

UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DE TLAXCALA



UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DE TLAXCALA

**CENTRO TLAXCALA DE BIOLOGÍA DE LA CONDUCTA
MAESTRÍA EN CIENCIAS BIOLÓGICAS**

**JERARQUÍA DE PESO INTRACAMADA EN EL CONEJO
NEONATO Y SU RELACIÓN CON INDICADORES DE
DOMINANCIA EN LA EDAD ADULTA**

TESIS

**QUE PARA OBTENER EL GRADO DE:
MAESTRA EN CIENCIAS BIOLÓGICAS**

PRESENTA:

Biol. MARTHA ALICIA HERRERA LÓPEZ

CODIRECTORES DE TESIS:

Dra. ROBYN E. HUDSON

Dr. AMANDO BAUTISTA ORTEGA

Tlaxcala, Tlax.

OCTUBRE 2007

**COORDINACIÓN DE LA MAESTRÍA
CENTRO TLAXCALA DE BIOLOGÍA DE LA CONDUCTA
UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DE TLAXCALA
P R E S E N T E**

Los abajo firmantes, miembros del jurado evaluador del proyecto de tesis que la Biól. Martha Alicia Herrera López realiza para la obtención del grado de Maestro en Ciencias Biológicas, expresamos que, habiendo revisado la versión final del documento de tesis, damos la aprobación para que ésta sea impresa y defendida en el examen correspondiente. El título que llevará es: **“Jerarquía de peso intracamada en el conejo neonato y su relación con indicadores de dominancia en la edad adulta”**

Sin otro particular, aprovechamos para enviarle un cordial saludo.

A T E N T A M E N T E
TLAXCALA, TLAX., OCTUBRE 25 DE 2007

Dra. Robyn E. Hudson

Dra. Margarita Martínez Gómez



Dra. Ivette Caldelas Sánchez

Dr. Amando Bautista Ortega

Dra. Leticia Nicolás Toledo

M. en C. Ma. de Lourdes Arteaga Castañeda

A mi hijo Santiago Haziel
A mi mamá Martha, mi hermano Carlos
A mi tío José Francisco
A Nacho

AGRADECIMIENTOS

A la Dra. Robyn Hudson por asesorarme, por su tiempo y paciencia a lo largo de estos tres años en el centro Tlaxcala Biología de la Conducta y por su contribución en mi formación profesional y personal.

Al Dr. Amando Bautista Ortega por su interés en el proyecto, arduo asesoramiento y paciencia a lo largo de todos mis estudios de maestría y en especial por la contribución a mi formación profesional y personal.

A la M en C María de Lourdes Arteaga Castañeda por su valioso apoyo y enseñanza de la investigación y metodología del proyecto.

Al Dr. Carlos Cordero Macedo que formó parte de mi comité tutorial, por su atención y que semestre con semestre me alentaba y guiaba en la realización y mejoramiento del proyecto.

Al Dr. Arturo Estrada por sus enseñanzas y consejos en el manejo estadístico de los datos.

A la Dra. Margarita Martínez por su valioso apoyo y consejos en la contribución para la mejora de este proyecto, así como en mi formación profesional y personal.

A Esmeralda por ser compañera y amiga, por su apoyo en todo momento y en cada duda que surgía a lo largo del proyecto.

A Cecilia por su colaboración en el análisis de videos.

A todos y cada uno de mis maestros de la Maestría en Ciencias Biológicas por su enseñanza y paciencia a lo largo de la impartición de cada materia.

A Laura García y Carolina Rojas por su apoyo técnico durante la realización de esta tesis

A todos mis compañeros y amigos de la 3ra generación de la Maestría en Ciencias Biológicas: Marisol, Mirna, Isela, Tlachi, Jorge, Victor y German por su valiosa amistad y por los gratos momentos dentro y fuera de este laboratorio.

A todos mis compañeros de mi segunda casa el CTBC por la compañía y los gratos momentos que pasamos juntos

Y principalmente, a mi familia que sin su apoyo incondicional no hubiera sido posible la terminación de esta etapa de mi vida.

Este trabajo fue realizado bajo la dirección de la Dra. Robyn E. Hudson y el Dr. Amando Bautista Ortega, con el apoyo de CONACYT (188509 y 48692-Q) y PAPIIT- UNAM (IN 229907). Todo el trabajo se realizó en el Centro Tlaxcala de Biología de la Conducta (CTBC) de la Universidad Autónoma de Tlaxcala - Unidad Periférica del Instituto de Investigaciones Biomédicas de la UNAM.

ÍNDICE

	Página
RESUMEN	9
1. INTRODUCCIÓN	12
1.1 Competencia entre hermanos	13
1.2 El conejo europeo como modelo	16
2. ANTECEDENTES	18
2.1 Crías del conejo europeo	18
2.2 Competencia dentro de la camada	19
2.3 Jerarquía de dominancia social en conejos adultos	21
2.4 Comunicación química en conejos	22
3. OBJETIVO GENERAL	25
4. HIPÓTESIS	25
5. PREDICCIONES	25
6. MÉTODOS	27
6.1 Animales	27
6.2 Procedimiento	27
6.2.1 Predestete	27
6.2.2 Destete y posdestete	31
6.2.3 Edad adulta	32
7. RESULTADOS	38
7.1 Predestete	38
7.1.1 Parto y peso al nacimiento	38
7.1.2 Mortalidad y crecimiento de las crías sobrevivientes	39
7.1.3 Ingestión de leche e índice de conversión	40
7.1.4 Jerarquía de peso intracamada	43
7.2. Edad adulta	45
7.2.1 Habitación a la arena de pruebas	45
7.2.2 Conducta de marcaje por frotamiento del mentón	45
7.2.3 Confrontaciones sociales	50
7.2.4 Asociación entre los dos indicadores de dominancia	52

7.2.5 Jerarquía de peso intracamada e indicadores de dominancia	55
8. DISCUSIÓN	57
9. REFERENCIAS	61
10. ANEXO	
I. Hoja de registro de pesos por camada durante el periodo predestete	70
II. Hoja de registro conductual por individuo durante la prueba de marcaje por frotamiento del mentón	72

RESUMEN

Los hermanos forman una parte importante del ambiente en que se gestan, nacen, crecen y se desarrollan las crías de muchas especies de mamíferos. Sin embargo, se conoce poco sobre el posible papel de las interacciones entre hermanos en moldear el fenotipo conductual individual.

Por lo tanto el propósito de este trabajo es investigar las posibles consecuencias a largo plazo de la competencia temprana entre hermanos sobre el comportamiento social usando un modelo mamífero apropiado para este fin, el conejo doméstico (*Oryctolagus cuniculus*). Las conejas paren en sus madrigueras en vida silvestre, o en cajas-nido en el laboratorio, a camadas de crías altriciales, las cuales dejan inmediatamente después del parto y regresan aproximadamente 24 horas después para amamantarlos durante 3 a 4 minutos. Por lo tanto, el mayor contacto social para las crías del conejo son sus hermanos de camada., además la ausencia de la madre nos permite observar y manipular a los neonatos sin alterar el sistema natural madre-crías.

Previamente reportamos que las crías del conejo doméstico compiten fuertemente por la leche materna durante los primeros días postnatales. Las crías más pesadas son las más exitosas en esta contienda y el peso al nacimiento es un buen predictor del peso al destete. Las crías de camadas grandes crecen a tasas más bajas que las crías de camadas con pocos miembros.

En el presente estudio quisimos probar si el éxito de las crías más pesadas para obtener más leche durante los altamente competitivos episodios de amamantamiento que ocurren solo una vez al día podría contribuir al desarrollo (o estar asociadas con) de tendencias a largo plazo de comportarse en forma dominante como adultos.

Se utilizaron siete camadas con un mínimo de ocho y un máximo de 14 crías. Durante los primeros 25 días postnatales diariamente, antes y después del amamantamiento, se pesaron a los individuos para conocer su ingesta de leche. Al destete se alojaron en el bioterio en jaulas individuales hasta que alcanzaron la madurez sexual y entonces se realizaron pruebas para determinar su jerarquía de

dominancia intrasexo dentro de cada camada. Como indicadores de dominancia dentro de cada camada determinamos la frecuencia individual de marcaje del mentón (desempeño como marcadores) y en pruebas de confrontaciones por pares entre los machos y por separado entre las hembras de la misma camada, registramos las confrontaciones ganadas individuales (aquel individuo que ejecutaba el mayor número de montas a su contrincante).

Conforme a lo esperado, los resultados encontrados en el periodo predestete fueron similares a los reportados previamente en reportes previos de nuestro laboratorio. Así, hubo una correlación positiva entre el peso al nacimiento y peso al destete. La jerarquía de peso intracamada se correlacionó positivamente con la leche ingerida y el aumento de peso. Por otro lado, en la edad adulta encontramos marcadas diferencias intracamada entre individuos tanto entre machos como entre hembras tanto en su desempeño como marcadores como en el porcentaje de confrontaciones ganadas. Las diferencias en frecuencia de marcaje fueron estables tanto en machos como en hembras, sin embargo, en cuanto a las confrontaciones ganadas solo en los machos encontramos que esas diferencias fueron estables. Contrario a lo esperado el desempeño como marcadores no se correlacionó con las confrontaciones ganadas, ni en machos ni en hembras. Finalmente, al correlacionar (coeficiente de Spearman) la jerarquía de peso intracamada en la edad temprana con los indicadores de dominancia de la edad adulta (desempeño como marcadores y porcentaje de confrontaciones marcadas) no encontramos una correlación significativa.

Los resultados del presente estudio son consistentes con reportes previos en el conejo. Como en estudios previos, hubo grandes diferencias en el peso al nacimiento entre los hermanos de camada, y tal como se predijo, estas diferencias en peso se correlacionaron positivamente con la ingestión de leche, crecimiento y peso final al destete. La conducta de los conejos en etapa adulta correspondió con estudios previos. Como se había predicho, hubo marcadas diferencias individuales en la frecuencia de marcaje del mentón en ambos sexos y en la mayoría de las camadas. Con respecto a las montas en las pruebas de confrontación entre pares de machos o hembras, se observaron marcadas diferencias entre sexos. Entre los

machos (dentro de su camada) los datos sugieren marcadas diferencias individuales en los dos indicadores de dominancia investigada en este estudio. Con las hembras los hallazgos fueron diferentes. Ellas no montaron tan frecuente como los machos. Además, contrario a lo esperado, las diferencias individuales en la frecuencia de confrontaciones ganadas no fueron estables en hembras.

La relativa falta de conducta dominante entre las hembras puede deberse al hecho de que eran hermanas y, aunque se separaron después del destete y por varios meses, es posible que aún se reconocieran una a la otra. Por lo tanto, consideramos necesario realizar pruebas con hembras no emparentadas, particularmente cuando estén gestantes o lactantes, y verificar que pueden desplegar conductas de dominancia con una intensidad similar a los machos.

También contrario a lo esperado, no encontramos evidencia que apoye la predicción de que la jerarquía de peso corporal predestete entre los hermanos de la misma camada podría estar positivamente correlacionada con las diferencias entre ellos en indicadores de dominancia en edad adulta.

Una posible explicación de las diferencias individuales en marcaje en hembras, y diferencias en marcaje y montas en los machos es que esas diferencias pueden estar asociadas con la exposición a diferencias en el ambiente prenatal. Primero demostrado en ratones, ahora demostrado en diversos mamíferos, que el sexo del feto adyacente puede influir el ambiente hormonal del individuo y tener efecto a largo plazo sobre la conducta reproductiva, de dominancia y de agresión. Esta explicación está actualmente bajo estudio en nuestro laboratorio.

1. INTRODUCCIÓN

Desde el siglo pasado los investigadores del comportamiento han reconocido el papel fundamental que tienen las interacciones sociales durante la vida temprana en el desarrollo conductual en muchos vertebrados, incluyendo al humano (Rosensweig y Benet 1969 citado en Drummond *et al.* 2003). En mamíferos la interacción de las crías con sus padres ha sido vista como esencial para el desarrollo conductual de los individuos, siendo necesaria para la inmediata sobrevivencia de la progenie y asegurar un adecuado desarrollo psicosocial. En el mono rhesus, por ejemplo, se ha observado que el separar a las crías de la madre desde el nacimiento tiene como consecuencia la alteración de la conducta de juego y conductas sexuales y defensivas en infantes y adultos (Harlow y Harlow 1962).

Sin embargo, recientemente empieza a considerarse fuertemente la influencia de las interacciones entre hermanos de la misma o diferente edad sobre el crecimiento, el desarrollo morfológico y fisiológico y el comportamiento (Harris 1998 citado en Drummond *et al.* 2003; Hudson y Trillmich en prensa).

Los hermanos forman parte prominente del ambiente social en el que se desarrollan las crías de muchas especies de aves y mamíferos. Por lo tanto, se esperaría que tal interacción influyera tanto a corto como a largo plazo en el desarrollo de los individuos y las relaciones sociales. Las interacciones entre hermanos acarrear ventajas y desventajas para los individuos en su desarrollo y sobrevivencia. Dentro de las ventajas, la presencia de hermanos a edad temprana provee beneficios en el mantenimiento de una temperatura adecuada corporal influyendo positivamente en el crecimiento y la sobrevivencia de las crías (termorregulación; Bautista 2002; Bautista *et al.* 2003). De igual forma, influye positivamente en la estimulación somatosensorial permitiéndoles anticiparse y prepararse para el amamantamiento (Hudson y Distel 1982). Por otro lado, estimula el desarrollo motor de las crías mejorando su desempeño durante la succión y su habilidad competitiva por los recursos permitiéndoles un mejor crecimiento y sobrevivencia (Nicolás 2006). En el caso de las desventajas, la

limitada disponibilidad de recursos trae como consecuencia la competencia entre individuos. Este fenómeno ha sido extensamente estudiado en las últimas décadas.

1.1 Competencia entre hermanos

Los factores sociales como la familia, particularmente la presencia de hermanos, afecta la competencia (demanda activa por un recurso común limitado) entre individuos. En mamíferos los miembros de una camada conviven desde el útero, el nacimiento y durante la infancia compartiendo recursos provistos por los padres. Se considera que los hermanos compiten por recursos acaparándolos (competencia por acaparamiento) o mediante confrontaciones uno a uno que a menudo involucran agresión (competencia por enfrentamiento; Wilson 1980).

La competencia entre hermanos ha sido documentada ampliamente en aves, por ser un taxón fácil de observar, ya que la mayoría de las especies son diurnas y colocan sus nidos en lugares relativamente accesibles como en copas de árboles o playas. En este taxón frecuentemente se observa la competencia agresiva y hasta la muerte entre crías por acceder a los recursos limitados provistos por los padres (Mock 1984; Mock *et al.* 1990).

En algunas especies de aves en donde se ha observado que la eclosión de los pollos ocurre con una diferencia de unos cuantos días (2 ó 3), ellos presentan una clara y considerable diferencia de tamaños, lo que predice la dominancia, la cual es establecida a través de la agresión de la cría con mayor edad y tamaño hacia su hermano más pequeño. Cuando se presenta una escasez de alimento, la cría de mayor tamaño arremete con series de picotazos contra su hermano menor provocándole lesiones, la expulsión del nido y ocasionalmente la muerte (fratricidio), como es el caso en el pájaro bobo de patas azules (*Sula nebouxxi*; Drummond *et al.* 1986; Mock *et al.* 1990), el águila negra (*Aquila verreauxi*; Mock *et al.* 1990) y la garza del ganado (*Bubulcus ibis*; Mock 1984; Mock *et al.* 1990).

La información sobre competencia entre hermanos en mamíferos es todavía escasa en comparación con las aves, ya que las condiciones para su estudio son difíciles, dado que muchas especies tienen hábitos nocturnos y frecuentemente

paren a sus crías en madrigueras subterráneas y aisladas. Sin embargo en los últimos años, los estudios sistemáticos sobre la competencia entre hermanos en este taxa han ido en aumento. No obstante en la literatura pueden encontrarse evidencias de competencia entre hermanos por recursos como la leche materna. Por ejemplo, Mendl (1988) reportó evidencia de competencia en roedores en el laboratorio, donde ha encontrado que las crías de camadas grandes tienden a ser más ligeras en promedio al nacimiento, crecen y se desarrollan más lentamente y su mortalidad postnatal es mayor en comparación con camadas pequeñas. También, se ha reportado en el cerdo doméstico (*Sus scrofa*), la intensa competencia por la leche materna, ya que paren camadas de crías numerosas. Lo que ha permitido hacer investigaciones en el conflicto de padres con sus crías y la competencia entre hermanos. En 1990, Fraser observó que los lechones compiten agresivamente por el acceso a los pezones. También observó que las crías que nacen primero son más grandes y se apropian de los pezones anteriores, aparentemente los más productivos, obteniendo mayor cantidad de leche (Fraser, 1990 revisado en Drake *et al.* en prensa). En el coyote (*Canis latrans*) se han reportado fuertes peleas entre crías de tres a seis semanas de edad. Aún se desconoce el significado de estas confrontaciones, aunque se cree que están relacionadas con el establecimiento de jerarquías para acceder al alimento provisto por los padres (Bekoff *et al.* 1981).

En un estudio reciente en el cuyo (*Cavia aparea f. porcellus*), especie en que las hembras tiene dos pezones únicamente y frecuentemente paren camadas de tres o más crías, se encontró que crías de camadas grandes esperan largo tiempo para acceder a los pezones y en consecuencia tienen menor tiempo para succionar. Por lo tanto, su tasa de crecimiento disminuye y es acompañada por un incremento en las interacciones agresivas y la competencia entre hermanos. Además, las crías de camadas grandes tienen niveles más altos de cortisol (Fey y Trillmich en prensa).

White (en prensa) en otra descripción reciente del conflicto entre hermanos en mamíferos en la hiena manchada (*Crocuta crocuta*), que típicamente pare camadas de dos crías, reportó que la cría más fuerte arremete más contra su

hermano y es la que típicamente se convierte en dominante. Esta dominancia intracamada le da a la madre la oportunidad para valorar individualmente la probabilidad de sobrevivencia de sus crías y de ahí establece un favoritismo hacia una de ellas. White (en prensa) cuantificó el favoritismo de la madre, encontrando que favorece de la misma forma tanto a hijos como a hijas (no varía con el sexo), sea dominante o subordinado. Cuando la agresión entre hermanos es extrema la madre tiene concesiones con el subordinado durante el amamantamiento, de esta forma disminuye el conflicto. Hofer y East (en prensa), también en la hiena manchada, investigaron recientemente la incidencia de fratricidios demostrando que la muerte de un hermano incrementa el índice de crecimiento de la cría sobreviviente. Esto ocurre en poblaciones de este carnívoro que habitan áreas con grandes fluctuaciones en los recursos alimenticios.

El conflicto entre hermanos también ha sido estudiado en focas (*Arctocephalus galapagoensis*) y leones marinos (*Zalophus wollebaeki*). Las crías de estos mamíferos son destetadas a los dos años de edad, lo que conduce a una situación de competencia entre crías de diferentes edades, ya que cuando una cría nace normalmente hay un hermano o medio hermano de mayor edad con quien compite (diferencia en peso) en su periodo de amamantamiento. Esto ocasiona que las crías recién nacidas tengan y mantengan un bajo peso, por no tener acceso libre a la leche materna incrementando su mortalidad y provocando agresiones directas y peleas entre hermanos de diferentes edades. Este efecto es más fuerte cuando ocurren cambios climatológicos que afectan negativamente la obtención de alimento por la madre, lo que incrementa la agresión entre hermanos (Trillmich y Wolf en prensa).

Aunque la información en mamíferos sobre la competencia entre hermanos va en aumento, la mayoría de los trabajos únicamente reportan las consecuencias a corto plazo de tal interacción. Por lo tanto, el propósito de este trabajo es investigar las posibles consecuencias a largo plazo de la competencia temprana sobre el comportamiento social usando al conejo europeo como modelo de estudio.

1.2 El conejo europeo como modelo

El conejo europeo pertenece al orden Lagomorpha, es una especie nocturna, territorial, gregaria y sedentaria que habita zonas semiáridas (poca agua, poca comida y fluctuaciones grandes de temperaturas). Es un animal depredado por zorros, felinos, mustélidos y aves de rapiña principalmente. Su dieta consiste principalmente en plantas herbáceas, preferentemente gramíneas (Delibes y Hiraldo 1979; Altbäcker *et al.* 1995).

El conejo europeo es mundialmente conocido por su éxito reproductivo tanto en vida silvestre como en cautiverio. Pare crías altriciales (sin pelo, con ojos y oídos externos cerrados y pobre coordinación motora). El cuidado de las crías es exclusivamente de la madre. Viven en colonias (sistemas de madrigueras construidas bajo la tierra; Fig. 1) formadas por pequeños grupos de 1 a 3 machos y de 1 a 5 hembras adultas, el número de individuos puede variar según la densidad poblacional. Su vida social es regulada en gran parte por la comunicación química, tanto en forma silvestre como doméstica. Es una de las especies pioneras y más estudiada en relación a la comunicación química (Mykytowycs 1962; 1970; Arteaga *et al.* 2007).

Después del apareamiento la hembra puede estar gestante por un periodo de 31 días, dos ó tres días antes del parto la coneja escarba una madriguera de crianza y dentro de ella forma un nido con pasto seco y pelo que ella misma se quita (revisado en González-Mariscal y Rosenblatt 1996). Durante el parto nacen hasta 14 crías (Hudson y Distel 1982; Drummond *et al.* 2000; Hudson *et al.* 1999a), que serán amamantadas durante los siguientes 27 o 30 días por 3 o 4 minutos cada 24 horas (Hudson y Distel 1982; Hudson *et al.* 1998; ver antecedentes).

El conejo europeo es un mamífero que por su inusual conducta maternal provee una oportunidad ideal para estudiar las interacciones tempranas entre hermanos de camada y sus posibles efectos a corto y largo plazo sobre la conducta social de los individuos, sin intervenir en la relación madre-cría, ya que en otras especies de mamíferos la madre pasa más tiempo con sus crías complicando este tipo de estudios (Hudson *et al.* 1998).



Figura 1. Representación esquemática del sistema de madrigueras formada por el conejo europeo como base de su organización social (tomado de Mykytowycz 1968).

2. ANTECEDENTES

2.1 Crías del conejo europeo

Las crías del conejo europeo nacen después de 31 días de gestación en un nido formado con pasto seco y pelo que la madre se quita del vientre y los flancos (revisado en González-Mariscal y Rosenblatt 1996). Durante el parto (10 a 15 min) nacen hasta 8 crías en vida silvestre y 14 en laboratorio. Los gazapos son altriciales, ya que nacen sin pelo, con ojos y oídos externos cerrados y con pobre coordinación motora (Hudson y Distel 1982). Desde que nacen son capaces de identificar y aprender olores asociados con su madre y presentes en el nido (Hudson *et al.* 1999b).

Durante el parto las crías no reciben ninguna ayuda de la madre, únicamente las limpia de fluidos consumiendo las placentas (Hudson *et al.* 1999). Acabando el parto la madre sale de la madriguera dejando solas a las crías, cierra la entrada y regresa cada 24 horas para amamantarlas por un breve periodo de 3 ó 4 minutos tanto en condiciones naturales como en el laboratorio (Hudson y Distel 1982; Martínez-Gómez *et al.* 1998; Fig. 2).



Figura 2. Representa la conducta maternas de la coneja. Después del parto, sale de la madriguera cierra la entrada y regresa cada 24 horas por solamente 3 ó 4 minutos para alimentar a sus crías (tomado de Mykytowycz 1968).

Durante el amamantamiento la coneja no proporciona ninguna asistencia a las crías, únicamente se coloca sobre la camada, al finalizar el amamantamiento defeca y sale del nido (Hudson y Distel 1982; 1983; Hudson *et al.* 1996). Las crías son capaces de encontrar los pezones de la madre en unos segundos para ingerir hasta el 30% de su peso en leche, este patrón conductual es estereotipado y se mantiene hasta la cuarta o quinta semana posnatal. Si la hembra se encuentra gestante nuevamente, ya que presenta estro posparto, entonces el amamantamiento se interrumpe al día 25 o 26 en preparación para el parto de la siguiente camada (Hudson *et al.* 1995 ;1996; Bautista 2005).

Desde su nacimiento hasta el destete, a pesar de los pocos minutos de amamantamiento, las crías se desarrollan rápidamente. En el día 7 son capaces de percibir cambios de luz y generar respuestas a estímulos auditivos, entre el día 8 y 14 abren los ojos, comienzan a beber agua y comer comida sólida, del día 15 al 25 son capaces de mantener una temperatura corporal estable y mejora su coordinación motora (Hudson y Distel 1982; Hudson *et al.* 1996). Al destete (aproximadamente al día 25) los gazapos aumentan de peso hasta doce veces más que al nacimiento (Hudson *et al.* 1996) y a partir del día 25 son capaces de buscar su propio alimento.

La presencia de hermanos ocasiona la formación de apiñamientos (agrupación de las crías) dentro del nido, provocando competencia por posiciones ventajosas (posiciones centrales) entre ellos proporcionándoles un aumento de la temperatura corporal influyendo positivamente en su crecimiento y sobrevivencia. Se ha observado que las crías que quedan separadas de sus hermanos tuvieron baja temperatura corporal y mayor probabilidad de morir (Bautista 2002; Bautista *et al.* 2003; en prensa).

2.2 Competencia dentro de la camada

Las crías de la misma camada compiten severamente por acaparamiento de recursos limitados tales como la leche y un lugar dentro del agrupamiento dentro del nido.

Nacimiento y amamantamiento. Las crías de la misma camada nacen con marcadas diferencias en peso (Fig. 3) y compiten severamente por la leche materna durante el amamantamiento (Drummond *et al.* 2000; Mendoza 2003; Bautista *et al.* 2005) con consecuencias a corto plazo sobre la sobrevivencia, crecimiento y desarrollo, ya que las crías de camadas grandes crecen lentamente y tienen mayores probabilidades de morir. La muerte de crías beneficia a sus hermanos sobrevivientes incrementando su consumo per cápita de leche (Drummond *et al.* 2000).

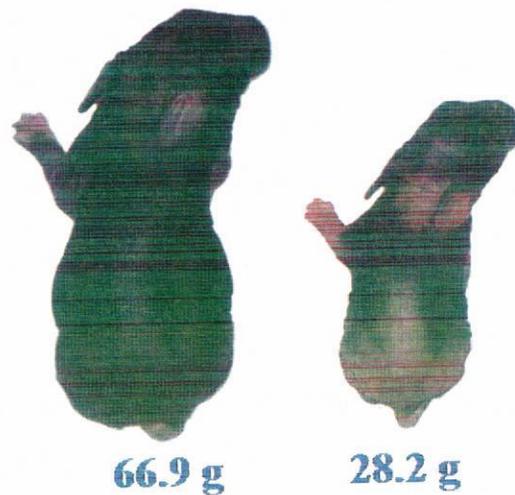


Figura 3. Diferencia en peso de dos crías, la más pesada y la más ligera de la misma camada de 11 crías al día del nacimiento.

La mayor cantidad de leche la obtienen durante el segundo minuto de amamantamiento y los pezones medios son los más productivos. Las crías más pesadas pasan más tiempo sujetadas a los pezones y consecuentemente ingieren mayor cantidad de leche. Las crías no compiten agresivamente por los pezones, en cambio muestran competencia por acaparamiento. Aparentemente las crías más pesadas no tienen mejor desarrollo locomotor comparadas con sus hermanos más ligeros por lo que la masa corporal parece ser el factor principal que les

confiere ventajas durante la competencia por la leche materna (Mendoza 2003; Bautista *et al.* 2005; Muciño en preparación).

Agrupamiento dentro del nido. Las crías también obtienen beneficios con la presencia de hermanos tales como el aumento de la estimulación sensorial (Alberts y Cramer 1988; Nicolás 2006) y un ambiente térmicamente más favorable para su crecimiento y sobrevivencia. Las crías se agrupan dentro del nido como una primera forma de interacción entre ellas (Bautista *et al.* 2003; en prensa).

Bautista *et al.* (2003) demostraron que la presencia de los hermanos beneficia el crecimiento y sobrevivencia de los individuos de la camada, en parte a través del calor y aislamiento que reciben las crías de sus hermanos. De igual forma, Bautista (2005) y Bautista *et al.* (en prensa), demostraron que las crías de mayor peso intracamada tienen posiciones centrales dentro del agrupamiento en comparación con las ligeras que se mantienen más tiempo en la periferia o separadas del grupo.

Así, en el conejo europeo ¿Pueden las diferencias en el peso corporal y la competencia por la leche entre crías de la misma camada estar asociadas con jerarquías de dominancia en la edad adulta?

2.3 Jerarquía de dominancia social en conejos adultos

Cada grupo de conejos posee un territorio y una jerarquía de dominancia social lineal, como resultado de interacciones agresivas entre sus miembros. La jerarquía de dominancia se establece tanto en machos como en hembras (von Holst *et al.* 1999; 2002). Esta es establecida al inicio de la estación reproductiva y mantenida mediante intensas peleas. Terminando el tiempo de reproducción la dominancia disminuye y casi desaparece, momento en el que llegan nuevos individuos generalmente jóvenes para integrarse al grupo, el nuevo reacomodo de jerarquía social comienza en la nueva estación implicando nuevas peleas (Mykytowycz 1964).

Los individuos con altos rangos dentro de la jerarquía de dominancia tienen beneficios sobre los subordinados. Las hembras y machos de alto rango tienen mayor tiempo de vida reproductiva que los subordinados, son los más pesados y presentan bajos niveles de estrés social (Mykytowycz 1964; von Holst *et al.* 1999; 2002). Además, las hembras dominantes tienen acceso a los mejores sitios de anidación (von Holst *et al.* 1999). Sin embargo, los machos gastan gran parte de su tiempo moviéndose en el territorio del grupo y defendiéndolo de intrusos (Mykytowycz 1965; Hayes *et al.* 2002). Se sabe que cuando un macho pierde su posición dentro de la jerarquía de dominancia del grupo social, esta se rompe temporalmente y todos los machos tratan de mejorar su posición dentro del grupo. Generalmente el segundo individuo en la jerarquía alcanza la posición alfa, cuando el macho es regresado al grupo vuelve a pelear por el liderazgo (Mykytowycz 1964).

2.4 Comunicación química en conejos

En conejos adultos, la dominancia social de los individuos depende esencialmente de la comunicación, principalmente de la información transmitida entre individuos por medio de señales químicas provenientes de orina, heces y de glándulas subcutáneas especializadas (inguinales, anales y del mentón) localizadas a lo largo del cuerpo. Las secreciones de estas glándulas contienen feromonas emitidas en el ambiente o depositadas sobre sustratos por medio de conductas de marcaje específicas o estereotipadas, modificando la fisiología y conducta de los coespecíficos dentro y fuera de su grupo, estableciendo jerarquías de dominancia, territorialidad e identificando estatus reproductivo (Mykytowycz 1970; Mykytowycz *et al.* 1976; Arteagá *et al.* 2007). En el conejo europeo las superficies que no pueden ser marcadas con orina y heces son marcadas con la secreción de glándulas submandibulares por medio de la conducta estereotipada específica de marcaje por frotamiento del mentón.

La conducta de marcaje por frotamiento del mentón inicia en la pubertad y la presentan tanto machos como hembras en un patrón similar en vida silvestre y en laboratorio (Mykytowycz 1970; González-Mariscal *et al.* 1992; Hudson y

Vodermayer 1992; Martínez-Gómez *et al.* 1997). Esta consiste en que el conejo frota la barbilla sobre los objetos de su entorno (hierbas, hojas, postes, entradas de madrigueras, otros conejos, comida, heces, etc.) para depositar sobre ellos la secreción de las glándulas submandibulares (Mykytowycz 1962; 1965; 1968; González-Mariscal *et al.* 1992). Las características visuales, la localización de objetos y la presencia de marcas de otros coespecíficos determinan el lugar del marcaje (Black-Cleworth y Verberne 1975; Hudson y Vodermayer 1992; Martínez-Gómez *et al.* 1997).

En machos y hembras esta conducta es indicador de dominancia social. En hembras también es un indicador de estro (Soares y Diamond 1982; Hudson y Vodermayer 1992), la frecuencia de marcaje disminuye bruscamente después del apareamiento y permanece en niveles bajos durante la gestación (Hudson *et al.* 1990; González-Mariscal *et al.* 1990). En machos está relacionada con el establecimiento, delimitación y mantenimiento del territorio, estatus social y éxito reproductivo (Mykytowycz 1962; 1965). Esta conducta es regulada por hormonas gonadales como estrógenos y testosterona. Se ha determinado que cuando hembras y machos son gonadectomizados la conducta disminuye significativamente y se restablece cuando se administran hormonas sexuales exógenas (Mykytowycz 1965; Hudson *et al.* 1990; Chirino *et al.* 1993; González-Mariscal *et al.* 1993; Martínez-Gómez *et al.* 1997).

Existen marcadas diferencias individuales en la frecuencia de marcaje, algunos conejos pueden tener una frecuencia alta (100 ó más en 10 min) en comparación con otros (unas 20 en 10 min; Black-Cleworth y Verberne 1975; González-Mariscal *et al.* 1990; Hudson y Vodermayer 1992; Martínez-Gómez *et al.* 1997; Arteaga *et al.* enviado; Arteaga en proceso). Los machos dominantes en un grupo social realizan un número de marcas mayor en comparación con los machos subordinados y marcan con mayor frecuencia un sustrato recién marcado que otro sin marcar (Mykytowycz 1964, 1965; Black-Cleworth y Verberne 1975). Se ha mostrado que los machos dominantes marcan con el mentón primordialmente en el centro y límites del territorio de cada grupo social (Hayes *et al.* 2002). Las hembras pueden responder marcando con mayor frecuencia un

objeto previamente impregnado con la secreción de las glándulas submandibulares de un macho en comparación con un objeto marcado por otro macho (Hudson y Vodermyer 1992; Martínez-Gómez *et al.* 1997; Arteaga en proceso;). Es posible que la frecuencia de marcaje esté relacionada con el tamaño de las glándulas (Mykytowycz 1964) y también en conejos de laboratorio con la dominancia (Arteaga *et al.* enviado; Arteaga en proceso).

3. OBJETIVO GENERAL

Determinar si en el conejo europeo la posición en la jerarquía de peso postnatal intracamada está relacionada con indicadores de dominancia en la edad adulta.

4. HIPÓTESIS

En el conejo europeo la jerarquía de peso dentro de la misma camada en la edad temprana está relacionada positivamente con indicadores de dominancia en la edad adulta.

5. PREDICCIONES

Predestete

1. El peso al nacimiento se correlacionará positivamente con la cantidad de leche ingerida, tasa de crecimiento y el peso al destete.

Edad adulta

2. Habrá diferencias individuales estables en la frecuencia de marcaje por frotamiento del mentón en machos y hembras adultos.
3. Habrá diferencias individuales estables en el número de confrontaciones ganadas entre pares de machos y pares de hembras de la misma camada.
4. La frecuencia de marcaje del mentón se correlacionará positivamente con el número de confrontaciones ganadas (indicadores de dominancia).

5. En ambos sexos, la posición en la jerarquía de peso durante el desarrollo temprano se correlacionará positivamente con la frecuencia de marcaje del mentón en la edad adulta.
6. En ambos sexos, la posición en la jerarquía de peso durante el desarrollo temprano se correlacionará positivamente con el número de confrontaciones ganadas en la edad adulta.

6. MÉTODOS

6.1 Animales

Se utilizaron siete camadas con un mínimo de ocho crías cada una, obtenidas de conejas de la raza chinchilla de entre ocho y trece meses de edad. Las conejas fueron criadas en el bioterio del Centro Tlaxcala de Biología de la Conducta en la Universidad Autónoma de Tlaxcala. Los experimentos se realizaron entre septiembre 2004 y agosto 2006.

Las conejas fueron mantenidas en jaulas individuales de acero inoxidable de 90 x 60 x 40 (altura) cm, bajo luz fluorescente con un ciclo luz/oscuridad 16/8 hrs, que corresponde aproximadamente a las condiciones en la temporada de reproducción del conejo silvestre en Europa (Hudson y Distel 1990). Se les administró alimento comercial para conejo (Conejina de Purina®) y agua *ad libitum*. Las hembras se aparearon con uno de siete machos diferentes. Para ello, se colocaron individualmente dentro de una arena de 1 m de diámetro con 40 cm de altura de malla de alambre. Dos días antes del parto se colocó dentro de la jaula de cada una las conejas una caja de madera (caja nido, 40 x 45 x 10 cm) con paja para que construyeran el nido para sus crías.

6.2 Procedimiento

6.2.1 Predestete

De las siete camadas nacieron 64 crías vivas (29 machos y 35 hembras) y cinco muertas (dos machos y tres hembras). Hasta el día 25 (día del destete) sobrevivieron 56 crías (25 machos y 31 hembras) y murieron ocho (tres machos y cinco hembras), durante el periodo postdestete sobrevivieron 48 individuos (24 machos y 24 hembras) y murieron ocho (cuatro machos y cuatro hembras) y hasta la edad adulta sobrevivieron 47 individuos (23 machos y 24 hembras) y murió un macho. Para el análisis estadístico se incluyeron únicamente los 47 individuos sobrevivientes hasta la edad adulta. Las 13 crías que murieron al nacimiento y

durante el periodo predestete (día 0 al 25) fueron sexadas a través de una incisión abdominal e inspección de gónadas.

Se consideró como el día 0 al día del parto, aquel en el que amanecían los neonatos en la caja nido. Ese mismo día cada una de las crías de cada camada se pesó en una balanza digital (Ohaus[®], modelo Scout Pro SP2001) y para su identificación individual se le pintó un número en su vientre y oreja con un plumón de tinta no tóxica. Posteriormente fueron regresadas a la caja nido y ésta se introdujo en la jaula de la madre en donde permaneció hasta el siguiente día, permitiéndoles así succionar una vez sin ninguna interferencia humana. En el día 1 cada cría se pesó, sus respectivos números fueron repintados y luego se regresaron a su caja nido la cual se colocó fuera de la jaula de la madre, pero en el mismo bioterio. Ahí se dejó hasta el día 25 postnatal. Para mantener cobijadas a las crías la caja nido se mantuvo tapada con una franela.

Durante los días postnatales 2 al 10, a las 1130 hrs cada una de las crías se sacó de la caja nido y se le indujo a que orinara frotando suavemente la región anogenital con el dedo índice, se pesó en la balanza y se regresó a la caja. Debido a que la mayoría de las crías orinan justo cuando están succionando la leche, el inducir las a que orinen antes de llevarlas a alimentarse, nos permitió tener una medida más exacta de la cantidad (peso con una resolución de 0.5 gramos) de leche ingerida. A las 1200 hrs la caja nido se llevó a la jaula de la madre para el amamantamiento. La caja se retiró en el momento en que la madre saltó fuera de ella y nuevamente se pesó a cada una de las crías (Fig. 4).

Del día 10 al 25 se siguió el mismo procedimiento con excepción de que ya no se indujo a las crías a que orinaran, ya que es difícil lograrlo después del día 10. Posteriormente todos los animales, tanto machos como hembras, fueron alojados en jaulas individuales (Fig. 5).

- 7 camadas / ≥ 8 crías
- Diariamente: días postnatales 2 al 25
- En el día 25 fueron sexadas y separadas las crías

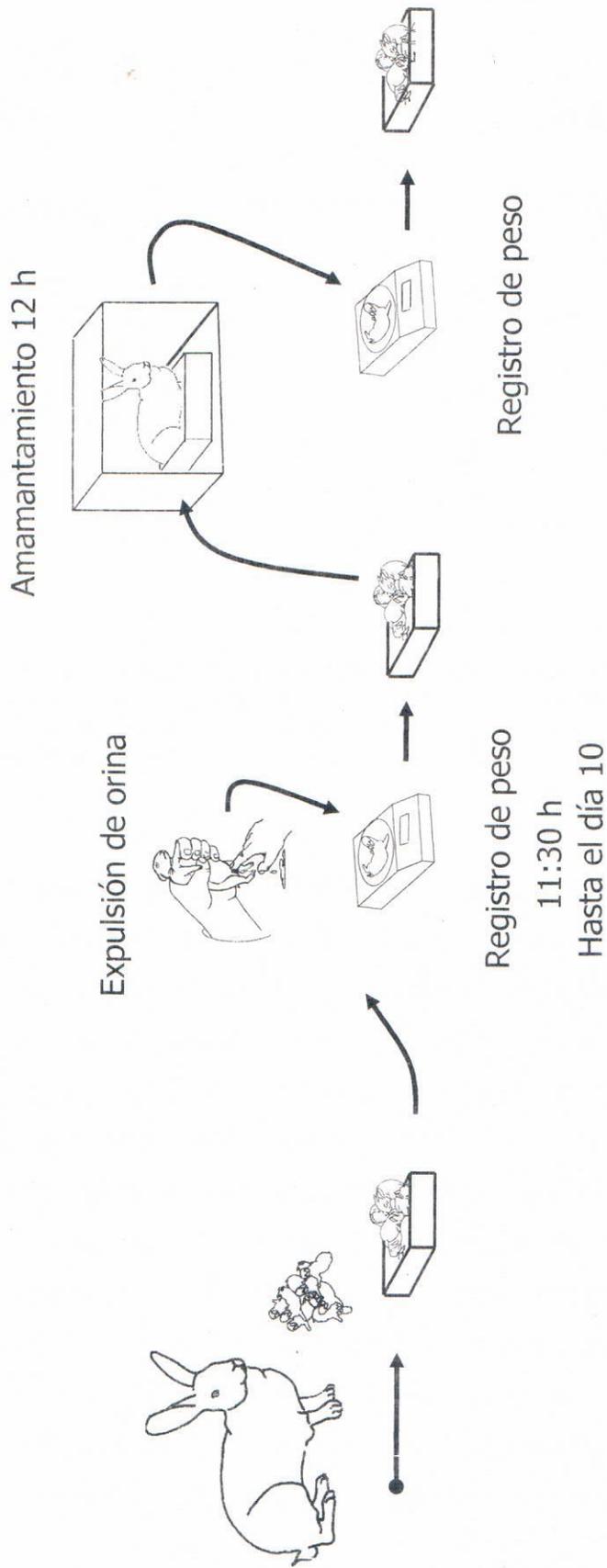
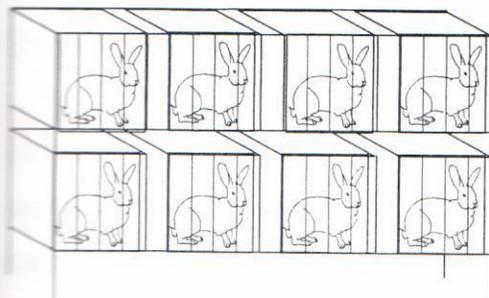


Figura 4. Procedimiento diario durante el predestete (día 1 al día 25) mediante el cual se obtuvieron los pesos de las crías antes y después del amamantamiento. El día 0 fue el día de nacimiento. El día 1 fue la separación de las crías de la madre. Del día 2 al 10 se indujo la expulsión de orina en las crías. Del día 11 al 25, dado que cada día que pasa es más difícil, ya no se indujo la expulsión de la orina. En el día 25 fueron destetadas, sexadas y mantenidas en jaulas individuales.

• Destete (día 25)

Jaulas individuales



• Día 130 (aprox.)

Apareamiento

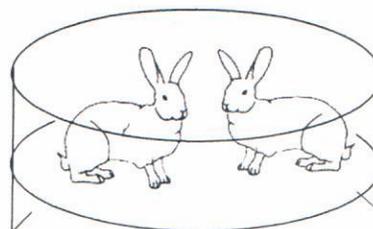


Figura 5. Procedimiento postdestete. Mantenimiento de los animales en el bioterio a condiciones controladas (ciclo luz/obscuridad 16/8, 150 g de alimento diario y a una temperatura de 22 ± 3 °C) para su crecimiento. Apareamiento de cada uno de los animales tanto machos como hembras a los 126 días de edad aproximadamente.

Análisis de datos. Para la etapa predestete se utilizaron los datos de 64 crías nacidas vivas para analizar el peso al nacimiento, crecimiento, sobrevivencia y mortalidad, cuya estadística descriptiva se presenta con medias y desviación estándar. Para analizar la ingestión de leche, aumento de peso e índice de conversión de leche a biomasa se utilizaron los datos del día 2 al 25 (del inicio al fin del amamantamiento en experimentación).

La ingestión de leche durante cada alimentación se calculó sustrayendo el peso prealimentación de cada cría de su peso postalimentación. El aumento de peso diario de cada cría se calculó sustrayendo el peso prealimentación del día $t-1$ de su peso prealimentación del día t . Para analizar la conversión de leche a biomasa se usó un índice de eficiencia de conversión de leche a biomasa (C) para la leche ingerida durante t días: $C_t = \text{aumento en (prealimentación) peso durante } t+1 \text{ días} / \text{peso de la leche ingerida durante } t \text{ días}$ (Drummond *et al.* 2000).

Para analizar la cantidad de leche ingerida, el crecimiento y el peso al destete, solo se incluyeron los datos de las 47 crías que sobrevivieron hasta el final del experimento cuando fueron adultos. Para evitar pseudoreplicación de los datos y para normalizarlos por los diferentes tamaños de camada, éstos se convirtieron a rangos percentiles intracamada cuando se utilizaron correlaciones (no paramétricas de Spearman).

Para determinar la jerarquía de peso intracamada se obtuvo el rango percentil intracamada diario del día 0 (nacimiento) al día 25 (destete), posteriormente se obtuvo la mediana de los 26 rangos percentiles intracamada de cada uno de los 47 individuos que sobrevivieron hasta la edad adulta. Una vez obtenida la jerarquía de peso predestete, ésta se correlacionó con las otras variables de interés en tres diferente periodos: la primera semana posnatal, la más crítica para la sobrevivencia de las crías (día 2 al 7; Drummond *et al.* 2000; Coureaud *et al.* 2000a, b; Bautista *et al.* 2003), la segunda semana (día 8 al 15), y el último periodo (día 16 al 25).

Dado que en previos trabajos (Drummond *et al.* 2000; Bautista *et al.* 2003; en prensa) no encontramos diferencias en relación al sexo en ninguna de las variables investigadas, en este estudio los datos de machos y hembras están combinados en todos los análisis de la etapa predestete.

Todos los análisis fueron de dos colas, con un nivel de significancia de 0.05 y se realizaron en el programa GraphPad Prism 5 (GraphPad Software Inc.) y en el programa Statistica 7.1 (Stat-Soft).

6.2.2 Destete y posdestete

En el día 25 (día del destete), todos los individuos fueron retirados de la caja nido y colocados en jaulas individuales de acero inoxidable, alojándolos ahí hasta finalizar las pruebas de marcaje y confrontaciones cuando fueron adultos. Las jaulas fueron mantenidas en cuartos con temperatura de 22 ± 3 °C y con ciclo luz/oscuridad 16/8 horas. A los animales se les proporcionó diariamente 150 g de alimento comercial para conejo (Conejina de Purina®) y agua *ad libitum*. Cada semana se pesó a cada uno de los individuos hasta el inicio de las pruebas

conductuales en la edad adulta. En este periodo murieron ocho conejos, cuatro machos y cuatro hembras (Tabla 1).

A los 40 días de edad los conejos fueron tatuados, en la oreja derecha se les colocó el número de identificación individual y fecha de nacimiento, en la oreja izquierda el número de identificación de los padres.

6.2.3 Edad adulta

Los experimentos de esta etapa se realizaron con 47 individuos sobrevivientes de las siete camadas. Cuando éstos alcanzaron la madurez sexual (130 días de edad aproximadamente) fueron apareados con otros individuos de la colonia para tener la certeza de su madurez sexual. Para ello la pareja se colocó dentro de una arena de observación (arena metálica circular de 1 m de diámetro y 40 cm de alto, Hudson *et al.* 1990; Martínez-Gómez *et al.* 1997). En el caso de las hembras, se esperó un periodo de 55 días \pm 2 correspondiente a la gestación y periodo de amamantamiento de las crías resultantes del apareamiento, antes de comenzar con las pruebas conductuales (ver adelante).

La secuencia de pruebas conductuales de marcaje por frotamiento del mentón y confrontación entre pares de machos o hembras, iniciaron cuando los animales tenían entre 161 y 170 días de edad. En una báscula TORINO[®], modelo ligera se pesó a cada uno de los sujetos dos veces en la semana durante la etapa de habituación, y en cada una de las etapas de marcaje y confrontaciones (ver Fig. 6).

Habitación de los sujetos a la arena de observación. Antes de iniciar con las pruebas de marcaje por frotamiento del mentón y confrontaciones, los sujetos se habituaron a la arena de prueba. Cada sujeto se colocó dentro de la arena durante 10 minutos por cinco días (Fig. 6).

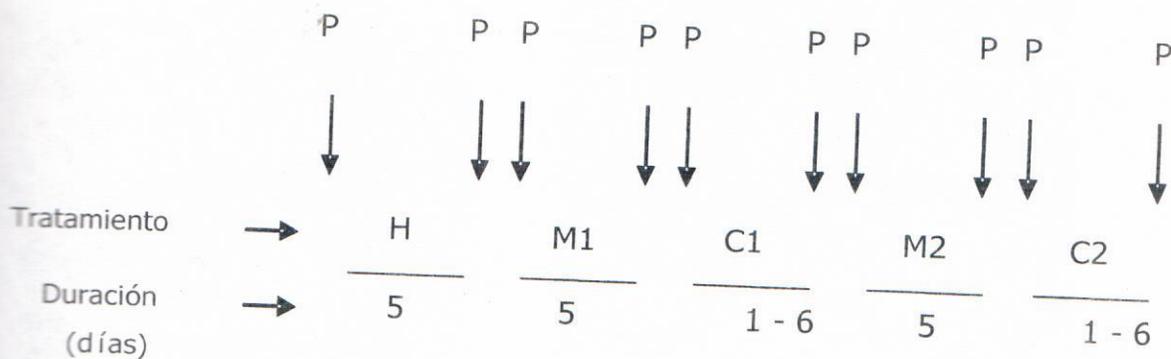


Figura 6. Secuencia temporal de pruebas. P) Registro de peso corporal; H) Habitación de los individuos a la arena de observación por 10 minutos diarios cada uno; M) Pruebas de marcaje por frotamiento del mentón (10 minutos diarios cada uno); C) Pruebas de confrontación entre pares de hermanos (macho-macho y hembra-hembra; 10 minutos). Entre cada bloque de pruebas conductuales hubo al menos dos días sin prueba.

Pruebas de marcaje por frotamiento del mentón. Se colocó a cada uno de los individuos (47 animales/ 7 camadas) dentro de la arena de prueba que contenía tres bloques de ladrillos limpios, cada uno de 15 cm de alto colocados en forma de triángulo con una separación de 0.5 m entre cada uno (Hudson *et al.* 1990, Hudson & Vodermayer 1992; Martínez-Gómez *et al.* 1997; Arteaga 2002; Arteaga *et al.* enviado; Fig 7). Las pruebas consistieron en registrar durante 10 minutos el número de veces que el sujeto frotaba su barbilla sobre cada uno de los bloques y la arena. Una vez que el sujeto era colocado en el centro de la arena iniciaba el tiempo de observación. Se realizaron dos repeticiones de pruebas conductuales de marcaje (M1 y M2), cada replicación de cinco días (Fig. 6). Las pruebas se alternaron un día por la mañana (entre 1100 y 1400 h) y al siguiente por la tarde (entre 1500 y 2000 h). Las pruebas se grabaron en video, se digitalizaron y analizaron en la pantalla de una computadora con el programa NOLDUS OBSERVER XT versión 6.0 para obtener la frecuencia de marcaje por frotamiento del mentón de cada uno de individuos.

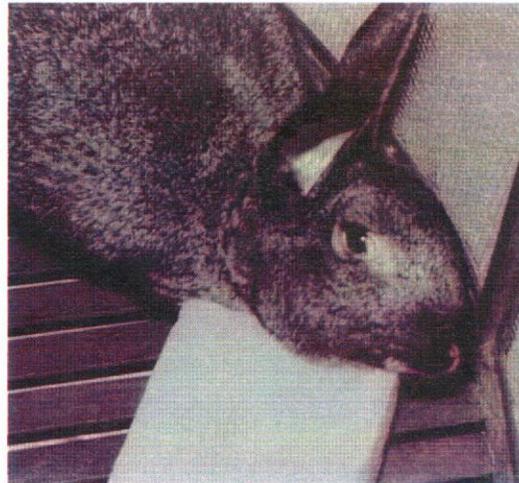


Figura 7. Despliegue de la conducta de marcaje por frotamiento del mentón en el conejo, dentro de la arena de prueba (izquierda). Acercamiento de un conejo adulto en el momento que está frotando su mentón sobre un ladrillo dentro de la arena.

Pruebas de confrontación entre pares de machos y pares de hembras. Utilizando la misma arena metálica, se estableció una jerarquía de dominancia intrasexo entre los sujetos dentro de cada camada por medio de confrontaciones entre pares de machos o pares de hembras, “*todos contra todos*” o “*todas contra todas*”. Los pares de machos o pares de hembras se asignaron a cada día de prueba en forma pseudoaleatoria, ya que, para evitar su agotamiento, un individuo sólo podía participar en las pruebas una vez al día. En cada sesión los animales se registraron durante 10 minutos y se grabaron en video para su análisis. Los videos se digitalizaron y se analizaron en la pantalla de una computadora con el programa NOLDUS OBSERVER XT versión 6.0.

En cada confrontación se registró la frecuencia de montas de un sujeto sobre el otro (Black-Cleworth & Verberne 1975; Fig. 8), aquel sujeto que ejecutara más montas en cada confrontación, era el sujeto que ganaba la confrontación. Se asumió que el sujeto (macho o hembra) dominante era aquel que tuviera el rango percentil intrasexo-intracamada de confrontaciones ganadas más alto, ya que en el conejo como en otras especies de mamíferos, por ejemplo macacos y lobos, tal interacción intrasexual es considerada como indicador de dominancia (Drickamer 1974; Reinhardt *et al.* 1986)

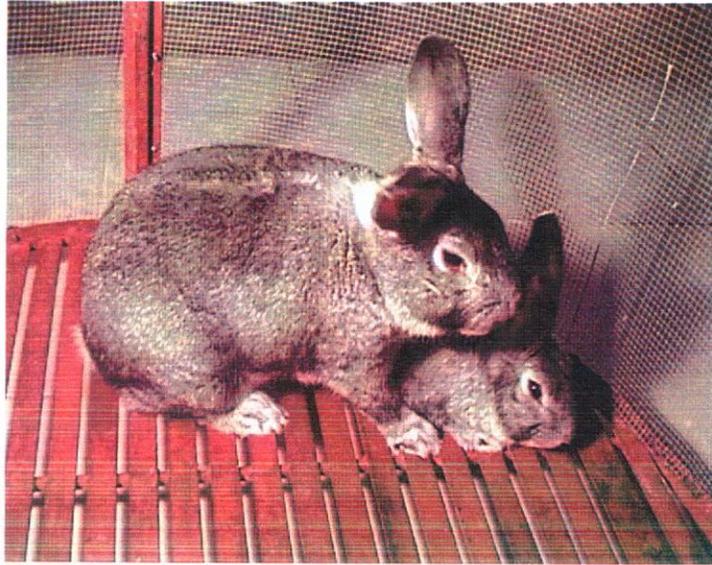


Figura 8. Conducta de monta durante una prueba conductual de confrontaciones entre dos individuos del mismo sexo, en este caso, entre dos machos. Se consideró la conducta de monta como evidencia de dominancia.

En la camada 1 ($n=3$ machos, $n=3$ hembras), cada macho se confrontó dos veces por cada una de las dos etapas (Fig. 6) con los dos machos de la misma camada. De la misma forma, cada hembra se confrontó dos veces por cada una de las dos etapas con las hembras de la misma camada. Esto significa que en la camada 2 ($n=1$ macho, $n=6$ hembras) cada hembra participó cinco veces, pero en el caso del macho como solo era un individuo no participó en pruebas de confrontación. En la camada 3 ($n=3$ machos, $n=2$ hembras) los machos participaron dos veces por etapa y las hembras una vez. En el caso de la camada 4 ($n=4$ machos, $n=4$ hembras) tanto machos como hembras se confrontaron tres veces por etapa cada uno. En la camada 5 ($n=3$ machos, $n=6$ hembras) los machos participaron dos veces y las hembras cinco veces por etapa. En la camada 6 ($n=6$ machos, $n=1$ hembra) los machos participaron cinco veces por etapa y la hembra no participó. Finalmente, en la camada 7 ($n=3$ machos, $n=2$ hembras) los machos se confrontaron dos veces por etapa y las hembras solo una vez (Tabla 1).

Tabla 1. Número de machos y hembras sobrevivientes por camada usados en las pruebas de confrontaciones entre individuos del mismo sexo y la misma camada en la edad adulta.

Camada	No. de sobrevivientes	No. de confrontaciones por camada (C1 + C2)	No. total de confrontaciones por camada (C1 +C2)
	♂,♀	♂,♀	♂,♀
1	3,3	2,2	4,4
2	1,6	0,5	0,10
3	3,2	2,1	4,2
4	4,4	3,3	6,6
5	3,6	2,5	4,10
6	6,1	5,0	10,0
7	3,2	2,1	4,2
Total	23, 24		

Análisis de datos. Debido a que los datos conductuales fueron frecuencias y por lo tanto no cumplían con los supuestos de las pruebas estadísticas paramétricas, se analizaron con pruebas no paramétricas. Para la evaluación de las conductas de marcaje por frotamiento del mentón y confrontaciones se incluyen los datos de 47 animales sobrevivientes hasta la edad adulta. Consistente con el diseño experimental de la edad adulta, para encontrar relación entre la frecuencia de marcaje por frotamiento del mentón y las confrontaciones, los análisis de correlación fueron intrasexo-intracamada. De estos análisis se excluyeron los datos del macho y la hembra que fueron únicos en su camada y que por lo tanto no tuvieron contrincantes. También se eliminaron los datos de tres machos de la camada 7 que empataron en las pruebas de confrontación y por lo tanto no produjeron datos de "confrontaciones ganadas", y los de dos hembras de esa misma camada que nunca ejecutaron montas.

Los valores dentro de las camadas, o dentro de machos y hembras de las camadas cuando fue el caso, fueron convertidos a rangos percentiles para poder comparar camadas de diferentes tamaños y para evitar pseudoreplicas por la dependencia de los datos.

Se utilizó el programa GraphPad Prism 5 (GraphPad Software Inc). Las pruebas fueron de dos colas, excepto para las correlaciones entre las diferentes variables ya que *a priori* establecimos la dirección de los resultados basándonos en hallazgos previos reportados en Arteaga *et al.* (enviado). Se consideró una $p < 0.05$ como valor de significación.

7. RESULTADOS

7.1 Predestete

7.1.1 Parto y peso al nacimiento

Antes del parto, seis de las siete hembras en experimentación formaron nidos dentro de la caja de madera con la paja que se les colocó y pelo que ellas mismas se quitaron, solo uno de ellas formó su nido con la paja y poco pelo. En el momento del parto una de las siete hembras parió tres crías fuera de la caja nido (una de ellas se encontró muerta) y 8 dentro de ella.

Las 7 hembras parieron en total a 64 crías vivas (29 machos, 35 hembras) y cinco crías muertas (dos machos, tres hembras), las crías vivas pesaron entre 34.5 y 75.2 g (\bar{x} 54.10 \pm 9.51 DE; Tabla 3). Las diferencias en el peso al nacimiento fueron grandes en el caso de la camada 7, por ejemplo, la cría más pesada tuvo casi el doble de peso que la cría más ligera (Tabla 2).

Tabla 2. Características de las camadas al nacimiento.

Camada	No. de crías al día 0	sexo $\text{♂}, \text{♀}$	Peso (g)	Peso (g)	
	vivas/muertas		$\bar{x} \pm \text{DE}$	min-max	diferencia
1	8/0	1,7	60.1 \pm 7.9	48.1 - 70.3	22.2
2	8/0	3,5	64.5 \pm 7.5	52.4 - 75.2	22.8
3	9/0	3,6	56.7 \pm 9.7	42 - 64.3	22.3
4	9/0	5,4	54.2 \pm 6.6	44.6 - 69.7	25.1
5	10/1	4,7	44.2 \pm 6.2	36.2 - 52.1	15.9
6	8/4	8,2*	47.1 \pm 8.7	35.7 - 57.2	21.5
7	12/0	5,7	52.8 \pm 5.0	34.5 - 62	27.5
Total	64/5	29,40	53.9 \pm 9.53		22.4 \pm 3.57

*Nota: En la camada 6 no se pudo determinar el sexo de dos crías que nacieron muertas.

7.1.2 Mortalidad y crecimiento de las crías sobrevivientes

En total, 56 crías sobrevivieron hasta el día 25, el 87.5%. El 75 % de las muertes ocurrió en la primera semana de vida postnatal y ocurrió en 6 de 7 camadas. Las crías que murieron fueron encontradas en la caja nido y mostraron bajo peso al nacimiento excluyendo a una cría que murió aplastada por su madre. Una prueba de signos mostró que el peso de las crías muertas (una cría elegida aleatoriamente en la única camada donde hubo más de una cría muerta antes del día 25) fue significativamente más bajo que el peso promedio de sus hermanas sobrevivientes (prueba de signos: $n = 6$, $p = 0.04$; Tabla 3).

Tabla 3. Mortalidad. Número de crías muertas, el día del deceso y la comparación entre el peso de la cría muerta y el peso promedio de las crías sobrevivientes (hermanos) intracamada.

Camada	No. de crías al día 0	No. de crías muertas	Día del deceso	Peso de la cría muerta (g)	Peso de hermanos sobrevivientes (g)
	♂,♀	♂,♀	♂,♀		
1	3 / 6	0 / 1	4	35.4	68.3 ± 8.1
2	1 / 7	0 / 0	-	-	-
3	7 / 5	1 / 2	4	30.4	57.5 ± 10.9
3			11	68.5	118.3 ± 19.3
3			12	167.7*	124.2 ± 24.9
4	5 / 4	1 / 0	4	50.3	60.6 ± 4.5
5	6 / 4	1 / 0	1	36.7	48.2 ± 8.3
6	6 / 2	1 / 0	7	40.2	70.2 ± 8.7
7	3 / 5	0 / 1	2	58	60.2 ± 6.9
Total	31 / 33	4 / 4			

*Nota: Murió aplastado por su madre.

Consistente con hallazgos previos en nuestro laboratorio (Drummond *et al.* 2000; Bautista *et al.* 2005; Nicolás 2006), el peso en el día 0 (nacimiento) de las 47 crías sobrevivientes hasta la etapa adulta estuvo correlacionado positivamente con su peso en el día 25 (destete; correlación del coeficiente de Spearman: $r_s = 0.48$, $n = 47$, $p = 0.0006$; Fig. 9).

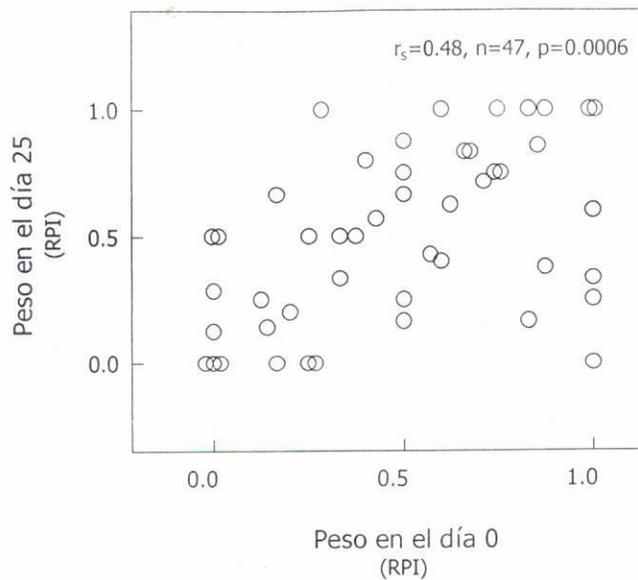


Figura 9. Correlación (coeficiente de Spearman) entre el rango percentil intracamada (RPI) del peso al nacimiento (día 0) y el rango percentil (RPI) del peso al destete (día 25). Cada punto representa una cría de las 47 sobrevivientes a la edad adulta de las siete camadas.

7.1.3 Ingestión de leche e índice de conversión

De las siete camadas, las 47 crías sobrevivientes hasta la edad adulta tuvieron una ingesta de leche en el periodo del día 2 al 7 entre 41.6 y 146.4 g (\bar{x} 85.1 \pm 23.7 DE), del día 8 al 15 entre 78.6 y 234.6 g (\bar{x} 161.1 \pm 38.9 DE) y del día 16 al 25 entre 127.1 y 277.3 g (\bar{x} 208.6 \pm 37.9 DE).

La cantidad de leche ingerida por las crías en el periodo del día 2 al 7 se correlacionó positivamente con el peso al día 0 (nacimiento; correlación del coeficiente de Spearman: $r_s = 0.32$, $n = 47$, $p = 0.03$). El mismo resultado se encontró para los periodos del día 8 al 15 y del día 16 al 25 ($r_s = 0.26$, $n = 47$, $p = 0.04$; $r_s = 0.43$, $n = 47$, $p = 0.001$, respectivamente; Fig. 10). Por otro lado, los resultados nos muestran que hay una correlación positiva entre la cantidad de leche que ingirieron las crías y su aumento de peso en los tres periodos (del día 2 al 7, 8 al 15 y 16 al 25; correlación del coeficiente de Spearman: $r_s = 0.75$, $n = 47$, $p < 0.0001$; $r_s = 0.53$, $n = 47$, $p = 0.0001$; $r_s = 0.76$, $n = 47$, $p < 0.0001$, respectivamente; Fig. 11).

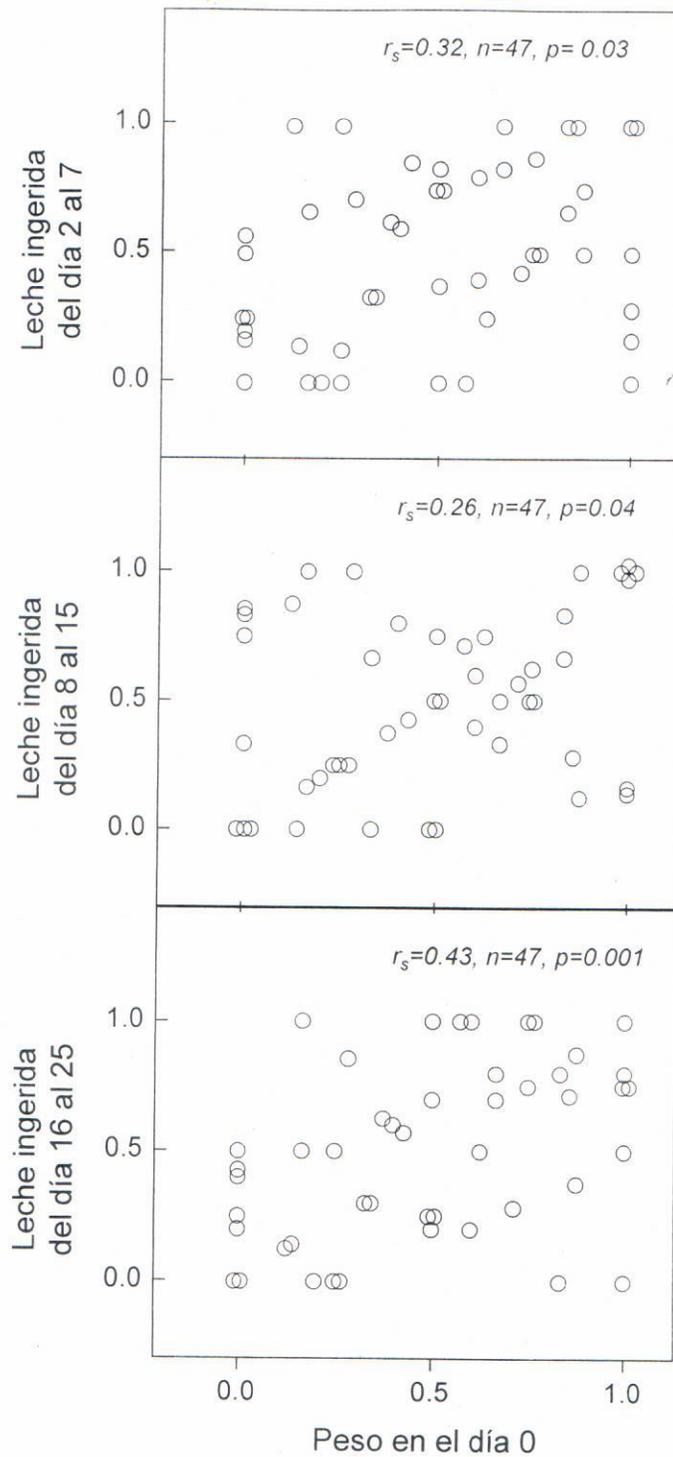


Figura 10. Correlación (coeficiente de Spearman) entre el rango percentil intracamada del peso al nacimiento (día 0) y el rango percentil intracamada de la ingesta de leche en tres periodos (del día 2 al 7, 8 al 15 y 16 al 25). Cada punto representa una cría de las 47 sobrevivientes a la edad adulta de las siete camadas.

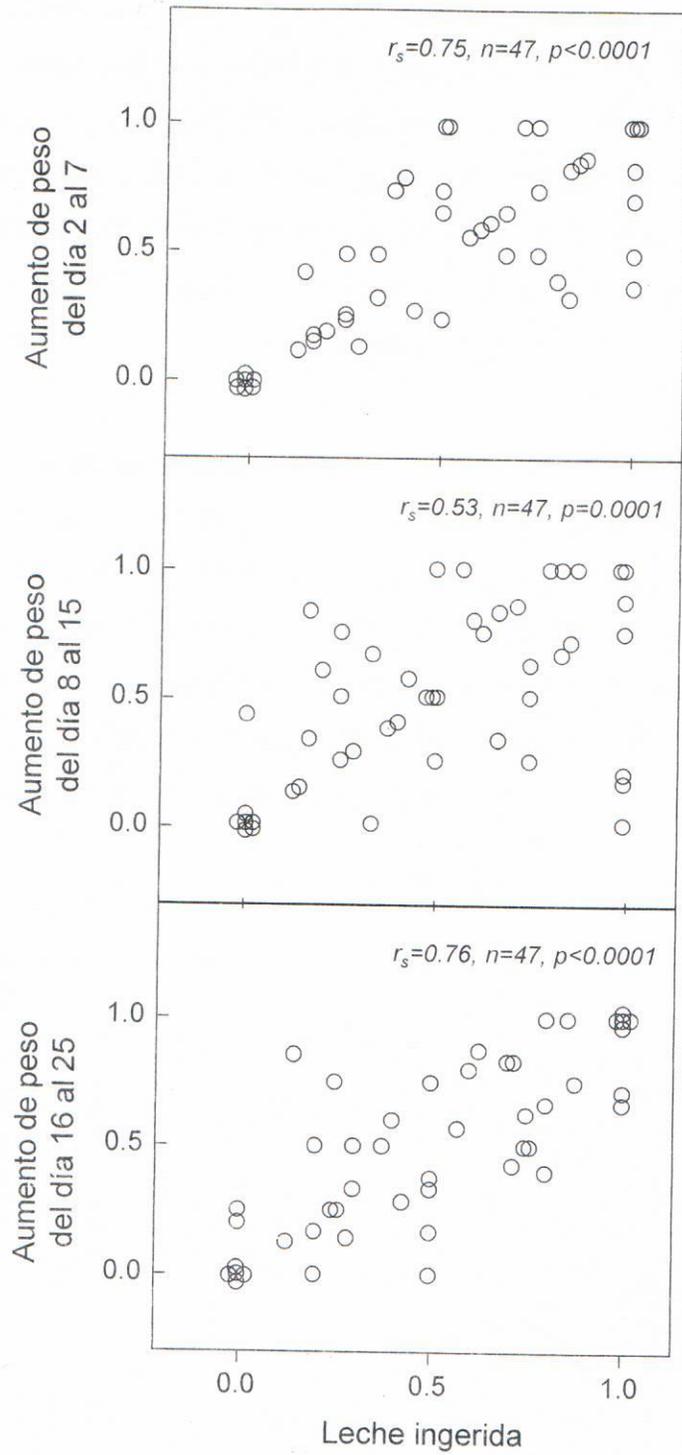


Figura 11. Correlación (coeficiente de Spearman) entre el rango percentil intracamada entre el aumento de peso y el rango percentil intracamada de la leche ingerida en tres periodos (del día 2 al 7, 8 al 15 y 16 al 25). Cada punto representa una cría de las 47 sobrevivientes a la edad adulta de las siete camadas.

Con respecto al índice de conversión de leche a biomasa, las 47 crías sobrevivientes hasta la edad adulta, en el periodo del día 2 al 7 tuvieron un índice de conversión entre 0.476 y 0.691 (\bar{x} 0.616 \pm 0.048 DE), del día 8 al 15 entre 0.139 y 0.638 (\bar{x} 0.526 \pm 0.078 DE) y del día 16 al 25 entre 0.255 y 0.586 (\bar{x} 0.453 \pm 0.064 DE). Por otro lado, encontramos que la ingesta de leche de las crías no correlacionó con el índice de conversión de leche a biomasa en ninguno de los tres periodos (día 2 al 7, 8 al 15 y 16 al 25; $r_s = 0.16$, $n = 47$, $p = 26$; $r_s = 0.06$, $n = 47$, $p = 0.66$; $r_s = 0.19$, $n = 47$, $p = 0.18$, respectivamente).

7.1.4 Jerarquía de peso intracamada

La jerarquía de peso intracamada (mediana del rango percentil intracamada diario del día 1 al 25 cada individuo) correlacionó positivamente con el peso en el día 0 ($r_s = 0.66$, $n = 47$, $p < 0.0001$; Fig. 12). De igual forma, la jerarquía de peso intracamada correlacionó positivamente con la ingestión de leche del día 2 al 7 ($r_s = 0.68$, $n = 47$, $p < 0.0001$), del día 8 al 15 ($r_s = 0.46$, $n = 47$, $p = 0.0009$) y del día 16 al 25 ($r_s = 0.63$, $n = 47$, $p < 0.0001$; Fig. 13).

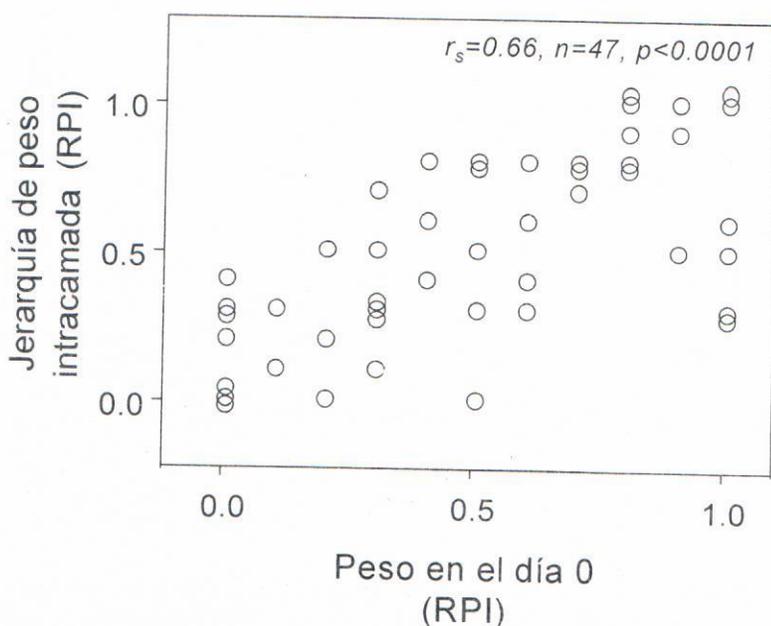


Figura 12. Correlación (coeficiente de Spearman) entre el rango percentil intracamada (RPI) de peso al nacimiento (día 0) y el rango percentil intracamada (RPI) en la jerarquía de peso. Cada punto representa una cría de las 47 sobrevivientes a la edad adulta de las siete camadas.

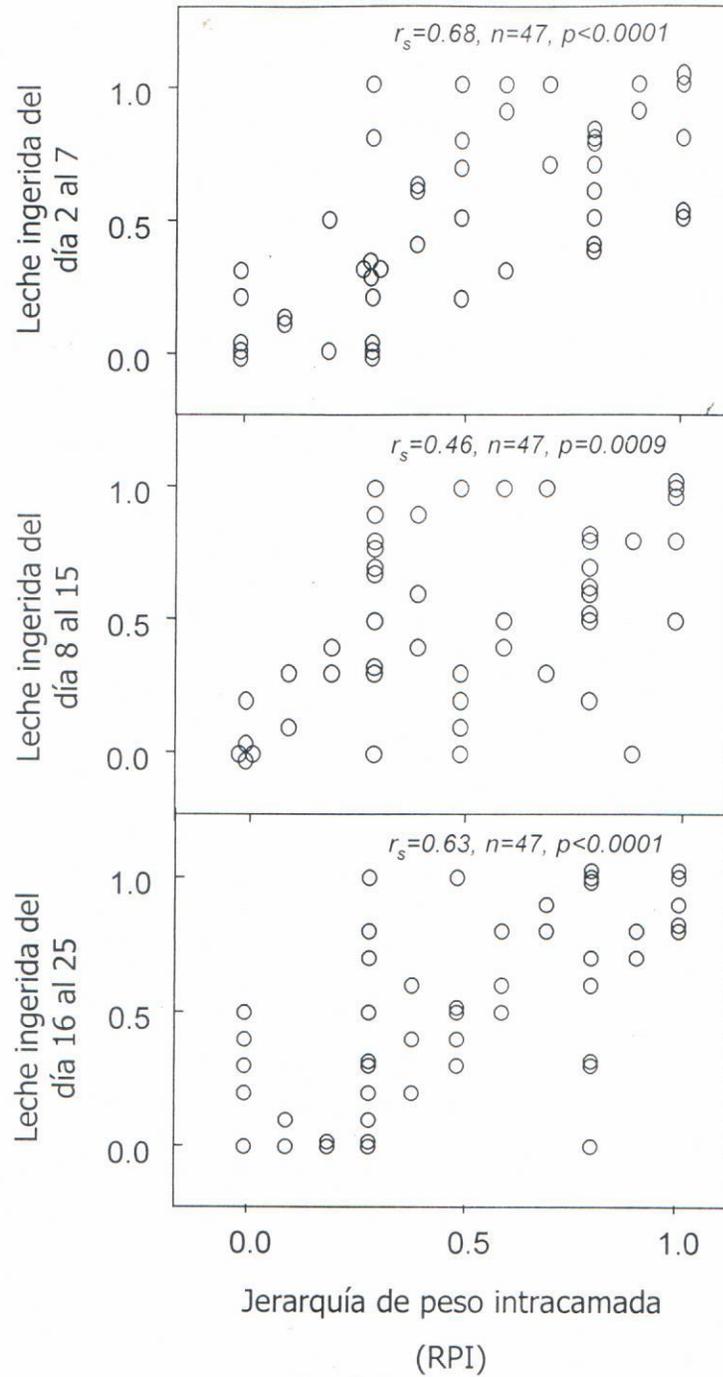


Figura 13. Correlación (coeficiente de Spearman) entre el rango percentil intracamada (PRI) de la jerarquía de peso (mediana del rango percentil intracamada diario del día 1 al 25 cada individuo) y el rango percentil intracamada (PRI) de leche ingerida en tres periodos (del día 2 al 7, 8 al 15 y 16 al 25). Cada punto representa una cría de las 47 sobrevivientes a la edad adulta de las siete camadas.

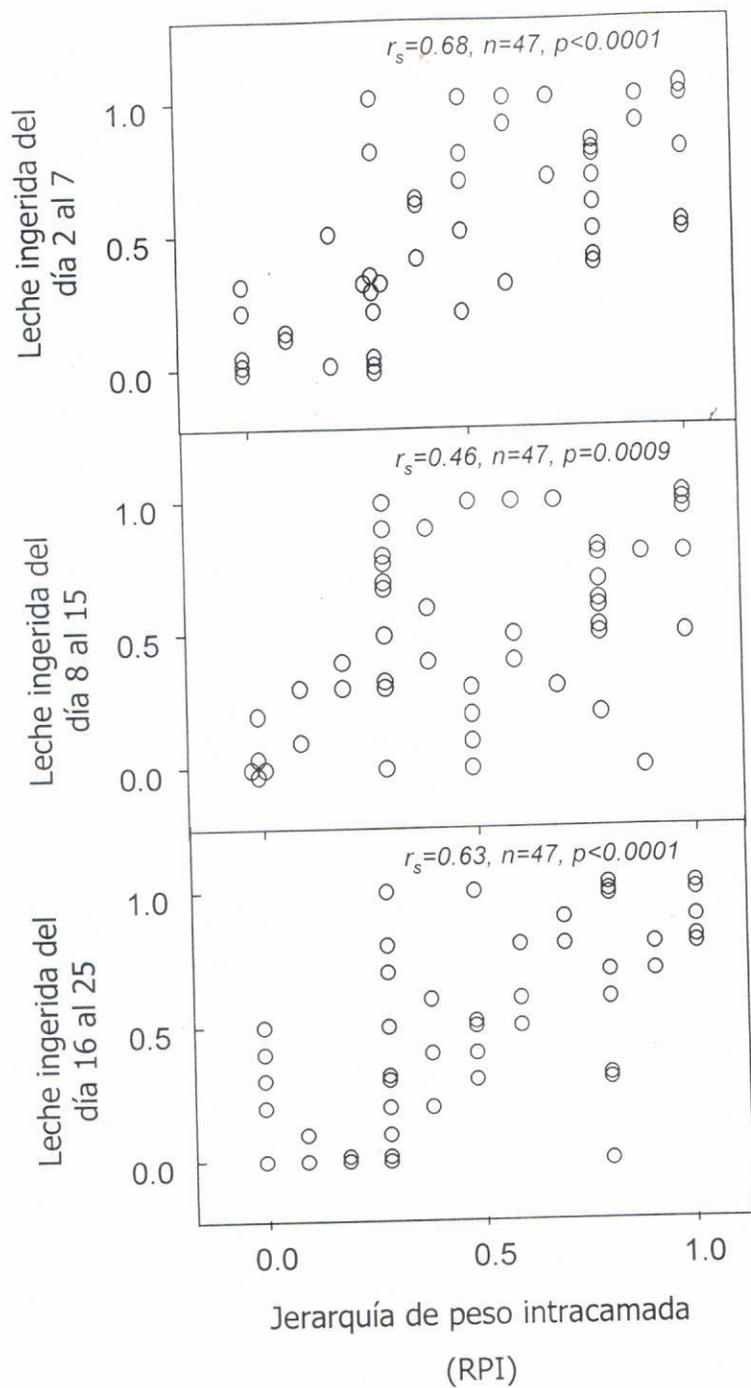


Figura 13. Correlación (coeficiente de Spearman) entre el rango percentil intracamada (PRI) de la jerarquía de peso (mediana del rango percentil intracamada diario del día 1 al 25 cada individuo) y el rango percentil intracamada (PRI) de leche ingerida en tres periodos (del día 2 al 7, 8 al 15 y 16 al 25). Cada punto representa una cría de las 47 sobrevivientes a la edad adulta de las siete camadas.

Pero nuestros resultados muestran que la jerarquía de peso intracamada no correlacionó significativamente con el índice de conversión de leche a biomasa en ninguno de los tres periodos (del día 2 al 7: $r_s = 0.08$, $n = 47$, $p = 0.56$; 8 al 15: $r_s = 0.11$, $n = 47$, $p = 0.45$; 16 al 25: $r_s = 0.01$, $n = 47$, $p = 0.89$).

7.2 Edad adulta

7.2.1. Habitación a la arena de pruebas

Una vez que los conejos fueron introducidos a la arena, ellos se dirigieron hacia las paredes, las olfatearon y en ellas frotaron la barbilla (marcaje por frotamiento del mentón). Algunos conejos tanto machos como hembras orinaron (ocasionalmente dirigieron la orina en rocío hacia el observador) y defecaron. Algunos golpearon vigorosamente, con sus extremidades posteriores, el piso de la arena. También fue frecuente que se enderezaran y olfatearan en el aire, quedando apoyados solo con sus extremidades posteriores. Algunos mordieron la malla de las paredes de la arena. Cuando percibían algún ruido, permanecieron inmóviles por unos segundos y con las orejas erectas. Generalmente cuando se desplazaban lo hacían paralelamente a la pared de la arena. Algunos conejos descansaron placidamente echados sobre el piso de la arena y otros ejecutaron enérgicas cabriolas. Ocasionalmente algún conejo saltó fuera de la arena de observación. Durante los cinco días de habitación se observó un cambio en la conducta del animal, donde el animal al día 1 presentaba posturas de alerta como: dirigiendo su cabeza a cualquier ruido o movimiento alrededor de la arena, enderezarse y olfateaban el aire, permanecer inmóvil con las orejas erectas, conductas que ya no se observaron al día 5.

7.2.2 Conducta de marcaje por frotamiento del mentón

Descripción conductual. Una vez que los conejos fueron introducidos a la arena con los tres ladrillos, las conductas que realizaron en general fueron las mismas que ejecutaron durante la habitación, pero además, olfatearon los ladrillos y frotaron la barbilla sobre éstos (Fig. 7). Algunos individuos mordieron los ladrillos y algunos los orinaron.

Diferencias individuales intracamada. Se observaron marcadas diferencias individuales dentro de las camadas en el número de marcas depositadas. Los rangos fueron similares entre machos y hembras dentro de la misma camada aunque con una variación grande dentro de los individuos (Fig. 14 y 15).

Estabilidad de diferencias intracamada. Sin embargo, a pesar de la variación individual esas diferencias fueron estables entre el primer y segundo bloque de pruebas de marcaje por frotamiento del mentón. Para probar esto, jerarquizamos los valores del número de marcas de los individuos dentro de cada camada, por separado machos y hembras, tanto para el bloque uno como para el bloque dos y luego se correlacionaron. La prueba de la correlación de Spearman mostró una clara estabilidad en la jerarquía intracamada en marcas entre el bloque 1 y 2 para ambos sexos (machos, $r_s = 0.85$, $n = 23$, $p < 0.0001$; hembras, $r_s = 0.44$, $n = 24$, $p = 0.03$; Fig. 16).

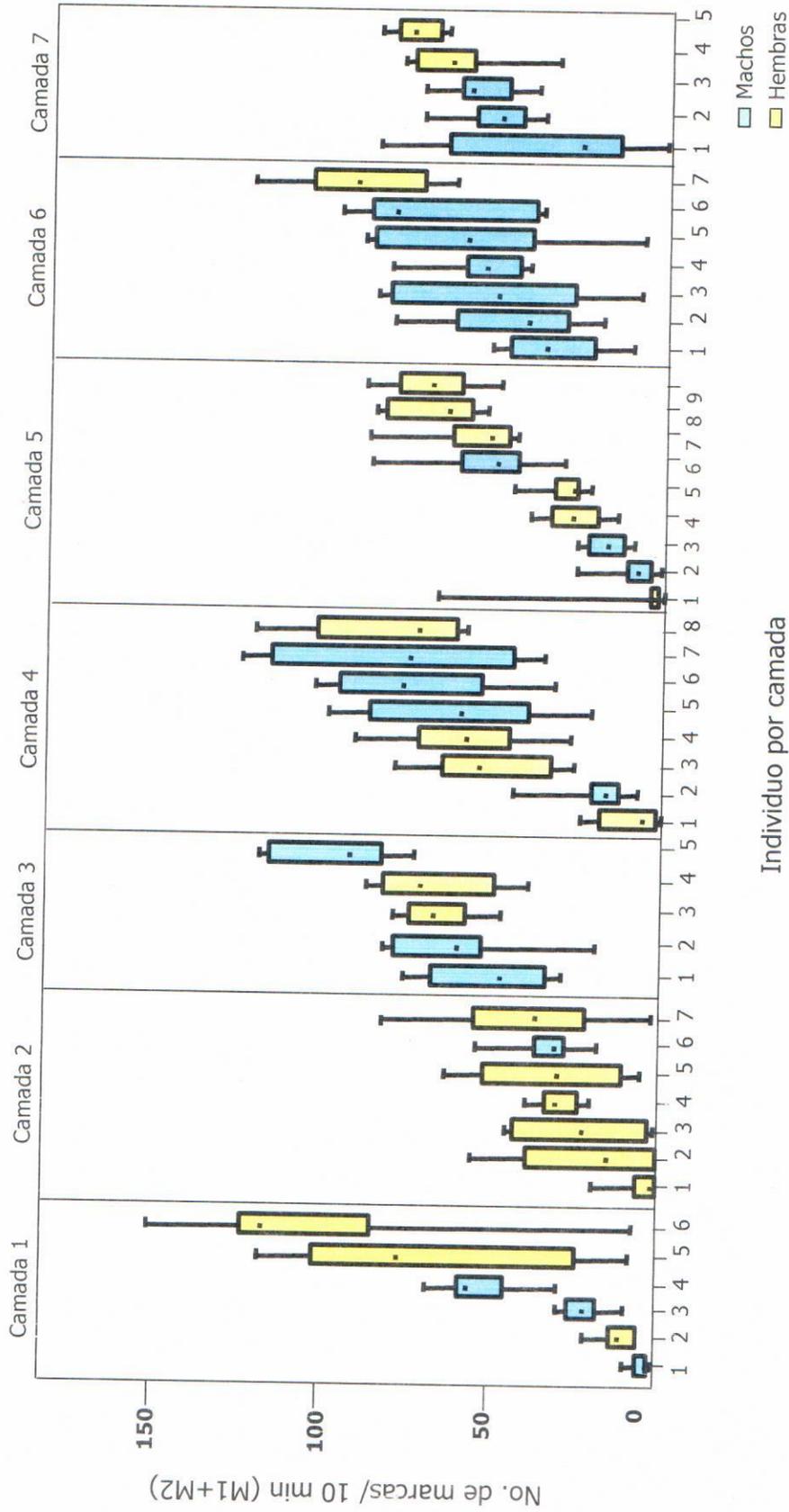


Figura 14. Número de marcas ejecutadas por cada uno de los machos y hembras de cada camada (7 camadas) en los 10 días de pruebas. El punto dentro de la caja es la mediana y sus límites el rango intercuartil; los extremos de los bigotes se refieren al rango absoluto.

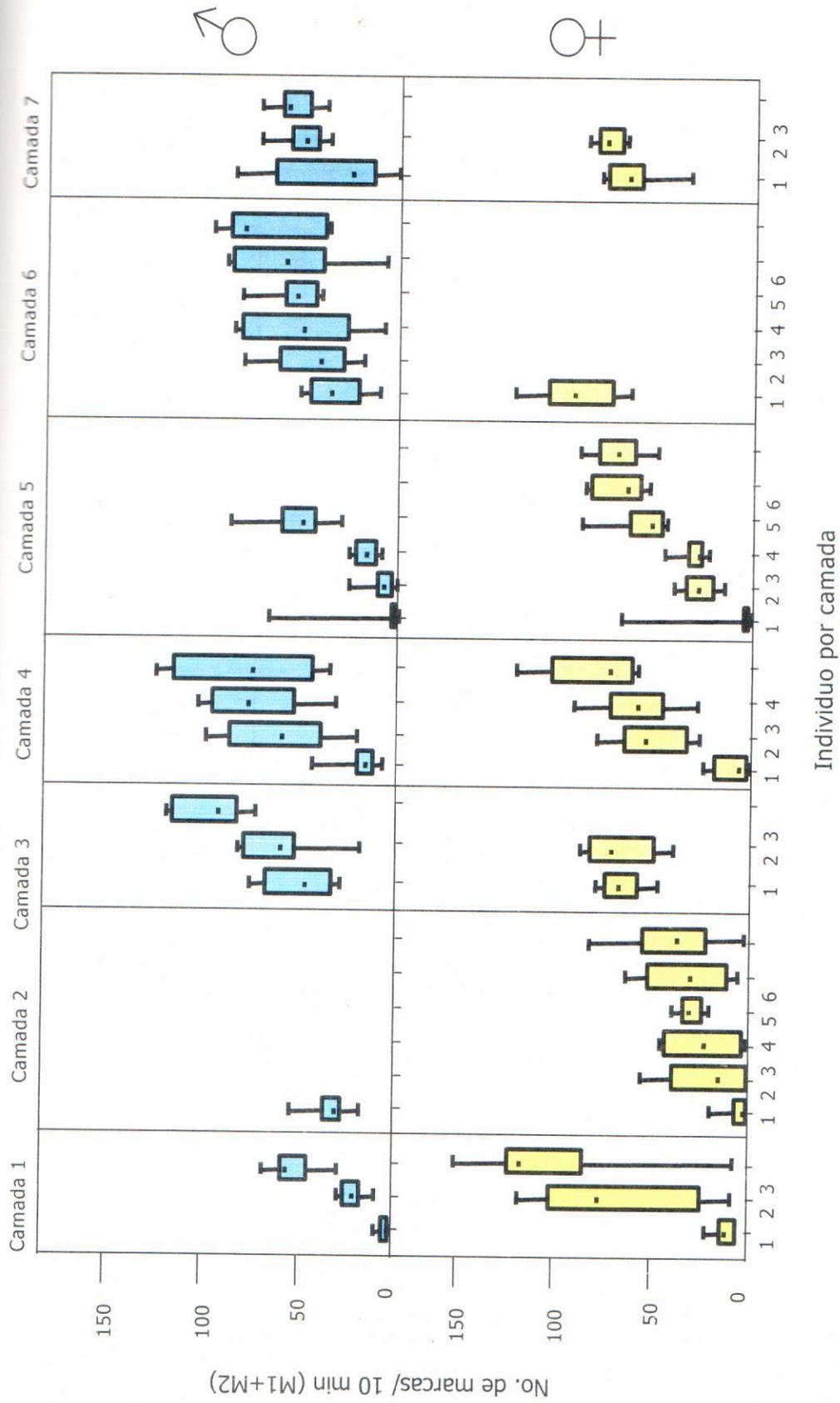


Figura 15. Número de marcas ejecutadas por cada uno de los individuos machos (panel superior) y hembras (panel inferior) en 10 días de pruebas. Los individuos están ordenados en forma ascendente. El punto dentro de la caja es la mediana y sus límites el rango intercuartil. Los extremos de los bigotes se refieren al rango absoluto.

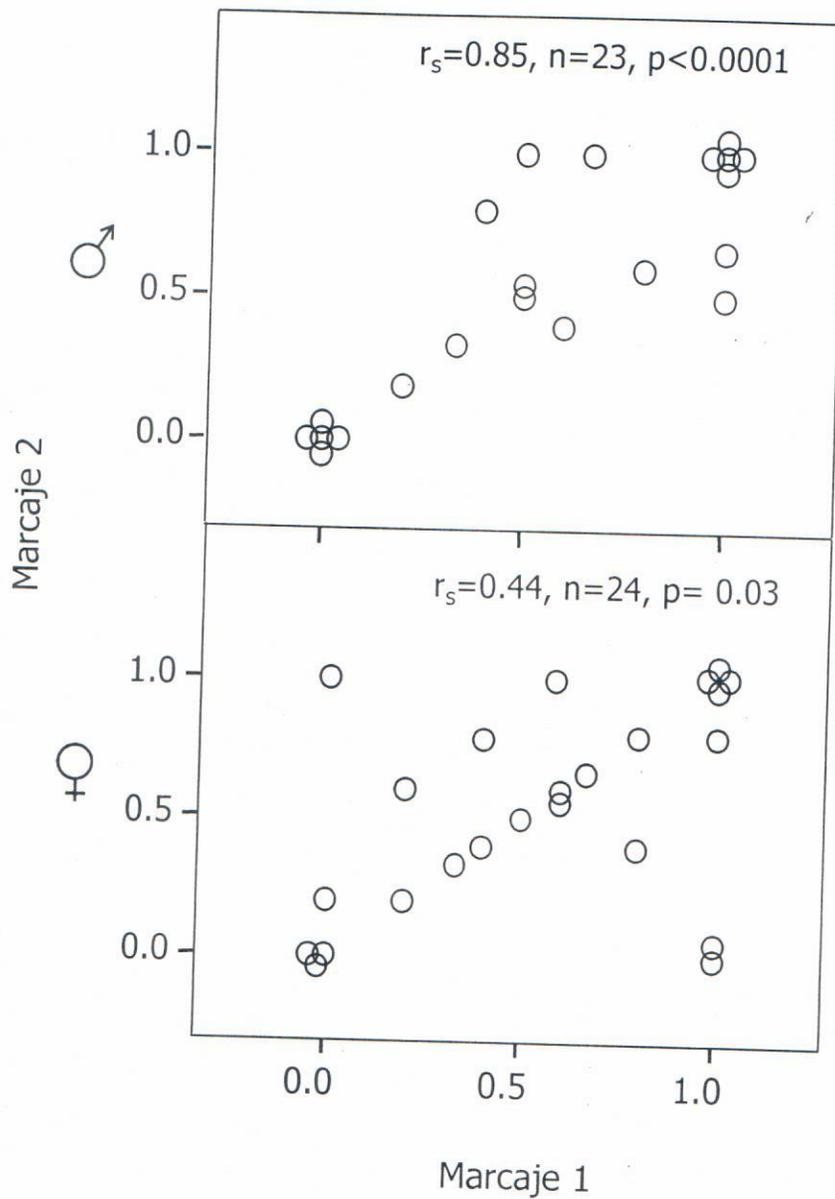


Figura 16. Correlación (coeficiente de Spearman) entre rangos percentiles de dos etapas de frecuencia de marcaje por frotamiento del mentón de la etapa 1 (Marcaje 1 y Marcaje 2) entre individuos intracamada de siete camadas. Los puntos simbolizan cada uno de los 47 individuos en la edad adulta. En la grafica de arriba se representa a los machos y en la gráfica de abajo a las hembras.

7.2.3 Confrontaciones sociales

Machos: descripción conductual. Una vez introducido a la arena el par de machos que se confrontó, estos se dirigían hacia su contrincante y uno de ellos colocaba la cabeza sobre la espalda del otro para realizar una monta. Las montas ocurrían con o sin envites pélvicos. Algunas veces, de manera casi simultánea, ambos contrincantes ponían su cabeza sobre la espalda del oponente, entonces ambos animales giraban hasta que alguno conseguía montar al otro. Algunos animales arrancaron pelo del dorso del oponente y también eventualmente, mordieron los extremos de sus orejas. Durante la confrontación fue notorio un incremento en la frecuencia respiratoria de ambos contrincantes. También con frecuencia los machos orinaron, defecaron y olfatearon tanto la orina como las heces del contrincante. Los machos expulsaron orina en rocío aparentemente dirigida al contrincante. En un solo caso la confrontación llegó a niveles de agresión como ataques directos entre oponentes con mordidas en el cuerpo, lo que ocasionó que la confrontación fuera interrumpida por el observador.

Hembras: descripción conductual. La conducta de las hembras durante las confrontaciones fue muy similar a la de los machos aunque con un menor número en la frecuencia de las conductas, incluso hubo marcadamente menor número de montas. De hecho, las dos hembras de la camada 7 no ejecutaron ninguna monta.

Diferencias individuales intracamada. Hubo claras diferencias individuales intracamada en el número de confrontaciones ganadas (Fig. 17). En tres camadas hubo machos que ganaron el 100% de las confrontaciones, mientras que en solo una camada hubo una hembra que ganó todas las confrontaciones.

Estabilidad de diferencias intracamada

Para determinar la estabilidad de la jerarquía intracamada en confrontaciones ganadas, esta se determinó después del primer y segundo bloque de confrontaciones y se correlacionaron para machos y hembras por separado.

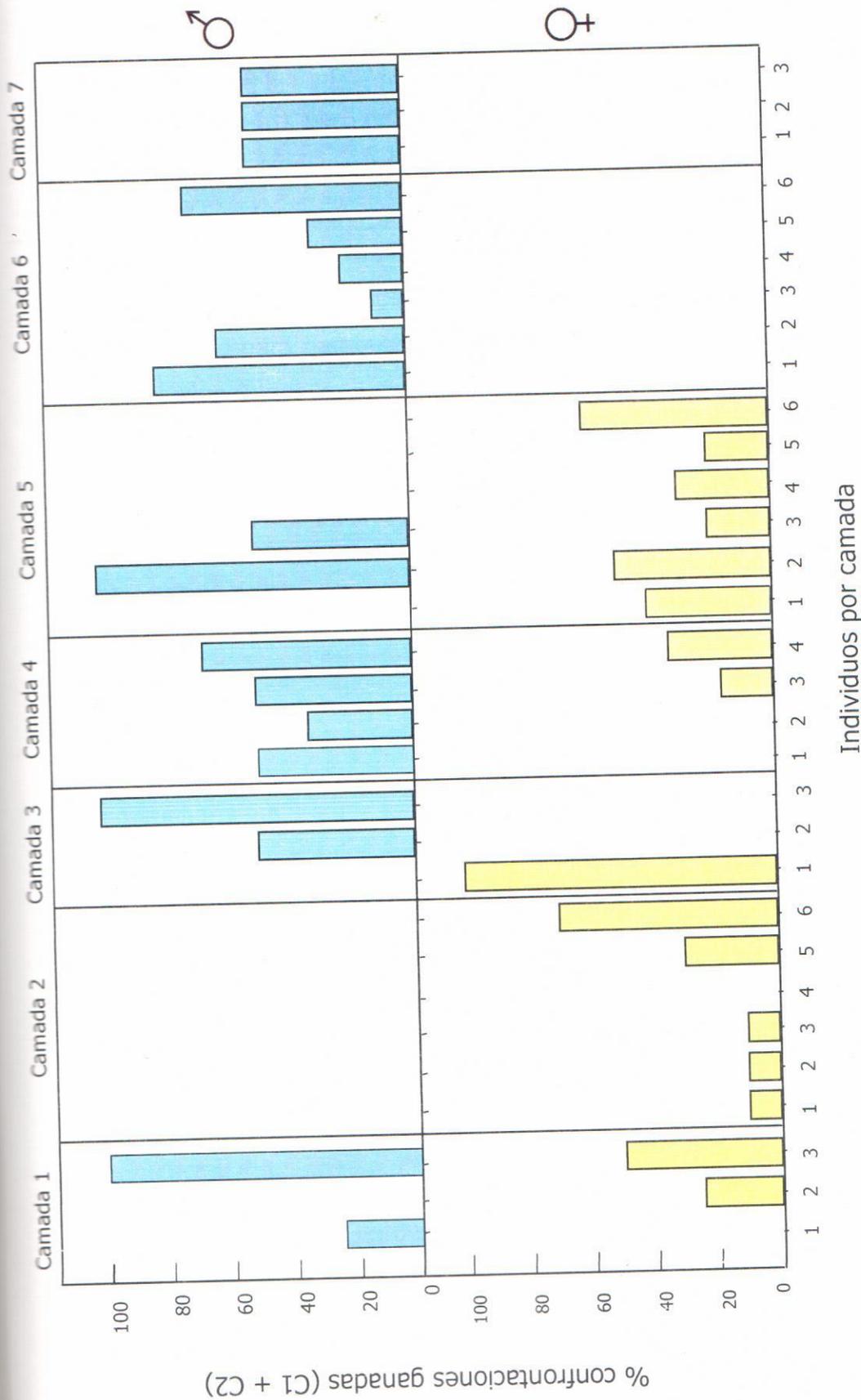


Figura 17. La gráfica representa el porcentaje de confrontaciones ganadas de cada uno de los machos y hembras de cada camada (7 camadas) en dos etapas de confrontaciones. Los cuadros vacíos en las gráficas representan la ausencia de eventos de montas ya que en la camada 2 únicamente hubo un macho, en la camada 6 únicamente hubo una hembra por lo que no tuvieron hermano/a con quien confrontarse. En la camada 7 las dos hembras no realizaron ningún evento de monta.

Para el caso de los machos, la correlación de Spearman mostró estabilidad en la jerarquía entre la primera y la segunda etapa de confrontaciones ($r_s = 0.81$, $n = 19$, $p < 0.0001$; Fig. 18), pero no para las hembras ($r_s = 0.3$, $n = 21$ (se excluyeron tres hembras que no ejecutaron montas), $p = 0.09$; Fig. 18).

7.2.4 Asociación entre los dos indicadores de dominancia

Para determinar si estos indicadores de dominancia estaban asociados, tanto para machos como para hembras, una correlación de Spearman mostró que no hubo tal asociación (machos, $r_s = 0.3$, $n = 19$, $p = 0.09$; hembras, $r_s = 0.2$, $n = 24$, $p = 0.2$; Fig. 19).

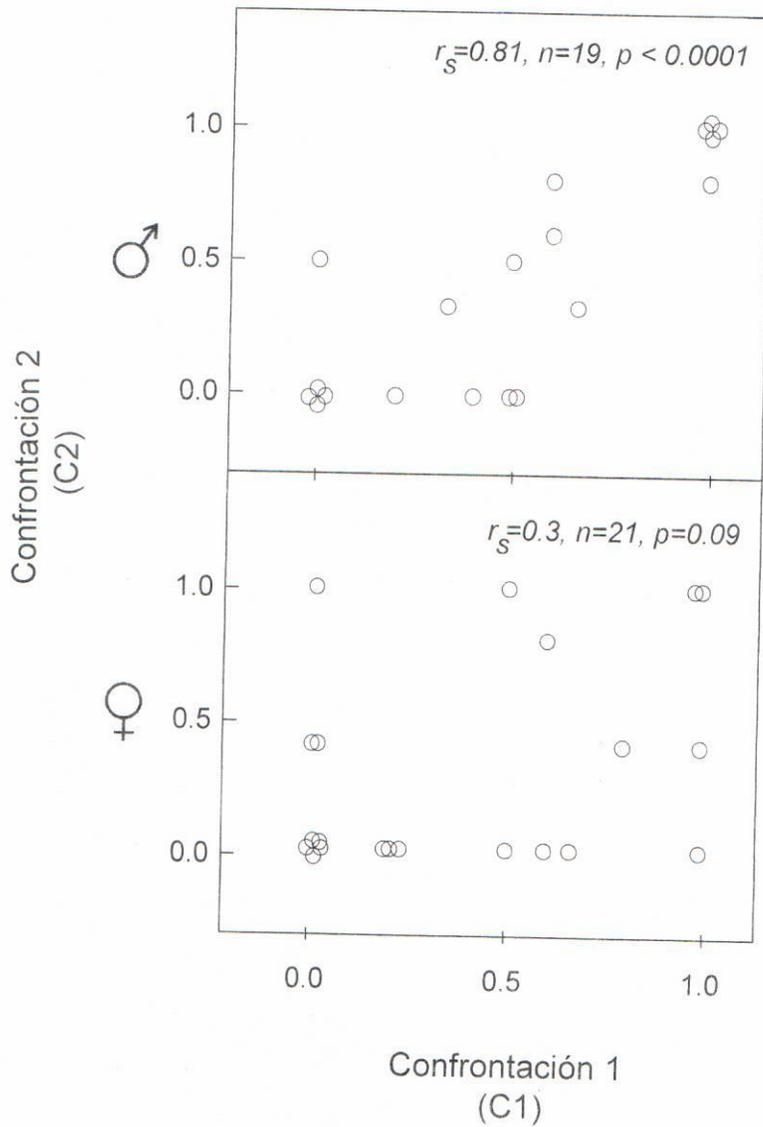


Figura 18. Correlación (coeficiente de Spearman) entre rangos percentiles de las dos etapas de confrontaciones (C1 y C2) entre individuos intracamada de siete camadas. Los puntos simbolizan cada uno de los 47 individuos en la edad adulta. En la grafica de arriba se representa a los machos y en la gráfica de abajo a las hembras.

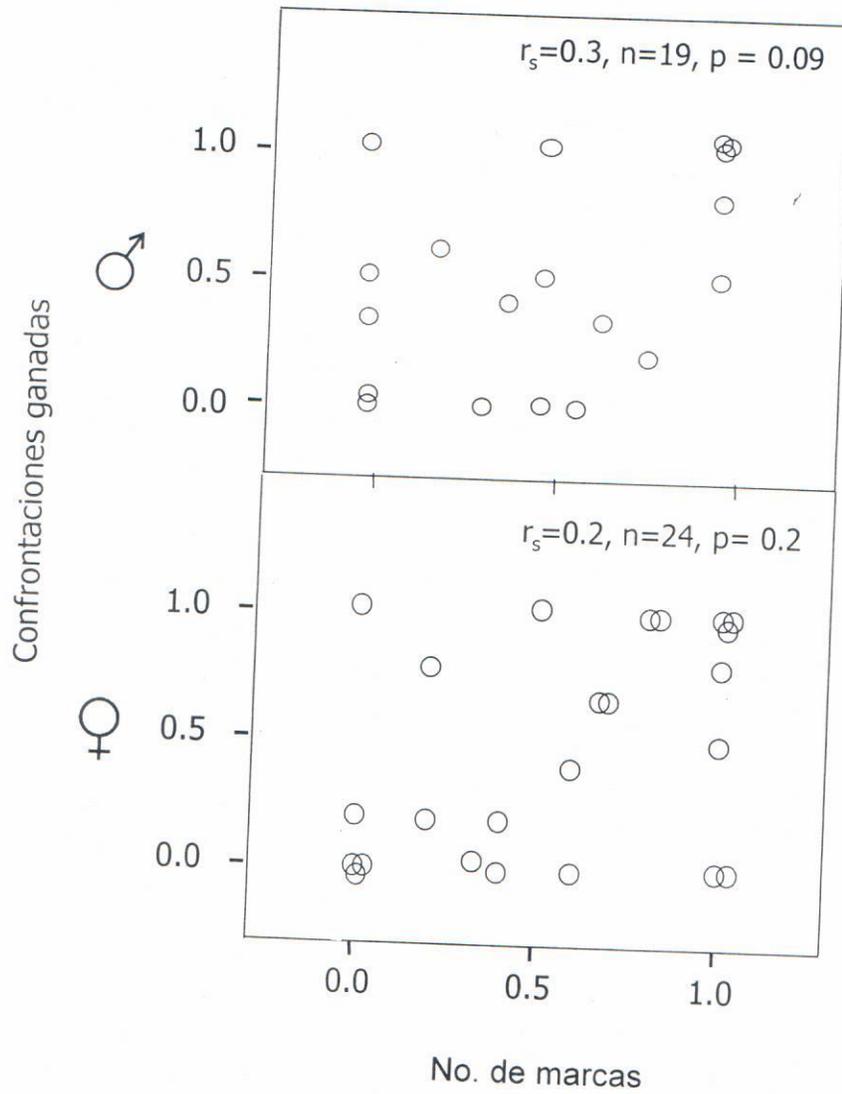


Figura 19. Correlación (coeficiente de Spearman) entre rangos percentiles en el número de marcas y confrontaciones ganadas entre individuos intracamada de siete camadas. Los puntos simbolizan cada uno de los 47 individuos en la edad adulta. En la gráfica de arriba se representa a los machos y en la gráfica de abajo a las hembras.

7.2.5 Jerarquía de peso intracamada e indicadores de dominancia

Contrario a lo esperado no se encontró una relación entre la jerarquía de peso intracamada (mediana del rango percentil diario de cada individuo intracamada del día 0 al 25) con la jerarquía intracamada de frecuencia de marcaje por frotamiento del mentón tanto en machos como en hembras (machos, $r_s = 0.15$, $n = 23$, $p = 0.49$; hembras, $r_s = 0.04$, $n = 24$, $p = 0.81$; Fig. 20, se incluyeron nuevamente las cinco crías de la camada 7, como en los análisis de frecuencia por frotamiento de marcaje del mentón y que anteriormente fueron excluidas de los análisis estadísticos de confrontaciones), ni con el porcentaje de confrontaciones ganadas (machos, $r_s = 0.26$, $n = 22$, $p = 0.23$; hembras $r_s = -0.48$, $n = 23$, $p = 0.02$; Fig. 21).

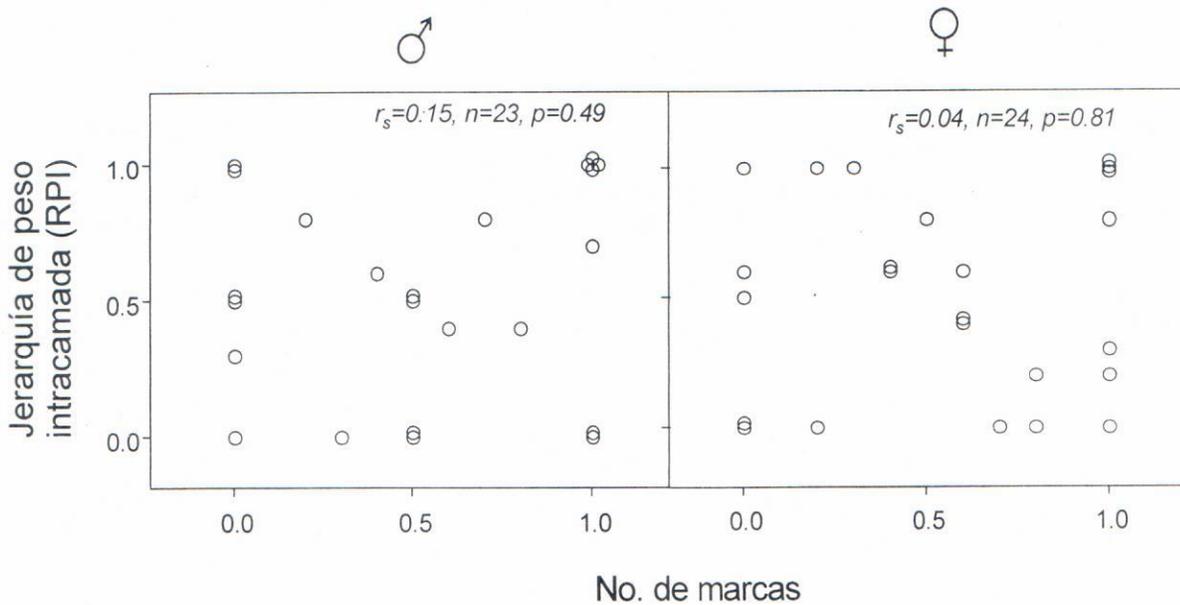


Figura 20. Correlación (coeficiente de Spearman) entre rangos percentiles (RPI) del número de marcas y la jerarquía de peso intracamada durante el predestete. Los puntos simbolizan cada uno de los 47 individuos en la edad adulta.

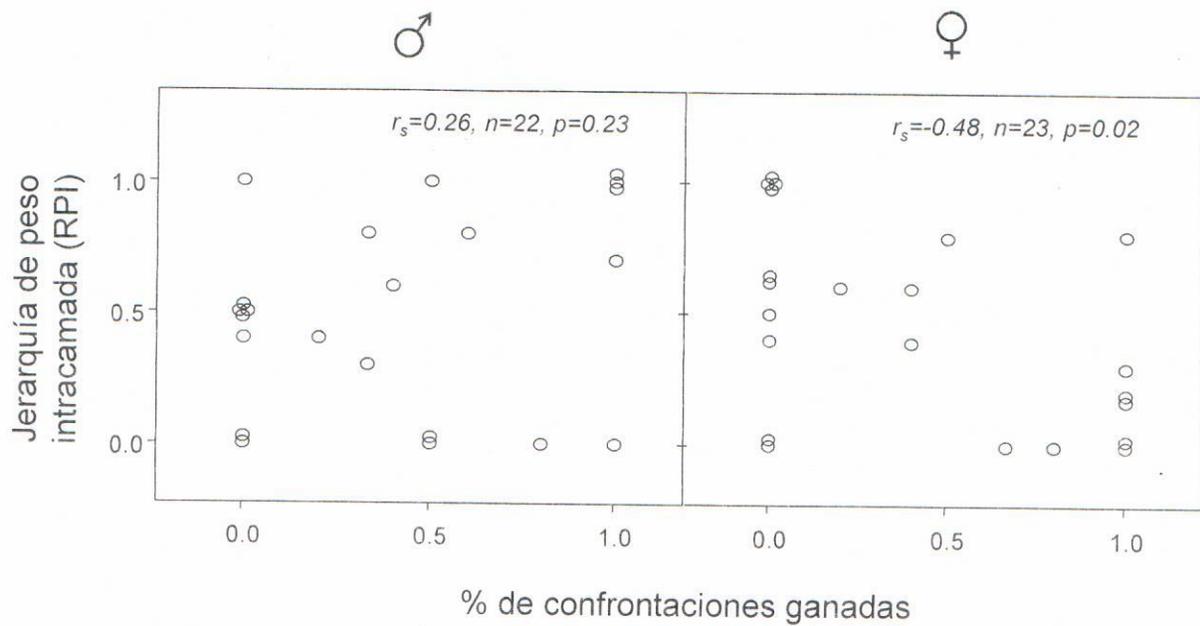


Figura 21. Correlación (coeficiente de Spearman) entre rangos percentiles (RPI) del porcentaje de confrontaciones ganadas y la jerarquía de peso intracamada durante el predestete. Los puntos simbolizan cada uno de los 45 individuos utilizados para el análisis. En la gráfica de la izquierda se representa a los machos y en la gráfica de la derecha a las hembras.

8. DISCUSIÓN

Los resultados del presente estudio son ampliamente consistentes con reportes previos en el conejo. Considerando primero el periodo predestete, todas las madres construyeron nidos típicos de paja y pelo (revisado en González-Mariscal y Rosenblatt 1996), además, todas parieron sin dificultad aparente. Aunque al menos una cría murió en cada camada, ello se considera normal en camadas grandes tales como las utilizadas en este estudio (Drummond *et al.* 2000; Coureaud *et al.* 2000a; 2000b; Bautista *et al.* en prensa), es la razón por la que estandarizamos las camadas a seis crías cuando el diseño experimental requería la sobrevivencia de todas ellas (Hudson y Distel 1995; Hudson *et al.* 1995 1996; Martínez-Gómez *et al.* 2004; Bautista *et al.* 2003; 2005).

La mayoría de crías murieron durante la primera semana, aparentemente por carecer de leche, tal como se ha reportado en la literatura (Hudson y Distel 1982; Drummond *et al.* 2000; Coureaud *et al.* 2000a; 2000b; Bautista *et al.* en prensa). Las crías restantes que sobrevivieron hasta el destete obtuvieron cantidades de leche y ganaron peso a una tasa similar a las crías de la raza chinchilla dejadas con su madre sin interferencia (Hudson y Distel 1982; Martínez-Gómez *et al.* 2004). Como en estudios previos (Drummond *et al.* 2000, Bautista *et al.* 2003; 2005; en prensa; Martínez-Gómez *et al.* 2004), hubo grandes diferencias en el peso al nacimiento entre los hermanos de camada, tal como se predijo basándonos en estudios previos (Drummond *et al.* 2000; Bautista *et al.* 2005), estas diferencias en peso se correlacionaron positivamente con la ingestión de leche, crecimiento y peso final al destete. Así, con respecto al desarrollo, los animales del presente estudio pueden considerarse como representativos de esta raza (chinchilla) de conejos domésticos.

La conducta de los conejos en etapa adulta también fue aparentemente normal; su conducta durante las pruebas correspondió con estudios previos utilizando procedimientos similares (Hudson *et al.* 1990; González-Mariscal *et al.* 1990; 1992; 1997; Hudson y Vodermyer 1992; Chirino *et al.* 1993; Hudson *et al.* 1994; Martínez-Gómez *et al.* 1997; Arteaga *et al.* enviado). Después de cinco días de habituación a la arena de prueba, los animales parecían tranquilos cuando se

introdujeron en ésta y usualmente comenzaban a marcar con el mentón casi inmediatamente. Como se había predicho con base en los estudios antes mencionados, hubo grandes diferencias individuales en la frecuencia de marcaje del mentón en ambos sexos y en la mayoría de las camadas. Así, tanto entre machos como entre hembras algunos animales marcaron solo algunas veces durante las sesiones de 10 minutos, mientras que otros marcaron hasta 100 veces o más. También en estudios previos (Hudson y Vodermyer 1992; Arteaga *et al.* enviado), las diferencias individuales en la frecuencia de marcaje fueron estables durante las semanas de pruebas y parecen ser una característica distintiva de los individuos de ambos sexos.

Con respecto a las montas en las pruebas de confrontación entre pares de machos o hembras, se observaron marcadas diferencias entre sexos. Los machos intentaron montar tan rápido como eran introducidos en la arena, cuando conseguían montar usualmente desplegaron vigorosos envites pélvicos, cuando terminaba la monta por lo general persistían en montar, algunas veces realizaban 50 o más montas en una sesión de 10 minutos. Además, durante pruebas piloto para el desarrollo de las pruebas de competencia por recursos entre adultos encontramos que aún con 24 horas de privación de alimento y agua los animales ignoraron estos recursos dentro de la arena y simplemente fueron persistentes en tratar de montar al contrincante, por ello decidimos abandonar este tipo de pruebas por recursos. Consistente con las predicciones, se observaron diferencias individuales en machos en el porcentaje de "confrontaciones ganadas" y estas diferencias se mantuvieron entre la primera etapa de confrontación y la segunda. Entonces, entre los machos (dentro de su camada) los datos sugieren marcadas y estables diferencias individuales en los dos indicadores de dominancia potencial investigada en este estudio.

Con las hembras los descubrimientos fueron diferentes. En primer lugar ellas no montaron tan frecuente y vigorosamente (20 montas en promedio en una sesión de 10 minutos) como los machos, de hecho en algunas parejas las hembras no se montaron una a la otra. En segundo lugar y contrario a lo esperado, las diferencias individuales en la frecuencia de confrontaciones ganadas

no fueron estables durante los dos periodos de pruebas, por lo que, no es de sorprenderse que no se correlacionaron con las diferencias individuales en la frecuencia de marcaje del mentón.

Existen varias posibles razones para no encontrar una expresión clara de esta conducta asociada con dominancia en las hembras. Aunque tanto en las conejas domésticas como en las silvestres se ha reportado que desarrollan claras jerarquías de dominancia y muestran marcada agresión intrasexo (Farabollini *et al.* 1991; von Holst *et al.* 1999; 2002; observaciones propias), ello debe estar más fuertemente influenciado por el contexto reproductivo. Esto es, en nuestro laboratorio a menudo hemos observado que las hembras son particularmente agresivas con otras hembras durante la gestación tardía y la lactancia. Posiblemente asociado con una fuerte competencia por lugares adecuados de anidación como se ha reportado en conejos silvestres (Cowan y Garzon 1984) y también existen reportes de hembras destruyendo nidos de otras hembras, atacando y matando a las crías (Mykytowycz *et al.* 1965; Künkele 1992; Rödel *et al.* en prensa).

Por otro lado, la relativa falta de conducta dominante entre las hembras puede deberse al hecho de que eran hermanas. Aunque se separaron después del destete y por varios meses, es posible que aún se reconocieran una a la otra, posiblemente por el olfato, y que tal familiaridad adquirida en la vida temprana pueda haber reducido la agresión. Esta situación parece ser similar a las observaciones reportadas en los conejos silvestres mantenidos bajo condiciones seminaturales, las hermanas algunas veces permanecen juntas cuando son adultas y muestran menos agresión y más conductas afiliativas entre ellas, más que dirigidas a otras hembras del mismo grupo (H. Rödel, Universidad de Bayreuth, Alemania, comunicación personal). Así, realizando pruebas con hembras no parientes y particularmente cuando están gestantes o lactantes, pueden desplegar conductas de dominancia con una intensidad similar a los machos.

También contrario a lo esperado, no encontramos evidencia que apoye la predicción de que la jerarquía de peso corporal predestete entre los hermanos de

la misma camada podría estar positivamente correlacionada con las diferencias entre ellos en indicadores de dominancia en edad adulta. Esta predicción estaba fundamentada en la idea de que el éxito de las crías más pesadas para obtener más leche durante los altamente competitivos episodios de amamantamiento que ocurren solo una vez al día, y su éxito en competir por posiciones aisladas en el agrupamiento de la camada (Bautista 2005; Bautista *et al.* en prensa) podría contribuir al desarrollo (o estar asociadas con) de tendencias a largo plazo de comportarse en forma dominante como adultos.

Dado que este no fue el caso, ¿Cómo pueden explicarse las aparentemente confiables diferencias individuales en marcaje, y en los machos las diferencias en marcaje y montas, particularmente dado que después del destete los animales se mantuvieron aislados sin oportunidad de interactuar con otros individuos del mismo sexo? Una posibilidad obvia es que esas diferencias reflejan diferencias genéticas de algún tipo. Más aún, pueden estar asociadas con la exposición a diferencias en el ambiente prenatal. Primero demostrado en ratones (vom Saal y Bronson 1980), ahora demostrado en diversos mamíferos, que el sexo del feto adyacente puede influir el ambiente hormonal del individuo y tener efecto a largo plazo sobre la conducta reproductiva, de dominancia y de agresión (vom Saal y Bronson 1980; vom Saal 1981; 1989 Vandenberg 1983). La posibilidad de que ello sea cierto también para el conejo y poder llegar a explicar las diferencias individuales entre hermanos en la conducta social tardía está actualmente en investigación.

Sin embargo, ninguna de las tres posibles explicaciones son mutuamente excluyentes y las tres pueden actuar en conjunto para influir la emergencia de diferencias individuales en conducta y fisiología y por lo tanto en las historias de vida individuales.

9. REFERENCIAS

Alberts JR, Cramer CP. 1988. Ecology and experience. Sources of means and meaning of developmental change. En: Blass EM editor. Handbook of Behavioral Neurobiology. Vol.9. Developmental Psychobiology and Behavioral Ecology, Plenum Press, New York. Pp 1-62.

Altbäcker V, Hudson R, Bilkó Á. 1995. Rabbit mothers' diet influences pups' later food choice. *Ethology*. 9:107-116.

Arteaga L. 2002. Papel del sistema vomeronasal en la percepción de las señales químicas contenidas en la secreción de las glándulas submandibulares de coespecíficos en el conejo europeo (*Oryctolagus cuniculus*). Tesis de maestría. Instituto de Neuroetología, Universidad Veracruzana. Jalapa, México.

Arteaga L. En proceso. Conducta de marcaje del mentón en machos del conejo doméstico: dominancia y atracción de la hembra. Proyecto de tesis doctoral. Doctorado en Ciencias. Facultad de Ciencias de la UNAM.

Arteaga L, Bautista A, Martínez-Gómez M, Nicolás L, Hudson R. Enviado. Scent marking, dominance and serum testosterone levels in male domestic rabbits. *Physiol Behav*.

Arteaga L, Martínez-Gómez M, Guevara-Guzmán R, Hudson R. 2007. Comunicación química en mamíferos domésticos. *Vet Mex*. 38:105-123.

Bautista A. 2002. Importancia termorregulatoria de la presencia de los hermanos para el crecimiento y sobrevivencia de las crías del conejo europeo doméstico (*Oryctolagus cuniculus*). Tesis de Maestría en Neuroetología. Universidad Veracruzana. Jalapa, México.

- Bautista A. 2005. Conducta de agrupamiento en conejos neonatos y su relación con temperatura corporal, ingesta de leche y crecimiento individual. Tesis de Doctorado en Neuroetología. Universidad Veracruzana. Jalapa, México.
- Bautista A, Drummond H, Martínez-Gómez M, Hudson R. 2003. Thermal benefit of littermate presence in the newborn rabbit. *Dev Psychobiol.* 43: 208-215.
- Bautista A, Mendoza-Degante M, Coureaud G, Martínez-Gómez M, Hudson R. 2005. Scramble competition in newborn domestic rabbits for an unusually restricted milk supply. *Anim Behav.* 70:1011-1021.
- Bautista A, García-Torres E, Martínez-Gómez M, Hudson R. En prensa. Do newborn domestic rabbits *Oryctolagus cuniculus* compete for thermally advantageous positions in the litter huddle? *Behav Ecol Sociobiol.*
- Bekoff M, Tyrell M, Lipetz VE, Jaimeson R. 1981. Fighting patterns in young coyotes: initiation, escalation and assessment. *Aggressive Behav.* 7: 225-244.
- Black-Cleworth P, Verberne G. 1975. Scent-marking, dominance and flehmen behaviour in domestic rabbits in an artificial laboratory territory. *Chem Senses Flavour.* 1:465-494.
- Chirino MA, González-Mariscal G, Carrillo P, Pacheco P, Hudson R. 1993. Effect of removing the chin gland on chin-marking behavior in male rabbits of the New Zealand race. *Z Säugetierkunde (Mammalian Biology).* 58:116-121.
- Coureaud G, Schaal B, Coudert P, Hudson R, Rideaud P, Orgeur P. 2000a. Mimicking natural nursing conditions promotes early pup survival in domestic rabbit. *Ethology.* 106:207-225.

Coureaud G, Schaal B, Coudert P, Rideaud P, Fortum-Lamothe L, Hudson R, Orgeur P. 2000b. Immediate postnatal suckling in the rabbit: its influence on pup survival and growth. *Reprod Nutricion Dev.* 40:19-32.

Cowan DP, Garzon PJ. 1984. Variation in the social structure of a rabbit population: Causes and demographic consequences. En: R.M. Sibly R.M. Smith R.H. Editores. *Behavioural Ecology.* Pp 537-555.

Delibes M, Hiraldo F. 1979. The rabbit as prey in the Iberian Mediterranean ecosystem. En: Myers K, McInnes CD. Editores. *Proceedings of the World Lagomorph Conference.* University of Guelph, 1981. 614-622.

Drake A, Fraser D, Weary D. En prensa. Parent-offspring resource allocation in domestic pigs. *Behav Ecol Sociobiol.*

Drickamer LC. 1974. Social rank, observability, and sexual behaviour of rhesus monkeys (*Macaca mulatta*). *J Reprod Fert.* 37:117-120.

Drummond H, González M E, Osorno J L. 1986. Parent-offspring cooperation in the blue-footed booby (*Sula nebouxi*). *Behav Ecol Sociobiol.* 19:365-375.

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.* 106:501-526.

Drummond H, Torres R, Krishnan V V. 2003. Buffered development: Resilience after aggressive subordination in infancy. *Am Nat.* 161:794-807.

Farabollini F, Albonetti ME, Dessi-Fulgheri F. 1991. Response to intruders in female rabbit colonies is related to sex of intruder and rank of residents. *Behav Proc.* 24:111-122.

Fey K, Trillmich F. En prensa. Sibling competition in guinea pigs (*Cavia aperea f. porcellus*): scrambling for mother's teats is stressful. *Behav Ecol Sociobiol*.

Fraser D. 1990. Behavioural perspectives on piglet survival. *J Reprod Fert*. 40:355-370.

González-Mariscal G, Melo A, Zavala A, Beyer C. 1990. Variations in chin-marking behavior of New Zealand female rabbits throughout the whole reproductive cycle. *Physiol Behav*. 48:361-365.

González-Mariscal G, Melo AI, Zavala A, Beyer C. 1992. Chin-marking behavior in male and female New Zealand rabbits: onset, development, and activation by steroids. *Physiol Behav*. 52:889-893.

González-Mariscal G, Melo AI, Zavala A, Chirino R, Beyer C. 1993. Sex steroid regulation of chin-marking behavior in male New Zealand rabbits. *Physiol Behav*. 54:1035-1040.

González-Mariscal G, Rosenblatt JS. 1996. Maternal behavior in rabbits: a historical and multidisciplinary perspectiva. En: P.J.B. Slater P.J.B, Rosenblatt J.S, Snowdon C.T y Roper T.J. Editores. *Adv Study Behav*. 25:333-360. New York: Academic Press.

González-Mariscal G, Albonetti ME, Cuamatzi E, Beyer C. 1997. Transitory inhibition of scent marking by copulation in male and female rabbits. *Anim Behav*. 53:323-333.

Harlow HF, Harlow MK. 1962. Social deprivation in monkeys. *Sci Am*. 207:136-146.

- Hayes RA, Richardson BJ, Wyllie SG. 2002. Semiochemicals and social signaling in the wild European rabbit in Australia. I. Scent profiles of chin-gland secretion from the field. *J Chem Ecol.* 28:347-368.
- Hofer H, East M. En prensa. Siblicide in Serengeti spotted hyenas: a long-term study of maternal input and cub survival. *Behav Ecol Sociobiol.*
- Hudson R, Distel H. 1982. The pattern of behaviour of rabbit pups in the nest. *Behaviour.* 79: 255-272.
- Hudson R, Distel H. 1983. Nipple location by newborn rabbits: Behavioural evidence for pheromonal guidance. *Behaviour.* 85: 260-275.
- Hudson R, González-Mariscal G, Beyer C. 1990. Chin-marking behavior, sexual receptivity and pheromone emission in steroid-treated, ovariectomized rabbits. *Horm Behav.* 24:1-13.
- Hudson R, Distel H. 1990. Sensitivity of female rabbits to changes in photoperiod as measured by pheromone emission. *J Comp Physiol A.* 167:225-230.
- Hudson R, Vodermayr T. 1992. Spontaneous and odour-induced chin marking in domestic female rabbits. *Anim Behav.* 43:329-336.
- Hudson R, Melo AI, González-Mariscal G. 1994. Effect of photoperiod and exogenous melatonin on correlates of estrus in the domestic rabbit. *J Comp Physiol A.* 175: 573-579.
- Hudson R, Distel H. 1995. On the nature and action of the rabbit nipple-search pheromone: a review. En: Apfelbach D, Muller-Schwarze D, Reuter K, Weiler E. Editores. *Chemical Signals in Vertebrates VII.* Oxford: Elsevier. Pp 223-232.

Hudson R, Müller A, Kennedy G. 1995. Parturition in the rabbit is compromised by daytime nursing: The role of oxytocin. *Biol Reprod.* 53:519-524.

Hudson R, Bilkó Á, Altbäcker V. 1996. Nursing, weaning and the development of independent feeding in the rabbit (*Oryctolagus cuniculus*). *Z Säugetierkunde (Mammalian Biology)*. 61:39-41.

Hudson R, Cruz Y, Carrillo P, Martínez-Gómez M. 1998. Conducta maternal en el conejo europeo: un recordatorio de la diversidad en mamíferos. En: Velásquez-Moctezuma J, Compilador. *Biología de la Reproducción*. UAM: México DF. Pp 419-440.

Hudson R, Cruz Y, Lucio RL, Nimomiya J, Martínez-Gómez M. 1999a. Temporal and behavioral patterning of parturition in rabbits and rats. *Physiol Behav.* 66:599-604.

Hudson R, Schaal B, Bilkó Á. 1999b. Transmission of olfactory information from mother to young in the European rabbit. En: Box HO, Gibson KR. Editores. *Mammalian Social Learning: Comparative and Ecological Perspectives*. Cambridge, Cambridge University Press. Pp 141-157.

Hudson R, Trillmich F. En prensa. Sibling competition and cooperation in mammals: Challenges, developments and prospects. *Behav Ecol Sociobiol.*

Künkele J. 1992. Infanticide in wild rabbits (*Oryctolagus cuniculus*). *J Mamm.* 73: 317-320.

Martínez-Gómez M, Guarneros M, Zempolteca R, Hudson R. 1997. A comparison of spontaneous and odour-induced chin marking in male and female domestic rabbits (*Oryctolagus cuniculus*). *Ethology.* 103:893-901.

Martínez-Gómez M, Cruz Y, Hudson R. 1998. Parto en coneja: conducta, neurofisiología y anatomía. En: Martínez-Gómez M, Velásquez-Moctezuma J. Editores. Bases Neurobiológicas y Ecológicas de la Conducta. Universidad Autónoma de Tlaxcala, UNAM. México. Pp 249-264.

Martínez-Gómez M, Juárez M, Distel H, Hudson R. 2004. Overlapping litters and reproductive performance in the domestic rabbit. *Physiol Behav.* 82: 629-636.

Mendoza M. 2003. Competencia entre las crías del conejo europeo (*Oryctolagus cuniculus*) durante la succión. Tesis de Maestría. Universidad Veracruzana. Instituto de Neuroetología. Pp 78.

Mendl M. 1988. The effect of litter size variation on mother-offspring relationships and behavioural and physical development in several mammalian species (principally rodents). *J Zoo Soc Lond.* 215:15-34.

Mock D W. 1984. Siblicide, aggression and resource monopolization in birds. *Science.* 225: 731-733.

Mock D W, Drummond H, Stinson C H. 1990. Avian siblicide. *Am Sci.* 78: 438-449.

Muciño Carmona AME. En proceso. Caracterización de patrones postulares y locomotores durante el desarrollo postnatal del conejo. Proyecto de tesis doctoral. Doctorado en Ciencias. Facultad de Ciencias de la UNAM.

Mykytowycz R. 1962. Territorial function of chin gland secretion in the rabbit, *Oryctolagus cuniculus* (L.). *Nature Lond.* 193:799

Mykytowycz R. 1964. Territoriality in rabbit populations. *Aust Nat Hist.* 10: 326-329.

Mykytowycz R. 1965. Further observations on the territorial function and histology of the submandibular cutaneous (chin) gland in the rabbit, *Oryctolagus cuniculus*. Anim Behav. 13: 400-412.

Mykytowycz R. 1968. Territorial marking by rabbits. Sci Am. 218: 116-126.

Mykytowycz R. 1970. The role of the skin glands in mammalian communication. En: Johnson JW, Moulton DG, Turk A. Editores. Advances in Chemoreception. I. Communication by chemical senses. New York: Appleton-Century-Crofts. 327-361.

Mykytowycz R, Hesterman ER, Gambale S, Dudzinski ML. 1976. A comparison of the effectiveness of the odors of rabbits, *Oryctolagus cuniculus*, in enhancing territorial confidence. J Chem Ecol. 2:13-24.

Nicolás L. 2006. Presencia de hermanos en el conejo: efecto sobre el desarrollo locomotor y la competitividad. Tesis de Doctorado en Neuroetología. Universidad Veracruzana. Jalapa, México.

Reinhardt V, Reinhardt A, Bercouitch FB, Goy RW. 1986. Does intermale mounting function as a dominance demonstration in rhesus monkeys? Folia Primatol. 47:55-60.

Rödel, HG, Starkloff A, Bautista A, Friedrich AC, von Holst D. En prensa. Infanticide and maternal offspring defence in European rabbits under natural breeding conditions. Ethology.

Soares MJ, Diamond M. 1982. Pregnancy and chin marking in the rabbit, *Oryctolagus cuniculus*. Anim Behav. 941-943.

Trillmich F, Wolf J. En prensa. Parent-offspring and sibling conflict in Galápagos fur seals and sea lions. Behav Ecol Sociobiol.

Vandenbergh JA. 1983. Pheromonal regulation of puberty. En: Vandenbergh JA. Editor. Pheromones and reproduction in mammals. New York: Academic Press. 253-285.

vom Saal FS, Bronson FH. 1980. Sexual characteristics of adult female mice are correlated with their blood testosterone levels during prenatal development. Science. 208:597-599.

vom Saal FS. 1981. Variation in phenotype due to random intrauterine positioning of male and female fetuses in rodents. J Reprod Fert. 62: 633-50.

vom Saal FS. 1989. Sexual differentiation in litter-bearing mammals: influence of sex of adjacent fetuses in utero. J Anim Sci. 67: 1824-1840.

von Holst D, Hutzelmeyer H, Kaetzte P, Khaschei M, Schönheiter R. 1999. Social rank, stress, fitness and life expectancy in wild rabbits. Naturwissenschaften. 86: 388-393.

von Holst D, Hutzelmeyer H, Kaetzte P, Khaschei M, Rödel HG, Schrutka G. 2002. Social rank, fecundity and lifetime reproductive success in wild European rabbits (*Oryctolagus cuniculus*). Behav Ecol Sociobiol. 51: 245-254.

White P. En prensa. Maternal response to neonatal sibling conflict in the spotted hyena, *Crocuta crocuta*. Behav Ecol Sociobiol.

Wilson E O. 1980. Sociobiology. The Harvard University Press: Cambridge, M A. Abridged Edition. Pp 366.