olfatoria de las crías, ni tampoco si las crías poseían algún olor distintivo o desde cuando lo tenían. Se sabe que en algunos ungulados las madres pueden discriminar entre el olor de crías propias y ajenas apenas unas horas después del parto (revisión en Nowak et al. 2000), en la cerda se ha identificado que discriminan el olor individual de los neonatos desde el primer día posnatal (Maletínská et al. 2002). En el caso de las hembras de mamíferos altriciales como la gata, que paren dentro de un nido, se consideró que en los primeros días las madres podrían aprender el olor de sus propias crías. En la primera prueba realizada, la de acarreo, las madres tuvieron una mayor duración olfateando a las crías ajenas en comparación con las propias, aunque acarrear crías propias y ajenas, como sucedió en pruebas con ratas (Beach y Jaynes 1956a); tal vez esta diferencia en el olfateo de las crías podría deberse al olor novedoso de las crías ajenas. Además, la prueba mostró una menor latencia de la gata al recobrar a sus propias crías en comparación con las ajenas, aunque esta diferencia no fue significativa; las madres del ratón espinoso *Acomys cahirinus* mostraron un resultado similar cuando las madres eran alimentadas con una dieta diferente, ya que se ha sugerido que esta diferencia entre el olor de las camadas está relacionada con la dieta de las madres (Doane y Porter 1978). En esta misma prueba de acarreo que se realizó, las madres gata no mostraron discriminación al acarrear a las crías al nido lo cual fue consistente con los resultados de otro estudio llevado a cabo en condiciones de laboratorio con el gato doméstico (Ohkawa y Hidaka 1987). Sin embargo, en las pruebas de acarreo que realizamos era evidente que la gata percibía pistas auditivas y visuales, además de las olfatorias por lo que no era claro a qué estímulos respondía la madre.

El objetivo de este trabajo fue investigar la discriminación utilizando pistas olfatorias únicamente. Para cumplir con nuestro objetivo se utilizó el paradigma de habituación-deshabitación olfatoria y fue durante estas pruebas que observamos que la madre gata se

habituaba al olor de crías diferentes, aunque propias; lo que sugirió un olor común a la camada. Se ha observado que en borregas con partos gemelares que aprenden la firma olfatoria de una de sus crías, son capaces de reconocer a la segunda cría propia, aunque no haya tenido contacto con ella desde el parto, por lo que no le fue posible aprender su firma olfatoria directamente; este reconocimiento olfatorio de la segunda cría sugiere un olor común a ambas crías (Porter et al. 1991; Wyatt 2010; Corona y Lévy 2015). Derivado de los resultados de habituación de la madre con diferentes crías propias obtenidas en el primer estudio (Bánszegi et al. 2017), surge la idea del segundo experimento en el que utilizando el mismo paradigma para investigar la duración olfateando, se le presentan a la madre dos estímulos odoríferos diferentes provenientes de dos crías *propias* distintas. Ya que el primer estudio sugería un olor común a todas las crías durante la primera semana posnatal en que se llevó a cabo el primer estudio, este segundo estudio investigó dos períodos diferentes predestete: se volvió a probar a las gatas en la primera semana posnatal y un segundo período ya cerca del destete que ocurre naturalmente, la séptima semana como ocurre en la ardilla de tierra - *Spermophilus beldingi*- cuyas crías tienen una firma odorífera distintiva una vez que emergen del nido (Mateo 2006). En este último período, se esperaba discriminación olfatoria por parte de las madres. Los resultados mostraron que las madres no distinguieron individualmente entre las pistas olfatorias de sus propias crías a la séptima semana posnatal, mientras que gatos y madres no relacionadas sí lo hicieron (Jacinto et al. 2019), esto sugiere la posibilidad de que las gatas sólo distinguieron el olor de camada. Los grupos de individuos de una misma familia pueden compartir un olor debido a su semejanza genética. También es común que los individuos que viven en el mismo lugar compartan la misma dieta lo que podría influir en el olor de la colonia (Leon 1974; Halpin 1986; Patris et al. 2008) e incluso este olor común podría ser debido al marcaje continuo con glándulas odoríferas entre conoespecíficos (Bradshaw y Cameron-Beaumont 2000; Ellis et al. 2013); los gatos que viven en colonias comparten un olor común lo que les permite identificar a sus miembros evitando comportamientos agonísticos (Crowell-Davis et al. 2004); este olor de colonia ha sido identificado también en otros carnívoros como el tejón europeo -*Meles meles*- (Buesching et al. 2003) y la hiena moteada - *Crocuta crocuta*- (Theis et al. 2012).



El gato doméstico tiene glándulas odoríferas distribuidas a lo largo del cuerpo, incluso se han identificado las feromonas secretadas por las glándulas faciales, aunque aún se investiga la utilidad de algunas de ellas, para el gato (Pageat y Gaultier 2003). Recientemente, fueron analizadas las secreciones de las glándulas anales en el gato, las cuales se mantuvieron químicamente estables durante el tiempo y producen un olor individual particular o firma odorífera que permite a conespecíficos discriminar a los sujetos por medio de su olor (Miyazaki et al. 2018); la firma odorífera llamada en inglés *Signature mixtures* fue definida por Wyatt (2010) como “muchas moléculas del perfil químico de un animal que es aprendido por otros animales permitiéndoles distinguir individuos o colonias”; entonces, es posible que las secreciones de las glándulas anales en el gato puedan ser el origen de la firma individual odorífera; sin embargo, no puede descartarse que puedan estar también involucrados una mezcla de diferentes glándulas odoríferas o el genotipo individual (factores intrínsecos) como también la microbiota de la piel y del intestino, el tipo de dieta y el ambiente (factores extrínsecos). En el caso de la firma odorífera en las crías de gato, además de la posibilidad de la producción de las glándulas odoríferas considerando que no se conoce cuando empiezan a ser funcionales, están los factores maternos que pueden estar involucrados en la mezcla odorífera de la cría, tales como el olor del vientre materno, secreciones de glándulas sebáceas, calostro, leche, saliva, líquido amniótico y olores ambientales propios del lugar del nido, además de las excreciones de las crías (Brennan y Kendrick 2006).

¿Qué mecanismos son los que llevan a las madres a compartimentar las diferentes mezclas odoríferas de la cría?, no lo sabemos. ¿Cuál es el proceso cognitivo que lleva a la madre a discriminar a las crías por una determinada pista olfatoria? En un estudio de discriminación olfatoria realizado con el hámster dorado *-Mesocricetus auratus-*, que posee diferentes olores distintivos provenientes de diferentes partes del cuerpo, se tomaron muestras de cada uno de estos olores. Los hámster receptores que no conocían al donador, trataron cada pista olfatoria como el de un donador diferente. Mientras que los receptores que conocían al donador, distinguieron que los diferentes olores del cuerpo, pertenecían en sí, a un mismo individuo. Este estudio sugiere que la percepción de firmas olfatorias es compleja y que es posible que esta firma provenga de varias fuentes del donador. Varias

pistas odoríferas pueden ser producidas por diferentes glándulas o diferentes partes de un mismo animal (Johnston y Bullock 2001). Podría ser que la integración de la mezcla de olores dé al receptor una “imagen” completa del donador. Los gazapos de conejo doméstico -*Oryctolagus cuniculus*- de 3-8 días posnatales son capaces de diferenciar entre dos pistas olfatorias diferentes: el olor individual de la madre y olor de la especie. Esto sugiere que en animales con el sistema olfatorio desarrollado pueden tener varios niveles de procesamiento olfatorio (Patris et al. 2008). Los conejos son capaces de procesar las mezclas olfatorias y tal vez hacer distinción entre ellas, lo que puede contribuir al proceso de discriminación entre conespecíficos o bien diferenciar a un sujeto específico (Hudson y Vodermyer 1992; Coureaud et al. 2011). Si estas firmas olfatorias deben ser aprendidas para que sea posible distinguir entre cada uno de los donadores conespecíficos, es probable que este proceso sea realizado por el sistema olfatorio principal, aunque no puede descartarse la participación del sistema vomeronasal o bien, ambos (Wyatt 2010).

En la madre oveja se ha observado actividad en el bulbo olfatorio principal durante períodos de aprendizaje de la firma olfatoria de la cría; además de aprenderlo, la madre debe recordarlo para reconocer a su cría. Esta memoria olfatoria en la madre oveja ocurre en varias regiones del cerebro como la amígdala cortical y medial y en los córtices frontales (Brennan y Kendrick 2006; Poindron et al. 2007a; Keller y Lévy 2012). En algunas especies como la oveja y la rata, se sabe que el sistema olfatorio principal contribuye al proceso de la discriminación individual de las firmas odoríferas de las crías (Corona y Lévy 2015). En nuestro estudio, durante la realización de las pruebas de discriminación olfatoria de las crías con gatos adultos no relacionados, se observó la presencia de la conducta de Flehmen en algunos de los gatos receptores lo que sugiere la utilización del sistema vomeronasal al investigar las muestras con los olores de las crías; sin embargo, la conducta de Flehmen ha sido históricamente asociada a la conducta sexual en el gato y otras especies (Hart y Leedy 1987).

El estudio de la comunicación química en mamíferos ha logrado algunos avances en las últimas décadas, aunque hasta ahora sabemos muy poco de los procesos cerebrales sobre cómo se perciben olores ecológicamente significativos. Al mismo tiempo, sabemos muy

poco acerca del comportamiento del gato doméstico, a pesar de ser un animal de compañía de creciente importancia, cuyo número ha rebasado los 600 millones de gatos viviendo entre los humanos a nivel mundial (Driscoll et al. 2009); a pesar de esto, la comunicación química en el gato es aún un área incipiente. El trabajo aquí presentado fue realizado con gatos en condiciones seminaturales con variables que no fueron estandarizadas como podría suceder en un ambiente controlado de laboratorio. Los gatos criados en laboratorio, en comparación con los gatos libres de caminar, han mostrado una discapacidad para aprender a discriminar estímulos visuales y asociar imágenes, además de demostrar respuestas tardías a las pistas auditivas (Wikmark y Warren 1972; Żernicki 1993; Żernicki 1999); esto muestra como un ambiente de crianza limitado puede influenciar la habilidad perceptual en la vida adulta.

Los gatos que participaron en nuestro experimento tienen acceso libre a las diferentes habitaciones de su casa, viven con sus responsables y tienen diferentes condiciones de alimentación, juego, descanso y ámbito hogareño, aunque en su mayoría se trata de gatos de interiores. Adicionalmente a las condiciones de los adultos, las madres tuvieron acceso a un sitio aislado y seguro en donde establecieron un nido. Durante el posparto fueron libres de convivir, cuidar y amamantar a sus crías, con la mínima intervención del humano. Las madres permitieron la manipulación de las crías desde los primeros días posnatales por parte de sus cuidadores sin que esto les causara un cambio en el comportamiento, como ya se ha observado en otros estudios (Hudson et al. 2009; Raihani et al. 2009). Para realizar las pruebas de discriminación olfatoria, algunas veces se tuvo que pasar más tiempo en la casa del gato hasta que pudiera acostumbrarse a la presencia del investigador; jugando, ofreciendo alimento y mostrando los hisopos. Se requirió cierta flexibilidad en los horarios de pruebas, pues se intentó coincidir con los períodos de vigilia de cada gato. Por ello, un aspecto importante fue buscar la participación de gatos amigables con personas extrañas, aún con esta condición a cumplir, se tuvieron que reemplazar a algunos sujetos debido a que no se acercaron libremente a la investigadora o al hisopo, (cf. Pongrácz et al. 2019). Una posibilidad en caso de gatos poco amigables, podría ser la capacitación del responsable para realizar la prueba de olor, haciendo énfasis en que el gato no debe ser forzado de forma alguna a oler el hisopo.

Los estímulos odoríferos en el ámbito hogareño del gato han recibido poca atención hasta ahora; se sabe que ciertos olores pueden desestabilizar su ambiente olfatorio y que estas perturbaciones pueden contribuir a la presentación de problemas de comportamiento, e.g. desinfectantes y limpiadores como el cloro o odorantes ambientales artificiales (Bradshaw 2018). Los comportamientos de tipo sexual, maternal, social y alimentario están fuertemente influenciados por estímulos odoríferos por ello, si hablamos de bienestar en el gato, éstos deben ser considerados (Nielsen et al. 2015). El bienestar debe ser integral y abarcar todas las etapas de la vida de un individuo, incluida el período de lactancia y desarrollo de las crías. Conocer acerca de los procesos quimiosensoriales en la relación madre-cría nos da la oportunidad de aplicar medidas adecuadas y en consonancia con su comportamiento natural, e.g. en los procesos de adopción de crías huérfanas en el gato por una madre nodriza coloquialmente, se ha sugerido bañar en orina de la madre nodriza a la cría antes de colocarla en el nido. Pero las madres aceptan a las crías -al menos en las primeras semanas posnatales- sin necesidad de enmascarar su olor (observación personal).

El gato doméstico es una especie que no requiere pertenecer a un grupo para sobrevivir, un ejemplo son los gatos solitarios que pueden cazar de forma independiente (Crowell-Davis et al. 2004; Bradshaw et al. 2012). Sin embargo, el gato muestra también una plasticidad para vivir en un grupo social intraespecífico (MacDonald et al. 1987; Mirmovitch 1995; Yamane et al. 1996; Macdonald et al. 2000; Crowell-Davis et al. 2004; Bradshaw et al. 2012; Turner 2014), por lo que se considera también como un animal social facultativo que puede mostrar niveles de comportamiento social no obligado (Vitale Shreve y Udell 2015). Estos grupos llamados colonias o clanes tienen una cohesión social muy variable y su formación dependerá de la disponibilidad de alimento, de refugio y de pareja. Es en estos grupos cuando los gatos muestran un comportamiento afiliativo hacia conoespecíficos y aunque un olor de colonia no ha sido totalmente demostrado, se sugiere que estos grupos sociales comparten un olor común (Bradshaw y Cameron-Beaumont 2000). Se ha sugerido que glándulas odoríferas juegan un papel importante en la cohesión de los clanes de gatos y que puede influenciar en la separación tanto de las colonias como de individuos (Bradshaw 2016).

Aún queda mucho por saber acerca de las diferentes señales de las glándulas odoríferas en el gato, por ejemplo conocer la edad en que aparece la firma olfatoria de las crías y si esta permanece constante a lo largo del desarrollo hasta la madurez del individuo. Con este trabajo, se ha dado un primer paso, aunque no conocemos cómo ocurre la relación entre la madre y sus crías, si sabemos que la madre puede discriminarlas de crías ajenas. Los resultados sugieren que al menos hasta el destete la madre considera a su camada como una unidad y probablemente no hace distinciones individuales de cada cría por su olor. Conocer más acerca de qué tan dinámica puede ser esta mezcla odorífera puede ayudar a entender mejor la dinámica en los grupos sociales de gatos en los clanes que se forman espontáneamente. Y tal vez podría ayudar a resolver la dinámica quimiosensorial en estos grupos formados forzosamente por humanos en donde se han observado repetidos comportamientos agonísticos, e.g. albergues de gatos, casas multigatos.

## **9 Conclusiones y perspectivas**

Durante este estudio, el propósito se ha cumplido: hoy conocemos más sobre el papel del olfato en la relación madre-cría en el gato. La madre realiza la discriminación olfatoria entre crías propias y ajenas; igualmente acepta en el nido crías ajenas durante la primera semana posnatal de sus crías. Aunque otros gatos puedan discriminar entre las firmas odoríferas de las crías en un período antes del destete, la madre no lo hace, probablemente dándole mayor significado al olor de camada.

Aunque no conocemos, e incluso no sabemos si existe, el período sensible de la madre, los resultados sugieren que al menos estaría comprendido antes de la primera semana posnatal para el aprendizaje del olor común en las crías. Es probable que la gata aprenda posteriormente la firma odorífera de cada cría y las “catalogue” como parientes o familiares, qué tan pronto después del parto ocurriría este proceso también podría influir en que la madre gata tenga un período finito para aceptar una cría ajena en el nido; se ha sugerido que la cohesión de la colonia en el gato doméstico está influenciada por la cooperación entre hembras, casi siempre emparentadas, quienes le dan la estructura social al grupo (Crowell-Davis et al. 2004); por lo tanto la mezcla odorífera podría contener algún

estimulo olfatorio que sirviera de identificación. Podría ser que el olor de camada perdurara en las crías aún después de dejar el nido e independientemente de su firma odorífera individual o que, una vez fuera del nido el olor de camada no fuera importante para la madre o bien, que funcionalmente este olor de camada permita tanto a la madre como a los miembros de la camada identificar un olor familiar, en el caso de que este olor perdurara y fuera estable en el tiempo.

Aún quedan muchas preguntas en relación con la comunicación química y su papel en el reconocimiento madre-cría. ¿Cuánto tiempo le lleva a la madre aprender el olor de camada de sus crías? ¿Cuál es la fuente del olor de camada? ¿Qué tan rápido las madres aprenden el olor individual de sus crías? Y por otra parte ¿qué tan rápido las crías desarrollan olores corporales distintivos, en el caso de que todos se desarrollen en un mismo período de tiempo? En este contexto podemos suponer que si los olores corporales de las crías están dados por glándulas odoríferas, éstas podrían estar influenciadas por el metabolismo y tal vez como se ha sugerido en otras especies, la dieta de las crías tenga un papel importante en el olor común o el olor de camada (Doane y Porter 1978; Patris et al. 2008). Es posible que la firma odorífera en el gato adulto esté solamente regulada por las glándulas de la piel o que haya contribución de otro tipo de olores provenientes del cuerpo del gato, como por ejemplo la saliva al acicalarse e incluso la saliva de conespecíficos cuando son acicalados por otros miembros del clan. ¿Podría la saliva tener algún efecto que pudiera contribuir a la mezcla de olores de la firma olfatoria? ¿Tendría influencia el grado de acidez o alcalinidad de la saliva e incluso la microbiota normal de la boca del gato?

Existe la posibilidad de que las crías de gato aprendan tanto el olor de camada como la firma olfatoria de sus hermanos. Aunque no sabemos si este olor distintivo de las crías identificado en nuestro estudio por gatos no relacionados sea la “firma odorífera definitiva” o si esta podría cambiar a medida que las crías lleguen a la etapa adulta. También podría ser que los cambios hormonales tengan influencia en la mezcla odorífera de las crías. Bajo este contexto también podría ser que esta “primera” firma odorífera de las crías permaneciera constante a lo largo de la vida del gato y simultáneamente, otros olores pudieran sumarse a la mezcla odorífera. Ante esta posibilidad ¿los conespecíficos serían capaces de

discriminar los componentes que conforman la mezcla odorífera y clasificarlos dando mayor peso a alguno de ellos según el contexto, como sugiere el resultado del segundo estudio con las madres? ¿Es posible que el gato adulto utilice diferentes niveles cognitivos para obtener información “relevante” del ambiente y conoespecíficos? e.g. adulto vs. cría, hembra vs macho, familiar vs no familiar.

Hasta ahora, no tenemos información acerca de la ruta que siguen las firmas odoríferas, o el olor de la camada o de los individuos en el sistema olfatorio del gato, incluso si la firma odorífera individual y el olor de camada siguen la misma vía de procesamiento hacia el cerebro. Podría ser que en la madre gata el olor de la cría estimule la vía del sistema vomeronasal, en otras especies se ha observado la conducta de Flehmen al olfatear a su cría lo que sugiere la vía accesoria del sistema olfatorio, e.g. yegua (Tyler 1972), cabra (Poindron et al. 2007b); o bien sean procesados por el sistema olfatorio principal, sin descartar que ambos sistemas estén involucrados como ocurre con algunos odorantes comunes en el ratón doméstico (Xu et al. 2005). Sin embargo, sería un gran error extrapolar lo que sabemos sobre las vías de percepción de otras especies e inferir que ocurre igual en el gato, ya que existen diferencias en el sistema olfatorio, incluso entre especies cercanas (Mucignat-Caretta et al. 2012).

## 10 Literatura citada

- Agosta WC (1992) Chemical Communication. The Language of Pheromones. Scientific American, New York
- Arteaga L, Bautista A, González D, Hudson R (2013) Smell, suck, survive: Chemical signals and suckling in the rabbit, cat, and dog. En: East ML, Dehnhard M (eds) Chemical Signals in Vertebrates 12. Springer, New York, pp 51–59
- Bánszegi O, Jacinto E, Urrutia A, Szenczi P, Hudson R (2017) Can but don't: olfactory discrimination between own and alien offspring in the domestic cat. *Anim Cogn* 20:795–804 . <https://doi.org/10.1007/s10071-017-1100-z>
- Bateson P (1979) How do sensitive periods arise and what are they for? *Anim Behav* 27:470–486 . [https://doi.org/10.1016/0003-3472\(79\)90184-2](https://doi.org/10.1016/0003-3472(79)90184-2)
- Beach FA, Jaynes J (1956a) Studies of maternal retrieving in rats I: Recognition of young. *J Mammal* 37:177–180 . <https://doi.org/10.2307/1376675>
- Beach FA, Jaynes J (1956b) Studies of maternal retrieving in rats. III: Sensory cues involved in the lactating female's response to her young. *Behaviour* 10:104–124 . <https://doi.org/10.1163/156853956X00129>
- Bilkó Á, Altbäcker V, Hudson R (1994) Transmission of food preference in the rabbit: The means of information transfer. *Physiol Behav* 56:907–912 . [https://doi.org/10.1016/0031-9384\(94\)90322-0](https://doi.org/10.1016/0031-9384(94)90322-0)
- Bowers JM, Alexander BK (1967) Mice: Individual recognition by olfactory cues. *Science* (80- ) 158:1208–1210
- Bradshaw JWS, Cameron-Beaumont C (2000) The signalling repertoire of the domestic cat and its undomesticated relatives. En: Turner DC, Bateson P (eds) *The Domestic Cat: The Biology of its Behaviour*. Cambridge University Press, Cambridge, pp 67–94
- Bradshaw JWS, Casey RA, Brown SL (2012) *The Behaviour of the Domestic Cat*, 2nd edn. CABI, Oxfordshire
- Bradshaw JWS (2016) Sociality in cats: A comparative review. *J Vet Behav* 11:113–124 . <https://doi.org/10.1016/j.jveb.2015.09.004>
- Bradshaw JWS (2018) Normal feline behaviour: ... and why problem behaviours develop. *J Feline Med Surg* 20:411–421 . <https://doi.org/10.1177/1098612X18771203>
- Brennan PA, Kendrick KM (2006) Mammalian social odours: Attraction and individual



- recognition. *Philos Trans R Soc B Biol Sci* 361:2061–2078 .  
<https://doi.org/10.1098/rstb.2006.1931>
- Buesching CD, Stopka P, Macdonald DW (2003) The social function of allo-marking in the European badger (*Meles meles*). *Behaviour* 140:965–980 .  
<https://doi.org/10.1163/156853903322589597>
- Collias NE (1956) The analysis of socialization in sheep and goats. *Ecology* 37:228–239
- Corona R, Lévy F (2015) Chemical olfactory signals and parenthood in mammals. *Horm Behav* 68:77–90 . <https://doi.org/10.1016/j.yhbeh.2014.06.018>
- Coureaud G, Schaal B, Hudson R, Orgeur P, Coudert P (2002) Transnatal olfactory continuity in the rabbit: Behavioral evidence and short-term consequence of its disruption. *Dev Psychobiol* 40:372–390 . <https://doi.org/10.1002/dev.10038>
- Coureaud G, Gibaud D, Le Berre E, Schaal B, Thomas-Danguin T (2011) Proportion of odorants impacts the configural versus elemental perception of a binary blending mixture in newborn rabbits. *Chem Senses* 36:693–700 .  
<https://doi.org/10.1093/chemse/bjr049>
- Crowell-Davis SL, Curtis TM, Knowles RJ (2004) Social organization in the cat: A modern understanding. *J Feline Med Surg* 6:19–28 . <https://doi.org/10.1016/j.jfms.2003.09.013>
- Deag JM, Manning A, Lawrence CE (2000) Factors influencing the mother-kitten relationship. En: Turner DC, Bateson P (eds) *The Domestic Cat: The Biology of its Behaviour*, 2nd edn. Cambridge University Press, Cambridge, pp 23–46
- Doane HM, Porter RH (1978) The role of diet in mother-infant reciprocity in the spiny mouse. *Dev Psychobiol* 11:271–277 . <https://doi.org/10.1002/dev.420110311>
- Doty RL, Brugger WE, Jurs PC, Orndorff MA, Snyder PJ, Lowry LD (1978) Intranasal trigeminal stimulation from odorous volatiles: Psychometric responses from anosmic and normal humans. *Physiol Behav* 20:175–185 .  
[https://doi.org/doi.org/10.1016/0031-9384\(78\)90070-7](https://doi.org/doi.org/10.1016/0031-9384(78)90070-7)
- Driscoll CA, Clutton-Brock J, Kitchener AC, O'Brien S (2009) The taming of the cat. *Sci Am* 300:68–75
- Eisenberg JF, Kleiman DG (1972) Olfactory communication in mammals. *Annu Rev Ecol Syst* 3:1–32

- Ellis SLH, Wells DL (2010) The influence of olfactory stimulation on the behaviour of cats housed in a rescue shelter. *Appl Anim Behav Sci* 123:56–62 .  
<https://doi.org/10.1016/j.applanim.2009.12.011>
- Ellis SLH, Rodan I, Carney HC, Heath S, Rochlitz I, Shearburn LD, Sundahl E, Westropp JL (2013) AAEP and ISFM feline environmental needs guidelines. *J Feline Med Surg* 15:219–230 . <https://doi.org/10.1177/1098612X13477537>
- Feldman HN (1993) Maternal care and differences in the use of nests in the domestic cat. *Anim Behav* 45:13–23 . <https://doi.org/10.1006/anbe.1993.1002>
- Feldman HN (1994) Methods of scent marking in the domestic cat. *Can J Zool* 72:1093–1099 . <https://doi.org/10.1139/z94-147>
- Ferreira G, Terrazas A, Poindron P, Nowak R, Orgeur P, Lévy F (2000) Learning of olfactory cues is not necessary for early lamb recognition by the mother. *Physiol Behav* 69:405–412 . [https://doi.org/10.1016/S0031-9384\(00\)00211-0](https://doi.org/10.1016/S0031-9384(00)00211-0)
- Gandelman R, Paschke RE, Zarrow MX, Denenberg VH (1970) Care of young under communal conditions in the mouse (*Mus musculus*). *Dev Psychobiol* 3:245–250 .  
<https://doi.org/10.1002/dev.420030405>
- Griffith MK (1996) Roles of maternal vision and olfaction in suckling-mediated inhibition of luteinizing hormone secretion, expression of maternal selectivity, and lactational performance of beef cows. *Biol Reprod* 54:761–768 .  
<https://doi.org/10.1095/biolreprod54.4.761>
- Guarneros M, Hummel T, Martinez-Gómez M, Hudson R (2009) Mexico City air pollution adversely affects olfactory function and intranasal trigeminal sensitivity. *Chem Senses* 34:819–826 . <https://doi.org/10.1093/chemse/bjp071>
- Gubernick DJ (1980) Maternal ‘imprinting’ or maternal ‘labelling’ in goats? *Anim Behav* 28:124–129 . [https://doi.org/10.1016/S0003-3472\(80\)80016-9](https://doi.org/10.1016/S0003-3472(80)80016-9)
- Gubernick DJ (1981) Parent and infant attachment in mammals. En: Gubernick DJ, Klopfer PH (eds) *Parental Care in Mammals*. Springer, Boston, pp 243–305
- Halpin ZT (1986) Individual odors among mammals: origins and functions. *Adv Study Behav* 16:39–70 . [https://doi.org/10.1016/S0065-3454\(08\)60187-4](https://doi.org/10.1016/S0065-3454(08)60187-4)
- Hamilton WD (1964) The genetical evolution of social behaviour II. *J Theor Biol* 7:17–52

- Hart BL, Leedy MG (1987) Stimulus and hormonal determinants of flehmen behavior in cats. *Horm Behav* 21:44–52 . [https://doi.org/10.1016/0018-506X\(87\)90029-8](https://doi.org/10.1016/0018-506X(87)90029-8)
- Hepper PG (1994) Long-term retention of kinship recognition established during infancy in the domestic dog. *Behav Processes* 33:3–14 . [https://doi.org/10.1016/0376-6357\(94\)90056-6](https://doi.org/10.1016/0376-6357(94)90056-6)
- Hepper PG, Wells DL (2006) Perinatal olfactory learning in the domestic dog. *Chem Senses* 31:207–212 . <https://doi.org/10.1093/chemse/bjj020>
- Hepper PG, Wells DL, Millsopp S, Kraehenbuehl K, Lyn SA, Mauroux O (2012) Prenatal and early sucking influences on dietary preference in newborn, weaning, and young adult cats. *Chem Senses* 37:755–766 . <https://doi.org/10.1093/chemse/bjs062>
- Hernandez H, Serafin N, Terrazas AM, Marnet PG, Kann G, Delgadillo JA, Poindron P (2002) Maternal olfaction differentially modulates oxytocin and prolactin release during suckling in goats. *Horm Behav* 42:232–244 . <https://doi.org/10.1006/hbeh.2002.1812>
- Hersher L, Richmond JB, Moore AU (1963) Modifiability of the critical period for the development of maternal behavior in sheep and goats. *Behaviour* 20:311–320 . <https://doi.org/http://www.jstor.org/stable/4533036>
- Horrell I, Hodgson J (1992) The bases of sow-piglet identification. 1. The identification by sows of their own piglets and the presence of intruders. *Appl Anim Behav Sci* 33:319–327 . [https://doi.org/10.1016/S0168-1591\(05\)80069-3](https://doi.org/10.1016/S0168-1591(05)80069-3)
- Haupt KA (2002) Formation and dissolution of the mare-foal bond. *Appl Anim Behav Sci* 78:319–328 . [https://doi.org/10.1016/S0168-1591\(02\)00111-9](https://doi.org/10.1016/S0168-1591(02)00111-9)
- Hudson LC, Hamilton WP (1993) *Atlas of Feline Anatomy for Veterinarians*, 1st edn. W B Saunders, Philadelphia
- Hudson R, Distel H (1983) Nipple location by newborn rabbits: Behavioural evidence for pheromonal guidance. *Behaviour* 85:260–275 . <https://doi.org/10.1163/156853983X00255>
- Hudson R, Vodermyer T (1992) Spontaneous and odour-induced chin marking in domestic female rabbits. *Anim Behav* 43:329–336 . [https://doi.org/10.1016/S0003-3472\(05\)80228-3](https://doi.org/10.1016/S0003-3472(05)80228-3)

- 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 . <https://doi.org/10.1002/dev.20371>
- Hummel T, Schiessl C, Wendler J, Kobal G (1996) Peripheral electrophysiological responses decrease in response to repetitive painful stimulation of the human nasal mucosa. *Neurosci Lett* 212:37–40 . [https://doi.org/10.1016/0304-3940\(96\)12767-1](https://doi.org/10.1016/0304-3940(96)12767-1)
- Jacinto E, Szenczi P, Hudson R, Bánszegi O (2019) Olfactory discrimination between litter mates by mothers and alien adult cats: lump or split? *Anim Cogn* 22:61–69 . <https://doi.org/10.1007/s10071-018-1221-z>
- Jensen P (1986) Observations on the maternal behaviour of free-ranging domestic pigs. *Appl Anim Behav Sci* 16:131–142 . [https://doi.org/10.1016/0168-1591\(86\)90105-X](https://doi.org/10.1016/0168-1591(86)90105-X)
- Jesseau SA, Holmes WG, Lee TM (2009) Communal nesting and discriminative nursing by captive degus, *Octodon degus*. *Anim Behav* 78:1183–1188 . <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2009.07.037>
- Johnston RE, Bullock TA (2001) Individual recognition by use of odours in golden hamsters: the nature of individual representations. *Anim Behav* 61:545–557 . <https://doi.org/10.1006/anbe.2000.1637>
- Karlson P, Lüscher M (1959) “Pheromones”; a new term of a class of biologically active substances. *Nature* 183:55–56
- Keller M, Lévy F (2012) The main but not the accessory olfactory system is involved in the processing of socially relevant chemosignals in ungulates. *Front Neuroanat* 6:1–8 . <https://doi.org/10.3389/fnana.2012.00039>
- Kendrick KM, Da Costa APC, Broad KD, Ohkura S, Guevara R, Lévy F, Keverne EB (1997) Neural control of maternal behaviour and olfactory recognition of offspring. *Brain Res Bull* 44:383–395 . [https://doi.org/10.1016/S0361-9230\(97\)00218-9](https://doi.org/10.1016/S0361-9230(97)00218-9)
- Keverne E, Lévy F, Poindron P, Lindsay D (1983) Vaginal stimulation: An important determinant of maternal bonding in sheep. *Science* (80- ) 219:81–83 . <https://doi.org/10.1126/science.6849123>
- Laska M, Distel H, Hudson R (1997) Trigeminal perception of odorant quality in congenitally anosmic subjects. *Chem Senses* 22:447–456 . <https://doi.org/10.1093/chemse/22.4.447>

- Lent PC (1974) Mother-infant relationships in ungulates. En: Geist V, Walther F (eds) The Behaviour of Ungulates and its Relation to Management. IUCN New Series, Morges, pp 14–55
- Leon M (1974) Maternal pheromone. *Physiol Behav* 13:441–453 .  
[https://doi.org/10.1016/0031-9384\(74\)90098-5](https://doi.org/10.1016/0031-9384(74)90098-5)
- Lévy F, Poindron P, Le Neindre P (1983) Attraction and repulsion by amniotic fluids and their olfactory control in the ewe around parturition. *Physiol Behav* 31:687–692 .  
[https://doi.org/10.1016/S0031-9384\(83\)80004-3](https://doi.org/10.1016/S0031-9384(83)80004-3)
- Lévy F, Poindron P (1987) The importance of amniotic fluids for the establishment of maternal behaviour in experienced and inexperienced ewes. *Anim Behav* 35:1188–1192 . [https://doi.org/10.1016/S0003-3472\(87\)80175-6](https://doi.org/10.1016/S0003-3472(87)80175-6)
- Lévy F, Keller M, Poindron P (2004) Olfactory regulation of maternal behavior in mammals. *Horm Behav* 46:284–302 . <https://doi.org/10.1016/j.yhbeh.2004.02.005>
- Lévy F, Keller M (2009) Olfactory mediation of maternal behavior in selected mammalian species. *Behav Brain Res* 200:336–345 . <https://doi.org/10.1016/j.bbr.2008.12.017>
- Lindsay DR, Fletcher IC (1968) Sensory involvement in the recognition of lambs by their dams. *Anim Behav* 16:415–417 . [https://doi.org/10.1016/0003-3472\(68\)90033-X](https://doi.org/10.1016/0003-3472(68)90033-X)
- MacDonald DW (1985) The carnivores: order Carnivora. En: Brown RE, Macdonald DW (eds) *Social Odours in Mammals 2*. Clarendon Press, Oxford, pp 619–722
- MacDonald DW, Apps P, Carr GM, Kerby G (1987) Social dynamics, nursing coalitions and infanticide among farm cats, *Felis catus*. *Ethology* 28:1–66
- Macdonald DW, Yamaguchi N, Kerby G (2000) Group-living in the domestic cat: Its sociobiology and epidemiology. En: Turner DC, Bateson P (eds) *The Domestic Cat: The Biology of Its Behaviour*, 2a edn. Cambridge University Press, Cambridge, pp 95–115
- Maletínská J, Špinka M, Víchová J, Stěhulová I (2002) Individual recognition of piglets by sows in the early post-partum period. *Behaviour* 139:975–991 .  
<https://doi.org/10.1163/156853902320387927>
- Mateo JM (2006) Development of individually distinct recognition cues. *Dev Psychobiol* 48:508–519 . <https://doi.org/doi:10.1002/dev.20156>

- Meunier N, Rampin O (2017) The nuts and bolts of olfaction. En: Nielsen BL (ed) Olfaction in Animal Behaviour and Welfare. CABI, Oxfordshire, pp 1–15
- Mirmovitch V (1995) Spatial organisation of urban feral cats (*Felis catus*) in Jerusalem. Wildl Res 22:299–310 . <https://doi.org/10.1071/WR9950299>
- Miyazaki M, Yamashita T, Taira H, Suzuki A (2008) The biological function of cauxin, a major urinary protein of the domestic cat (*Felis catus*). En: Hurst JL, Beynon RJ, Roberts SC, Wyatt TD (eds) Chemical Signals in Vertebrates 11. Springer New York, New York, NY, pp 51–60
- Miyazaki T, Nishimura T, Yamashita T, Miyazaki M (2018) Olfactory discrimination of anal sac secretions in the domestic cat and the chemical profiles of the volatile compounds. J Ethol 36:99–105 . <https://doi.org/10.1007/s10164-017-0532-x>
- Moore CL (1981) An olfactory basis for maternal discrimination of sex of offspring in rats (*Rattus norvegicus*). Anim Behav 29:383–386 . [https://doi.org/10.1016/S0003-3472\(81\)80097-8](https://doi.org/10.1016/S0003-3472(81)80097-8)
- Mota-Rojas D, Orihuela A, Napolitano F, Mora-Medina P, Orozco-Gregorio H, Alonso-Spilsbury M (2018) Olfaction in animal behaviour and welfare. CAB Rev Perspect Agric Vet Sci Nutr Nat Resour 13:1–13 . <https://doi.org/10.1079/PAVSNR201813030>
- Mucignat-Caretta C, Redaelli M, Caretta A (2012) One nose, one brain: contribution of the main and accessory olfactory system to chemosensation. Front Neuroanat 6:1–9 . <https://doi.org/10.3389/fnana.2012.00049>
- Nielsen BL, Jezierski T, Bolhuis JE, Amo L, Rosell F, Oostindjer M, Christensen JW, McKeegan D, Wells DL, Hepper P (2015) Olfaction: An overlooked sensory modality in applied ethology and animal welfare. Front Vet Sci 2:1–3 . <https://doi.org/10.3389/fvets.2015.00069>
- Nowak R, Porter RH, Lévy F, Orgeur P, Schaal B (2000) Role of mother-young interactions in the survival of offspring in domestic mammals. Rev Reprod 5:153–163 . <https://doi.org/10.1530/ror.0.0050153>
- Nowak R, Poindron P (2006) From birth to colostrum: early steps leading to lamb survival. Reprod Nutr Dev 46:431–446 . <https://doi.org/10.1051/rnd:2006023>

- Ohkawa N, Hidaka T (1987) Communal nursing in the domestic cat, *Felis catus*. *J Ethol* 5:173
- Olazábal DE, Pereira M, Agrati D, Ferreira A, Fleming AS, González-Mariscal G, Lévy F, Lucion AB, Morrell JI, Numan M, Uriarte N (2013) Flexibility and adaptation of the neural substrate that supports maternal behavior in mammals. *Neurosci Biobehav Rev* 37:1875–1892 . <https://doi.org/10.1016/j.neubiorev.2013.04.004>
- Overall K (2013) Normal feline behavior and ontogeny: neurological and social development, signaling and normal feline behaviors. En: *Manual of Clinical Behavioral Medicine for Dogs and Cats*, 1st edn. Elsevier Health Sciences, Canada, pp 312–359
- Pageat P, Gaultier E (2003) Current research in canine and feline pheromones. *Vet Clin North Am - Small Anim Pract* 33:187–211 . [https://doi.org/10.1016/S0195-5616\(02\)00128-6](https://doi.org/10.1016/S0195-5616(02)00128-6)
- Patris B, Perrier G, Schaal B, Coureaud G (2008) Early development of filial preferences in the rabbit: implications of nursing- and pheromone-induced odour learning? *Anim Behav* 76:305–314 . <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2008.01.017>
- Pissonnier D, Thiery JC, Fabre-Nys C, Poindron P, Keverne EB (1985) The importance of olfactory bulb noradrenalin for maternal recognition in sheep. *Physiol Behav* 35:361–363 . [https://doi.org/10.1016/0031-9384\(85\)90309-9](https://doi.org/10.1016/0031-9384(85)90309-9)
- Poindron P (2005) Mechanisms of activation of maternal behaviour in mammals. *Reprod Nutr Dev* 45:341–351 . <https://doi.org/10.1051/rnd:2005025>
- Poindron P, Martin GB, Hooley RD (1979) Effects of lambing induction on the sensitive period for the establishment of maternal behaviour in sheep. *Physiol Behav* 23:1081–1087 . [https://doi.org/10.1016/0031-9384\(79\)90300-7](https://doi.org/10.1016/0031-9384(79)90300-7)
- Poindron P, Le Neindre P, Raksanyi I, Trillat G, Orgeur P (1980) Importance of the characteristics of the young in the manifestation and establishment of maternal behaviour in sheep. *Reprod Nutr Dev* 20:817–826
- Poindron P, Schmidt P (1985) Distance recognition in ewes and lambs kept permanently indoors or at pasture. *Appl Anim Behav Sci* 13:267–273 . [https://doi.org/10.1016/0168-1591\(85\)90050-4](https://doi.org/10.1016/0168-1591(85)90050-4)


- Poindron P, Lévy F, Krehbiel D (1988) Genital, olfactory, and endocrine interactions in the development of maternal behaviour in the parturient ewe. *Psychoneuroendocrinology* 13:99–125 . [https://doi.org/10.1016/0306-4530\(88\)90009-1](https://doi.org/10.1016/0306-4530(88)90009-1)
- Poindron P, Lévy F, Keller M (2007a) Maternal responsiveness and maternal selectivity in domestic sheep and goats: The two facets of maternal attachment. *Dev Psychobiol* 49:54–70 . <https://doi.org/10.1002/dev.20192>
- Poindron P, Terrazas A, de la Luz Navarro Montes de Oca M, Serafin N, Hernández H (2007b) Sensory and physiological determinants of maternal behavior in the goat (*Capra hircus*). *Horm Behav* 52:99–105 . <https://doi.org/10.1016/j.yhbeh.2007.03.023>
- Poindron P, Otal J, Ferreira G, Keller M, Guesdon V, Nowak R, Lé F (2010) Amniotic fluid is important for the maintenance of maternal responsiveness and the establishment of maternal selectivity in sheep. *Anim Anim Consort* 4:2057–2064 . <https://doi.org/10.1017/S1751731110001126>
- Pongrácz P, Szapu JS, Faragó T (2019) Cats (*Felis silvestris catus*) read human gaze for referential information. *Intelligence* 74:43–52 . <https://doi.org/10.1016/j.intell.2018.11.001>
- Porter RH, Fullerton C, Berryman JC (1973) Guinea-pig maternal-young attachment behaviour. *Z Tierpsychol* 32:489–495 . <https://doi.org/10.1111/j.1439-0310.1973.tb01118.x>
- Porter RH, Lévy F, Poindron P, Litterio M, Schaal B, Beyer C (1991) Individual olfactory signatures as major determinants of early maternal discrimination in sheep. *Dev Psychobiol* 24:151–158 . <https://doi.org/10.1002/dev.420240302>
- Price EO, Hutson GD, Price MI, Borgwardt R (1994) Fostering in swine as affected by age of offspring. *J Anim Sci* 72:1697–1701 . <https://doi.org/10.2527/1994.7271697x>
- 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 . <https://doi.org/10.1002/dev.20401>
- Romeyer A, Poindron P, Orgeur P (1994) Olfaction mediates the establishment of selective bonding in goats. *Physiol Behav* 56:693–700 . [https://doi.org/10.1016/0031-9384\(94\)90229-1](https://doi.org/10.1016/0031-9384(94)90229-1)
- Salazar I, Quinteiro PS (2009) The risk of extrapolation in neuroanatomy: The case of the



- mammalian vomeronasal system. *Front Neuroanat* 3:1–12 .  
<https://doi.org/10.3389/neuro.05.022.2009>
- Schultze-Westrum TG (1969) Social communication by chemical signals in flying phalangiers (*Petaurus breviceps papuanus*). En: Pfaffman C (ed) *Olfaction and Taste: Proceedings of the Third International Symposium*. Rockefeller University Press, New York, pp 268–277
- Semke E, Distel H, Hudson R (1995) Specific enhancement of olfactory receptor sensitivity associated with foetal learning of food odors in the rabbit. *Naturwissenschaften* 82:148–149 . <https://doi.org/10.1007/BF01177279>
- Terrazas A, Ferreira G, Lévy F, Nowak R, Serafín N, Orgeur P, Soto R, Poindron P (1999) Do ewes recognize their lambs within the first day postpartum without the help of olfactory cues? *Behav Processes* 47:19–29 . [https://doi.org/10.1016/S0376-6357\(99\)00045-5](https://doi.org/10.1016/S0376-6357(99)00045-5)
- Theis KR, Schmidt TM, Holekamp KE (2012) Evidence for a bacterial mechanism for group-specific social odors among hyenas. *Sci Rep* 2:1–8 .  
<https://doi.org/10.1038/srep00615>
- Thomas-Danguin T, Sinding C, Romagny S, El Mountassir F, Atanasova B, Le Berre E, Le Bon A-M, Coureaud G (2014) The perception of odor objects in everyday life: a review on the processing of odor mixtures. *Front Psychol* 5:1–18 .  
<https://doi.org/10.3389/fpsyg.2014.00504>
- Tschanz B (1962) Über die Beziehung zwischen Muttertier und Jungen beim Mufflon (*Ovis aries musimon*, Pall.). *Experientia* 18:187–190
- Turner DC (2014) Social organisation and behavioural ecology of free-ranging domestic cats. En: Turner DC, Bateson P (eds) *The Domestic Cat: The Biology of Its Behaviour*, 3rd edn. Cambridge University Press, Cambridge, pp 63–80
- Tyler SJ (1972) The behaviour and social organization of the new forest ponies. *Anim Behav Monogr* 5:87–196 . [https://doi.org/10.1016/0003-3472\(72\)90003-6](https://doi.org/10.1016/0003-3472(72)90003-6)
- Vitale Shreve KR, Udell MAR (2015) What’s inside your cat’s head? A review of cat (*Felis silvestris catus*) cognition research past, present and future. *Anim Cogn* 18:1195–1206 . <https://doi.org/10.1007/s10071-015-0897-6>

- von Keyserlingk MAG, Weary DM (2007) Maternal behavior in cattle. *Horm Behav* 52:106–113 . <https://doi.org/10.1016/j.yhbeh.2007.03.015>
- Wikmark G, Warren JM (1972) Delayed response learning by cage-reared normal and prefrontal cats. *Psychon Sci* 26:243–245 . <https://doi.org/10.3758/BF03328605>
- Wolski TR, Houpt KA, Aronson R (1980) The role of the senses in mare-foal recognition. *Appl Anim Ethol* 6:121–138 . [https://doi.org/10.1016/0304-3762\(80\)90064-4](https://doi.org/10.1016/0304-3762(80)90064-4)
- Wyatt TD (2003) Animals in a chemical world. En: Wyatt TD (ed) *Pheromones and Animal Behaviour. Communication by Smell and Taste*. Cambridge University Press, Cambridge, pp 1–22
- Wyatt TD (2010) Pheromones and signature mixtures: Defining species-wide signals and variable cues for identity in both invertebrates and vertebrates. *J Comp Physiol A* 196:685–700 . <https://doi.org/10.1007/s00359-010-0564-y>
- Xu F, Schaefer M, Kida I, Schafer J, Liu N, Rothman DL, Hyder F, Restrepo D, Shepherd GM (2005) Simultaneous activation of mouse main and accessory olfactory bulbs by odors or pheromones. *J Comp Neurol* 489:491–500 . <https://doi.org/10.1002/cne.20652>
- Yamane A, Doi T, Ono Y (1996) Mating behaviors, courtship rank and mating success of male feral cat (*Felis catus*). *J Ethol* 14:35–44 . <https://doi.org/10.1007/BF02350090>
- Yamazaki K, Beauchamp GK, Curran M, Bard J, Boyse EA (2000) Parent-progeny recognition as a function of MHC odortype identity. *Proc Natl Acad Sci U S A* 97:10500–10502 . <https://doi.org/10.1073/pnas.180320997>
- Żernicki B (1993) Learning deficits in lab-reared cats. *Acta Neurobiol Exp (Wars)* 53:231–236
- Żernicki B (1999) Visual discrimination learning under switching procedure in visually deprived cats. *Behav Brain Res* 100:237–244 . [https://doi.org/10.1016/S0166-4328\(98\)00135-1](https://doi.org/10.1016/S0166-4328(98)00135-1)

# Can but don't: olfactory discrimination between own and alien offspring in the domestic cat

Oxána Bánszegi<sup>1</sup>  · Elisa Jacinto<sup>2</sup> · Andrea Urrutia<sup>1</sup> · Péter Szenczi<sup>3</sup> · Robyn Hudson<sup>1</sup>

Received: 12 January 2017/Revised: 29 April 2017/Accepted: 16 May 2017  
© Springer-Verlag Berlin Heidelberg 2017

**Abstract** Mammalian maternal care usually comes at a large energetic cost. To maximize their fitness, mothers should preferentially care for their own offspring. However, the majority of studies of mother–offspring recognition have focused on herd- or colony-living species and there is little information on maternal discrimination in more solitary-living species. Olfaction has been found to play a major role in mother–offspring recognition across various taxa. Therefore, our aim was to study this in a species evolved from a solitary-living ancestor, the domestic cat. We asked whether cat mothers distinguish between their own and alien offspring when providing maternal care, and whether cat mothers use olfactory cues in the offspring discrimination process. Results of Experiment 1 showed that cat mothers do not discriminate between own and alien young when retrieving them to the nest. They treated own and alien young similarly with respect to latency and order of retrieval. However, the results of Experiments 2 and 3, where we used an olfactory habituation-discrimination technique, showed that mothers were able to distinguish between the odours of their own and alien kittens. We discuss what ecological and/or behavioural factors might influence a mother's decision

when faced with discriminating between own and alien young, and why mothers might not discriminate between them when they are able to do so. Our findings support the view that maternal care alone should not be used as a measure of offspring recognition, and equal maternal care of own and alien young should not be immediately interpreted as an inability to discriminate between them.

**Keywords** Domestic cat · *Felis silvestris catus* · Habituation-discrimination technique · Mother–offspring discrimination · Olfactory communication · Retrieval test

## Introduction

For mammalian mothers, maternal care comes at a large energetic cost; lactation in particular can nearly triple a mother's caloric requirements (Gittleman and Thompson 1988). Therefore, evolutionary theory suggests that to maximize their fitness, mothers should preferentially care for their own offspring (Hamilton 1964b) and thus should be able to recognize them. If a mother indiscriminately cares for both her own and unrelated offspring, this could elevate even further her energetic requirements, exposing her to greater risks of debilitation, injury or even death and thereby reducing her fitness and future fecundity (König et al. 1988; Clutton-Brock et al. 1989; Neuhaus and Pelletier 2001; Koivula et al. 2003). Also for the mother's own offspring, it can be costly for maternal care to be diverted to alien offspring, if as a result they do not receive the resources (e.g. milk or protection) needed for adequate growth and development (Fleming and Rauscher 1978; Horrell and Bennett 1981; Mappes et al. 1995; Andersen et al. 2011).

✉ Oxána Bánszegi  
oxana.banszegi@gmail.com

<sup>1</sup> Instituto de Investigaciones Biomédicas, Universidad Nacional Autónoma de México, AP 70228, CP 04510 Ciudad de México, Mexico

<sup>2</sup> Facultad de Medicina Veterinaria y Zootecnia, Universidad Nacional Autónoma de México, Av. Universidad 3000, CP 04510 Ciudad de México, Mexico

<sup>3</sup> Centro Tlaxcala de Biología de la Conducta, Universidad Autónoma de Tlaxcala, Km. 1.5 Carretera Tlaxcala-Puebla, CP 90062 La Loma Xicohtécatl, Mexico

Olfactory cues have been found to play an important role in mother–offspring recognition in a variety of mammals. The majority of these studies have focused on herd- or colony-living species which are usually synchronized, seasonal breeders, e.g. bats (Gustin and McCracken 1987), goats and sheep (review in Poindron et al. 2007), degus (Jesseau et al. 2008), pigs (Maletínská et al. 2002), dogs (Hepper 1994) and also humans (Porter et al. 1983; Kaitz et al. 1987), and where for mothers identifying their own young among the group is a daily, recurring task. In contrast, to our knowledge there is almost no study or available information on mother–offspring olfactory recognition in solitary-living species. This is understandable since mothers of solitary species are unlikely to encounter alien young and thus should rarely have to distinguish them from their own. We found only one study in the literature on the domestic cat. Ohkawa and Hidaka (1987) reported that it seems the mothers of this species do not have the ability to discriminate their own kittens from alien ones. However, this study was conducted under artificial laboratory conditions of extremely high animal density. Nevertheless, even in solitary species the ability to recognize kin can be important at later life stages, e.g. to avoid inbreeding (Bateson 1983; Pusey and Wolf 1996) and/or to be more tolerant during a reencounter or even to participate in cooperative behaviour (Hamilton 1964a, b; West et al. 2002). However, as mentioned above, it is rather difficult—almost impossible—to observe and compare a solitary mother’s behaviour with her own and with alien young under natural conditions.

Here we propose the domestic cat (*Felis silvestris catus*) as a model species to study mother–young olfactory communication in a carnivore evolved from a solitary-living ancestor (*Felis silvestris lybica*). Cats can be kept and experimented with under semi-natural free-ranging conditions, and mothers readily permit the handling and manipulation of newborn young by familiar caretakers (Hudson et al. 2009; Szenczi et al. 2016), thereby providing an exception to the difficulties in observing and conducting research with solitary carnivores. Although cats do not construct nests or dens, they are adept at hiding their kittens in refuges (referred to here as “nests”) providing protection from weather, predators and potentially infanticidal males (MacDonald et al. 1987; Pontier and Natoli 1999). The domestic cat is a seasonal breeder; females give birth synchronously to their litters in spring and sometimes to a second one at the end of summer. Litter size usually varies from 3 to 5 (Hall and Pierce 1934; Mellen 1993; Schmidt et al. 2007), although 1–10 kittens have also been reported (Jemmett and Evans 1977; Deag et al. 1987). The domestic cat is generally considered a facultatively solitary species; in low-density populations, adult females usually live alone (Spotte 2014). However, under high density or

laboratory conditions, nest sharing and communal rearing of kittens may also occur (Lawrence 1980; Feldman 1993), although under such conditions high rates of abortion and kitten mortality have been reported (Ohkawa and Hidaka 1987).

Even for a less social mammal like the cat, chemical cues are an important means of conspecific communication (Verberne and de Boer 1976; Wolski 1982). Cats have a variety of scent glands distributed over their body (cheeks, abdomen, paws, above the tail and near the anus; Feldman 1994; Ellis et al. 2013), and with these they frequently mark objects in their surroundings (Overall 2013). During conspecific encounters, cats routinely sniff each other’s faces and especially each other’s anogenital area (own observation). Cat mothers also sniff and lick their kittens upon entering the nest, focusing particularly on their anogenital area, at least in part to help them to eliminate (Rosenblatt 2010; Hart and Hart 2013). It therefore seems that chemical cues play an important role in the cats’ daily life and in the development of the mother–offspring relationship.

Here we studied two aspects of maternal discrimination in the domestic cat: firstly, whether cat mothers distinguish between their own and alien kittens, and second, whether cat mothers use olfactory cues in the discrimination process. Since it is known that in several species maternal selectivity develops rapidly—even within hours of giving birth (Porter et al. 1973; Hudson and Mullord 1977; Poindron et al. 2007)—we carried out our experiments at an early lactational age.

## General methods

### Study sites and animals

The 19 domestic cat mothers (12 mix breed, 4 Persian, 2 Bengal, 1 British short hair, age from 1 to 4 years) participating in this study were kept as pets in private homes in Mexico City and had recently given birth to their litters. We worked with mothers which had a litter size of at least 3 kittens (mean litter size:  $4.3 \pm 0.28$  SEM range from 3 to 7). All mothers had access to separate rooms within their homes to raise their offspring. Ten of them were free to leave the house and the garden at will, and the other 9 were kept indoors. Seventeen of them lived with other conspecifics in the same home. They were fed daily with commercial canned cat food and received regular treatment against parasites. Water, milk, dried cat food and sand boxes were always available. Owners were asked to provide the mothers with a commercial foam cat bed (oval,  $68 \times 57$  cm) placed within a large cardboard box ( $60 \times 80 \times 70$  cm) with a small floor-level opening ( $22 \times$

27 cm) as a nest. Kittens were weighed at birth and daily thereafter to check for normal growth. We performed 3 experiments as reported below. In all experiments, we tried to use same-age own and alien kittens, but as this was not always possible we set the maximum acceptable age difference between the two types of kittens at 3 days. Since not all the owners consented to all the tests, the sample sizes differed between the experiments. All the experiments were conducted in the mother's room, near her nest, by an experimenter who the mothers were familiar with.

All experimental trials were video recorded using a static high-definition wide-angle camera (GoPro 4 Session, GoPro Inc., CA, USA) for further analysis. Behavioural variables were coded using Solomon Coder (Péter 2015).

## Experiment 1: retrieval to the nest

### Methods

We conducted retrieval tests with 12 mothers (5 multiparous, 5 primiparous and 2 of unknown reproductive history). Each mother was used only once in a retrieval test. We used 2 of the mothers' own and 2 alien kittens in all trials. The test was performed when the older litter was 7 days old. When choosing the test kittens from the litters, we tried to match their sex and colour whenever possible. Alien kittens were transported together in a plastic container lined and covered with cloth from their own nest. Since cat mothers spend considerable time away from their offspring even at this age, and the kittens were kept warm and in the company of their sibling, they did not show apparent distress during transportation such as vocalizing (Hudson et al. 2015). Kittens were never transported for more than 15 min. The brief experimental separation of mothers and young did not appear to adversely affect the mothers' behaviour or the kittens' development.

Tests were performed at a time when the mother had spontaneously left the nest site and the room. One experimenter—with whom the mother was familiar—entered the room and placed in alternating order 2 alien and 2 own kittens approximately 1 m from the entrance of the nest in separated plastic containers (16 × 27 cm), leaving 25 cm between kittens (Fig. 1a). The containers were necessary to restrain the kittens since even at such an early age they are quite mobile and can crawl on flat surfaces. The rest of the test mother's own kittens were left in the nest. After the experimenter positioned the kittens in the containers, she walked to the farthest corner of the room and stayed there motionless. Within seconds, the kittens started emitting separation cries, which prompted the mothers to return quickly to the room. The test lasted until the mother retrieved all the kittens back to the nest, or for 5 min after



**Fig. 1** The three experimental situations. **a** Retrieval test setup. **b** Presentation of kittens' anogenital area. **c** Presentation of general kitten body odour on a cotton swab

the last retrieval, or for 5 min after the mother entered the room but retrieved no kittens. After the test, the kittens were returned to their proper nest.

We measured the latency, frequency and duration of the mothers investigating (sniffing) each kitten and the latency and order of retrieving kittens into the nest. Normally distributed data were analysed using linear mixed models (LMM) with mothers' identity as a random factor. Non-normally distributed and count data were analysed with generalized linear mixed models (GLMM) with Poisson error distribution and with mothers' identity as a random factor. *P* values were extracted by Wald Chi-square tests (type II). All statistical analyses were done using the program R, version 3.3.1 (R Core Team 2016), and all linear models were performed using the package *lme4* (Bates et al. 2015).

## Results and discussion

Kittens started to vocalize within seconds when placed individually in the plastic test containers. After entering the

room, the mothers almost immediately started sniffing the kittens (mean latency to sniff the first kitten:  $1.58 \text{ s} \pm 0.26 \text{ SEM}$ , mean latency to sniff all kittens:  $20.2 \text{ s} \pm 5.4 \text{ SEM}$ ) and continued to investigate them (mean duration of sniffing:  $6.53 \text{ s} \pm 0.95 \text{ SEM}$ ), even returning to each kitten several times (mean frequency of sniffing a kitten:  $3.36 \text{ s} \pm 0.40 \text{ SEM}$ ). However, we found no difference in mothers' behaviour toward own and alien kittens except mothers tended to investigate alien kittens earlier and longer (Table 1). These slight, yet significant differences in the latency and duration of the first examination of the two types of kittens suggest that upon entering the room, mothers noticed (perhaps by olfactory or vocal cues) there were unfamiliar kittens present and so they investigated those first.

However, 7 of the 12 mothers retrieved all 4 kittens, 2 only retrieved 2 kittens (in both cases 1 own and 1 alien kitten), and the other 3 mothers did not retrieve any. Thus, only the data for the 9 mothers retrieving kittens are given in Table 1. We found no significant difference in the latency to retrieve own and alien young (mean latency to retrieve a kitten:  $168.2 \text{ s} \pm 25.7 \text{ SEM}$ ) nor in the order to retrieve them (Table 1).

These results are consistent with the previous findings of Ohkawa and Hidaka (1987) that cat mothers do not discriminate between own and alien offspring; they retrieve them equally. Several studies have shown that mammalian mothers—including humans—allonurse and provide maternal care to offspring other than their own (Packer et al. 1992; reviews in Hayes 2000; König 2006; Hewlett and Winn 2014) and that this phenomenon is more common in litter-bearing mammals and carnivores compared to other taxonomic groups (Packer et al. 1992; MacLeod and Lukas 2014). Our findings on the domestic cat confirm these observations, as a generally solitary, litter-bearing carnivore.

This nevertheless raises the question whether mothers who provide nondiscriminative maternal care are in fact

able to distinguish between their own and alien offspring? Several studies have shown that although in some mammalian species mothers have the ability from an early lactational age to discriminate between own and alien young using olfactory cues, they do not do so when providing maternal care, e.g. in degus (Ebensperger et al. 2006; Jesseau et al. 2008), mice (Ostermeyer and Elwood 1983) and pigs (Maletínská et al. 2002). Therefore, in a second experiment we were interested to know whether cat mothers show similar behaviour, namely, are able to discriminate between own and alien offspring, and if yes, do they use olfactory cues to do so?

## Experiment 2: anogenital inspection

### Methods

#### *Habituation-discrimination technique*

In the second and third experiments, we used the olfactory habituation-discrimination technique, which was first used by Schultze-Westrum (1969) and subsequently by many others to test olfactory discrimination abilities in mammals (reviews in Halpin 1986; Todrank and Heth 2003) including human infants (Houston-Price and Nakai 2004). In the habituation-discrimination procedure, the test animal is presented with an odour (habituation odour) for either an extended period or over repeated trials. During this phase, the subject's interest in the odour should decrease due to habituation. Next, a different odour (test odour) is presented in the same way to the same test animal. If the subject is able to differentiate between the two types of odour, the time spent investigating the test odour increases compared to the previous habituation odour.

#### *Test procedure*

Thirteen cat mothers participated in this study (7 multiparous, 5 primiparous and 1 of unknown reproductive history). Eight of them had also participated in the first study. In each test, we presented 3 different kittens from the mother's own litter (habituation trials), followed by presentation of an alien kitten. During this second experiment, we presented kittens to the mothers which they were not able to see apart from the kittens' anogenital region, and which they were only allowed to sniff. The kittens were presented in the following way: the experimenter gently wrapped them individually in clean, unscented cloth in such a way that only their anogenital region was exposed (Fig. 1b). The experimenter presented each kitten's anogenital region to the mother, allowing her to sniff it. Each trial lasted until the mother turned her head away.

**Table 1** Results of statistical tests for behavioural variables in Experiment I: response of mothers to own versus alien kittens

Variable	Own	Alien	$\chi^2$	<i>P</i>
Sniff—latency	$29.5 \pm 10.2$	$10.9 \pm 3.14$	3.91	0.048*
Sniff—frequency	$3.2 \pm 0.59$	$3.5 \pm 0.54$	0.21	0.65
Sniff—duration	$5.5 \pm 1.27$	$7.6 \pm 1.44$	4.25	0.039*
Retrieve—latency	$152.4 \pm 40.0$	$199.8 \pm 42.3$	0.29	0.59
Retrieve—order	$2.2 \pm 0.24$	$2.7 \pm 0.26$	1.13	0.29

Response of mothers ( $n = 9$ ) to own and alien kittens (mean  $\pm$  SEM). *P* values were extracted by Wald Chi-square tests (type II) following linear mixed models. Detailed information on the statistical methods is given in the text

\* Statistically significant differences ( $\alpha = 0.05$ ).

Approximately 10 s elapsed between the trials to allow for changing the kittens. Sniffing was defined as the mother having her nose within 1 cm of the stimulus, with nostrils moving and whiskers directed forward towards the kitten. Each mother was used only once in this experiment.

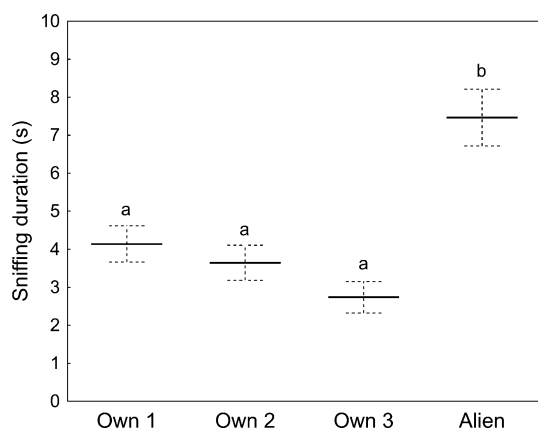
As in Experiment 1, we tried to match the sex and colour of the own and alien kittens whenever possible. The test was performed when the older litter was 8 days old. All kittens remained silent to the human ear during the tests. If the mother also participated in the previous or the following experiment (see below), we tried to use different own and alien kittens during the present experiment inasmuch as the litter sizes allowed.

Close-up videos of the mothers' faces were recorded using high-definition cameras (GoPro 4 Session) in narrow field-of-view settings placed approximately 50 cm from the animals' heads. We analysed the time the mothers sniffed in each trial, that is, how long the mothers investigated each stimulus kitten. Data were tested for normality with the Shapiro–Wilk test and with Levene's test for homoscedasticity. Data were analysed using repeated-measures analysis of variance (RM ANOVA) followed by Tukey HSD post hoc tests.

## Results and discussion

Mothers spent a decreasing amount of time sniffing their own kittens' anogenital region, but then sniffed significantly longer when we presented them with an alien kitten (RM ANOVA followed by Tukey HSD post hoc tests,  $F(3, 36) = 17.4$ ,  $P < 0.0001$ ; Fig. 2).

Results of Experiment 2 showed that the cat mothers could discriminate between own and alien kittens even though the kittens were apparently silent (at least for the



**Fig. 2** Time spent by cat mothers investigating kittens. Mean  $\pm$  SEM of the time (s) mothers ( $n = 13$ ) spent in olfactory investigation of own and alien kittens' anogenital region. Letters indicate significant differences ( $P < 0.05$ ) as reported by Tukey HSD post hoc tests following application of a repeated-measures ANOVA

human ear) and the mothers were only allowed to examine the kittens' anogenital region; the mothers sniffed an alien kitten's anogenital region significantly longer than their own kittens' anogenital region, suggesting that the alien kitten's scent was distinct from that of their own kittens. A further notable result of Experiment 2 was that during the first phase (habituation), the mothers sniffed their own 3 kittens for decreasing, but almost equal amounts of time. Perhaps this was because mothers have a general olfactory concept of their own litter as a whole, rather than of each kitten individually (see in mice: Ostermeyer and Elwood 1983). Since the current experiments were not designed to investigate the mechanism by which cat mothers discriminate between own and alien offspring, this question remains open for future research.

As in Experiment 2 we used live kittens, we cannot rule out the possibility that the mothers used cues other than smell to discriminate between own and alien kittens (e.g. visual: mothers might have recognized the anogenital regions of their own kittens, or have used ultrasonic vocalizations; Härtel 1975). We therefore conducted a third experiment in which we presented mothers only with (possible) kitten olfactory cues.

## Experiment 3: general body odour

### Methods

Eleven cat mothers participated in this experiment (7 multiparous, 3 primiparous and 1 of unknown reproductive history). Five of them had also participated in both previous experiments, and 3 had also participated in Experiment 2. Since no information is available on the development of the scent glands of young kittens, we collected whole body odour assuming that at least some parts of the kitten produce biologically relevant odours. The test was performed when the older litter was 9 days old. Each kitten was rubbed with a dry, sterile cotton swab stick (15 cm long; Deltalab S.L., Spain; Fig. 2c) 5 times on its back, stomach, axilla, anogenital area and on both sides of the face. The swab was then sealed in its cover and used within 10 min. As in the previous experiments, we tried to match kittens' age and sex whenever possible.

Similarly to Experiment 2, the experimenter presented one by one the first three swabs that had been rubbed on the mother's own but different kittens, followed by a swab that had been rubbed on an alien kitten, and allowed her to sniff each one (Fig. 1c). A trial lasted until the mother turned her head away. Approximately 5 s elapsed between the trials to allow changing the swabs. Each mother was used only once in this experiment. Video

recordings and data analysis were similar to the previous experiment.

## Results and discussion

Mothers spent a decreasing amount of time sniffing swabs that had been rubbed on their own kittens, but then sniffed significantly longer at the swab that had been rubbed on an alien kitten (RM ANOVA followed by Tukey HSD post hoc tests  $F(3, 30) = 8.67$ ,  $P < 0.001$ ; Fig. 3).

The results of Experiment 3 confirmed that cat mothers are indeed able to distinguish own from alien young using only olfactory cues. However, and perhaps surprisingly, in the habituation phase of Experiment 3 the mothers spent significantly longer sniffing the first cotton swab presented to them with their own kitten's smell than they did smelling their first kitten itself in the habituation phase of Experiment 2. We think that this might have been because the cotton swab itself was a novel object for them, or had a particular smell, and its novelty caused an increase in investigation time.

## General discussion

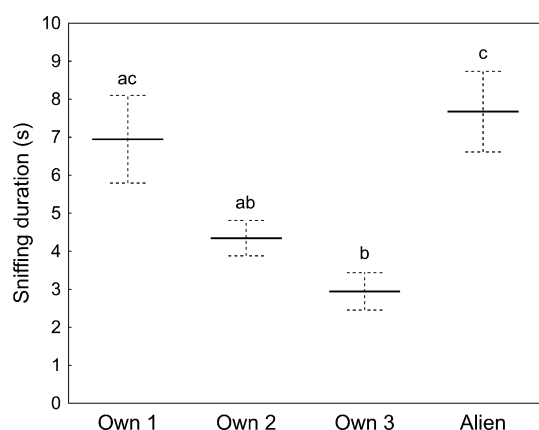
The results of Experiment 1 clearly show the cat mothers did not differentiate between own and alien young when retrieving them to the nest (consistent with Ohkawa and Hidaka 1987). However, this does not necessarily mean cat mothers cannot distinguish between own and alien young (Experiment 2) or that they may use olfactory cues to do so (Experiment 3; in contradiction to the conclusion of Ohkawa and Hidaka 1987). Our findings are consistent with previous reports on other mammalian species where

mothers did not discriminate between own and alien offspring when providing maternal care, but did discriminate when presented only with odour cues of the young (Ostermeyer and Elwood 1983; Maletínská et al. 2002; Ebensperger et al. 2006; Jesseau et al. 2008). In summary, our findings suggest cat mothers have the ability from an early lactational age to distinguish between the scent of their own and alien offspring, but in practice treat them equally.

So if mother cats have the ability, why didn't they distinguish between own and alien young in Experiment 1? Lack of differentiation could have been due to the vocalization of the kittens outside the nest, which would have several implications for a mother. The basic function of separation cries is to elicit attentiveness and trigger caregiving behaviour (Murray 1979; Newman 2007). Similarly to other species, in the domestic cat, kittens' vocalizations increase the probability of the mother returning to and retrieving the young into the nest (Haskins 1977, 1979; also in our experiment). Even in humans an infant's cry is such a strong stimulus that it can immediately activate certain regions of a mother's brain (Lorberbaum et al. 2002; Seifritz et al. 2003; Sander et al. 2007; De Pisapia et al. 2013) and cause physiological changes such as a rise in temperature of the mammary glands (Vuorenkoski et al. 1969). Therefore, the presence of a kitten crying near the nest might have had such a strong motivational effect on the mothers that it overrode other sensory cues and the mother's need to discriminate (Maletínská et al. 2002).

Here we would like to add a note. To explore further the effect a vocalizing kitten outside the nest has on cat mothers, we performed a preliminary test with 3 of the mothers several months later (when they had new litters) using a dummy "kitten" (an IKEA soft toy mouse, GOSIG MUS) in which we implanted a small wireless speaker. The dummy was placed inside the nest when the mothers gave birth to imbue it with the scent of the nest, and on post-natal day 7, at a time when the mother had voluntarily left the nest, we placed the dummy next to the nest and began a playback of pre-recorded kitten separation cries. All mothers ran to the nest site within seconds and sniffed the dummy. One mother immediately retrieved the dummy into the nest, another attempted to pick it up (although failed to retrieve it), and the third became very agitated, entered the nest and growled until we stopped the playback. Although anecdotal, these observations suggest that kittens' cries are such powerful stimuli for mother cats that they can trigger a retrieval response, even of an inanimate object.

From an ecological perspective, a kitten crying outside the nest might pose a threat to the whole litter by attracting predators or potentially infanticidal conspecifics and hence requires rapid intervention by the mother. As a solitary



**Fig. 3** Time spent by cat mothers investigating the cotton swabs. Mean  $\pm$  SEM of the time (s) mothers ( $n = 11$ ) spent in olfactory investigation of own and alien kitten-scented cotton swabs. Letters indicate significant differences ( $P < 0.05$ ) as reported by Tukey HSD post hoc tests following application of a repeated-measures ANOVA



animal, if a cat mother encounters a kitten outside her nest, it is most likely her own. Even if the mother detects that a kitten is not hers, it could be advantageous for her to rapidly retrieve—and therefore silence—any crying kitten outside her nest (Beecher 1991; Sherman et al. 1997). Mothers can perhaps also tolerate a certain level of error (misdirected feedings)—which seems to be the case particularly in polytocous mammals (Packer et al. 1992; Pusey and Packer 1994)—as long as their own progeny receive adequate maternal care (Beecher 1991). Finally, there is no negative feedback (Muul 1970) when a cat mother retrieves a kitten that is not her own, but only positive reinforcement—namely, the kitten becoming silent.

Horrell and Hodgson (1992) found sows spent twice as long sniffing alien piglets compared to their own and proposed this could have an adaptive function if spending more time to gather information could help an uncertain sow decide whether a piglet is hers. In the present study, the results of Experiments 2 and 3 showed that the mothers sniffed an alien kitten's anogenital region or whole body odour significantly longer than their own kittens', suggesting the alien kitten's odour was distinct from that of their own kittens. Even in Experiment 1, mothers were quicker to sniff alien kittens and sniffed them longer than their own kittens although this had no apparent effect on their retrieval behaviour.

The possible source of the odours which makes the kittens distinguishable could be intrinsic and/or extrinsic. One probable intrinsic source could be one or more of the kittens' scent glands. As we mentioned in the Introduction, cats have a variety of scent glands distributed over their body and they use these glands to mark objects in their environment, probably as a means of conspecific communication. However, beyond this almost nothing is known about the development or function of these scent glands, including to what extent they are involved in the mother–young recognition process. Since mothers did not differentiate between their own kittens' scents (Experiments 2 and 3), it suggests that the whole litter has a general scent rather than each kitten being individually distinguishable. Perhaps their scent glands do not even function (or do not fully function) at this early age, though in adults they might be used for individual recognition. An extrinsic source of such odours could be the mother herself. Since she licks the kittens frequently, perhaps she recognizes the scent of her own saliva on her kittens and discriminates it from an alien mother's scent on an alien kitten. Another possible source of extrinsic scent is that the kittens carry particles from their environment (nest site) which result in them smelling similar to each other as a litter, but different from alien litters from a different site.

To our knowledge, this is the first study to examine the existence of maternal offspring discrimination by means of

olfactory cues in a solitary carnivore. Other, highly social members of the carnivore family such as lions (Pusey and Packer 1994), seals (Fogden 1971) and domestic dogs (Hepper 1994) have already been studied in this respect, and it has been found that mothers in these species are able to distinguish between own and alien young, probably using olfactory cues. Since the domestic cat is considered a solitary species, in nature mothers will rarely find themselves in a situation where they must discriminate between own and alien young. Yet from an evolutionary perspective, it could be interesting to investigate whether this failure is a result of domestication or a general characteristic shared with the domestic cat's presumed wild ancestors (*F. silvestris lybica*, *F. silvestris silvestris*). Perhaps functionally relevant discrimination between own and alien young only occurs at a later age when offspring emerge from the nest (Holmes 1984), and the costs and benefits of discriminating have changed (Hayes et al. 2004). Even if mothers don't need to apply this ability during the lactational phase, it might be important at a later stage when they might reencounter their offspring, e.g. to avoid inbreeding (Pusey and Wolf 1996).

In conclusion, if a mammalian mother nurses and cares for her own and alien young in the same manner, this should not be immediately interpreted as an inability to discriminate between them (Holmes and Mateo 2007). We would also like to draw attention to the idea that maternal care (e.g. nursing or retrieval) alone should not be used as a measure of maternal recognition or discrimination of offspring (Jesseau et al. 2008, 2009). For a better understanding of the mother–offspring relationship, it is important to take into account in test design and the interpretation of the results of past and future studies that mothers can care for alien offspring even when they are capable of distinguishing them from their own.

Ethics approval: All applicable international, national and/or institutional guidelines for the care and use of animals were followed. Throughout the study, animals were kept and treated according to the Guide for the Care and Use of Laboratory Animals of the National Institutes of Health, USA, and the National Guide for the Production, Care and Use of Laboratory Animals, Mexico (Norma Oficial Mexicana NOM-062-200-1999), and with approval by the Institutional Committee for the Care and Use of Experimental Animals (CICUAE) of the Faculty of Veterinary Medicine and Animal Science of the UNAM. In addition, the animals were under regular supervision by two qualified veterinarians from the Veterinary Faculty, National University of Mexico, associated with our cat program. This article does not contain any studies with human participants performed by any of the authors.

**Acknowledgements** Financial support was provided by research grants from the Dirección General de Asuntos del Personal Académico, Universidad Nacional Autónoma de México (DGAPA-IN205513; IN212416), by a postdoctoral fellowship to O.B. from the Secretaría de Relaciones Exteriores, Mexico, and by two postgraduate fellowships to E. J. and A. U from the Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología, Mexico. We also thank Royal Canin® for generous support in maintaining our cat colony. We thank cat owners (Arturo Coyotecatl, Catherine Fiorella, Daniela Aldama, Gustavo Rosales, Gloria Alcázar, Ilse Franz, María Panfila and Verence Rodríguez) for allowing us repeated access to their homes and cats, and Carolina Rojas for excellent technical support. The funding agencies did not influence the conduct of the research or manuscript preparation in any way.

## References

- Andersen IL, Nævdal E, Bøe KE (2011) Maternal investment, sibling competition, and offspring survival with increasing litter size and parity in pigs (*Sus scrofa*). *Behav Ecol Sociobiol* 65:1159–1167. doi:10.1007/s00265-010-1128-4
- Bates D, Mächler M, Bolker B, Walker S (2015) Fitting linear mixed-effects models using lme4. *J Stat Softw* 67:1–48. doi:10.18637/jss.v067.i01
- Bateson P (1983) Optimal outbreeding. In: Bateson P (ed) *Mate Choice*. Cambridge University Press, Cambridge, pp 257–277
- Beecher MD (1991) Successes and failures of parent-offspring recognition in animals. In: Hepper PG (ed) *Kin recognition*. Cambridge University Press, Cambridge, pp 94–124
- Clutton-Brock TH, Albon SD, Guinness FE (1989) Fitness costs of gestation and lactation in wild mammals. *Nature* 337:260–262. doi:10.1038/337260a0
- De Pisapia N, Bornstein MH, Rigo P, Esposito G, De Falco S, Venuti P (2013) Gender differences in directional brain responses to infant hunger cries. *NeuroReport* 24:142. doi:10.1097/WNR.0b013e32835df4fa
- Deag JM, Lawrence CE, Manning A (1987) The consequences of differences in litter size for the nursing cat and her kittens. *J Zool* 213:153–179. doi:10.1111/j.1469-7998.1987.tb03687.x
- Ebensperger LA, Hurtado MJ, Valdivia I (2006) Lactating females do not discriminate between their own young and unrelated pups in the communally breeding rodent, *Octodon degus*. *Ethology* 112:921–929. doi:10.1111/j.1439-0310.2006.01251.x
- Ellis SLH et al (2013) AAFP and ISFM feline environmental needs guidelines. *J Feline Med Surg* 15:219–230. doi:10.1177/1098612X13477537
- Feldman HN (1993) Maternal care and differences in the use of nests in the domestic cat. *Anim Behav* 45:13–23. doi:10.1006/anbe.1993.1002
- Feldman HN (1994) Methods of scent marking in the domestic cat. *Can J Zool* 72:1093–1099. doi:10.1139/z94-147
- Fleming TH, Rauscher RJ (1978) On the evolution of litter size in *Peromyscus leucopus*. *Evolution* 32:45–55. doi:10.2307/2407409
- Fogden SCL (1971) Mother-young behaviour at Grey seal breeding beaches. *J Zool* 164:61–92. doi:10.1111/j.1469-7998.1971.tb01298.x
- Gittleman JL, Thompson SD (1988) Energy allocation in mammalian reproduction. *Am Zool* 28:863–875. doi:10.1093/icb/28.3.863
- Gustin MK, McCracken GF (1987) Scent recognition between females and pups in the bat *Tadarida brasiliensis mexicana*. *Anim Behav* 35:13–19. doi:10.1016/S0003-3472(87)80205-1
- Hall VE, Pierce GN (1934) Litter size, birth weight and growth to weaning in the cat. *Anat Rec* 60:111–124. doi:10.1002/ar.1090600113
- Halpin ZT (1986) Individual odors among mammals: origins and functions. *Adv Study Behav* 16:39–70. doi:10.1016/S0065-3454(08)60187-4
- Hamilton WD (1964a) The genetical evolution of social behaviour. I. *J Theor Biol* 7:1–16. doi:10.1016/0022-5193(64)90038-4
- Hamilton WD (1964b) The genetical evolution of social behaviour. II. *J Theor Biol* 7:17–52. doi:10.1016/0022-5193(64)90039-6
- Hart BL, Hart LA (2013) Normal and problematic reproductive behaviour in the domestic cat. In: Turner DC, Bateson P (eds) *The domestic cat: the biology of its behaviour*. Cambridge University Press, Cambridge, pp 27–36
- Härtel R (1975) Zur Struktur und Funktion akustischer Signale im Pflegesystem der Hauskatze (*Felis catus* L.). *Biol Zentbl* 94:187–204
- Haskins R (1977) Effect of kitten vocalizations on maternal behavior. *J Comp Physiol Psychol* 91:830–838. doi:10.1037/h0077362
- Haskins R (1979) A causal analysis of kitten vocalization: an observational and experimental study. *Anim Behav* 27:726–736. doi:10.1016/0003-3472(79)90008-3
- Hayes LD (2000) To nest communally or not to nest communally: a review of rodent communal nesting and nursing. *Anim Behav* 59:677–688. doi:10.1006/anbe.1999.1390
- Hayes LD, O’Byrne E, Christiansen AM, Solomon NG (2004) Temporal changes in mother-offspring discrimination in the prairie vole (*Microtus ochrogaster*). *Ethol Ecol Evol* 16:145–156. doi:10.1080/08927014.2004.9522643
- Hepper PG (1994) Long-term retention of kinship recognition established during infancy in the domestic dog. *Behav Process* 33:3–14. doi:10.1016/0376-6357(94)90056-6
- Hewlett BS, Winn S (2014) Allomaternal nursing in humans. *Curr Anthropol* 55:200–229. doi:10.1086/675657
- Holmes WG (1984) Ontogeny of dam-young recognition in captive Belding’s ground squirrels (*Spermophilus beldingi*). *J Comp Psychol* 98:246. doi:10.1037/0735-7036.98.3.246
- Holmes WG, Mateo JM (2007) Kin recognition in rodents: issues and evidence. In: Wolff JO, Sherman PW (eds) *Rodent societies: an ecological and evolutionary perspective*. The University of Chicago Press, Chicago, pp 216–228
- Horrell I, Bennett J (1981) Disruption of teat preferences and retardation of growth following cross-fostering of 1-week-old pigs. *Anim Prod* 33:99–106. doi:10.1017/S0003356100025253
- Horrell I, Hodgson J (1992) The bases of sow-piglet identification. 1. The identification by sows of their own piglets and the presence of intruders. *Appl Anim Behav Sci* 33:319–327. doi:10.1016/S0168-1591(05)80069-3
- Houston-Price C, Nakai S (2004) Distinguishing novelty and familiarity effects in infant preference procedures. *Infant Child Dev* 13:341–348. doi:10.1002/icd.364
- Hudson SJ, Mullord MM (1977) Investigations of maternal bonding in dairy cattle. *Appl Anim Ethol* 3:271–276. doi:10.1016/0304-3762(77)90008-6
- 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. doi:10.1002/dev.20371
- Hudson R, Rangassamy M, Saldaña A, Bánszegi O, Rödel HG (2015) Stable individual differences in separation calls during early development in cats and mice. *Front Zool* 12:S12. doi:10.1186/1742-9994-12-S1-S12
- Jemmett JE, Evans JM (1977) A survey of sexual behaviour and reproduction of female cats. *J Small Anim Pract* 18:31–37. doi:10.1111/j.1748-5827.1977.tb05821.x
- Jesseau SA, Holmes WG, Lee TM (2008) Mother-offspring recognition in communally nesting degus, *Octodon degus*. *Anim Behav* 75:573–582. doi:10.1016/j.anbehav.2007.06.015

- Jesseau SA, Holmes WG, Lee TM (2009) Communal nesting and discriminative nursing by captive degus, *Octodon degus*. *Anim Behav* 78:1183–1188. doi:10.1016/j.anbehav.2009.07.037
- Kaitz M, Good A, Rokem AM, Eidelman AI (1987) Mothers' recognition of their newborns by olfactory cues. *Dev Psychobiol* 20:587–591. doi:10.1002/dev.420200604
- Koivula M, Koskela E, Mappes T, Oksanen TA (2003) Cost of reproduction in the wild: manipulation of reproductive effort in the bank vole. *Ecology* 84:398–405. doi:10.1890/0012-9658(2003)084[0398:CORITW]2.0.CO;2
- König B (2006) Non-offspring nursing in mammals: general implications from a case study on house mice. In: Kappeler PM, Schaik CP (eds) *Cooperation in primates and humans*. Springer, Berlin, pp 191–205. doi:10.1007/3-540-28277-7\_11
- König B, Riester J, Markl H (1988) Maternal care in house mice (*Mus musculus*): II. The energy cost of lactation as a function of litter size. *J Zool* 216:195–210. doi:10.1111/j.1469-7998.1988.tb02425.x
- Lawrence CE (1980) Individual differences in the mother-kitten relationship in the domestic cat (*Felis catus*). Dissertation, University of Edinburgh
- Lorberbaum JP et al (2002) A potential role for thalamocingulate circuitry in human maternal behavior. *Biol Psychiatry* 51:431–445. doi:10.1016/S0006-3223(01)01284-7
- MacDonald DW, Apps PJ, Carr GM, Kerby G (1987) Social dynamics, nursing coalitions and infanticide among farm cats, *Felis catus*. *Adv Ethol* 28:1–66. doi:10.1016/0168-1591(88)90058-5
- MacLeod KJ, Lukas D (2014) Revisiting non-offspring nursing: allonursing evolves when the costs are low. *Biol Lett* 10:20140378. doi:10.1098/rsbl.2014.0378
- Maletínská J, Špinková M, Víchová J, Stěhulová I (2002) Individual recognition of piglets by sows in the early post-partum period. *Behaviour* 139:975–991. doi:10.1163/156853902320387927
- Mappes T, Koskela E, Ylonen H (1995) Reproductive costs and litter size in the bank vole. *Proc R Soc Lond (Biol)* 261:19–24. doi:10.1098/rspb.1995.0111
- Mellen JD (1993) A comparative analysis of scent-marking, social and reproductive behavior in 20 species of small cats (*Felis*). *Am Zool* 33:151–166. doi:10.1093/icb/33.2.151
- Murray AD (1979) Infant crying as an elicitor of parental behavior: an examination of two models. *Psychol Bull* 86:191–215. doi:10.1037/0033-2909.86.1.191
- Muul I (1970) Intra- and inter-familial behaviour of *Glaucomys volans* (Rodentia) following parturition. *Anim Behav* 18:20–25. doi:10.1016/0003-3472(70)90064-3
- Neuhaus P, Pelletier N (2001) Mortality in relation to season, age, sex, and reproduction in Columbian ground squirrels (*Spermophilus columbianus*). *Can J Zool* 79:465–470. doi:10.1139/z00-225
- Newman JD (2007) Neural circuits underlying crying and cry responding in mammals. *Behav Brain Res* 182:155–165. doi:10.1016/j.bbr.2007.02.011
- Ohkawa N, Hidaka T (1987) Communal nursing in the domestic cat, *Felis catus*. *J Ethol* 5:173–183. doi:10.1007/BF02349950
- Ostermeyer MC, Elwood RW (1983) Pup recognition in *Mus musculus*: parental discrimination between their own and alien young. *Dev Psychobiol* 16:75–82. doi:10.1002/dev.420160202
- Overall K (2013) Normal feline behavior and ontogeny: neurological and social development, signaling and normal feline behaviors. *Manual of clinical behavioral medicine for dogs and cats*, 1st edn. Elsevier Health Sciences, Canada, pp 312–359
- Packer C, Lewis S, Pusey A (1992) A comparative analysis of non-offspring nursing. *Anim Behav* 43:265–281. doi:10.1016/S0003-3472(05)80222-2
- Poindron P, Lévy F, Keller M (2007) Maternal responsiveness and maternal selectivity in domestic sheep and goats: the two facets of maternal attachment. *Dev Psychobiol* 49:54–70. doi:10.1002/dev.20192
- Pontier D, Natoli E (1999) Infanticide in rural male cats (*Felis catus* L.) as a reproductive mating tactic. *Aggress Behav* 25:445–449. doi:10.1002/(SICI)1098-2337(1999)25:6<445:AID-AB5>3.0.CO;2-K
- Porter RH, Fullerton C, Berryman JC (1973) Guinea-pig maternal-young attachment behaviour. *Z Tierpsychol* 32:489–495. doi:10.1111/j.1439-0310.1973.tb01118.x
- Porter RH, Cernoch JM, McLaughlin FJ (1983) Maternal recognition of neonates through olfactory cues. *Physiol Behav* 30:151–154. doi:10.1016/0031-9384(83)90051-3
- Péter A (2015) Solomon Coder: a simple solution for behavior coding (Version beta 15.11.19). <http://solomoncoder.com/>
- Pusey AE, Packer C (1994) Non-offspring nursing in social carnivores: minimizing the costs. *Behav Ecol* 5:362–374. doi:10.1093/beheco/5.4.362
- Pusey AE, Wolf M (1996) Inbreeding avoidance in animals. *Trends Ecol Evol* 11:201–206. doi:10.1016/0169-5347(96)10028-8
- R: A language and environment for statistical computing (2016) 3.3.1 R core team, Vienna, Austria
- Rollin BE, Kessel ML (1998) Guidelines for the treatment of animals in behavioural research and teaching. *Anim Behav* 55:251–257. doi:10.1006/ANBE.1997.0703
- Rosenblatt JS (2010) Behavioral development during the mother-young interaction in placental mammals: the development of behavior in the relationship with the mother. In: Hood KE, Halpern CT, Greenberg G, Lerner RM (eds) *Handbook of developmental science, behavior, and genetics*, 1st edn. Blackwell Publishing, Chichester, pp 205–233
- Sander K, Frome Y, Scheich H (2007) fMRI activations of amygdala, cingulate cortex, and auditory cortex by infant laughing and crying. *Hum Brain Mapp* 28:1007–1022. doi:10.1002/hbm.20333
- Schmidt PM, Lopez RR, Collier BA (2007) Survival, fecundity, and movements of free-roaming cats. *J Wildl Manag* 71:915–919. doi:10.2193/2006-066
- Schultz-Westrum TG (1969) Social communication by chemical signals in flying phalangids (*Petaurus breviceps papuanus*). In: Pfaffmann C (ed) *Olfaction and taste: proceedings of the third international symposium*, vol 3. Rockefeller University Press, New York, USA, pp 268–277
- Seifritz E et al (2003) Differential sex-independent amygdala response to infant crying and laughing in parents versus nonparents. *Biol Psychiatry* 54:1367–1375. doi:10.1016/S0006-3223(03)00697-8
- Sherman PW, Reeve HK, Pfennig DW (1997) Recognition systems. In: Krebs JR, Davies NB (eds) *Behavioural ecology: an evolutionary approach*, 4th edn. Blackwell Science, Oxford, pp 69–96
- Spotte S (2014) *Free-ranging cats: behavior, ecology, management*, 1st edn. Wiley, Chichester
- Szenczi P, Bánszegi O, Urrutia A, Faragó T, Hudson R (2016) Mother-offspring recognition in the domestic cat: kittens recognize their own mother's call. *Dev Psychobiol* 58:568–577. doi:10.1002/dev.21402
- Todrank J, Heth G (2003) Odor-genes covariance and genetic relatedness assessments: rethinking odor-based “recognition” mechanisms in rodents. *Adv Study Behav* 32:77–130. doi:10.1016/S0065-3454(03)01002-7
- Verberne G, de Boer J (1976) Chemocommunication among domestic cats, mediated by the olfactory and vomeronasal senses. *Z Tierpsychol* 42:86–109. doi:10.1111/j.1439-0310.1976.tb00958.x
- Vuorenkoski V, Wasz-Höckert O, Koivisto E, Lind J (1969) The effect of cry stimulus on the temperature of the lactating breast

- 
- of primipara. A thermographic study. *Experientia* 25:1286–1287. doi:[10.1007/BF01897502](https://doi.org/10.1007/BF01897502)
- West SA, Pen I, Griffin AS (2002) Cooperation and competition between relatives. *Science* 296:72–75. doi:[10.1126/science.1065507](https://doi.org/10.1126/science.1065507)
- Wolski TR (1982) Social behavior of the cat. *Vet Clin North Am Small Anim Pract* 12:693–706. doi:[10.1016/S0195-5616\(82\)50113-1](https://doi.org/10.1016/S0195-5616(82)50113-1)



# Olfactory discrimination between litter mates by mothers and alien adult cats: lump or split?

Elisa Jacinto<sup>1</sup> · Péter Szenczi<sup>2</sup> · Robyn Hudson<sup>3</sup> · Oxána Bánszegi<sup>3</sup>

Received: 15 August 2018 / Revised: 3 October 2018 / Accepted: 21 October 2018  
© Springer-Verlag GmbH Germany, part of Springer Nature 2018

## Abstract

Mother cats can discriminate between their own and alien kittens using kittens' body odour. Here we ask whether they can also distinguish between body odours of kittens from the same litter. We conducted three experiments using the habituation–dishabituation technique with the odour of 1- and 7-week-old kittens of both sexes. In Experiment 1, we found no evidence that mothers discriminated among their own kittens of either age when presented three times with the odour of one individual (habituation trials) and then with the odour of a different individual (dishabituation or discrimination trial), even when the donor kittens were of different sex. In Experiment 2, alien adults of both sexes distinguished between 7 but not between 1-week-old litter mates. In Experiment 3, mothers distinguished between unknown litter mates in a similar and age-dependent manner to the animals of Experiment 2. We conclude that litter mates possess individual odour signatures that can be discriminated by adult cats, that these cues take some time to develop, but are not discriminated by their own mother, at least not during the pre-weaning period. Mothers possibly perceive and respond to a learned “nest”/litter odour shared by all litter mates or categorize the individual odours of their kittens as belonging to an “own kitten” category. That mothers did not discriminate between the odours of their own kittens but did so between individual kittens of alien litters suggests that different levels of processing olfactory information exist in mothers' ability to cognitively partition and differentially respond to such odours.

**Keywords** Domestic cat · *Felis silvestris catus* · Habituation–dishabituation technique · Individual recognition · Odour discrimination · Olfaction

## Introduction

For many mammals, olfaction undoubtedly plays an important part in the regulation of mother–young relations. This has been shown in numerous studies across a range of taxa and functional contexts (Arteaga et al. 2013; Corona and Lévy 2015; Lévy and Nowak 2017). One of the best studied of these contexts is the ability of mothers to discriminate between own and alien young using olfactory cues—along with other cues—enabling them to allocate costly maternal care preferentially to their own offspring (Hamilton 1964). In many cases mothers appear able to distinguish between own and alien young by scent soon after birth, demonstrating both their ability to rapidly learn the distinctive odour of their own offspring and that the young possess distinctive odour signatures enabling such discrimination from an early age; e.g. in ungulates (review in Poindron et al. 2007), rodents (Yamazaki et al. 2000; Jesseau et al. 2008), bats (Gustin and McCracken

---

✉ Robyn Hudson  
rhudson@biomedicas.unam.mx

✉ Oxána Bánszegi  
oxana.banszegi@gmail.com

Elisa Jacinto  
elijamon@yahoo.com

Péter Szenczi  
peter.szenczi@gmail.com

<sup>1</sup> Facultad de Medicina Veterinaria y Zootecnia, Universidad Nacional Autónoma de México, Mexico, Mexico

<sup>2</sup> Present Address: Unidad Psicopatología y Desarrollo, Instituto Nacional de Psiquiatría Ramón de la Fuente Muñiz, Mexico, Mexico

<sup>3</sup> Instituto de Investigaciones Biomédicas, Universidad Nacional Autónoma de México, Mexico, Mexico

1987), carnivores (Hepper 1994; Bánszegi et al. 2017), and humans (Porter and Moore 1981; Porter et al. 1983a; Kaitz et al. 1987; Roberts and Eryaman 2017).

However, less attention has been given to the question whether in polytocous species bearing litters of altricial young, mothers discriminate among members of the same litter using olfactory cues. This could function to allow mothers to allocate care preferentially to particular individuals or categories of individuals. One indication of this is evidence that in several rodent species mothers discriminate between male and female young and allocate more care such as anogenital licking to males (Moore 1981; Moore and Samonte 1986; Clark et al. 1989; Koskela et al. 2009). In ground squirrels (*Spermophilus beldingi*), using chromatography and behavioural sniffing tests by conspecifics, it has been found that juvenile litter mates possess distinctive odour signatures by the time they emerge from the burrow (around postnatal day 25; Mateo 2006). Thus, if individual young, even from the same litter, possess unique odour types, mothers are possibly able to discriminate among them using such cues, at least at some period during development.

The domestic cat (*Felis silvestris catus*) provides a good opportunity to investigate this further. Adult cats use chemical communication in the regulation of various aspects of their social lives; they possess a variety of odiferous skin glands, they display various marking behaviours associated with depositing the products of these as well as urine and faeces in their environment (Verberne and de Boer 1976; Wolski 1982; Feldman 1994; Crowell-Davis et al. 2004; Overall 2013), and they can discriminate between individual conspecifics based on the odours of the secretions of such glands (e.g. Miyazaki et al. 2018). Furthermore, in a previous study we found that mother cats can distinguish between the odours of their own and alien kittens, although this ability is not necessarily reflected in selective maternal care since we found that cat mothers retrieve own and alien kittens into their nest with the same frequency and latency (Bánszegi et al. 2017).

The aim of the present study was therefore to investigate whether mother cats are able to distinguish between the body odour of individual kittens from the same litter. Since our previous work showed that mothers' true discriminative abilities can be masked or overridden by the kittens' behaviour (e.g. vocalization) and/or by mothers' motivational state (Bánszegi et al. 2017), in the present study we used only olfactory cues from the kittens to test mothers' discriminatory abilities and behaviour. Additionally, we tested the response of alien adult male and female cats to see whether they would discriminate between body odour of kittens from the same litter so as to exclude possible confounding motivational factors of the mothers.

## General methods

### Study sites and animals

Adults and kittens were mixed breed domestic cats except for one adult Maine Coon and three adult British Shorthair. Details of sample sizes, reproductive status and age of adults, and the number of odour-donor kittens are given for each of the three experiments below. All were pets kept in private homes in Mexico City. Adult responders were tested in their home environment in a room that was familiar to them, and with informed consent of their owners. All tests were conducted when the kittens were 1- and 7-weeks old; the latter is during the weaning period, just before the kittens were given away as pets. We chose to test the cats' response to 1-week-old kitten odours because in our previous study we found that even at this early age the mothers were able to distinguish between odours of own and alien kittens. We included the later age to maximize the possibility that kittens had acquired individual body odours (olfactory "signatures"), that mothers could have learned to discriminate these, and even alien cats with no prior contact with the kittens might also be able to do so.

### Olfactory testing

To test adult cats' response to the body odour of individual litter mates we used the olfactory habituation–dishabituation technique, a well-established method to test olfactory discrimination ability in mammals [reviews in Halpin (1986), Todrank and Heth (2003); see also Jesseau et al. (2008)] and as we previously used (Bánszegi et al. 2017). In this procedure the test animal is presented with an odour (habituation odour) for either an extended period or across repeated trials. During this phase the subject's attention to the odour, e.g. typically time spent sniffing it, should decrease due to habituation. Next, a different odour (dishabituation odour) is presented in the same way to the same test animal. If the subject is able to distinguish between the two types of odour stimuli, the time spent sniffing the new (dishabituation) odour will be greater compared to the previous presentation of the habituation odour. Thus, in the present study the subjects, either the kittens' own mother or alien adult cats, were presented 3 times with 3 samples of whole body odour from the same kitten collected on 3 different 15-cm-long dry, sterile cotton swabs (Deltalab S.L., Spain), and then with an odour sample from a different but same ("same-sex" condition), or opposite-sex ("different-sex" condition) kitten from the same litter (see details for each experiment below). Since to our knowledge no information is available on the

development of scent glands in young kittens, we collected whole body odour assuming at least some parts of a kitten's body might produce individual, biologically relevant odours. Separate swabs were used for each trial from each donor kitten. Odour samples were collected by rubbing swabs in a standardized manner each 5 times across both sides of the donor kitten's face, back, axilla, ventrum and anogenital area. The swabs were then returned to their airtight plastic covers. In Experiment 1 in which mothers were tested with odours of their own kittens the swabs were used within 10 min of odour collection. In Experiments 2 and 3 in which adult cats were tested with the odour of alien kittens the swabs were usually used within 30 min of collection but not later than 1 h. During transport the swabs were placed in an insulated bag containing an ice-pack.

The tests were performed by an experimenter familiar to the cats and in the presence of an assistant who filmed the procedure in a standardized manner holding a video camera approximately 150 cm from the animal's head. The cats were presented with the swabs while unrestrained on a table or on the floor, with each swab held immediately in front of, but not touching, their nostrils. The animals were unrestrained to avoid struggling behaviour from affecting olfactory inspection of the swabs as well as possible influence of the handler.

## Behavioural analysis

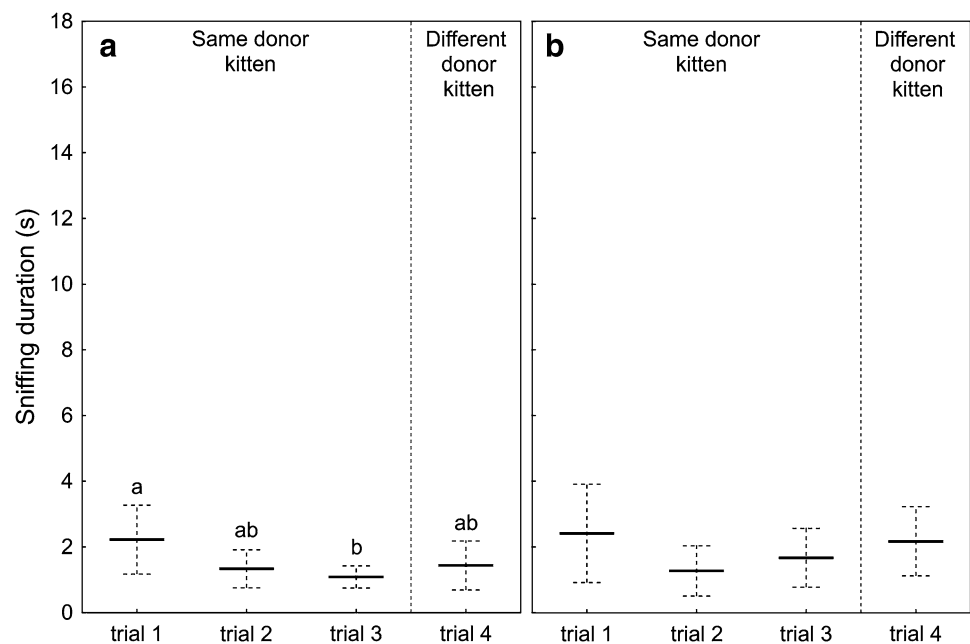
For each trial the duration of sniffing was defined as the cat having its nose within 1 cm of the tip of the swab accompanied by movement of the nostrils and often with whiskers directed forward [see Fig. 1 in Bánszegi et al. (2017)]. The

trial ended when the cat turned its head away. Approximately 5 s elapsed between trials while the swabs were changed. All trials were video recorded with a high-definition camera (Sony HDR-CX405) for further analysis. Behavioural variables were coded using Solomon Coder (Péter 2015). To assess inter-rater reliability, 128 of the total 644 trials (20%) were randomly chosen and analysed by two of the experimenters, blind to the type of trial. We calculated the intraclass correlation coefficient (ICC) using the R package *irr* (Gamer et al. 2012) and obtained  $R_{ICC}=0.836$  which is considered very good agreement.

## Data treatment and statistical analysis

Responder cats sometimes became distracted, did not respond to the odour stimuli in any visible manner, or walked away from the setting of the experiment, resulting in unequal numbers of subjects across conditions and age classes. Statistical analyses were performed using the software Statsoft STATISTICA 10.0 (IBM Corp. 2011). All data were log-transformed and tested for normality of distribution using Shapiro–Wilk tests and with Levene's test for homoscedasticity. We performed repeated measures-analyses of variance (RM ANOVA) followed by Tukey HSD post hoc tests in the case of significance. An alpha of  $<0.05$  was taken as the level of significance.

**Fig. 1** Time spent by cat mothers sniffing cotton swabs with odours from two kittens from their own litter (trials 1–3 with swabs from the same kitten, trial 4 with a swab from a different kitten): **a** when the donor kittens were of the same sex ( $n=16$  mothers), and **b** when the different kitten was of the opposite sex ( $n=14$  mothers). Means  $\pm 0.95$  CI. Different letters indicate significant differences among trials ( $P<0.05$ ) as reported by Tukey HSD post hoc tests following application of a repeated-measures ANOVA



## Experiment 1: olfactory discrimination by mothers between kittens of their own litter

Since in a previous study (Bánszegi et al. 2017) we found that mothers could discriminate between own and alien kittens using only olfactory cues, here we asked whether they could also distinguish between odours of individual members of their own neonatal and weanling litters.

### Methods

Nine primiparous and eight multiparous mothers from 1 to 5 years of age were tested in this experiment. One week after their kittens were born, 15 mothers were successfully tested in the “same-sex” condition and 13 in the “different-sex” condition. Similarly, on the 7th week after the kittens were born, 16 mothers were tested in the “same-sex” condition and 14 in the “different-sex” condition. Approximately equal numbers of male and female kittens were used in each of the conditions and the order of presenting the two conditions was balanced across mothers.

### Results and discussion

When testing the odours of 1-week-old kittens, analysis of the data from the “same-sex” condition showed a significant difference in the mothers’ sniffing duration across the 4 trials (RM ANOVA:  $F(3, 42) = 6.71, P = 0.0008$ ). Tukey post hoc tests reported significant habituation across the 3 trials from the same kitten, but no dishabituation in response to the odour from a different kitten. In the “different-sex” condition the results were similar. Although we found a significant difference in sniffing time across the 4 swabs ( $F(3, 36) = 4.11, P = 0.013$ ), the post hoc tests reported a significant decrease in sniffing time indicating habituation only between the first and the remaining three trials and thus no indication of dishabituation in the fourth trial.

The same pattern was seen in the mothers’ response to their 7-week-old kittens’ odours. In the “same-sex” condition, RM ANOVA reported a significant difference in sniffing duration across the 4 trials ( $F(3, 45) = 3.84, P = 0.016$ ), and Tukey post hoc tests reported a significant decrease in sniffing time between the first and third swab indicating habituation to these same-kitten stimuli. However, as before, no significant difference was found between the sniffing duration of the third swab and the fourth swab from a different kitten contrary to the expected effect of dishabituation in response to the odour of a different kitten

(Fig. 1a). In the “different-sex” condition no significant difference in the duration of sniffing was found across the four trials ( $F(3, 39) = 2.34, P = 0.09$ ; Fig. 1b).

In summary, the results of this experiment did not provide evidence that mother cats distinguish among their kittens from the same litter using olfactory cues, and even when the kittens were close to weaning age and were of different sex; that is, following the third trial habituation phase we did not observe a significant increase in the duration of sniffing in response to the new, “dishabituation” odour from a different litter mate.

There are at least five explanations for this result. First, kittens at the young ages tested here may not yet have developed distinctive individual odours enabling mothers to discriminate among them, perhaps because the various skin glands used by the cat for chemical communication had not yet matured (cf. Feldman 1994; Miyazaki et al. 2018). Second, the kittens may have acquired a common “nest” or litter odour with which the mothers were familiar and to which to some extent they were already habituated before the start of testing. Thus, any distinction in the odour of the different kitten presented on the fourth trial was possibly “masked” by the overall litter odour and provided no new information of relevance to the mothers. Third, it could have been a form of phenotype matching in which mothers perceived some correspondence between their own odour and that of their kittens (Halpin 1991). Fourth, mothers might have learned the individual odours of each of their kittens but grouped these together into one category of “own kittens”, resulting in reduced interest in distinguishing between them (cf. Porter and Moore 1981). And finally, there is the possibility that the method of testing was not sufficiently sensitive to detect mothers’ ability to distinguish between their individual kittens.

To begin to investigate these possibilities we conducted a second experiment in which we tested the response of alien, non-maternal cats to the odours of litter mates, using the same habituation–dishabituation paradigm.

## Experiment 2: olfactory discrimination between litter mates by alien adults

By testing alien adults with no prior contact with the donor kittens we aimed to examine the possibility that the kittens indeed have individually distinct odour signatures when not masked by the possible maternal behaviour mentioned above. If the case, it would mean whereas mothers lump the odours of their own kittens—by whatever mechanism—into one “own kitten” category, alien cats should distinguish between the odours of individual litter mates.



## Methods

A total of 33 adult cats from 1 to 9 years of age (18 females, one sexually intact, and 15 males, two sexually intact) were tested using donor kittens from four litters. The paradigm was the same as for Experiment 1; that is, when the kittens were 1-week-old body odour was collected from them, and unfamiliar adult cats were tested in the “same-sex” condition ( $n = 19$ ) and “different-sex” condition ( $n = 17$ ). The procedure was repeated when the kittens were 7 weeks old and 23 adult cats were tested in both conditions. Approximately equal numbers of male and female kittens were used as scent donors in each of the conditions and the order of presenting the two conditions was balanced across the adult responders.

## Results and discussion

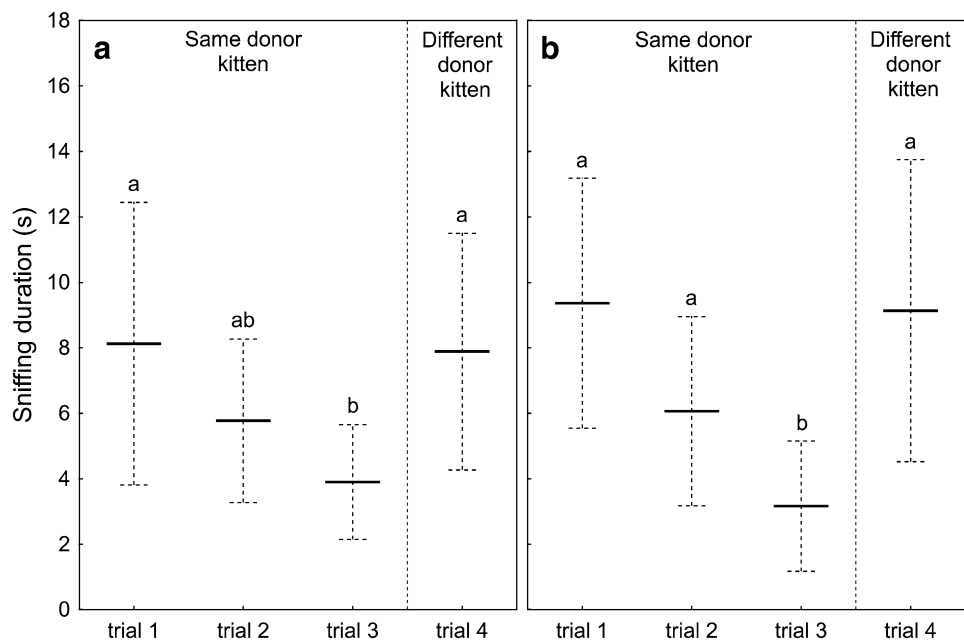
As for the mothers in Experiment 1, when alien adults were presented with swabs from 1-week-old kittens they sniffed these briefly for several seconds and showed a significant difference in duration of sniffing across the four swabs in both the “same-sex” and “different-sex” conditions ( $F(3, 54) = 3.14, P = 0.032$  and  $F(3, 48) = 4.45, P = 0.008$ , respectively). Tukey post hoc tests reported a significant decrease in the duration of sniffing of the first swab compared to the subsequent swabs, indicating habituation. However, in neither of the conditions was a significant difference in the duration of sniffing between the third and fourth (different kitten) trials observed, that is, no evidence was found for discrimination between the odour of litter mates at this early age.

In contrast, the adult cats’ behaviour was different in response to swabs from 7-week-old kittens. As shown in Fig. 2, in both the “same-” and “different-sex” conditions the adult responders sniffed the swabs in general for around 6–8 s, and so considerably longer than the mothers in Experiment 1 in response to kittens of the same age, although with greater variance. In the “same-sex” and “different-sex” condition RM ANOVAs reported a significant difference in sniffing duration across the four trials ( $F(3, 66) = 4.26, P = 0.008$  and  $F(3, 66) = 12.2, P = 0.0001$ , respectively), with Tukey post hoc tests reporting a significant decline in the duration of sniffing indicating habituation across trials 1 and 3. However, and in contrast to the results from week 1, for both conditions Tukey post hoc tests reported a significant increase in sniffing duration between trials 3 and 4, indicating dishabituation and thus discrimination between the odours of litter mates (Fig. 2).

In summary, the results of the two conditions provide evidence that adult cats with no experience of the body odour of kittens (other than of their own siblings during early development) can discriminate among individual litter mates, at least when these have reached 7 weeks of age. This was the case despite the heterogeneity of the responding adults in terms of sex, age, and reproductive status (gonadally intact or neutered).

Based on the findings of the present experiments we can tentatively conclude that adult cats can distinguish between the body odours of alien litter mates, although apparently not when these are 1 week old, and that they do not need previous experience of the kittens to do so. This suggests that with the approach of weaning, kittens have developed individual odour signatures and that the

**Fig. 2** Time spent by male and female adult cats sniffing cotton swabs with odour from two kittens from alien litters (trials 1–3 with swabs from the same kitten, trial 4 with a swab from a different kitten from the same litter): **a** when the donor kittens were of the same sex ( $n = 23$  adults), and **b** when the different kitten was of the opposite sex ( $n = 23$  adults). Means  $\pm 0.95$  CI. Different letters indicate significant differences among trials ( $P < 0.05$ ) as reported by Tukey HSD post hoc tests following application of a repeated-measures ANOVA



habituation–dishabituation technique used here is adequate to demonstrate this. In addition, the present results suggest the lack of discrimination among individual kitten odours by the mothers in Experiment 1 may indeed have been because (1) of the mothers’ familiarity with a common nest or litter odour and this deflecting their attention from individual differences, or similarly (2) by mothers perceiving a correspondence between their own and their kittens’ odour, or (3) mothers having learned the individual odours of each of their kittens and grouped these together into one category of “own kitten”.

### Experiment 3: olfactory discrimination by mothers between kittens from alien litters

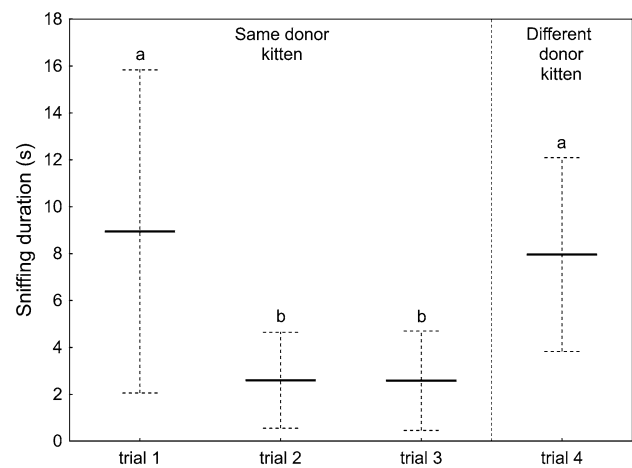
To further investigate these possibilities, that is, that mothers’ familiarity with some form of common litter odour, phenotype matching, or categorization of individuals’ odours as “own kittens” reduced mothers’ motivation to discriminate among their kittens, we conducted a third experiment using alien litter mates as odour donors.

#### Methods

We tested 12 mothers from 1 to 3 years of age, 6 primiparous, 6 multiparous, using kittens from 8 litters. Using the same paradigm as in Experiments 1 and 2, we tested the response of mothers to the body odours of individual kittens from alien litters, but only used the “same-sex” condition ( $n = 10$  with 1-week-old kittens’ odour,  $n = 11$  with 7-week-old kittens’ odour). Approximately equal numbers of male and female kittens were tested. We used only one condition after finding in Experiment 2 that the sex of the different individuals in trial 4 had little apparent effect on the outcome and because of the difficulty in obtaining parallel mothers and alien litters of similar age and sex composition to implement both the “same-sex” and “different-sex” conditions. We tried to collect scent from kittens which were of the same age as the mothers’ own kittens, but as this was not always possible we set the maximum acceptable age difference between the kittens to 3 days.

#### Results and discussion

When mothers were presented with swabs from 1-week-old alien kittens they sniffed them for several seconds but showed no significant difference in the duration of sniffing between any of the swabs ( $F(3,27) = 1.76$ ,  $P = 0.18$ ). However, as shown in Fig. 3, when the mothers were presented with swabs from 7-week-old alien litter mates, they sniffed the swabs for around 4–10 s, and so considerably longer



**Fig. 3** Time spent by cat mothers sniffing cotton swabs with odour from two siblings from alien litters (trials 1–3 with swabs from the same kitten, trial 4 with a swab from a different kitten from the same litter). Donor kittens were males and females but of the same sex across the four trials ( $n = 11$  mothers), means  $\pm 0.95$  CI. Different letters indicate significant differences among trials ( $P < 0.05$ ) as reported by Tukey HSD post hoc tests following application of a repeated-measures ANOVA

than the mothers in Experiment 1, although with large variance. Furthermore, a RM ANOVA reported a significant difference in sniffing duration across the four trials ( $F(3, 30) = 11.7$ ,  $P = 0.0001$ ) and with Tukey post hoc tests reporting significant differences between trials 1 versus 2 and 3 (indicating habituation) and between trials 3 and 4 (indicating discrimination).

The results confirm those of Experiment 2 showing that adult cats can discriminate among weanling litter mates using individuals’ body odour alone. Since this was the case for mothers when presented with body odour of alien kittens of the same age as their own litters, the results also support the interpretation of the negative finding of Experiment 1 that mothers did not distinguish among their own young possibly because these shared common odour cues familiar to the mother or that mothers had learned the odours of the individuals and categorized all as “own kittens”. These results also confirm that possibly kittens do not have individually distinct odours at an early age (1 week) or that these are so weak a shared litter odour masks them. To produce a sufficiently distinct odour signature may take time during early development possibly, for example, associated with the development of scent glands.

#### General discussion

Returning to the main aim of the study, to investigate whether mother cats can distinguish between the body odour of litter mates, the present results suggest they can, at least

when the kittens are several weeks of age and are not their own. Thus, in Experiment 1 mothers did not distinguish between the odours of their own kittens and even when the odour stimuli were from kittens of different sex, but did so in Experiment 3 when the stimuli were from individuals of alien litters. These results, together with previous findings (Bánszegi et al. 2017), suggest that kittens from the same litter share a general litter odour but also have individually distinct odours both of which are probably used in chemical communication between conspecifics.

As mentioned above (Experiment 1, results and discussion), there are several possible explanations for the intuitively puzzling result of mothers not distinguishing among their own kittens, while they do so among alien litter mates. With this series of experiments we were able to exclude some explanations, but still three possibilities remain. One is that mothers might have learned a general “nest” or litter odour carried by all their kittens. Familiarity with such a shared odour (cf. O’Riain and Jarvis 1997; Bradshaw and Cameron-Beaumont 2000; Safi and Kerth 2003; Crowell-Davis et al. 2004) might also explain the generally shorter duration of sniffing the odour stimuli from own kittens in Experiment 1 than sniffing equivalent but novel stimuli from alien kittens in Experiment 3. Of course, this implies that alien litter mates also carry a general litter odour, but which is probably not relevant to an alien cat and is distinct from their individual scent. A second mechanism could be a form of phenotype matching (cf. Porter et al. 1983b; Holmes 1986; Main and Bull 1996; Sun and Müller-Schwarze 1997; Heth et al. 1998). And a third, perhaps less likely possibility is that kittens do not have a shared litter odour, but mothers learn the individual odours of their kittens and group these into a general “own kitten” category not requiring a differential behavioural response. Although the present study does not allow us to decide between these explanations and further investigation is needed, the first possibility seems the most parsimonious.

Furthermore, the results of Experiments 2 show that at least by postnatal week 7 individual litter mates possess odour signatures that are sufficiently distinct even alien non-maternal male and female adults, with no prior experience of the stimulus kittens, could discriminate between them, including when the donor kittens were the same sex. This was the case even though the majority of the adult cats to our knowledge had no prior experience of kittens (at least since they were weaned).

Together the results of the three experiments raise two main but interrelated questions: what are the sources of both the sibling kittens’ individual and possibly shared body odours, and how do maternal and non-maternal adult cats process and categorize these? Considering the possible origin of kittens’ body odours, as mentioned in the Introduction, there are several, not mutually exclusive, possibilities.

One might be differences in the maturation and activity of odiferous skin glands. There could also be a genetic contribution to such differences, increased by the promiscuous mating system of the female cat and the frequency of multiple paternity of litters (Natoli and De Vito 1991; Say et al. 1999; Ishida et al. 2001). This was very likely in the present study given that most litters were the result of uncontrolled matings by unconfined females and where in several cases matings by the same female with several free-ranging males were observed. Additionally, a source of general body odour likely to be shared by all kittens and conferring a general litter odour are the various common sources of odours within the nest. These could include contact of kittens with each other, with the mother and her saliva via her frequent licking of them, and possibly originating from their common diet, including indirectly the diet of their mother which via her milk or ventral body odour might also contribute to a common litter odour (Doane and Porter 1978; Hepper 1988; Bilkó et al. 1994; Coureaud et al. 2002).

Presently unknown is the significance, if any, of such individual odour signatures for the kittens at this early (pre-weaning) age. First, can they themselves learn and distinguish between the odours of individual litter mates? Certainly, they would seem to be capable of this at both a sensory and cognitive level. Within a few hours of birth kittens establish a “teat order” in which each individual learns to identify its “own” nipple(s), almost certainly using olfactory cues (Hudson et al. 2009; Raihani et al. 2009). They can also distinguish their mother’s greeting or “chirp” calls from those of other mothers by the time they start to leave the nest around postnatal week five (Szenczi et al. 2016). But then if kittens can discriminate between their litter mates by smell, how early does this develop and for how long might it endure beyond weaning once the kittens have gone their separate ways? This is currently under investigation. More difficult is the question what might be the adaptive function of any such early and longer-term olfactory discrimination (recognition) among litter mates? For example, might this permit greater tolerance among related individuals (since cats do not defend territories but rather avoid or tolerate conspecifics in overlapping home ranges), or permit or facilitate allo-nursing (Izawa and Ono 1986; MacDonald et al. 1987; Feldman 1993), or reduce inbreeding (Ishida et al. 2001)?

Whatever the case, the results echo the results of our previous study in which we found that although mothers did not discriminate between own and alien kittens in retrieval tests they could discriminate between them by smell (Bánszegi et al. 2017); that is, because an animal does not appear to perceive differences between stimuli in spontaneous (untrained) contexts does not necessarily mean it cannot. For a cat mother the matter of main importance is likely to be whether a kitten is hers or not, with any of the three more general possible mechanisms mentioned above (Experiment

2, Results and discussion) overriding attention to individual body odours.

Finally, perhaps the most interesting immediate outcome of this study is what it seems to suggest about the multilevel, complex nature of olfactory mother–young communication and the processing of olfactory signals in the cat. Thus, at one level mother cats appear able to lump the odours of their own kittens into a single general category signifying litter identity, something they might use to distinguish own from alien kittens as shown previously (Bánszegi et al. 2017). At the same time, they also appear able to split the odours of alien litter mates according to the kittens' individual odour signatures. This suggests a high level of cognitive processing of olfactory information in the cat that deserves further investigation.

**Acknowledgements** Financial support was provided by a research grant from the Dirección General de Asuntos del Personal Académico, Universidad Nacional Autónoma de México (DGAPA-IN212416), to O. B. by the Instituto de Investigaciones Biomédicas, Universidad Nacional Autónoma de México, and a doctoral fellowship to E. J. from the Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología, México. We thank Royal Canin® for generous support in maintaining our cat colony, Andrea Urrutia for help with behavioural testing, Carolina Rojas for excellent technical assistance, and 28 private cat owners for allowing us access to their homes and pets. We also thank the reviewers for their helpful comments.

## Compliance with ethical standards

**Conflict of interest** The authors declare that they have no conflict of interest.

**Ethical approval** All applicable international, national, and/or institutional guidelines for the care and use of animals were followed. All procedures performed were in accordance with the ethical standards of the institution or practice at which the studies were conducted. Throughout the study, animals were kept and treated according to the Guide for the Production, Care and Use of Laboratory Animals Mexico (Norma Oficial Mexicana NOM-062-200-1999), and with approval by the Institutional Committee for the Care and Use of Experimental Animals (SICUAE, permission number DC-2017/1–4) of the Faculty of Veterinary Medicine and Animal Science of the UNAM. This article does not contain any studies with human participants performed by any of the authors.

## References

- Arteaga L, Bautista A, González D, Hudson R (2013) Smell, suck, survive: chemical signals and suckling in the rabbit, cat, and dog. In: East ML, Dehnhard M (eds) *Chemical signals in vertebrates* 12. Springer, New York, pp 51–59
- Bánszegi O, Jacinto E, Urrutia A, Szenczi P, Hudson R (2017) Can but don't: olfactory discrimination between own and alien offspring in the domestic cat. *Anim Cogn* 20:1–10. <https://doi.org/10.1007/s10071-017-1100-z>
- Bilkó Á, Altbäcker V, Hudson R (1994) Transmission of food preference in the rabbit: the means of information transfer. *Physiol Behav* 56:907–912. [https://doi.org/10.1016/0031-9384\(94\)90322-0](https://doi.org/10.1016/0031-9384(94)90322-0)
- Bradshaw JWS, Cameron-Beaumont C (2000) The signalling repertoire of the domestic cat and its undomesticated relatives. In: Turner DC, Bateson P (eds) *The domestic cat: the biology of its behaviour*. Cambridge University Press, Cambridge, pp 67–94
- Clark MM, Bone S, Galef BG Jr (1989) Uterine positions and schedules of urination: correlates of differential maternal anogenital stimulation. *Dev Psychobiol* 22:389–400. <https://doi.org/10.1002/dev.420220406>
- Corona R, Lévy F (2015) Chemical olfactory signals and parenthood in mammals. *Horm Behav* 68:77–90. <https://doi.org/10.1016/j.yhbeh.2014.06.018>
- Coureaud G, Schaal B, Hudson R, Orgeur P, Coudert P (2002) Transnatal olfactory continuity in the rabbit: Behavioral evidence and short-term consequence of its disruption. *Dev Psychobiol* 40:372–390. <https://doi.org/10.1002/dev.10038>
- Crowell-Davis SL, Curtis TM, Knowles RJ (2004) Social organization in the cat: a modern understanding. *J Feline Med Surg* 6:19–28. <https://doi.org/10.1016/j.jfms.2003.09.013>
- Doane HM, Porter RH (1978) The role of diet in mother-infant reciprocity in the spiny mouse. *Dev Psychobiol* 11:271–277. <https://doi.org/10.1002/dev.420110311>
- Feldman HN (1993) Maternal care and differences in the use of nests in the domestic cat. *Anim Behav* 45:13–23. <https://doi.org/10.1006/anbe.1993.1002>
- Feldman HN (1994) Methods of scent marking in the domestic cat. *Can J Zool* 72:1093–1099. <https://doi.org/10.1139/z94-147>
- Gamer M, Lemon J, Singh IFP (2012) IRR: various coefficients of interrater reliability and agreement. ver. 0.84. <http://CRAN.R-project.org/package=irr>
- Gustin MK, McCracken GF (1987) Scent recognition between females and pups in the bat *Tadarida brasiliensis mexicana*. *Anim Behav* 35:13–19. [https://doi.org/10.1016/S0003-3472\(87\)80205-1](https://doi.org/10.1016/S0003-3472(87)80205-1)
- Halpin ZT (1986) Individual odors among mammals: origins and functions. *Adv Study Behav* 16:39–70. [https://doi.org/10.1016/S0065-3454\(08\)60187-4](https://doi.org/10.1016/S0065-3454(08)60187-4)
- Halpin ZT (1991) Kin recognition cues of vertebrates. In: Hepper PG (ed) *Kin recognition*. Cambridge University Press, Cambridge, pp 220–258
- Hamilton WD (1964) The genetical evolution of social behaviour. II. *J Theor Biol* 7:17–52. [https://doi.org/10.1016/0022-5193\(64\)90039-6](https://doi.org/10.1016/0022-5193(64)90039-6)
- Hepper PG (1988) Adaptive fetal learning: prenatal exposure to garlic affects postnatal preferences. *Anim Behav* 36:935–936. [https://doi.org/10.1016/S0003-3472\(88\)80177-5](https://doi.org/10.1016/S0003-3472(88)80177-5)
- Hepper PG (1994) Long-term retention of kinship recognition established during infancy in the domestic dog. *Behav Process* 33:3–14. [https://doi.org/10.1016/0376-6357\(94\)90056-6](https://doi.org/10.1016/0376-6357(94)90056-6)
- Heth G, Todrank J, Johnston RE (1998) Kin recognition in golden hamsters: evidence for phenotype matching. *Anim Behav* 56:409–417. <https://doi.org/10.1006/anbe.1998.0747>
- Holmes WG (1986) Kin recognition by phenotype matching in female Belding's ground squirrels. *Anim Behav* 43:38–47. [https://doi.org/10.1016/0003-3472\(86\)90004-7](https://doi.org/10.1016/0003-3472(86)90004-7)
- 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. <https://doi.org/10.1002/dev.20371>
- IBM SPSS Statistics (2011) ver. 20.0. IBM Corp, Armonk, USA
- Ishida Y, Yahara T, Kasuya E, Yamane A (2001) Female control of paternity during copulation: inbreeding avoidance in feral cats. *Behaviour* 138:235–250. <https://doi.org/10.1163/15685390151074401>

- Izawa M, Ono Y (1986) Mother-offspring relationship in the feral cat population. *J Mammal Soc Jpn* 11:27–34. <https://doi.org/10.1123/jmammsojapan1952.11.27>
- Jesseau SA, Holmes WG, Lee TM (2008) Mother-offspring recognition in communally nesting degus, *Octodon degus*. *Anim Behav* 75:573–582. <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2007.06.015>
- Kaitz M, Good A, Rokem AM, Eidelman AI (1987) Mothers' recognition of their newborns by olfactory cues. *Dev Psychobiol* 20:587–591. <https://doi.org/10.1002/dev.420200604>
- Koskela E, Mappes T, Niskanen T, Rutkowska J (2009) Maternal investment in relation to sex ratio and offspring number in a small mammal—a case for Trivers and Willard theory? *J Anim Ecol* 78:1007–1014. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2656.2009.01574.x>
- Lévy F, Nowak R (2017) The role of olfaction in maternal care and offspring survival. In: Nielsen BL (ed) *Olfaction in animal behaviour and welfare*. CABI, Oxfordshire, pp 102–122. <https://doi.org/10.1079/9781786391599.0102>
- MacDonald DW, Apps PJ, Carr GM, Kerby G (1987) Social dynamics, nursing coalitions and infanticide among farm cats, *Felis catus*. *Adv Ethol* 28:1–66. [https://doi.org/10.1016/0168-1591\(88\)90058-5](https://doi.org/10.1016/0168-1591(88)90058-5)
- Main AR, Bull CM (1996) Mother-offspring recognition in two Australian lizards, *Tiliqua rugosa* and *Egernia stokesii*. *Anim Behav* 52:193–200. <https://doi.org/10.1006/anbe.1996.0164>
- Mateo JM (2006) The nature and representation of individual recognition odours in Belding's ground squirrels. *Anim Behav* 71:141–154. <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2005.04.006>
- Miyazaki T, Nishimura T, Yamashita T, Miyazaki M (2018) Olfactory discrimination of anal sac secretions in the domestic cat and the chemical profiles of the volatile compounds. *J Ethol* 36:99–105. <https://doi.org/10.1007/s10164-017-0532-x>
- Moore CL (1981) An olfactory basis for maternal discrimination of sex of offspring in rats (*Rattus norvegicus*). *Anim Behav* 29:383–386. [https://doi.org/10.1016/S0003-3472\(81\)80097-8](https://doi.org/10.1016/S0003-3472(81)80097-8)
- Moore CL, Samonte BR (1986) Preputial glands of infant rats (*Rattus norvegicus*) provide chemosignals for maternal discrimination of sex. *J Comp Psychol* 100:76. <https://doi.org/10.1037/0735-7036.100.1.76>
- Natoli E, De Vito E (1991) Agonistic behaviour, dominance rank and copulatory success in a large multi-male feral cat, *Felis catus* L., colony in central Rome. *Anim Behav* 42:227–241. [https://doi.org/10.1016/S0003-3472\(05\)80554-8](https://doi.org/10.1016/S0003-3472(05)80554-8)
- O'Riain MJ, Jarvis JUM (1997) Colony member recognition and xenophobia in the naked mole-rat. *Anim Behav* 53:487–498. <https://doi.org/10.1006/anbe.1996.0299>
- Overall K (2013) Normal feline behavior and ontogeny: neurological and social development, signaling and normal feline behaviors. In: *Manual of clinical behavioral medicine for dogs and cats*, 1st edn. Elsevier Health Sciences, Canada, pp 312–359
- Péter A (2017) Solomon coder: a simple solution for behavior coding. ver. beta 17.02.15. <http://solomoncoder.com/>
- Poindron P, Lévy F, Keller M (2007) Maternal responsiveness and maternal selectivity in domestic sheep and goats: the two facets of maternal attachment. *Dev Psychobiol* 49:54–70. <https://doi.org/10.1002/dev.20192>
- Porter RH, Moore JD (1981) Human kin recognition by olfactory cues. *Physiol Behav* 27:493–495. [https://doi.org/10.1016/0031-9384\(81\)90337-1](https://doi.org/10.1016/0031-9384(81)90337-1)
- Porter RH, Cernoch JM, McLaughlin FJ (1983a) Maternal recognition of neonates through olfactory cues. *Physiol Behav* 30:151–154. [https://doi.org/10.1016/0031-9384\(83\)90051-3](https://doi.org/10.1016/0031-9384(83)90051-3)
- Porter RH, Matochik JA, Makin JW (1983b) Evidence for phenotype matching in spiny mice (*Acomys cahirinus*). *Anim Behav* 31:978–984. [https://doi.org/10.1016/S0003-3472\(83\)80002-5](https://doi.org/10.1016/S0003-3472(83)80002-5)
- 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. <https://doi.org/10.1002/dev.20401>
- Roberts SC, Eryaman F (2017) Mutual olfactory recognition between mother and child. In: XIII international society for human ethology congress, Stirling, 2017, vol 1. Human Ethology Bulletin, Stirling, UK, pp 42–52. <https://doi.org/10.22330/heeb/321/042-052>
- Safi K, Kerth G (2003) Secretions of the interaural gland contain information about individuality and colony membership in the Bechstein's bat. *Anim Behav* 65:363–369. <https://doi.org/10.1006/anbe.2003.2067>
- Say L, Pontier D, Natoli E (1999) High variation in multiple paternity of domestic cats (*Felis catus* L.) in relation to environmental conditions. *Proc R Soc Lond (Biol)* 266:2071–2074. <https://doi.org/10.1098/rspb.1999.0889>
- Sun L, Müller-Schwarze D (1997) Sibling recognition in the beaver: a field test for phenotype matching. *Anim Behav* 54:493–502. <https://doi.org/10.1006/anbe.1996.0440>
- Szenczi P, Bánszegi O, Urrutia A, Faragó T, Hudson R (2016) Mother-offspring recognition in the domestic cat: kittens recognize their own mother's call. *Dev Psychobiol* 58:568–577. <https://doi.org/10.1002/dev.21402>
- Todrank J, Heth G (2003) Odor-genes covariance and genetic relatedness assessments: rethinking odor-based “recognition” mechanisms in rodents. *Adv Study Behav* 32:77–130. [https://doi.org/10.1016/S0065-3454\(03\)01002-7](https://doi.org/10.1016/S0065-3454(03)01002-7)
- Verberne G, de Boer J (1976) Chemocommunication among domestic cats, mediated by the olfactory and vomeronasal senses. *Z Tierpsychol* 42:86–109. <https://doi.org/10.1111/j.1439-0310.1976.tb00958.x>
- Wolski TR (1982) Social behavior of the cat. *Vet Clin North Am Small Anim Pract* 12:693–706. [https://doi.org/10.1016/S0195-5616\(82\)50113-1](https://doi.org/10.1016/S0195-5616(82)50113-1)
- Yamazaki K, Beauchamp GK, Curran M, Bard J, Boyse EA (2000) Parent-progeny recognition as a function of MHC odortype identity. *Proc Natl Acad Sci USA* 97:10500–10502. <https://doi.org/10.1073/pnas.180320997>