



# **UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO**

**POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS**  
Instituto de Investigaciones Biomédicas

**“Relaciones sociales durante la alimentación entre  
hermanos al destete en dos especies de mamíferos: una  
comparación entre el gato doméstico y el perro  
doméstico”**

## **TESIS**

QUE PARA OPTAR POR EL GRADO DE:  
**DOCTOR EN CIENCIAS**  
PRESENTA:

**RUBÉN DANIEL GONZÁLEZ CERVANTES**

TUTOR PRINCIPAL: DRA. ROBYN ELIZABETH HUDSON  
INSTITUTO DE INVESTIGACIONES BIOMÉDICAS, UNAM

COMITÉ TUTOR: DR. FRANCISCO AURELIO GALINDO MALDONADO  
FACULTAD DE MEDICINA VETERINARIA Y  
ZOOTECNIA, UNAM

DR. CARLOS RAFAEL CORDERO MACEDO  
INSTITUTO DE ECOLOGÍA, UNAM

CIUDAD UNIVERSITARIA, CDMX, FEBRERO DE 2024.



Universidad Nacional  
Autónoma de México



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

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

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

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





# **UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO**

**POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS**  
Instituto de Investigaciones Biomédicas

**“Relaciones sociales durante la alimentación entre  
hermanos al destete en dos especies de mamíferos: una  
comparación entre el gato doméstico y el perro  
doméstico”**

## **TESIS**

QUE PARA OPTAR POR EL GRADO DE:  
**DOCTOR EN CIENCIAS**  
PRESENTA:

**RUBÉN DANIEL GONZÁLEZ CERVANTES**

TUTOR PRINCIPAL: DRA. ROBYN ELIZABETH HUDSON  
INSTITUTO DE INVESTIGACIONES BIOMÉDICAS, UNAM

COMITÉ TUTOR: DR. FRANCISCO AURELIO GALINDO MALDONADO  
FACULTAD DE MEDICINA VETERINARIA Y  
ZOOTECNIA, UNAM

DR. CARLOS RAFAEL CORDERO MACEDO  
INSTITUTO DE ECOLOGÍA, UNAM

CIUDAD UNIVERSITARIA, CDMX, FEBRERO DE 2024.

COORDINACIÓN GENERAL DE ESTUDIOS DE POSGRADO  
COORDINACIÓN DEL POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS  
INSTITUTO DE INVESTIGACIONES BIOMÉDICAS

OFICIO: CGEP/CPCB/IBM/0053/2024

ASUNTO: Oficio de Jurado

M. en C. Ivonne Ramírez Wence  
Directora General de Administración Escolar, UNAM  
Presente

Me permito informar a usted que en la reunión ordinaria del Comité Académico del Posgrado en Ciencias Biológicas, celebrada el día **30 de octubre de 2023** se aprobó el siguiente jurado para el examen de grado de **DOCTOR EN CIENCIAS** del estudiante **GONZÁLEZ CERVANTES RUBÉN DANIEL** con número de cuenta **400011215** con la tesis titulada **"RELACIONES SOCIALES DURANTE LA ALIMENTACIÓN ENTRE HERMANOS AL DESTETE EN DOS ESPECIES DE MAMÍFEROS: UNA COMPARACIÓN ENTRE EL GATO DOMÉSTICO Y EL PERRO DOMÉSTICO"**, realizada bajo la dirección de la **DRA. ROBYN ELIZABETH HUDSON**, quedando integrado de la siguiente manera:

Presidenta: DRA. CAROLINA ESCOBAR BRIONES  
Vocal: DR. PETER MARK SZENCZI  
Vocal: DRA. ANGÉLICA MARÍA TERRAZAS GARCÍA  
Vocal: DR. JAIRO IGNACIO MUÑOZ DELGADO  
Secretario: DR. CARLOS RAFAEL CORDERO MACEDO

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

**ATENTAMENTE**  
**"POR MI RAZA HABLARÁ EL ESPÍRITU"**  
Ciudad Universitaria, Cd. Mx., a 15 de enero de 2024

**COORDINADOR DEL PROGRAMA**



**DR. ADOLFO GERARDO NAVARRO SIGÜENZA**



c. c. p. Expediente del alumno

AGNS/UMB/EARR/jmb

**COORDINACIÓN DEL POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS**

Unidad de Posgrado, Edificio D, 1º Piso. Circuito de Posgrados, Ciudad Universitaria  
Alcaldía Coyoacán, C. P. 04510 CDMX Tel. (+5255)5623 7002 <http://pcbiol.posgrado.unam.mx/>

## **Agradecimientos**

Agradezco por todo su apoyo al programa de Posgrado en Ciencias Biológicas UNAM. Siempre en excelencia en labores, docencia e investigación.

Al apoyo recibido por parte del CONAHCYT, No. de becario: 508861, y al proyecto de Investigación DGAPA IN212416 que le permitieron a mi laboratorio y a mí mismo realizar este trabajo.

A la Dra. Robyn Elizabeth Hudson, al Dr. Francisco Aurelio Galindo Maldonado, y al Dr. Carlos Rafael Cordero Macedo por haberme apoyado, instruido y guiado durante los años transcurridos en mi Doctorado y de quienes aprendí a realizar una investigación científica seria y de calidad.

## **Agradecimientos a título personal**

A la Dra. Lourdes Arteaga Castañeda por todo su apoyo en el manejo y obtención de camadas de perro doméstico, así como en su apoyo durante los experimentos y el trato con los dueños voluntarios, este trabajo no hubiera sido posible sin toda su ayuda.

A la técnica Carolina Rojas Castañeda, por su apoyo durante los experimentos y su orientación en la elaboración de documentos y trámites académicos.

Al Dr. Péter Szenczi, a la Dra. Oxána Bánszegi, quienes me brindaron todo su apoyo durante los experimentos, en el análisis y en la interpretación de mis datos. Su ayuda fue invaluable.

A los demás miembros de mi laboratorio: Andrea Urrutia, Sandra Byer, Santiago García, Elisa Jacinto, Lucía Pérez, Marcos Rosetti muchas gracias por todos sus consejos y recomendaciones.

A Jimena Chacha, tu ayuda e increíble amistad durante los experimentos fueron indispensables para completar este trabajo, nunca nos faltarán las anécdotas y la buena vibra, que la alegría te acompañe siempre, cuenta conmigo.

A Lorena Vargas, gracias por las largas pláticas, me dieron perspectivas nuevas cuando me quedaba sin ideas, espero que también te ayuden a ti tanto como a mí.

A todos los amigos que han estado allí por los años, cuando estuve abrumado me dieron descanso, sigamos explorando nuevos mundos.. Lalo, Panda, Zoe, Rafa, Rigel, Huitzi, Fabio, Castor, Choros, Moy, Gus, Vaguito, Gaby y Borch. Y a todos los que he olvidado nombrar, gracias.

A mi familia quienes continuaron creyendo en mí, tienen mi eterno agradecimiento, gracias hermanos y hermanas, gracias Mamá y Papá son los mejores. Para aquellos que ya no están y que nos arrebató el tiempo y la pandemia, siempre me acompañaran y espero que puedan estar orgullosos de este trabajo.

A Valentina Aguilar Melo, mi compañera de vida, quien su paciencia, comprensión y cariño siempre me impulsó a seguir adelante. Este trabajo es tan tuyo como mío, nadie es tan buena como tú, espero ser meritorio de tu persona y poder estar apoyándote y amándote siempre.

## ÍNDICE

<b>RESUMEN</b>	<b>1</b>
<b>ABSTRACT</b>	<b>2</b>
<b>CAPÍTULO I. INTRODUCCIÓN GENERAL</b>	<b>3</b>
<b>1. Desarrollo y competencia</b>	<b>3</b>
<b>2. Competencia temprana en mamíferos</b>	<b>4</b>
<b>3. El destete en carnívoros</b>	<b>6</b>
<b>4. Modelos de competencia en dos mamíferos carnívoros</b>	<b>7</b>
<b>4.1 El gato doméstico</b>	<b>7</b>
<b>4.2 El perro doméstico</b>	<b>8</b>
<b>5. Objetivos generales</b>	<b>10</b>
<b>6. Hipótesis generales</b>	<b>10</b>
<b>7. Nota ética</b>	<b>11</b>
<b>CAPÍTULO II. EL GATO DOMÉSTICO. Probando el comportamiento agresivo entre hermanos al destete en un contexto de alimentación: Importancia de los estímulos etológicamente relevantes (traducción de González et al. 2018. Ver Anexo 1)</b>	<b>12</b>
<b>1. Introducción</b>	<b>12</b>
<b>2. Métodos generales</b>	<b>14</b>
<b>2.1 Sitio de estudio y animales</b>	<b>14</b>
<b>2.2 Registro conductual</b>	<b>15</b>
<b>2.3 Análisis de los datos y estadística</b>	<b>16</b>
<b>3. Experimento 1. Respuesta a la carne cruda</b>	<b>18</b>
<b>3.1 Métodos</b>	<b>18</b>
<b>3.2 Resultados y discusión</b>	<b>19</b>
<b>4. Experimento 2. Características de la carne cruda que generan agresión</b>	<b>22</b>
<b>4.1 Métodos</b>	<b>23</b>
<b>4.2 Resultados y discusión</b>	<b>24</b>
<b>5. Discusión general</b>	<b>27</b>



<b>CAPÍTULO III. EL GATO DOMÉSTICO. La motivación importa: los hermanos de camada más ligeros en el gato doméstico compiten con más éxito por la carne al destete (traducción de Szenczi et al. 2021. Ver Anexo 2)</b>	<b>31</b>
<b>1. Introducción</b>	<b>31</b>
<b>2. Métodos</b>	<b>34</b>
<b>2.1 Animales y condiciones de mantenimiento</b>	<b>34</b>
<b>2.2 Procedimiento de las pruebas y medición de conductas</b>	<b>35</b>
<b>2.3 Tratamiento de los datos y análisis</b>	<b>36</b>
<b>3. Resultados</b>	<b>37</b>
<b>3.1 Descripción conductual</b>	<b>37</b>
<b>3.2 Diferencias individuales estables en masa corporal relativa y comportamiento competitivo</b>	<b>38</b>
<b>3.3 Asociación entre ranking de masa corporal relativa y competitividad</b>	<b>38</b>
<b>4. Discusión</b>	<b>40</b>

<b>CAPÍTULO IV. EL PERRO DOMÉSTICO. Probando el comportamiento agresivo entre hermanos en un contexto de alimentación al destete (<i>manuscrito en preparación para publicación</i>)</b>	<b>43</b>
<b>1. Introducción</b>	<b>43</b>
<b>2. Predicciones</b>	<b>45</b>
<b>3. Métodos</b>	<b>45</b>
<b>3.1 Animales</b>	<b>45</b>
<b>3.2 Procedimiento</b>	<b>46</b>
<b>3.3 Pruebas de competencia por alimento</b>	<b>48</b>
<b>3.4 Registro conductual</b>	<b>51</b>
<b>3.5 Análisis estadístico</b>	<b>53</b>
<b>4 Resultados</b>	<b>53</b>
<b>4.1 Descripción conductual</b>	<b>53</b>
<b>4.2 Diferencias individuales</b>	<b>54</b>
<b>4.3 Desarrollo del comportamiento durante las pruebas con la edad</b>	<b>56</b>
<b>5 Discusión</b>	<b>60</b>

<b>CAPITULO V. DISCUSIÓN GENERAL Y CONCLUSIONES</b>	<b>64</b>
<b>1. Similitudes y diferencias entre los gatos y los perros</b>	<b>64</b>
<b>2. Efectos del desarrollo</b>	<b>67</b>
<b>3. Efectos de la domesticación</b>	<b>68</b>
<b>4. Conclusiones y perspectivas</b>	<b>69</b>
<b>Referencias Bibliográficas</b>	<b>71</b>
<b>Anexos</b>	<b>93</b>

- 1. González D, Szenczi P, Bánszegi O, Hudson R (2018) Testing aggressive behaviour in a feeding context: Importance of ethologically relevant stimuli. Behav Processes 150:1–7. <https://doi.org/10.1016/j.beproc.2018.02.011>**
- 2. Szenczi P, González D, Martinez-Byer S, Rödel HG, Hudson R, Bánszegi O (2021) Motivation matters: lighter littermates of the domestic cat compete more successfully for meat at weaning. Behav Ecol Sociobiol 75:139 <https://doi.org/10.1007/s00265-021-03079-0>**

## RESUMEN

Se caracterizó la competencia por alimento sólido al destete en dos especies de carnívoros, el gato doméstico y el perro doméstico. Nos enfocamos en el periodo del destete una etapa del desarrollo donde el alimento sólido está focalizado y gradualmente reemplazará a la leche materna como el alimento exclusivo. Se han reportado en otras especies silvestres de mamíferos politocas competencias severas durante el desarrollo que podrían causar la muerte por siblicidio facultativo o por acaparamiento de recursos. Buscamos patrones de individualidad en camadas de gato y perro; e investigamos si existían jerarquías de dominancia como mecanismo resultante de la competencia.

Primero identificamos estímulos etológicamente válidos, como la carne cruda en el gato doméstico. Y nos enfocamos en determinar cuáles eran las características particulares que desencadenaban competencia como la textura, el olor, el sabor, o la capacidad de ser monopolizada. Encontramos que los gatos competían agresivamente por el acceso a la carne por despliegues de *zarpazos* y *pisotones*, y que el primero que llegaba a la carne la monopolizaba. Encontramos una baja frecuencia de conductas agonísticas y no encontramos evidencia de jerarquías de dominancia, también identificamos que las características de la carne eran un conjunto de señales que favorecían la competencia y resaltando la importancia de usar el estímulo natural completo para experimentos.

Segundo buscamos identificar las características de los individuos que ganaban el control de la carne, por lo que investigamos en la presencia de diferencias individuales estables en el comportamiento entre hermanos de camada durante la competencia por alimento sólido. Encontramos que las crías ligeras en comparación con los hermanos más pesados (los medianos con respecto a su camada) tenían más motivación para ir por la carne y eran los que por lo general se hacían con la carne.

Tercero, probamos en el perro doméstico si la competencia por carne al destete, generaba jerarquías de dominancia. Caracterizamos la competencia al destete y no encontramos evidencia de competencia agresiva, ni de ningún patrón similar a dominancia. Sorprendentemente, no encontramos evidencia de competencia agresiva, y solo una baja incidencia de conductas que podrían indicar competencia por acaparamiento.

Finalmente, comparamos nuestras especies de estudio una social y otra no social. Concluyendo que ninguna de ellas presenta jerarquías de dominancia, y tienen una baja presencia de agresión en contextos de competencia al destete.

## **ABSTRACT**

We investigated competition for solid food at weaning in two carnivore species, the domestic cat and the domestic dog. We focused on the weaning, a developmental stage where solid food, gradually replaces maternal milk as the primary food source. Severe competition during development, leading to facultative siblicide or resource monopolization, has been reported in other polytocous wild mammal species. We aimed to identify patterns of individuality within litters of cats and dogs and investigate whether dominance hierarchies emerged as a result of competition.

First, we identified ethologically valid stimuli, such as raw meat in the domestic cat, and aimed to determine the specific characteristics triggering competition, such as texture, scent, taste, or monopolizability. We found that cats aggressively competed for access to meat by extended claw displays and pouncing, with the first to reach the meat quickly monopolizing it. We observed a low frequency of agonistic behaviors and found no evidence of dominance hierarchies. Furthermore, we identified that the characteristics of the meat constituted a set of signals that facilitated competition, highlighting the importance of using the complete natural stimulus for testing.

Second, we sought to identify the characteristics of individuals that gained control of the meat. We investigated the presence of stable individual differences in behavior among littermates during solid food competition and found that lighter offspring, compared to their heavier siblings (median in their litter), were more motivated to compete for the meat and were typically successful in obtaining it.

Third, we tested whether competition for meat at weaning in the domestic dog resulted in dominance hierarchies. We characterized the competition during weaning and found no evidence of aggressive competition or of any dominance patterns. Surprisingly, we observed scramble competition for resource with minimal aggressive behavior.

Finally, we compared our study species, one social and one non-social, and concluded that neither exhibited dominance hierarchies and both showed low levels of aggression in the context of weaning competition.

## CAPÍTULO 1. INTRODUCCIÓN GENERAL

### 1. Desarrollo y competencia

En general, para los individuos involucrados la reproducción suele ser costosa, la búsqueda de parejas, la inversión durante el cortejo, la anidación, así como el posterior cuidado de la progenie y su alimentación cuando las historias de vida lo requieren implican retos muy variados para los individuos adultos (Alcock 2009). Para las crías, la supervivencia no está garantizada y solo unos pocos individuos alcanzan la adultez y la posibilidad de reproducirse (Bautista et al. 2005; Drummond 2006; Trillmich y Wolf 2007; Andersen et al. 2011). Las etapas del desarrollo temprano suelen ser especialmente demandantes, durante estos periodos: la disponibilidad de alimento, las experiencias tempranas, y las relaciones sociales ocurridas modifican a los individuos involucrados; incrementando o disminuyendo sus futuros éxitos reproductivos (De Passillé et al. 1988; Bautista et al. 2005; Hudson y Trillmich 2008; Pigliucci y Müller 2010; Hudson et al. 2011; Thornton y Clutton-Brock 2011). En particular para los animales gregarios, la etapa del desarrollo involucra interacciones entre individuos debido a que viven y/o se desarrollan en grupos; para algunos es un continuo y para otros solo una etapa durante su vida (Hall et al. 1998), en algunos casos estas interacciones aportan ventajas pero también implican competencia (ver abajo) (Bautista et al. 2003; Bautista et al. 2005; Drummond 2006; Réale et al. 2010; Stamps y Groothuis 2010).

En animales politocas (quienes paren más de una cría al mismo tiempo), así como en animales donde conviven hermanos de diferentes cohortes, se han observado esos efectos tanto positivos como negativos en su adecuación (Hudson y Trillmich 2008; Andersen et al. 2011; Reyes-Meza et al. 2011; Bautista et al. 2015b). Dentro de los efectos benéficos podemos nombrar: la conservación del calor en ambientes fríos, como se reporta en *Oryctolagus cuniculus* (conejo europeo) (Bautista et al. 2003; Bautista et al. 2008), el reconocimiento entre hermanos como por ejemplo se reporta en *Sus scrofa domesticus* (cerdo doméstico) (Newberry y Wood-Gush 1986) y el incremento temprano del desarrollo motor debido a una mayor estimulación en el conejo europeo (Nicolás et al. 2011); así como beneficios derivados en la adultez como en el reconocimiento de parientes, tanto para formar posibles asociaciones (en animales sociales) y como mecanismo para evitar competencia o entrecruzamiento con organismos genéticamente relacionados, aunque estos últimos aún son controversiales (Grafen 1990; Illmann et al. 2002; Fuchs et al. 2010; Szenczi et al. 2021). Adicionalmente, los hermanos pueden

aportar un beneficio adaptativo por selección de parentesco. Es decir, aumentando el número de copias genéticas similares en la siguiente generación por la reproducción de estos hermanos; a este beneficio se le conoce como Adecuación Inclusiva (Hamilton 1964; Grafen 2006; Nowak et al. 2010). Algunos estudios han sugerido que el surgimiento evolutivo de la sociabilidad es, entre otras explicaciones, dependiente de las cercanías genéticas (parentesco) entre los individuos que forman las poblaciones animales, sin embargo esto se cumple cuando el balance general de su presencia durante el desarrollo es más beneficioso que el costo generado por la competencia entre esos individuos (Queller 1992; Griffin y West 2002; Clutton-Brock 2002; Foster et al. 2006; Woodard et al. 2011).

Dentro de los costos de convivir con hermanos durante el desarrollo podemos nombrar, la competencia por recursos alimenticios, por hábitat, y por cuidado parental, pues se espera que tengan una disminución directamente proporcional a la cantidad de individuos involucrados y a la disponibilidad de recursos en el ambiente, estos tópicos han sido estudiados en aves como *Sula nebouxii* (el bobo de patas azules) (Drummond et al. 1991; Drummond y Osorno 1992; Drummond 2006) y *Phalacrocorax aristotelis* (comoranes) (Velando 2000), y se ha encontrado evidencia en mamíferos también (ver abajo). Igualmente, dentro de los costos podemos nombrar el incremento de pistas dadas a los depredadores por la presencia de hermanos, y el incremento en la mortalidad por transmisión de enfermedades entre hermanos (Loehle 1995; Long et al. 2010).

La competencia por los recursos se muestra de dos formas: la confrontación directa generalmente conduce a una relación jerárquica, en la que el individuo dominante tiene acceso prioritario y obtiene una mayor parte del recurso, mientras que en la competencia por acaparamiento (scramble) los participantes compiten solicitando y tratando de consumir los recursos antes que otros y en donde se observan pocos comportamientos agonísticos directos (Richards 1974; Kaufmann 1983; Parker et al. 1989; Drews 1993; Mock y Parker 1997; Drummond 2006; Bradshaw et al. 2009; Bernstein 2010). En el presente estudio nos concentraremos en la competencia directa.

## **2. Competencia temprana en mamíferos**

En particular, en mamíferos politocas las interacciones entre hermanos inician tempranamente, desde el nacimiento e incluso en algunos prenatalmente (Mock y Parker 1997). Ocurriendo competencia por recursos limitados como: posiciones térmicas

ventajosas dentro de la camada, la leche materna, y el cuidado parental (Riechert 1998; Drummond 2006; Bautista et al. 2008; Hudson y Trillmich 2008; Hudson et al. 2011; Hudson y Distel 2013; Bautista et al. 2015b).

Conforme los individuos se desarrollan, conductas como la alimentación (y el obtener la cantidad adecuada de otros recursos) se vuelven indispensable para asegurar la supervivencia y el éxito reproductivo en la adultez (Mock y Parker 1997; Hall et al. 1998; Weir y Grant 2004). Es aceptado que la selección natural tiende a favorecer a los animales más eficientes en obtener y aprovechar dichos recursos (Pike et al. 1977; Schoener 2002; Nowak 2006). Sin embargo, aparte de los estudios en algunos carnívoros, humanos, y otros primates, hay una falta de información en mamíferos sobre el desarrollo temprano de las conductas e interacciones entre hermanos en estas primeras etapas (Syme 1974; Drummond 2006; Hudson y Trillmich 2008; Stamps y Groothuis 2010; Trillmich y Hudson 2011), esto se debe en gran medida a las historias de vida de los mamíferos altriciales y politocas, donde las crías son mantenidas en ambientes cerrados y poco accesibles (madrigueras, nidos y cubiles), algunos presentan hábitos nocturnos o crepusculares, y por lo general cuentan con un fuerte cuidado parental dificultando las observaciones. Cabe mencionar que pese a las dificultades mencionadas se han realizado algunos estudios que demuestran la factibilidad de trabajos en mamíferos en edades tempranas, por ejemplo: en los cachorros de *Crocuta crocuta* (hiena manchada) (dos por camada regularmente), existe una cría dominante que suele agredir a su hermano subordinado en la etapa de amamantamiento y destete, aparentemente por recursos como el alimento o el cuidado parental (Smale et al. 1995; Hofer y East 1997; Wahaj y Holekamp 2006; White 2007; Benhaiem et al. 2013); y en *Lynx pardinus* (lince ibérico) así como en *Lynx lynx* (lince euroasiático) hay una competencia por las presas otorgadas por las madres y una fuerte agresión caracterizada en el nido incluso sin presencia de alimento (Naidenko 2001; Antonevich y Naidenko 2008; Naidenko y Antonevich 2009; Antonevich et al. 2009; Antonevich et al. 2012; 2020). Durante el amamantamiento en *Sus scrofa domesticus* (cerdo doméstico) se ha reportado peleas en los pezones de la madre, y se ha propuesto (aunque sin ser conclusivo) que estas peleas ocurren por la leche materna y tiene como resultado un orden en el uso de los pezones (Gill y Thomson 1956; Newberry y Wood-Gush 1986; De Passillé et al. 1988; Weary y Fraser 1999; Andersen et al. 1999; Andersen et al. 2011; Melotti et al. 2011; pero ver Hudson y Distel 2013; Hudson 2014). Por otro lado, en *Felis silvestris catus* (gato doméstico) se ha observado

un orden en el uso de los pezones pero no parece haber evidencias de competencia por enfrentamiento (Hudson y Trillmich 2008; Hudson et al. 2009; Raihani et al. 2009; Hudson y Distel 2013).

### **3. El destete en carnívoros**

Contrastando con el amamantamiento, donde el número de las tetas de las madres por lo general es suficiente para el tamaño de la camada (o al menos tienen una distribución múltiple). Durante el destete, entendido como el período de transición de la leche materna por alimento sólido, el alimento suele ser un recurso focalizado y no es distribuido equitativamente favoreciendo la competencia. Cuando hablamos de carnívoros, la competencia puede ser intensa, por lo general las madres y/o cuidadores (en especies con grupos sociales) les proveen de presas enteras o pedazos de presas como sustento (íntactas o pre digeridas) (Bradshaw et al. 1996; Valkenburgh 1999; Wahaj y Holekamp 2006; Hudson et al. 2022). Adicionalmente, la mayoría de los carnívoros cuenta con herramientas, como garras o colmillos, que pueden ser peligrosas para sus congéneres aun cuando no hayan evolucionado para realizar esta función principal (Drummond 2006). Como ejemplos, podemos mencionar: a las camadas en lince y hienas manchadas, los hermanos de camada suelen competir agresivamente por presas proporcionadas por las madres, esta competencia exhibida en mordidas y zarpazos pueden causar desde laceraciones leves hasta heridas graves que algunas veces causan la muerte (Hofer y East 2008; Naidenko y Antonevich 2009; Antonevich et al. 2009; Benhaiem 2012); en canidos, en *Canis lupus* (lobo gris) los cachorros juveniles miembros de la misma camada, suelen competir por pedazos de presa después de una caza grupal (cuando se tiene acceso a una presa grande) y por pedazos que regurgitan los padres (cuando la presa es transportada a la madriguera), posiblemente esta competencia comienza dentro de la madriguera al iniciar el destete pero esta información aún falta (MacDonald 1983b; Mech 1999; Mech 2003; Cordoni y Palagi 2008); en perros parecen seguir patrones similares a sus primos siendo los padres (los miembros con un rango mayor en la jerarquía), quienes comen primero, y aunque han sido reportados jerarquías de dominancia entre miembros de camada solo tenemos reportes cuyos individuos eran ya juveniles (Pal et al. 1998; Pal et al. 1999; Pal 2001; Pal 2003; Pal 2005; Cafazzo et al. 2010); en el gato doméstico las crías parecen competir con zarpazos durante la presencia de algunos alimentos aunque las características específicas que desencadenan estas conductas siguen sin ser claras



(Hudson y Distel 2013; Gonzalez 2014; Hudson 2014; González et al. 2018; Szenczi et al. 2021)

La relevancia de los estímulos como desencadenantes de la conducta debe ser considerada. Los mecanismos de reconocimiento de los alimentos suelen ser especie específicas, quizás algunas características pueden estar altamente conservadas como el olor de la sangre, pero en general, para observar un despliegue conductual cercano a lo observado en sus ambientes naturales son necesarios modelos donde se utilicen y consideren pruebas ecológicamente válidas para la especie en estudio (ver más en Capítulo II).

#### **4. Modelos de competencia en dos mamíferos carnívoros**

##### **4.1 El gato doméstico**

El gato doméstico (*Felis silvestris catus*), es un mamífero carnívoro accesible y de fácil manejo. Desde el nacimiento (Saldaña Sánchez 2013; Raihani et al. 2014) y hasta la adultez presenta un marcado dimorfismo sexual, siendo los machos adultos hasta dos veces más pesados que las hembras y muestran enfrentamientos con otros congéneres en temporadas reproductivas (Natoli y De Vito 1991; Bradshaw y Cameron-Beaumont 2000; Natoli et al. 2001). Las crías se desarrollan en sus primeras semanas posnatales en un contexto social, es decir, como miembros de una camada (Barrett y Bateson 1978; Bateson 2000; Hudson et al. 2009). Durante el primer mes son atrieales, dependientes de la leche materna, y presentan contienda dentro del nido durante el amamantamiento (Ewer 1959; Hudson et al. 2009); pero ver (Hudson y Distel 2013; González 2014; Hudson 2014). A partir del segundo mes comienza la ingesta de alimento sólido, y el comienzo de la independencia de la leche materna y del cuidado maternal. Durante el tercer mes posnatal, las crías consumen principalmente alimento sólido y son capaces de cazar y sobrevivir sin el cuidado materno (Barrett y Bateson 1978; Bradshaw et al. 1996; Natoli et al. 2001).

El gato doméstico se le ha usado como modelo por muchos años en áreas de la psicobiología, la fisiología y la medicina, en las cuales se han realizado estudios en ambientes artificiales del laboratorio (Blakemore and Donaghy 1974; Barret y Bateson 1978; Harris 1980; Bateson 2000). Sin embargo, esta especie conserva muchas de sus conductas naturales aún bajo domesticación, como son: el juego, la caza, las contiendas entre machos durante periodos reproductivos, la elección múltiple de pareja por parte de

las hembras y la conducta maternal eficiente en contraste con otras especies domesticadas como el perro (Fitzgerald et al. 1986; Feaver et al. 1986; Natoli y De Vito 1991; Natoli et al. 2001; Arteaga et al. 2013). Representa por lo tanto un buen modelo para el estudio de conductas agresivas durante el desarrollo, así como la formación de jerarquías de dominancia (De Boer 1977; Bradshaw y Cameron-Beaumont 2000; Drummond 2006).

Estudios previos muestran que el gato doméstico forma jerarquías de dominancia, mantiene zonas de hábitat y forman relaciones de reconocimiento individual con repercusiones en la reproducción medida en copulas por el rango jerárquico (Fitzgerald et al. 1986; Natoli y De Vito 1991; Bradshaw y Cameron-Beaumont 2000; Natoli et al. 2001). Sin embargo, los trabajos de nuestro laboratorio no han encontrado evidencia de la formación de esos patrones de dominancia al nacimiento o en la lactancia, donde las contiendas ocurridas entre las crías no parecen estar dirigidas a obtener el recurso sino más bien son dadas por la alta excitación de las crías en dichos eventos (Hudson et al. 2009; González 2014; Hudson y Distel 2013; Hudson 2014). Esto sugiere, entre otras cosas, que las relaciones de dominancia reportadas en la adultez se desarrollan en una etapa posterior al periodo de amamantamiento, si es que estas realmente existen.

Se han realizado un primer estudio sobre competencia al destete (Améndola Saavedra 2011). Dicho estudio utilizó los experimentos de diadas para medir la competencia entre crías por alimento enlatado comercial. Al llegarse a observar pocas o casi nulas conductas agonísticas, u algún otro indicador de competencia, se llegó a la conclusión de que el gato doméstico no forma jerarquías de dominancia durante su desarrollo, esto quizás a que el tiempo que pasan juntas las crías es muy poco y no permanecen juntas hasta su adultez, etapa donde en efecto se desarrollan sistemas de dominancia en la reproducción (Natoli y de Vito 1991; Natoli et al. 2001). Sin embargo, observaciones recientes (no sistemáticas) de nuestro laboratorio han mostrado que los gatos adultos muestran conductas agonísticas por estímulos alimenticios más naturales, como es la carne roja (res). Nuestras primeras observaciones pilotos parecen aportar evidencia de estos patrones en crías sin experiencia previa con estos alimentos al comienzo del segundo mes de vida posnatal (ver Capítulos II y III).

## **4.2 El perro doméstico**

El perro doméstico (*Canis lupus familiaris*), como modelo al estudio de las relaciones sociales, también ofrece algunas soluciones a los problemas previamente descritos sobre

trabajar con mamíferos: como la fácil observación, la obtención de camadas y la manipulación de sus miembros dentro de experimentos (Kleiman 1967; Fox et al. 1975; Font 1987); la posible manipulación es particularmente inusual en un carnívoro, quienes al presentar cuidados parentales suelen ser mayormente peligrosos durante su observación.

En el perro doméstico es posible realizar observaciones en etapas del desarrollo como el destete, estudiar las relaciones competitivas entre hermanos, el surgimiento de las diferencias individuales y posiblemente evaluar los efectos de estas relaciones en la adultez (Nowak 2006; Koolhaas et al. 2007; Réale et al. 2007; Réale et al. 2010; Nettle y Bateson 2012). Se ha reportado que en adultos se forman jerarquías de dominancia (Pal et al. 1998; Pal 2001; Cafazzo et al. 2010) y aunque también se ha discutido si este concepto está bien aplicado (Bradshaw et al. 2009), se desconoce la etapa del desarrollo cuando comienzan las jerarquías y que factores afectan su formación, pudiendo ser la competencia por alimento focalizado uno de ellos (Fox 1972, Cafazzo et al. 2010). Adicionalmente, y como mencionamos anteriormente, las experiencias tempranas afectan a las diferencias individuales (Nowak 2006; Koolhaas et al. 2007; Réale et al. 2007; Réale et al. 2010; Nettle y Bateson 2012), el surgimiento de las jerarquías de dominancia podrían también estar influyendo en la formación de estas diferencias individuales.

Cabe destacar que estas etapas están parcialmente estudiadas en su pariente silvestre más cercano: el lobo gris (Mech 1999, Mech y Boitani 2006), y sigue en discusión como las crías se relacionan entre sí dentro de la madriguera, el papel del juego social durante el desarrollo, en qué momento se da la formación de jerarquías de dominancia reportadas en la adultez, o si tienen relación con otras habilidades como la caza coordinada (Fox 1972); todas conductas sociales (MacDonald 1983b; van Hooff y Wensing 1988; McLeod 1996; Mech 1999; Feddersen-Petersen 2000; Kojola et al. 2004; Bauer y Smuts 2007; Ward et al. 2008; Gácsi et al. 2009; Cafazzo et al. 2010). Esto también abre posibilidades para estudios comparativos con otras especies de canidos cercanos evolutivamente como puede ser el dingo australiano, los coyotes o los zorros (Mech 1999; Meek 1999; Roth 2003; Hudson y Trillmich 2008; Bradshaw et al. 2009; Cafazzo et al. 2010; Hudson et al. 2016), e incluso otros miembros del orden Carnívora (comúnmente conocidos como carnívoros) como el modelo anteriormente descrito “el gato doméstico”.

En particular, la comparación de una especie no social contra una especie social, pero que tienen periodos de desarrollo similares (camadas altriciales, múltiparas) puede ser especialmente interesante para el estudio evolutivo del grupo de los carnívoros y sus diversas historias de vida, recordemos que en el orden Carnívora, solo *Mustelidae*, *Felidae* y los *Phocidae* son carnívoros estrictos (Radinsky 1981; Macdonald 1983a; Gittleman 1985; Christiansen y Wroe 2007; Hudson et al. 2022). Igualmente interesante es comparar dos especies que han tenidos procesos de domesticación con selección de características para trabajo y/o vida de compañía, por ejemplo la baja agresividad hacia humanos y la tolerancia a compartir hábitat con nosotros.

Finalmente, nuevos conocimientos científicos en estas especies pueden representar nuevas aplicaciones en nuestra sociedad a corto y mediano plazo, debido a la amplia influencia de estas especies en la vida cotidiana del ser humano. Tomando el ejemplo anterior de domesticación, la elección apropiada de un individuo de trabajo significa elegir el animal con la adecuada combinación de asertividad, tranquilidad y fortaleza para una tarea específica; lo mismo aplica con animales de compañía donde la elección debería considerar la compatibilidad dueños/mascota en términos de energía del animal y tiempo disponible del dueño para su cuidado. Desarrollar técnicas y proceso al respecto tendría aplicaciones dentro del “bienestar animal”, la “producción animal”, e incluso aportar conocimiento para la conservación o eliminación de sus parientes silvestres (Fox et al. 1975; Morey 1992; Osthaus et al. 2005; Prato-Previde et al. 2007; Gácsi et al. 2009; Bradshaw et al. 2009; Pérez Manrique et al. 2019; Martínez-Byer et al. 2020; Pérez-Manrique et al. 2020; Martínez-Byer et al. 2023).

## **5. Objetivos generales**

- 1) Caracterizar la conducta social de las dos especies de carnívoros domésticos en un contexto del desarrollo temprano: la alimentación al destete (alimento sólido).
- 2) Determinar si existe competencia directa entre miembros de la misma camada durante el destete.
- 3) Determinar si en este periodo del desarrollo se observan jerarquías de dominancia.

## **6. Hipótesis generales**

- 1) Las crías de mamíferos carnívoros politocas, como son *Felis silvestris catus* y *Canis lupus familiaris*, compiten entre los hermanos de camada durante el destete por alimento sólido limitado.

- 2) Como un resultado de estas interacciones ocurridas durante la alimentación se desarrollaran diferencias individuales consistentes a través del tiempo.
- 3) Dado que ambas especies de mamíferos, *Felis silvestris catus* y *Canis lupus familiaris*, pertenecen al mismo orden Carnívora y presentan similitudes como camadas politocas, atriciales y recursos focalizados al destete entonces esperamos similitudes en sus patrones de competencia y dominancia durante el periodo de destete.

## **7. Nota ética**

A lo largo del estudio, los animales fueron mantenidos y tratados de acuerdo con las guías para el cuidado y uso de animales en investigación de la ASAB/ABS (2016), del Instituto de Investigaciones Biomédicas, Universidad Nacional Autónoma de México, y de acuerdo con la Guía Nacional para la Producción, Cuidado y Uso de Animales de Laboratorio, México (Norma Oficial Mexicana NOM-062-200-1999). Aunque ocurrieron interacciones agresivas en las pruebas de competencia de alimentos, estas fueron breves (ver más abajo) y la inspección posterior de los crías mostró que ninguno sufrió lesiones. Casi todas las crías sobrevivieron hasta el final del estudio, y cuando hubo un fallecimiento se debió a condiciones inherentes al parto o al individuo en particular y no a los experimentos realizados. En el caso de los gatos todos las demás crías fueron entregados como mascotas con la ayuda de los veterinarios locales, en el caso de los perros las demás crías fueron también entregados como mascotas con ayuda de los dueños particulares y veterinarios locales, o vendidos cuando pertenecían a un criador.

## **CAPÍTULO II. EL GATO DOMÉSTICO. Probando el comportamiento agresivo en un contexto de alimentación: Importancia de los estímulos etológicamente relevantes (traducido de González et al. 2018, ver Anexo 1)**

### **1. Introducción**

Durante algunos años, ha estado creciendo el interés en el desarrollo de diferencias individuales en el comportamiento en las camadas de jóvenes de mamíferos altriciales, y particularmente en cómo las relaciones entre los hermanos podrían contribuir a su formación (Hudson et al. 2011; Reyes-Meza et al. 2011). Un enfoque común es investigar la competencia entre los jóvenes por recursos limitados, más obviamente para alimentos (Bautista et al. 2005; Fey y Trillmich 2008; Hodge et al. 2009; Hofer y East 2008; Andersen et al. 2011). Sin embargo, como se señaló en las revisiones extensas de agresión y dominancia en crías y camadas de vertebrados (Drummond 2006; Salmon y Hehman 2014), la información en mamíferos sigue siendo escasa y, a veces, contradictoria, especialmente en especies carnívoras.

Se podría esperar que la competencia entre los hermanos de camada en su acceso a los recursos proporcionados por la madre y/u otros cuidadores resulte en interacciones agresivas y posiblemente en la formación de relaciones de dominancia intracamada (Fox 1972; Bekoff et al. 1981; Wakely y Mallory 1988; Meyer y Weber 1996; Wahaj y Holekamp 2006).

El uso de pruebas de competencia alimenticia para evaluar la dinámica social, la motivación y las diferencias individuales entre los conespecíficos es común en muchos campos de la ciencia biológica, desde la investigación biomédica hasta la ecológica, pero es más común en estudios con un enfoque en la sociabilidad. Sin embargo, los métodos utilizados no siempre son consistentes incluso dentro de la misma especie; a saber, el tipo, el tamaño y la calidad del alimento y el número de animales que compiten por él a menudo difieren (p. ej. Rodrigues et al. 2016). Al revisar la literatura, una variable pareció influir particularmente en el nivel de comportamiento agresivo: la motivación de los participantes y, en consecuencia, el tipo (calidad) de alimentos por los que compiten. En varios estudios sobre primates, p. ej. langures hanumán, *Semnopithecus entellus* (Koenig et al. 1998), macacos japoneses, *Macaca fuscata* (Saito 1996; Hanya 2009), macacos rhesus, *Macaca mulatta* (Mathy y Isbell 2001), macacos taiwaneses, *Macaca cyclopis* (Su y Birky 2007), se observó una mayor agresión y un aumento en el número de

interacciones agonistas por los alimentos de alta calidad en comparación con los alimentos de baja calidad; ver también en otros taxones: abejas sin aguijón *Trigona spp.* (Johnson y Hubbell 1974), cerdos, *Sus scrofa domesticus* (Andersen et al. 1999), kowaris *Dasyuroides byrnei* (Kennedy 1991). Sin embargo, ninguno de los experimentos anteriores fue diseñado para evaluar explícitamente la pregunta de sí el tipo de alimento influye en el comportamiento agresivo entre hermanos de la misma edad en las pruebas de competencia por alimentos.

Hace varios años, como parte de un programa sobre el desarrollo de las relaciones entre hermanos en el gato doméstico (*Felis silvestris catus*; Hudson et al. 2009; Raihani et al. 2014; Hudson et al. 2017) iniciamos un proyecto investigando competencia entre los hermanos de camada por alimentos sólidos en el destete y buscaron evidencia de la formación de relaciones de dominancia, como se ha encontrado en otros carnívoros (Scott y Fuller 1965; Fox 1972; Bekoff et al. 1981; Meyer y Weber 1996). Sin embargo, en nuestro primer estudio las camadas de crías de gatos al destete privados de alimentos mostraron poca o ningún signo de comportamiento agonístico cuando se les presentó un alimento enlatado conocido y altamente preferido, incluso cuando se administraba en un tazón del cual una sola cría podía acceder a la vez (Améndola-Saavedra 2011). Mientras una cría estaba comiendo las otras típicamente esperaban o jugaban cerca. Cuando la cría que estaba alimentándose levantaba la cabeza para masticar, otro comenzaba a alimentarse del tazón, aparentemente sin contienda. Los hallazgos de este estudio parecían claros: las crías de destete del gato doméstico no compiten fuertemente por los alimentos y no desarrollan relaciones de dominancia entre los hermanos de camada. Adicionalmente, los resultados de la tesis parecían consistentes con reportes anteriores sobre el gato; según lo reportado, las crías de gato de las colonias de vida libre reciben prioridad en la alimentación por adultos de ambos sexos (Yamane et al. 1997; Bonanni et al. 2007; observaciones propias).

Pero luego ocurrió un evento fortuito que arrojó dudas sobre estas conclusiones y dio lugar al presente estudio. Uno de nosotros accidentalmente dejó caer un trozo de carne cruda en el piso de la cocina en presencia de varios de los gatos adultos normalmente pacíficos que esperaban ser alimentados con su alimento enlatado habitual. Esto resultó inmediatamente en que se gruñeran, se golpearan con zarpazos entre sí con las patas delanteras con las garras extendidas y en que un individuo huyera con la carne para comérsela en soledad. Por lo tanto, nos preguntamos si lo mismo podría ser cierto para

las crías de gato, es decir, si presentarles un trozo de carne cruda, un estímulo presumiblemente más natural que el alimento enlatado, también provocaría un comportamiento agonístico y competitivo.

Por lo tanto, el objetivo del presente capítulo fue volver a examinar la expresión del comportamiento agresivo durante la alimentación entre las crías destetadas del gato doméstico. Como cazadores solitarios de tamaño mediano, los gatos dependen de presas pequeñas como diversas especies de roedores, aves, reptiles e incluso insectos (Langham 1990; Woods et al. 2003; Biró et al. 2005; Lanszki et al. 2015), que las madres traen como items individuales a sus crías destetadas (Bateson 2014). Por lo tanto, primero investigamos el comportamiento de los hermanos de camada cuando se les presentó alimento comercial enlatado para gatos en comparación con un alimento sólido más natural y monopolizable, un trozo de costilla de res carnosa cruda. Dado que esperábamos, y descubrimos, que los hermanos de camada competirían más agresivamente por el estímulo de la carne cruda, en un segundo experimento investigamos las características de la carne cruda (capacidad de monopolización, olor/sabor, textura) que desencadenan el comportamiento agresivo.

## **2. Métodos generales**

### **2.1 Sitio de estudio y animales**

Sesenta y siete crías de gato (40 machos, 27 hembras) de 16 camadas (tamaño medio de la camada =  $4.2 \pm 0.99$  DE, rango 3–6, razón media por sexo =  $0.59 \pm 0.25$  DE, rango 0–1 (1 = toda la camada de machos)) participaron en el estudio. Se obtuvieron de cuatro hembras multíparas mestizas mantenidas como parte de una colonia de reproducción en libertad en una casa particular en la Ciudad de México, y siendo la paternidad desconocida. Las madres fueron alimentadas diariamente con alimento comercial enlatado para gatos y carne fresca, y recibieron tratamiento regular contra parásitos. Agua, leche, alimento seco para gatos y bandejas de arena comercial para gatos estaban disponibles permanentemente. Las hembras siempre dieron a luz en la casa sin aparentes dificultades.

Cada camada se mantuvo en una habitación separada de aproximadamente 3 m x 3 m en la colonia de reproducción desde el nacimiento hasta el final del segundo mes. Las habitaciones contenían varios juguetes para gatos y un "nido" que consistía en una cama



de gomaespuma de 70 cm × 40 cm forrada, que las madres aceptaron bien. Al nacer, las crías fueron sexadas, pesadas al gramo más cercano y diariamente a partir de entonces en báscula digital, y se les colocaron cintas de diferentes colores en el cuello para su identificación individual. Las cintas se cambiaron semanalmente para adaptarse al crecimiento de las crías. El cuidado de las crías durante las primeras cuatro semanas estuvo únicamente a cargo de sus madres. A partir de la quinta semana posnatal se les proporcionó agua y el mismo alimento para gatos comercial seco y enlatado que las madres para asegurarse de que habían comenzado la transición de la leche materna a los alimentos sólidos antes del inicio de las pruebas.

Las sesiones de prueba (véanse los Experimentos 1 y 2 a continuación) se llevaron a cabo en una habitación separada que contenía una arena acrílica opaca de 1.5 m x 1.5 m x 0.7 m (altura). Para la prueba, cada camada se colocó en una caja de salida oscura en un extremo de la arena y a 1 m del estímulo de alimento en el otro extremo.

Cuando se levantó la caja de inicio, se registró el comportamiento de las crías durante 2 minutos en ausencia de humanos usando una cámara de video (Sony DCR-SX22) colocada sobre la arena.

## **2.2 Registro conductual**

Utilizando el software Solomon Coder (Péter 2015), se puntuaron los siguientes comportamientos para cada cría en cada prueba:

*Zarpazo (Swipe)*: el número de veces que una cría golpeó a otra cría con una pata delantera, generalmente en la región de la cabeza, y en casos claramente visibles, con garras extendidas (Fig. 1, panel superior).

*Pisotón (Stomp)*: el número de veces que una cría golpeó el alimento o el piso junto al alimento con una pata delantera en presencia de otra cría, en casos claramente visibles con las garras extendidas (Fig. 1, panel inferior).

*Vocalización*: el número de episodios de una cría hiseaba o gruñía a otra(s) cría(s). Tales vocalizaciones solo las emitían las crías que llegaban simultáneamente al alimento o una cría que ya estaba en posesión del alimento en respuesta al acercamiento de sus hermanos de camada.

*Monopolización del alimento*: Porcentaje del tiempo que una cría individual pasó comiendo o manipulando el alimento excluyendo a sus compañeros de camada, donde 100

% fue el tiempo total que cualquier número de crías estuvo en contacto directo con el alimento.



**Fig. 1** Comportamientos agresivos mostrados por crías de gato al destete de siete semanas de edad al recibir un trozo de costilla de res cruda en pruebas de competencia alimentaria. Panel superior: ejemplo de un "zarpazo". La cría 1 se acerca a la cría 2, que está comiendo de la carne (cuadro izquierdo). La cría 2 responde con un zarpazo de una pata delantera con garras extendidas y contacto en la cabeza de la cría 1 (cuadro central). La cría 1 se retira inmediatamente, la cría 2 aparta la carne y el observador, la cría 3, no avanza más hacia la carne (cuadro derecho). Panel inferior: ejemplo de un "pisotón". La cría 4 se acerca a la cría 5, que está comiendo de la carne (cuadro izquierdo). La cría 5 responde pisoteando con su pata delantera izquierda sobre la carne y manteniéndola allí con garras extendidas y acompañado de gruñidos (cuadro central). La cría 4 detiene su avance mientras la cría 2 comienza a acercarse con cautela (cuadro derecho). Ambas secuencias duraron aproximadamente 1.5 segundos. (Adaptado de González et al. 2018).

### 2.3 Análisis de los datos y estadística

Los análisis estadísticos se realizaron con R, versión 3.3.1 (R Core Team, 2019). Se aplicaron General Linear Mixed Models (GLMM) utilizando el paquete lme4 (Bates et al. 2015) con efectos aleatorios anidados (crías fueron anidadas en camadas) diseñado para probar la influencia del tipo de alimentación en el comportamiento agresivo de las crías. Debido a que el número de interacciones agresivas por ensayo fue bajo (el número medio de pisotones, zarpazos, hiseos y gruñidos se combinaron por ensayo para el Experimento 1:  $0.9 \pm 2.04$  DE y el Experimento 2:  $0.36 \pm 0.59$  DE), para el propósito del análisis estadístico, transformamos los datos en una variable binaria (presencia o ausencia de comportamientos agresivos por cría en un ensayo) y se utilizó distribuciones

binomiales en el modelo con el enlace 'logit'. Los factores fijos en los modelos originales fueron la condición de prueba (tipo de estímulo alimenticio: enlatado, carne cruda, control), edad, sexo, tamaño de la camada, proporción de sexos de la camada y, en el primer experimento, el número de sesión (primera o segunda prueba ese día), y en el segundo experimento el orden en que se presentaron los estímulos. Luego, los factores con los efectos más débiles se eliminaron gradualmente de los modelos. Comparamos los modelos utilizando los Criterios de Información de Akaike (AICc) de segundo orden, que incluye un término de corrección para tamaños de muestra pequeños, y se eligió el modelo con el valor AICc más bajo. Reportamos las diferencias de AICc ( $\Delta AICc = AICc_i - AICc_{original}$ ) para comparar los diferentes modelos para aproximar mejor los datos. También calculamos los pesos de Akaike normalizados ( $w_i$ ) para cada modelo, que pueden interpretarse como una medida de la mejor aproximación del conjunto. Los detalles de la selección del modelo se pueden encontrar en el material complementario de la publicación (Anexo 1). Los valores de  $p$  se extrajeron utilizando pruebas de Chi-cuadrada de Wald (tipo II). Comparaciones post hoc dieron resultados significativos de GLMM con distribuciones binarias se realizaron con pruebas de proporciones por pares con corrección de Bonferroni. El análisis del porcentaje de compañeros de camada que comieron del estímulo en una prueba y, además, el porcentaje de tiempo que se monopolizó el alimento (solo un individuo comió a la vez) en las pruebas se realizó utilizando GLMM con distribución binomial con camada como factor aleatorio. Solo los ensayos con estímulos alimentarios se incluyeron en los dos últimos análisis. El procedimiento de selección del modelo fue similar al descrito anteriormente, excepto que el modelo original no incluía el sexo, ya que solo es aplicable a individuos y no a nivel de camada. Se calcularon los valores  $D$  de Cohen para estimar los tamaños del efecto. Cuando se incluyeron más de dos grupos en el análisis, se realizaron comparaciones del tamaño del efecto con la condición de control.

Todos los videos pertenecientes a cada uno de los experimentos fueron analizados primero por la misma persona. Luego, la confiabilidad entre evaluadores se evaluó mediante un segundo análisis del 20 % de los videos por parte de un observador independiente. Calculamos el  $\kappa$  de Cohen para el conteo y las correlaciones intraclass basadas en GLMM para variables continuas. Obtuvimos concordancias altas y significativas entre evaluadores para todas las variables (Experimento 1: número de interacciones agonísticas  $\kappa = 0.937$ ,  $p < 0.001$ , número de compañeros de camada que

comieron por prueba  $\kappa = 0.846$ ,  $p < 0.001$ , porcentaje de tiempo que se monopolizó el alimento  $R_{ICC} = 0.994$ ,  $p < 0.001$ ; Experimento 2: número de interacciones agonistas  $\kappa = 0.911$ ,  $p < 0.001$ , número de compañeros de camada comiendo por prueba  $\kappa = 0.869$ ,  $p < 0.001$ , porcentaje de tiempo que se monopolizó el alimento  $R_{ICC} = 0.873$ ,  $p < 0.001$  ).

### **3. Experimento 1. Respuesta a la carne cruda**

Nuestro objetivo en este experimento fue comparar el comportamiento de los compañeros de camada cuando se les presentó alimento comercial enlatada para gatos o un trozo de costilla de ternera cruda durante el período de destete, desde la sexta a la octava semana posnatal (Martin 1986; Bateson 2014).

#### **3.1 Métodos**

Treinta y tres crías de gato (18 machos, 15 hembras) de ocho camadas (tamaño promedio de camada 4.1, rango 3–6, proporción sexual media 0.54, rango 0–1), obtenido de cuatro hembras multíparas de raza mixta (dos camadas de cada hembra) participaron en este experimento.

Durante la quinta semana posnatal, cada camada se colocó dos veces en la arena de prueba durante 5 a 10 minutos sin la madre para que las crías se habituaran a la situación de prueba. Luego, desde la sexta a la octava semanas posnatales, cada camada fue probada en la arena durante la mañana (10:00–12:00 h) dos veces por semana y sin la madre en una de tres condiciones diferentes: cuando se les presentó un trozo de 50 g de *costilla con carne cruda de res* (2x/semana), cuando se les presentó 50 g de alimento comercial para gatos *enlatado con sabor a carne de res* en un recipiente de 12 cm de diámetro que no permitía alimentar a más de dos o tres crías simultáneamente (2x/semana), y en una condición de control sin estímulo alimentario (1x/semana).

Las tres condiciones de prueba se presentaron en orden pseudoaleatorio, y cada prueba se repitió en cada día de prueba después de una pausa de cinco minutos durante la cual las crías se colocaron juntas en una jaula de transporte familiar, se retiraron los restos de alimento y se reemplazaron con un nuevo estímulo y el piso de la arena se limpió. Este programa resultó en un total de 12 ensayos para cada condición de estímulo (dos ensayos con dos repeticiones por condición x tres semanas) y seis ensayos de control (un ensayo con dos repeticiones x tres semanas). Las crías fueron separadas de sus madres y

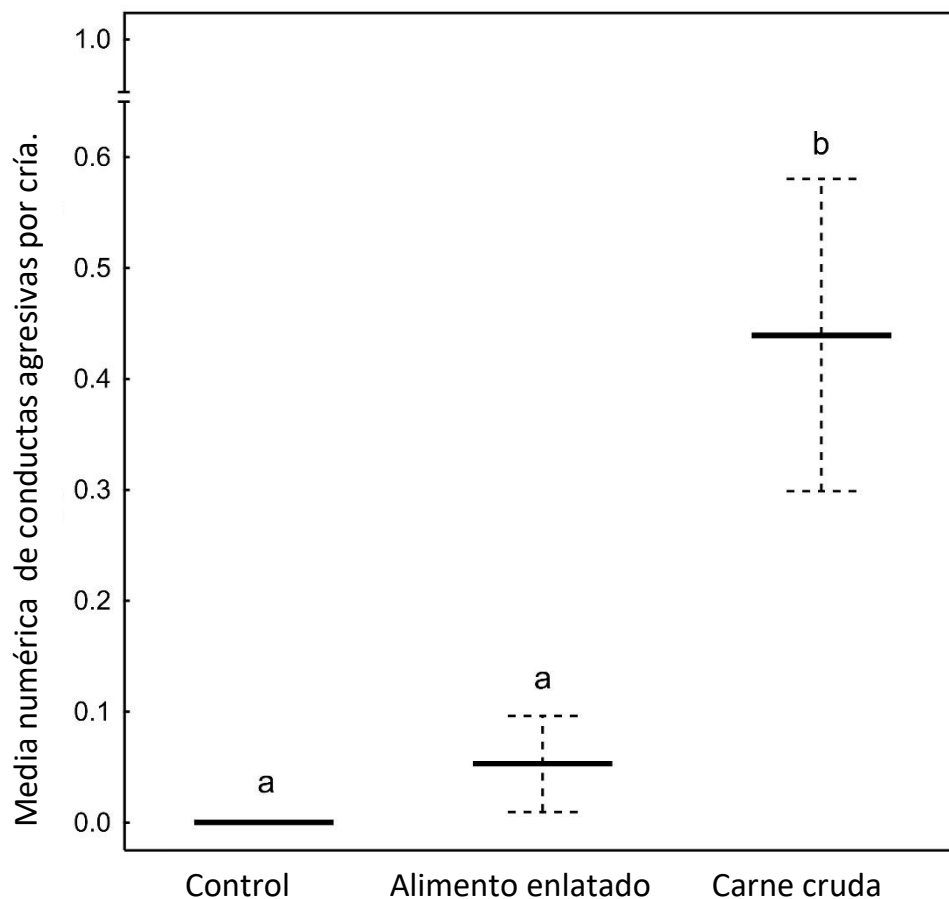
privados de alimento cuatro horas antes de la prueba (considerado una simulación razonable del tiempo que las madres podrían pasar cazando) para aumentar su motivación para alimentarse. Los fines de semana permanecían con sus madres y con libre acceso a alimentos secos y enlatados para evitar posibles efectos debido a la privación de alimentos durante la semana.

### **3.2 Resultados y discusión**

Las crías se adaptaron rápidamente a la arena y en una o dos pruebas aprendieron la ubicación del alimento. Inmediatamente se retiró la caja de inicio, la mayoría de las crías fueron directamente al alimento, o en la condición de control se movieron rápidamente por la arena, explorando o jugando. La frecuencia de conductas agresivas estuvo fuertemente asociada con el tipo de alimento presentado (Fig. 2). Se registraron comportamientos significativamente más agresivos cuando las crías fueron probadas con carne cruda que cuando fueron probados con alimento enlatado. Casi no ocurrieron comportamientos agresivos en la condición de alimento enlatado o en la condición de control en la que no había alimento presente. El modelo de mejor aproximación basado en AICc (ver Material complementario del artículo Anexo 1) incluyó el tipo de alimento, la edad y el sexo como factores fijos. El análisis GLMM reveló que el tipo de estímulo alimentario fue el único factor asociado con el comportamiento agresivo, mientras que ni la edad ni el sexo de las crías tuvieron un efecto significativo (GLMM, tipo de alimento:  $\chi^2 = 34.3$ ,  $p < 0,0001$ , edad  $\chi^2 = 1.56$ ,  $p = 0.21$ , sexo  $\chi^2 = 2.86$ ,  $p = 0.09$ ,  $D_{\text{control-enlatado}}$  de Cohen = 0.17,  $D_{\text{controlcarne}}$  de Cohen = 0.47). Fue notable que en dos camadas crías particulares monopolizaron, defendieron agresivamente y comieron carne de res ya en la primera prueba (primera experiencia de las crías con carne cruda), y en cuatro de las seis camadas restantes en la segunda prueba con carne.

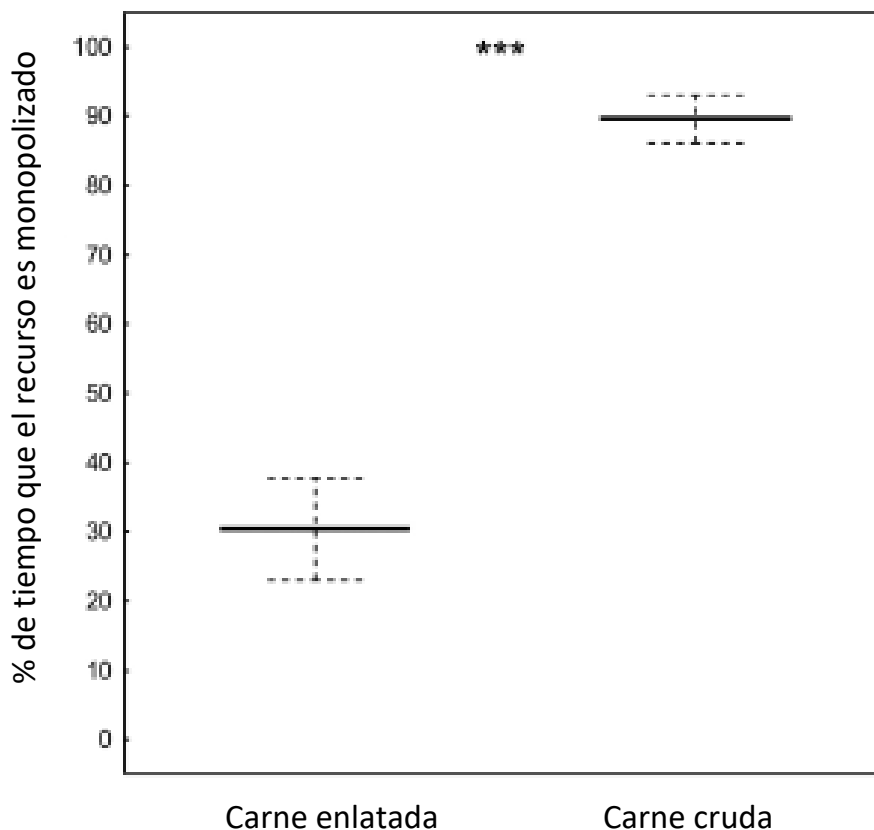
En la condición de res, en cualquier prueba, una sola cría generalmente monopolizaba el alimento, calculada como el porcentaje de tiempo que cualquier número de crías estuvo en contacto con el alimento (Fig. 3). Con la excepción ocasional de gruñidos cuando dos crías llegaban a la carne al mismo tiempo, solo la cría en posesión de la carne mostraba un comportamiento agresivo cuando se acercaba otra cría. Las crías que mostraban un comportamiento agresivo no siempre eran los mismos individuos, 14 de los 33 (42 %) lo hacían. Los animales que se acercaban a la carne casi siempre se retiraban de inmediato cuando se enfrentaban a zarpazos, pisotones, hiseos o gruñidos del "propietario" (p. ej.,

Fig. 1) (cf. Garrott et al. 1984). Además, el comportamiento agresivo no solo se mostró hacia los hermanos de camada. Las crías en posesión de la carne también daban zarpazos, gruñían e incluso mordían a los experimentadores que retiraban la carne al final de las pruebas, aun cuando estaban completamente familiarizados con los manipuladores. Una vez que se retiró la carne, cesaban inmediatamente todos los signos de agresión; nunca se vio un comportamiento agresivo lejos de la carne y nunca ocurrieron contiendas prolongadas o peleas directas. Esta observación es consistente con informes previos de que las peleas o el comportamiento agresivo son más frecuentes cerca del alimento o dentro de un parche de alimento (Biben 1982; Sterck y Steenbeek 1997; Range y Noë 2002; Su y Birky 2007).



**Fig. 2.** La frecuencia de conductas agresivas de las crías recién destetadas en pruebas de competencia de alimentos dependió del tipo de estímulo de la prueba. Se produjo un número significativamente mayor de comportamientos agresivos cuando a las camadas se les presentó un trozo de costilla de res cruda que cuando se les presento con un tazón de alimento enlatado comercial con sabor a carne de res. En ausencia de un estímulo alimentario (condición de control) casi no se observaron comportamientos agresivos. Los datos se presentan como el número de comportamientos agresivos

por cría. Se dan las medias y los intervalos de confianza de 0.95 y las diferencias significativas después de las pruebas de proporción por pares corregidas para comparaciones múltiples se indican con letras diferentes. Ver texto para estadísticas. (Adaptado de González et al. 2018).



**Fig. 3.** Porcentaje del tiempo que el alimento fue monopolizado por una sola cría en el Experimento 1. 100% = Tiempo total que cualquiera número de crías estuvieron en contacto directo con el alimento. Los datos están presentados como medias e intervalos de confianza de 0.95. \*\*\*  $p < 0.001$ ; Prueba Chi-cuadrada de Wald. Ver texto para estadísticas. (Adaptado de González et al. 2018).

El patrón de comportamiento en los ensayos con alimento enlatado fue muy diferente. Aunque el recipiente no era lo suficientemente grande como para permitir que todas las crías de las camadas más grandes se alimentaran simultáneamente, por lo general, varias crías y, a menudo, todas comían de él, en cualquier prueba. Por lo tanto, el número de hermanos de camada que comieron del alimento enlatado en cualquier prueba individual fue significativamente mayor que el número de compañeros de camada que comieron de la carne de res. Mientras que en promedio 1.9 crías (47.1 %) por camada “comieron” de la carne por ensayo, en promedio 2.8 crías (68.15 %) por camada comieron del alimento enlatado, aunque, como se mencionó anteriormente, la carne de res cruda era un alimento muy preferido. El mejor modelo de aproximación para el porcentaje de hermanos de

camada que comieron por prueba basado en AICc (ver Material complementario del artículo Anexo 1) incluyó el tipo de alimento y el número dentro de la sesión como factores fijos (GLMM, tipo de alimento:  $\chi^2 = 35.5, p < 0.0001$ , sesión  $\chi^2 = 8.64, p < 0.01$ ,  $D_{\text{carne enlatada}}$  de Cohen = 0.85). El porcentaje de tiempo que el alimento estuvo monopolizado, es decir, cuando solo un individuo estuvo en posesión de él (100% = tiempo total que cualquier número de crías estuvo en contacto directo con el alimento), también fue significativamente mayor para la carne cruda. El mejor modelo de aproximación para el porcentaje de tiempo que se monopolizó el alimento en una prueba basada en AICc (ver Material complementario del artículo Anexo 1) incluyó el tipo de alimento, el número de sesiones y el tamaño de la camada como factores fijos. El número dentro de la sesión y el tamaño de la camada tuvieron un efecto levemente negativo pero significativo en el porcentaje de tiempo que se monopolizó el alimento (GLMM, tipo de alimento:  $\chi^2 = 52.33, p < 0.0001$ , sesión  $\chi^2 = 3.89, p < 0.05$ , tamaño de la camada:  $\chi^2 = 5.21, p < 0.05$ ,  $D_{\text{carne enlatada}}$  de Cohen = 2.1; Fig. 3).

Los resultados confirman claramente nuestra predicción, basada en observaciones aleatorias previas, de que el proporcionar a camadas de crías hambrientas destetadas con el estímulo más natural de un trozo de costilla de res cruda provocaría un comportamiento más competitivo y abiertamente agresivo que el estímulo menos natural del alimento enlatado para gatos. Este fue el caso a pesar de que en ambas condiciones las crías estaban claramente motivadas para comer. Cuando se les dio un tazón grande de alimento enlatado al final de la prueba, todas las crías comieron con avidez (cf. Améndola-Saavedra 2011). La fuerte respuesta de las crías a la carne nos llevó a investigar en un segundo experimento las características particulares de este estímulo que provocaba un patrón de comportamiento agresivo tan marcado y aparentemente “innato”.

#### **4. Experimento 2. Características de la carne cruda que provocan un comportamiento agresivo**

Nuestro objetivo en este experimento fue comparar el comportamiento de los hermanos de camada probando a las crías de manera similar al Experimento 1, cuando les presentábamos componentes de la carne cruda difiriendo en propiedades como sabor / olor, textura y capacidad de monopolización.



## 4.1 Métodos

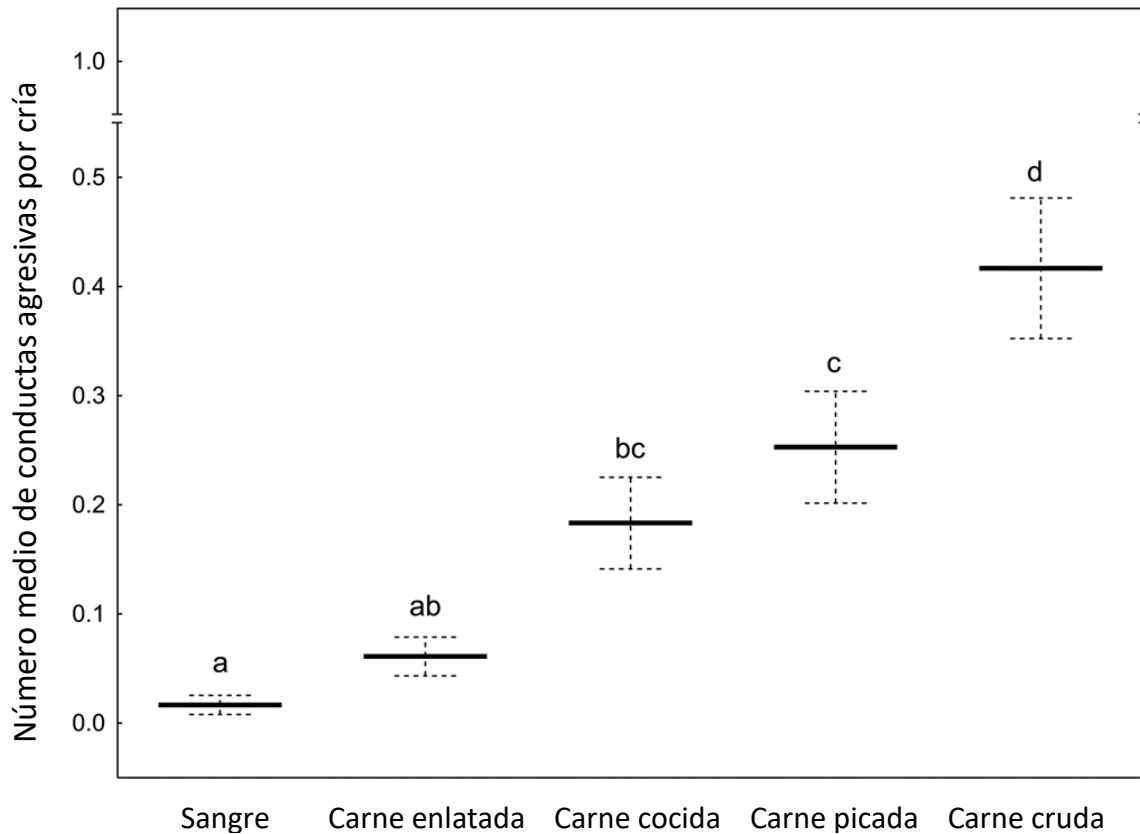
Se incluyeron en el estudio 34 crías (22 machos, 12 hembras) de ocho camadas (tamaño medio de camada 4.3 crías, rango 3–5, razón sexual promedio de camada 0.63, rango 0.33–1) obtenidos de cuatro hembras multíparas de raza mixta. Similar al Experimento 1, durante la quinta semana posnatal, cada camada se colocó dos veces en la arena durante 5 a 10 minutos sin la madre para la habituación de las crías a la situación de prueba. Luego, desde las semanas posnatales de seis a ocho, cada camada fue probada en la arena durante la mañana (10:00–12:00 h) de lunes a viernes. Dado que un trozo de costilla de res cruda tiene tres características principales: sabor/olor, textura y la posibilidad de monopolizarlo, modificamos sistemáticamente los estímulos presentados a las crías para diferir unos de otros en estas variables. Por lo tanto, creamos cinco tipos diferentes de estímulo de la siguiente manera: (1) un trozo de costilla de res cruda como en el experimento anterior; (2) carne de res cruda picada (del mismo tipo y cantidad de carne que en la condición anterior pero cortada en trozos pequeños) que tenía el sabor/olor y textura del estímulo original de la carne pero no podía monopolizarse fácilmente; (3) sangre (carne de res) en un recipiente de 7 cm de diámetro, que permitía el acceso a una sola cría a la vez, para que pudiera monopolizarse y tener el sabor/olor pero no la textura de la carne de res cruda; (4) un trozo de carne de res similar al estímulo de carne original pero cocinado en agua sin sazonar durante 30 minutos y se dejó enfriar justo antes de la prueba, que también podría estar monopolizado y tener una textura similar, pero no el mismo sabor/olor que carne de res cruda; (5) y finalmente el mismo alimento enlatado para gatos que en el Experimento 1 como el control, que no tenía ninguna de las características de la costilla de res cruda mencionada anteriormente, y porque casi nunca desencadenó la agresión. Excepto por la sangre (ver arriba), todos los estímulos se presentaron directamente en el piso.

Las camadas se probaron en las cinco condiciones, presentadas en un diseño equilibrado una vez cada día de prueba en orden pseudoaleatorio durante tres semanas (un total de 15 ensayos para cada condición en tres semanas de prueba, con cada uno de los cinco estímulos presentados en cada una de las cinco secuencias posibles tres veces una vez por semana). El procedimiento de prueba fue similar al Experimento 1, incluida la pausa de cinco minutos entre las pruebas para reemplazar los alimentos restantes con el próximo estímulo y limpiar el piso de la arena.

Los ensayos se registraron con el mismo equipo y se puntuaron los mismos comportamientos para cada individuo que en el Experimento 1. La codificación del comportamiento, el software y el análisis estadístico también fueron similares. Además, para tener una estimación de las características de la costilla de res cruda que más contribuye a la expresión del comportamiento agresivo, a cada tipo de alimento se le asignaron tres valores binarios que corresponden a las tres características principales manipuladas, y para los cuales la costilla de res cruda y los alimentos enlatados representaban los dos extremos del espectro. Mientras que la costilla de res cruda obtuvo 1/1/1 por olor / sabor, textura y monopolización y el alimento enlatado obtuvo 0/0/0, a los otros tres estímulos se les asignaron valores en el siguiente orden; sangre 1/0/1; carne de res cocida 0/1/1; carne picada 1/1/0.

## **4.2 Resultados y discusión**

El número de comportamientos agresivos difirió significativamente entre las cinco condiciones de estímulo. El modelo que mejor se aproximó a la aparición de comportamientos agresivos fue una prueba basada en AICc (ver Material complementario de artículo Anexo 1) incluyó el tipo de estímulo, el orden en que se presentó, la edad y el tamaño de la camada. El tipo de estímulo tuvo el efecto más fuerte, mientras que el orden en que se presentaron los estímulos tuvo un efecto negativo significativo. El comportamiento agresivo disminuyó un poco con las pruebas repetidas el mismo día. Ni la edad, el sexo de las crías ni el tamaño de la camada tuvieron un efecto significativo en la ocurrencia de comportamiento agresivo (estímulos GLMM  $\chi^2 = 97.8$ ,  $p < 0.0001$ , orden  $\chi^2 = 6.71$ ,  $p < 0.01$ , edad  $\chi^2 = 2.69$ ,  $p = 0.1$ , camada tamaño  $\chi^2 = 2.62$ ,  $p = 0.10$ , D de Cohen<sub>sangre-enlatada</sub> = 0.14, D de Cohen<sub>enlatada-cocida</sub> = 0.14, D de Cohen<sub>enlatada-picada</sub> = 0.36, D de Cohen<sub>enlatada-cruda</sub> = 0.48). De acuerdo con los resultados del Experimento 1, las crías mostraron el mayor número de comportamientos agresivos en la condición de carne cruda (costilla de res). El número más bajo de comportamientos agresivos ocurrió cuando a las crías se les presentó sangre, pero no fue significativamente diferente de la condición de alimento enlatado (Fig. 4).

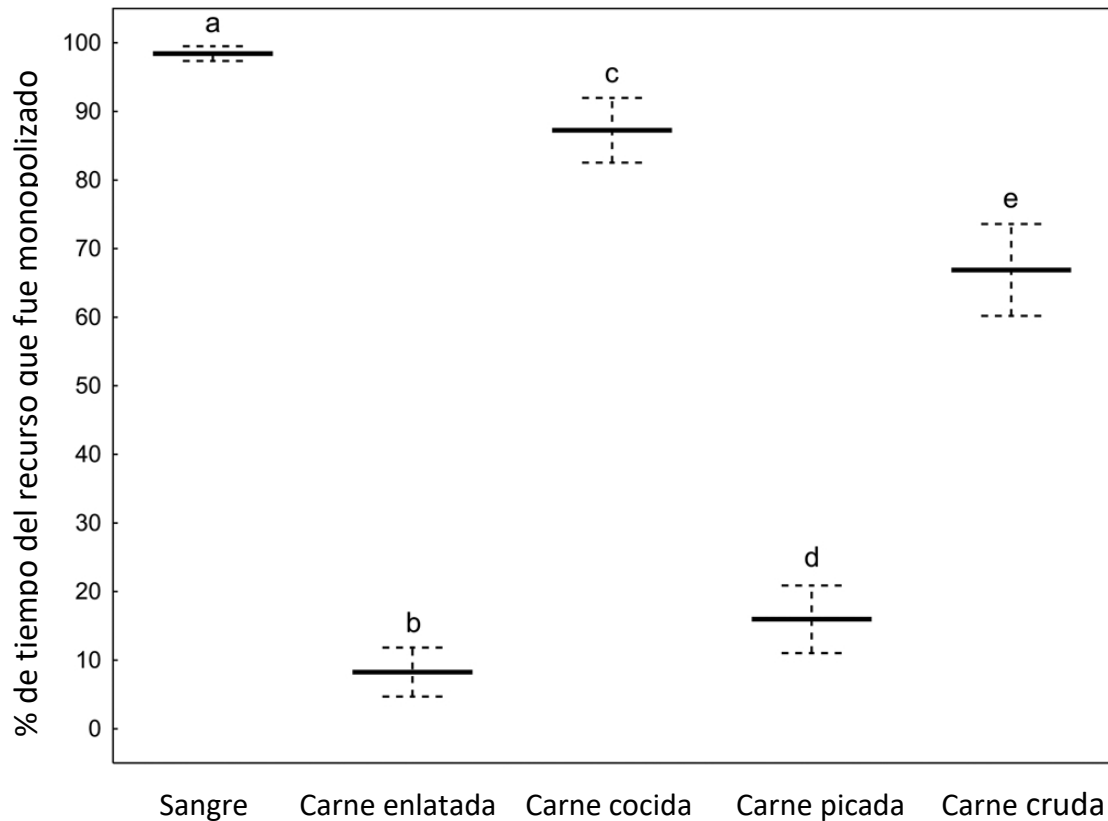


**Fig. 4.** La frecuencia de los comportamientos agresivos en las camadas de crías recién destetadas en las pruebas de competencia por alimento dependió del tipo de estímulo de la prueba. Se produjo un número significativamente mayor de conductas agresivas cuando a las camadas se les presentó un trozo de costilla de res cruda que en respuesta a estímulos selectivamente modificados para eliminar varias características de la costilla de res cruda. Los datos se presentan como el número de comportamientos agresivos por cría. Se dan las medias y los intervalos de confianza de 0.95 y las diferencias significativas después de las pruebas de proporción por pares corregidas para comparaciones múltiples se indican con letras diferentes. Ver texto para estadísticas. (Adaptado de González et al. 2018).

En cuanto al Experimento 1, las crías que mostraban un comportamiento agresivo no siempre eran los mismos individuos, 18 de los 34 (53 %) lo mostraban.

El porcentaje de tiempo que el alimento estuvo monopolizado, es decir, cuando solo un individuo comía de él, también dependía principalmente del tipo de estímulo. El modelo de mejor aproximación incluía el tipo de alimento y la proporción de sexos de la camada. Mientras que el tipo de alimento tuvo un efecto fuerte y significativo, la proporción de sexos tuvo un efecto positivo (el alimento se monopolizó más en las camadas sesgadas

por machos) pero no significativo (GLMM, tipo de alimento:  $\chi^2 = 149.4$ ,  $p < 0.0001$ , proporción de sexos  $\chi^2 = 3.51$ ,  $p = 0.06$ , D de Cohen  $_{\text{enlatada-sangre}} = 6.5$ , D de Cohen  $_{\text{enlatada-cocinada}} = 3.84$ , D de Cohen  $_{\text{enlatada-picada}} = 0.33$ , D de Cohen  $_{\text{enlatada-cruda}} = 2.1$ ); resumido en la Fig. 5).



**Fig. 5.** Porcentaje de tiempo que una sola cría monopolizó el alimento en el Experimento 2. 100% = tiempo total que cualquier número de crías estuvo en contacto directo con el alimento. Los datos se presentan como medias e intervalos de confianza de 0.95. Letras diferentes indican diferencias significativas después de las pruebas post hoc de Tukey HSD corregidas para comparaciones múltiples. Ver texto para estadísticas. (Adaptado de González et al. 2018).

Cuando se incluyeron en un Modelo Mixto Lineal Generalizado los tres factores binarios y el orden en que se presentaron los estímulos a las crías, los resultados mostraron que, en general, el sabor/olor y la textura tenían un efecto positivo significativo en la probabilidad de provocar un comportamiento agresivo. La monopolización tuvo solo un débil efecto negativo pero no significativo y, por lo tanto, se eliminó del modelo final. Este resultado es sorprendente ya que pensamos que la capacidad de monopolización sería uno de los principales factores para aumentar el comportamiento agresivo y como se informó para una variedad de especies de vertebrados; p.ej. peces (Magnuson 1962; Grant

y Guha 1993), aves (Goldberg et al. 2001), mamíferos (Monaghan y Metcalfe 1985; Wittig y Boesch 2003, pero véase también Mathy y Isbell 2001). Los hallazgos sugieren además que este efecto no se debió a una sola característica de la carne de res, como su sabor/olor o textura, sino más bien a una combinación aparentemente compleja de características. Por lo tanto, en orden descendente de la eficacia de los otros estímulos "reducidos" para provocar un comportamiento agresivo, la carne picada tenía las mismas características excepto la capacidad de monopolización, la carne cocida tenía las mismas características excepto el sabor/olor y quizás hasta cierto punto la textura, el alimento enlatado no tenía ninguna de las mismas características excepto ser reconocido como un alimento aceptable, y la sangre tenía sabor/olor en común con la carne de res, era muy preferida y fuertemente monopolizada pero carecía de la textura de la carne de res.

También hubo un efecto negativo significativo en la aparición de conductas agresivas en el orden en que se presentaron los estímulos cada día, quizás porque las crías perdieron gradualmente el interés en el alimento a lo largo de las pruebas debido a la saciedad o al saber que serían bien alimentados al final del día de pruebas (Tabla 1).

**Tabla 1.** Resultados del análisis GLMM del número de conductas agresivas. El modelo incluyó las características de los estímulos y el orden de presentación dentro de los ensayos.

Efectos fijos	Estimados	Error estandar	Valor Z	p
Intersección	- 6.65	1.25	- 5.32	<0.001***
Sabor/olor	0.69	0.18	3.86	<0.001***
Textura	1.81	0.23	7.81	<0.001***
Tamaño de la camada	0.52	0.27	1.94	0.06
Orden	- 0.13	0.05	- 2.28	<0.05*

\* $p < 0.05$ .

\*\*\* $p < 0.001$

## 5. Discusión general

Los resultados de este estudio proporcionan un recordatorio de la importancia de la elección de estímulos en los estudios experimentales del comportamiento animal, como

la competencia agresiva por un recurso limitado. Por lo tanto, incluso dos tipos de alimentos que comen fácilmente las crías de gato, carne de res cruda y enlatada, tuvieron resultados muy diferentes y robustamente repetibles en las pruebas de competencia de alimentos utilizadas aquí. Si solo hubiéramos probado a las crías con alimento enlatado, como se hizo en la tesis de estudiante que condujo al presente estudio (Améndola-Saavedra 2011), habríamos llegado a la conclusión engañosa de que las crías no compiten agresivamente por el alimento al destete. Por lo tanto, estos resultados pueden proporcionar un recordatorio de que se debe prestar atención al diseñar experimentos sobre agresión (y de hecho sobre otros comportamientos) a la idoneidad de los estímulos de acuerdo con la ecología natural de los animales y sus respuestas conductuales evolutivas.

Varios estudios previos también han demostrado que el tipo de alimento (calidad) puede influir en la expresión del comportamiento agresivo durante la alimentación entre sus congéneres (ver Introducción). Por ejemplo, Andersen et al. (1999) informaron que el comportamiento agresivo de las cerdas fue significativamente menor con el alimento húmedo que con el seco. Llegaron a la conclusión de que la reducción de la agresión con los alimentos húmedos podría deberse a que la dieta promueve la saciedad y, por lo tanto, reduce la motivación para luchar o que la variación individual en el tiempo de alimentación es menor con los alimentos húmedos que con los secos, lo que permite que más individuos terminen su ración simultáneamente, lo que lleva a una reducción de la competencia. Sin embargo, estas posibilidades no explican las diferencias que encontramos en los niveles de agresión con diferentes tipos de alimentos en crías de gato, p.ej. entre consumir sangre versus carne cruda. En ambos casos, las crías no podían alimentarse simultáneamente, pero mostraron niveles significativamente más altos de comportamiento agresivo con la carne cruda que con la sangre. Además, las diferencias en el nivel de comportamiento agresivo en respuesta a los diferentes estímulos alimenticios ocurrieron principalmente cerca del comienzo de las pruebas, antes de que las crías en cualquiera de las condiciones tuvieran tiempo de saciarse.

Las preguntas que surgen de estos hallazgos incluyen si tal especificidad al responder a diferentes alimentos se aplica a otros félidos y carnívoros en general, y si existen diferencias específicas de especie en los alimentos particulares que provocan competencia agresiva. Biben (1982) informó que las presas vivas provocaron más eventos agonísticos que el alimento regular entre cachorros de zorro cangrejero (*Cerdocyon thous*). También

se ha informado que los cocodrilos del Nilo inmaduros (*Crocodylus niloticus*) compiten más agresivamente cuando se les alimenta con pollitos domésticos vivos que cuando se les alimenta con pescado vivo o muerto o con carne picada (Morpurgo et al. 1993). En estudios de arrastre de alimentos de los ritmos circadianos en el kowari (*Dasyuroides byrnie*), un marsupial carnívoro (O'Reilly et al. 1986), se obtuvo un arrastre más fuerte cuando los animales fueron alimentados con pollitos domésticos muertos de un día, crías de rata o ratones que alimento comercial para perros o gatos (Kennedy 1991; G. A. Kennedy, comunicación personal). Varios de los estudios antes mencionados utilizaron presas vivas, lo que agrega otro factor potencial; movimiento. Si bien el uso de estímulos en vivo ya no es admisible por razones éticas, esta información también sugiere que en el futuro se debe prestar más atención a los estímulos (recompensas) utilizados en experimentos, por ejemplo, que involucran alimentación en contextos sociales o de aprendizaje. Y, por último, no se sabe si tales efectos se mantienen en la vida adulta o si se modifican con la experiencia dados los informes de diferencias individuales en las preferencias alimentarias entre gatos adultos, incluida la carne cocinada (Bradshaw et al. 2000).

Un aspecto notable del efecto de la carne de res cruda para provocar una competencia agresiva es que parece ser innato, ya que al menos algunas crías respondieron con un comportamiento agresivo en su primer encuentro a pesar de no haber tenido experiencia previa con carne cruda. Aunque se podría argumentar que podrían haber aprendido estímulos prenatalmente asociados a la dieta de su madre, que en este estudio incluía carne de res cruda (Bilkó et al. 1994; Wells y Hepper 2006; Becques et al. 2009; Ventura y Worobey 2013), este también habría sido el caso de los alimentos enlatados. Relacionado con esto, también fue notable que las crías dieran zarpazos, pisoteaban, hiseaban y gruñían a sus hermanos de camada, a pesar de que durante varios años observando y analizando de cerca el comportamiento de las crías del gato, nunca habíamos visto interacciones tan agresivas, excepto por la ejecución ocasional de zarpazos durante la succión (pero vease Hudson y Distel 2013 para una crítica de que se interprete eso como un comportamiento agresivo).

También fue notable cuanto estrechamente se relacionaron las interacciones agresivas con la presencia directa de la carne; no se observaron interacciones agresivas cuando las crías estaban lejos de la carne, ni siquiera por parte de individuos que acababan de participar en tal comportamiento. Por lo tanto, la agresión parecía estar fuertemente

impulsada por estímulos y tener poco efecto en las relaciones posteriores entre hermanos de camada. Esto parecería contrastar con el desarrollo de un comportamiento agresivo en camadas de lince euroasiático (*Lynx lynx*), donde casi no se reporta agresión durante la alimentación (con carne de res y pollo crudos) pero ocurren peleas severas, aparentemente espontáneas, fuera del contexto de alimentación, a veces incluso con resultados mortales (Antonevich et al. 2009; Naidenko y Antonevich 2009).

Finalmente, cabe señalar que los hallazgos aquí reportados son a nivel de población (camada), sin analizar las posibles diferencias en la expresión del comportamiento agresivo y el éxito en el acaparamiento del recurso entre hermanos de camada individuales o de las características del individuo que lo hace. (Hudson y Trillmich, 2008). La cuestión de si las crías del gato doméstico forman relaciones de dominancia dentro de la camada antes del destete, como se ve en otros carnívoros (p. ej., Fox, 1972; Bekoff et al. 1981; Meyer y Weber 1996) y gatos adultos (p. ej., Cole y Shafer 1966; Knowles et al. 2004; Bonanni et al. 2007) está actualmente bajo investigación. Esperamos que con el uso de estímulos más naturales encontremos diferencias individuales estables entre hermanos de camada en su comportamiento agresivo durante las contiendas de alimentación.



### **CAPITULO III. EL GATO DOMÉSTICO. La motivación importa: los hermanos de camada más ligeros del gato doméstico compiten con más éxito por la carne al destete (traducido de Szenczi et al. 2021, ver Anexo 2)**

#### **1. Introducción**

Cada vez hay más evidencia de que el entorno social temprano puede dar forma a los fenotipos fisiológicos y de comportamiento individuales con posibles consecuencias a largo plazo (Trillmich y Hudson 2011; Trillmich et al. 2015). En los mamíferos con camadas, un aspecto conspicuo aunque sorprendentemente poco estudiado del entorno social temprano es la presencia de hermanos de camada, en particular, porque muchos animales pasan más tiempo con sus hermanos que con sus padres u otros congéneres (Hofer y East 1993; Strand et al. 2000; Baxter et al. 2008; Hudson y Trillmich 2008; Hudson et al. 2011; ver también Dunn y Plomin 1990, 1991; Sulloway 2010 para revisiones de la extensa literatura sobre la contribución de los hermanos al desarrollo de las diferencias individuales en la personalidad humana). Tener hermanos puede ser ventajoso, como hemos abordado en capítulos anteriores: al contribuir a la eficiencia termorreguladora (Bautista et al. 2003, 2008; Rödel et al. 2008b; Gilbert et al. 2010; Szenczi et al. 2011; Groó et al. 2018), al ayudar a solicitar y mantener el cuidado de los padres (Hudson y Trillmich 2008), al estimular el desarrollo neuromuscular y contribuir al desarrollo de la competencia social (Nicolás et al. 2011). Sin embargo, al mismo tiempo, los hermanos en mamíferos también deben competir por recursos a menudo limitados, primero obviamente por la leche materna, lo que a menudo resulta en la muerte de uno o más hermanos de camada a través de competencia directa o indirecta (Henry 1985; Hofer y East 1997; Mock y Parker 1997; Drummond et al. 2000; Bautista et al. 2005; Fey y Trillmich 2008; Andersen et al. 2011).

Uno de los mejores predictores del crecimiento posnatal y la supervivencia entre hermanos de camada en mamíferos es la masa corporal al nacer (Mendl 1988; Milligan et al. 2002; Baxter et al. 2008; Rödel et al. 2008a; Bautista et al. 2015a) y que puede variar marcadamente dentro de las camadas (Fraser 1989; Hudson et al. 2009, 2011; Campos et al. 2012). Hallazgos previos en varias especies muestran consistentemente que los hermanos de camada relativamente más pesados tienen una ventaja, por ejemplo, cuando compiten por el acceso a la leche materna (Hartsock y Graves 1976; Drummond et al. 2000; Stockley y Parker 2002; Bautista et al. 2005) o para posiciones térmicamente

ventajosas en el agrupamiento de la camada (Bautista et al. 2013, 2017). En consecuencia, las crías con una masa corporal relativamente mayor al nacer alcanzan un mayor peso al destete, incluso en la edad adulta, en comparación con sus hermanos relativamente más ligeros (Ryan y Wehmer 1975; Milligan et al. 2002; Hudson et al. 2011; Reyes-Meza et al. 2011; Zepeda et al. 2019; Rödel et al. 2020).

Dado que los jóvenes con una masa corporal relativamente mayor ocupan un nicho de desarrollo diferente dentro del nido que sus compañeros de camada con una masa corporal más baja, las diferencias en las interacciones entre ellos tienen el potencial de dar forma al desarrollo temprano de diferencias individuales consistentes en el comportamiento, a veces denominadas "personalidad". (Réale et al. 2010; Hudson et al. 2011; Roche et al. 2016). Esto, a su vez, puede tener consecuencias potenciales a largo plazo para su desarrollo conductual y fisiológico continuo y, en última instancia, para su adecuación (Rödel y von Holst 2009; Reyes-Meza et al. 2011; Rödel y Monclús 2011; Sachser et al. 2011; Rödel et al., 2015). Además, en las camadas de especies carnívoras (o semicarnívoras), generalmente se informa que los jóvenes más pesados emergen como individuos más agresivos y dominantes, obteniendo así acceso a más recursos como la carne (zorro rojo *Vulpes vulpes*, Henry 1985; zorro ártico *Vulpes lagopus*, Frafjord 1993 y el lince euroasiático *Lynx lynx*, Antonevich et al. 2009). Sin embargo, también se ha informado que los hermanos más ligeros y/o socialmente subordinados pueden aumentar su nivel de comportamiento asertivo y proactivo, obteniendo así un mayor acceso a los recursos, como en las hienas manchadas *Crocuta crocuta* (Benhaiem et al. 2012), las suricatas *Suricata suricatta* (Hodge et al. 2007) y zorros árticos (Frafjord 1993). Por lo tanto, para ampliar nuestra comprensión de la complejidad y las posibles consecuencias funcionales de las diferencias tanto entre especies como dentro de las mismas de la dinámica en las relaciones entre hermanos durante el desarrollo temprano de los mamíferos, sería útil tener información detallada sobre una mayor variedad de especies (Drummond 2006).

El gato doméstico *Felis silvestris catus*, un carnívoro obligado, es un buen candidato para estudiar cómo las diferencias entre hermanos en su desarrollo físico y conductual pueden contribuir a la aparición de diferencias individuales estables en etapas posteriores del desarrollo (Hudson et al. 2015; Urrutia et al. 2019; Martínez-Byer et al. 2020). Las crías nacen en un lugar oscuro y protegido seleccionado por la madre, con los ojos y los oídos cerrados durante aproximadamente la primera semana posnatal, pero con un buen pelaje.

El tamaño de la camada suele estar entre tres y seis. Hasta el comienzo del destete, alrededor de la sexta semana posnatal, dependen completamente de la leche materna para satisfacer sus necesidades nutricionales. Las madres permanecen por largos periodos con sus crías durante los primeros dos o tres días posnatales, cuando los jóvenes establecen rápidamente un orden de pezones bien definido en el que cada cría usa casi exclusivamente uno o dos pezones en particular (Hudson et al. 2009). El establecimiento de esto parece no estar relacionado con una diferencia inicial en la productividad entre los pezones y la competencia por pezones particulares no parece ocurrir (Hudson et al. 2009; Hudson y Distel 2013). Por lo tanto, parece poco probable que esto esté asociado, al menos directamente, con el establecimiento de relaciones de dominancia entre hermanos de camada, y durante varios años de trabajo con crías jóvenes, nunca hemos observado comportamientos que pudieran interpretarse como agresión entre hermanos de camada en el nido. Sin embargo, las crías más ligeras al nacer siguen siendo las más ligeras al destete, posiblemente porque no pueden proporcionar una estimulación de succión tan efectiva a "sus" pezones como sus hermanos de camada más fuertes (Hudson et al. 2011; Hudson y Distel 2013; Bautista et al. 2005 para una explicación similar del desarrollo de la productividad diferencial de los pezones a lo largo de la lactancia en conejos domésticos *Oryctolagus cuniculus*).

Sin embargo, cuando las crías comienzan a hacer la importante transición de desarrollo a alimentos sólidos durante el destete, las relaciones entre ellos cambian y, cuando se les presenta un estímulo apropiado, muestran un comportamiento claramente agresivo hacia sus hermanos de camada. En un estudio anterior, probamos crías con diferentes tipos de alimentos y observamos que mientras que el estímulo más natural, un trozo de carne de res cruda, provocó un comportamiento agresivo a pesar de que las crías no tenían experiencia previa de esto, el alimento enlatado para gatos casi no provocó ninguno (González et al. 2018). Por lo tanto, en el presente estudio, realizamos un análisis más fino de un subconjunto de los datos de este informe anterior, con el objetivo (i) de investigar la posible presencia de diferencias individuales estables entre hermanos de camada cuando compiten por el acceso a un trozo de carne cruda al destete y (ii) investigar si las características físicas de las crías, como el sexo y/o la masa corporal en relación con sus hermanos de camada, podrían predecir tales diferencias.

Durante el período de destete, en condiciones naturales, presumiblemente existe una competencia considerable por el alimento sólido; pequeñas presas individuales son

proporcionadas solo por la madre y, por lo tanto, es probable que sean un recurso limitado por el cual se espera que las crías compitan (Biró et al. 2005; consulte la revisión de la "hipótesis del tamaño de la presa" en Drummond 2006). Además, a esta edad, las habilidades motoras, los dientes y las garras afiladas retráctiles de las crías se han desarrollado lo suficiente como para que puedan herir a los competidores. Con respecto a nuestro primer objetivo, predijimos que cuando se les presentara un estímulo apropiado (un trozo de carne cruda), algunos hermanos de camada tendrían más éxito consistentemente en obtener y conservar el acceso a este recurso que otros. En cuanto a nuestro segundo objetivo, sobre la base de estudios previos en otros mamíferos donde se informa que, en general, los hermanos de camada más pesados tienen más éxito en el acceso a recursos limitantes (p. ej, Bautista et al. 2005, 2008; Rödel et al. 2008a; Zepeda et al. al. 2019 en el conejo doméstico), esperábamos una situación similar en las crías del gato doméstico.

## **2. Métodos**

### **2.1 Animales y condiciones de mantenimiento**

Sesenta y siete crías (40 machos, 27 hembras) de 16 camadas (tamaño medio de la camada  $4.2 \pm 0.99$  DE, rango 3–6) se obtuvieron de cuatro hembras multíparas de raza mixta (cuatro camadas de cada hembra) y se mantuvieron como parte de una colonia de crianza en libertad en una casa particular en la Ciudad de México. Las madres se habían apareado con machos criados en libertad locales y fueron alimentadas diariamente con alimento comercial enlatado para gatos y carne fresca y tenían acceso permanente a leche, agua y alimento comercial seco para gatos. Las crías se pesaron al nacer y diariamente a partir de entonces al gramo más cercano usando una balanza digital, se sexaron y se les colocaron cintas de cuello de diferentes colores para la identificación individual. Cada camada se mantuvo en una habitación separada (aproximadamente 3 m × 3 m) en la colonia de reproducción desde el nacimiento hasta el final del segundo mes posnatal. Las habitaciones contenían una bandeja de arena para gatos, varios juguetes para gatos y una cama de gomaespuma forrada con franela (70 cm × 40 cm). El cuidado de las crías durante las primeras cuatro semanas posnatales estuvo únicamente a cargo de sus madres. A partir de la quinta semana posnatal, a las crías se les proporcionó agua y el mismo alimento para gatos comercial seco y enlatado que a las madres, para asegurarse de que habían comenzado la transición de la leche materna a los alimentos sólidos antes del inicio de las pruebas. Las pruebas de diferencias individuales en el comportamiento al competir por

alimentos sólidos se realizaron durante el período de destete, desde las semanas seis a la ocho después del nacimiento (Martin 1986; Bateson 2014).

## **2.2 Procedimiento de las pruebas y medición de conductas**

Nuestro principal objetivo fue examinar por diferencias individuales estables en el comportamiento entre hermanos de camada a través de pruebas cuando compiten por alimento al destete. Para esto, volvimos a analizar un subconjunto de grabaciones de videos de un estudio anterior, donde habíamos investigado el efecto de diferentes tipos de estímulos alimentarios en el comportamiento competitivo de estas mismas crías (González et al. 2018). Utilizamos solo grabaciones de aquellos ensayos en los que se midió el comportamiento de los hermanos de camada cuando se les presentó una sola pieza de 50 g de costilla con carne cruda de res, el estímulo que provocó el comportamiento más competitivo y agresivo. Las pruebas se realizaron durante un período de tres semanas (semanas posnatales seis a ocho). Analizamos las grabaciones de dos ensayos por semana para cada camada ( $N = 16$ ), un total de 96 ensayos que comprenden seis repeticiones para cada camada durante las tres semanas de prueba.

Antes de la prueba, las crías fueron separados de su madre y privados de alimento durante 4 h (considerado una simulación razonable del tiempo que las madres salvajes o ferales podrían pasar fuera del nido hurgando o cazando) para aumentar su motivación para alimentarse. Después de las pruebas, las crías fueron reunidas con su madre y tuvieron libre acceso a alimentos sólidos incluso durante los fines de semana, hasta el siguiente período de privación. Durante las tres semanas de prueba, las crías mostraron un aumento de peso diario normal. Las interacciones agresivas entre las crías rara vez involucraron contacto corporal, y cuando ocurría se trataba de escaramuzas breves y superficiales que no resultaron en lesiones físicas visibles (González et al. 2018). Todas las crías sobrevivieron hasta el final del estudio cuando fueron entregados como mascotas con la ayuda de los veterinarios locales.

Los ensayos se realizaron durante la mañana (10:00-12:00 h) de lunes a viernes en una habitación separada que contenía una arena acrílica opaca de 1.5 m × 1.5 m × 0.7 m (altura). Cada camada se colocó en una caja de salida oscura en un extremo de la arena y a 1 m de la carne en el otro extremo. Cuando se levantó la caja de inicio, se registró el comportamiento de las crías durante 2 minutos en ausencia de humanos, usando una cámara de video (Sony DCRSX22) colocada sobre la arena. Basándonos en

observaciones anteriores, habíamos encontrado que 2 minutos eran suficientes para que las contiendas se decidieran rápidamente (ver más abajo). Para un nuevo análisis de los videos relevantes del estudio anterior de González et al. (2018), se puntuaron las siguientes variables de comportamiento para cada cría en cada ensayo utilizando el software Solomon Coder (Péter 2015):

*Latencia para alcanzar la carne (s)*: Como la medida más segura y visible, el tiempo que tarda una cría en agarrar la carne con la boca.

*Tiempo de consumo de la carne (s)*: Tiempo con la carne en la boca aunque no necesariamente con ingestión, ya que esto no se pudo determinar con precisión.

*Tiempo dedicado a monopolizar la carne (s)*: Tiempo que una cría individual pasó comiendo o manipulando la carne excluyendo a sus compañeros de camada.

*Tasa de comportamientos agresivos (#/min)*: Zarpazo (la cría golpea a otra cría con una pata delantera, generalmente en la región de la cabeza y en casos claramente visibles con las garras extendidas).

*Pisotón* (la cría golpea el alimento o el suelo junto al alimento con una pata delantera en presencia de otra cría).

*Gruñidos* (episodios de una cría gruñendo en presencia de otra cría).

Todos los videos fueron analizados primero por la misma persona con experiencia en calificar el comportamiento de las crías. Luego se evaluó la confiabilidad entre evaluadores haciendo que el 20 % de los videos seleccionados al azar analizados por un observador independiente ciego a los objetivos experimentales y a las características físicas (sexo y peso) de las crías. Obtuvimos una consistencia entre evaluadores alta y significativa con las correlaciones intraclase basadas en el modelo lineal de efectos mixtos (LMM) para todas las variables (latencia para llegar a la carne:  $R_{ICC} = 0.82$ ,  $p < 0.001$ ; tiempo dedicado a comer la carne:  $R_{ICC} = 0.87$ ,  $p < 0.001$ ; tiempo dedicado a acaparar la carne:  $R_{ICC} = 0.98$ ,  $p < 0.001$ ; índice de conductas agresivas:  $R_{ICC} = 0.88$ ,  $p < 0.001$ ).

### **2.3 Tratamiento de los datos y análisis**

Los análisis estadísticos se realizaron con el programa R, versión 3.6.1 (R Core Team 2019). Para investigar si las características físicas de las crías estaban asociadas con la

obtención de carne en esta tarea competitiva, utilizamos modelos lineales de efectos mixtos (LMMs) que contenían los valores de los individuos para cada una de las medidas de comportamiento como variables dependientes, y el sexo de las crías y el rango del peso de las crías en relación con sus hermanos de camada al nacer como variables independientes. Para evitar un efecto desproporcionado de crías extremadamente ligeras o pesadas y para normalizar los datos de camadas de diferente tamaño y masa corporal, clasificamos la masa corporal de las crías proporcionalmente dentro de su camada, con el más ligero en cada camada clasificado como 0 y el más pesado como 1. Inicialmente, usamos la identidad de las crías anidadas dentro de la camada como un factor aleatorio, pero que con frecuencia resultó en modelos singulares (probados con la función *isSingular* del paquete *lme4* con tolerancia =  $10^{-6}$ ). Por lo tanto, eliminamos el factor aleatorio de la identidad de la camada y usamos solo la identidad de la cría. Los valores  $p$  para los LMMs se calcularon con pruebas de permutación por 9999 permutaciones utilizando los medios predictivos del paquete R (Luo et al. 2020).

Además, analizamos la repetibilidad de los comportamientos de los individuos en los seis ensayos y la consistencia de su masa corporal relativa dentro de la camada (% relativo al promedio de la camada) mediante correlaciones intraclase ( $R_{ICC}$ ) calculadas como la proporción de variación fenotípica que puede atribuirse a la variación entre sujetos (Lessells y Boag 1987). Usamos cálculos basados en LMMs para probar la repetibilidad de las diferencias individuales, usando el paquete R *rptR* (Stoffel et al. 2017). La identidad individual anidada dentro de la identidad de la camada se usó como un factor aleatorio en el intercepto. Para todos los  $R_{ICC}$ , calculamos intervalos de confianza del 95 % utilizando 1000 pasos de arranque, y los valores  $p$  se calcularon mediante 1000 permutaciones.

### **3. Resultados**

#### **3.1 Descripción conductual**

Las crías generalmente se acercaron a la carne rápidamente después de que se levantó la caja de inicio, y todos se acercaron en al menos una de las seis pruebas. La latencia promedio para el primer individuo en llegar a la carne fue de  $17.2 \text{ s} \pm 21.0 \text{ DE}$ . La mayoría de las crías, 57 de 67 (85 %), comieron de la carne al menos una vez durante la serie de pruebas, pero el tiempo promedio que pasaron comiendo varió considerablemente ( $30.7 \text{ s} \pm 31.8 \text{ DE}$ ). Con la excepción ocasional de gruñidos cuando dos crías llegaban a la carne simultáneamente, solo la cría en posesión de la carne mostraba un comportamiento

abiertamente agresivo cuando se acercaba otra cría (González et al. 2018). Las crías que mostraban un comportamiento agresivo no siempre eran los mismos individuos, pero menos de la mitad de ellos, 32 de los 67 (48 %), lo hacían. La latencia promedio para llegar a la carne no cambió significativamente a lo largo de la serie de pruebas (LMM:  $\beta = -0.56 \pm 1.15$  EE,  $p = 0.61$ ), aunque las primeras crías en llegar a la carne fueron significativamente más rápidas en las pruebas posteriores ( $\beta = -5.24 \pm 0.98$  EE,  $p < 0.001$ ). El tiempo promedio dedicado a comer tampoco cambió significativamente entre los ensayos ( $\beta = -0.39 \pm 0.90$  EE,  $p = 0.61$ ), aunque individuos particulares monopolizaron cada vez más la carne por más tiempo ( $\beta = 1.99 \pm 0.79$  EE,  $p = 0.01$ ). La tasa de conductas agresivas tampoco cambió significativamente entre los ensayos ( $\beta = -0.01 \pm 0.02$  EE,  $p = 0.50$ ).

### **3.2 Diferencias individuales estables en masa corporal relativa y comportamiento competitivo**

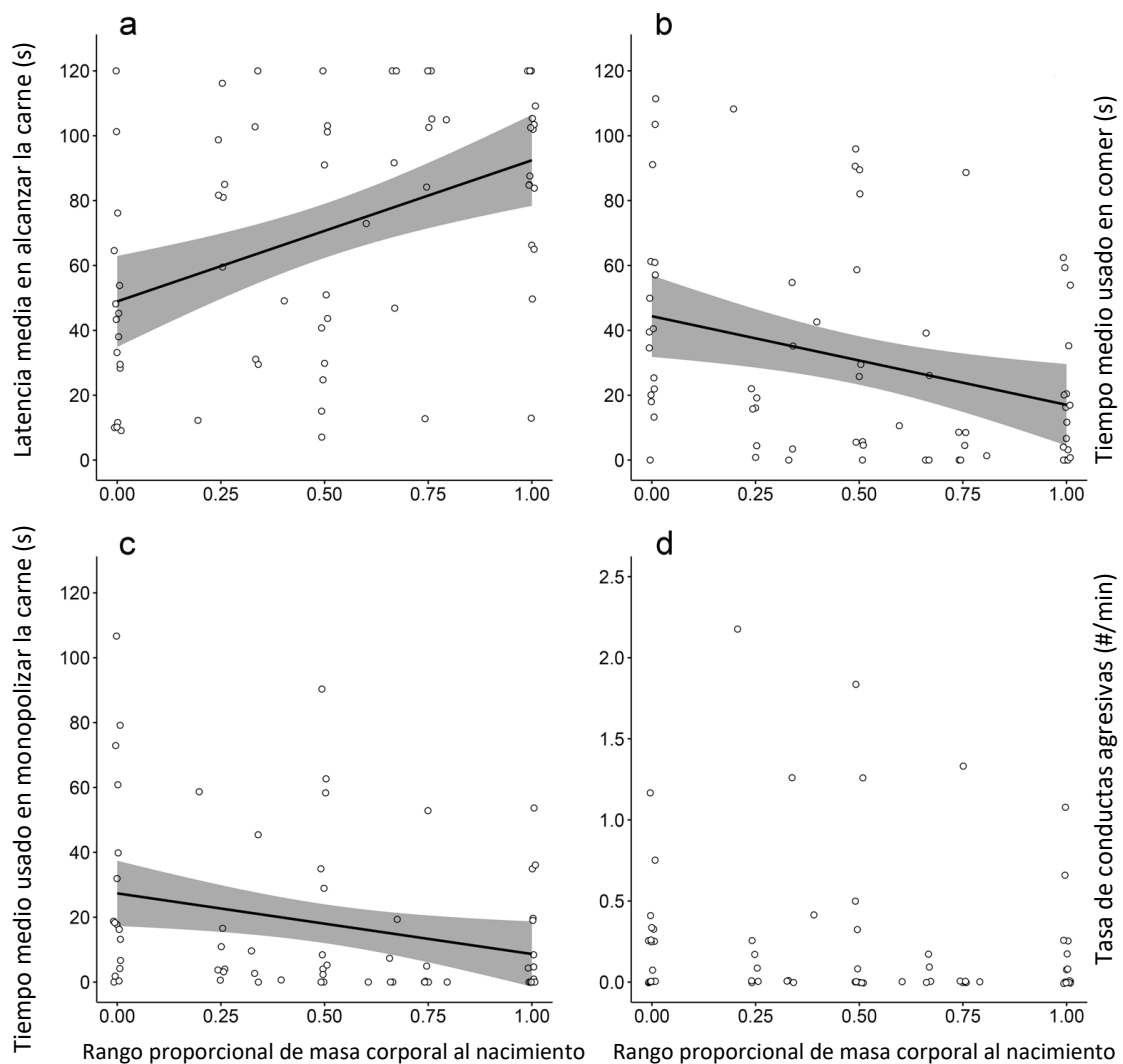
Encontramos consistencias significativas entre la masa corporal relativa dentro de la camada de las crías al nacer y al comienzo de las pruebas en la sexta semana posnatal y al final de las pruebas en la octava semana posnatal ( $R_{ICC} = 0.85$ ,  $IC_{95\%} [0.83, 0.91]$ ,  $p < 0.001$ ). También encontramos diferencias interindividuales en el comportamiento de los hermanos de camada, como lo muestran las repeticiones significativas de las variables medidas en las seis pruebas (correlaciones intraclase basadas en LMM: latencia para alcanzar la carne:  $R_{ICC} = 0.38$ ,  $IC_{95\%} [0.23, 0.50]$ ,  $p < 0.001$ ; tiempo dedicado a comer:  $R_{ICC} = 0.48$ ,  $IC_{95\%} [0.33, 0.57]$ ,  $p < 0.001$ ; tiempo dedicado a acaparar la carne:  $R_{ICC} = 0.41$ ,  $IC_{95\%} [0.26, 0.50]$ ,  $p < 0.001$ ); y tasa de conductas agresivas:  $R_{ICC} = 0.33$ ,  $IC_{95\%} [0.19, 0.42]$ ,  $P < 0.001$ ).

### **3.3 Asociación entre rango de masa corporal relativa y competitividad**

Hubo una asociación positiva significativa entre el rango de masa corporal de los individuos dentro de su camada al nacer y, por lo tanto, también en el momento de la prueba, y su latencia para llegar a la carne (es decir, los hermanos de camada más pesados tenían latencias más largas; LMM:  $\beta = 46.2 \pm 11.3$  EE,  $p = 0.004$ ; Fig. 6a), y correlaciones negativas significativas entre el rango de masa corporal intra-camada al nacer y el tiempo que los individuos pasaron comiendo ( $\beta = -31.8 \pm 10.8$  EE,  $p = 0.005$ ; Fig. 6b) y monopolizando la carne ( $\beta = -24.5 \pm 8.4$  EE,  $p = 0.008$ ; Fig. 6c). Sin embargo, no encontramos una correlación significativa entre el rango de masa corporal de los



individuos y su tasa de conductas agresivas ( $\beta = -0.21 \pm 0.16$  EE,  $p = 0.21$ ; Fig. 6d). Por lo tanto, los animales que eran relativamente más ligeros que sus hermanos de camada alcanzaban la carne más rápido, pasaban más tiempo comiendo de ella y la monopolizaban por más tiempo, pero no mostraban evidencia de mayores niveles de agresión. El sexo no tuvo un efecto significativo en ninguna de estas variables (latencia para llegar a la carne:  $\beta_{\text{macho}} = -8.9 \pm 9.0$  EE,  $p = 0,36$ ; tiempo dedicado a comer:  $\beta_{\text{macho}} = 14.2 \pm 8.1$  EE,  $p = 0,09$ ; tiempo dedicado a monopolizar:  $\beta_{\text{macho}} = 11.5 \pm 6.4$  EE,  $p = 0.06$ ; tasa de conductas agresivas:  $\beta_{\text{macho}} = 0.18 \pm 0.12$  EE,  $P = 0.15$ ).



**Fig. 6.** a) Asociación entre la masa corporal relativa dentro de la camada de las crías al nacer y a su latencia media para llegar a la carne, b) el tiempo medio que pasan comiendo de la carne, c) el tiempo medio que pasan monopolizando la carne y d) la tasa de conductas agresivas realizadas. La masa relativa al nacer se da como rango proporcional dentro de la camada (0 = cría más liviana, 1 = cría más pesada). Los círculos representan valores medios para cada individuo de las seis pruebas. Los

parámetros para las líneas de regresión que incluyen intervalos de confianza del 95 % (área gris) se basaron en LMM que incluyen la identidad de la cría como un factor aleatorio (Ver texto para estadísticas)(adaptado de Szenczi et al. 2021)

#### **4. Discusión**

Nuestro principal interés al realizar este estudio fue investigar la presencia de diferencias individuales en el comportamiento entre hermanos de camada del gato doméstico en un contexto importante en su desarrollo conductual, la competencia por alimento sólido al destete. Para esto, usamos intencionalmente un paradigma más natural en el que las crías fueron criadas durante el período previo al destete por madres libres para amamantar y cuidar a sus crías sin interferencia humana, aparte de un breve pesaje diario de sus crías. Además, los hermanos de camada se probaron juntos en competencia por un trozo de carne cruda, un estímulo destinado a aproximarse a la situación en la naturaleza para las crías destetadas y otros carnívoros obligados jóvenes.

De acuerdo con nuestra primera predicción, encontramos diferencias individuales estables (repetibles) entre hermanos de camada cuando competían por este alimento altamente atractivo durante las tres semanas del estudio y seis pruebas repetidas para los cuatro parámetros de comportamiento evaluados: latencia para llegar a la carne, tiempo empleado comiendo de él, el tiempo dedicado a monopolizarlo y la tasa de comportamientos agresivos dirigidos a los hermanos de camada. El aumento de la velocidad de la primera cría para alcanzar la carne en las pruebas podría tener varias explicaciones: las crías aprenden la ubicación de la carne, los individuos menos motivados se ven disuadidos por el comportamiento agresivo de los hermanos de camada que bloquean el acceso a la carne y/o las crías mejoran rápidamente su habilidad locomotora. Por lo general, la primera cría que llegaba a la carne la monopolizaba durante el resto de la prueba con solo un mínimo o ningún comportamiento agresivo manifiesto dirigido a sus hermanos de camada. Esto resultó en fuertes colinealidades entre las cuatro medidas, de modo que la latencia para llegar primero a la carne resultó en más tiempo para comer y monopolizarla. Sin embargo, no encontramos cambios notables en los comportamientos agonísticos entre los ensayos, como sería de esperar con la formación de relaciones de dominación, con algunos individuos obteniendo mayor acceso al recurso que otros a lo largo del tiempo (Kaufmann 1983; Huntingford y Turner 1987; Drummond 2006). Esto podría explicarse por el hecho de que, en condiciones naturales, el gato es una especie en gran parte solitaria (Spotte 2014) con poca necesidad de desarrollar las

relaciones de dominancia características de los carnívoros sociales como el lobo *Canis lupus*. En los lobos, las crías permanecen durante períodos prolongados dentro de su manada natal y necesitan adaptarse a su organización social (Mech 1999; Mech y Boitani 2006). Sin embargo, todavía se necesitan estudios a largo plazo en el desarrollo posterior para confirmar la falta de relaciones dominantes entre hermanos de camada en el gato.

Nuestra segunda predicción, sin embargo, con respecto a las características de las crías que podrían predecir su desempeño en el contexto competitivo probado aquí, no fue respaldada. Por lo tanto, no encontramos el efecto esperado de la masa corporal, de modo que los hermanos de camada más pesados fueran más agresivos o competitivos y más exitosos que sus hermanos más ligeros. De hecho, encontramos lo contrario, que los hermanos ligeros (relativamente a los pesados, es decir, los medianos de la camada) de ambos sexos eran más competitivos, medidos por la latencia para llegar a la carne y el tiempo dedicado a comer y monopolizarla, aunque no en el número de comportamientos agresivos, tal vez porque estos eran en general tan pocos (González et al. 2018).

Entonces, ¿cómo podría explicarse este hallazgo inesperado de una aparente ventaja competitiva para los hermanos ligeros? Una posibilidad es que los hermanos de camada ligeros hayan experimentado un historial de desventaja nutricional relativa ya en el útero (cf. Foxcroft et al. 2006; Hudson et al. 2011; Bautista et al. 2015a), lo que resultó en una mayor motivación para competir y obtener con éxito alimento al destete en comparación con sus hermanos de camada nutricionalmente mejores. Sus hermanos más pesados, con un historial de niveles más bajos de hambre y correlatos fisiológicos y de comportamiento asociados, podrían haber tenido menos necesidad de competir. Esto, a su vez, apunta a una contribución del entorno temprano, incluido el destete, a la formación de diferencias individuales en el comportamiento asertivo y proactivo, al menos a esta edad temprana y en el contexto específico de la alimentación, en lugar de una explicación puramente genética (ver Adamec et al., 1980a, b, c para evidencia en gatos domésticos de consistencia en las diferencias individuales en el comportamiento defensivo desde el desarrollo temprano hasta la vida adulta; también Bautista et al. 2015b para evidencia de un estudio cruzado en cachorros de conejo europeo para la contribución de las relaciones tempranas entre hermanos de camada para dar forma a las diferencias individuales en fisiología y comportamiento, y Guenther y Trillmich 2015 para los efectos tempranos de relaciones entre hermanos en el comportamiento posterior al destete en cobayos *Cavia aperea*). También se ha informado que el resultado de las interacciones sociales y las

relaciones de dominación entre hermanos no se basa necesariamente en la masa corporal sino más bien en el comportamiento; por ejemplo, se informa que el cachorro más pequeño en camadas gemelas de hienas manchadas es el dominante en algunos casos (Hofer y East 2008; Benhaiem et al. 2012; Vullioud et al. 2019). Bajo condiciones de privación de alimentos más severa, que por razones éticas no pudimos implementar aquí, por ejemplo, bajo las condiciones nutricionales supuestamente más pobres de los gatos callejeros o asilvestrados, se espera que incluso los hermanos de camada más pesados tengan hambre y estén altamente motivados para competir por el alimento, lo que puede revertir el patrón que encontramos aquí (Izawa y Ono 1986; Schmidt et al. 2007; también ver Golla et al. 1999; Wachter et al. 2002; Hofer y East 2008 para evidencia de que la agresión y el siblicidio entre cachorros de hiena manchada dependen de su estado nutricional). No obstante, los presentes hallazgos en crías de gato se corresponden bien con los informes sobre el comportamiento de los gatos adultos, incluso en condiciones de granja y urbanas en libertad, en las que el comportamiento abiertamente agresivo durante la alimentación no es común (ver revisión en Spotte 2014). También contribuyen potencialmente a nuestra mayor comprensión del desarrollo de las diferencias individuales en el comportamiento del gato doméstico y otros mamíferos de varias maneras: al señalar la necesidad de estudios comparativos y a más largo plazo, donde sea posible utilizando estímulos naturales y contextos relevantes para las especies y la importancia de tener en cuenta el estado motivacional de los individuos. De hecho, esto es algo que puede cambiar a lo largo de la vida y con las circunstancias cambiantes de un individuo; por ejemplo, una hembra lactante con altos requerimientos nutricionales (revisión en Martínez-Gómez et al. 2004) podría estar más motivada para competir por el alimento que una hembra no lactante (pero ver Rödel et al. 2012 para evidencia de diferencias individuales estables en la comportamiento de ratones de laboratorio lactantes y no lactantes *Mus musculus*), lo que plantea un desafío para la investigación de la personalidad y para la definición de "personalidad" como diferencias individuales en el comportamiento estable en el contexto y el tiempo (ver Trillmich et al. 2015). Sin embargo, sigue siendo posible que la experiencia temprana de algo tan fundamental como el estrés nutricional y los procesos fisiológicos y conductuales asociados puedan tener efectos a largo plazo en el comportamiento de un individuo, su "personalidad", en la edad adulta (Bateson et al. 2004). Esto, sin embargo, requiere más investigación (actualmente en curso), en la que el gato puede proporcionar un modelo de mamífero útil, incluso en condiciones cotidianas pero fácilmente accesibles más allá de los límites del laboratorio.

## **CAPITULO IV. EL PERRO DOMÉSTICO. Probando el comportamiento agresivo entre hermanos en un contexto de alimentación al destete (*manuscrito en preparación para publicación*)**

### **1. Introducción**

Los hermanos de los mamíferos politocas compiten entre sí por recursos limitados como alimento, posiciones térmicamente ventajosas y protección parental desde el nacimiento (Bautista et al. 2005; 2008; Drummond 2006; Hudson y Trillmich 2008). Para las especies de carnívoros en las que las crías al destete dependen de las presas traídas por la madre u otros cuidadores, la competencia puede ser intensa, llegando incluso al siblicidio (Bekoff 1974; Bekoff et al. 1981; Hofer y East 1997, 2008; Drummond 2006).

Como hemos abordado en capítulos anteriores, en la mayoría de los mamíferos hay poca información sobre las interacciones sociales en las primeras etapas de la vida. Históricamente, los estudios de evolución y ecología se han centrado en los individuos adultos para postular teorías, incluso cuando el desarrollo suele ser un periodo donde la selección natural también afecta a los individuos. Actualmente, esta brecha aún persiste, pero se han establecido más trabajos sobre la experiencia temprana y su influencia en las diferencias individuales en la personalidad animal así como en otras implicaciones sobre la vida adulta (Stamps y Groothuis 2010; Hudson et al. 2011). Otra razón de esta falta de información es la dificultad de observar a los jóvenes en condiciones naturales o incluso seminaturales (Mock y Parker 1997; Drummond 2006; Hudson y Trillmich 2008). Durante el desarrollo temprano, las crías de la mayoría de los mamíferos altriciales se esconden en madrigueras, cuevas, nidos arbóreos o incluso bolsas marsupiales, y son defendidas por una madre u otros cuidadores, a menudo bien armados.

El perro doméstico, *Canis lupus familiaris*, es otra especie del orden carnívora relacionada con otros 15 géneros de la familia canidae. Actualmente los perros son considerados una subespecie doméstica del lobo gris (*Canis lupus*) con múltiples orígenes de domesticación desde hace 30 000 hasta 12 000 años, y son considerados el primer mamífero domesticado por el hombre (Clutton-Brock 1995; Miklósi 2007; Cordoní y Palagi 2008; Germonpré et al. 2012, 2013; Lorenzini et al. 2014). Su distribución está fuertemente relacionada con los humanos y por la misma razón están ampliamente distribuidos alrededor del mundo (Fox 1978; Frank y Frank 1982), teniendo un impacto considerable en las comunidades humanas (ecológico y económico) así como la misma

historia humana (Byrne 2003; Kaminski 2008; Prato-Previde et al. 2007; Galibert et al. 2011). La domesticación parece jugar un papel importante en la diferenciación con los lobos, comparten el ser gregarios y mantener grupos fuertemente sociales; en lobos con una jerarquía de dominancia familiar donde una pareja (los padres) son los que se reproducen y dirigen la manada formada por una o varias cohortes de descendientes; en el perro han sido seleccionados la docilidad y la obediencia hacia el ser humano (Scott y Fuller 1965; Clutton-Brock 1995; Vila 1999; Miklósi 2007; Prato-Previde et al. 2007; Fugazza y Miklósi 2015); asimismo el humano suele toma un papel de “líder” o “familiar”, asumiendo también parte del cuidado parental (excepto en animales ferales). Es por lo tanto sorprendente, la falta de información sistemática sobre todo durante el desarrollo (Fox 1978; Clutton-Brock 1995; Appleby et al. 2002; Byrne 2003; Hare 2008; Bradshaw et al. 2009; Germonpré et al. 2013; Fugazza y Miklósi 2015). Aun así, existen algunos trabajos que aportan información a estas etapas, sabemos que: Los hermanos de camada de los perros domésticos no desarrollan un orden en el uso de los pezones al nacer (Arteaga et al. 2013), y aunque en los lobos se desconoce si existe un orden en el uso de los pezones, se ha reportado que en el dingo australiano (*Canis familiaris dingo*) no sucede (Hudson et al. 2016), a diferencia de otro mamífero del orden carnívora, el gato doméstico, cuyas crías muestran un comportamiento agonístico durante el período de lactancia, pero no fuera de este contexto (Hudson et al. 2009, pero ver Hudson y Distel 2013).

En contraste con el amamantamiento, donde hay suficientes tetillas para cada miembro de la camada, la situación puede cambiar cuando las crías comienzan su transición a alimentos sólidos y la madre (u otros miembros de la manada) comienza a traerles trozos de carne. En ese momento, los recursos no suelen estar distribuidos equitativamente y el alimento monopolizable podría favorecer la competencia directa, como se ha expuesto en capítulos anteriores (ver revisión en Drummond 2006).

En el lobo gris, *Canis lupus*, se sabe que las crías se desarrollan en la madriguera el primer mes de vida posnatal, al nacimiento solo reciben leche materna como alimento y aproximadamente iniciando la semana tres (20 días posnatales) comienzan a recibir alimento parcialmente digerido por otros miembros de la manada dentro de las madrigueras mayoritariamente, por lo cual hay pocas observaciones sistemáticas en este periodo sobre competencia por alimento sólido (Harrington et al. 1983; Mech 1999; Mech y Boitani 2006). En el perro doméstico la situación es similar, observaciones de perros

ferales, las madres proveen alimento en el primer mes y es hasta la tercera semana aproximadamente donde comienzan a proporcionarles pedazos pequeños de alimento sólido parcialmente digeridas (Scott y Fuller 1965; Pal et al. 1998; Pal 2001; Cafazzo et al. 2010). Sin embargo, el cuidado provisto por el resto del grupo es limitado o está ausente en el primer mes de vida posnatal lo cual suele disminuir la supervivencia de las crías (Pal 2005; Cafazzo et al. 2010). En el perro como en el lobo durante el destete también se considera como el inicio de la socialización, principalmente con otros miembros del grupo social o manada aparte de sus hermanos y la madre (Scott y Fuller 1965; Mech y Boitani 2006). En comparación con el gato doméstico (una especie no social), el perro doméstico (una especie social) puede mantener relaciones estables a lo largo del tiempo cuando las condiciones de supervivencia son favorecidas con el cuidado humano (Pal 2001; Pal 2005; Cafazzo et al. 2010; Hamilton y Vonk 2015); pero no se sabe cuándo surgen las jerarquías de dominancia reportadas en la adultez o si son afectadas por el desarrollo temprano.

## **2. Predicciones**

Por lo tanto, en el presente capítulo volvimos a examinar el surgimiento del comportamiento competitivo entre hermanos de camada en el perro doméstico, al destete cuando se les presentó un alimento sólido natural, pedazos de costillas de res cruda. Predijimos: 1) que los hermanos de camada competirían agresivamente cuando se les presentara un alimento sólido al destete, 2) que algunos hermanos de camada tendrían más éxito ('dominantes') en obtener acceso y monopolizar el alimento que otros, 3) que esto sería más evidente a lo largo con la edad, y 4) que las crías más exitosas serían los más pesados al comienzo del estudio en comparación con sus hermanos de camada.

## **3. Métodos**

### **3.1 Animales**

Se obtuvieron 13 camadas de hembras distintas dentro de la Ciudad de México (CDMX) y en el estado de Tlaxcala, Tlaxcala (Arteaga et al. 2013); recibimos ayuda del Centro Tlaxcala de Biología de la Conducta (CTBC) y de veterinarios de ambas localidades para contactar con dueños voluntarios. Se les proporciono alimento para perros (o en su defecto dinero) a los dueños de las hembras con la finalidad de que estas tuvieran acceso a alimento ad libitum durante todo el estudio. El cuidado y alimentación de las crías durante el primer mes fue provisto por la madre. A partir del segundo mes recibieron

alimento comercial (croquetas y enlatados) y agua fresca ad libitum. Las crías fueron pesadas el primer día de habituación con una balanza digital Torey® Leq-10 (peso inicial), y subsecuentemente cada día experimental.

**Tabla 2.** Características de las 13 camadas obtenidas (93 crías), razas y sexo. Las camadas sombreadas no pudieron ser utilizadas en el análisis estadístico (ver texto)

Camada (Madre)	Raza	Crías			
		Al nacimiento		Sobrevivientes	
		♀	♂	♀	♂
Buzzy	Rottweiler	5	1	5	1
Chata	Boxer	4	3	4	3
Ciara	Pitbull	2	6	2	6
Cloe	Pitbull	4	4	4	4
Diva	Rottweiler	4	6	2	5
Hashi	Chihuahua	3	1	3	1
Pinky	Mestiza	5	4	3	4
Priya	Meztiza	6	2	6	2
Aisha	Pastor Belga	1	2	1	2
Canela	Golden Retriever	3	4	1	4
Negra	Meztiza	1	4	1	4
Shiva	Pitbull	5	6	5	6
Pulga	Pug	3	4	3	4
Obtenidas	13	46	47	40	46
Utilizadas	8			29	26

No se pudieron mantener condiciones similares entre las camadas dado que las condiciones de vivienda variaban de caso a caso, solo se ayudó a mantener una nutrición similar de las madres contribuyendo a los dueños a asegurar el alimento. Para las observaciones experimentales se usó una arena trasportable de malla de 1.5 x 1.5 x 0.75 m que permito la filmación durante las pruebas de competencia por el alimento (ver más abajo).

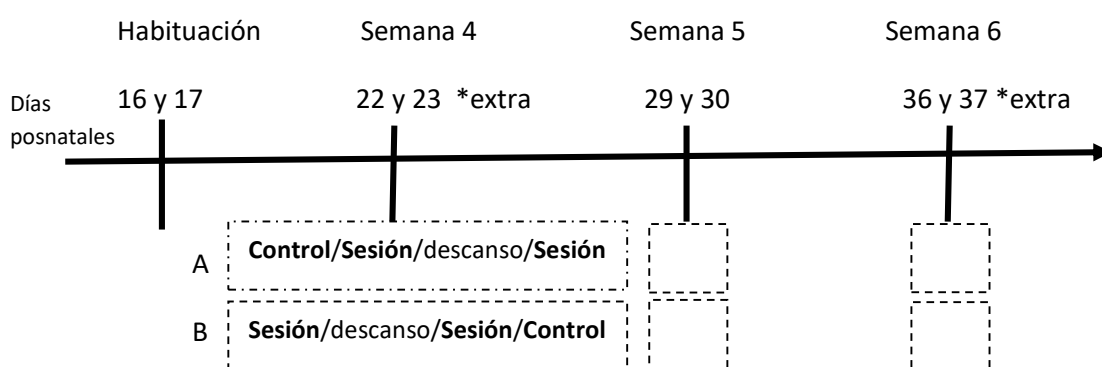
### 3.2 Procedimiento

Con la finalidad de realizar experimentos etológicamente validos se caracterizó el comportamiento típico dentro de una camada, realizando una descripción detallada de las conductas entre hermanos en dos contextos de competencia por alimento, una seminatural y otra restrictiva (ver más abajo para descripción).



La habituación a la arena de observación se realizó cinco días previos a las pruebas conductuales (descritas abajo), es decir en los días 16 y 17 de edad posnatal (durante de la 3ª semana de edad). La habituación consistió en colocar dentro de la arena de observación a las crías por 30 min en ausencia de la madre. Las pruebas conductuales se realizaron en tres momentos, durante las semanas 4–6 en el primer y segundo mes de vida posnatal; también en completa separación de la madre.

Solo se realizó una sola condición experimental por día (Fig. 7): Carne libre o Carne sujeta. Con una primera sesión, seguida de un descanso y una repetición. Todas las sesiones duraron 5 min. Durante las semanas 4 y 6 se realizaron los experimentos de Carne para todos en un día adicional (dependiente de la disponibilidad de los dueños voluntarios). Estas siguieron la misma secuencia descrita para las otras condiciones con carne. El Control sin carne se realizó antes o después de las pruebas con carne, elegido pseudoaleatoriamente y dando dos posibles secuencias para cada día A o B.



**Fig. 7.** Línea de tiempo de las condiciones experimentales: control, carne suelta, carne sujeta y carne para todos. La línea representa tiempo, las semanas 4, 5, y 6 posnatal se realizaron las pruebas experimentales de carne en los días experimentales señalados. \*Día experimental adicional para la prueba carne para todos.

A pesar de los intentos de nuestro grupo de trabajo, se debe mencionar las dificultades que se presentaron al realizar este proyecto, varios dueños voluntarios fallaron al mantener las condiciones sistemáticas para las camadas, cambiaban los días disponibles, faltaban a la privación alimenticia o impedían las pruebas finales al dar en adopción o venta a las crías, resultando en inconsistencias en nuestra obtención de datos y en el número total de sesiones por prueba.

### **3.3 Pruebas de competencia por alimento**

Todas las pruebas se realizaron en ausencia de la madre, con la camada completa y dentro de la arena de observación, a una hora aproximada entre 11 am y 1 pm del día. Antes de cada sesión de pruebas las crías se mantuvieron privadas de alimento y separadas de su madre por al menos 1 h con el fin de estimular el apetito. Se utilizaron trozos de carne de res con hueso (costilla) (50g aproximadamente) que las crías no podían ingerir durante el corto tiempo de prueba. La presentación de dichos alimentos se realizó de la siguiente manera eligiendo la prueba pseudoaleatoriamente:

#### **Control**

Previo o posterior (elegido pseudoaleatoriamente) a los experimentos de competencia, se dejó a las crías interactuar libremente dentro de la arena, sin carne en ella por un periodo de 5 minutos. Esto con la finalidad de determinar si existen conductas agonísticas entre las crías sin presencia de carne para competir (Fig. 8a); un total de 8 sesiones por cada camada fueron obtenidas y usadas en el análisis estadístico.

#### **Prueba de carne suelta**

Las crías se colocaron en un extremo de la arena. Se les permitió a las crías oler el trozo de carne desde afuera de la arena, después se colocó en el piso dentro de la arena al otro extremo de donde se encuentra la camada, y se dejó interactuar a las crías con la carne por 5 min (Fig. 8b), pasado este periodo se retiró la carne (sesión 1), se dejaron transcurrir 5 min. Se presentó nuevamente la carne por otros 5 min (sesión 2; Fig. 7). El objetivo de intercalar 5 min entre sesiones fue para mantener a las crías motivadas hacia la carne; un total de 6 pruebas por cada camada fueron obtenidas y usadas en el análisis estadístico.

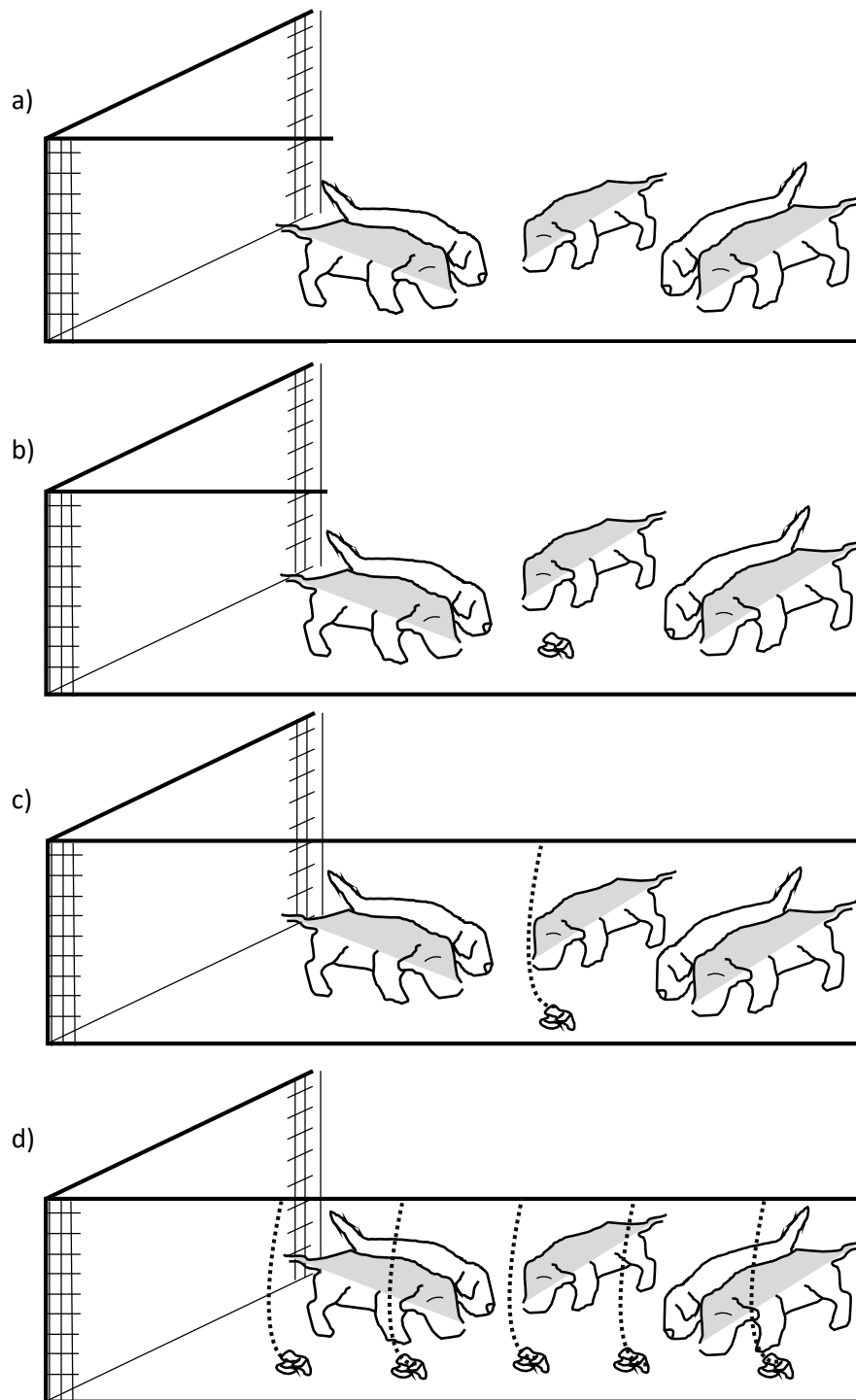
#### **Prueba de carne sujeta**

Se realizó el mismo procedimiento de aislamiento y presentación de alimento. Pero la carne se sujetó a un extremo superior de la arena a través de un cordel, el cordel permitía a la carne colgar dentro de la arena pero simultáneamente restringía la relocalización de este, siendo posible moverlo solo unos 30 cm aproximadamente (la extensión del propio cordón; Fig. 8c). Esto con la finalidad de facilitar las observaciones de conductas agonísticas al presentarles la carne en alto separada del piso y adicionalmente dificultando

la monopolización; un total de 6 pruebas por cada camada fueron obtenidas y usadas en el análisis estadístico.

### **Carne para todos**

En las semanas 4 y 6 posnatal realizamos una prueba adicional llamada "Carne para todos". Durante esta prueba se ataron tantos pedazos de carne como crías en la camada (Fig. 8d). Los pedazos de carne eran iguales a los descritos para "Carne sujeta", y se distribuyeron equidistantemente a lo largo de una pared de la arena de pruebas. La intención de este experimento fue verificar que todos los miembros de la camada presentaran motivación para consumir la carne; un total de 4 pruebas por cada camada fueron obtenidas y usadas en el análisis estadístico.



**Fig. 8.** Configuración para pruebas dentro de la arena de observación: a) Control, sin carne y con toda la camada junta, b) Carne suelta, una pieza de carne con hueso y toda la camada junta, c) Carne sujeta, una pieza de carne con hueso, sujeta por un cordel, con toda la camada junta, d) Carne para todos, una pieza de carne sujeta y suficiente para cada hermano.

### 3.4 Registro conductual

Se realizó un registro de las conductas potencialmente competitivas o agonísticas observadas en los videos de las pruebas de carne y en control (cuando aplicaba) descriptas a continuación.

*Latencia a la carne.* Tiempo que tardaba una cría desde el inicio de la sesión experimental hasta que su hocico toca la carne (duración).

*Contacto con la carne.* Tiempo individual que una cría estaba en contacto con la carne, usualmente usando el hocico (frecuencia y duración).

*Jaloneo.* Dos o más crías alcanzaban la carne, mordiéndola y jalándola hacia ellos. Medimos el número de eventos en los que participaron por sesión, así como el tiempo total de su participación en jaloneos por sesión (frecuencia y duración) (Fig. 9a).

*Relocalización.* Una cría mordía la carne, la levantaba y la movía de lugar. Para evitar confundir este movimiento con los observados por los movimientos mandibulares al comer, se consideró relocalización únicamente a movimientos de la carne mayores a medio cuerpo de la cría (aproximadamente 10 cm del punto donde se encontraba situada originalmente) (duración) (Fig. 9b).

*Defensa.* Una cría colocaba sus patas delanteras (una o las dos) alrededor de la carne cuando otra cría se aproxima a la carne (frecuencia).

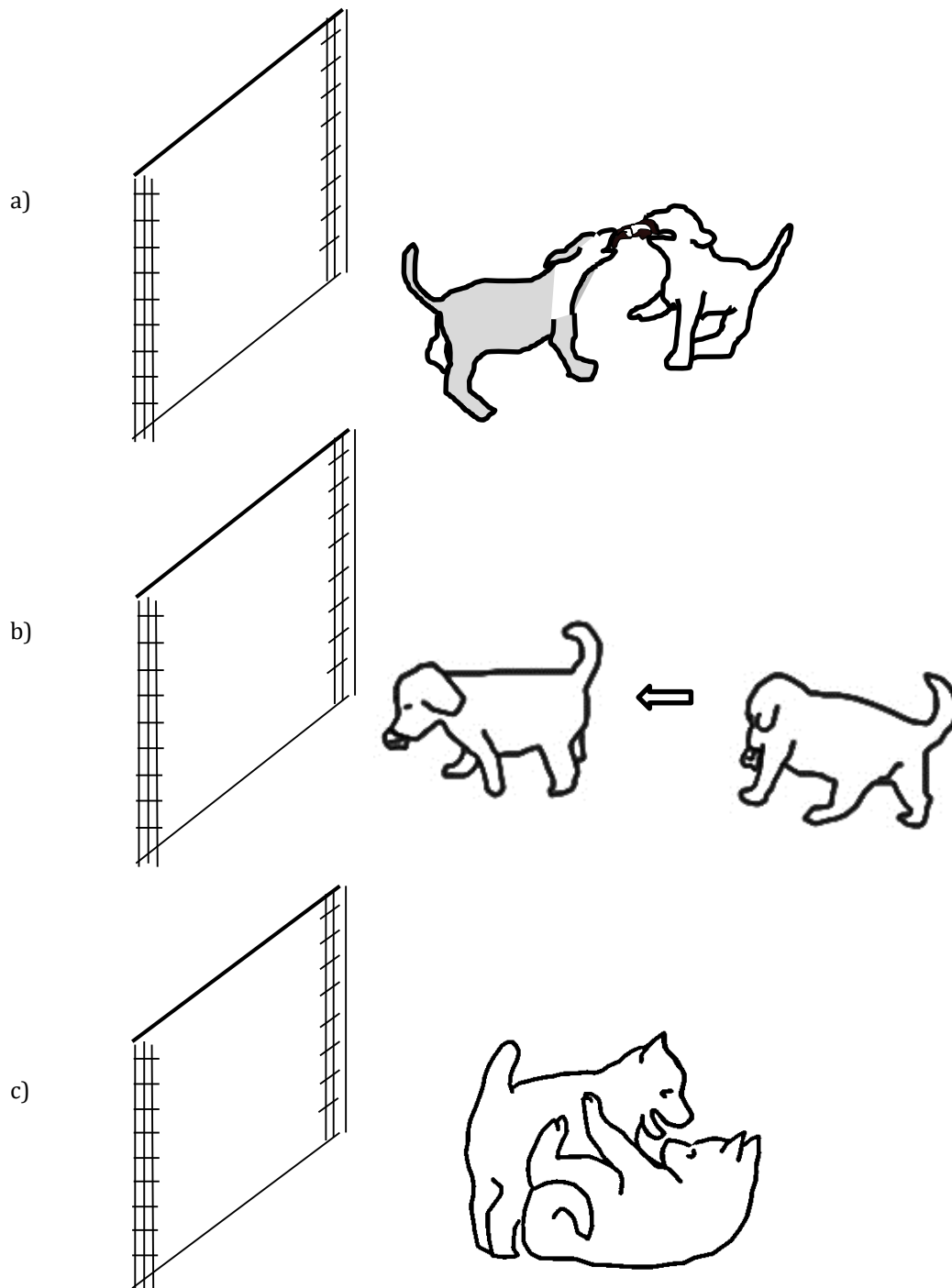
*Postura alta.* Una cría apoyaba su cuerpo (regularmente cabeza y/o torso) o las patas delanteras sobre otra cría, colocándose sobre ella. Mantenía por lo general las patas rectas y la cola en postura alta (frecuencia y duración) (Fig. 9c).

*Exponer el vientre.* Una cría respondía a la postura alta de su hermano rodando sobre su espalda o costado, y exponía el vientre a la cría con postura alta (frecuencia y duración) (Fig. 9c).

*Mordida.* Una cría abría su hocico y lo cierra brevemente sobre alguna parte del cuerpo de otra cría (normalmente las orejas o el cuello) (frecuencia).

*Gruñido.* Una cría emitía un sonido gutural (ronco), grave y continuo en respuesta a la presencia de otra cría. Registramos solo el número total de eventos por sesión independientemente de los sujetos (frecuencia), porque resulta poco confiable identificar

a la cría emisora en los videos. Sin embargo, usamos esta como una medida de las interacciones agonísticas en la camada a lo largo del tiempo.



**Fig. 9.** a) *Jalaneo* de la carne entre de dos hermanos de camada en una prueba de carne. b) Secuencia de comportamiento de *Relocalización*. c) *Postura alta* y *exponer vientre* (ver texto para más descripción).

### **3.5 Análisis estadístico.**

Los análisis estadísticos se realizaron utilizando el programa R, versión 4.3.0 (R Core Team 2023). Se analizó la repetibilidad de las medidas conductuales de los individuos en las diez sesiones (obtenidas de las cuatro pruebas experimentales) como proporción de la variación fenotípica que puede atribuirse a la variación entre sujetos (Lessells y Boag 1987). Se utilizaron cálculos basados en GLMM para datos de recuento (distribución de Poisson) y cálculos basados en LMM (distribución gaussiana) para datos continuos para probar la repetibilidad de las diferencias individuales utilizando el paquete R rptR (Stoffel et al. 2017). La identidad individual se utilizó como factor aleatorio anidado dentro de la identidad de la madre. El sexo y la edad de las crías se incluyeron en todos los modelos. Para todas las correlaciones intraclase, evaluamos los intervalos de confianza del 95% mediante 1000 pasos de bootstrap, y los valores de  $P$  se calcularon mediante 1000 permutaciones.

## **4. Resultados**

De las 13 camadas obtenidas, solo se usaron 8 de ellas para el análisis estadístico debido a la inconsistencia de condiciones de mantenimiento entre 5 camadas (Tabla 2): dos no pudieron terminar los experimentos por pérdida de los individuos de la camada (las camadas pertenecían a un criadero el cual dependía de la comercialización de los cachorros), las otras camadas no pudieron terminarse porque los dueños regalaron a los individuos para evitar el costo de mantenimiento.

### **4.1 Descripción conductual**

En los primeros días de experimentación las crías tardaron en acercarse a la carne o no se acercaron del todo, de las crías que interactuaron con la carne primero la olfatearon antes de interactuar con ella, en días posteriores (cuarta semana posnatal) las crías se acercaron a la carne sin olfatearla, apenas comenzaba la prueba, todas las crías interactuaron con la carne al menos una vez por semana. Las crías se acercaban a la carne e interactuaban con ella usando su hocico, con aparente interés, usualmente más de una cría entraba en contacto con la carne por sesión. Las crías exhibieron conductas que pueden interpretarse como competencia durante las pruebas de carne: carne sujeta, carne suelta y carne para todos. Las crías relocalizaban la carne cuando la prueba la permitía, y exhibían jaloneos cuando más de una cría estaba en contacto con la carne. En presencia de la carne, las crías

se mordían unas a otras ocasionalmente pero no dirigían la mordida a sus hermanos de camada si no hacia la carne, y es posible que las mordidas fueran incidentales, por el contrario en la condición de control sin carne las crías se mordían entre ellas con una conducta aparente dirigida a sus hermanos de camada; aunque nunca detectamos heridas derivadas de esas mordidas. Las crías emitieron gruñidos, las crías que estaban en contacto con la carne tanto colgada como libre emitían gruñidos en presencia de otra(s) crías, pero como se dijo anteriormente no era posible identificar cual cría era el emisor, adicionalmente registramos gruñidos durante el control sin carne. Por lo general las crías se mantenían cerca de la carne (cuando existía) y no encontramos evidencia de monopolización de la carne. Así mismo las crías exhibían *posturas altas* o *exponían el vientre* ocasionalmente entre sus hermanos de camada en todas las condiciones experimentales.

#### **4.2 Diferencias individuales**

El análisis estadístico mostró pocas o ninguna diferencia individual estable entre crías de 4-6 semanas con la presencia de alimento de diferentes maneras. Incluso si combinamos las pruebas con las diferentes formas en que se proporcionó el alimento, no encontramos signos de consistencia conductual o estabilidad social. En los casos en que la prueba resultó significativa, los valores de R aún fueron bastante bajos (inferiores a 0.3, que sería el umbral para un efecto biológicamente significativo) o el límite inferior del intervalo de confianza fue cero, lo que no se acepta como significativo por consenso (Tabla 3). Solo se utilizaron la sesiones 3 a la 8 para los análisis debido a la poca frecuencia de las conductas en los primeros días, posiblemente debido a la madurez de las crías.

Dicho eso, ni los jalones, ni las relocalizaciones que parecían ser buenos estimadores de competencia al inicio del estudio, pueden ser interpretados como una medida competitiva al menos en términos de repetitividad individual o de jerarquía de dominancia.



**Tabla 3. Resultados de repetibilidad en las 4 condiciones, con todos los ensayos por separado, y con todas las condiciones de carne juntas.**

	Repetibilidad control	Repetibilidad Carne libre	Repetibilidad Carne sujeta	Repetibilidad Carne todos	Repetibilidad ALL carne	Desarrollo Todas las condiciones de carne
Lat en contacto carne	NA	<b>R = 0.135</b> <b>SE = 0.064</b> <b>CI = [0.011, 0.253]</b> <b>P = 0.005</b> [LRT] <b>0.007</b> [Permutación]	<b>R = 0.119</b> <b>SE = 0.06</b> <b>CI = [0.011, 0.252]</b> <b>P = 0.003</b> [LRT] <b>0.011</b> [Permutación]	R = 0.036 SE = 0.038 CI = [0, 0.132] P = 0.164 [LRT] 0.152 [Permutación]	<b>R = 0.079</b> <b>SE = 0.031</b> <b>CI = [0.026, 0.148]</b> <b>P &lt; 0.001</b> [LRT] <b>0.001</b> [Permutación]	
Fr en contacto carne	R = 0.062 SE = 0.049 CI = [0, 0.171] P = 0.0697 [LRT] 0.16 [Permutación]	R = 0.079 SE = 0.056 CI = [0, 0.185] P = 0.09 [LRT] 0.052 [Permutación]	R = 0.062 SE = 0.05 CI = [0, 0.17] P = 0.07 [LRT] 0.173 [Permutación]	R = 0.001 SE = 0.025 CI = [0, 0.085] P = 0.5 [LRT] 0.408 [Permutación]	<b>R = 0.067</b> <b>SE = 0.029</b> <b>CI = [0.015, 0.13]</b> <b>P &lt; 0.001</b> [LRT] <b>0.006</b> [Permutación]	
Dur en contacto carne	NA	<b>R = 0.19</b> <b>SE = 0.071</b> <b>CI = [0.047, 0.317]</b> <b>P &lt; 0.001</b> [LRT] <b>0.001</b> [Permutación]	<b>R = 0.189</b> <b>SE = 0.065</b> <b>CI = [0.067, 0.315]</b> <b>P &lt; 0.001</b> [LRT] <b>0.002</b> [Permutación]	R = 0.075 SE = 0.048 CI = [0, 0.183] P = 0.037 [LRT] 0.033 [Permutación]	<b>R = 0.064</b> <b>SE = 0.027</b> <b>CI = [0.013, 0.119]</b> <b>P &lt; 0.001</b> [LRT] <b>0.001</b> [Permutación]	<b>order <math>\chi^2</math> 19.231 P &lt; 0.001 ***</b> <b>condition <math>\chi^2</math> 250.648 P &lt; 0.001 ***</b>
Fr jaloneos	NA	R = 0.058 SE = 0.046 CI = [0, 0.153] P = 0.181 [LRT] 0.127 [Permutación]	R = 0.059 SE = 0.05 CI = [0, 0.172] P = 0.069 [LRT] 0.198 [Permutación]	R = 0 SE = 0.028 CI = [0, 0.094] P = 1 [LRT] 1 [Permutación]	R = 0.042 SE = 0.025 CI = [0, 0.096] P = 0.009 [LRT] 0.051 [Permutación]	
Dur jaloneos	NA	R = 0.027 SE = 0.04 CI = [0, 0.137] P = 0.266 [LRT] 0.238 [Permutación]	R = 0.036 SE = 0.037 CI = [0, 0.123] P = 0.165 [LRT] 0.192 [Permutación]	R = 0 SE = 0.027 CI = [0, 0.095] P = 1 [LRT] 1 [Permutación]	R = 0.023 SE = 0.017 CI = [0, 0.062] P = 0.059 [LRT] 0.055 [Permutación]	<b>order <math>\chi^2</math> 12.566 P &lt; 0.001 ***</b> <b>condition <math>\chi^2</math> 27.802 P &lt; 0.001 ***</b>
Dur relocalización	NA	R = 0.117 SE = 0.062 CI = [0, 0.24] P = 0.017 [LRT] 0.014 [Permutación]	R = 0.083 SE = 0.05 CI = [0, 0.185] P = 0.028 [LRT] 0.031 [Permutación]	R = 0.027 SE = 0.038 CI = [0, 0.129] P = 0.248 [LRT] 0.228 [Permutación]	R = 0.038 SE = 0.021 CI = [0, 0.079] P = 0.007 [LRT] 0.016 [Permutación]	

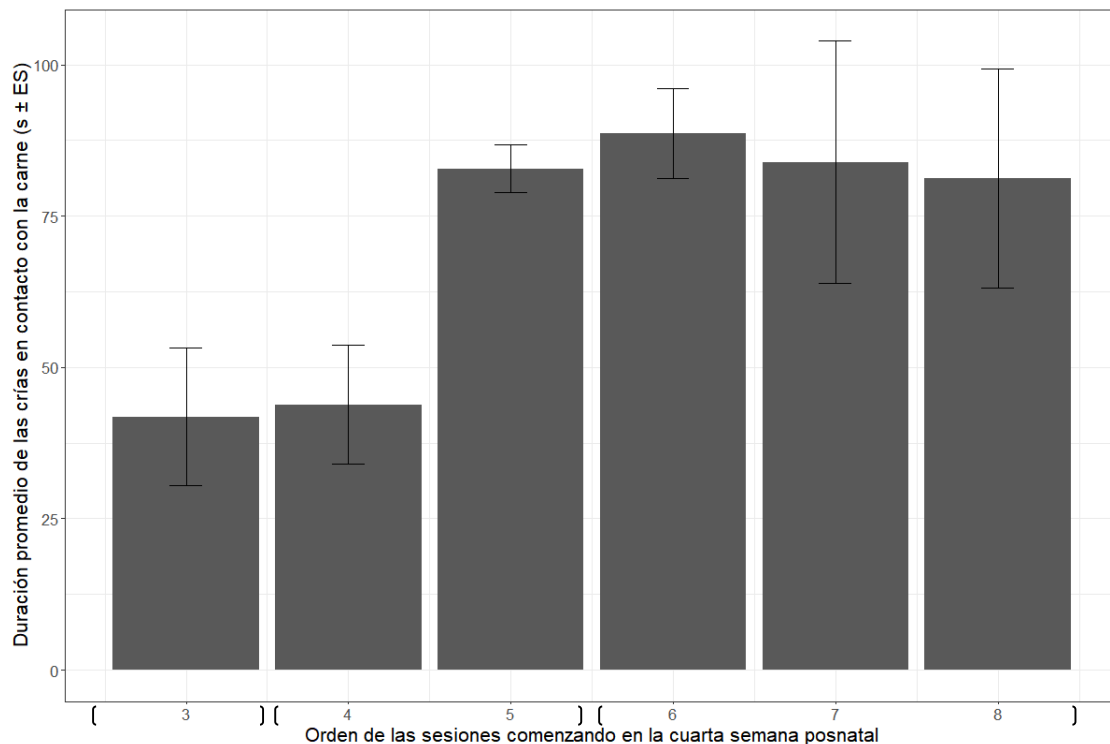
Fr defensa	NA	<b>R = 0.297</b> <b>SE = 0.065</b> <b>CI = [0.014, 0.27]</b> <b>P &lt; 0.001</b> <b>[LRT]</b> <b>0.001</b> <b>[Permutación]</b>	R = 0.151 SE = 0.069 CI = [0, 0.246] P = 0.004 [LRT] 0.012 [Permutación]	*R = 0.03 SE = 0.04 CI = [0, 0.129] P = 0.283 [LRT] 0.251 [Permutación]	<b>R = 0.092</b> <b>SE = 0.032</b> <b>CI = [0.008, 0.135]</b> <b>P &lt; 0.001</b> <b>[LRT]</b> <b>0.002</b> <b>[Permutación]</b>	order 0.6704 P = 0.413 condition 15.6022 P = 0.001 **
Fr postura alta		<b>*R = 0.203</b> <b>SE = 0.074</b> <b>CI = [0.018, 0.306]</b> <b>P &lt; 0.001</b> <b>[LRT]</b> <b>0.001</b> <b>[Permutación]</b>	*R = 0 SE = 0.029 CI = [0, 0.097] P = 1 [LRT] 1 [Permutación]	*R = 0.053 SE = 0.028 CI = [0, 0.097] P = 0.174 [LRT] 0.167 [Permutación]	R = 0.025 SE = 0.009 CI = [0, 0.032] P = 0.241 [LRT] 0.221 [Permutación]	R = 0.024 SE = 0.018 CI = [0, 0.06] P = 0.095 [LRT] 0.129 [Permutación]
Dur postura alta		R = 0.066 SE = 0.047 CI = [0, 0.169] P = 0.063 [LRT] 0.071 [Permutación]	R = 0 SE = 0.028 CI = [0, 0.094] P = 1 [LRT] 1 [Permutación]	R = 0 SE = 0.025 CI = [0, 0.091] P = 1 [LRT] 1 [Permutación]	R = 0 SE = 0.027 CI = [0, 0.09] P = 1 [LRT] 1 [Permutación]	R = 0 SE = 0.009 CI = [0, 0.031] P = 1 [LRT] 1 [Permutación]
Fr exponer vientre	NC	NC	NC	NC	R = 0 SE = 0.008 CI = [0, 0.029] P = 1 [LRT] 1 [Permutación]	
Dur exponer vientre		R = 0 SE = 0.03 CI = [0, 0.107] P = 1 [LRT] 1 [Permutación]	R = 0.002 SE = 0.028 CI = [0, 0.093] P = 0.478 [LRT] 0.348 [Permutación]	NC	R = 0 SE = 0.009 CI = [0, 0.029] P = 0.5 [LRT] 1 [Permutación]	
Fr mordidas		R = 0 SE = 0.03 CI = [0, 0.105] P = 1 [LRT] 1 [Permutación]	R = 0.064 SE = 0.032 CI = [0, 0.108] P = 0.066 [LRT] 0.14 [Permutación]	R = 0.005 SE = 0.006 CI = [0, 0.021] P = 0.451 [LRT] 0.256 [Permutación]	R = 0.025 SE = 0.017 CI = [0, 0.059] P = 0.066 [LRT] 0.125 [Permutación]	<b>order 5.8351 P = 0.016 *</b> condition 5.1551 P = 0.161
Fr gruñidos						<b>order <math>\chi^2</math> 0.6704 P = 0.413</b> <b>condition <math>\chi^2</math> 15.6022 P = 0.001 **</b>

Fr = Frecuencia            NC = No calculado  
Lat = Latencia            NA = No aplica  
Dur = Duración

### 4.3 Desarrollo del comportamiento durante las pruebas con la edad

A pesar de que las crías del perro doméstico, presentaron una baja frecuencia en sus conductas agonísticas durante las pruebas con carne, y a pesar de que no parece ocurrir

una monopolización de la carne, si es posible visualizar una tendencia en incremento de las crías *en contacto con la carne* después de las primeras dos sesiones (1 semana), el tiempo promedio que las crías *pasaron en contacto con la carne* se incrementó en las sesiones subsecuentes (sesiones 3-8), LMM: order  $\chi^2 = 19.231$ ,  $p < 0.001$  (Fig. 10), esto parece ser una respuesta natural a la desarrollo de las propias crías. Al menos el interés por la carne no parece ser un problema en el desarrollo del perro doméstico. Adicionalmente las crías crecen con normalidad y mantienen conductas típicas de juego y socialización en cuanto se les retira el alimento.

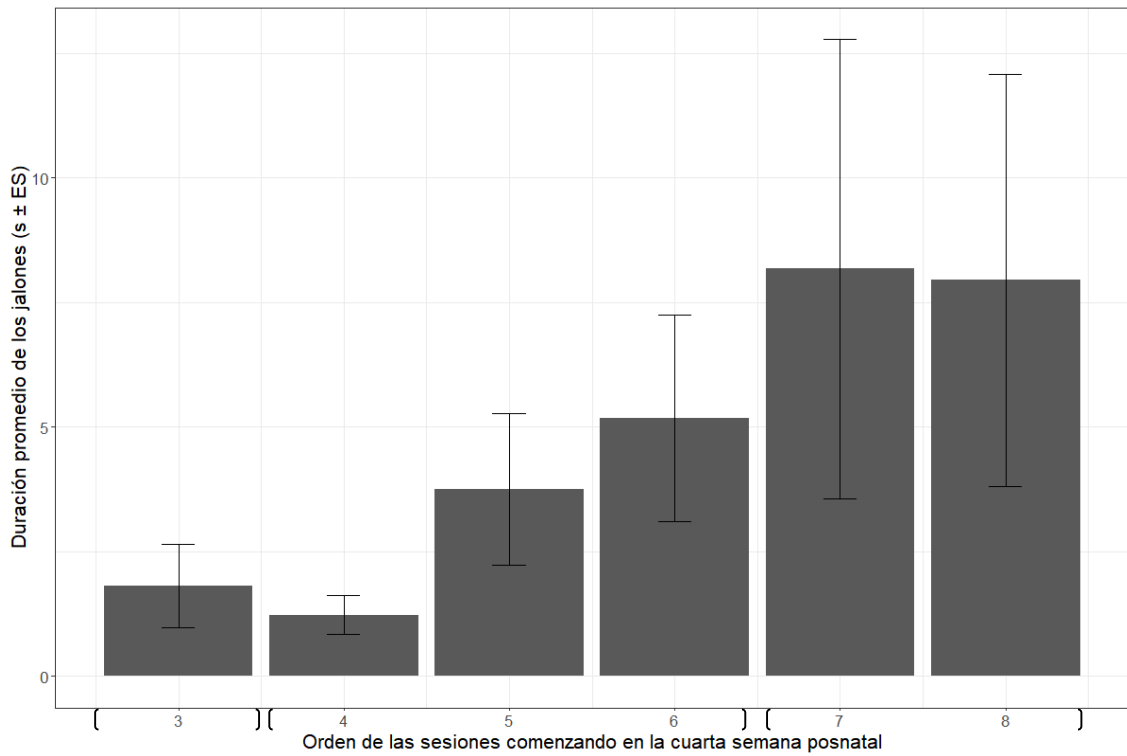


**Fig. 10.** Desarrollo de *en contacto con la carne* a lo largo del tiempo (por sesión), en todas las condiciones de competencia por carne: Carne libre, Carne sujeta, y Carne para todos en las 8 camadas de ese estudio, las barras indican el error estándar (E).

Con respecto al desarrollo de las conductas agonísticas en la pruebas de carne.

El tiempo promedio que las crías pasaron *Jaloneando* aumentó significativamente con el tiempo, LMM: order  $\chi^2 = 12.566$ ,  $p < 0.001$  (Fig. 11), con un incremento mayor en las últimas semanas, desafortunadamente no se pudieron obtener más datos adicionales después de los días experimentales y en general no se pudo continuar observaciones en días posteriores.

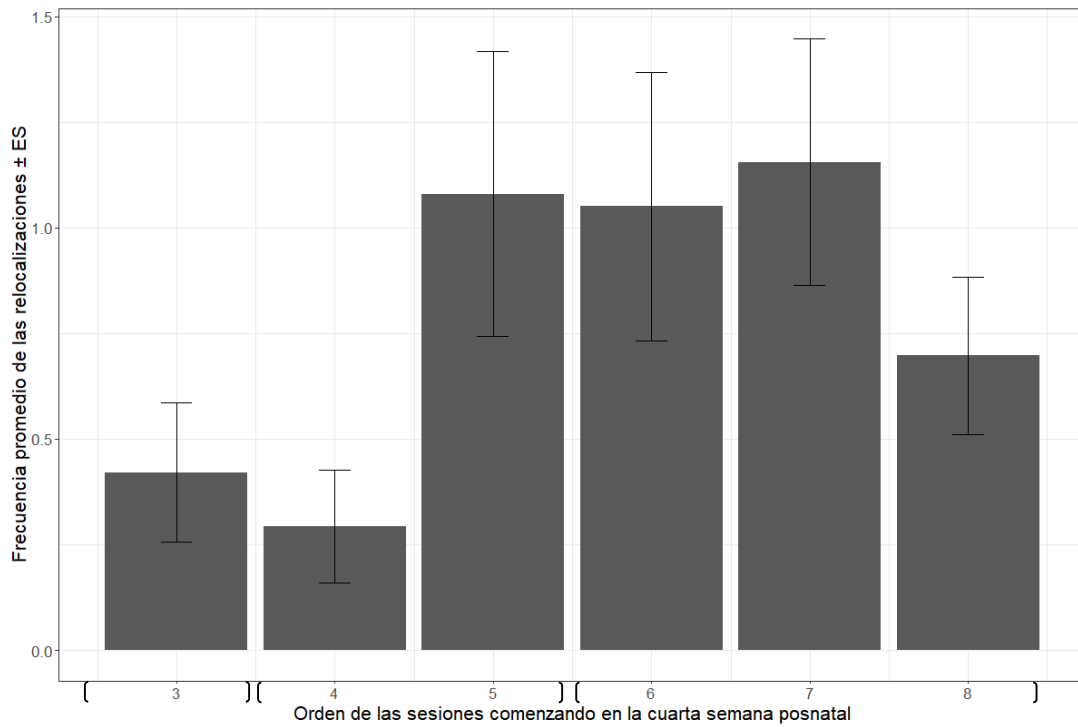
En constaste el número de veces que las crías relocalizaron la carne no cambió, LMM:  $\chi^2 = 1.78, p = 0.18$  (Fig. 12). La frecuencia de esta conducta fue baja y la variación no nos permite especificar al respecto. Aun cuando parece haber una tendencia al incremento con el tiempo.



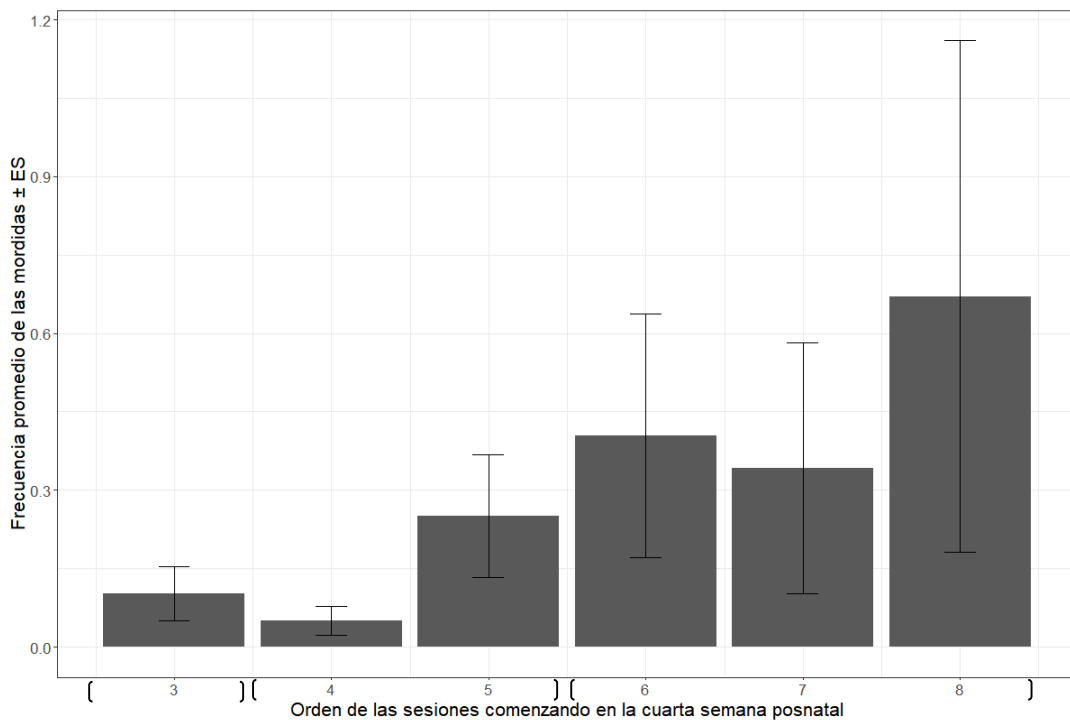
**Fig. 11.** Desarrollo de la duración de *Jalones* en el tiempo (por prueba), en todas las condiciones de carne: Carne suelta, Carne sujeta y Carne para todos, en las 8 camadas de ese estudio, las barras indican el error estándar (E).

También encontramos la ocurrencia de esta conducta en condiciones sin carne, y no encontramos relación con alguna otra variable al momento en este estudio. El número medio de *Mordidas* durante las pruebas aumentó significativamente, LMM:  $\chi^2 = 5.8351, p = 0.016$  (Fig. 13).

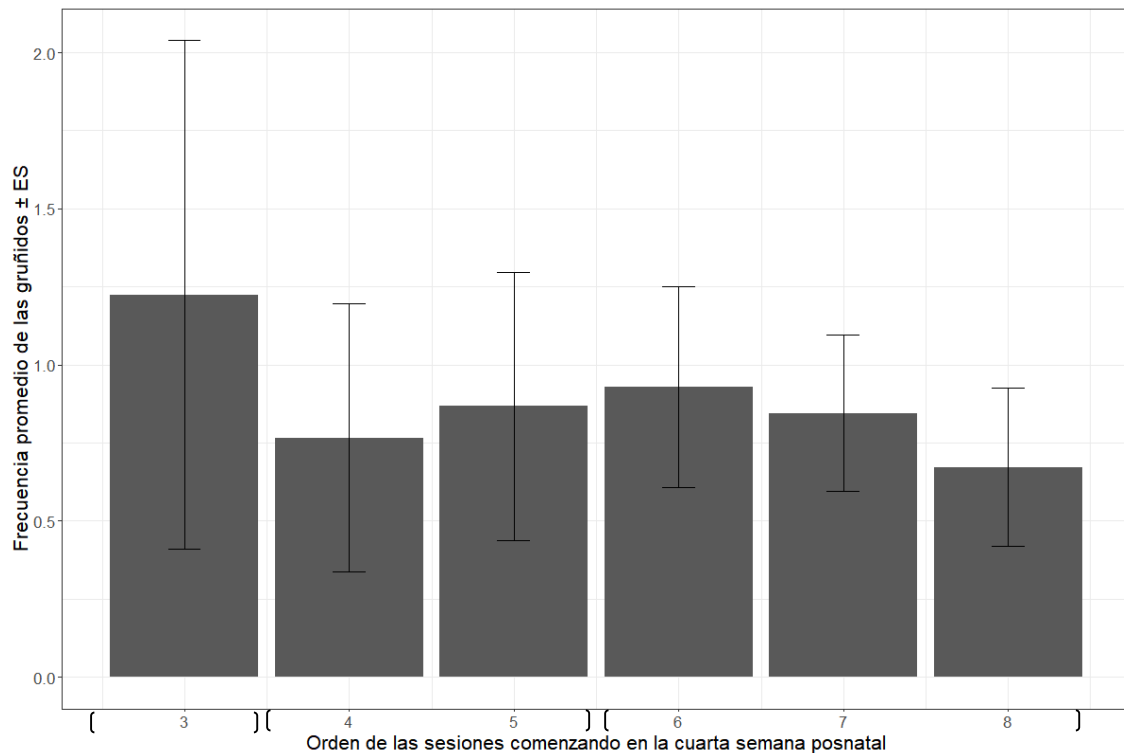
Finalmente Con respecto a los gruñidos. A pesar de las diferencias (muy bajas en las dos primeras pruebas) no hay una tendencia significativa en el número medio de gruñidos durante las pruebas, LMM:  $\chi^2 = 0.6704, p = 0.413$  (Fig. 14).



**Fig. 12.** Desarrollo de la duración de *Relocalización* en el tiempo (por sesión), en todas las condiciones de carne: Carne suelta, Carne sujeta y Carne para todos, en las 8 camadas de ese estudio, las barras indican el error estándar (ES).



**Fig. 13.** Desarrollo de la frecuencia de *Mordidas* a lo largo de tiempo en todas las condiciones de carne: Carne suelta, Carne sujeta y Carne para todos en las 8 camadas del estudio, las barras indican el error estándar (ES).



**Fig. 14.** Desarrollo de la frecuencia de *Gruñidos* a lo largo de tiempo en todas las condiciones de carne: Carne suela, Carne sujeta y Carne para todos en las 8 camadas del estudio, las barras indican el error estándar (ES).

## 5. Discusión

Con respecto a nuestra primera predicción: 1) que los hermanos de camada competirían agresivamente cuando se les presentara un alimento sólido al destete.

Las crías de perro doméstico parecen competir durante el destete. Pero contrario a lo esperado no lo hacen agresivamente ni parecen causar daño a sus hermanos de camada. Las primeras semanas parece haber poco interés por la carne, esto quizás pueda deberse a una falta del desarrollo, tanto cognitivo, como fisiológico u motor. A final de cuentas el destete no es un evento abrupto sino más un proceso que puede llevar algunos días o incluso semanas. Pudiera ser p. ej. que sí el tracto digestivo no está del todo desarrollado no se cuente con los aditamentos necesarios para procesar completamente la carne y es probable que no se haya generado suficiente motivación en la crías para ir por la carne durante la tercera semana de vida posnatal.

Cuando lo comparamos con el gato doméstico estudiado en los capítulos anteriores, también podemos pensar en las diferencias de historias de vida, para el gato el desarrollo

rápido es prioridad, no pasaran mucho tiempo al cuidado de la madre así que adquirir las habilidades necesarias para la independencia entre las cuales está el consumir carne puede tener más prioridad para la supervivencia (Bateson 2000; 2014). En contraste el perro doméstico vive una vida social más larga, y aunque se ha reportado que las madres comienzan a llevar pequeños trozos de alimento sólido en estas etapas (Pal 2001; Pal 2005), es probable que el desarrollo en el perro sea más lento y requieran más tiempo para realmente interesarse y competir por la carne.

Con respecto nuestra segunda predicción: 2) que la competencia sería más evidente a lo largo de la edad.

De hecho, con el pasar de las semanas subsecuentes, el interés por la carne fue más notorio, pero incluso entonces no encontramos patrones que pudieran asociarse a una jerarquía. La mayoría de las crías parecen interesadas en la carne, y presenta conductas que pueden asociarse a la competencia como el relocalizar la carne (cuando la prueba y su desarrollo motor les permite cargar con el trozo de carne), esta de hecho es una conducta típica en carnívoros, el trasladar el alimento a un lugar diferente para su consumo puede tener implicaciones evolutivas, como el asegurar una mayor cantidad del alimento individualmente. Sin embargo nuestro diseño experimental no permitía que las crías pudieran alejarse demasiado o esconderse, y no podemos más que teorizar que esta es una estrategia factible para las crías del perro doméstico.

Los jaloneos en la carne, cuando más de una cría muerde la carne, podrían indicar otro tipo de competencia agresiva. Y ciertamente es una conducta agresiva en adultos, sobre todo cuando se trata de alimentos preferidos (Scott y Fuller 1965). Sin embargo, también en adultos puede ser una conducta de juego y no necesariamente estar ligada a agresión, puede de hecho haber una transición entre conductas y cambiar rápidamente de un contexto a otro (Miklósi 2007; Ward et al. 2008). Adicionalmente, la duración de los jaloneos observados en nuestros experimentos fue en promedio corta, los eventos suelen ser menores a 6 s en carne libre y aunque en carne sujeta este tiempo se incrementa a 15s, sigue siendo muy poco de la totalidad del tiempo de la prueba. Otra explicación alternativa, o complementaria para esta conducta es el desmembramiento de la carne, ya que al obtener pedazos pequeños de la pieza de carne debería resultar más fácil masticarla y/o tragarla.

Con respecto a nuestra tercer y cuarta predicciones: 3) que algunos hermanos de camada tendrían más éxito ('dominantes') en obtener acceso y monopolizar el alimento que otros, y 4) que las crías más exitosas serían los más pesados al comienzo del estudio en comparación con sus hermanos de camada.

No encontramos diferencias significativas entre hermanos de camada que pudieran interpretarse como jerarquías de dominancia. Al no encontrar repetibilidad individual, no observamos individuos que consistentemente estuvieran más tiempo con la carne, que ganaran sobre sus hermanos en conductas agonísticas, o que llegaran a monopolizar la carne. Tampoco registramos conductas de aceptación de los otros hermanos de camada cuando una de las crías obtenía la carne, ni en un despliegue de comportamientos de sumisión, de hecho la mayoría de las crías en las pruebas finales parecía ir por la carne sin importar si alguno de sus hermanos ya estaba en contacto con esta. Adicionalmente no registramos conductas agresivas dirigidas a otros hermanos de camada, las mordidas ocasionales parecen ser más eventos fortuitos y no intencionales al intentar morder la carne.

Cabe destacar, que las crías exhibieron gruñidos, posturas altas y expusieron el vientre también durante el control sin la presencia de la carne. Las posturas altas se han asociado en etapas posteriores con jerarquías de dominancia, siendo los individuos que las exhiben los más dominantes (Scott y Fuller 1965; Serpell 1995). Al igual que los gruñidos, ¿podría estar las posturas altas indicando otro de comportamiento? Aunque en esta parte debemos ser cautos, nosotros creemos que si, en nuestra impresión, las crías mostraron conductas que típicamente se asocian a dominancia pero que fácilmente podrían ser juego social en este periodo del desarrollo. A final de cuentas, el perro doméstico se encuentra en la parte de socialización temprana (Scott y Fuller 1965), y establecer vínculos con los demás miembros de su grupo social puede ser igualmente importante como obtener alimento.

Por lo tanto, creemos que la competencia durante el destete en el perro doméstico se asemeja más a la competencia por acaparamiento y no por confrontación agonística. Y que no se forman jerarquías de dominancia durante este periodo del desarrollo. Lo cual no significa que el reconocimiento individual y el aprendizaje que tienen las hermanos de camada durante este periodo no pudiera influir en un futuro en futuras jerarquías, pero son necesarios estudios longitudinales para examinar estas ideas. Lo cual es un reto particularmente complicado, y a que muchas de las crías del perro doméstico solo pasas



estos breves periodos de tiempo en compañía de sus hermanos de camada, muchos son vendidos y/o dados en adopción a nuevas familias, una opción para este tipo de estudio podría enfocarse en el estudio de las jaurías de formación libre en comunidades humanas (perros ferales).

Finalmente, debemos recordar que las condiciones de nuestros animales de estudio fueron ad libitum con respecto a la alimentación de las madres y a las crías cuando no están en experimentos, y las condiciones que estamos observando podrían no ser iguales en la naturaleza. Sin embargo, esas opciones que implicarían privaciones alimenticias extensas escapan de nuestras posibilidades por razones éticas. También hay que considerar que la comparativa entre animales domésticos y sus parientes silvestres tiene sus limitaciones, el gran tiempo que el perro doméstico lleva siendo seleccionado artificialmente por el ser humano probable tenga un fuerte efecto en la expresión de competencia agresiva, a final de cuentas uno de los principales características que se ha seleccionado en todos los animales domésticos es la docilidad (ver más en el capítulo V).

## **CAPITULO V. DISCUSION GENERAL Y CONCLUSIONES**

El objetivo principal subyacente de esta tesis consistió en investigar la emergencia de la agresión y la posible formación de jerarquías de dominancia como una estrategia adaptativa para manejar las consecuencias negativas de la competencia en dos especies de mamíferos comunes y experimentalmente accesibles: el gato doméstico (*Felis silvestris catus*) y el perro doméstico (*Canis lupus familiaris*). Ambas especies son carnívoros y tiene que hacer la transición desde la alimentación materna, basada en la leche, hacia la alimentación sólida, que en su mayoría consiste en carne, durante el proceso conocido como destete. Sin embargo, se tiene que destacar que el gato es una especie naturalmente solitaria, mientras que el perro es altamente social y tiende a vivir en grupos sociales organizados.

Contrario a las expectativas iniciales, nuestros hallazgos revelaron escasa evidencia de competencia directa por un recurso de importancia crucial para la supervivencia: la alimentación sólida durante el proceso de destete. Esto fue evidenciado tanto en los crías del gato doméstico, como en las crías del perro doméstico. Estos resultados sugieren que la competencia directa por alimentos en el contexto del destete podría ser tan intensa (costosa) en estas especies, lo que plantea interrogantes sobre las dinámicas de comportamiento relacionadas con la agresión y la formación de jerarquías sociales en estas dos especies en particular.

### **1. Similitudes y diferencias entre los gatos y los perros**

A lo largo de este estudio y previos en nuestro grupo de investigación hemos encontrado que los perros y gatos comparten un contexto de alimentación en los pezones, cuidado maternal al menos durante el primer mes, desarrollo en edades similares (apertura de ojos, capacidad para mantenerse en pie; aproximadamente 12–15 días posnatales) y una transición al alimento sólido entre la tercera y cuarta semana posnatal, aunque algunas camadas continúan consumiendo leche materna y alimento sólido al mismo tiempo por un periodo de tiempo más. Adicionalmente el gato es una especie obligatoriamente carnívora (Bradshaw et al. 1996), mientras el que perro puede llegar a consumir algunos frutos y legumbres cuando están disponibles, lo cual podría predisponer a las crías de gato a tener una mayor motivación a competir por la carne en etapas más tempranas que a las crías de perro.

Las crías de gato establecen un orden en el uso de los pezones durante el amamantamiento y aunque los comportamientos ocurridos durante no parecen ser del todo agonísticos, si muestran un estado de mucha excitabilidad y desplazamientos en los pezones hasta localizar el suyo propio (Hudson et al. 2009; Hudson y Distel 2013). En cambio, las crías del perro no establecen un orden en el uso de los pezones y no muestran desplazamientos u otro tipo de conducta que pudiese asemejar a comportamientos agonísticos, de hecho su alimentación en los pezones no tiene un patrón definido, y esto puede estar debiéndose a el mayor tiempo que las madres en el perro doméstico suele pasar con sus crías en el nido (Scott y Fuller 1965; Pal 2001; Pal 2005; Arteaga et al. 2013); esto también suele pasar en el dingo australiano lo cual sugiere que es un patrón natural en canidos (Hudson et al. 2016, 2019).

Ambas especies parecen mostrar comportamientos que podrían interpretarse como competencia durante la transición al destete, cuando se les prueba con estímulos naturales, como es la carne cruda. Es en este periodo donde las diferencias entre especies van incrementándose. Las crías de gato doméstico presentan contiendas breves, caracterizadas principalmente por dos comportamientos: los zarpazos y los pisotones; las crías que llegan primero a la carne suelen exhibir alguno de estos comportamientos y terminan monopolizando el alimento. Las demás crías se mantienen alejadas, sin que haya más intentos de ir por la carne. En cambio, las crías de perro doméstico suele ir por la carne durante todo la sesión experimental, la cría que llega a la carne suele intentar relocalizarla cuando la condición experimental lo permite (y con más facilidad mientras van creciendo). Las demás crías suelen mantenerse cerca de la carne, e intentan morderla también, momento cuando ocurren los jaloneos; pero a excepción de los gruñidos no parecen haber comportamientos agonísticos entre hermanos de camada.

En ambas especies, cuando hay ausencia de la carne, las crías se comportan de manera pacífica, jugando entre los hermanos, explorando o durmiendo. Siendo solo la presencia de la carne cruda la que desencadena las conductas agonísticas descritas de *pisotones* y *zarpazos* en gatos (incluso algunas *relocalizaciones*), y de *relocalización* y *jaloneos* principalmente en perros; y cuando el estímulo desaparece las crías regresan a sus comportamientos pacíficos. Esto es particularmente sorprendente dado la extensa idea de que en mamíferos politocas los hermanos compiten agresivamente entre ellos, incluso causando la muerte, ya sea por siblicidio facultativo o por competencia indirecta sobre el acaparamiento de los recursos (Drummond 2006; Hofer y East 2008; Naidenko y

Antonevich 2009; Antonevich et al. 2009; Benhaiem et al. 2012; 2013). Nuestros resultados muestran lo contrario, un interés por la carne como alimento preferido sí, pero una competencia ligera y sin agresión directa, o muy pocas interacciones. Ciertamente ninguna que pudiera causar la muerte.

¿Es esta nueva información errónea? Nosotros creamos que no. La información es consistente incluso con tamaños de camadas distintas, y como exploramos en el capítulo II, el estímulo elegido adecuadamente parece desencadenar la competencia en gatos (razón por la cual repetimos este en perros), simplemente no encontramos evidencias de competencia intensa o en la formación de jerarquías de dominancia en ambas especies. En condiciones estándares de manutención para un animal de compañía este parece ser el caso u patrón real de comportamiento durante el destete, refiriéndonos a animales con buena salud y alimentación adecuada.

Sin embargo, debemos considerar que las condiciones no siempre son tan óptimas en la naturaleza y sin alimento ad libitum, este patrón podría ser diferente. Este tipo de experimentos siguen faltando y pueden ser explorados en trabajos futuros, hasta donde la ética científica lo permita. Aunque tampoco esperamos que el patrón cambie mucho con respecto a lo observado en nuestros experimentos, lo mismo parece haber ocurrido antes con trabajos previos como el de Amendola (2011), donde las crías de gato no competían a pesar de estar privadas de alimento por varias horas.

Es posible que nuestras expectativas iniciales estuvieran influenciadas por la literatura y la búsqueda de patrones de dominancia como una gran herramienta para lidiar con los efectos negativos de la competencia (Burt 1943; Richards 1974; Syme 1974; Kaufmann 1983; Sands y Creel 2004; Drummond 2006). Esto ya ha ocurrido antes, por ejemplo podemos nombrar el caso del lobo alfa.

El concepto del "lobo alfa" fue una idea ampliamente aceptada en el campo de la etología durante décadas. Y fue adoptada por la psicología y la cultura popular en el siglo pasado. Esta sugiere que en las manadas de lobos, el lobo alfa es el líder dominante y se asegura de que los demás miembros de la manada cumplan con su estatus social.

Sin embargo, esta teoría ha sido criticada en los últimos años por la comunidad científica y en particular por investigadores en el campo de la etología. Uno de los principales

críticos del concepto del "lobo alfa" ahora es el propio autor del mismo (ver Mech 1999; Mech y Boitani 2006).

En la década de 1960, Mech estudió las manadas de lobos en el Parque Nacional de Isle Royale en Michigan, EUA, y observó que en algunas manadas, había un lobo dominante que lideraba la manada al cual nombro como el "lobo alfa" (Mech 1966). Basado en estas observaciones, llego a la conclusión de que eran las constantes agresiones e imposición de la jerarquía a través de esas agresiones reafirmadas que el "lobo alfa" mantenía su dominancia social. Sin embargo, en la década de 1990, él revisó sus observaciones y llegó a la conclusión de que este concepto era erróneo. En realidad, las manadas de lobos son mucho más complejas de lo que se pensaba anteriormente y no tienen una estructura social jerárquica fija. En cambio, la dinámica de la manada depende de factores como la edad, el sexo, la experiencia y el parentesco. Siendo en realidad una estructura social, donde los padres dirigen la manada y los nuevos miembros de la manada aprenden de sus padres hasta que eventualmente se independizan; una organización familiar (ver Mech 1999; Mech y Boitani 2006). Esta idea sugiere que las manadas de lobos pueden estar formadas por familias extensas, y que la dinámica de la manada depende de las relaciones familiares y de parentesco en vez de solo una dinámica de agresión–sumisión lineal.

## **2. Efectos del desarrollo**

Una posibilidad para la baja ocurrencia de conductas agresivas también puede ser el estado de maduración de los animales, como se mencionó en el capítulo IV. Se ha sugerido que las primeras semanas de vida posnatal pueden estar marcadas por un desarrollo cognitivo y fisiológico limitado en los mamíferos altriciales (Scott 1962; Jablonka y Lamb 1998; Stamps y Groothuis 2010; Hudson et al. 2011), lo que podría afectar su capacidad para procesar y mostrar interés por el alimento y sus relaciones sociales. La gradualidad del proceso de destete en las crías puede indicar una transición más lenta hacia una dieta basada en carne (u otros alimentos sólidos), lo que podría estar relacionado con una maduración más prolongada de su sistema digestivo, lo cual a su vez podría afectar el interés por alimentos como la carne. Incluso es posible que las crías aun no cuenten con las capacidades cognitivas o el desarrollo motor necesarios para interesarse en la carne, o para formar el reconocimiento individual necesario para el establecimiento de relaciones de dominancia.

Al considerar las diferencias entre el gato doméstico y el perro doméstico, resulta evidente que están intrínsecamente ligadas a las características únicas de sus historias de vida. En el caso del gato, la rápida adquisición de habilidades necesarias para la independencia, incluida la ingesta de carne, podría ser crucial debido a la menor duración de cuidado materno y la necesidad de ser autosuficiente más tempranamente en la vida, adicionalmente el gato es un carnívoro obligado lo cual lo limita a consumir solo presas frescas (Bradshaw et al. 1996). Además, las contiendas observadas durante el amamantamiento en el gato doméstico, parecen estar más vinculadas a la excitabilidad natural de las crías en ese contexto en lugar de ser impulsadas por una agresión intensa o la formación de jerarquías de dominancia (Hudson et al. 2009; Hudson y Distel 2013). Igualmente, durante el destete, si bien se observa cierta competencia por la carne, tampoco parece haber evidencia clara de comportamiento que indique dominancia; en cambio, la motivación dada por las condiciones individuales de cada cría juegan un papel crucial en la determinación de quién monopoliza el alimento (Szenczi et al. 2021).

Por otro lado, el perro doméstico, con una vida social más prolongada, posiblemente experimenta un desarrollo más lento, lo que resulta en una competencia más suave y menos agresiva durante el destete. Aunque algunas investigaciones indican que las madres de perros pueden introducir alimentos sólidos en etapas tempranas (ver capítulo IV), la participación activa de las crías de perro en la competencia por la carne puede demorar un poco más, sugiriendo que durante el destete cuando se desarrollan jerarquías de dominancia (Szenczi et al. 2021).

Nuestros resultados sugieren una dinámica más sutil y compleja de interacciones sociales durante el proceso de destete tanto en el gato doméstico como en el perro doméstico, que van más allá de la simple competencia por alimento.

### **3. Efectos de la domesticación**

Otra posible explicación para la observación de una competencia leve durante el amamantamiento, puede ser el efecto de la selección de docilidad por domesticación. La influencia del proceso de domesticación en los perros y gatos ha generado cambios significativos en su comportamiento y fisiología. Ambas especies mantienen aún algunas características silvestres, como la mantención de rangos hogareños con marcaje o la elección de parejas por ambos sexos (cuando se les permite). Pero, a través de la crianza selectiva, se han fomentado características específicas para una convivencia armoniosa

con humanos. Este proceso ha dado lugar a diferencias conductuales marcadas entre los gatos y los perros en términos de socialización, agresividad y dependencia (Frank y Frank 1982; Clutton-Brock 1995; Galibert et al. 2011; Hu et al. 2014; Bar-Oz et al. 2014).

En el caso de los gatos, la domesticación ha fomentado un balance de retención de comportamientos silvestres: como sus notables habilidades de caza y una eficiente cuidado maternal; a la vez que mantienen una alta tolerancia a la presencia humana y a la convivencia en hábitats urbanos (Natoli y De Vito 1991; Natoli et al. 2001; Bar-Oz et al. 2014). Estas adaptaciones parecen haber llevado a una competencia más suave entre hermanos durante el destete, posiblemente relacionada con una menor agresión en la búsqueda de recursos alimentarios. Es decir, la selección artificial de rasgos que fomentan la docilidad y la reducción de la agresión ha influido en la suavización de la competencia entre hermanos durante esta etapa crítica.

Por otro lado, la domesticación del perro ha resultado en una mayor sociabilidad y dependencia de los humanos. El perro doméstico muestra una mayor tendencia a formar vínculos sociales fuertes con sus dueños y/o otros perros, incluso a depender de los humanos para el proveimiento de recursos durante su reproducción (Pal et al. 1998, 1999; Pal 2001, 2003, 2005; Cafazzo et al. 2010). Estas adaptaciones parecen haber derivado (o al menos influenciado) en interacciones de competencia entre hermanos durante el destete, pero con una tendencia general hacia comportamientos menos agresivos en comparación con sus contrapartes salvajes. Este cambio conductual puede atribuirse a la selección artificial de rasgos que promueven la cooperación y la disminución de la agresión entre individuos (Hare 2017). Aunque hay razas que se han seleccionado por su capacidad para defender, como los Rottweiler y el Pitbull, en las que podría haberse favorecido (o al menos conservado) un cierto grado de agresividad.

#### **4. Conclusiones y perspectivas**

Esta investigación sobre la agresión y la formación de jerarquías de dominancia en gatos y perros durante el proceso de destete ha desafiado las expectativas esperadas. A pesar de las suposiciones iniciales, se observó poca evidencia de una competencia directa por alimentos. Considerando estas conclusiones, nos planteamos varias perspectivas prometedoras para la investigación futura. Sería beneficioso explorar más a fondo la dinámica de la competencia durante etapas posteriores al destete en un entorno igualmente natural y en condiciones más controladas, con respecto a los perros; así como

el seguimiento hasta la adultez en búsqueda de diferencias individuales estables en esa etapa. Además, la evaluación de la influencia de otros factores, como la disponibilidad de recursos en el entorno natural podría proporcionarnos una comprensión más completa de las interacciones tempranas entre hermanos en ambas especies.

Además, investigaciones posteriores podrían enfocarse más a fondo los efectos de la domesticación en el comportamiento social y de competencia del gato y perro domésticos. Comprender cómo los cambios conductuales relacionados con el mismo proceso de la domesticación pueden afectar la dinámica de competencia entre hermanos podría arrojar luz sobre la evolución de las relaciones sociales en animales domésticos. Estas áreas de investigación futura podrían enriquecer aún más nuestra comprensión de la complejidad del comportamiento animal y su adaptación en entornos cambiantes y ser aplicados a áreas como la producción y el bienestar animal.



## Referencias Bibliográficas

- Adamec RE, Stark-Adamec C, Livingston KE (1980a) The development of predatory aggression and defense in the domestic cat (*Felis catus*): I. Effects of early experience on adult patterns of aggression and defense. *Behav Neural Biol* 30:389–409. [https://doi.org/10.1016/S0163-1047\(80\)91256-X](https://doi.org/10.1016/S0163-1047(80)91256-X)
- Adamec RE, Stark-Adamec C, Livingston KE (1980b) The development of predatory aggression and defense in the domestic cat (*Felis catus*): II. Development of aggression and defense in the first 164 days of life. *Behav Neural Biol* 30:410–434. [https://doi.org/10.1016/S0163-1047\(80\)91265-0](https://doi.org/10.1016/S0163-1047(80)91265-0)
- Adamec RE, Stark-Adamec C, Livingston KE (1980c) The development of predatory aggression and defense in the domestic cat (*Felis catus*): III. Effects on development of hunger between 180 and 365 days of age. *Behav Neural Biol* 30:435–447. [https://doi.org/10.1016/S0163-1047\(80\)91274-1](https://doi.org/10.1016/S0163-1047(80)91274-1)
- Alcock J (2009) *Animal behavior: An evolutionary approach*, 9th ed. Sinauer Associates, Sunderland Massachusetts, USA, 429–483
- Améndola-Saavedra L (2011) Jerarquías de dominancia en crías de gato doméstico (*Felis silvestris catus*). Tesis de Licenciatura. Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México.
- Andersen IL, Bøe KE, Kristiansen AL (1999) The influence of different feeding arrangements and food type on competition at feeding in pregnant sows. *Appl Anim Behav Sci* 65:91–104. [https://doi.org/10.1016/S0168-1591\(99\)00058-1](https://doi.org/10.1016/S0168-1591(99)00058-1)
- 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. <https://doi.org/10.1007/s00265-010-1128-4>
- Antonevich AL, Naidenko S (2008) Effect of sibling aggression on kittens' behavior in Eurasian lynx (*Lynx lynx*). *Acta Zool Sin* 54:14–19
- Antonevich AL, Naidenko SV, Bergara J, Vasques E, Vasques A, Lopez J, Pardo A, Rivas A, Chaparro JM, Martinez F (2009) A comparative note on early sibling aggression in two related species: the Iberian and the Eurasian lynx. In: Vargas A, Breitenmoser C, Breitenmoser U (eds) *Iberian lynx ex situ conservation: an interdisciplinary approach*. Fundación Biodiversidad, Madrid, Spain, 156–163. <https://doi.org/10.13140/2.1.4513.8880>

- Antonevich AL, Erofeeva MN, Naidenko C V (2012) Early sibling aggression of Eurasian lynx depends on the growth rate. *Dokl Biol Sci* 447:360–2. <https://doi.org/10.1134/S001249661206004X>
- Antonevich AL, Rödel HG, Hudson R, Alekseeva GS, Erofeeva MN, Naidenko S V. (2020) Predictors of individual differences in play behavior in Eurasian lynx cubs. *J Zool* 311:56–65. <https://doi.org/10.1111/JZO.12761>
- Arteaga Castañeda M de L, Margarita M-G, Guevara-Guzmán R, Hudson R (2007) Comunicación química en mamíferos domésticos. *Vet México* 38:105–123
- Arteaga L, Rödel HG, Elizalde MT, González D, Hudson R (2013) The pattern of nipple use before weaning among littermates of the domestic dog. *Ethology* 119:12–19. <https://doi.org/10.1111/eth.12030>
- ASAB/ABS, 2016. Guidelines for the treatment of animals in behavioural research and teaching. *Anim Behav* 111: I–IX. <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2011.10.031>
- Appleby DL, Bradshaw JWS, Casey RA (2002) Relationship between aggressive and avoidance behaviour by dogs and their experience in the first six months of life. *Vet Rec* 150:434–438
- Bar-Oz G, Weissbrod L, Tsahar E (2014) Cats in recent Chinese study on cat domestication are commensal, not domesticated. *Proc Natl Acad Sci U S A* 111. <https://doi.org/10.1073/PNAS.1324177111>
- Barrett P, Bateson P (1978) The development of play in cats. *Behaviour* 66:106–120. <https://doi.org/10.1163/156853978X00422>
- Bates D, Mächler M, Bolker B, Walker S (2015) Fitting linear mixed-effects models using lme4. *J Stat Softw* 67:1–48. <https://doi.org/10.1097/COC.0000000000000259>
- Bateson P (2000) Development of young cats. In: Turner DC, Bateson P (eds) *The domestic cat : the biology of its behaviour*, 2nd edn. Cambridge University Press, Cambridge, UK, 7–22
- Bateson P (2014) Behavioural development in the cat. In: Turner DC, Bateson P (eds) *The domestic cat: the biology of its behaviour*, 3rd edn. Cambridge University Press, Cambridge, UK, 11–26
- Bateson P, Barker D, Clutton-Brock T, Deb D, D’Udine B, Foley RA, Gluckman P, Godfrey K, Kirkwood T, Lahr MM (2004) Developmental plasticity and human health. *Nature* 430:419–421. <https://doi.org/10.1038/nature02725>
- Bauer EB, Smuts BB (2007) Cooperation and competition during dyadic play in

- domestic dogs, *Canis familiaris*. *Anim Behav* 73:489–499.  
<https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2006.09.006>
- Bautista A, Drummond H, Martínez-Gómez M, Hudson R (2003) Thermal benefit of sibling presence in the newborn rabbit. *Dev Psychobiol* 43:208–215.  
<https://doi.org/10.1002/dev.10134>
- Bautista A, Mendoza-Degante M, Coureaud G, Martínez-Gómez M, Hudson R (2005) Scramble competition in newborn domestic rabbits for an unusually restricted milk supply. *Anim Behav* 70:1011–1021. <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2005.01.015>
- Bautista A, García-Torres E, Martínez-Gómez M, Hudson R (2008) Do newborn domestic rabbits *Oryctolagus cuniculus* compete for thermally advantageous positions in the litter huddle? *Behav Ecol Sociobiol* 62:331–339.  
<https://doi.org/10.1007/s00265-007-0420-4>
- Bautista A, Castelán F, Pérez-Roldán H, Martínez-Gómez M, Hudson R (2013) Competition in newborn rabbits for thermally advantageous positions in the litter huddle is associated with individual differences in brown fat metabolism. *Physiol Behav* 118:189–194. <https://doi.org/10.1016/j.physbeh.2013.05.035>
- Bautista A, Rödel HG, Monclús R, Juárez-Romero M, Cruz-Sánchez E, Martínez-Gómez M, Hudson R (2015a) Intrauterine position as a predictor of postnatal growth and survival in the rabbit. *Physiol Behav* 138:101–106.  
<https://doi.org/10.1016/j.physbeh.2014.10.028>
- Bautista A, Zepeda JA, Reyes-Meza V, Martínez-Gómez M, Rödel HG, Hudson R (2015b) Contribution of within-litter interactions to individual differences in early postnatal growth in the domestic rabbit. *Anim Behav* 108:145–153.  
<https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2015.07.028>
- Bautista A, Zepeda JA, Reyes-Meza V, Féron C, Rödel HG, Hudson R (2017) Body mass modulates huddling dynamics and body temperature profiles in rabbit pups. *Physiol Behav* 179:184–190. <https://doi.org/10.1016/j.physbeh.2017.06.005>
- Baxter E, Jarvis S, D’earth R, Ross D, Robson S, Farish M, Nevison I, Lawrence A, Edwards S, (2008) Investigating the behavioural and physiological indicators of neonatal survival in pigs. *Theriogenology* 69:773–783.  
<https://doi.org/10.1016/j.theriogenology.2007.12.007>
- Becques A, Larose C, Gouat P, Serra J (2009) Effects of pre-and postnatal olfactogustatory experience on early preferences at birth and dietary selection at weaning in kittens. *Chem Senses* 35: 41–45.

- <https://doi.org/10.1093/chemse/bjp080>
- Bekoff M (1974) Social play and play-soliciting by infant canids. *Integr Comp Biol* 14:323–340. <https://doi.org/10.1093/icb/14.1.323>
- Bekoff M, Tyrrell M, Lipetz VE, Jamieson R (1981) Fighting patterns in young coyotes: initiation, escalation, and assessment. *Aggress Behav* 7:225–244. [https://doi.org/10.1002/1098-2337\(1981\)7:3<225::AID-AB2480070306>3.0.CO;2-I](https://doi.org/10.1002/1098-2337(1981)7:3<225::AID-AB2480070306>3.0.CO;2-I)
- Benhaïem S (2012) Sibling rivalry in the spotted hyena (*Crocuta crocuta*): Behavioural mechanisms and endocrine responses, Tesis Doctoral, Freie Universität Berlin, Berlin, Germany
- Benhaïem S, Hofer H, Kramer-Schadt S, Brunner E, East ML (2012) Sibling rivalry: training effects, emergence of dominance and incomplete control. *Proc R Soc B Lond* 279:3727–3735. <https://doi.org/10.1098/rspb.2012.0925>
- Benhaïem S, Hofer H, Dehnhard M, Helms J, East ML (2013) Sibling competition and hunger increase allostatic load in spotted hyaenas. *Biol Lett* 9:20130040. <https://doi.org/10.1098/rsbl.2013.0040>
- Bernstein IS (2010) Dominance: The baby and the bathwater. *Behav Brain Sci* 4:419. <https://doi.org/10.1017/S0140525X00009614>
- Biben M (1982) Ontogeny of social behaviour related to feeding in the Crab-eating fox (*Cerdocyon thous*) and the Bush dog (*Speothos venaticus*). *J Zool* 196:207–216. <https://doi.org/10.1111/j.1469-7998.1982.tb03501.x>
- 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)
- Biró Z, Lanszki J, Szemethy L, Heltai M, Randi E (2005) Feeding habits of feral domestic cats (*Felis catus*), wild cats (*Felis silvestris*) and their hybrids: trophic niche overlap among cat groups in Hungary. *J Zool* 266:187–196. <https://doi.org/10.1017/S0952836905006771>
- Blakemore C, Donaghy MJ (1974) Proceedings: The measurement of head and eye movements in conscious cats. *J Physiol* 242:40-41
- Bonanni R, Cafazzo S, Fantini C, Pontier D, Natoli E (2007) Feeding-order in an urban feral domestic cat colony: relationship to dominance rank, sex and age. *Anim Behav* 74:1369–1379. <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2007.02.029>
- 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*. 2nd edn. Cambridge University Press, Cambridge, UK, 67–93
- Bradshaw JWS, Goodwin D, Legrand-Defréтин V, Nott HMR (1996) Food selection by the domestic cat, an obligate carnivore. *Comp Biochem Physiol Part A Physiol* 114:205–209. [https://doi.org/10.1016/0300-9629\(95\)02133-7](https://doi.org/10.1016/0300-9629(95)02133-7)
- Bradshaw JWS, Healey LM, Thorne CJ, Macdonald DW, Arden-Clark C (2000) Differences in food preferences between individuals and populations of domestic cats *Felis silvestris catus*. *Appl Anim Behav Sci* 68:257–268. [https://doi.org/10.1016/S0168-1591\(00\)00102-7](https://doi.org/10.1016/S0168-1591(00)00102-7)
- Bradshaw JWS, Blackwell EJ, Casey RA (2009) Dominance in domestic dogs—useful construct or bad habit? *J Vet Behav Clin Appl Res* 4:135–144. <https://doi.org/10.1016/j.jveb.2008.08.004>
- Burt WH (1943) Territoriality and home range concepts as applied to mammals. *J Mammal* 24:346–352. <https://doi.org/10.2307/1374834>
- Byrne RW (2003) Animal communication: What makes a dog able to understand its master? *Curr Biol* 13:347–348. [https://doi.org/10.1016/S0960-9822\(03\)00271-9](https://doi.org/10.1016/S0960-9822(03)00271-9)
- Cafazzo S, Valsecchi P, Bonanni R, Natoli E (2010) Dominance in relation to age, sex, and competitive contexts in a group of free-ranging domestic dogs. *Behav Ecol* 21:443–455. <https://doi.org/10.1093/beheco/arq001>
- Campos PHRF, Silva BAN, Donzele JL, Oliveira RFM, Knol EF (2012) Effects of sow nutrition during gestation on within-litter birth weight variation: a review. *Animal* 6:797–806. <https://doi.org/10.1017/S1751731111002242>
- Christiansen P, Wroe S (2007) Bite forces and evolutionary adaptations to feeding ecology in carnivores. *Ecology* 88:347–358. [https://doi.org/10.1890/0012-9658\(2007\)88\[347:BFAEAT\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/0012-9658(2007)88[347:BFAEAT]2.0.CO;2)
- Clutton-Brock J (1995) Domestication and evolution. Origins of the dog: domestication and early history. In: Serpell J (ed) *The domestic dog: Its evolution, behaviour and interactions with people*. Cambridge University Press, Cambridge, UK, 7–50
- Clutton-Brock T (2002) Breeding together: kin selection and mutualism in cooperative vertebrates. *Science* 296:69–72. <https://doi.org/10.1126/science.296.5565.69>
- Cole DD, Shafer JN (1966) A study of social dominance in cats. *Behaviour* 27:39–52. <https://www.jstor.org/stable/4533150>
- Cordoni G, Palagi E (2008) Reconciliation in wolves (*Canis lupus*): New evidence for a

- comparative perspective. *Ethology* 114:298–308. <https://doi.org/10.1111/j.1439-0310.2008.01474.x>
- De Boer JN (1977) Dominance relations in pairs of domestic cats. *Behav Processes* 2:227–242. [https://doi.org/10.1016/0376-6357\(77\)90027-4](https://doi.org/10.1016/0376-6357(77)90027-4)
- De Passillé AMB, Rushen J, Hartsock TG (1988) Ontogeny of teat fidelity in pigs and its relation to competition at suckling. *Can J Anim Sci* 68:325–338. <https://doi.org/10.4141/cjas88-037>
- Drews C (1993) The concept and definition of dominance in animal behaviour. *Behaviour* 125:283–313. <https://doi.org/10.1163/156853993X00290>
- Drummond H (2006) Dominance in vertebrate broods and litters. *Q Rev Biol* 81:3–32. <https://doi.org/10.1086/503922>
- Drummond H, Osorno JL (1992) Training siblings to be submissive losers: dominance between booby nestlings. *Anim Behav* 44:881–893. [https://doi.org/10.1016/S0003-3472\(05\)80584-6](https://doi.org/10.1016/S0003-3472(05)80584-6)
- Drummond H, Osorno JL, Torres R, Garcia Chavelas C, Merchant Larios H (1991) Sexual size dimorphism and sibling competition: implications for avian sex ratios. *Am Nat* 138:623–641
- Drummond H, Vázquez E, Sánchez-Colón S, Martínez-Gómez M, Hudson R (2000) Competition for milk in the domestic rabbit: survivors benefit from littermate deaths. *Ethology* 106:511–526. <https://doi.org/10.1046/j.1439-0310.2000.00554.x>
- Dunn J, Plomin R (1990) *Separate lives: why siblings are so different*. Basic Books, New York, USA
- Dunn J, Plomin R (1991) Why are siblings so different? The significance of differences in sibling experiences within the family. *Fam Process* 30:271–283. <https://doi.org/10.1111/j.1545-5300.1991.00271.x>
- Ewer RF (1959) Suckling behaviour in kittens. *Behaviour* 15:146–162
- Feaver J, Mendl M, Bateson P (1986) A method for rating the individual distinctiveness of domestic cats. *Anim Behav* 34:1016–1025. [https://doi.org/10.1016/S0003-3472\(86\)80160-9](https://doi.org/10.1016/S0003-3472(86)80160-9)
- Feddersen-Petersen DU (2000) Vocalization of european wolves (*Canis lupus lupus L.*) and various dog breeds (*Canis lupus f. fam.*). *Arch Anim Breed* 43:387–397. <https://doi.org/10.5194/aab-43-387-2000>
- Fey K, Trillmich F (2008) Sibling competition in guinea pigs (*Cavia aperea f. porcellus*): scrambling for mother's teats is stressful. *Behav Ecol Sociobiol*

- 62:321–329. <https://doi.org/10.1007/S00265-007-0419-X>
- Fitzgerald BM, Karl BJ, Division E, Bag P, Hutt L (1986) Home range of feral house cats (*Felis catus l.*) in forest of the Orongorongo Valley, Wellington, New Zealand. *N Z J Ecol* 9:71–81
- Font E (1987) Spacing and social organization: Urban stray dogs revisited. *Appl Anim Behav Sci* 17:319–328. [https://doi.org/10.1016/0168-1591\(87\)90155-9](https://doi.org/10.1016/0168-1591(87)90155-9)
- Foster KR, Wenseleers T, Ratnieks FLW (2006) Kin selection is the key to altruism. *Trends Ecol Evol* 21:57–60. <https://doi.org/10.1016/J.TREE.2005.11.020>
- Fox MW (1972) Socio-ecological implications of individual differences in wolf litters: a developmental and evolutionary perspective. *Behaviour* 41:298–313. <https://doi.org/10.1163/156853972X00077>
- Fox MW (1978) Man, wolf and dogs. In: Hall RL, Sharp HS (eds) *Wolf and man: evolution in parallel*. Academic Press, London, UK, 19–30
- Fox MW, Beck AM, Blackman E (1975) Behavior and ecology of a small group of urban dogs (*Canis familiaris*). *Appl Anim Ethol* 1:119–137. [https://doi.org/10.1016/0304-3762\(75\)90082-6](https://doi.org/10.1016/0304-3762(75)90082-6)
- Foxcroft G, Dixon W, Novak S, Putman C, Town S, Vinsky M (2006) The biological basis for prenatal programming of postnatal performance in pigs. *J Anim Sci* 84:105–112. [https://doi.org/10.2527/2006.8413\\_supplE105x](https://doi.org/10.2527/2006.8413_supplE105x)
- Frafjord K (1993) Agonistic behaviour and dominance relations of captive arctic foxes (*Alopex lagopus*) in Svalbard. *Behav Processes* 29:239–251. [https://doi.org/10.1016/0376-6357\(93\)90127-D](https://doi.org/10.1016/0376-6357(93)90127-D)
- Frank H, Frank MG (1982) On the effects of domestication on canine social development and behavior. *Appl Anim Ethol* 8:507–525. [https://doi.org/10.1016/0304-3762\(82\)90215-2](https://doi.org/10.1016/0304-3762(82)90215-2)
- Fraser D (1989) Behavioural perspectives on piglet survival. *J Reprod Fertil Suppl* 40:355–370. <https://doi.org/10.1530/biosciproc.13.0025>
- Fuchs T, Iacobucci P, MacKinnon KM, Panksepp J (2010) Infant-mother recognition in a social rodent (*Octodon degus*). *J Comp Psychol* 124:166–175. <https://doi.org/10.1037/a0018704>
- Fugazza C, Miklósi Á (2015) Social learning in dog training: The effectiveness of the Do as I do method compared to shaping/clicker training. *Appl Anim Behav Sci* 171:146–151. <https://doi.org/10.1016/j.applanim.2015.08.033>
- Gácsi M, Györi B, Virányi Z, Kubinyi E, Range F, Belényi B, Miklósi Á (2009)

- Explaining dog wolf differences in utilizing human pointing gestures: selection for synergistic shifts in the development of some social skills. *PLoS One* 4:e6584. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0006584>
- Galibert F, Quignon P, Hitte C, André C (2011) Toward understanding dog evolutionary and domestication history. *C R Biol* 334:190–196. <https://doi.org/10.1016/j.crv.2010.12.011>
- Garrott RA, Eberhardt LE, Hanson WC (1984) Arctic fox denning behavior in northern Alaska. *Can J Zool* 62:1636–1640. <https://doi.org/10.1139/z84-237>
- Germonpré M, Lázničková-Galetová M, Sablin M V (2012) Palaeolithic dog skulls at the Gravettian Předmostí site, the Czech Republic. *J Archaeol Sci* 39:184–202. <https://doi.org/10.1016/j.jas.2011.09.022>
- Germonpré M, Sablin M V, Després V, Hofreiter M, Lázničková-Galetová M, Stevens RE, Stiller M (2013) Palaeolithic dogs and the early domestication of the wolf: A reply to the comments of Crockford and Kuzmin (2012). *J Archaeol Sci* 40:786–792. <https://doi.org/10.1016/j.jas.2012.06.016>
- Gilbert C, McCafferty D, Le Maho Y, Martrette JM, Giroud S, Blanc S, Ancel A (2010) One for all and all for one: the energetic benefits of huddling in endotherms. *Biol Rev* 85:545–569. <https://doi.org/10.1111/j.1469-185X.2009.00115.x>
- Gill JC, Thomson W (1956) Observations on the behaviour of suckling pigs. *Br J Anim Behav* 4:46–51. [https://doi.org/10.1016/S0950-5601\(56\)80022-1](https://doi.org/10.1016/S0950-5601(56)80022-1)
- Gittleman JL (1985) Carnivore body size: Ecological and taxonomic correlates. *Oecologia* 67:540–554. <https://doi.org/10.1007/BF00790026>
- Goldberg JL, Grant JWA, Lefebvre L (2001) Effects of the temporal predictability and spatial clumping of food on the intensity of competitive aggression in the Zenaida dove. *Behav Ecol* 12:490–495. <https://doi.org/10.1093/beheco/12.4.490>
- Golla W, Hofer H, East ML (1999) Within-litter sibling aggression in spotted hyaenas: effect of maternal nursing, sex and age. *Anim Behav* 58:715–726. <https://doi.org/10.1006/anbe.1999.1189>
- González D (2014) Desarrollo de la conducta agonoística entre hermanos en el gato doméstico en el contexto de competencia por alimento al destete. Tesis de Maestría. Posgrado en Ciencias Biológicas, Universidad Nacional Autónoma de México
- González D, Szenczi P, Bánszegi O, Hudson R (2018) Testing aggressive behaviour in a feeding context: Importance of ethologically relevant stimuli. *Behav Processes*



- 150:1–7. <https://doi.org/10.1016/j.beproc.2018.02.011>
- Grafen A (1990) Do animals really recognize kin? *Anim Behav* 39:42–54.  
[https://doi.org/10.1016/S0003-3472\(05\)80724-9](https://doi.org/10.1016/S0003-3472(05)80724-9)
- Grafen A (2006) Optimization of inclusive fitness. *J Theor Biol* 238:541–563.  
<https://doi.org/10.1016/j.jtbi.2005.06.009>
- Grant JWA, Guha RT (1993) Spatial clumping of food increases its monopolization and defense by convict cichlids, *Cichlasoma nigrofasciatum*. *Behav Ecol* 4:293–296.  
<https://doi.org/10.1093/beheco/4.4.293>
- Griffin AS, West SA (2002) Kin selection: fact and fiction. *Trends Ecol Evol* 17:15–21.  
[https://doi.org/10.1016/S0169-5347\(01\)02355-2](https://doi.org/10.1016/S0169-5347(01)02355-2)
- Groó Z, Szenczi P, Bánszegi O, Nagy Z, Altbäcker V (2018) The influence of familiarity and temperature on the huddling behavior of two mouse species with contrasting social systems. *Behav Processes* 151:67–72.  
<https://doi.org/10.1016/j.beproc.2018.03.007>
- Guenther A, Trillmich F (2015) Within-litter differences in personality and physiology relate to size differences among siblings in cavies. *Physiol Behav* 145:22–28.  
<https://doi.org/10.1016/j.physbeh.2015.03.026>
- Hall M, Halliday T, McLannahan H, Toates F, Watson T (1998) Behaviour and evolution. Springer, London, UK
- Hamilton WD (1964) The genetical evolution of social behaviour. I. *J Theor Biol* 7:1–16. [https://doi.org/10.1016/0022-5193\(64\)90038-4](https://doi.org/10.1016/0022-5193(64)90038-4)
- Hamilton J, Vonk J (2015) Do dogs (*Canis lupus familiaris*) prefer family? *Behav Processes* 119:123–134. <https://doi.org/10.1016/j.beproc.2015.08.004>
- Hanya G (2009) Effects of food type and number of feeding sites in a tree on aggression during feeding in wild *Macaca fuscata*. *Int J Primatol* 30:569–581.  
<https://doi.org/10.1007/s10764-009-9361-2>
- Hare B (2008) The dog: a biologist's best friend. *Curr Biol* 18:543–544.  
<https://doi.org/10.1016/j.cub.2008.05.022>
- Hare B (2017) Survival of the Friendliest: Homo sapiens Evolved via Selection for Prosociality. *Annu Rev Psychol* 68:155–186. <https://doi.org/10.1146/annurev-psych-010416-044201>
- Harrington FH, Mech LD, Fritts SH (1983) Pack size and wolf pup survival: their relationship under varying ecological conditions. *Behav Ecol Sociobiol* 13:19–26
- Harris LR (1980) The superior colliculus and movements of the head and eyes in cats. *J*

- Physiol 300:367–391. <https://doi.org/10.1113/JPHYSIOL.1980.SP013167>
- Hartsock TG, Graves HB (1976) Piglet fighting behaviour, nursing order and growth. *J Anim Sci* 43:209–344. <https://doi.org/10.2527/jas1976.431209x>
- Henry JD (1985) The little foxes. *Nat Hist* 94:46–57
- Hodge SJ, Flower TP, Clutton-Brock TH (2007) Offspring competition and helper associations in cooperative meerkats. *Anim Behav* 74:957–964. <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2006.10.029>
- Hodge SJ, Thornton A, Flower TP, Clutton-Brock TH (2009) Food limitation increases aggression in juvenile meerkats. *Behav Ecol* 20:930–935. <https://doi.org/10.1093/beheco/arp071>
- Hofer H, East ML (1993) The commuting system of Serengeti spotted hyaenas: how a predator copes with migratory prey. III. Attendance and maternal care. *Anim Behav* 46:575–589. <https://doi.org/10.1006/anbe.1993.1224>
- Hofer H, East ML (1997) Skewed offspring sex ratios and sex composition of twin litters in Serengeti spotted hyaenas (*Crocuta crocuta*) are a consequence of siblicide. *Appl Anim Behav Sci* 51:307–316. [https://doi.org/10.1016/S0168-1591\(96\)01113-6](https://doi.org/10.1016/S0168-1591(96)01113-6)
- Hofer H, East ML (2008) Siblicide in Serengeti spotted hyenas: a long-term study of maternal input and cub survival. *Behav Ecol Sociobiol* 62:341–351. <https://doi.org/10.1007/s00265-007-0421-3>
- Hu Y, Hu S, Wang W, Wu X, Marshall FB, Chen X, Hou L, Wang C (2014) Earliest evidence for commensal processes of cat domestication. *Proc Natl Acad Sci U S A* 111:116–120. [https://doi.org/10.1073/PNAS.1311439110/SUPPL\\_FILE/PNAS.201311439SI.PDF](https://doi.org/10.1073/PNAS.1311439110/SUPPL_FILE/PNAS.201311439SI.PDF)
- Hudson R (2014) Behavioral epiphenomena revisited: reply to Skok and Škorjanc. *Ethology* 120:739–741. <https://doi.org/10.1111/eth.12264>
- Hudson R, Distel H (2013) Fighting by kittens and piglets during suckling: what does it mean? *Ethology* 119:353–359. <https://doi.org/10.1111/ETH.12082>
- Hudson R, Trillmich F (2008) Sibling competition and cooperation in mammals: challenges, developments and prospects. *Behav Ecol Sociobiol* 62:299–307. <https://doi.org/10.1007/s00265-007-0417-z>
- Hudson R, Raihani G, González D, Bautista A, Distel H (2009) Nipple preference and contests in suckling kittens of the domestic cat are unrelated to presumed nipple

- quality. *Dev Psychobiol* 51:322–332. <https://doi.org/10.1002/dev.20371>
- Hudson R, Bautista A, Reyes Meza V, Montor JM, Rödel HG (2011) The effect of siblings on early development: a potential contributor to personality differences in mammals. *Dev Psychobiol* 53:564–574. <https://doi.org/10.1002/dev.20535>
- 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. <https://doi.org/10.1186/1742-9994-12-S1-S12>
- Hudson R, Rödel HG, Elizalde MT, Arteaga L, Kennedy GA, Smith BP (2016) Pattern of nipple use by puppies: A comparison of the dingo (*Canis dingo*) and the domestic dog (*Canis familiaris*). *J Comp Psychol* 130:269–277. <https://doi.org/10.1037/COM0000023>
- Hudson R, Chacha J, Bánszegi O, Szenczi P, Rödel HG (2017) Highly stable individual differences in the emission of separation calls during early development in the domestic cat. *Dev. Psychobiol.* 59, 367–374. <https://doi.org/10.1002/dev.21501>
- Hudson R, Rödel HG, Elizalde MT, Kennedy GA, Smith BP (2019) Diurnal pattern of pre-weaning den visits and nursing in breeding pairs of captive dingoes (*Canis dingo*). *Mammal Biol* 94:86–91. <https://doi.org/10.1016/J.MAMBIO.2018.07.002/METRICS>
- Hudson R, Szenczi P, Bánszegi O (2022) Parental behavior in carnivores. In: González-Mariscal G (ed) *Patterns of parental behavior*. Springer Nature, Cham, Switzerland, 60–77
- Huntingford FA, Turner A (1987) *Animal conflict*. Chapman & Hall, London, UK
- Illmann G, Špinko M, Schrader L, Šustr P (2002) Acoustical mother-offspring recognition in pigs (*Sus scrofa domestica*). *Behaviour* 139:487–505. <https://doi.org/10.1163/15685390260135970>
- Izawa M, Ono Y (1986) Mother-offspring relationship in the feral cat population. *J Mammal Soc Jpn* 11:27–34. <https://doi.org/10.11238/jmammsocjapan1952.11.27>
- Jablonka EVA, Lamb MJ (1998) Bridges between development and evolution. *Biol Philos* 13:119–124. <https://doi.org/10.1023/A:1006520407209>
- Johnson LK, Hubbell SP (1974) Aggression and competition among stingless bees: Field studies. *Ecology* 55:120–127. <https://doi.org/10.2307/1934624>
- Kaufmann JH (1983) On the definitions and functions of dominance and territoriality. *Biol Rev* 58:1–20. <https://doi.org/10.1111/j.1469-185X.1983.tb00379.x>
- Kaminski J (2008) The domestic dog: a forgotten star rising again. *Trends Cogn Sci*

- 12:211–212. <https://doi.org/10.1016/j.tics.2008.03.002>
- Kennedy GA (1991) The effect of daily restricted feeding schedules on the circadian activity rhythms of dasyurid and peramelid marsupials. Doctoral thesis. Department of Psychology, La Trobe University, Bundoora, Australia.
- Kleiman DG (1967) Some aspects of social behavior in the canidae. *Integr Comp Biol* 7:365–372. <https://doi.org/10.1093/icb/7.2.365>
- Knowles RJ, Curtis TM, Crowell-Davis SL (2004) Correlation of dominance as determined by agonistic interactions with feeding order in cats. *Am J Vet Res* 65:1548–1556. <https://doi.org/10.2460/ajvr.2004.65.1548>
- Koenig A, Beise J, Chalise MK, Ganzhorn, JU (1998) When females should contest for food—testing hypotheses about resource density, distribution, size, and quality with Hanuman langurs (*Presbytis entellus*). *Behav Ecol Sociobiol* 42:225–237. <https://doi.org/10.1007/S002650050434>
- Kojola I, Ronkainen S, Hakala A, Heikkinen S, Kokko S (2004) Interactions between wolves *Canis lupus* and dogs *C. familiaris* in Finland. *Wildlife Biol* 10:101–105
- Koolhaas JM, De Boer SF, Buwalda B, Van Reenen K (2007) Individual variation in coping with stress: A multidimensional approach of ultimate and proximate mechanisms. *Brain Behav Evol* 70:218–226. <https://doi.org/10.1159/000105485>
- Langham NPE (1990) The diet of feral cats (*Felis catus* L.) on Hawke's Bay farmland, New Zealand. *N Z J Zool* 17:243–255. <https://doi.org/10.1080/03014223.1990.10422599>
- Lanzski J, Kletečki E, Trócsányi B, Mužinić J, Széles GL, Purger JJ (2015) Feeding habits of house and feral cats (*Felis catus*) on small Adriatic islands (Croatia). *North-West J Zool* 12:336–348.
- Lessells CM, Boag PT (1987) Unrepeatable repeatabilities: a common mistake. *Auk* 104:116–121. <https://doi.org/10.2307/4087240>
- Loehle C (1995) Social barriers to pathogen transmission in wild animal populations. *Ecology* 76:326–335. <https://doi.org/10.2307/1941192>
- Long GH, Sinha D, Read AF, Pritt S, Kline B, Harvill ET, Hudson PJ, Bjørnstad ON (2010) Identifying the age cohort responsible for transmission in a natural outbreak of *Bordetella bronchiseptica*. *PLOS Pathog* 6:e1001224. <https://doi.org/10.1371/JOURNAL.PPAT.1001224>

- Lorenzini R, Fanelli R, Grifoni G, Scholl F, Fico R (2014) Wolf-dog crossbreeding: “smelling” a hybrid may not be easy. *Mamm Biol* 79:149–156.  
<https://doi.org/10.1016/j.mambio.2013.07.080>
- Luo D, Ganesh S, Koolaard J (2020) Predictmeans: calculate predicted means for linear models. Version: 1.0.4, <https://CRAN.R-project.org/package=predictmeans>
- MacDonald DW (1983a) The ecology of carnivore social behaviour. *Nature* 301:379–384. <https://doi.org/10.1038/301379a0>
- MacDonald K (1983b) Stability of individual differences in behavior in a litter of wolf cubs (*Canis lupus*). *J Comp Psychol* 97:99–106. <https://doi.org/10.1037/0735-7036.97.2.99>
- Magnuson JJ (1962) An analysis of aggressive behavior, growth, and competition for food and space in medaka (*Oryzias latipes* (Pisces, *Cyprinodontidae*)). *Can J Zool* 40:313–363. <https://doi.org/10.1139/Z62-029>
- Martin P (1986) An experimental study of weaning in the domestic cat. *Behaviour* 99:221–249. <https://doi.org/10.1163/156853986X00568>
- Martínez-Byer S, Urrutia A, Szenczi P, Hudson R, Bánszegi O (2020) Evidence for individual differences in behaviour and for behavioural syndromes in adult shelter cats. *Animals* 10:1-15. <https://doi.org/10.3390/ani10060962>
- Martínez-Byer S, Hudson R, Bánszegi O, Szenczi P (2023) Effects of early social separation on the behaviour of kittens of the domestic cat. *Appl Anim Behav Sci* 259:105849. <https://doi.org/10.1016/j.applanim.2023.105849>
- Martínez-Gómez M, Juárez M, Distel H, Hudson R (2004) Overlapping litters and reproductive performance in the domestic rabbit. *Physiol Behav* 82:629–638.  
<https://doi.org/10.1016/j.physbeh.2004.05.011>
- Mathy JW, Isbell LA (2001) The relative importance of size of food and interfood distance in eliciting aggression in captive rhesus macaques (*Macaca mulatta*). *Folia Primatol* 72:268–277. <https://doi.org/10.1159/000049948>
- McLeod PJ (1996) Developmental changes in associations among timber wolf (*Canis lupus*) postures. *Behav Processes* 38:105–118. [https://doi.org/10.1016/S0376-6357\(96\)00031-9](https://doi.org/10.1016/S0376-6357(96)00031-9)
- Mech LD (1966) *The wolves of Isle Royale*. (ed) Mech LD. United States Government Printer Office, Washington, DC, USA
- Mech LD (1974) Mammalian species *Canis lupus*. *Am Soc Mammal* 37:1–6.  
<https://doi.org/10.2307/3503924>

- Mech LD (1999) Alpha status, dominance, and division of labor in wolf packs. *Can J Zool* 77:1196–1203. <https://doi.org/10.1139/z99-099>
- Mech LD (2003) Wolf social ecology. In: Mech LD (ed) *Wolves: behavior, ecology, and conservation*. The University of Chicago Press, Chicago, USA, 1–34
- Mech LD, Boitani L (2006) *Wolves: behavior, ecology, and conservation*. University of Chicago Press, Chicago, USA
- Meek PD (1999) The movement, roaming behaviour and home range of free-roaming domestic dogs, *Canis lupus familiaris*, in coastal New South Wales. *Wildl Res* 26:847–855. <https://doi.org/10.1071/WR97101>
- Melotti L, Oostindjer M, Bolhuis JE, Held S, Mendl M (2011) Coping personality type and environmental enrichment affect aggression at weaning in pigs. *Appl Anim Behav Sci* 133:144–153. <https://doi.org/10.1016/j.applanim.2011.05.018>
- Mendl M (1988) The effects of litter size variation on mother-offspring relationships and behavioural and physical development in several mammalian species (principally rodents). *J Zool* 215:15–34. <https://doi.org/10.1111/j.1469-7998.1988.tb04882.x>
- Meyer S, Weber JM (1996) Ontogeny of dominance in free-living red foxes. *Ethology* 102:1008–1019 <https://doi.org/10.1111/j.1439-0310.1996.tb01178.x>
- Milligan BN, Fraser D, Kramer DL (2002) Within-litter birth weight variation in the domestic pig and its relation to pre-weaning survival, weight gain, and variation in weaning weights. *Livest Prod Sci* 76:181–191. [https://doi.org/10.1016/S0301-6226\(02\)00012-X](https://doi.org/10.1016/S0301-6226(02)00012-X)
- Miklósi Á (2007) Dog in historical perspective and conceptual issues of the study of their behaviour. In: Miklósi Á (ed) *Dog behaviour, evolution, and cognition*. Oxford University Press, New York, USA 1–26
- Mock DW, Parker GA (1997) *Evolution of sibling rivalry*. Oxford University Press, Oxford, UK
- Monaghan P, Metcalfe NB (1985) Group foraging in wild brown hares: effects of resource distribution and social status. *Anim Behav* 33:993–999. [https://doi.org/10.1016/S0003-3472\(85\)80033-6](https://doi.org/10.1016/S0003-3472(85)80033-6)
- Morey DF (1992) Size, shape and development in the evolution of the domestic dog. *J Archaeol Sci* 19:181–204. [https://doi.org/10.1016/0305-4403\(92\)90049-9](https://doi.org/10.1016/0305-4403(92)90049-9)
- Morpurgo B, Gvaryahu G, Robinzon B (1993) Aggressive behaviour in immature captive Nile crocodiles, *Crocodylus niloticus*, in relation to feeding. *Physiol Behav*

- 53:1157–1161. [https://doi.org/10.1016/0031-9384\(93\)90373-N](https://doi.org/10.1016/0031-9384(93)90373-N)
- Naidenko S V. (2001) Aggression in lynx adult-cub relations: can it be a reason for the dissolution of litters? *Ethol Ecol Evol* 13:283–295.  
<https://doi.org/10.1080/08927014.2001.9522777>
- Naidenko SV, Antonevich AL (2009) Sibling aggression in Eurasian lynx (*Lynx lynx*). In: Vargas A, Breitenmoser C, Breitenmoser U (eds) Iberian lynx ex situ conservation: an interdisciplinary approach. Fundación Biodiversidad, Madrid, Spain, 149–155.
- 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)
- Natoli E, Baggio A, Pontier D (2001) Male and female agonistic and affiliative relationships in a social group of farm cats (*Felis catus L.*). *Behav Processes* 53:137–143. [https://doi.org/10.1016/S0376-6357\(00\)00145-5](https://doi.org/10.1016/S0376-6357(00)00145-5)
- Nettle D, Bateson M (2012) The evolutionary origins of mood and its disorders. *Curr Biol* 22:R712–21. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2012.06.020>
- Newberry RC, Wood-Gush DGM (1986) Social relationships of piglets in a semi-natural environment. *Anim Behav* 34:1311–1318. [https://doi.org/10.1016/S0003-3472\(86\)80202-0](https://doi.org/10.1016/S0003-3472(86)80202-0)
- Nicolás L, Martínez-Gómez M, Hudson R, Bautista A (2011) Littermate presence enhances motor development, weight gain and competitive ability in newborn and juvenile domestic rabbits. *Dev Psychobiol* 53:37–46.  
<https://doi.org/10.1002/dev.20485>
- Nowak MA (2006) Five rules for the evolution of cooperation. *Science* 314:1560–1563.  
<https://doi.org/10.1126/science.1133755>
- Nowak MA, Tarnita CE, Wilson EO (2010) The evolution of eusociality. *Nature* 466:1057–1062. <https://doi.org/10.1038/nature09205>
- O'Reilly H, Armstrong SM, Coleman GJ (1986) Restricted feeding and circadian activity rhythms of a predatory marsupial, *Dasyuroides byrnei*. *Physiol Behav* 38:471–476. [https://doi.org/10.1016/0031-9384\(86\)90413-0](https://doi.org/10.1016/0031-9384(86)90413-0)
- Osthaus B, Lea SEG, Slater AM (2005) Dogs (*Canis lupus familiaris*) fail to show understanding of means-end connections in a string-pulling task. *Anim Cogn* 8:37–47. <https://doi.org/10.1007/s10071-004-0230-2>
- Pal SK (2001) Population ecology of free-ranging urban dogs in West Bengal, India.

- Acta Theriol 46:69–78. <https://doi.org/10.1007/BF03192418>
- Pal SK (2003) Urine marking by free-ranging dogs (*Canis familiaris*) in relation to sex, season, place and posture. *Appl Anim Behav Sci* 80:45–59.  
[https://doi.org/10.1016/S0168-1591\(02\)00178-8](https://doi.org/10.1016/S0168-1591(02)00178-8)
- Pal SK (2005) Parental care in free-ranging dogs, *Canis familiaris*. *Appl Anim Behav Sci* 90:31–47. <https://doi.org/10.1016/J.APPLANIM.2004.08.002>
- Pal SK, Ghosh B, Roy S (1998) Agonistic behaviour of free-ranging dogs (*Canis familiaris*) in relation to season, sex and age. *Appl Anim Behav Sci* 59:331–348.  
[https://doi.org/10.1016/S0168-1591\(98\)00108-7](https://doi.org/10.1016/S0168-1591(98)00108-7)
- Pal SK, Ghosh B, Roy S (1999) Inter- and intra-sexual behaviour of free-ranging dogs (*Canis familiaris*). *Appl Anim Behav Sci* 62:267–278.  
[https://doi.org/10.1016/S0168-1591\(98\)00220-2](https://doi.org/10.1016/S0168-1591(98)00220-2)
- Parker GA, Mock DW, Lamey TC (1989) How selfish should stronger sibs be? *Am Nat* 133:846–868. <https://doi.org/10.1086/284956>
- Pérez Manrique L, Hudson R, Bánszegi O, Szenczi P (2019) Individual differences in behavior and heart rate variability across the preweaning period in the domestic horse in response to an ecologically relevant stressor. *Physiol Behav* 210:112652.  
<https://doi.org/10.1016/J.PHYSBEH.2019.112652>
- Pérez-Manrique L, León-Pérez K, Zamora-Sánchez E, Davies S, Ober C, Wilson B, McGreevy P (2020) Prevalence and distribution of lesions in the nasal bones and mandibles of a sample of 144 riding horses. *Animals* 9:1–19.  
<https://doi.org/10.3390/ANI10091661>
- Péter A (2015) Solomon Coder: a simple solution for behavior coding. Version: beta 17.03.22. <http://solomoncoder.com/>
- Pigliucci M, Müller GB (2010) *Evolution—the extended synthesis*. MIT Press. Massachusetts, USA
- Pike GH, Pulliam HR, Charnov EL (1977) Optimal foraging: a selective review of theory and tests. *Q Rev Biol* 52:137–154. <https://doi.org/10.1086/409852>
- Prato-Previde E, Marshall-Pescini S, Valsecchi P (2007) Is your choice my choice? The owners' effect on pet dogs' (*Canis lupus familiaris*) performance in a food choice task. *Anim Cogn* 11:167–174. <https://doi.org/10.1007/s10071-007-0102-7>
- Queller DC (1992) A general model for kin selection. *Evolution (N Y)* 46:376–380.  
<https://doi.org/10.2307/2409858>



- R Core Team (2019) R: A language and environment for statistical computing. Version: 3.6.1. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria, <http://www.R-project.org>
- R Core Team (2023) R: A language and environment for statistical computing. ver. 4.3.0. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria, <http://www.R-project.org>
- Radinsky LB (1981) Evolution of skull shape in carnivores: 1. Representative modern carnivores. *Biol J Linn Soc* 15:369–388. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8312.1981.tb00770.x>
- Raihani G, González D, Arteaga L, Hudson R (2009) Olfactory guidance of nipple attachment and suckling in kittens of the domestic cat: Inborn and learned responses. *Dev Psychobiol* 51:662–671. <https://doi.org/10.1002/dev.20401>
- Raihani G, Rodríguez A, Saldaña A, Guarneros M, Hudson R (2014) A proposal for assessing individual differences in behaviour during early development in the domestic cat. *Appl Anim Behav Sci* 154:48–56. <https://doi.org/10.1016/j.applanim.2014.01.013>
- Range F, Noë R (2002) Familiarity and dominance relations among female sooty mangabeys in the Taï National Park. *Am J Primatol* 56:137–153. <https://doi.org/10.1002/ajp.1070>
- Réale D, Reader SM, Sol D, McDougall PT, Dingemanse NJ (2007) Integrating animal temperament within ecology and evolution. *Biol Rev Camb Philos Soc* 82:291–318. <https://doi.org/10.1111/j.1469-185X.2007.00010.x>
- Réale D, Dingemanse NJ, Kazem AJN, Wright J (2010) Evolutionary and ecological approaches to the study of personality. *Phil Trans R Soc B* 365:3937–3946. <https://doi.org/10.1098/rstb.2010.0222>
- Reyes-Meza V, Hudson R, Martínez-Gómez M, Nicolás L, Rödel HG, Bautista A (2011) Possible contribution of position in the litter huddle to long-term differences in behavioral style in the domestic rabbit. *Physiol Behav* 104:778–785. <https://doi.org/10.1016/j.physbeh.2011.07.019>
- Richards SM (1974) The concept of dominance and methods of assessment. *Anim Behav* 22:914–930. [https://doi.org/10.1016/0003-3472\(74\)90015-3](https://doi.org/10.1016/0003-3472(74)90015-3)
- Riechert SE (1998) Game theory and animal behavior. In: Dugatkin LA, Reeve HK (eds) *Game theory and animal behavior*. Oxford University Press, New York, USA, 64–93.

- Roche DG, Careau V, Binning SA (2016) Demystifying animal ‘personality’ (or not): why individual variation matters to experimental biologists. *J Exp Biol* 219:3832–3843. <https://doi.org/10.1242/jeb.146712>
- Rödel HG, Bautista A, García-Torres E, Martínez-Gómez M, Hudson R (2008a) Why do heavy littermates grow better than lighter ones? A study in wild and domestic European rabbits. *Physiol Behav* 95:441–448. <https://doi.org/10.1016/j.physbeh.2008.07.011>
- Rödel HG, Hudson R, Rammler L, Sängler N, Schwarz L, Machnik P (2012) Lactation does not alter the long-term stability of individual differences in behavior of laboratory mice on the elevated plus maze. *J Ethol* 30:263–270. <https://doi.org/10.1007/s10164-011-0320-y>
- Rödel HG, Hudson R, von Holst D (2008b) Optimal litter size for individual growth of European rabbit pups depends on their thermal environment. *Oecologia* 155:677–689. <https://doi.org/10.1007/s00442-008-0958-5>
- Rödel HG, Monclús R (2011) Long-term consequences of early development on personality traits: a study in European rabbits. *Behav Ecol* 22:1123–1130. <https://doi.org/10.1093/beheco/arr100>
- Rödel HG, Oppelt C, Starkloff A, Prager N, Long E, Rüdiger A-T, Seltmann MW, Monclús R, Hudson R, Poteaux C (2020) Withinlitter covariance of allele-specific MHC heterozygosity, coccidian endoparasite load and growth is modulated by sibling differences in starting mass. *Oecologia* 194:345–357. <https://doi.org/10.1007/s00442-020-04764-z>
- Rödel HG, von Holst D (2009) Features of the early juvenile development predict competitive performance in male European rabbits. *Physiol Behav* 97:495–502. <https://doi.org/10.1016/j.physbeh.2009.04.005>
- Rödel HG, Zapka M, Talke S, Kornatz T, Bruchner B, Hedler C (2015) Survival costs of fast exploration during juvenile life in a small mammal. *Behav Ecol Sociobiol* 69:205–217. <https://doi.org/10.1007/s00265-014-1833-5>
- Rodrigues LR, Duncan AB, Clemente SH, Moya-Laraño J, Magalhães S (2016) Integrating competition for food, hosts, or mates via experimental evolution. *Trends Ecol Evol* 31:158–170. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2015.12.011>
- Roth JD (2003) Variability in marine resources affects arctic fox. *J Anim Ecol* 72:668–676. <https://doi.org/10.1046/J.1365-2656.2003.00739>

- Ryan V, Wehmer F (1975) Effect of postnatal litter size on adult aggression in the laboratory mouse. *Dev Psychobiol* 8:363–370.  
<https://doi.org/10.1002/dev.420080410>
- Sachser N, Hennessy MB, Kaiser S (2011) Adaptive modulation of behavioural profiles by social stress during early phases of life and adolescence. *Neurosci Biobehav Rev* 35:1518–1533. <https://doi.org/10.1016/j.neubi.orev.2010.09.002>
- Saito C (1996) Dominance and feeding success in female Japanese macaques, *Macaca fuscata*: effects of food patch size and inter-patch distance. *Anim Behav* 51:967–980. <https://doi.org/10.1006/anbe.1996.0100>
- Saldaña Sánchez AA (2013) Diferencias individuales en la respuesta conductual al estrés en el gato doméstico en desarrollo. Tesis de Maestría. Posgrado en Ciencias Biológicas, Universidad Nacional Autónoma de México
- Salmon CA, Hehman JA (2014) The evolutionary psychology of sibling conflict and siblicide. In: Shackelford TK, Hansen RD (eds), *The evolution of violence*, 1st ed. Springer-Verlag, New York, USA, 137–157. [https://doi.org/10.1007/978-1-4614-9314-3\\_8](https://doi.org/10.1007/978-1-4614-9314-3_8)
- Sands J, Creel S (2004) Social dominance, aggression and faecal glucocorticoid levels in a wild population of wolves, *Canis lupus*. *Anim Behav* 67:387–396.  
<https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2003.03.019>
- Schmidt PM, Lopez RR, Collier BA (2007) Survival, fecundity, and movements of free-roaming cats. *J Wildlife Manage* 71:915–919. <https://doi.org/10.2193/2006-066>
- Schoener TW (2002) Simple models of optimal feeding-territory size: A reconciliation. *Am Nat* 121:608–629. <https://doi.org/10.1086/284090>
- Scott JP (1962) Critical periods in behavioral development. *Science* 138:949–958.  
<https://doi.org/10.1126/science.138.3544.949>
- Scott JP, Fuller JL (1965) *Genetics and the social behavior of the dog*, 1st ed. University of Chicago Press, Chicago, USA, 84–184
- Serpell J (1995) *The domestic dog, its evolution, behaviour and interaction with people*, 3rd ed. Cambridge University Press, Cambridge, Uk
- Smale L, Holekamp K, Weldele M, Frank LG, Glickman SE (1995) Competition and cooperation between litter-mates in the spotted hyaena. *Anim Behav* 50:671–682.  
[https://doi.org/10.1016/0003-3472\(95\)80128-6](https://doi.org/10.1016/0003-3472(95)80128-6)
- Spotte S (2014) *Free-ranging cats: behavior, ecology, management*, 1st edn. John Wiley & Sons, Chichester, UK

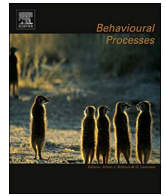
- Stamps JA, Groothuis TGG (2010) Developmental perspectives on personality: implications for ecological and evolutionary studies of individual differences. *Philos Trans R Soc Lond B Biol Sci* 365:4029–4041.  
<https://doi.org/10.1098/rstb.2010.0218>
- Sterck EHM, Steenbeek R (1997) Female dominance relationships and food competition in the sympatric Thomas langur and long-tailed macaque. *Behaviour* 134:749–774. <https://www.jstor.org/stable/4535467>
- Stockley P, Parker GA (2002) Life history consequences of mammal sibling rivalry. *P Natl Acad Sci USA* 99:12932–12937. <https://doi.org/10.1073/pnas.192125999>
- Stoffel MA, Nakagawa S, Schielzeth H (2017) rptR: repeatability estimation and variance decomposition by generalized linear mixed effects models. *Methods Ecol Evol* 8:1639–1644. <https://doi.org/10.1111/2041-210x.12797>
- Strand O, Landa A, Linnell JDC, Zimmermann B, Skogland T (2000) Social organization and parental behavior in the arctic fox. *J Mammal* 81:223–233.  
[https://doi.org/10.1644/1545-1542\(2000\)081%3c0223:SOAPBI%3e2.0.CO;2](https://doi.org/10.1644/1545-1542(2000)081%3c0223:SOAPBI%3e2.0.CO;2)
- Su H, Birky WA (2007) Within-group female-female agonistic interactions in Taiwanese macaques (*Macaca cyclopis*). *Am J Primatol* 69:199–211.  
<https://doi.org/10.1002/ajp.20336>
- Sulloway FJ (2010) Why siblings are like Darwin’s finches: birth order, sibling competition, and adaptive divergence within the family. In: Buss DM, Hawley PH (eds) *The evolution of personality and individual differences*. Oxford University Press, New York, USA, 86–119
- Syme GJ (1974) Competitive orders as measures of social dominance. *Anim Behav* 22:931–940. [https://doi.org/10.1016/0003-3472\(74\)90016-5](https://doi.org/10.1016/0003-3472(74)90016-5)
- Szenczi P, Bánszegi O, Dúcs A, Gedeon CI, Markó G, Németh I, Altbäcker V (2011) Morphology and function of communal mounds of overwintering mound-building mice (*Mus spicilegus*). *J Mammal* 92:852–860. <https://doi.org/10.1644/10-MAMM-A-258.1>
- Szenczi P, González D, Martínez-Byer S, Rödel HG, Hudson R, Bánszegi O (2021) Motivation matters: lighter littermates of the domestic cat compete more successfully for meat at weaning. *Behav Ecol Sociobiol* 75:139  
<https://doi.org/10.1007/s00265-021-03079-0>
- Thornton A, Clutton-Brock T (2011) Social learning and the development of individual and group behaviour in mammal societies. *Philos Trans R Soc B Biol Sci* 366:978–

987. <https://doi.org/10.1098/rstb.2010.0312>
- Trillmich F, Günther A, Müller C, Reinhold K, Sachser N (eds) (2015) New perspectives in behavioural development: adaptive shaping of behaviour over a lifetime? *Front Zool* 12:S1 <https://doi.org/10.1186/1742-9994-12-S1-S1>
- Trillmich F, Hudson R (eds) (2011) Special issue: The emergence of personality in animals: the need for a developmental approach. *Dev Psychobiol* 53:505-655. <https://doi.org/10.1002/dev.20573>
- Trillmich F, Wolf JBW (2007) Parent–offspring and sibling conflict in Galápagos fur seals and sea lions. *Behav Ecol Sociobiol* 62:363–375. <https://doi.org/10.1007/s00265-007-0423-1>
- Urrutia A, Martínez-Byer S, Szenczi P, Hudson R, Bánszegi O (2019) Stable individual differences in vocalisation and motor activity during acute stress in the domestic cat. *Behav Processes* 165:58–65. <https://doi.org/10.1016/j.beproc.2019.05.022>
- Valkenburgh B Van (1999) Major patterns in the history of carnivorous mammals. *Annu Rev Earth Planet Sci* 27:463–493. <https://doi.org/10.1146/annurev.earth.27.1.463>
- van Hooff JARAM, Wensing JAB (1988). In: Frank H (ed) *Man and wolf: advances, issues, and problems in captive wolf research*. University of Michigan-Flint, Michigan, USA, 219–228. <https://doi.org/10.1037/026361>
- Velando A (2000) The importance of hatching date for dominance in young shags. *Anim Behav* 60:181–185. <https://doi.org/10.1006/ANBE.2000.1445>
- Ventura AK, Worobey J (2013) Early influences on the development of food preferences. *Curr Biol* 23:R401–R408. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2013.02.037>
- Vila C (1999) Phylogenetic relationships, evolution, and genetic diversity of the domestic dog. *J Hered* 90:71–77. <https://doi.org/10.1093/jhered/90.1.71>
- Vullioud C, Davidian E, Wachter B, Rousset F, Courtiol A, Höner OP (2019) Social support drives female dominance in the spotted hyaena. *Nat Ecol Evol* 3:71–76. <https://doi.org/10.1038/s41559-018-0718-9>
- Wachter B, Höner OP, East ML, Golla W, Hofer H (2002) Low aggression levels and unbiased sex ratios in a prey-rich environment: no evidence of siblicide in Ngorongoro spotted hyenas (*Crocuta crocuta*). *Behav Ecol Sociobiol* 52:348–356. <https://doi.org/10.1007/s00265-002-0522-y>
- Wahaj SA, Holekamp KE (2006) Functions of sibling aggression in the spotted hyaena, *Crocuta crocuta*. *Anim Behav* 71:1401–1409.

- <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2005.11.011>
- Wakely LG, Mallory FF (1988) Hierarchical development, agonistic behaviours, and growth rates in captive arctic fox. *Can. J. Zool.* 66, 1672-1678.  
<https://doi.org/10.1139/z88-241>
- Ward C, Bauer EB, Smuts BB (2008) Partner preferences and asymmetries in social play among domestic dog, *Canis lupus familiaris*, littermates. *Anim Behav* 76:1187-1199. <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2008.06.004>
- Weary DM, Fraser D (1999) Partial tooth-clipping of suckling pigs: effects on neonatal competition and facial injuries. *Appl Anim Behav Sci* 65:21-27.  
[https://doi.org/10.1016/S0168-1591\(99\)00052-0](https://doi.org/10.1016/S0168-1591(99)00052-0)
- Weir LK, Grant JWA (2004) The causes of resource monopolization: interaction between resource dispersion and mode of competition. *Ethology* 110:63-74.  
<https://doi.org/10.1046/j.1439-0310.2003.00948.x>
- Wells DL, Hepper PG (2006) Prenatal olfactory learning in the domestic dog. *Anim Behav* 72:681-686. <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2005.12.008>
- White PP (2007) Maternal response to neonatal sibling conflict in the spotted hyena, *Crocuta crocuta*. *Behav Ecol Sociobiol* 62:353-361.  
<https://doi.org/10.1007/s00265-007-0422-2>
- Wittig RM, Boesch C (2003) Food competition and linear dominance hierarchy among female chimpanzees of the Tai National Park. *Int J Primatol* 24:847-867.  
<https://doi.org/10.1023/A:1024632923180>
- Woodard SH, Fischman BJ, Venkat A, Hudson ME, Varala K, Cameron SA, Clark AG, Robinson GE (2011) Genes involved in convergent evolution of eusociality in bees. *Proc Natl Acad Sci USA* 108:7472-7477.  
<https://doi.org/10.1073/PNAS.1103457108/-/DCSUPPLEMENTAL>
- Woods M, McDonald RA, Harris S (2003) Predation of wildlife by domestic cats *Felis catus* in Great Britain. *Mammal Rev* 33:174-188. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2907.2003.00017.x>
- Yamane A, Emoto J, Ota N (1997) Factors affecting feeding order and social tolerance to kittens in the group-living feral cat (*Felis catus*). *Appl Anim Behav Sci* 52:119-127. [https://doi.org/10.1016/S0168-1591\(96\)01101-X](https://doi.org/10.1016/S0168-1591(96)01101-X)
- Zepeda JA, Rödel HG, Monclús R, Hudson R, Bautista A (2019) Sibling differences in litter huddle position contribute to overall variation in weaning mass in a small mammal. *Behav Ecol Sociobiol* 73:165. <https://doi.org/10.1007/s00265-019-2777-6>

## **Anexo 1**

González D, Szenczi P, Bánszegi O, Hudson R (2018) Testing aggressive behaviour in a feeding context: Importance of ethologically relevant stimuli. *Behavioural Processes* 150: 1-7 <https://doi.org/10.1016/j.beproc.2018.02.011>



## Testing aggressive behaviour in a feeding context: Importance of ethologically relevant stimuli



Daniel González<sup>a,1</sup>, Péter Szenczi<sup>b,\*,1</sup>, Oxána Bánszegi<sup>a</sup>, Robyn Hudson<sup>a,\*</sup>

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

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

### ARTICLE INFO

#### Keywords:

Carnivore  
Domestic cat  
*Felis silvestris catus*  
Inborn responses  
Key stimuli  
Sibling competition  
Weaning

### ABSTRACT

The choice of stimuli used in tests of animal behaviour can have a critical effect on the outcome. Here we report two experiments showing how different foods influenced aggressive behaviour in competition tests at weaning among littermates of the domestic cat. Whereas in Experiment 1 canned food elicited almost no overt competition, a piece of raw beef rib elicited clearly aggressive behaviour among littermates. In Experiment 2 the food stimuli were chosen to differ from raw beef rib in various combinations of taste/smell, texture and monopolizability. Kittens showed different levels of aggression in response to the five stimuli tested, which suggests that the strong effect of beef rib in eliciting aggressive behaviour was due to a complex combination of features. We suggest that using stimuli approximating the evolved, functional significance to the species concerned is more likely to result in robust, biologically relevant behaviours than more artificial stimuli.

### 1. Introduction

For some years interest has been growing in the development of individual differences in behaviour in litters of altricial mammalian young, and particularly in how relations among siblings might contribute to this (Hudson et al., 2011; Reyes-Meza et al., 2011). A common approach is to investigate competition among the young for limited resources, most obviously for food (Andersen et al., 2011; Bautista et al., 2005; Fey and Trillmich, 2008; Hodge et al., 2009; Hofer and East, 2008). However, as noted in comprehensive reviews of aggression and dominance in vertebrate broods and litters (Drummond, 2006; Salmon and Hehman, 2014), information on this in mammals is still scarce and sometimes contradictory, especially in carnivore species. Competition between littermates in their access to resources provided either by the mother and/or other caretakers could be expected to result in aggressive interactions and possibly in the formation of intra-litter dominance relations (Bekoff et al., 1981; Fox, 1972; Meyer and Weber, 1996; Wahaj and Holekamp, 2006; Wakely and Mallory, 1988).

Using food competition tests to assess social dynamics, motivation and individual differences among conspecifics is common in many fields of biological science from biomedical to ecological research, but most common in studies with a focus on sociality. However, the methods used are not always consistent even within species; namely the type, size, and quality of the food and the number of animals competing

for it often differ (e.g. Rodrigues et al., 2016). Reviewing the literature, one variable seemed to particularly influence the level of aggressive behaviour: motivation of the participants and consequently the type (quality) of food they compete for. In several studies on primates, e.g. Hanuman langurs, *Semnopithecus entellus* (Koenig et al., 1998), Japanese macaques, *Macaca fuscata* (Hanya, 2009; Saito, 1996), Taiwanese macaques, *Macaca cyclopis* (Su and Birky, 2007), rhesus macaques, *Macaca mulatta*, (Mathy and Isbell, 2001), elevated aggression and an increase in the number of agonistic interactions was found over high quality food compared to low quality food; see also in other taxons: stingless bees *Trigona spp.* (Johnson and Hubbell, 1974), swine, *Sus scrofa domesticus* (Andersen et al., 1999), kowaris *Dasyuroides byrnei* (Kennedy, 1991). However, none of the previous experiments was designed to explicitly test the question whether food type influences aggressive behaviour between same-age siblings in food competition tests.

Several years ago as part of a program on the development of sibling relations in the domestic cat (*Felis silvestris catus*; Hudson et al., 2017; Hudson et al., 2009; Raihani et al., 2014) we initiated a project investigating competition among littermates for solid food at weaning and looked for evidence for the formation of dominance relations, as found in other carnivores (Bekoff et al., 1981; Fox, 1972; Meyer and Weber, 1996; Scott and Fuller, 1965). In our first study, however, litters of food-deprived weanling kittens showed little if any sign of agonistic behaviour when presented with a familiar and highly preferred canned

\* Corresponding authors.

E-mail addresses: [peter.szenczi@gmail.com](mailto:peter.szenczi@gmail.com) (P. Szenczi), [rhudson@biomedicas.unam.mx](mailto:rhudson@biomedicas.unam.mx) (R. Hudson).

<sup>1</sup> Daniel González and Péter Szenczi should be considered joint first authors.





**Fig. 1.** Aggressive behaviours shown by seven-week-old weanling kittens when given a piece of raw beef rib in food competition tests. Top panel: example of a "swipe". Kitten 1 approaches kitten 2 who is eating from the meat (left frame). Kitten 2 responds with a swipe of the forepaw with extended claws and contact to the head of kitten 1 (centre frame). Kitten 1 immediately withdraws, kitten 2 moves the meat away, and observer kitten 3 makes no further advance towards the meat (right frame). Bottom panel: example of a "stomp". Kitten 4 approaches kitten 5 who is eating from the meat (left frame). Kitten 5 responds by stomping its left forepaw onto the meat and keeping it there with claws extended and accompanied by growls (centre frame). Kitten 4 stops its advance while kitten 2 starts to cautiously approach (right frame). Both sequences lasted approximately 1.5 s.

food, even when given in a bowl from which only one kitten could eat at a time (Améndola-Saavedra, 2011). While one kitten was eating the others typically waited close by or played. When the feeding kitten lifted its head to chew another would start feeding from the bowl, apparently without contention. The findings of this study seemed clear; weanling kittens of the domestic cat do not compete strongly for food, and do not develop dominance relations among littermates. Additionally, these results seemed consistent with previous reports on the cat; in free-living colonies kittens are reportedly given priority in feeding by adults of both sexes (Bonanni et al., 2007; Yamane et al., 1997; own observations).

But then a serendipitous event occurred that cast doubt on these conclusions and led to the present study. One of us accidentally dropped a piece of raw beef onto the kitchen floor in the presence of several of the normally peaceful adult cats waiting to be fed with their usual canned food. This resulted immediately in them growling, swiping at each other with their forepaws with claws extended, and in one individual running away with the meat to eat it in solitude. We therefore asked whether the same might be true for kittens, that is, whether presenting them with a piece of raw meat, a presumably more natural stimulus than canned food, would also provoke agonistic, competitive behaviour?

The aim of the present study was therefore to re-examine the expression of aggressive behaviour during feeding among weanling kittens of the domestic cat. As medium size solitary hunters, cats depend on small prey such as various species of rodents, birds, reptiles and even insects (Biró et al., 2005; Langham, 1990; Lanszki et al., 2015; Woods et al., 2003), which mothers bring back as single items to their weanling young (Bateson, 2014). Therefore, first we investigated littermates' behaviour when presented with commercial canned cat food compared with a more naturalistic and monopolizable solid food, a piece of raw meaty beef rib. Since we expected, and found, that littermates would compete more aggressively for the raw beef stimulus, in a second experiment we investigated the characteristics of raw beef – monopolizability, smell/taste, texture – that trigger the aggressive behaviour.

## 2. General methods

### 2.1. Study site and animals

Sixty-seven kittens (40 males, 27 females) from 16 litters (mean litter size =  $4.2 \pm 0.99$  SD, range 3–6, mean sex ratio =  $0.59 \pm 0.25$  SD, range 0–1 (1 = all male litter)) participated in the study. They were obtained from four multiparous mixed-breed females maintained as part of a free-ranging breeding colony at a private house in Mexico City, and were of unknown paternity. Mothers were fed daily with commercial canned cat food and fresh meat, and received regular treatment against parasites. Water, milk, dried cat food and pans of commercial cat litter were permanently available. Females always gave birth in the house without apparent difficulties.

Each litter was kept in a separate room approximately  $3\text{ m} \times 3\text{ m}$  at the breeding colony from birth to the end of the second month. The rooms contained various cat toys and a 'nest' consisting of a flannel-lined foam rubber bed  $70\text{ cm} \times 40\text{ cm}$ , which mothers accepted well. At birth the kittens were sexed, weighed to the nearest gram and daily thereafter on digital scales, and fitted with different colour neck ribbons for individual identification. The ribbons were changed weekly to accommodate kittens' growth. Care of the kittens during the first four weeks was solely by their mothers. From postnatal week five they were provided with water and the same dry and canned commercial cat food as the mothers to ensure that they had started the transition from mother's milk to solid food before the start of testing.

Test sessions (see Experiments 1 and 2 below) were conducted in a separate room containing a  $1.5\text{ m} \times 1.5\text{ m} \times 0.7\text{ m}$  (height) opaque acrylic arena. For testing, each litter was placed in a dark start box at one end of the arena and 1 m from the food stimulus at the other end. When the start box was lifted, the kittens' behaviour was recorded for 2 min in the absence of humans using a video camera (Sony DCR-SX22) positioned above the arena.

## 2.2. Behavioural measures

Using Solomon Coder software (Péter, 2015), the following behaviours were scored for each kitten in each trial:

**Swipe:** the number of times a kitten struck another kitten with a forepaw, usually at the head region, and in clearly visible cases, with claws extended (Fig. 1, top panel).

**Stomp:** the number of times a kitten struck the food or the floor next to the food with a forepaw in the presence of another kitten, in clearly visible cases with claws extended (Fig. 1, bottom panel).

**Vocalization:** the number of episodes of a kitten hissing or growling at another kitten(s). Such vocalizations were only emitted by kittens simultaneously arriving at the food or by a kitten already in possession of it in response to the close approach of littermates.

**Monopolizing food:** The time an individual kitten spent eating or manipulating the food to the exclusion of its littermates, where 100% was the total time any number of kittens were in direct contact with the food.

## 2.3. Data treatment and statistics

Statistical analyses were done with R, version 3.3.1 (R Core Team, 2016). We applied General Linear Mixed Models (GLMM) using the package lme4 (Bates et al., 2015) with nested random effects (kittens nested in litters) designed to test the influence of the type of food on aggressive behaviour of the kittens. Because the number of aggressive interactions per trial was low (mean number of stomps, swipes, hisses and growls combined per trial for Experiment 1:  $0.9 \pm 2.04$  SD, and Experiment 2:  $0.36 \pm 0.59$  SD), for the purpose of statistical analysis we transformed the data to a binary variable (presence or absence of any aggressive behaviours per kitten in a trial) and used binomial distributions in the model with the 'logit' link. Fixed factors in the original models were test condition (type of food stimulus: canned, raw beef, control), age, sex, litter size, litter sex ratio, and in the first experiment the session number (first or second test on that day), and in the second experiment the order in which the stimuli were presented. Then factors with the weakest effects were gradually removed from the models. We compared the models using second-order Akaike's Information Criteria (AICc), which includes a correction term for small sample sizes, and the model with the lowest AICc value was chosen. We report AICc differences ( $\Delta AICc = AICc_i - AICc_{original}$ ) to compare the different models for best approximating the data. We also calculated normalized Akaike weights ( $w_i$ ) for each model, which can be interpreted as a measure of best approximation of the set. Details of model selection can be found in the Supplementary material. *P* values were extracted using Wald Chi-square (type II) tests. Post hoc comparisons following significant results of GLMM with binary distributions were made with pair-wise proportion tests with Bonferroni correction. Analysing the percent of littermates eating from the stimulus in a trial and in addition the percent of time the food was monopolized (only one individual eating at a time) in the tests was done using GLMM with binomial distribution with litter as random factor. Only the trials with food stimuli were included in the latter two analyses. The model selection procedure was similar to that described above except the original model did not include sex as it is only applicable to individuals and not at the litter level. Cohen's *D* values were calculated for estimating effect sizes. When more than two groups were included in the analysis effect size comparisons were made to the control condition.

All videos belonging to each of the experiments were first analysed by the same person. Inter-rater reliability was then assessed by recoding 20% of all videos by an independent observer. We calculated Cohen's  $\kappa$  for count and GLMM-based intra-class correlations for continuous variables. We obtained high and significant inter-rater concordances for all variables (Experiment 1: number of agonistic interactions  $\kappa = 0.937$ ,  $p < 0.001$ , number of littermates eating per test  $\kappa = 0.846$ ,  $p < 0.001$ , percent of time the food was monopolized  $R_{ICC} = 0.994$ ,

$p < 0.001$ ; Experiment 2: number of agonistic interactions  $\kappa = 0.911$ ,  $p < 0.001$ , number of littermates eating per test  $\kappa = 0.869$ ,  $p < 0.001$ , percent of time the food was monopolized  $R_{ICC} = 0.873$ ,  $p < 0.001$ ).

## 2.4. Ethics note

Throughout the study, animals were kept and treated according to the guidelines for the care and use of animals in research of the ASAB/ABS (2016), of the Instituto de Investigaciones Biomédicas, Universidad Nacional Autónoma de México, and according to the National Guide for the Production, Care and Use of Laboratory Animals, Mexico (Norma Oficial Mexicana NOM-062-200-1999). Although aggressive interactions occurred in the food competition tests, these were brief (see below) and inspection of kittens afterwards showed that none suffered injury. All kittens survived until the end of the study when they were given away as pets with the help of local veterinarians.

## 3. Experiment 1: response to raw beef

Our aim in this experiment was to compare the behaviour of littermates when presented with commercial canned cat food or a piece of raw meaty beef rib during the weaning period from postnatal weeks six to eight (Bateson, 2014; Martin, 1986).

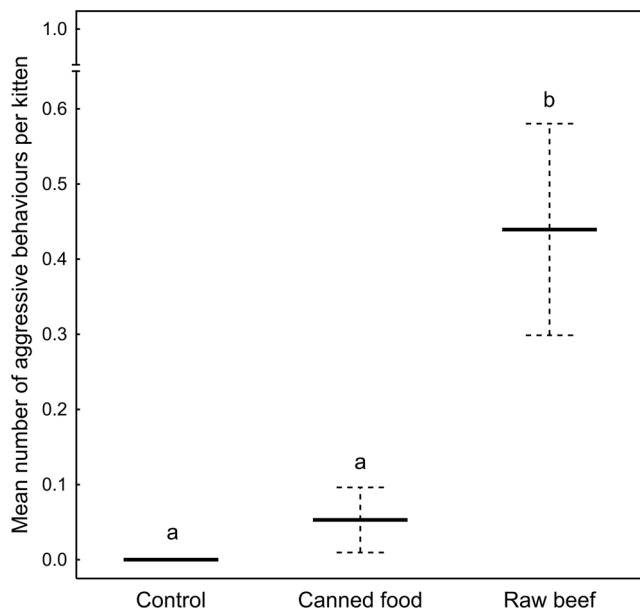
### 3.1. Methods

Thirty-three kittens (18 males, 15 females) from eight litters (mean litter size 4.1, range 3–6, mean sex ratio 0.54, range 0–1), obtained from four multiparous, mixed-breed females (two litters from each female) participated in this experiment.

During postnatal week five, each litter was placed twice in the test arena for 5–10 min without the mother to habituate the kittens to the test situation. Then, from postnatal weeks six to eight, each litter was tested in the arena during the morning (10:00–12:00) of week days in one of three different conditions: when presented with a 50 g piece of raw meaty beef rib (2x/week), when presented with 50 g of beef-flavoured commercial canned cat food in a 12-cm diameter bowl which did not permit more than two to three kittens to feed simultaneously (2x/week), and in a control condition with no food stimulus (1x/week). The three test conditions were presented in pseudorandom order, and each test was repeated on each test day after a five-minute pause during which the kittens were placed together in a familiar transport cage, food remains were removed and replaced with a fresh stimulus, and the arena floor wiped clean. This schedule resulted in a total of 12 trials for each stimulus condition (two trials with two repeats per condition  $\times$  three weeks), and six control trials (one trial with two repeats  $\times$  three weeks). Kittens were separated from their mothers and deprived of food four hours before testing (considered a reasonable simulation of the time mothers might spend away hunting) to increase their motivation to feed. On weekends they remained with their mothers and with free access to dry and canned food to avoid possible developmental effects of food deprivation during the week.

### 3.2. Results and discussion

Kittens quickly adjusted to the test arena and within one or two trials they learned the location of the food. Immediately after the start box was removed most kittens went directly to the food or in the control condition they quickly moved around the arena, exploring or playing. The frequency of aggressive behaviours was strongly associated with the type of food presented (Fig. 2). Significantly more aggressive behaviours were recorded when the kittens were tested with raw beef than when they were tested with canned food. Almost no aggressive behaviours occurred in the canned food condition or in the control condition in which no food was present. Best approximating model

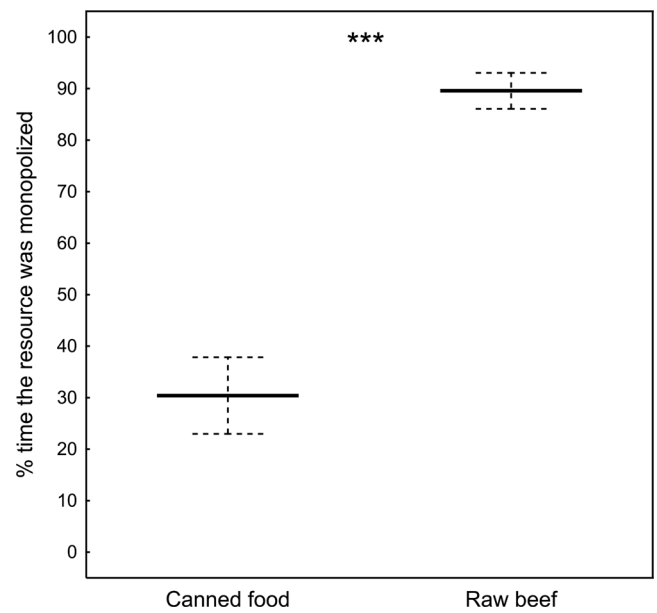


**Fig. 2.** Performance of aggressive behaviours by weanling kittens in food competition trials depended on the type of test stimulus. A significantly greater number of aggressive behaviours occurred when litters were presented with a piece of raw beef rib than when presented with a bowl of commercial beef-flavoured canned food. In the absence of a food stimulus (control condition) almost no aggressive behaviours were seen. Data are presented as the number of aggressive behaviours per kitten. Means and 0.95 confidence intervals are given and significant differences following pair-wise proportion tests corrected for multiple comparisons are indicated by different letters. See text for statistics.

based on AICc (see Supplementary material) included type of food, age and sex as fixed factors. GLMM analysis revealed that the type of food stimulus was the only factor associated with aggressive behaviour, while neither the age nor the sex of the kittens had a significant effect (GLMM, food type:  $\chi^2 = 34.3$ ,  $p < 0.0001$ , age  $\chi^2 = 1.56$ ,  $p = 0.21$ , sex  $\chi^2 = 2.86$ ,  $p = 0.09$ , Cohen's  $D_{\text{control-canned}} = 0.17$ , Cohen's  $D_{\text{control-meat}} = 0.47$ ). It was notable that in two litters particular kittens monopolized, aggressively defended and ate from the beef already in the first trial (the kittens' first experience with raw meat), and in four of the remaining six litters on the second trial with meat.

In the beef condition, in any one trial a single kitten usually monopolized the food, calculated as the percent of time any number of kittens were in contact with it. (Fig. 3). With the occasional exception of growls when two kittens arrived to the meat at the same moment, aggressive behaviour was shown only by the kitten in possession of the meat when another kitten approached. Kittens showing aggressive behaviour were not always the same individuals, with 14 of the 33 (42%) doing so. Animals approaching the meat almost always retreated immediately when confronted by swipes, stomps, hisses or growls from the 'owner' (e.g. Fig. 1) (cf. Garrott et al., 1984). Furthermore, aggressive behaviour was not only shown towards littermates. Kittens in possession of the meat also swiped at, growled and even bit experimenters removing the meat at the end of trials, and even though they were completely familiar with the handlers. Once the meat was removed all signs of aggression immediately ceased; aggressive behaviour was never seen away from the meat and prolonged contests or outright fights never occurred. This observation is consistent with previous reports that fighting or aggressive behaviour is more frequent near food or inside a food patch (Biben, 1982; Range and Noë, 2002; Sterck and Steenbeek, 1997; Su and Birky, 2007).

The pattern of behaviour in the trials with canned food was very different. Although the bowl was not large enough to allow all kittens of bigger litters to feed simultaneously, usually several kittens and often all of them ate from it, in any one trial. Thus, the number of littermates who ate from the canned food in any single test was significantly



**Fig. 3.** Percent of time the food was monopolized by a single kitten in Experiment 1. 100% = total time any number of kittens were in direct contact with the food. Data are presented as means and 0.95 confidence intervals. \*\*\* $p < 0.001$ ; Wald Chi-square test. See text for statistics.

greater than the number of littermates who ate from the beef. Whereas on average 1.9 kittens (47.1%) per litter "ate" from the meat per trial, on average 2.8 kittens (68.15%) per litter ate from the canned food, even though, as mentioned above, raw beef was a highly preferred food. Best approximating model for the percent of littermates eating per test based on AICc (see Supplementary material) included type of food and within-session number as fixed factors (GLMM, food type:  $\chi^2 = 35.5$ ,  $p < 0.0001$ , session  $\chi^2 = 8.64$ ,  $p < 0.01$ , Cohen's  $D_{\text{canned-meat}} = 0.85$ ). The percent of time the food was monopolized, that is, when only one individual was in possession of it (100% = total time any number of kittens were in direct contact with the food), was also significantly higher for raw beef. The best approximating model for the percent of time the food was monopolized in a test based on AICc (see Supplementary material) included type of food, within-session number and litter size as fixed factors. Within-session number and litter size both had a slight negative but significant effect on the percent of time the food was monopolized (GLMM, food type:  $\chi^2 = 52.33$ ,  $p < 0.0001$ , session  $\chi^2 = 3.89$ ,  $p < 0.05$ , litter size:  $\chi^2 = 5.21$ ,  $p < 0.05$ , Cohen's  $D_{\text{canned-meat}} = 2.1$ ; Fig. 3).

The results clearly confirm our prediction based on previous chance observations that providing litters of hungry weanling kittens with the more naturalistic stimulus of a piece of raw beef rib would elicit more competitive, overtly aggressive behaviour than the less naturalistic stimulus of canned cat food. This was the case even though in both conditions the kittens were clearly motivated to eat. When given a large bowl of canned food at the end of testing, all kittens avidly ate from it (cf. Améndola-Saavedra, 2011). The strong response by the kittens to the beef led us to investigate in a second experiment the particular characteristics of this stimulus eliciting such a marked and apparently "inborn" pattern of aggressive behaviour.

#### 4. Experiment 2: characteristics of raw beef eliciting aggressive behaviour

Our aim in this experiment was to compare the behaviour of littermates tested in a similar manner to the kittens of Experiment 1, when presented with components of raw beef differing in properties such as taste/smell, texture, and ability to be monopolized.

#### 4.1. Methods

Thirty-four kittens (22 males, 12 females) from eight litters (mean litter size 4.3 kittens, range 3–5, mean litter sex ratio 0.63, range 0.33–1) obtained from four multiparous mixed-breed females were included in the study. Similar to the first experiment, during postnatal week five, each litter was placed twice in the arena for 5–10 min without the mother to habituate the kittens to the test situation. Then, from postnatal weeks six to eight, each litter was tested in the arena during the morning (10:00–12:00) of weekdays.

Since a piece of raw beef rib has three main characteristics: taste/smell, texture and the possibility to monopolize it, we systematically modified the stimuli presented to the kittens so as to differ from each other on these variables. Thus, we created five different stimulus types as follows: (1) a piece of raw beef rib as in the previous experiment; (2) chopped raw beef (same type and quantity of meat as in the previous condition but chopped in small pieces) which had the taste/smell and texture of the original beef stimulus but could not be readily monopolized; (3) blood (beef) in a 7-cm diameter bowl, which allowed access to only one kitten at a time, so it could be monopolized and had the taste/smell but not the texture of raw beef; (4) a piece of beef similar to the original beef stimulus but cooked in unseasoned water for 30 min and allowed to cool just before the trial, which also could be monopolized and had a similar texture, but not the same taste/smell as raw beef; (5) and finally the same canned cat food as in Experiment 1 as the control, which had none of the characteristics of the raw beef rib listed above, and because it almost never triggered aggression. Except for the blood (see above), all stimuli were presented directly on the floor.

Litters were tested in all five conditions, presented in a balanced design once each test day in pseudo-random order for three weeks (a total of 15 trials for each condition across three weeks of testing, with each of the five stimuli presented in each of the five possible sequences three times once each week). The test procedure was similar to Experiment 1, including the five-minute pause between trials to replace remaining food with the next stimulus and to wipe the arena floor.

Trials were recorded with the same equipment and the same behaviours were scored for each individual as in Experiment 1. Coding of behaviour, the software, and statistical analysis were also similar. In addition, to have an estimate of the characteristics of the raw beef rib contributing most to the expression of aggressive behaviour, each food type was assigned three binary values corresponding to the three main characteristics manipulated, and for which raw beef rib and canned food represented the two ends of the spectrum. While raw beef rib got 1/1/1 for smell/taste, texture and monopolizability and canned food got 0/0/0, the three other stimuli were assigned values in the following order; blood 1/0/1; cooked beef 0/1/1; chopped beef 1/1/0.

#### 4.2. Results and discussion

The number of aggressive behaviours differed significantly between the five stimulus conditions. The model best approximating the occurrence of aggressive behaviours in a test based on AICc (see Supplementary material) included type of stimulus, the order it was presented, age and litter size. Type of stimulus had the strongest effect, while order in which the stimuli were presented had a significant negative effect. Aggressive behaviour declined somewhat with repeated testing on the same day. Neither age, sex of the kittens nor litter size had a significant effect on the occurrence of aggressive behaviour (GLMM stimuli  $\chi^2 = 97.8$ ,  $p < 0.0001$ , order  $\chi^2 = 6.71$ ,  $p < 0.01$ , age  $\chi^2 = 2.69$ ,  $p = 0.1$ , litter size  $\chi^2 = 2.62$ ,  $p = 0.10$ , Cohen's  $D_{\text{canned-blood}} = 0.14$ , Cohen's  $D_{\text{canned-cooked}} = 0.14$ , Cohen's  $D_{\text{canned-chopped}} = 0.36$ , Cohen's  $D_{\text{canned-raw}} = 0.48$ ). Consistent with the results of Experiment 1, kittens showed the highest number of aggressive behaviours in the raw beef rib condition. The lowest number of aggressive behaviours occurred when the kittens were presented with blood but was not significantly different from the canned food condition (Fig. 4).

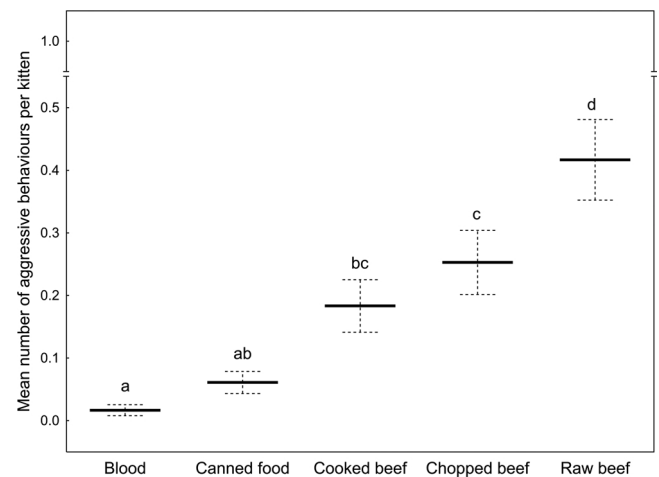


Fig. 4. Frequency of aggressive behaviours in litters of weanling kittens in food competition trials depended on the type of test stimulus. A significantly greater number of aggressive behaviours occurred when litters were presented with a piece of raw beef rib than in response to stimuli selectively modified to eliminate various characteristics of the raw beef rib. Data are presented as the number of aggressive behaviours per kitten. Means and 0.95 confidence intervals are given and significant differences following pair-wise proportion tests corrected for multiple comparisons are indicated by different letters. See text for statistics.

As for Experiment 1, kittens showing aggressive behaviour were not always the same individuals, with 18 of the 34 (53%) doing so.

The percent of time the food was monopolized, that is, when only one individual was eating from it, also mainly depended on the type of stimulus. The best approximating model included type of food and the sex ratio of the litter. Whereas the type of food had a strong, significant effect, sex ratio had a positive (food monopolized more in male biased litters) but not significant effect (GLMM, food type:  $\chi^2 = 149.4$ ,  $p < 0.0001$ , sex ratio  $\chi^2 = 3.51$ ,  $p = 0.06$ , Cohen's  $D_{\text{canned-blood}} = 6.5$ , Cohen's  $D_{\text{canned-cooked}} = 3.84$ , Cohen's  $D_{\text{canned-chopped}} = 0.33$ , Cohen's  $D_{\text{canned-raw}} = 2.1$ ); summarized in Fig. 5).

When including in a Generalized Linear Mixed Model the three binary factors and the order in which the stimuli were presented to the kittens, the results showed that overall, taste/smell and texture had a significant positive effect on the probability of eliciting aggressive behaviour. Monopolizability had only a weak negative but non-significant effect and was therefore removed from the final model. This result is

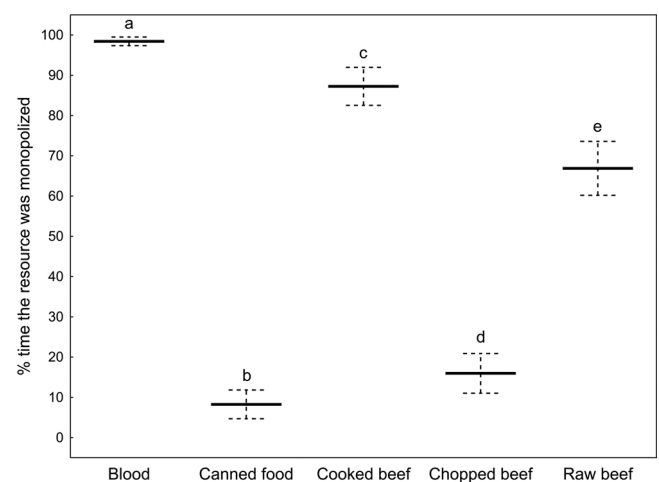


Fig. 5. Percent time the food was monopolized by a single kitten in Experiment 2. 100% = total time any number of kittens were in direct contact with the food. Data are presented as means and 0.95 confidence intervals. Different letters indicate significant differences following Tukey HSD post hoc tests corrected for multiple comparisons. See text for statistics.

surprising since we thought monopolizability would be one of the main factors to increase aggressive behaviour and as reported for a range of vertebrate species; e.g. fishes (Grant and Guha, 1993; Magnuson, 1962), birds (Goldberg et al., 2001), mammals (Monaghan and Metcalfe, 1985; Wittig and Boesch, 2003, but also see Mathy and Isbell, 2001). The findings further suggest that this effect was not due to a single characteristic of the beef such as its taste/smell or texture but rather to an apparently complex combination of characteristics. Thus, in descending order of the effectiveness of the other, “reduced” stimuli in eliciting aggressive behaviour, chopped beef had the same characteristics except monopolizability, cooked beef had the same characteristics except taste/smell and perhaps to some degree texture, the canned food had none of the same characteristics except being recognized as an acceptable food, and blood had taste/smell in common with the beef, was highly preferred and strongly monopolized but lacked the texture of the beef.

There was also a significant negative effect on the occurrence of aggressive behaviour of the order in which the stimuli were presented each day, perhaps because kittens gradually lost interest in the food across the trials because of satiation or learning they would be fed well at the end of the day’s testing (Table 1).

## 5. General discussion

The results of this study provide a reminder of the importance of the choice of stimuli in experimental studies of animal behaviour, such as aggressive competition for a limited resource. Thus, even two types of food readily eaten by kittens, canned and raw beef, had very different and robustly repeatable outcomes in the food competition tests used here. Had we only tested the kittens with canned food, as was done in the student thesis leading to the present study (Améndola-Saavedra, 2011) we would have come to the misleading conclusion that kittens do not compete aggressively for food at weaning. Thus, these results may provide a reminder that attention needs to be given in designing experiments on aggression (and indeed on other behaviours) to the appropriateness of the stimuli according to the animals’ natural ecology and to their evolved behavioural responses.

Several previous studies have also shown that food type (quality) can influence the expression of aggressive behaviour during feeding among conspecifics (see Introduction). For example, Andersen et al. (1999) reported that in sows aggressive behaviour was significantly less over wet than dry food. They concluded that reduced aggression on wet food might be because the diet promotes satiety and therefore reduces the motivation to fight or that individual variation in eating time is less on wet than on dry food, thus allowing more individuals to finish the ration simultaneously, leading to reduced competition. These possibilities, however, do not explain the differences we found in levels of aggression with different food types in kittens, e.g. between consuming blood versus raw meat. In both cases kittens were not able to eat simultaneously, yet they showed significantly higher levels of aggressive behaviour over the raw beef than the blood. Furthermore, differences in the level of aggressive behaviour in response to the different food stimuli mainly occurred near the start of trials before the kittens in either

condition had time to become satiated.

Questions arising from these findings include whether such specificity in responding to different foods applies to other felids and to carnivores in general, and whether there are species-specific differences in the particular foods eliciting aggressive competition? Biben (1982) reported that live prey elicited more agonistic events than regular food between crab-eating fox cubs (*Cerdocyon thous*). It also has been reported that immature Nile crocodiles (*Crocodylus niloticus*) compete more aggressively when fed live domestic chicks than when fed live or dead fish or minced meat (Morpurgo et al., 1993). In studies of food-entrainment of circadian rhythms in the kowari (*Dasyuroides byrnie*), a carnivorous marsupial (O’Reilly et al., 1986), stronger entrainment was obtained when the animals were fed dead day-old domestic chicks, rat pups or mice than commercial dog or cat food (Kennedy, 1991; G. A. Kennedy, personal communication). Several of the aforementioned studies used live prey, which adds another potential factor; movement. Even though using live stimuli is no longer admissible for ethical reasons this information also suggests that more attention should be paid in future to the stimuli (rewards) used in experiments, for example, that involve feeding in social or learning contexts. And finally, it is not known if such effects are maintained into adult life or rather are modified by experience given reports of individual differences in food preferences among adult cats, including for cooked meat (Bradshaw et al., 2000).

A notable aspect of the effect of raw beef in eliciting aggressive competition is that this appears to be inborn as at least some kittens responded with aggressive behaviour on their first encounter despite no previous experience with raw meat. Although it might be argued that they could have learned prenatally stimuli associated with their mother’s diet, which in this study included raw beef (Becques et al., 2009; Bilkó et al., 1994; Ventura and Worobey, 2013; Wells and Hepper, 2006), this would have been the case for the canned food also. Related to this, it was also notable that the kittens swiped, stomped, hissed and growled at their littermates although during several years closely observing and analysing kitten behaviour we have never seen such aggressive interactions except for the occasional performance of swipes during suckling (but see Hudson and Distel, 2013 for a critique of this being interpreted as aggressive behaviour).

Also notable was how closely aggressive interactions were tied to the direct presence of the meat; no aggressive interactions were seen when kittens were away from the meat, and not even by individuals who had just engaged in such behaviour. Thus, the aggression appeared to be tightly stimulus-driven and to have little effect on subsequent relations among littermates. This would seem to contrast with the development of aggressive behaviour in litters of the Eurasian lynx (*Lynx lynx*), where almost no aggression is reported during feeding (with raw beef and chicken) but severe, apparently spontaneous, fights occur outside the feeding context, sometimes even resulting in death (Antonevich et al., 2009; Naidenko and Antonevich et al., 2009).

Finally, it should be noted that the findings reported here are at the population (litter) level, with no analysis of possible differences in the expression of aggressive behaviour and success in monopolizing the resource among individual littermates or of the characteristics of the individual doing so (Hudson and Trillmich, 2008). The question whether kittens of the domestic cat form dominance relations within the litter before weaning, as seen in other carnivores (e.g. Bekoff et al., 1981; Fox, 1972; Meyer and Weber, 1996), and adult cats (e.g. Bonanni et al., 2007; Cole and Shafer, 1966; Knowles et al., 2004) is currently under investigation. We expect that with the use of more naturalistic stimuli we will find stable individual differences among littermates in their aggressive behaviour during feeding contests.

## Acknowledgements

Financial support was provided by research grants from the Universidad Nacional Autónoma de México (DGAPA- IN205513;

**Table 1**

Results ofGLMM analysis of the number of aggressive behaviours. The model included the characteristics of the stimuli and the order of presentation within trials.

Fixed effects:	Estimate	Std. Error	z value	p
Intercept	−6.65	1.25	−5.32	< 0.001***
Taste/smell	0.69	0.18	3.86	< 0.001***
Texture	1.81	0.23	7.81	< 0.001***
Litter size	0.52	0.27	1.94	0.06
Order	−0.13	0.05	−2.28	< 0.05*

\*  $p < 0.05$ .

\*\*\*  $p < 0.001$ .

IN212416), by a postgraduate fellowship to D. G. from Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología, Mexico, and a postdoctoral fellowship to O. B. from the Postdoctoral Fellowship Programme of the Universidad Nacional Autónoma de México. We thank Royal Canin® for generous support in maintaining our cat colony, Lilia Ivonne García Mondragón, Yasemin Gultekin and Jesús Sánchez Lozano for help with video and inter-rater reliability analysis, and Carolina Rojas for providing excellent technical and bibliographical assistance. The funding agencies did not influence the conduct of the research or manuscript preparation in any way, and all authors declare no conflict of interest.

## Appendix A. Supplementary data

Supplementary material related to this article can be found, in the online version, at doi:<https://doi.org/10.1016/j.beproc.2018.02.011>.

## References

- Améndola-Saavedra, L., 2011. Jerarquías de dominancia en crías de gato doméstico (*Felis silvestris catus*). Bachelor's thesis. Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México.
- Andersen, I.L., Bøe, K.E., Kristiansen, A.L., 1999. The influence of different feeding arrangements and food type on competition at feeding in pregnant sows. *Appl. Anim. Behav. Sci.* 65, 91–104.
- Andersen, I.L., Nævdal, E., Bøe, K.E., 2011. Maternal investment, sibling competition, and offspring survival with increasing litter size and parity in pigs (*Sus scrofa*). *Behav. Ecol. Sociobiol.* 65, 1159–1167.
- Antonevich, A.L., Naidenko, S.V., Bergara, J., Vasques, E., Vasques, A., Lopez, J., Pardo, A., Rivas, A., Chaparro, J.M., Martínez, F., 2009. A comparative note on early sibling aggression in two related species: the Iberian and the Eurasian lynx. In: Vargas, A., Breitenmoser, C., Breitenmoser, U. (Eds.), *Iberian Lynx Ex Situ Conservation: An Interdisciplinary Approach*. Fundación Biodiversidad, Madrid, Spain, pp. 156–163.
- ASAB/ABS, 2016. Guidelines for the treatment of animals in behavioural research and teaching. *Anim. Behav.* 111, I–IX.
- Bates, D., Mächler, M., Bolker, B., Walker, S., 2015. Fitting linear mixed-effects models using lme4. *J. Stat. Softw.* 67, 1–48.
- Bateson, P., 2014. Behavioural development in the cat. In: Turner, D.C., Bateson, P. (Eds.), *The Domestic Cat: The Biology of Its Behaviour*, 3rd ed. Cambridge University Press, Cambridge, UK, pp. 11–26.
- Bautista, A., Mendoza-Degante, M., Coureaud, G., Martínez-Gómez, M., Hudson, R., 2005. Scramble competition in newborn domestic rabbits for an unusually restricted milk supply. *Anim. Behav.* 70, 1011–1021.
- Becques, A., Larose, C., Gouat, P., Serra, J., 2009. Effects of pre-and postnatal olfactory experience on early preferences at birth and dietary selection at weaning in kittens. *Chem. Senses* 35, 41–45.
- Bekoff, M., Tyrrell, M., Lipetz, V.E., Jamieson, R., 1981. Fighting patterns in young coyotes: initiation, escalation, and assessment. *Aggress. Behav.* 7, 225–244.
- Biben, M., 1982. Ontogeny of social behaviour related to feeding in the Crab-eating fox (*Cerdocyon thous*) and the Bush dog (*Speothos venaticus*). *J. Zool.* 196, 207–216.
- Bilkó, Á., Altbäcker, V., Hudson, R., 1994. Transmission of food preference in the rabbit: the means of information transfer. *Physiol. Behav.* 56, 907–912.
- Biró, Z., Lanszki, J., Szemethy, L., Heltai, M., Randi, E., 2005. Feeding habits of feral domestic cats (*Felis catus*), wild cats (*Felis silvestris*) and their hybrids: trophic niche overlap among cat groups in Hungary. *J. Zool.* 266, 187–196.
- Bonanni, R., Cafazzo, S., Fantini, C., Pontier, D., Natoli, E., 2007. Feeding-order in an urban feral domestic cat colony: relationship to dominance rank, sex and age. *Anim. Behav.* 74, 1369–1379.
- Bradshaw, J.W.S., Healey, L.M., Thorne, C.J., Macdonald, D.W., Arden-Clark, C., 2000. Differences in food preferences between individuals and populations of domestic cats *Felis silvestris catus*. *Appl. Anim. Behav. Sci.* 68, 257–268.
- Cole, D.D., Shafer, J.N., 1966. A study of social dominance in cats. *Behaviour* 27, 39–52.
- Drummond, H., 2006. Dominance in vertebrate broods and litters. *Q. Rev. Biol.* 81, 3–32.
- Fey, K., Trillmich, F., 2008. Sibling competition in guinea pigs (*Cavia aperea f. porcellus*): scrambling for mother's teats is stressful. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 62, 321–329.
- Fox, M.W., 1972. Socio-ecological implications of individual differences in wolf litters: a developmental and evolutionary perspective. *Behaviour* 41, 298–313.
- Garrott, R.A., Eberhardt, L.E., Hanson, W.C., 1984. Arctic fox denning behavior in northern Alaska. *Can. J. Zool.* 62, 1636–1640.
- Goldberg, J.L., Grant, J.W.A., Lefebvre, L., 2001. Effects of the temporal predictability and spatial clumping of food on the intensity of competitive aggression in the Zenaida dove. *Behav. Ecol.* 12, 490–495.
- Grant, J.W.A., Guha, R.T., 1993. Spatial clumping of food increases its monopolization and defense by convict cichlids, *Cichlasoma nigrofasciatum*. *Behav. Ecol.* 4, 293–296.
- Hanya, G., 2009. Effects of food type and number of feeding sites in a tree on aggression during feeding in wild *Macaca fasciata*. *Int. J. Primatol.* 30, 569–581.
- Hodge, S.J., Thornton, A., Flower, T.P., Clutton-Brock, T.H., 2009. Food limitation increases aggression in juvenile meerkats. *Behav. Ecol.* 20, 930–935.
- Hofer, H., East, M.L., 2008. Siblingicide in Serengeti spotted hyenas: a long-term study of maternal input and cub survival. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 62, 341–351.
- Hudson, R., Bautista, A., Reyes-Meza, V., Montor, J.M., Rödel, H.G., 2011. The effect of siblings on early development: a potential contributor to personality differences in mammals. *Dev. Psychobiol.* 53, 564–574.
- Hudson, R., Chacha, J., Bánszegi, O., Szczeni, P., Rödel, H.G., 2017. Highly stable individual differences in the emission of separation calls during early development in the domestic cat. *Dev. Psychobiol.* 59, 367–374.
- Hudson, R., Distel, H., 2013. Fighting by kittens and piglets during suckling: what does it mean? *Ethology* 119, 353–359.
- Hudson, R., Raihani, G., González, D., Bautista, A., Distel, H., 2009. Nipple preference and contests in suckling kittens of the domestic cat are unrelated to presumed nipple quality. *Dev. Psychobiol.* 51, 322–332.
- Hudson, R., Trillmich, F., 2008. Sibling competition and cooperation in mammals: challenges, developments and prospects. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 62, 299–307.
- Johnson, L.K., Hubbell, S.P., 1974. Aggression and competition among stingless bees: field studies. *Ecology* 55, 120–127.
- Kennedy, G.A., 1991. The Effect of Daily Restricted Feeding Schedules on the Circadian Activity Rhythms of *Dasyurid* and *Peramelid* Marsupials. Doctoral Thesis. Department of Psychology, La Trobe University, Bundoora, Australia.
- Knowles, R.J., Curtis, T.M., Crowell-Davis, S.L., 2004. Correlation of dominance as determined by agonistic interactions with feeding order in cats. *Am. J. Vet. Res.* 65, 1548–1556.
- Koenig, A., Beise, J., Chalise, M.K., Ganzhorn, J.U., 1998. When females should contest for food—testing hypotheses about resource density, distribution, size, and quality with Hanuman langurs (*Presbytis entellus*). *Behav. Ecol. Sociobiol.* 42, 225–237.
- Langham, N.P.E., 1990. The diet of feral cats (*Felis catus* L.) on Hawke's Bay farmland, New Zealand. *N. Z. J. Zool.* 17, 243–255.
- Lanszki, J., Kletečki, E., Trócsányi, B., Mužinić, J., Széles, G.L., Purger, J.J., 2015. Feeding habits of house and feral cats (*Felis catus*) on small Adriatic islands (Croatia). *North-West J. Zool.* 12, 336–348.
- Magnuson, J.J., 1962. An analysis of aggressive behavior, growth, and competition for food and space in medaka (*Oryzias latipes* (Pisces, Cyprinodontidae)). *Can. J. Zool.* 40, 313–363.
- Martin, P., 1986. An experimental study of weaning in the domestic cat. *Behaviour* 99, 221–249.
- Mathy, J.W., Isbell, L.A., 2001. The relative importance of size of food and interfood distance in eliciting aggression in captive rhesus macaques (*Macaca mulatta*). *Folia Primatol.* 72, 268–277.
- Meyer, S., Weber, J.M., 1996. Ontogeny of dominance in free-living red foxes. *Ethology* 102, 1008–1019.
- Monaghan, P., Metcalfe, N.B., 1985. Group foraging in wild brown hares: effects of resource distribution and social status. *Anim. Behav.* 33, 993–999.
- Morpurgo, B., Gvoryahu, G., Robinson, B., 1993. Aggressive behaviour in immature captive Nile crocodiles, *Crocodylus niloticus*, in relation to feeding. *Physiol. Behav.* 53, 1157–1161.
- Naidenko, S.V., Antonevich, A.L., 2009. Sibling aggression in Eurasian lynx (*Lynx lynx*). In: Vargas, A., Breitenmoser, C., Breitenmoser, U. (Eds.), *Iberian Lynx Ex Situ Conservation: An Interdisciplinary Approach*. Fundación Biodiversidad, Madrid, Spain, pp. 156–163.
- O'Reilly, H., Armstrong, S.M., Coleman, G.J., 1986. Restricted feeding and circadian activity rhythms of a predatory marsupial, *Dasyuroides byrnei*. *Physiol. Behav.* 38, 471–476.
- Péter, A., 2015. Solomon Coder: A Simple Solution for Behavior Coding. Ver. Beta 15.11.19. <https://solomoncoder.com/>.
- R Core Team, 2016. R: A Language and Environment for Statistical Computing. Ver. 3.3.1. [www.R-project.org](http://www.R-project.org).
- Raihani, G., Rodríguez, A., Saldaña, A., Guarneros, M., Hudson, R., 2014. A proposal for assessing individual differences in behaviour during early development in the domestic cat. *Appl. Anim. Behav. Sci.* 154, 48–56.
- Range, F., Noë, R., 2002. Familiarity and dominance relations among female sooty mangabees in the Tai National Park. *Am. J. Primatol.* 56, 137–153.
- Reyes-Meza, V., Hudson, R., Martínez-Gómez, M., Nicolás, L., Rödel, H.G., Bautista, A., 2011. Possible contribution of position in the litter huddle to long-term differences in behavioral style in the domestic rabbit. *Physiol. Behav.* 104, 778–785.
- Rodríguez, L.R., Duncan, A.B., Clemente, S.H., Moya-Laraño, J., Magalhães, S., 2016. Integrating competition for food, hosts, or mates via experimental evolution. *Trends Ecol. Evol.* 31, 158–170.
- Saito, C., 1996. Dominance and feeding success in female Japanese macaques, *Macaca fasciata*: effects of food patch size and inter-patch distance. *Anim. Behav.* 51, 967–980.
- Salmon, C.A., Hehman, J.A., 2014. The evolutionary psychology of sibling conflict and siblicide. In: Shackelford, T.K., Hansen, R.D. (Eds.), *The Evolution of Violence*, 1st ed. Springer-Verlag, New York, pp. 137–157.
- Scott, J.P., Fuller, J.L., 1965. *Genetics and the Social Behavior of the Dog*, 1st ed. University of Chicago Press, Chicago, USA.
- Sterck, E.H.M., Steenbeek, R., 1997. Female dominance relationships and food competition in the sympatric Thomas langur and long-tailed macaque. *Behaviour* 134, 749–774.
- Su, H., Birky, W.A., 2007. Within-group female–female agonistic interactions in Taiwanese macaques (*Macaca cyclops*). *Am. J. Primatol.* 69, 199–211.
- Ventura, A.K., Worobey, J., 2013. Early influences on the development of food preferences. *Curr. Biol.* 23, R401–R408.
- Wahaj, S.A., Holekamp, K.E., 2006. Functions of sibling aggression in the spotted hyaena, *Crocuta crocuta*. *Anim. Behav.* 71, 1401–1409.
- Wakely, L.G., Mallory, F.F., 1988. Hierarchical development, agonistic behaviours, and growth rates in captive arctic fox. *Can. J. Zool.* 66, 1672–1678.
- Wells, D.L., Hepper, P.G., 2006. Prenatal olfactory learning in the domestic dog. *Anim. Behav.* 72, 681–686.
- Wittig, R.M., Boesch, C., 2003. Food competition and linear dominance hierarchy among female chimpanzees of the Tai National Park. *Int. J. Primatol.* 24, 847–867.
- Woods, M., McDonald, R.A., Harris, S., 2003. Predation of wildlife by domestic cats *Felis catus* in Great Britain. *Mammal. Rev.* 33, 174–188.
- Yamane, A., Emoto, J., Ota, N., 1997. Factors affecting feeding order and social tolerance to kittens in the group-living feral cat (*Felis catus*). *Appl. Anim. Behav. Sci.* 52, 119–127.

**Anexo 2**

Szenczi P, González D, Martínez-Byer S, Rödel HG, Hudson R, Bánszegi O (2021)  
Motivation matters: lighter littermates of the domestic cat compete more successfully  
for meat at weaning. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 75:139

<https://doi.org/10.1007/s00265-021-03079-0>



# Motivation matters: lighter littermates of the domestic cat compete more successfully for meat at weaning

Péter Szenczi<sup>1</sup> · Daniel González<sup>2</sup> · Sandra Martínez-Byer<sup>2</sup> · Heiko G. Rödel<sup>3</sup> · Robyn Hudson<sup>2</sup> · Oxána Bánszegi<sup>2</sup>

Received: 27 August 2020 / Revised: 2 September 2021 / Accepted: 6 September 2021  
© The Author(s), under exclusive licence to Springer-Verlag GmbH Germany, part of Springer Nature 2021

## Abstract

Widespread recognition of the contribution of individual differences in behavioral phenotype to evolutionary processes raises questions as to their developmental origin: when and in what contexts such differences emerge and what aspects of the developmental environment contribute to these? We studied individual differences among littermates of the domestic cat *Felis silvestris catus* when competing for meat at weaning, a challenging period in mammalian development. During postnatal weeks six, seven, and eight, we tested 67 weanling kittens (40 males, 27 females) from 16 litters of mixed breed cats maintained as part of a free-ranging breeding colony. Twice a week, we tested the kittens' behavior after they were food deprived and presented together with their siblings for 2 min with a highly palatable food, a piece of raw beef. We found stable individual differences among littermates across 3 weeks of testing in latency to reach the meat, time spent eating from it, time spent monopolizing it, and number of aggressive behaviors directed toward littermates. There was no effect of sex on any of the behavioral measures. However, kittens with lower body mass at birth (and then also lower body mass at the age of testing) relative to their littermates competed more vigorously and successfully for the meat than their heavier siblings. This suggests the importance of motivational factors arising during early development in shaping individual differences in behavior such as among littermates in the present study, when competing for a biologically relevant resource.

## Significance statement

In polytocous mammals, body mass at birth is a good predictor of growth and survival, with heavier young relative to their littermates usually obtaining a greater share of resources such as the mother's milk. It is therefore often assumed that this advantage will translate into differences in behavior in other contexts, such that heavier littermates will gain more resources at later life stages by showing a more aggressive, "dominant" behavioral style. The findings of the present study challenge this view by demonstrating that in the domestic cat, lighter littermates were more competitive in obtaining meat at weaning. We suggest that differences in the motivational state of individuals should also be considered when accounting for the early development of individual differences in behavior, including among littermates, and may contribute to what might be broadly considered an individual's personality or behavioral style.

**Keywords** Sibling competition · Weaning · Motivation · Aggression · Personality · *Felis silvestris catus*

---

Communicated by A. I Schulte-Hostedde.

✉ Robyn Hudson  
rhudson@biomedicas.unam.mx

✉ Oxána Bánszegi  
oxana.banszegi@gmail.com

Extended author information available on the last page of the article

## Introduction

There is increasing evidence that the early social environment can shape individual behavioral and physiological phenotypes with possible long-term consequences for individual life histories and fitness (Trillmich and Hudson 2011; Trillmich et al. 2015). In litter-bearing mammals, a conspicuous although surprisingly understudied aspect of the early social environment is the presence of littermates. This is the case even though relations among them can have



an important influence on the developing phenotype, and particularly, as many young actually spend more time with their siblings than with their parents or other conspecifics (Hofer and East 1993; Strand et al. 2000; Baxter et al. 2008; Hudson and Trillmich 2008; Hudson et al. 2011; see also Dunn and Plomin 1990, 1991; Sulloway 2010 for reviews of the extensive literature on the contribution of siblings to the development of individual differences in human personality). Having siblings can be advantageous, for example, by contributing to thermoregulatory efficiency (Bautista et al. 2003, 2008; Rödel et al. 2008b; Gilbert et al. 2010; Szenczi et al. 2011; Groó et al. 2018), by helping solicit and maintain parental care (Hudson and Trillmich 2008), and by stimulating neuromuscular development and contributing to the development of social competence (Nicolás et al. 2011). At the same time, however, mammalian siblings must also compete for often limited resources, most obviously for the mother's milk, often resulting in the death of one or more littermates through either direct or indirect competition (Henry 1985; Hofer and East 1997; Mock and Parker 1997; Drummond et al. 2000; Bautista et al. 2005; Fey and Trillmich 2008; Andersen et al. 2011).

One of the best predictors of postnatal growth and survival among mammalian littermates is body mass at birth (Mendl 1988; Milligan et al. 2002; Baxter et al. 2008; Rödel et al. 2008a; Bautista et al. 2015a) and which can vary markedly within litters (Fraser 1989; Hudson et al. 2009, 2011; Campos et al. 2012). Previous findings in various species consistently show that relatively heavier littermates have an advantage, for example, when competing for access to the mother's milk (Hartsock and Graves 1976; Drummond et al. 2000; Stockley and Parker 2002; Bautista et al. 2005) or for thermally advantageous positions in the litter huddle (Bautista et al. 2013, 2017). Consequently, young with relatively greater body mass at birth achieve higher weaning—even adult—weight compared to their relatively lighter siblings (Ryan and Wehmer 1975; Milligan et al. 2002; Hudson et al. 2011; Reyes-Meza et al. 2011; Zepeda et al. 2019; Rödel et al. 2020).

Since young with relatively greater body mass occupy a different developmental niche within the nest than their littermates with lower body mass, differences in interactions among them have the potential to shape the early development of consistent individual differences in behavior, sometimes referred to as “personality” (Réale et al. 2010; Hudson et al. 2011; Roche et al. 2016). This in turn can have potential long-term consequences for their continued behavioral and physiological development and ultimately for fitness (Rödel and von Holst 2009; Reyes-Meza et al. 2011; Rödel and Monclús 2011; Sachser et al. 2011; Rödel et al. 2015). Also, in litters of carnivore (or semi-carnivore) species, it is generally reported that the heavier young emerge as more aggressive, dominant individuals, thus gaining access to more

resources such as meat (red fox *Vulpes vulpes*, Henry 1985; arctic fox *Vulpes lagopus*, Frafjord 1993; and the Eurasian lynx *Lynx lynx*, Antonevich et al. 2009). Nevertheless, it has also been reported that lighter and/or socially subordinate siblings may increase their level of assertive, proactive behavior, thereby gaining greater access to resources, such as in spotted hyenas *Crocuta crocuta* (Benhaiem et al. 2012), meerkats *Suricata suricatta* (Hodge et al. 2007), and arctic foxes (Frafjord 1993). Therefore, to extend our understanding of the complexity and possible functional consequences of differences both between and even within species of the dynamics in sibling relations during early mammalian development, it would be useful to have detailed information on a greater variety of species (Drummond 2006).

The domestic cat *Felis silvestris catus*, an obligate carnivore, is a good candidate to study how differences among siblings in their physical and behavioral development may contribute to the emergence of stable individual differences at later developmental stages (Hudson et al. 2015; Urrutia et al. 2019; Martínez-Byer et al. 2020). Kittens are born into a dark sheltered place selected by the mother, with their eyes and ears closed for approximately the first postnatal week, but with a good coat of fur. Litter size typically ranges from three to six. Until the start of weaning at around postnatal week six, they are completely dependent on the mother's milk for their nutritional needs. Mothers remain for long periods with their kittens for the first two or three postnatal days, when the young rapidly establish a well-defined nipple order in which each kitten uses almost exclusively one or two particular nipples (Hudson et al. 2009). The establishment of this appears unrelated to an initial difference in productivity among nipples and competition for particular nipples does not seem to occur (Hudson et al. 2009; Hudson and Distel 2013). Thus, this seems unlikely to be associated, at least directly, with the establishment of dominance relations among littermates, and over several years of working with young kittens, we have never observed behaviors that could be interpreted as aggression among littermates in the nest. Nevertheless, the lightest kittens at birth remain the lightest at weaning, possibly by not being able to provide such effective sucking stimulation to “their” nipples as their stronger littermates (Hudson et al. 2011; Hudson and Distel 2013; Bautista et al. 2005 for a similar explanation of the development of differential productivity of nipples across lactation in domestic rabbits *Oryctolagus cuniculus*).

However, when kittens start to make the important developmental transition to solid food at weaning, relations among them change, and when presented with an appropriate stimulus, they show clearly aggressive behavior toward their littermates. In a previous study, we tested kittens on different types of food and found that while the most naturalistic stimulus, a piece of raw beef, elicited aggressive behavior even though the kittens had no prior experience of

this, canned cat food elicited almost none (González et al. 2018). Therefore, in the present study, we conducted a finer analysis of a subset of the data from this previous report, with the aim (i) to investigate the possible presence of stable individual differences among littermates when competing for access to a piece of raw beef at weaning and (ii) to investigate whether physical characteristics of the kittens such as sex and/or body mass relative to their littermates might predict such differences.

During the weaning period, under natural conditions, there is presumably considerable competition for solid food; small single prey items that are provided by the mother alone and thus are likely to be a limited resource for which the kittens can be expected to compete (Bíró et al. 2005; see review of “prey size hypothesis” in Drummond 2006). Moreover, by this age kittens’ motor skills, teeth and retractable sharp claws have developed sufficiently for them to be potentially able to injure competitors. Concerning our first aim, we predicted that when presented with an appropriate stimulus (a piece of raw meat), some littermates would be consistently more successful in obtaining and retaining access to it than others. Concerning our second aim, on the basis of previous studies in other mammals where it is reported that generally the heavier littermates are more successful in gaining access to scarce resources (e.g. Bautista et al. 2005, 2008; Rödel et al. 2008a; Zepeda et al. 2019 in the domestic rabbit), we expected a similar situation in kittens of the domestic cat.

## Methods

### Animals and housing conditions

Sixty-seven kittens (40 males, 27 females) from 16 litters (mean litter size  $4.2 \pm 0.99$  SD, range 3–6) were obtained from four multiparous mixed breed females (four litters from each female) maintained as part of a free-ranging breeding colony at a private house in Mexico City. The mothers had mated with local free-ranging males and were fed daily with canned commercial cat food and fresh meat and had permanent access to milk, water, and dry commercial cat food. Kittens were weighed at birth and daily thereafter to the nearest gram using digital scales, sexed and fitted with different color neck ribbons for individual identification. Each litter was kept in a separate room (approximately 3 m × 3 m) at the breeding colony from birth to the end of the second postnatal month. The rooms contained a sandbox, various cat toys and a flannel-lined foam rubber bed (70 cm × 40 cm). Care of the kittens during the first four postnatal weeks was solely by their mothers. From postnatal week five, kittens were provided with water and the same dry and canned commercial cat food as the mothers to ensure they had begun the transition from their mother’s milk to solid food before the start

of testing. The tests of individual differences in behavior when competing for solid food were conducted during the weaning period from postnatal weeks six to eight (Martin 1986; Bateson 2014).

### Test procedure and behavioral measures

Our main aim was to test for stable individual differences in behavior among littermates across trials when competing for food at weaning. For this, we re-analyzed a subset of video recordings from a previous study, where we had investigated the effect of different kinds of food stimuli on these same kittens’ competitive behavior (González et al. 2018). We used only recordings from those trials in which littermates’ behavior was measured when presented with a single 50-g piece of raw meaty beef rib, the stimulus eliciting the most competitive and aggressive behavior. Tests were conducted over a 3-week period (postnatal weeks six to eight). We analyzed recordings from two trials per week for each litter ( $N = 16$ ), a total of 96 trials comprising six repeats for each litter across the three weeks of testing.

Before testing, the kittens were separated from their mother and deprived of food for 4 h (considered a reasonable simulation of the time feral or wild mothers might spend away from the nest scavenging or hunting) to increase their motivation to feed. After testing, kittens were reunited with their mother and had free access to solid food including throughout the weekends, until the next period of deprivation. During 3 weeks of testing, they showed normal daily weight gain. Aggressive interactions between kittens rarely involved body contact, and when, these were brief, superficial skirmishes that did not result in visible physical injury (González et al. 2018). All kittens survived until the end of the study when they were given away as pets with the help of local veterinarians.

Trials were conducted during the morning (10:00–12:00 h) of weekdays in a separate room containing a 1.5 m × 1.5 m × 0.7 m (height) opaque acrylic arena. Each litter was placed in a dark start box at one end of the arena and 1 m from the meat at the other end. When the start box was lifted, the kittens’ behavior was recorded for 2 min in the absence of humans, using a video camera (Sony DCR-SX22) positioned above the arena. Based on previous observations, we had found 2 min to be sufficient for the contests to be quickly decided (see below).

For re-analysis of the relevant videos from the previous study by González et al. (2018), the following behavioral variables were scored for each kitten in each trial using Solomon Coder software (Péter 2015):

*Latency to reach the meat (s)*: As the surest, most visible measure, the time taken by a kitten to grasp the meat in its mouth.

*Time spent eating the meat (s)*: Time with the meat in the mouth although not necessarily with ingestion, which could not be accurately determined.

*Time spent monopolizing the meat (s)*: Time an individual kitten spent eating or manipulating the meat to the exclusion of its littermates.

*Rate of aggressive behaviors (#/min)*: Swipe (the kitten struck another kitten with a forepaw, usually at the head region and in clearly visible cases with claws extended). Stomp (the kitten struck the food or the floor next to the food with a forepaw in the presence of another kitten). Growls (episodes of a kitten growling in the presence of another kitten).

All videos were first analyzed by the same person experienced in scoring kitten behavior. Inter-rater reliability was then assessed by having 20% of randomly selected videos recorded by an independent observer blind to the experimental aims and to the physical characteristics (sex and weight) of the kittens. We obtained high and significant inter-rater consistency with linear mixed-effects model (LMM)-based intra-class correlations for all variables (latency to reach the meat:  $R_{ICC}=0.82$ ,  $P<0.001$ ; time spent eating the meat:  $R_{ICC}=0.87$ ,  $P<0.001$ ; time spent monopolizing the meat:  $R_{ICC}=0.98$ ,  $P<0.001$ ; rate of aggressive behaviors:  $R_{ICC}=0.88$ ,  $P<0.001$ ).

## Data treatment and analysis

Statistical analyses were carried out using the program R, version 3.6.1 (R Core Team 2019). To investigate whether physical characteristics of the kittens were associated with them obtaining meat in this competitive task, we used linear mixed-effects models (LMMs) containing individuals' values for each of the behavioral measures as dependent variables and kittens' sex and rank of the kittens' weight relative to their littermates at birth as independent variables. To avoid a disproportionate effect of extremely light or heavy kittens and to normalize the data from litters of different size and body mass, we ranked kittens' body mass proportionally within their litter, with the lightest in each litter ranked 0 and the heaviest ranked 1. Initially, we used kitten identity nested within litter as a random factor, but which frequently resulted in singular models (tested with *isSingular* function of the *lme4* package with tolerance =  $10^{-6}$ ). We therefore removed the random factor litter identity and used kitten identity only.  $P$ -values for the LMMs were calculated with permutation tests by 9999 permutations using the R package *predictmeans* (Luo et al. 2020).

In addition, we analyzed the repeatability of individuals' behaviors across the six trials and the consistency of their relative within-litter body mass (% relative to litter average) by intra-class correlations ( $R_{ICC}$ ) calculated as the proportion

of phenotypic variation that can be attributed to between-subject variation (Lessells and Boag 1987). We used LMM-based calculations for testing the repeatability of individual differences, using the R package *rptR* (Stoffel et al. 2017). Individual identity nested within litter identity was used as a random factor on the intercept. For all  $R_{ICC}$ , we calculated 95% confidence intervals using 1000 bootstrap steps, and  $P$ -values were calculated by 1000 permutations.

## Results

### Behavioral description

Kittens generally approached the meat quickly after the start box was lifted, and all approached in at least one of the six trials. The average latency for the first individual to reach the meat was  $17.2 \text{ s} \pm 21.0 \text{ SD}$ . Most kittens—57 (85%)—ate from the meat at least once during the test series but the average time they spent eating varied considerably ( $30.7 \text{ s} \pm 31.8 \text{ SD}$ ). With the occasional exception of growls when two kittens arrived at the meat simultaneously, overtly aggressive behavior was shown only by the kitten in possession of the meat when another kitten approached (González et al. 2018). Kittens showing aggressive behavior were not always the same individuals, but less than half of them—32 of the 67 (48%)—did so. The average latency to reach the meat did not change significantly across the test series (LMM:  $\beta = -0.56 \pm 1.15 \text{ SE}$ ,  $P=0.61$ ), although the first kittens to reach the meat were significantly faster in the later tests ( $\beta = -5.24 \pm 0.98 \text{ SE}$ ,  $P<0.001$ ). The average time spent eating did not change significantly across trials either ( $\beta = -0.39 \pm 0.90 \text{ SE}$ ,  $P=0.61$ ), although particular individuals increasingly monopolized the meat for longer ( $\beta = 1.99 \pm 0.79 \text{ SE}$ ,  $P=0.01$ ). The rate of aggressive behaviors also did not change significantly across trials ( $\beta = -0.01 \pm 0.02 \text{ SE}$ ,  $P=0.50$ ).

### Stable individual differences in relative body mass and competitive behavior

We found significant consistencies between kittens' relative within-litter body mass at birth and at the start of testing on postnatal week six and at the end of testing on postnatal week eight ( $R_{ICC}=0.85$ ,  $CI_{95\%} [0.83, 0.91]$ ,  $P<0.001$ ). We also found inter-individual differences in littermates' behavior as shown by significant repeatabilities of the measured variables across the six tests (LMM-based intra-class correlations: latency to reach the meat:  $R_{ICC}=0.38$ ,  $CI_{95\%} [0.23, 0.50]$ ,  $P<0.001$ ; time spent eating:  $R_{ICC}=0.48$ ,  $CI_{95\%} [0.33, 0.57]$ ,  $P<0.001$ ; time spent monopolizing the meat:  $R_{ICC}=0.41$ ,  $CI_{95\%} [0.26, 0.50]$ ,  $P<0.001$ ); and rate

of aggressive behaviors:  $R_{ICC} = 0.33$ ,  $CI_{95\%} [0.19, 0.42]$ ,  $P < 0.001$ ).

### Association between relative body mass ranking and competitiveness

There was a significant positive association between individuals' body mass rank within their litter at birth and therefore also at the time of testing, and their latency to reach the meat (i.e., heavier littermates had longer latencies; LMM:  $\beta = 46.2 \pm 11.3$  SE,  $P = 0.004$ ; Fig. 1a), and significant negative correlations between intra-litter body mass rank at birth and the time individuals spent eating from ( $\beta = -31.8 \pm 10.8$  SE,  $P = 0.005$ ; Fig. 1b) and monopolizing the meat ( $\beta = -24.5 \pm 8.4$  SE,  $P = 0.008$ ; Fig. 1c). However, we did not find a significant correlation between individuals' body mass rank and their rate of performing aggressive behaviors ( $\beta = -0.21 \pm 0.16$  SE,  $P = 0.21$ ; Fig. 1d). Thus, animals that were relatively lighter than their littermates reached the meat faster, spent more time eating from it, and monopolized it longer, but showed no evidence of higher levels of aggression. Sex had no significant effect on any of these variables (latency to reach the meat:  $\beta_{male} = -8.9 \pm 9.0$  SE,  $P = 0.36$ ;

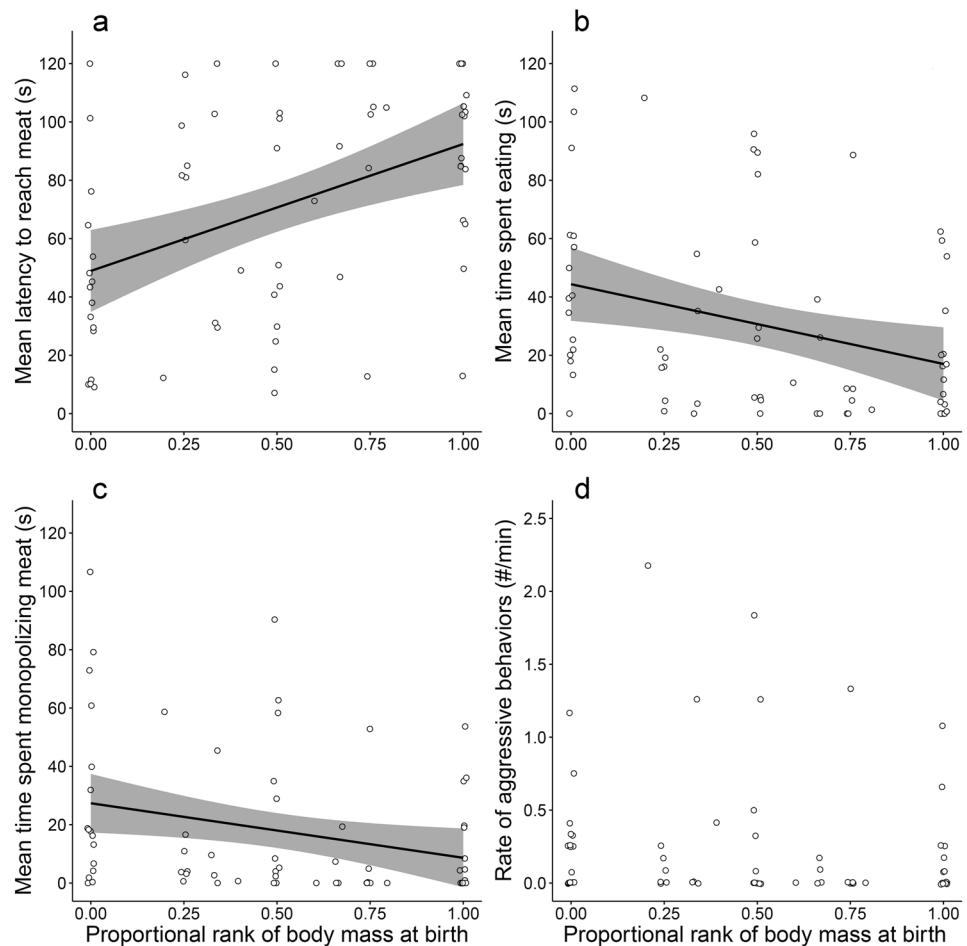
time spent eating:  $\beta_{male} = 14.2 \pm 8.1$  SE,  $P = 0.09$ ; time spent monopolizing:  $\beta_{male} = 11.5 \pm 6.4$  SE,  $P = 0.06$ ; rate of aggressive behaviors:  $\beta_{male} = 0.18 \pm 0.12$  SE,  $P = 0.15$ ).

### Discussion

Our prime interest in conducting this study was to investigate the presence of individual differences in behavior among littermates of the domestic cat in an important context in their behavioral development, competition for solid food at weaning. For this, we intentionally used a naturalistic paradigm in which kittens were raised during the pre-weaning period by unconfined mothers free to nurse and care for their young without human interference apart from a brief once-daily weighing of their kittens. In addition, littermates were tested together in competition for a piece of raw meat, a stimulus intended to approximate the situation in nature for weanling kittens and other young obligate carnivores.

Consistent with our first prediction, we found stable (repeatable) individual differences among littermates when competing for this highly palatable food across the 3 weeks of the study and six repeated trials for all four behavioral

**Fig. 1** Association between kittens' relative intra-litter body mass at birth and **a** their mean latency to reach the meat, **b** mean time spent eating from the meat, **c** mean time spent monopolizing the meat, and **d** the rate of aggressive behaviors performed. Relative birth mass is given as proportional rank within the litter (0 = lightest kitten, 1 = heaviest kitten). Circles represent mean values for each individual from the six tests. Parameters for the regression lines including 95% confidence intervals (gray area) were based on LMMs including kitten identity as a random factor (see text for details)



parameters evaluated: latency to arrive to the meat, time spent eating from it, time spent monopolizing it, and rate of aggressive behaviors directed at littermates. The increased speed of the first kitten to reach the meat across trials might have several explanations: kittens learning the location of the meat, less motivated individuals being deterred by the aggressive behavior of littermates blocking access to the meat, and/or kittens' rapidly improving locomotor ability. Usually, the first kitten to arrive to the meat monopolized it for the rest of the trial with only minimal or no overt aggressive behaviors directed at littermates. This resulted in strong collinearities among the four measures, such that latency to reach the meat first resulted in more time to eat from and to monopolize it. However, we found no notable change in the agonistic behaviors across trials, as would be expected with the formation of dominance relations, with some individuals gaining greater access to the resource than others across time (Kaufmann 1983; Huntingford and Turner 1987; Drummond 2006). This might be explained by the fact that under natural conditions the cat is a largely solitary species (Spotte 2014) with presumably little need to develop the dominance relations characteristic of social carnivores such as the wolf *Canis lupus*. In wolves, the young remain for extended periods within their natal pack and need to adjust to its social organization (Mech 1999; Mech and Boitani 2006). Nevertheless, long-term studies across later development are still needed to confirm the lack of dominant relations among littermates in the cat.

Our second prediction, however, regarding characteristics of kittens that might predict their performance in the competitive context tested here, was not supported. Thus, we did not find the expected effect of body mass such that heavier littermates were more aggressive or competitively more successful than their lighter sibs. In fact, we found the opposite, that lighter siblings of either sex were more competitive as measured by latency to arrive at the meat and time spent eating from and monopolizing it, although not in the number of aggressive behaviors, perhaps because these were overall so few (González et al. 2018).

So how might this unexpected finding of a seeming competitive advantage for lighter siblings be explained? One possibility is that lighter littermates had experienced a history of relative nutritional disadvantage already in utero (cf. Foxcroft et al. 2006; Hudson et al. 2011; Bautista et al. 2015a), resulting in greater motivation to compete for and to successfully obtain food at weaning in comparison to their nutritionally better off littermates. Their heavier siblings, with a history of lower levels of hunger and associated behavioral and physiological correlates, might have had less need to compete. This in turn points to a contribution of the early environment, including at weaning, to forming individual differences in assertive, proactive behavior, at least at this early age and in the

specific context of feeding, rather than to a purely genetic explanation (see Adamec et al. 1980a, b, c for evidence in domestic cats of consistency in individual differences in defensive behavior from early development into adult life; also Bautista et al. 2015b for evidence from a cross-fostering study in European rabbit pups for the contribution of early relations among littermates to shaping individual differences in physiology and behavior; and Guenther and Trillmich 2015 for early sibling effects on post-weaning behavior in guinea pigs *Cavia aperea*). It has also been reported that the outcome of social interactions and dominance relationships between siblings is not necessarily based on body mass but rather on behavior; for example, the smaller cub in twin litters of spotted hyenas is reported to be the dominant one in some cases (Hofer and East 2008; Benhaïem et al. 2012; Vulliod et al. 2019). Under conditions of more severe food deprivation, which for ethical reasons we could not implement here, for example, under the presumably poorer nutritional conditions of stray or feral cats, even the heavier littermates are expected to be hungry and highly motivated to compete for food, which may reverse the pattern we found here (Izawa and Ono 1986; Schmidt et al. 2007; also see Golla et al. 1999; Wachter et al. 2002; Hofer and East 2008 for evidence that aggression and siblicide among spotted hyena cubs depend on their nutritional state). Nevertheless, the present findings in kittens correspond well to reports on the behavior of adult cats, including under free-ranging urban and farm conditions, in which overtly aggressive behavior during feeding is rare (see review in Spotte 2014). They also potentially contribute to our further understanding of the development of individual differences in the behavior of the domestic cat and other mammals in several ways: by pointing to the need for longer term and comparative studies, where possible using naturalistic stimuli and species-relevant contexts, and to the importance of taking individuals' motivational state into account. This is indeed something which may change across the lifespan and with the changing circumstances of an individual; e.g., a lactating female with high nutritional requirements (review in Martínez-Gómez et al. 2004) might be more motivated to compete for food than a non-lactating female (but see Rödel et al. 2012 for evidence of stable individual differences in the behavior of lactating and non-lactating laboratory mice *Mus musculus*), posing a challenge for personality research and for the definition of "personality" as individual differences in behavior stable over context and time (see Trillmich et al. 2015). Nevertheless, it remains possible that early experience of something as fundamental as nutritional stress and associated physiological and behavioral processes might have long-term effects on an individual's behavior, its "personality," in later life (Bateson et al. 2004). This, however, requires

further investigation (currently in progress), where the cat may provide a useful mammalian model, including under everyday but still readily accessible conditions beyond the confines of the laboratory.

**Acknowledgements** The authors thank Liliana Ivonne García Mondragón and Yasemin Gultekin for help with video analysis, Carolina Rojas for administrative organization, Royal Canin® for generous support of our research, and our two anonymous reviewers who helped a lot improving the manuscript.

**Author contribution** Conceptualization: P.S., R.H., H.G.R., and O.B.; methodology: P.S., O.B., R.H., and S.M.-B.; data collection and video analysis: O.B., P.S., D.G., and S.M.-B.; statistical analysis: P.S. and H.G.R.; visualization: P.S., D.G.; writing—original draft preparation: O.B., P.S., D.G., S.M.-B.; writing—review and editing: O.B., R.H., H.G.R.; supervision: O.B. and P.S.; project administration: D.G. and S.M.-B.; funding acquisition: R.H.

**Funding** Financial support was provided by research grants from the Dirección General de Asuntos del Personal Académico (DGAPA), Universidad Nacional Autónoma de México (UNAM) [DGAPA-; IN212416; IN23120] and by an ongoing program of collaboration between France and Mexico, ECOS-NORD-AUNIES, Nos. 2999016 and M19A01 for Mexico and France, respectively. The research was supported by the Instituto de Investigaciones Biomédicas, UNAM, by a postdoctoral fellowship to OB, and by the Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACyT) by a postdoctoral fellowship to PS (Cátedra 691) and a doctoral fellowship to DG (No. 292461).

**Data availability** The datasets generated during and/or analyzed during the current study are available in the Figshare Data Repository, <https://doi.org/10.6084/m9.figshare.14802906>.

**Code availability** Not applicable.

## Declarations

**Ethics approval** Throughout the study, animals were kept and treated according to the ASAB/ABS (2016) guidelines for the care and use of animals in research, with the guidelines for the treatment of animals in behavioral research of the Instituto de Investigaciones Biomédicas, Universidad Nacional Autónoma de México, and according to the National Guide for the Production, Care and Use of Laboratory Animals, Mexico (Norma Oficial Mexicana NOM-062–200–1999). The present study did not require ethical approval from the institute's ethics committee.

**Consent to participate** Not applicable.

**Consent for publication** Not applicable.

**Competing interests** The authors declare no competing interests.

## References

- Adamec RE, Stark-Adamec C, Livingston KE (1980a) The development of predatory aggression and defense in the domestic cat (*Felis catus*): I. Effects of early experience on adult patterns of aggression and defense. *Behav Neural Biol* 30:389–409. [https://doi.org/10.1016/S0163-1047\(80\)91256-X](https://doi.org/10.1016/S0163-1047(80)91256-X)
- Adamec RE, Stark-Adamec C, Livingston KE (1980b) The development of predatory aggression and defense in the domestic cat (*Felis catus*): II. Development of aggression and defense in the first 164 days of life. *Behav Neural Biol* 30:410–434. [https://doi.org/10.1016/S0163-1047\(80\)91265-0](https://doi.org/10.1016/S0163-1047(80)91265-0)
- Adamec RE, Stark-Adamec C, Livingston KE (1980c) The development of predatory aggression and defense in the domestic cat (*Felis catus*): III. Effects on development of hunger between 180 and 365 days of age. *Behav Neural Biol* 30:435–447. [https://doi.org/10.1016/S0163-1047\(80\)91274-1](https://doi.org/10.1016/S0163-1047(80)91274-1)
- 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. <https://doi.org/10.1007/s00265-010-1128-4>
- Antonevich AL, Naidenko SV, Bergara J, Vasques E, Vasques A, Lopez J, Pardo A, Rivas A, Chaparro JM, Martínez F (2009) A comparative note on early sibling aggression in two related species: the Iberian and the Eurasian lynx. In: Vargas A, Breitenmoser C, Breitenmoser U (eds) Iberian lynx *in situ* conservation: an interdisciplinary approach. Fundación Biodiversidad, Madrid, Spain, pp 156–163
- Bateson P (2014) Behavioural development in the cat. In: Turner DC, Bateson P (eds) *The domestic cat: the biology of its behaviour*, 3rd edn. Cambridge University Press, Cambridge, UK, pp 11–26
- Bateson P, Barker D, Clutton-Brock T, Deb D, D'Udine B, Foley RA, Gluckman P, Godfrey K, Kirkwood T, Lahr MM (2004) Developmental plasticity and human health. *Nature* 430:419–421. <https://doi.org/10.1038/nature02725>
- Bautista A, Castelán F, Pérez-Roldán H, Martínez-Gómez M, Hudson R (2013) Competition in newborn rabbits for thermally advantageous positions in the litter huddle is associated with individual differences in brown fat metabolism. *Physiol Behav* 118:189–194. <https://doi.org/10.1016/j.physbeh.2013.05.035>
- Bautista A, Drummond H, Martínez-Gómez M, Hudson R (2003) Thermal benefit of sibling presence in the newborn rabbit. *Dev Psychobiol* 43:208–215. <https://doi.org/10.1002/dev.10134>
- Bautista A, García-Torres E, Martínez-Gómez M, Hudson R (2008) Do newborn domestic rabbits *Oryctolagus cuniculus* compete for thermally advantageous positions in the litter huddle? *Behav Ecol Sociobiol* 62:331–339. <https://doi.org/10.1007/s00265-007-0420-4>
- Bautista A, Mendoza-Degante M, Coureaud G, Martínez-Gómez M, Hudson R (2005) Scramble competition in newborn domestic rabbits for an unusually restricted milk supply. *Anim Behav* 70:1011–1021. <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2005.01.015>
- Bautista A, Rödel HG, Monclús R, Juárez-Romero M, Cruz-Sánchez E, Martínez-Gómez M, Hudson R (2015a) Intrauterine position as a predictor of postnatal growth and survival in the rabbit. *Physiol Behav* 138:101–106. <https://doi.org/10.1016/j.physbeh.2014.10.028>
- Bautista A, Zepeda JA, Reyes-Meza V, Féron C, Rödel HG, Hudson R (2017) Body mass modulates huddling dynamics and body temperature profiles in rabbit pups. *Physiol Behav* 179:184–190. <https://doi.org/10.1016/j.physbeh.2017.06.005>
- Bautista A, Zepeda JA, Reyes-Meza V, Martínez-Gómez M, Rödel HG, Hudson R (2015b) Contribution of within-litter interactions to individual differences in early postnatal growth in the domestic rabbit. *Anim Behav* 108:145–153. <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2015.07.028>
- Baxter E, Jarvis S, D'earth R, Ross D, Robson S, Farish M, Nevison I, Lawrence A, Edwards S, (2008) Investigating the behavioural and physiological indicators of neonatal survival in pigs. *Theriogenology* 69:773–783. <https://doi.org/10.1016/j.theriogenology.2007.12.007>

- Benhaïem S, Hofer H, Kramer-Schadt S, Brunner E, East ML (2012) Sibling rivalry: training effects, emergence of dominance and incomplete control. *Proc R Soc B Lond* 279:3727–3735. <https://doi.org/10.1098/rspb.2012.0925>
- Biró Z, Lanszki J, Szemethy L, Heltai M, Randi E (2005) Feeding habits of feral domestic cats (*Felis catus*), wild cats (*Felis silvestris*) and their hybrids: trophic niche overlap among cat groups in Hungary. *J Zool* 266:187–196. <https://doi.org/10.1017/S0952836905006771>
- Campos PHRF, Silva BAN, Donzele JL, Oliveira RFM, Knol EF (2012) Effects of sow nutrition during gestation on within-litter birth weight variation: a review. *Animal* 6:797–806. <https://doi.org/10.1017/S175173111002242>
- Drummond H (2006) Dominance in vertebrate broods and litters. *Q Rev Biol* 81:3–32. <https://doi.org/10.1086/503922>
- Drummond H, Vázquez E, Sánchez-Colón S, Martínez-Gómez M, Hudson R (2000) Competition for milk in the domestic rabbit: survivors benefit from littermate deaths. *Ethology* 106:511–526. <https://doi.org/10.1046/j.1439-0310.2000.00554.x>
- Dunn J, Plomin R (1990) Separate lives: why siblings are so different. Basic Books, New York, USA
- Dunn J, Plomin R (1991) Why are siblings so different? The significance of differences in sibling experiences within the family. *Fam Process* 30:271–283. <https://doi.org/10.1111/j.1545-5300.1991.00271.x>
- Fey K, Trillmich F (2008) Sibling competition in guinea pigs (*Cavia aperea f. porcellus*): scrambling for mother's teats is stressful. *Behav Ecol Sociobiol* 62:321–329. <https://doi.org/10.1007/s00265-007-0419-x>
- Foxcroft G, Dixon W, Novak S, Putman C, Town S, Vinsky M (2006) The biological basis for prenatal programming of postnatal performance in pigs. *J Anim Sci* 84:E105–E112. [https://doi.org/10.2527/2006.8413\\_supplE105x](https://doi.org/10.2527/2006.8413_supplE105x)
- Frafjord K (1993) Agonistic behaviour and dominance relations of captive arctic foxes (*Alopex lagopus*) in Svalbard. *Behav Process* 29:239–251. [https://doi.org/10.1016/0376-6357\(93\)90127-D](https://doi.org/10.1016/0376-6357(93)90127-D)
- Fraser D (1989) Behavioural perspectives on piglet survival. *J Reprod Fertil Suppl* 40:355–370
- Gilbert C, McCafferty D, Le Maho Y, Martrette JM, Giroud S, Blanc S, Ancel A (2010) One for all and all for one: the energetic benefits of huddling in endotherms. *Biol Rev* 85:545–569. <https://doi.org/10.1111/j.1469-185X.2009.00115.x>
- Golla W, Hofer H, East ML (1999) Within-litter sibling aggression in spotted hyaenas: effect of maternal nursing, sex and age. *Anim Behav* 58:715–726. <https://doi.org/10.1006/anbe.1999.1189>
- González D, Szenczi P, Bánszegi O, Hudson R (2018) Testing aggressive behaviour in a feeding context: importance of ethologically relevant stimuli. *Behav Process* 150:1–7. <https://doi.org/10.1016/j.beproc.2018.02.011>
- Groó Z, Szenczi P, Bánszegi O, Nagy Z, Altbäcker V (2018) The influence of familiarity and temperature on the huddling behavior of two mouse species with contrasting social systems. *Behav Process* 151:67–72. <https://doi.org/10.1016/j.beproc.2018.03.007>
- Guenther A, Trillmich F (2015) Within-litter differences in personality and physiology relate to size differences among siblings in cavies. *Physiol Behav* 145:22–28. <https://doi.org/10.1016/j.physbeh.2015.03.026>
- Hartsock TG, Graves HB (1976) Piglet fighting behaviour, nursing order and growth. *J Anim Sci* 43:209. [https://doi.org/10.2527/jas1976.431209x\(abstract\)](https://doi.org/10.2527/jas1976.431209x(abstract))
- Henry JD (1985) The little foxes. *Nat Hist* 94:46–57
- Hodge SJ, Flower TP, Clutton-Brock TH (2007) Offspring competition and helper associations in cooperative meerkats. *Anim Behav* 74:957–964. <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2006.10.029>
- Hofer H, East ML (1993) The commuting system of Serengeti spotted hyaenas: how a predator copes with migratory prey. III. Attendance and maternal care. *Anim Behav* 46:575–589. <https://doi.org/10.1006/anbe.1993.1224>
- Hofer H, East ML (1997) Skewed offspring sex ratios and sex composition of twin litters in Serengeti spotted hyaenas (*Crocuta crocuta*) are a consequence of siblicide. *Appl Anim Behav Sci* 51:307–316. [https://doi.org/10.1016/S0168-1591\(96\)01113-6](https://doi.org/10.1016/S0168-1591(96)01113-6)
- Hofer H, East ML (2008) Siblicide in Serengeti spotted hyaenas: a long-term study of maternal input and cub survival. *Behav Ecol Sociobiol* 62:341–351. <https://doi.org/10.1007/s00265-007-0421-3>
- Hudson R, Bautista A, Reyes-Meza V, Montor JM, Rödel HG (2011) The effect of siblings on early development: a potential contributor to personality differences in mammals. *Dev Psychobiol* 53:564–574. <https://doi.org/10.1002/dev.20535>
- Hudson R, Distel H (2013) Fighting by kittens and piglets during suckling: what does it mean? *Ethology* 119:353–359. <https://doi.org/10.1111/eth.12082>
- Hudson R, Raihani G, González D, Bautista A, Distel H (2009) Nipple preference and contests in suckling kittens of the domestic cat are unrelated to presumed nipple quality. *Dev Psychobiol* 51:322–332. <https://doi.org/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. <https://doi.org/10.1186/1742-9994-12-S1-S12>
- Hudson R, Trillmich F (2008) Sibling competition and cooperation in mammals: challenges, developments and prospects. *Behav Ecol Sociobiol* 62:299–307. <https://doi.org/10.1007/s00265-007-0417-z>
- Huntingford FA, Turner A (1987) *Animal conflict*. Chapman & Hall, London, UK
- Izawa M, Ono Y (1986) Mother-offspring relationship in the feral cat population. *J Mammal Soc Jpn* 11:27–34. <https://doi.org/10.11238/jmammocjapan1952.11.27>
- Kaufmann JH (1983) On the definitions and functions of dominance and territoriality. *Biol Rev* 58:1–20. <https://doi.org/10.1111/j.1469-185X.1983.tb00379.x>
- Lessells CM, Boag PT (1987) Unrepeatable repeatabilities: a common mistake. *Auk* 104:116–121. <https://doi.org/10.2307/4087240>
- Luo D, Ganesh S, Koolaard J (2020) Predictmeans: calculate predicted means for linear models. Version: 1.0.4, <https://CRAN.R-project.org/package=predictmeans>
- Martin P (1986) An experimental study of weaning in the domestic cat. *Behaviour* 99:221–249. <https://doi.org/10.1163/156853986X00568>
- Martínez-Byer S, Urrutia A, Szenczi P, Hudson R, Bánszegi O (2020) Evidence for individual differences in behaviour and for behavioural syndromes in adult shelter cats. *Animals* 10:962. <https://doi.org/10.3390/ani10060962>
- Martínez-Gómez M, Juárez M, Distel H, Hudson R (2004) Overlapping litters and reproductive performance in the domestic rabbit. *Physiol Behav* 82:629. <https://doi.org/10.1016/j.physbeh.2004.05.011>
- Mech LD (1999) Alpha status, dominance, and division of labor in wolf packs. *Can J Zool* 77:1196–1203. <https://doi.org/10.1139/z99-099>
- Mech LD, Boitani L (2006) *Wolves: behavior, ecology, and conservation*. University of Chicago Press, Chicago, USA
- Mendl M (1988) The effects of litter size variation on mother-offspring relationships and behavioural and physical development in several mammalian species (principally rodents). *J Zool* 215:15–34. <https://doi.org/10.1111/j.1469-7998.1988.tb04882.x>
- Milligan BN, Fraser D, Kramer DL (2002) Within-litter birth weight variation in the domestic pig and its relation to pre-weaning survival, weight gain, and variation in weaning weights. *Livest Prod Sci* 76:181–191. [https://doi.org/10.1016/S0301-6226\(02\)00012-X](https://doi.org/10.1016/S0301-6226(02)00012-X)
- Mock DW, Parker GA (1997) *The evolution of sibling rivalry*. Oxford University Press, Oxford, UK

- Nicolás L, Martínez-Gómez M, Hudson R, Bautista A (2011) Littermate presence enhances motor development, weight gain and competitive ability in newborn and juvenile domestic rabbits. *Dev Psychobiol* 53:37–46. <https://doi.org/10.1002/dev.20485>
- Péter A (2015) Solomon Coder: a simple solution for behavior coding. Version: beta 17.03.22. <http://solomoncoder.com/>
- R Core Team (2019) R: A language and environment for statistical computing. Version: 3.6.1. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria, <http://www.R-project.org>
- Réale D, Dingemanse NJ, Kazem AJN, Wright J (2010) Evolutionary and ecological approaches to the study of personality. *Phil Trans R Soc B* 365:3937–3946. <https://doi.org/10.1098/rstb.2010.0222>
- Reyes-Meza V, Hudson R, Martínez-Gómez M, Nicolás L, Rödel HG, Bautista A (2011) Possible contribution of position in the litter huddle to long-term differences in behavioral style in the domestic rabbit. *Physiol Behav* 104:778–785. <https://doi.org/10.1016/j.physbeh.2011.07.019>
- Roche DG, Careau V, Binning SA (2016) Demystifying animal ‘personality’ (or not): why individual variation matters to experimental biologists. *J Exp Biol* 219:3832–3843. <https://doi.org/10.1242/jeb.146712>
- Rödel HG, Bautista A, García-Torres E, Martínez-Gómez M, Hudson R (2008a) Why do heavy littermates grow better than lighter ones? A study in wild and domestic European rabbits. *Physiol Behav* 95:441–448. <https://doi.org/10.1016/j.physbeh.2008.07.011>
- Rödel HG, Hudson R, Rammler L, Sängner N, Schwarz L, Machnik P (2012) Lactation does not alter the long-term stability of individual differences in behavior of laboratory mice on the elevated plus maze. *J Ethol* 30:263–270. <https://doi.org/10.1007/s10164-011-0320-y>
- Rödel HG, Hudson R, von Holst D (2008b) Optimal litter size for individual growth of European rabbit pups depends on their thermal environment. *Oecologia* 155:677–689. <https://doi.org/10.1007/s00442-008-0958-5>
- Rödel HG, Monclús R (2011) Long-term consequences of early development on personality traits: a study in European rabbits. *Behav Ecol* 22:1123–1130. <https://doi.org/10.1093/beheco/arr100>
- Rödel HG, Oppelt C, Starkloff A, Prager N, Long E, Rüdiger A-T, Seltmann MW, Monclús R, Hudson R, Poteaux C (2020) Within-litter covariance of allele-specific MHC heterozygosity, coccidian endoparasite load and growth is modulated by sibling differences in starting mass. *Oecologia* 194:345–357. <https://doi.org/10.1007/s00442-020-04764-z>
- Rödel HG, von Holst D (2009) Features of the early juvenile development predict competitive performance in male European rabbits. *Physiol Behav* 97:495–502. <https://doi.org/10.1016/j.physbeh.2009.04.005>
- Rödel HG, Zapka M, Talke S, Kornatz T, Bruchner B, Hedler C (2015) Survival costs of fast exploration during juvenile life in a small mammal. *Behav Ecol Sociobiol* 69:205–217. <https://doi.org/10.1007/s00265-014-1833-5>
- Ryan V, Wehmer F (1975) Effect of postnatal litter size on adult aggression in the laboratory mouse. *Dev Psychobiol* 8:363–370. <https://doi.org/10.1002/dev.420080410>
- Sachser N, Hennessy MB, Kaiser S (2011) Adaptive modulation of behavioural profiles by social stress during early phases of life and adolescence. *Neurosci Biobehav Rev* 35:1518–1533. <https://doi.org/10.1016/j.neubiorev.2010.09.002>
- Schmidt PM, Lopez RR, Collier BA (2007) Survival, fecundity, and movements of free-roaming cats. *J Wildlife Manage* 71:915–919. <https://doi.org/10.2193/2006-066>
- Spote S (2014) Free-ranging cats: behavior, ecology, management, 1st edn. John Wiley & Sons, Chichester, UK
- Stockley P, Parker GA (2002) Life history consequences of mammal sibling rivalry. *P Natl Acad Sci USA* 99:12932–12937. <https://doi.org/10.1073/pnas.192125999>
- Stoffel MA, Nakagawa S, Schielzeth H (2017) rptR: repeatability estimation and variance decomposition by generalized linear mixed-effects models. *Methods Ecol Evol* 8:1639–1644. <https://doi.org/10.1111/2041-210x.12797>
- Strand O, Landa A, Linnell JDC, Zimmermann B, Skogland T (2000) Social organization and parental behavior in the arctic fox. *J Mammal* 81:223–233. [https://doi.org/10.1644/1545-1542\(2000\)081%3c0223:SOAPBI%3e2.0.CO;2](https://doi.org/10.1644/1545-1542(2000)081%3c0223:SOAPBI%3e2.0.CO;2)
- Sulloway FJ (2010) Why siblings are like Darwin’s finches: birth order, sibling competition, and adaptive divergence within the family. In: Buss DM, Hawley PH (eds) *The evolution of personality and individual differences*. Oxford University Press, New York, USA, pp 86–119
- Szenczi P, Bánszegi O, Dúcs A, Gedeon CI, Markó G, Németh I, Altbäcker V (2011) Morphology and function of communal mounds of overwintering mound-building mice (*Mus spicilegus*). *J Mammal* 92:852–860. <https://doi.org/10.1644/10-MAMM-A-258.1>
- Trillmich F, Günther A, Müller C, Reinhold K, Sachser N (eds) (2015) *New perspectives in behavioural development: adaptive shaping of behaviour over a lifetime?* *Front Zool* 12:S1. <https://doi.org/10.1186/1742-9994-12-S1-S1>
- Trillmich F, Hudson R (eds) (2011) Special issue: The emergence of personality in animals: the need for a developmental approach. *Dev Psychobiol* 53:505–655. <https://doi.org/10.1002/dev.20573>
- Urrutia A, Martínez-Byer S, Szenczi P, Hudson R, Bánszegi O (2019) Stable individual differences in vocalisation and motor activity during acute stress in the domestic cat. *Behav Process* 165:58–65. <https://doi.org/10.1016/j.beproc.2019.05.022>
- Vulllioud C, Davidian E, Wachter B, Rousset F, Courtiol A, Höner OP (2019) Social support drives female dominance in the spotted hyaena. *Nat Ecol Evol* 3:71–76. <https://doi.org/10.1038/s41559-018-0718-9>
- Wachter B, Höner OP, East ML, Golla W, Hofer H (2002) Low aggression levels and unbiased sex ratios in a prey-rich environment: no evidence of siblicide in Ngorongoro spotted hyenas (*Crocuta crocuta*). *Behav Ecol Sociobiol* 52:348–356. <https://doi.org/10.1007/s00265-002-0522-y>
- Zepeda JA, Rödel HG, Monclús R, Hudson R, Bautista A (2019) Sibling differences in litter huddle position contribute to overall variation in weaning mass in a small mammal. *Behav Ecol Sociobiol* 73:165. <https://doi.org/10.1007/s00265-019-2777-6>

**Publisher's note** Springer Nature remains neutral with regard to jurisdictional claims in published maps and institutional affiliations.



## Authors and Affiliations

Péter Szenczi<sup>1</sup>  · Daniel González<sup>2</sup>  · Sandra Martínez-Byer<sup>2</sup>  · Heiko G. Rödel<sup>3</sup>  · Robyn Hudson<sup>2</sup>  ·  
Oxána Bánszegi<sup>2</sup> 

Péter Szenczi  
peter.szenczi@gmail.com

Daniel González  
anxrayodeluna@gmail.com

Sandra Martínez-Byer  
brownie\_byer@ciencias.unam.mx

Heiko G. Rödel  
heiko.rodell@univ-paris13.fr

<sup>1</sup> CONACyT - Instituto Nacional de Psiquiatría Ramón de La Fuente Muñiz, Mexico City, Mexico

<sup>2</sup> Instituto de Investigaciones Biomédicas, Universidad Nacional Autónoma de México, Mexico City, Mexico

<sup>3</sup> Laboratoire d'Éthologie Expérimentale et Comparée UR 4443 (LEEC), Université Sorbonne Paris Nord, Villetaneuse, France