



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTONOMA
DE MEXICO

FACULTAD DE ESTUDIOS SUPERIORES

IZTACALA

"BASES BIOLÓGICAS DE LA CONDUCTA PATERNA
EN LOS ROEDORES"

T E S I N A

PARA OBTENER EL TÍTULO DE :

B I O L O G A

P R E S E N T A :

GONZALEZ CONTRERAS ALEJANDRA



IZTACALA

DIRECTOR DE TESINA

Dra. Juana Alba Luis Díaz

LOS REYES IZTACALA, TLALNEPANTLA 2005



Universidad Nacional
Autónoma de México

Dirección General de Bibliotecas de la UNAM

Biblioteca Central



UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

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

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

**UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE
MÉXICO**

**FACULTAD DE ESTUDIOS SUPERIORES
IZTACALA**

**“BASES BIOLÓGICAS DE LA CONDUCTA PATERNA
EN LOS ROEDORES”**

T E S I N A

PARA OBTENER EL TÍTULO DE :

B I O L O G A

P R E S E N T A :

GONZALEZ CONTRERAS ALEJANDRA

TLALNEPANTLA, EDO. DE MEX. 2005

M. 217311

AGRADECIMIENTOS

En ocasiones decir gracias no es suficiente y faltan palabras para agradecer las enseñanzas y experiencias de vida que me brindaron las maravillosas personas que participaron de una u otra forma en la realización de este trabajo.

Gracias por ayudarme a conseguir lo que en un principio parecía una tarea imposible, vienen a mi mente las estrofas de un pensamiento que me han ayudado a creer en que todo se puede lograr: "...seguir tras una estrella, no importa cuán lejana esté, ni cuánto sacrificio cueste conseguirla....pelear con el enemigo invisible y aun cuando no lo vemos saber que se podrá vencerlo.....y al fin de todo, aunque nuestro cuerpo esté allegado, nuestras fuerzas hayan acabado y nos quede el último aliento, estaremos seguros de conseguir lo que era posible.....". Gracias a todos por ayudarme a lograrlo.

Primero quiero dar gracias a Mi Padre Celestial, por darme la oportunidad de estar en esta tierra y progresar, por bendecir mi camino y por todo su amor.

A mis padres, porque han trabajado mucho por darme la oportunidad de ser alguien, por enseñarme que el desear algo es el primer paso y que después, sólo el esfuerzo constante nos ayuda a conseguir lo que en verdad anhelamos. Son un gran ejemplo a seguir y sin su amor y apoyo incondicional no lo hubiera logrado. Esto es para ustedes porque siempre son los primeros en creer en mí.

Agradezco a las personas que me han ayudado a ser quien soy y que me aman a pesar de mis imperfecciones, gracias a mis hermanos Juan Carlos y Jorge por tolerar mis malos momentos, a mi abuelita Rita por estar siempre a mi lado, a mi tío Marcos por apoyarme en todo, a mi primo Abraham por enseñarme a ver siempre hacia adelante y nunca conformarme, a Flor por darme la alegría de convertirme en tía, pero sobre todo, mil gracias a mi tía Oliva por ayudarme a encontrar el camino cuando no sabía a dónde dirigirme, por sus siempre atinados y sabios consejos y por ser una segunda madre para mí.

Un agradecimiento muy especial para mi asesora de Tesina la Dra. Juanita por todo el tiempo dedicado a la realización de este trabajo, por estar siempre dispuesta a contestar todas mis preguntas, por su inagotable paciencia y deseos de enseñar y porque con su ejemplo, aprendí que cuando se tiene voluntad ningún obstáculo puede impedir que alcancemos nuestros sueños.

Agradezco la confianza y disposición de los integrantes de la comisión dictaminadora de la presente tesina: M. en C. Carmen Álvarez y María del Rosario González, así como a los Biol. José del Carmen Benítez y Mónica Chávez, por el tiempo dedicado en

la revisión de este trabajo, así como por sus valiosas observaciones y consejos para enriquecerlo.

A todos aquellos profesores, de los cuales durante la carrera no solo recibí cátedras sino experiencias, gracias por su tiempo y enseñanzas.

A mi querida Universidad Nacional Autónoma de México por brindarme una excelente educación, por brindarme unos excelentes años de vida y experiencias inolvidables, por que nunca dejare de ser "Puma" y defenderé con mucha garra tus colores y el ser Universitario.

INDICE

Resumen.....	6
Introducción.....	7
Antecedentes.....	12
Justificación y Objetivos.....	15
Material y Métodos.....	16
Capítulo I. Hormonas reguladoras de la conducta paterna en los roedores.....	17
Capítulo II. Factores sensoriales involucrados en el inicio y mantenimiento de la conducta paterna en los roedores.....	31
Capítulo III. Bases neurales de la conducta paterna en los roedores.....	40
Capítulo IV. Discusión.....	47
Capítulo V. Conclusiones.....	53
Capítulo VI. Literatura Citada.....	55

RESUMEN

En los mamíferos los cuidados paternos son poco comunes, debido a sus estrategias reproductivas, sin embargo, en algunas especies de roedores monógamos el macho permanece con la hembra después del apareamiento y participa en el cuidado de sus hijos. En los roedores, dependiendo de la especie, la conducta paterna puede estar constituida por el abrigo, acicalamiento, olfateo y recuperación de las crías, así como sociabilización, construcción y mantenimiento del nido. La conducta paterna es regulada por hormonas como la prolactina, testosterona, oxitocina, vasopresina, glucocorticoides y progesterona, los niveles plasmáticos de estas hormonas varían a través del ciclo reproductivo de los machos. Sin embargo, la función que tienen dichas hormonas sobre la conducta paterna aún no ha sido bien establecida. También falta por establecerse la importancia que tienen los estímulos sensoriales, como la presencia de la hembra y las crías, en el inicio y mantenimiento de la conducta paterna, así como determinar las áreas neurales implicadas en su modulación. El estudio de las bases neuroendocrinas del comportamiento paterno en los roedores, y en general en los mamíferos, es un área abierta a la investigación, en la que uno de los principales problemas a resolver es la variabilidad de factores externos que parecen facilitar esta conducta y la variación intraespecífica observada en las especies que la exhiben.

Introducción

En los mamíferos los cuidados paternos son poco comunes, debido a sus estrategias reproductivas. Un desarrollo embrionario que se efectúa dentro del cuerpo materno, aunado a la dependencia alimenticia de los hijos al nacer, exclusivamente de la leche producida por la madre, determina que la presencia del padre no sea necesaria para la sobrevivencia de los hijos, por lo que el macho generalmente deserta de la pareja después del apareamiento. Sin embargo; en algunos mamíferos el macho permanece con la hembra después del apareamiento y participa en el cuidado de los hijos (Kleiman y Malcolm, 1981; Elwood, 1983).

La primera observación sobre el comportamiento paterno en los mamíferos se registró en la mangosta (*Mungos mungo*) y fue publicada en la revista "Nature" en 1974, causando gran impacto tanto en la comunidad científica como en la comunidad en general (Woodroffe y Vincent, 1994). Actualmente se conoce que los machos de varias especies de primates, carnívoros, perisodáctilos, artiodáctilos, insectívoros, quirópteros, lagomorfos y roedores proporcionan cuidados paternos (Elwood, 1983).

La presencia de cuidados paternos en los roedores está relacionada con el sistema de apareamiento y la organización social (Kleiman y Malcolm, 1981). Así, la cantidad de cuidados proporcionados por el macho a sus hijos está relacionada con la probabilidad de la paternidad, por lo que los cuidados paternos son más comunes en los roedores monógamos que en los promiscuos. Kleiman (1977) sugiere que la monogamia puede ser de dos tipos: facultativa u obligada. Una de las características de la monogamia facultativa

consiste en que la hembra tiene la capacidad de criar a sus hijos independientemente de los cuidados del padre (Kleiman y Malcolm, 1981), mientras que en la monogamia obligada los cuidados paternos son necesarios para la crianza de los hijos. Por ejemplo en el hamster húngaro (*Phodopus campbelli*), la presencia del macho durante el periodo de lactancia incrementa la sobrevivencia de las crías, mientras que en el hamster siberiano (*P. sungorus*), el cual no es un roedor monógamo, la presencia del macho no tiene ningún efecto sobre la sobrevivencia de las crías (Wynne-Edwards, 1987).

En el género *Microtus*, el ratón de campo (*M. pennsylvanicus*) y el ratón de la montaña (*M. montanus*) son promiscuos, mientras que el ratón del pino (*M. pinetorum*) y el ratón de la pradera (*M. ochrogaster*) son monógamos; de estas cuatro especies, el ratón de la pradera muestra mayores cuidados paternos que el ratón del pino. Las otras especies casi nunca exhiben cuidados paternos (McGuire y Novak, 1986).

En el género *Peromyscus*, las especies monógamas también presentan una gran cantidad de cuidados paternos (Wolff y Cicirello, 1991). El grado más alto de monogamia, según la escala de Dewsbury (1981), lo tiene el ratón de California (*P. californicus*), una especie en la cual el ADN de las huellas dactilares de las crías ha sido usado para demostrar la monogamia en condiciones silvestres (Ribble, 1991). Por otra parte, el ratón de patas blancas (*P. leucopus*) exhibe conducta paterna en el laboratorio (McCarty y Southwick, 1977), pero no en condiciones naturales (Xia y Millar, 1988), lo que indica que los cuidados paternos pueden ser facultativos en esta especie, y probablemente no contribuyan a la sobrevivencia de las crías en condiciones de campo.

En los gerbos de Mongolia (*Meriones unguiculatus*), roedores monógamos, el macho invierte el mismo o mayor tiempo que la hembra en las actividades relacionadas con las crías (Elwood, 1985). Por el contrario, las ratas machos (*Rattus norvegicus*), que presentan el grado mas bajo de monogamia de acuerdo a la escala de Dewsbury (1981), rara vez, exhiben cuidados paternos (Brown, 1986). El ratón de casa (*Mus musculus*) que es una especie con mayor tendencia a la monogamia que la rata de laboratorio muestra una mayor variedad de cuidados paternos (Elwood, 1985).

En los roedores, los cuidados paternos pueden clasificarse en directos e indirectos; en los primeros se incluyen las actividades que benefician directamente a las crías, mientras que los cuidados indirectos los constituyen aquellas actividades que no implican interacciones padre-hijo (ver tabla 1) (Dewsbury, 1985).

Tabla 1

Cuidados paternos directos e indirectos en los roedores (modificado de Dewsbury, 1985).

Directos	Indirectos
Abrigo de las crías	Obtención del alimento y defensa de los recursos
Acicalamiento de las crías	Construcción del nido
Recuperación de las crías	Provisión de cuidados a la madre
Olfateo de las crías	Defensa del territorio
Juego y sociabilización con las crías	Defensa ante depredadores

Aunque se ha determinado que el comportamiento paterno puede ser influido por el crecimiento de las crías (Wuensch, 1985), existe poca evidencia cuantitativa acerca de la relación entre la conducta paterna, el desarrollo y sobrevivencia de las crías en los mamíferos (Kleiman y Malcolm, 1981).

La influencia que tienen los cuidados paternos en la sobrevivencia y desarrollo de las crías ha sido estudiada, en condiciones en que los hijos son cuidados por ambos padres y cuando únicamente son cuidados por la madre (Dewsbury, 1985). No obstante, en condiciones de laboratorio, es difícil mostrar el efecto de la presencia del macho durante el postparto en la sobrevivencia y desarrollo de los hijos, debido a que en estas condiciones se les proporciona alimento, agua y material para el nido. Además, de que son mantenidos sin variaciones bruscas en la temperatura.

Priestnall y Young (1978) mantuvieron al ratón de laboratorio albino bajo condiciones normales de laboratorio y no encontraron diferencias en el porcentaje de sobrevivencia de las crías, ni en el tamaño de las camadas cuando son criadas por el padre y la madre o únicamente por la madre. En el ratón saltamontes (*Onychomys torridus*), la presencia del padre en el periodo de lactancia tampoco influye en la sobrevivencia y crecimiento de las crías (McCarty y Southwick, 1977). En el gerbo de Mongolia la crianza de los hijos por ambos padres no tiene efectos benéficos importantes en su sobrevivencia, pero las crías cuidadas por ambos padres abren los ojos a una edad más temprana (Elwood y Broom, 1978). Asimismo, en el ratón de la pradera la presencia del macho en el postparto favorece el desarrollo de las crías, pero no tiene efectos en su sobrevivencia (Storey y Snow, 1987).

En el ratón de California se ha demostrado que en condiciones de laboratorio, la presencia del padre durante la lactancia favorece el crecimiento y desarrollo de los hijos; las crías que reciben los cuidados de ambos padres se cubren de pelo y abren los ojos a una edad más temprana que los que permanecen solos con la madre (Dudley, 1974). Otro estudio señala que en ausencia del macho, las hembras del ratón de California pueden criar camadas de dos hijos, pero no de cuatro cuando el alimento se obtiene dando vueltas a una rueda (Wright y Brown, 1992). Asimismo, cuando las hembras crían solas a sus hijos en ambientes con temperaturas de 8.5 a 10.5° C, la sobrevivencia de éstos es menor que cuando el padre participa en el cuidado de las crías (Gubernick *et al.*, 1993). En el hámster húngaro, las hembras no son capaces de criar a sus hijos en ausencia del macho cuando son mantenidas en ambientes fríos (Wynne-Edwards, 1995).

Sin embargo, en condiciones naturales, la presencia del macho puede tener gran importancia en la sobrevivencia de las crías, principalmente en aquellas especies que habitan en zonas donde se alcanzan temperaturas bajo 0° C y el alimento es escaso. En el cautiverio las hembras no tienen que conseguir el alimento, ni el material de nidación, tampoco tienen que proteger a las crías de los depredadores, por lo cual invierten la mayor parte del tiempo en el cuidado de las crías. Bajo estas condiciones, la presencia del macho puede no tener efectos significativos en la sobrevivencia de éstas (Brown, 1993).

Elwood (1983) sugiere que en condiciones naturales la presencia del macho en el postparto puede tener efectos positivos en la sobrevivencia de las crías, debido a que en ausencia de la hembra el macho permanece en el nido proporcionando a sus hijos calor y protección, lo cual es de gran importancia,

ya que la temperatura del nido es un factor determinante en la sobrevivencia de las crías.

El estudio de los beneficios de los cuidados paternos sobre las crías requiere de investigaciones en condiciones semi-naturales, en las cuales los padres tengan que conseguir el alimento, construyan su nido y defiendan a sus hijos de los depredadores (Brown, 1993).

Antecedentes

Investigaciones recientes en neuroendocrinología acerca del comportamiento paterno en los roedores validan la hipótesis de que la conducta paterna y materna son homólogas. Si esto es cierto, entonces, las hormonas que regulan la conducta materna y los sitios neurales que la modulan podrían ser los mismos que regulen la conducta paterna (Wynne-Edwards y Reburn, 2000).

Hay suficientes fundamentos para realizar estas especulaciones; primero, excepto para un pequeño número de genes en el cromosoma Y, todos los machos y hembras tienen el mismo ADN disponible. De este modo las diferencias conductuales propias del sexo podrían deberse a diferencias en la expresión genética (la cual está fuertemente influida por hormonas sexuales esteroides) más que por dimorfismos estructurales (Kelley, 1988); segundo, las barreras evolutivas para la formación de nuevas rutas neuroendocrinas son mayores que las barreras para alterar la activación de rutas ya existentes. En los mamíferos los cuidados maternos conforman una conducta necesaria e imprescindible en la sobrevivencia de estos vertebrados. A través de la

evolución la hembra fue dotada de las capacidades que le permiten sostener las primeras etapas del desarrollo de las crías, por lo que la estrategia primaria en el macho fue la deserción de la pareja. El surgimiento de la conducta materna requirió de la integración de factores hormonales, neurales y sensoriales que han creado circuitos neuroendocrinos muy complejos, los cuales también se encuentran presentes en el macho; tercero, roedores jóvenes de ambos sexos son generalmente paternos con las crías (Lonstein y De Vries, 2000). Sin embargo, la hipótesis acerca de la homología entre la conducta paterna y materna todavía no ha sido adecuadamente probada, por lo que es posible que existan diferencias en los circuitos neuroendocrinos que pudieran inducir la misma conducta en los machos y hembras (De Vries y Boyle, 1998).

Los estudios acerca de los mecanismos fisiológicos involucrados en la regulación de la conducta materna en los mamíferos, señalan que aún no es posible hacer una comparación entre la conducta materna y paterna, debido a que los mecanismos fisiológicos que controlan el comportamiento paterno se encuentran pobremente estudiados (Numan, 1988). No obstante, el número de especies de mamíferos que presentan esta conducta es considerable (Brown, 1993).

Brown (1993) señala que existen siete factores que pueden influir en la iniciación y mantenimiento de la conducta paterna en los machos de los roedores: 1) el sistema de apareamiento; 2) las condiciones ecológicas bajo las cuales viven los animales; 3) la experiencia social; 4) la experiencia sexual y el estímulo de la hembra; 5) el estímulo de las crías; 6) los cambios hormonales

en los machos adultos en respuesta al estímulo de la hembra y las crías y 7) los niveles de hormonas neonatales.

Lonstein y De Vries (2000) al realizar un análisis de las similitudes y diferencias en la respuesta paterna, entre los machos y hembras de los roedores de laboratorio (ratas, ratones, voles, gerbos y hamsters), reportaron que ésta se encuentra influida por hormonas esteroides sexuales, procesos del desarrollo y la experiencia social.

Por otra parte, diversos estudios han determinado los cambios hormonales asociados con el encendido de la conducta paterna y se han enfocado principalmente en los andrógenos y la prolactina (Brown *et al.*, 1995; Reburn y Wynne-Edwards, 1999; Ziegler y Snowdon, 2001; Nunes *et al.*, 2001). Cabe señalar que investigaciones recientes han tratado de establecer la función de hormonas como el estradiol y la progesterona en la modulación de la conducta paterna de roedores monógamos; sin embargo, los resultados encontrados en el ratón de California (*Peromyscus californicus*) y en el hamster húngaro (*Phodopus campbelli*) han sido contradictorios, ya que mientras en el ratón de California el estradiol tiene un papel facilitador de la conducta paterna y la progesterona un efecto inhibitorio, en el hamster húngaro el estradiol y la progesterona no se correlacionan con la exhibición de cuidados paternos (Trainor y Marler, 2001, 2002; Trainor *et al.*, 2003; Schum y Wynne-Edwards, 2005). El papel que tiene cada una de estas hormonas en la regulación de la conducta paterna, aún no ha sido bien establecido. Asimismo, aún falta por determinar en qué áreas del cerebro actúan, aunque se señala que el área preóptica media, la amígdala, el septo lateral y la base del núcleo de la estría *terminalis*, regiones neurales que participan en la regulación de la conducta

materna, también pueden tener una importante función en la regulación de esta conducta (Bamshad *et al.*, 1994).

Los factores sensoriales que intervienen en la regulación de la conducta paterna también se desconocen, pero se ha observado que la presencia de las crías y la hembra son estímulos esenciales en el encendido y mantenimiento de los cuidados paternos (Brown, 1993).

Justificación

Debido a que no existe ninguna fuente de información bibliográfica que reúna y analice los conocimientos generados hasta hoy, acerca de los factores neuroendocrinos y sensoriales involucrados en la iniciación y mantenimiento de la conducta paterna en los roedores, en la presente tesina se realizó una revisión de los estudios más recientes relacionados con este aspecto. Por lo cual se plantearon los siguientes objetivos.

Objetivo General:

- Establecer con base en la revisión de la información bibliográfica actualizada, los factores neuroendocrinos y sensoriales que regulan la conducta paterna en los roedores.

Objetivos Particulares:

- Identificar las hormonas que participan en la regulación de la conducta paterna en los roedores.

- Describir la importancia de los factores sensoriales en la iniciación y mantenimiento de la conducta paterna en los roedores

- Mencionar las estructuras neurales que intervienen en la regulación de la conducta paterna en los roedores.

Material y Métodos

Para cumplir con los objetivos planteados en la presente tesina, se realizó una revisión de libros, tesis, fuentes electrónicas formales de información (elselvier y NCBI), revistas científicas nacionales e internacionales relacionadas con las bases biológicas de la conducta paterna en los roedores, con énfasis en aquellas especies que exhiben dicho comportamiento en condiciones naturales. La información recabada se interpretó y describió para poder realizar un análisis de los conocimientos que se han generado hasta hoy, de las similitud entre el comportamiento paterno y materno, y de los futuros proyectos que pueden desarrollarse con la finalidad de establecer qué factores neuroendócrinos están involucrados en el desarrollo y despliegue de esta conducta.

Capítulo I. Hormonas reguladoras de la conducta paterna en los roedores

El inicio de la conducta materna en la rata de laboratorio depende de los cambios hormonales que ocurren al final de la preñez y su mantenimiento de los estímulos sensoriales emitidos por las crías. Sin embargo, los experimentos de sensibilización han mostrado que hembras vírgenes pueden exhibir cuidados maternos (excepto amamantamiento) cuando son expuestas de manera repetida a crías recién nacidas de la misma especie (Bridges, 1990; Rosenblatt *et al.*, 1988; Stern, 1989). Hormonas como los estrógenos, la progesterona, la prolactina y la oxitocina, así como algunos péptidos endógenos han sido implicados en el inicio de esta conducta en la rata de laboratorio.

Por otra parte, debido a que la rata de laboratorio ha sido objeto de un sin número de estudios sobre la conducta materna, el macho de este roedor fue utilizado como modelo en las investigaciones sobre la conducta paterna, la cual fue originalmente descrita como "conducta materna del macho" (McQueen y Williams, 1935).

El macho de la rata de laboratorio fue el primer roedor utilizado en el estudio de las bases hormonales de la conducta paterna, no obstante, de que en esta especie los cuidados paternos no se presentan de manera natural. El macho de este roedor fue inducido a presentar conducta paterna administrándole las hormonas que regulan la conducta materna (estrógenos y prolactina), aunque éstas no siempre desencadenaban la exhibición de cuidados paternos con la misma frecuencia y latencia que en las hembras vírgenes (Lubin *et al.*, 1972). Posteriormente, los machos de este roedor fueron desmasculinizados y feminizados a través de la castración perinatal, y en estas

condiciones les fueron administradas nuevamente las hormonas femeninas implicadas en la regulación de la conducta materna, observándose que los machos tratados de esta forma exhibían “altos niveles” de conducta materna (Rosenberg y Herrenkohl, 1986). Otros experimentos demostraron que la inhibición de la secreción de testosterona en la etapa perinatal permite el desarrollo de la conducta “materna” en los machos (Rosenberg, 1974).

Horner (1947) a través de sus observaciones demostró que en varias especies de roedores los machos exhiben dicho comportamiento de manera natural, aunque tuvo que pasar un tiempo considerable para que los machos de estas especies fueran utilizados en el estudio de las bases hormonales de la conducta paterna.

En los roedores la conducta paterna parece estar regulada por hormonas como la prolactina, testosterona, oxitocina, vasopresina, glucocorticoides y progesterona, debido a que los niveles plasmáticos de éstas, varían a través del ciclo reproductivo de los machos de las especies que presentan cuidados bipaternos (Rosenblatt, 1992).

- Prolactina

Prolactina (PRL) es una hormona proteica sintetizada en la adenohipófisis, cuya función principal es estimular la secreción láctea, aunque también participa en la regulación de otros eventos como la conducta materna, el estrés y los cambios de fotoperiodo (Bridges, *et al.*, 1997).

Esta hormona es transportada activamente a regiones neurales específicas que intervienen en el desarrollo de la conducta materna (Sakaguchi *et al.*, 1996). En la rata de laboratorio participa en el inicio de la conducta

materna, pero no es necesaria para su mantenimiento (Bridges *et al.*, 1997). Se ha demostrado claramente que en los machos la prolactina produce una respuesta paterna homóloga a la de las hembras; cuando a ratas machos con niveles altos de prolactina se les suministra un antagonista dopamínico (Mesilato de Bromocriptina), que suprime la acción de esta hormona, la conducta paterna se inhibe (Sakaguchi *et al.*, 1996).

Por otra parte, la conducta paterna de una gran variedad de roedores está correlacionada con altas concentraciones de prolactina (Dixson y George, 1982; Gubernick y Nelson, 1989; Brown *et al.*, 1995; Ziegler *et al.*, 1996; Reburn y Wynne-Edwards, 1999); en el ratón de California los niveles de prolactina plasmática son más elevados en los machos en paternidad activa que en los castos y los que están en apareamiento, mientras que en el primate cabeza de algodón con experiencia paterna la prolactina se mantiene elevada, incluso cuando son removidas las crías (Ziegler y Snowdon, 2001). En el gerbo de Mongolia los niveles de prolactina son significativamente más altos en los machos que cohabitan con su pareja desde el apareamiento hasta que las crías tienen 20 días de nacidas, que en los machos no apareados o en aquellos que se juntaron para el apareamiento únicamente por 24 h (Brown, 1993).

En los hamsteres húngaros cuando la secreción de prolactina es farmacológicamente inhibida durante los últimos 3 días anteriores al nacimiento de sus crías, el macho no muestra conducta paterna durante el parto. Sin embargo, a los 3 días siguientes, aún cuando las concentraciones de prolactina de estos ratones son similares a las de los controles, el nivel de cuidados paternos que exhiben es menor al de los machos no tratados. En contraste, cuando la prolactina es inhibida en el día del nacimiento y las crías son

retiradas del nido durante tres días, la respuesta paterna de este roedor no se reduce (Jones, 2000). Estos cambios hormonales son similares a los que ocurren en la hembra de este roedor; en la cual los niveles de prolactina disminuyen en el último tercio de la preñez a valores similares a los de la preñez temprana. La inhibición farmacológica de prolactina en la hembra durante los 3 últimos días anteriores al nacimiento de las crías, también produce una disminución en las actividades maternas, lo cual ocasiona una menor sobrevivencia de las crías (Edwards *et al.*, 1995). Estos resultados muestran la homología en el control neuroendocrino de la conducta materna y paterna, y sugieren que el incremento en las concentraciones de prolactina antes del nacimiento es crítico para el desarrollo de la conducta bipaterna en el hamster húngaro (Wynne-Edwards, 2001).

Sin embargo, en un estudio reciente con el hamster húngaro en el que se utilizaron machos sin experiencia paterna, se inhibió la producción de prolactina poco antes del nacimiento de su primera camada, usando dos diferentes antagonistas dopamínicos; mesilato de bromocriptina y cabergoline, este último un agente dopamínico mas eficaz que la bromocriptina que suprime la acción de la prolactina no sólo antes del nacimiento de las crías, sino aún después del nacimiento de éstas. Ninguno de los dos tratamientos produjo un decremento en la frecuencia o latencia de recuperación de las crías, así como tampoco se redujo la sobrevivencia de éstas. Estos resultados mostraron que la prolactina hipofisiaria no participa en el inicio y el mantenimiento de la conducta paterna en este roedor (Brooks *et al.*, 2005). No obstante, es probable que haya producción de prolactina en regiones neurales implicadas

en la regulación de esta conducta y que ejerza sus efectos de manera autócrina o parácrina (ver tabla 4).

- Testosterona

La testosterona es una hormona esteroide producida por el testículo principalmente y las glándulas suprarrenales en pequeñas cantidades. Esta hormona regula una variedad de fenómenos reproductivos en el macho, por ejemplo, la producción de espermatozoides, la competencia entre los machos, el cortejo, la conducta de apareamiento y recientemente ha sido implicada en la regulación de la conducta paterna (Monaghan y Glickman, 1992).

Estudios que correlacionan la exhibición de conducta paterna con los niveles plasmáticos de testosterona, señalan que la concentración natural de esta hormona afecta la expresión de este comportamiento (Wynne-Edwards y Reburn 2000); en el gerbo de Mongolia los niveles plasmáticos de testosterona son elevados en los machos que cohabitan con la hembra hasta los 20 días de la preñez, pero descienden significativamente 3 días después del nacimiento de sus crías, permaneciendo bajos hasta el día 10 o 20 del periodo de lactancia (Brown *et al.*, 1995).

Gubernick y Nelson (1989) encontraron que el macho del ratón de California que vive con sus crías o con su pareja preñada, tiene niveles de testosterona mas bajos que los machos controles, aunque éstos no difirieron de manera significativa. Sin embargo, en este estudio se utilizaron dos grupos de ratones; en el primero se realizaron las observaciones conductuales, mientras que de un segundo grupo se obtuvieron las muestras sanguíneas para el análisis hormonal, lo cual no permite comparar el nivel de comportamiento

paterno con los cambios en las concentraciones de testosterona en los mismos individuos (Fivizzani y Oring, 1986).

En el hamster húngaro se ha demostrado que la exhibición de conducta paterna en el periodo de lactancia coincide con bajas concentraciones plasmáticas de testosterona; en el macho de este roedor los niveles plasmáticos de esta hormona se incrementan conforme se aproxima el nacimiento de sus hijos, lo cual es consistente con la defensa y protección de la hembra preñada. No obstante, después del parto, los niveles de testosterona descienden. Este descenso en los niveles plasmáticos de testosterona ha sido relacionado con una reducción en la agresión hacia las crías y la facilitación del despliegue de la conducta paterna (Reburn y Wynne-Edwards, 1999). En un estudio reciente se demostró que los machos del hamster húngaro que siempre recuperaron a sus crías durante las pruebas de paternidad tuvieron concentraciones mas bajas de testosterona que los machos que nunca recuperaron a sus hijos, sin embargo, no ocurrió ningún descenso en los niveles de testosterona ni antes ni después del nacimiento de las crías, lo cual resulta inconsistente con lo reportado por Reburn y Wynne-Edwards (1999) (Schum y Wynne-Edwards, 2005).

Los primeros estudios de correlación señalaron que la exhibición de cuidados paternos en especies como *Meriones unguiculatus* y *Phodopus campbelli* coincidían con bajos niveles plasmáticos de testosterona. Asimismo, en los machos de las aves también se ha observado una disminución en los niveles de testosterona cuando participan en el cuidado de sus hijos (Feder et al., 1977) Estos resultados llevaron a plantear que en los machos de los roedores con cuidados bipaternos la testosterona tenía un papel inhibitorio de

la conducta paterna. Sin embargo, estudios más recientes señalan que la función de la testosterona en la regulación de esta conducta tiene que ser reconsiderado. En el primate cabeza de algodón (*Saguinus oedipus*), los niveles de testosterona urinarios se incrementan durante la preñez y permanecen elevados durante el periodo de lactancia (Ziegler y Snowdon, 2001), coincidiendo con altos niveles de conducta paterna.

Trainor (2001) en un estudio realizado con el ratón de California demostró que altos niveles de testosterona son necesarios para la exhibición de la conducta paterna. La castración en estos roedores reduce la cantidad de cuidados paternos. Además, de que la administración de testosterona a machos castrados incrementa las actividades paternas por arriba de lo observado en los machos en los que sólo se simuló la castración. Estos resultados señalan que en esta especie la testosterona tiene un papel facilitador de la conducta paterna y no inhibidor, como inicialmente se había planteado.

Sin embargo, en otras especies con cuidados bipaternos los resultados de los experimentos de la castración son variables; en el gerbo de Mongolia la castración produce un incremento en los cuidados paternos (Clark y Galef, 1999), mientras que en el macho del ratón de la pradera el efecto de la castración sobre esta conducta ha sido inconsistente, debido a que mientras Wang y De Vries (1994) señalan que la castración ocasiona una disminución de los cuidados paternos, Lonstein y De Vries (1999) encontraron que ésta no tiene ningún efecto sobre la conducta paterna. En esta especie se ha demostrado que la testosterona actúa postnatalmente para facilitar los cuidados paternos en los machos adultos, debido a que la castración en el día

del nacimiento inhibe los cuidados paternos, mientras que los machos castos intactos son espontáneamente paternales (Lonstein, 2002).

En el ratón de California (*Peromyscus californicus*), roedor monógamo, se demostró que la testosterona no regula de manera directa la conducta paterna, sino a través de su conversión a estradiol, por medio de la enzima aromatasa; cuando machos castrados de este roedor son tratados con testosterona mas un inhibidor de la conversión de testosterona a estradiol, muestran menor conducta de abrigo y acicalamiento que los machos tratados de la misma forma mas estradiol. Aunque se sabe que el estradiol promueve el encendido de la conducta materna, los resultados obtenidos a través de estos experimentos son los primeros en demostrar que esta hormona puede también promover la conducta paterna en los roedores monógamos. Asimismo, estos resultados dan una posible explicación de cómo los mamíferos expresan cuidados paternos mientras los niveles de testosterona se encuentran elevados (Trainor, 2002).

Un experimento posterior demostró que los machos del ratón de California padres, tienen significativamente mayor actividad de la aromatasa en el área preóptica media, un área del cerebro que regula la conducta paterna en los roedores, que los machos apareados sin crías, lo cual sugiere que el incremento en la conversión de testosterona a estradiol contribuye con el encendido de la conducta paterna, ya que los machos castos rara vez exhiben cuidados paternos. Este incremento en la actividad de la aromatasa parece estar mas asociado con la activación de mecanismos neurales que promueven la conducta paterna que con la inactivación de mecanismos inhibitorios (Trainor, 2003).

Contrariamente a lo observado en el ratón de California, en el hamster húngaro (*Phodopus campbelli*) el estradiol no parece estar implicado en la regulación de la conducta paterna; los niveles plasmáticos de esta hormona registrados en los machos apareados en los días 8, 12, 15 y 17 del periodo de gestación no difirieron significativamente de los determinados en los machos que se mantuvieron en cohabitación con sus hijos en los días 1, 3, 5 y 12 del periodo de lactancia (Schum y Wynne-Edwards, 2005) (ver tabla 4).

- Oxitocina

La oxitocina es un neuropéptido, sintetizada por células nerviosas en el núcleo paraventricular del hipotálamo, de donde es transportada por los axones de las neuronas hipotalámicas hasta sus terminaciones en la porción posterior de la hipófisis (neurohipófisis), esta hormona ha sido relacionada con el establecimiento de la pareja en los roedores monógamos (Young, 1999).

Sin embargo, no existen evidencias del papel que pudiera tener esta hormona en la regulación de la conducta paterna. En el macho del ratón del campo (*Microtus pennsylvanicus*) y en el de la montaña (*Microtus montanus*), la expresión del gen de la oxitocina hipotalámica se incrementa cuando se convierten en padres (Wang *et al.*, 2000), mientras que en el ratón de California (*Peromyscus californicus*), roedor monógamo, las concentraciones de oxitocina son significativamente más elevadas en los machos que cohabitan con la hembra preñada que en los ratones castos y aquellos que están participando en el cuidado de sus crías. El incremento de esta hormona ocurre un día después del apareamiento y su nivel permanece alto hasta el día 15 de la gestación. Sin embargo, aproximadamente a los 20 días, los niveles de

oxitocina descenden, permaneciendo así durante todo el periodo de lactancia (Gubernick *et al.*, 1995)

Algunos de los machos del ratón de California que están próximos a convertirse en padres pueden o no exhibir comportamiento paterno o infanticida, observándose que los niveles de oxitocina no son significativamente diferentes en estos animales, lo cual indica que esta hormona posiblemente no esté implicada ni en el encendido de la conducta paterna, ni en la inhibición del infanticidio antes del parto. También se ha demostrado que los machos que actúan en forma paterna después del parto tienen niveles similares de oxitocina a aquellos que no muestran este tipo de cuidados. Mientras que los machos que se separan de la pareja y sus crías en el día en que nacen éstas, a los 3 días siguientes presentan concentraciones de oxitocina elevadas comparadas con las de los machos que permanecen con su familia. Esto sugiere que la separación de la pareja y/o la ausencia de las crías afecta los niveles de oxitocina en los machos del ratón de California (Gubernick, *et al.*, 1995).

- Vasopresina

La vasopresina es una hormona peptídica sintetizada en los núcleos hipotalámicos supraóptico y paraventricular y se almacena en la neurohipófisis. Esta hormona desempeña un papel muy importante en el establecimiento de la pareja en aquellas especies naturalmente bipaternas (Young, 1999). Por otra parte, se señala que también interviene en el desarrollo de la conducta paterna; implantes de arginina-vasopresina en el septo lateral del macho del ratón de la pradera (*Microtus ochrogaster*) incrementa los cuidados hacia las crías (Wang *et al.*, 1994), además, tanto en el macho como en la hembra aumenta la

expresión del gen de la vasopresina después del nacimiento de sus crías. Por el contrario, en el ratón de la montaña, el cual se caracteriza por ser una especie promiscua con cuidados únicamente maternos, ninguno de los dos progenitores presentan incrementos en la expresión del gen de la vasopresina (Wang *et al.*, 2000). De este modo, el aumento en los niveles de vasopresina no parece presentarse en todos los mamíferos, sino sólo en los machos y hembras de especies monógamas (Wynne-Edwards, 2001).

- Glucocorticoides

Los glucocorticoides son producidos en la corteza de las glándulas suprarrenales y aunque han sido poco estudiados en su relación con la conducta paterna, se sabe que responden a cambios sociales; la formación de parejas en el primate cabeza de algodón, en el ratón de la pradera y en el hamster húngaro produce en los machos una reducción en la concentración de esta hormona (Ziegler *et al.*, 1996; Castro y Matt, 1997; Carter *et al.*, 1997; Wynne-Edwards y Reburn, 2000).

El cortisol es un glucocorticoide que está involucrado en la formación de la pareja, así como en la relación madre-hijo; en el hamster húngaro que exhibe naturalmente conducta paterna, los niveles de cortisol se elevan inmediatamente antes del parto y decrecen después del nacimiento de las crías (Reburn y Wynne-Edwards, 1999).

- Progesterona

La progesterona es una hormona esteroide, que en los roedores machos se sintetiza en las glándulas adrenales y en el hígado. Estudios recientes demuestran que en el ratón de laboratorio la progesterona facilita la agresión directa hacia las crías y suprime la conducta paterna (Schneider *et al.*, 2003). En el ratón de California los niveles de esta hormona son más bajos en los machos que cohabitan con sus hijos que en los castos, lo cual no se había reportado previamente en ningún mamífero bipaterno. Además las concentraciones de progesterona se correlacionaron negativamente con la actividad de la aromatasa en el área preóptica media. El descenso en los niveles de progesterona y el incremento en la actividad de la aromatasa pueden contribuir en el encendido de la conducta paterna en este roedor (Trainor *et al.*, 2003). Sin embargo, en el hamster húngaro no se encontraron variaciones en los niveles de progesterona entre los machos que siempre recuperan a sus crías y los que nunca exhibieron esta conducta. Además en ambos grupos los niveles de esta hormona se incrementaron desde el día 17 del periodo de gestación hasta el día 1 de la lactancia. Estos resultados no apoyan la hipótesis de que los machos que exhiben cuidados paternos tienen concentraciones de progesterona más bajas que los no paternales (Schum y Wynne-Edwards, 2005) (ver tabla 4).

- Influencia de los niveles de hormonas perinatales en la organización de la conducta paterna

Los niveles de hormonas perinatales tienen un efecto significativo sobre el desarrollo de la conducta paterna de los roedores (Brown, 1985). La posición intrauterina y el estrés prenatal son dos fenómenos naturales que alteran las concentraciones de hormonas prenatales y producen efectos a largo plazo sobre la exhibición de cuidados paternos (Brown, 1993).

Los machos del ratón de laboratorio que durante su etapa uterina se desarrollan entre dos hembras, se encuentran expuestos a los mismos niveles de testosterona, pero mayores concentraciones de estradiol, que los machos que se desarrollan entre dos embriones del mismo sexo (Vom Saal *et al.*, 1983). Los machos que se desarrollan entre dos hembras tienden a mostrar en etapa adulta mayor infanticidio y menores cuidados paternos, que los que se desarrollan entre dos machos (Perrigo *et al.*, 1989).

Los machos adultos del gerbo de Mongolia que se desarrollan intrauterinamente entre dos hembras tienen una menor probabilidad de fecundar a su pareja que los que permanecieron entre dos machos. El reducido éxito copulatorio de los machos que durante su desarrollo embrionario estuvieron entre dos hembras se encuentra correlacionado con bajos niveles de testosterona, esto se cree es la causa de que presenten escasa actividad sexual y un incremento en los cuidados paternos (Clark y Galef, 1999).

Las ratas machos que nacen de hembras sometidas a estrés durante el último tercio de la preñez, se encuentran expuestos a niveles reducidos de testosterona en el útero, lo que produce un incremento en la exhibición de la

conducta paterna (McLeod y Brown, 1988). Asimismo, los machos del ratón de laboratorio que son estresados prenatalmente también presentan mayores probabilidades de mostrar cuidados paternos que los machos controles, independientemente si durante su desarrollo embrionario estuvieron entre dos hembras o dos machos (Vom Saal, 1983).

Por lo tanto, en los machos de algunos roedores, uno de los factores que pueden determinar las diferencias individuales en la conducta infanticida o paterna durante la primera exposición ante las crías, es la variación de sus niveles de hormonas gonadales prenatales, lo cual se debe a la posición intrauterina o al estrés prenatal que reciben sus progenitoras durante la preñez (Brown, 1993) (ver tabla 4).

Capítulo II. Factores sensoriales involucrados en el inicio y mantenimiento de la conducta paterna en los roedores

- Importancia de la experiencia sexual, la presencia de la hembra y las crías en la conducta paterna

En la actualidad, existen suficientes evidencias de que el apareamiento, la cohabitación con la hembra preñada y la presencia de las crías constituyen estímulos que pueden inhibir el infanticidio y facilitar la conducta paterna en los machos de los roedores, independientemente de su sistema de apareamiento. Palaza y Parmigiani (1991) sugieren que "el apareamiento puede funcionar como un disparador de la inhibición del infanticidio, y que el contacto con su pareja preñada además de inhibirlo, estimula la conducta paterna". El estímulo olfativo que constituyen las ferohormonas de la hembra y la conducta agresiva de ésta durante la preñez, también pueden actuar como inhibidores del infanticidio y facilitadores de la conducta paterna (Brown, 1993). Algunos estudios que validan éstas hipótesis se pueden observar en la tabla 2.

Tabla 2

El estímulo de la hembra puede inhibir el infanticidio y facilitar la conducta paterna en los roedores machos.

Estímulo de la hembra	Inhibición del infanticidio	Facilitación de la conducta paterna
Eyacuación	SI (1, 2, 4)	SI (7)
Estímulo olfativo	SI (4, 5)	SI (8)

Conducta agresiva	SI (3)	SI (3, 9)	NO (6, 10)
-------------------	--------	-----------	------------

(1) Voom Saal, 1983; (2) Perrigo *et al.*, 1989; (3) Elwood, 1985; (4) Menella y Moltz, 1988; (5) Gubernick y Alberts, 1987; (6) Brown y Tough, 1992; (7) Kennedy y Elwood, 1988; (8) Gubernick, 1988; (9) Maestripieri y Alleva, 1991; (10) Palaza y Parmigiani, 1991.

En el macho del ratón de la pradera y el de California la presencia de la hembra preñada es importante para el inicio de la conducta paterna (Gubernick y Alberts, 1987; Gubernick, 1988; Bamshad *et al.*, 1994). Sin embargo, en el hamster húngaro la presencia de la hembra preñada puede no ser necesaria para la expresión de dicha conducta; ésto se demostró separando al macho de la hembra 2 horas después del apareamiento y colocándolo en otro cuarto independiente hasta el día en que la hembra parió. Esta separación se hizo con la finalidad de eliminar el estímulo olfativo y auditivo de la hembra preñada. La conducta paterna no se redujo, los machos fueron afectivos con sus parejas y 3 días mas tarde exhibieron una alta recuperación de las crías (Jones y Wynne-Edwards, 2001).

El ratón de California forma parejas estables después de la cópula y exhibe conducta bipaterna, una vez que nacen las crías. A diferencia de las ratas jóvenes, las hembras y los machos jóvenes de este roedor, son espontáneamente paternas. La exposición a crías hermanas facilita de manera temporal la respuesta paterna en el ratón de California, sin embargo este efecto se pierde por completo en la etapa adulta. Puesto que la mayoría de los machos adultos castos no exhiben comportamiento paterno

espontáneamente, una manera de desencadenar esta conducta es a través del apareamiento y cohabitación con la hembra preñada, aunque en general, los machos aún son infanticidas hasta el nacimiento de las crías, después del cual se vuelven altamente paternales. La exposición a las crías no es necesaria para el mantenimiento de la respuesta paterna en los primeros 3 días del postparto, pero si la hembra y las crías son removidas después del parto pocos machos actúan de forma paterna, mientras que aquellos machos que mostraron ser infanticidas antes del nacimiento de sus crías vuelven a comportarse de igual manera cuando son re-expuestos a éstas. Estos cambios en la respuesta paterna indican que los estímulos sensoriales de la hembra lactante mantienen la respuesta paterna en los machos (Gubernick y Alberts, 1987). Probablemente, el contacto directo con la hembra no sea un factor crítico, debido a que cuando el macho es separado de su pareja a través de una barrera de alambre, éste continúa mostrando cuidados paternos. En cambio, cuando los padres son expuestos a las excreciones de su pareja exhiben significativamente mayores cuidados paternos que los padres expuestos a excreciones de hembras vírgenes o de otras hembras lactantes. A los padres que se les aplica en la nariz, dos veces al día 100 μ l de orina, proveniente de su pareja, muestran una mayor cantidad de cuidados hacia las crías que los machos a los que sólo se les suministra agua destilada. Estos resultados sugieren que la fracción volátil de la orina materna contiene una señal química que ayuda a mantener la respuesta paterna (Gubernick, 1988).

Según Brown (1985), el estímulo olfativo puede inducir efectos neuroendócrinos en varias especies de roedores. Es bien conocido, que en el ratón de laboratorio, las ferohormonas a través de cambios neuroendócrinos

regulan el comportamiento reproductivo de estos roedores, por ejemplo, se ha observado que los machos que cohabitan con la hembra dejan de ser infanticidas durante la segunda mitad de la preñez de su pareja, debido a que la orina de la hembra contiene ferohormonas que suprimen esta conducta.

El macho del ratón de laboratorio y el ratón ciervo (*Peromyscus maniculatus*) atacan a las crías extrañas, pero no a las propias, probablemente porque reconocen a sus crías al asociarlas con su pareja o con el nido en el cual fueron encontradas (tabla 3). Esta hipótesis fue probada por Elwood y Kennedy (1991), quienes no hallaron evidencia de tal reconocimiento. Sin embargo, Burns (1987) encontró que el macho del ratón ciervo mata a sus propias crías cuando éstas se encuentran bajo el cuidado de una hembra extraña, mientras que esto no sucede cuando crías extrañas son cuidadas por su propia pareja, lo cual sugiere que el estímulo olfativo de su pareja puede ser usado para el reconocimiento de las crías más que el estímulo de las crías por sí mismo (ver tabla 5).

El macho del ratón espinoso (*Acomys cahirinus*) pasa mas tiempo con sus propias crías que con las crías extrañas (Makin y Porter, 1984). Mientras que en los machos de la rata de laboratorio, el ratón CS1 y los gerbos muestran la misma cantidad de cuidados paternos tanto con sus crías como con las extrañas, una vez que su conducta infanticida ha sido inhibida (Brown, 1986; Elwood y Ostermeyer, 1986). El macho del ratón CBA exhibe mayores cuidados hacia las crías que se encuentran con su pareja que las que se encuentran con hembras extrañas. Sin embargo, en el macho del ratón CS1 no se ha observado esta discriminación (Elwood y Kennedy, 1991). Estas evidencias avalan la hipótesis de que es más probable que algunos roedores

machos actúen de forma paterna, si reconocen a las crías como propias o de su pareja.

Tabla 3

El estímulo de las crías puede inhibir el infanticidio y facilitar la conducta paterna en los roedores machos.

Estímulo de las crías	Inhibición del infanticidio	Facilitación de la conducta paterna
Reconoce a las crías como propias	SI (2) NO (1, 6)	SI (1, 3) NO (4, 5)
Reconoce las crías pertenecientes a su pareja	NO (1, 6)	SI (1, 7)
Reconoce el nido en donde se encuentran las crías	NO (1)	NO (1)

(1) Elwood y Kennedy, 1991; (2) Huck *et al.*, 1982; (3) Makin y Porter, 1984; (4) Brown, 1986; (5) Elwood y Ostermeyer, 1986; (6) Brooks y Schwarzkopf, 1983; (7) Burns, 1987.

Los machos de los roedores tienen la capacidad de desarrollar una memoria olfativa (Brown, 1993), de este modo, el estímulo olfativo de la hembra puede influir en la conducta paterna mediante dos formas: a) los machos reconocen a su camada; y b) el olor de la hembra puede actuar como

una ferohormona para alterar el sistema neuroendócrino del macho, estimulando un incremento en las hormonas que facilitan la conducta paterna.

Elwood y Ostermeyer (1986) han sugerido que la conducta agresiva que exhiben algunas hembras durante determinado tiempo en el que cohabita con su pareja, produce una subordinación del macho que inhibe el infanticidio y facilita el despliegue de cuidados paternos. Elwood (1985) encontró que la hembra del ratón de laboratorio en el día del apareamiento muestra más agresión que el macho e inexplicablemente es más maternal. Sin embargo, después de éste día, la conducta agresiva se reduce a cero, permaneciendo así por el resto del periodo en el que cohabita con su pareja, en este periodo la hembra es menos maternal que el macho. Las hembras preñadas pueden llegar a ser dominantes con su pareja, especialmente si son más grandes que el macho, y suprimir la conducta infanticida de éste (Elwood 1985). Elwood (1986) determinó que en el ratón CS1, los machos subordinados o que son más pequeños que su pareja, tienden a ser menos infanticidas que los machos dominantes o aquellos que son más grandes que la hembra. Del mismo modo, el macho del ratón CD-1 sólo exhibe cuidados paternos cuando se encuentra cohabitando con una hembra agresiva, lo cual sugiere que la conducta paterna en este roedor es evocada a través de la agresión de la hembra.

Sin embargo, Brown y Tough (1992) para probar la hipótesis acerca de la conducta agresiva de la hembra, videograbaron el comportamiento de varias parejas de ratones y ratas de laboratorio desde el apareamiento hasta que las crías tuvieron 22 días de nacidas, y encontraron que la conducta agresiva de la hembra es muy baja y no se correlaciona con la conducta paterna. Los cuidados paternos se incrementaron día a día en ambas especies, por lo que

ninguna de las crías de las ratas murió y solamente una de las 135 crías de ratón no sobrevivió. Estos resultados permiten concluir que la agresión de la hembra no promueve la conducta paterna en los machos de estas especies (ver tabla 5).

Así, aunque existen evidencias de que la conducta agresiva de la hembra produce subordinación en los machos de algunas especies de roedores (Elwood, 1986; Jakubowski y Terkel, 1985), resulta difícil cuantificarla, quizás porque las interacciones agresivas no son la medida más apropiada para determinar los efectos de la dominancia a largo plazo.

Otros factores que pueden influir en el desarrollo de la conducta paterna son: la edad de las crías, la especie, las vocalizaciones ultrasónicas, la actividad, etc., (Brown, 1993).

Los ratones del género *Microtus* proveen un modelo único en el cual se pueden estudiar especies cercanamente relacionadas que difieren considerablemente en su organización social y estrategias reproductivas, incluyendo la exhibición de la conducta paterna. El grado de respuesta a esta conducta depende de numerosos factores, incluyendo el origen geográfico, el fotoperiodo, la temperatura ambiental, las condiciones de prueba, así como también su historia reproductiva. En especies polígamas y de reproducción estacional como *M. pennsylvanicus* que se distribuye al noroeste de los E. U., la hembra es la única que proporciona cuidados a las crías, mientras que los machos con experiencia sexual no exhiben comúnmente comportamiento paterno. Los machos castos son altamente infanticidas, sin embargo, si son mantenidos bajo condiciones de luz-oscuridad similares a la estación natural de reproducción, muestran mayores cuidados paternos que los machos que se

mantiene bajo fotoperíodos cortos, aunque aún en estas condiciones, los machos pueden llegar a anidar con su pareja y criar a sus hijos durante el invierno. Los machos con poca experiencia sexual son infanticidas con crías extrañas y aún con sus propias crías. En los machos de este roedor no está definido, cuál es el estímulo que inhibe el infanticidio después del apareamiento y promueve el despliegue de conducta paterna, debido a que los machos sólo son paternos después del nacimiento de sus hijos. Además, la cohabitación continua con la hembra preñada no es suficiente para la inhibición del infanticidio, pero estímulos sensoriales, químicos y táctiles provenientes de la hembra y las crías pueden eliminar dicha conducta (Storey y Walsh, 1994)

- La importancia de la experiencia social (no sexual) en la determinación de la conducta paterna

Cuando los roedores machos son expuestos por primera vez a crías de su misma especie, éstos pueden ser infanticidas, exhibir comportamiento paterno o ignorar a las crías, esto depende en gran parte de la experiencia que hayan tenido con sus padres durante su desarrollo, del estatus social que ocupen, de la experiencia que hayan tenido con sus hermanos (crías regularmente de la segunda camada) y de su desarrollo prenatal (Jakubowski y Terkel, 1985). El tipo y la frecuencia de cuidados paternos que los machos reciben durante su infancia puede influir en el despliegue del comportamiento paterno en la etapa adulta. Por ejemplo, cuando las crías del ratón de campo (*Microtus pennsylvanicus*) son cuidadas desde el nacimiento por ratones de la pradera (*Microtus ochrogaster*) con experiencia sexual, una especie filogenéticamente

cercana, reciben mayores cuidados paternos, especialmente del macho, que los infantes criados por ratones con experiencia paterna de la misma especie. Una vez que estas crías se convierten en adultos y se reproducen, los machos que recibieron cuidados paternos del ratón de la pradera pasan más tiempo en el nido con sus hijos que los machos que fueron criados por el ratón de campo, en el que los cuidados paternos son facultativos (McGuire, 1988). Estos resultados sugieren que la conducta paterna puede ser aprendida durante el desarrollo postnatal (Brown, 1993)

El ratón de casa que es mantenido con sus padres durante seis semanas después del nacimiento y, por lo tanto, se encuentra expuesto a las crías provenientes de la segunda camada, tiende a mostrar en la etapa adulta mayores cuidados paternos que los machos que no tuvieron tal experiencia (Jakubowski y Terkel, 1985).

Cuando el macho del ratón de laboratorio C57BL/6 es separado de su familia después de la pubertad, su conducta paterna se incrementa (Ghiraldi y Svare, 1986). Los ratones castos dominantes tienden a ser más infanticidas que los subordinados, los cuales muestran mayores cuidados paternos. Sin embargo, después del apareamiento, los machos dominantes son más paternales que los subordinados (Huck *et al.*, 1982; Vom Saal, 1983) (ver tabla 5).

Capítulo III. Bases neurales de la conducta paterna en los roedores

El ratón de California es una especie ideal para el estudio de las bases neurales de la conducta paterna, debido a que son roedores monógamos con cuidados bipaternos naturales. Cuando el macho o la hembra son sometidos a lesiones en el área preóptica media (MPOA), una área que se sabe es crítica para la expresión de la conducta materna en las ratas, éstos muestran significativamente una latencia mayor en la exhibición de la conducta paterna e invierten menos tiempo en el olfateo y acicalamiento de las crías con respecto a los ratones controles. Sin embargo, las lesiones MPOA no producen una reducción en el tiempo que los machos y las hembras invierten en el abrigo de las crías. Estos resultados sugieren que los mecanismos neurales que controlan la conducta paterna son similares a los de la conducta materna en esta especie (Gubernick y Alberts, 1987)

Por otra parte, cuando los machos de la rata de laboratorio son tratados con implantes de estrógenos y progesterona en el área preóptica media, muestran comportamiento paterno (Rosenblatt y Ceus, 1998), aún cuando estos roedores no exhiben cuidados paternos de manera natural.

El género *Microtus* está integrado por ratones promiscuos y monógamos, que difieren en la localización neural de los receptores a la arginina-vasopresina (AVP) y a la oxitocina (OT); en las especies monógamas estos receptores se distribuyen en la amígdala, un órgano neural asociado con la conducta bipaterna. Mediante autoradiografía se ha examinado si la distribución de los receptores a AVP y oxitocina está asociada con la conducta paterna facultativa en los machos de *Microtus pennsylvanicus* con o sin

experiencia sexual y paterna. Los ratones con experiencia sexual y paterna en contraste con los inexpertos tienen menos receptores a la AVP en el septo lateral (LS) y más en el núcleo olfativo anterior (AON). Contrariamente, la cantidad de receptores a la oxitocina es mayor en el AON, en el núcleo terminal estriado, en el LS y en la amígdala lateral. Sin embargo, este patrón de receptores a vasopresina que se presenta en los ratones machos con cuidados paternos naturales, cuando están participando en el cuidado de sus crías, también puede ser observado en los machos que no presentan cuidados paternos de manera natural, cuando se les induce a exhibir cuidados paternos.

Por otro lado, los ratones machos de la pradera (*Microtus ochrogaster*) con experiencia sexual, los cuales exhiben conducta paterna en condiciones naturales, presentan una densidad de fibras de arginina vasopresina radioactivas (AVP-ir) en el septo lateral y en el núcleo habenular lateral más baja que los machos sin experiencia sexual. Para observar si estos cambios ocurren antes o después del nacimiento de las crías y, si están asociados con los cambios en la conducta paterna, se probó esta conducta y se midió la densidad de las fibras AVP-ir en el septo lateral, en el núcleo habenular lateral, en el área preóptica media y en el núcleo paraventricular del hipotálamo en los machos y hembras castos (ODP), así como en ratones apareados que fueron sacrificados a los 3DP (días después del apareamiento), 13DP y 21DP o 6 DN (días después del nacimiento de sus crías). La respuesta paterna se incrementó en los machos 3DP y tendió a mantenerse constante a los 13DP. La densidad de las fibras de AVP-ir no se modificó en el área preóptica media, ni en el núcleo paraventricular del hipotálamo. Sin embargo, la densidad de estas fibras en el septo lateral y en el núcleo habenular lateral fue afectada de

diferentes formas en los machos y en las hembras. Los machos 3DP tuvieron la densidad mas baja de fibras, mientras que los machos 13DP y 6DN presentaron densidades intermedias, mientras que en los ratones 0DP y 21DP se observaron las densidades de fibras más altas. Por el contrario, en las hembras no se encontraron diferencias en las densidades de las fibras. Un segundo experimento demostró que el decremento en la densidad de las fibras en los machos 3DP puede inducirse a través de la cohabitación con una hembra desconocida, pero no con un macho extraño. Los pequeños cambios en la densidad de las fibras de AVP-ir después del apareamiento sugieren que éstas pueden estar implicadas en la respuesta paterna, así como también en otras conductas sociales que se modifican después del apareamiento (Bamshad, *et al.*, 1994).

También se han realizado comparaciones de la densidad y distribución de receptores de AVP-ir en ratones polígamos (*Microtus pennsylvanicus*) y monógamos (*Microtus ochrogaster*), observándose que los machos polígamos sin experiencia sexual tienen una mayor densidad de AVP-ir en el núcleo de la estría *terminalis* (BNST) y en la amígdala media (MA) que los monógamos (Insel *et al.*, 1994; Young *et al.*, 1997).

Estudios realizados en machos con experiencia sexual también validan la correlación entre el incremento entre los niveles de AVP y la conducta paterna. Los machos con experiencia sexual de especies monógamas y polígamas del género *Microtus* no presentan diferencias en la concentración de AVP del LS, mientras que los machos monógamos, sí presentan cambios en los niveles AVP después del nacimiento de sus crías. Cuando los machos del ratón de la pradera se les administra AVP en el LS, éstos tienden a pasar mas

tiempo en contacto físico con sus crías, por el contrario, inyecciones de un antagonista de la AVP en el mismo sitio producen un efecto opuesto (Wang *et al.*, 1994). Todas estas investigaciones sugieren que la conducta paterna está asociada con altas concentraciones de AVP en el BNST y en la MA.

Sin embargo, recientemente en dos especies del género *Peromyscus* se comparó la distribución de las neuronas vasopresinérgicas y sus receptores, encontrándose que los machos monógamos muestran mas AVP-ir en el núcleo de la estría *terminalis* que los machos de especies polígamas, así como también tienen mas receptores a la AVP en el septo lateral. Por lo tanto, la conducta paterna no parece ser la responsable de los diferentes patrones de distribución de la AVP y de sus receptores en el cerebro de estos roedores (Bester-Meredith *et al.*, 1999).

Los resultados obtenidos sobre la función que puede tener la AVP en la regulación de la conducta paterna no siguen un patrón general entre las especies de roedores hasta hoy estudiadas (ver tabla 6).

Tabla 4. Función de las hormonas en la exhibición de cuidados paternos de los roedores

Roedor	Prolactina	Testosterona	Oxitocina	Vasopresina	Cortisol	Progesterona	Hormonas perinatales
Ratón de laboratorio*						Inhíbe	♂ que se desarrollan entre dos ♀ muestran menores cuidados paternos en etapa adulta. ♂ estresados prenatalmente presentan mayores cuidados paternos.
Rata de laboratorio*							♂ estresados prenatalmente presentan mayores cuidados paternos.
Ratón del campo*			Facilita				
Ratón de la montaña*			Facilita	No participa			
Ratón de la pradera**		Facilita (1994) No participa (1999)		Facilita			
Ratón de California**	Facilita	No participa (1986) Facilita (2001)	No participa Inhíbe			Inhíbe	
Gerbo de Mongolia**	Facilita	Inhíbe					♂ que se desarrollan entre dos ♀ muestran mayores cuidados paternos en etapa adulta.
Hamster húngaro**	Facilita (2001) No participa (2005)	Inhíbe (1999) No participa (2005)			Inhíbe	No participa	

Tabla 5. Función de los factores sensoriales en la exhibición de cuidados paternos de los roedores

Roedor	Apareamiento	Estimulo olfativo de la ♀	Conducta agresiva de la ♀ preñada	Presencia de la ♀ preñada	Presencia de las crías	Hembras dominantes	Cuidados paternos postnatales	Exposición a crías hermanas	Status social (dominancia)
Ratón de laboratorio*	Facilita	Facilita	Facilita (1985) No se correlaciona (1992)					Facilita	Inhibe (antes del apareamiento) Facilita (después del apareamiento)
Rata de laboratorio*			No se correlaciona						
Ratón CS1*						Facilita			
Ratón CD-1*						Facilita			
Ratón ciervo**		Facilita							
Ratón espinoso**		Facilita							
Ratón de la pradera**				Facilita					
Ratón de California**	Facilita	Facilita		Facilita	Facilita				
Ratón del campo**				Facilita	Facilita		Facilita (en etapa adulta)		
Hamster húngaro**				No es necesaria					

Tabla 6. Regiones neurales involucradas en la exhibición de cuidados paternos de los roedores

Roedor	Area preóptica media	Fibras de AVP-ir	Receptores de AVP-ir	Septo lateral
Ratón de laboratorio*	Implantes de estrógenos y progesterona: facilita			
Ratón de California**	Lesiones: inhibe olfateo y acicalamiento	Mayor densidad en la estria <i>terminalis</i> que los polígamos		Mas receptores a la AVP que los polígamos
Ratón de la pradera**		La variación en la densidad del septo lateral y el núcleo habenular lateral después del apareamiento puede estar implicada en la respuesta paterna	Castos: tienen menor densidad en la estria <i>terminalis</i> y en la amígdala media que los polígamos	Cuando se administra AVP facilita la conducta paterna

* Especies promiscuas con cuidados únicamente maternos o facultativos.

** Especies monógamas con cuidados bipaternos.

Nota: Los espacios en blanco en las tablas indican la carencia de estudios sobre esos aspectos.

Capítulo VI. Discusión

Con base en los estudios correlativos y manipulativos, se ha demostrado que la prolactina tiene una función facilitadora de la conducta paterna en los mamíferos, entre los que se encuentran el primate cabeza de algodón, la rata de laboratorio, el ratón de California, el gerbo de Mongolia y el hamster húngaro (Dixson y George, 1982; Gubernick y Nelson, 1989; Brown *et al.*, 1995; Ziegler *et al.*, 1996; Reburn y Wynne-Edwards, 1999).

Sin embargo, recientemente Brooks (2005) demostró que en hamster húngaro la inhibición farmacológica de la prolactina no produce deficiencias en la respuesta paterna. Algunos argumentos que explican esta divergencia son los siguientes: primero, es probable que el papel facilitador que se le ha otorgado a la prolactina en la exhibición de cuidados paternos sea incorrecto para las especies de mamíferos bipaternas, hasta hoy estudiadas. Por otro lado, *Phodopus campbelli* puede ser la única especie en la que la prolactina no participa en la regulación de la conducta paterna. En este roedor los cuidados paternos surgieron desde que compartía un ancestro con *Phodopus sungorus*, y además existen evidencias suficientes de que el sistema endocrino tanto de los machos como de las hembras evolucionó a partir de dicho ancestro (McMillan y Wynne-Edwards, 1999).

Otra explicación podría ser, que la prolactina sí sea esencial para el encendido y la expresión de los cuidados paternos en *P. campbelli*, pero que la hipófisis no sea la única fuente de prolactina, sino también el sistema nervioso central (Wilson *et al.*, 1992). Si la producción de esta hormona por el sistema nervioso central es regulada de manera independiente a la prolactina hipofisiaria, entonces no está bajo control dopaminérgico, como ha sido

sugerido (Emanuele *et al.*, 1986; Torner *et al.*, 2004), por lo que el uso de antagonistas de esta hormona no tendría ningún efecto sobre la conducta paterna. En este caso sería conveniente localizar los receptores de esta hormona e interferirlos directamente en regiones específicas del cerebro, para determinar el papel que desempeña la prolactina producida en estas regiones neurales sobre la conducta paterna (Bridges *et al.*, 2001).

Con respecto a la testosterona los primeros estudios de correlación señalaron que la exhibición de cuidados paternos en especies como *Meriones unguiculatus* y *Phodopus campbelli* coincidían con bajos niveles plasmáticos de testosterona (Brown *et al.*, 1995; Reburn y Wynne-Edwards, 1999). Sin embargo, en este último roedor, recientemente se encontró que los niveles de testosterona plasmática no descienden significativamente después del nacimiento de las crías (Schum y Wynne-Edwards, 2005). La inconsistencia de estos resultados puede deberse a que los cambios en los niveles de las hormonas asociados a la conducta paterna sean tan pequeños que no puedan ser determinados a través de mediciones en muestras sanguíneas periféricas, también podría suceder que en lugar de un cambio en la concentración de la hormona ocurriera un aumento en el número de receptores a ésta en el tejido blanco.

Por otra parte, se debe tomar en cuenta que las metodologías empleadas varían, además de que la secreción de testosterona presenta variaciones individuales, lo cual puede encubrir las variaciones en los niveles de esta hormona asociadas a la conducta paterna (Schum y Wynne-Edwards, 2005). Sin embargo, existen fundamentos más sólidos para hipotetizar que la testosterona, a través de su conversión a estradiol, facilita la exhibición de

cuidados paternos, como se ha demostrado en el ratón de California (Trainor, 2002), en el cual los andrógenos juegan un papel indirecto, ya sea actuando como sustrato para la enzima aromatasa o posiblemente promoviendo su expresión.

Por otra parte, los resultados de varios estudios apoyan la homología entre la conducta materna y paterna; en las ratas macho gonadectomizadas, el tratamiento con implantes de estrógenos en el área preóptica media promueve los cuidados paternos, aún cuando estos roedores no exhiben de manera natural esta conducta (Rosenblatt y Ceus, 1998).

Diversas áreas del cerebro (área preóptica media, amígdala media y núcleo de la estría *terminalis*) asociadas con el control de la conducta paterna, presentan niveles altos de actividad aromatasa (Roselli *et al.*, 1985), aunque sólo el área preóptica media ha sido implicada en la regulación tanto de la conducta materna (Bridges, 1996) y paterna (Rosenblatt *et al.*, 1996). Esta área neural puede ser más sensible a los estrógenos a través de un incremento en el número de receptores. Por ejemplo, en el ratón de laboratorio se encontró que los machos con experiencia sexual tenían mayor número de células con receptores a estrógenos que los machos castos (Ehret *et al.*, 1993).

No obstante, se debe considerar que pueden existir diferencias en el control neuroendócrino de la conducta materna y paterna, debido a que en los machos no ocurren los cambios fisiológicos producidos por la preñez y la lactancia (Tucker, 1994).

En cuanto a los efectos de la castración sobre los cuidados paternos; en el ratón de la pradera se reportó que los machos gonadectomizados exhibían menores cuidados paternos que aquellos en los que sólo se simuló la

castración (Lonstein, 2002), por el contrario, en el gerbo de Mongolia la castración incrementó la respuesta paterna (Clark y Galef, 1999). En los tres experimentos los machos utilizados no tuvieron ninguna experiencia reproductiva antes del estímulo de las crías. Sin embargo, los gerbos cohabitaron durante 10 días con una hembra inseminada previamente con un semental, lo cual pudo haber constituido el estímulo en el inicio de la conducta paterna. No obstante, el efecto de la castración entre estas dos especies de roedores no es comparable, debido a que las metodologías utilizadas fueron diferentes, por ejemplo, en el ratón de la pradera la castración se realizó en el día del nacimiento, mientras que en el gerbo en la etapa adulta.

La función que tienen la oxitocina y vasopresina-arginina en la regulación de la conducta paterna aún no se ha establecido, es más se duda si estas hormonas participan en la regulación de esta conducta. Sin embargo, en base a la hipótesis de la homología entre la conducta materna y paterna, podría esperarse que sí participaran, pero el efecto de estas hormonas sobre los cuidados paternos sólo puede ser detectado con experimentos en los que se administre previamente estradiol, que como se ha establecido, en las ratas potencia el efecto de estas hormonas en la conducta materna.

Cabe señalar, que los estudios en los que se busca correlacionar los niveles hormonales con la exhibición de cuidados paternos no son los más indicados para establecer, si una hormona está participando en la regulación de la conducta paterna, tampoco permite conocer en el caso de que esté participando, cuál es su función. Además, la mayoría de las hormonas presentan variaciones circádicas y estacionales. Estas variaciones dificultan detectar los cambios en los niveles plasmáticos hormonales asociados a la

conducta. La única forma de conocer el papel que tiene una hormona en la modulación de una conducta es a través de estudios manipulativos, por ejemplo, eliminar la fuente de producción de la hormona, utilizar inhibidores, antagonistas y agonistas.

Por otra parte, sobre el control hormonal de la conducta paterna aún falta por establecer, si las hormonas que ya han sido implicadas en la regulación de esta conducta participan en su inicio y/o en su mantenimiento.

Respecto a los factores sensoriales involucrados en el inicio y mantenimiento de la conducta paterna en los roedores, cabe señalar que no se les ha dado la misma importancia que a los ensayos hormonales. Sin embargo, estímulos como el apareamiento, la cohabitación con la hembra preñada y la presencia de las crías son suficientes para que especies promiscuas, tales como, *Peromyscus leucopus* y *Microtus pennsylvanicus* exhiban cuidados paternos, aún cuando en condiciones naturales generalmente no lo hacen (McCarty y Southwick, 1977; Storey y Walsh, 1994) En roedores como éstos, los cuales se encuentran cercanamente relacionados con especies monógamas, se ha demostrado que los machos que se convierten en padres y que exhiben cuidados paternos en condiciones de laboratorio no presentan los mismos cambios hormonales y neurales que sus parientes monógamos, por lo que los estímulos sensoriales anteriormente mencionados son probablemente los factores mas importantes para el despliegue de los cuidados paternos.

Las diferencias encontradas en los roedores monógamos sobre el papel de las hormonas en la regulación de la conducta paterna, tal vez se deban a que no se han considerado los efectos que pueden producir los estímulos sensoriales provenientes de la hembra y las crías. Aunado a esto, también hay

que tener en cuenta, que la forma en que los roedores machos responden hacia sus crías depende de la experiencia que hayan tenido con sus padres y hermanos, del estatus social que ocupen y de su desarrollo prenatal, por lo que sería conveniente que se estandarizara una metodología en la que todos los sujetos experimentales reunieran determinadas características que permitieran reducir las variaciones encontradas entre las especies con cuidados paternos.

Capítulo VII. Conclusiones

- Los últimos estudios señalan que los mecanismos de regulación hormonal sobre la conducta paterna son homólogos a la materna. En el macho hormonas como la prolactina, la testosterona, la oxitocina, la vasopresina, los glucocorticoides y la progesterona han sido implicadas en la exhibición de cuidados paternos, aunque aún falta por establecerse el papel que tiene cada una de éstas en su regulación.
- Existen suficientes evidencias de que el apareamiento, la cohabitación con la hembra preñada y la presencia de las crías constituyen estímulos que pueden inhibir el infanticidio y facilitar la conducta paterna en los machos de los roedores, independientemente de su sistema de apareamiento.
- El estudio de la conducta paterna parece ser más complejo que el de la materna, debido a que se ha señalado que están implicados otros factores como el desarrollo prenatal, los cuidados paternos que recibe durante su infancia, su experiencia con las crías, así como el estatus social que ocupa.
- El área preóptica media, la amígdala, el septo lateral y la base del núcleo de la estría *terminalis* son regiones neurales que pueden tener una importante función en la modulación de los cuidados paternos.
- Las bases neuroendocrinas de la conducta paterna en los roedores, y en general en los mamíferos, es un área abierta a la investigación, en la que algunos de los principales problemas es la inconsistencia en los

resultados, obtenidos hasta hoy, así como la variabilidad de factores que parecen estar implicados en su regulación.

Capítulo VIII. Literatura Citada

Bamshad, M., Novak, M. y De Vries G. J., 1994. Cohabitation alters vasopressin innervation and paternal behavior in prairie voles (*Microtus ochrogaster*). Physiol. Behav. 56 (4): 751-758.

Bester-Meredith, J. K., Young, L. J. y Marler, C. A. 1999. Species differences in paternal behavior and aggression in *Peromyscus* and their associations with vasopressin immunoreactivity and receptors. Horm. Behav. 36: 25-38

Bridges, R. S. 1990. Endocrine regulation of parental behavior in rodents. In N. A. Krasnegor y R. S. Bridges (Eds.), Mammalian Parenting. Oxford. Oxford University Press. pp 93-117.

Bridges, R. S. 1996. Biochemical basis of parental behavior in the rat. In J. S. Rosenblatt y C. T. Snowdon (Eds.), Parental care: evolution, mechanisms, and adaptive significance. New York. Academic press. pp 215-242.

Bridges, R. S., Rigerio, B. A., Byrnes, E. M., Yang, L., Yang, L. y Walter, A. M. 2001. Central infusions of the recombinant human prolactin receptor antagonist, S179D-PRL, delay the onset of maternal behavior in steroid-primed, nulliparous female rats. Endocrinol. 142: 730-739.

Bridges, R. S., Robertson, M. C., Shiu, R. P. C., Sturgis, J. D., Henriquez, B. M. y Mann, P. E. 1997. Central lactogenic regulation of maternal behaviour in rats: steroid dependence, hormone specificity, and behavioural potencies of rat PRL and rat placental lactogen. I. Endocrinol. 138: 756-763.

Brooks, R. J. y Schwarzkopf, L. 1983. Factors affecting incidence of infanticide and discrimination of related and unrelated neonates in male *Mus musculus*. Behav. Neur. Biol. 37: 149-161.

Books, P. L., Vella, E. T. y Wynne-Edwards, K. E. 2005. Dopamine agonist treatment before and after the birth reduces prolactin concentration but does not

- impair paternal responsiveness in Djungarian hamsters, *Phodopus campbelli*. Horm. Behav. 47: 358-366.
- Brown, R. E. 1985. Hormones and paternal behavior in vertebrates. Amer. Zool. 25: 895-910.
- Brown, R. E. 1986. Social and hormonal factors influencing infanticide and its suppression in adult male Long-Evans rats (*Rattus norvegicus*). J. Comp. Psychol. 100: 155-161.
- Brown, R. E. 1993. Hormonal and experiential factors influencing parental behaviour in male rodents: An integrative approach. Behav. Proc. 30: 1-28.
- Brown, R. E. y Tough, M. 1992. Maternal aggression and its effects on paternal behaviour in male mice, rats and hamsters. Horm. Behav. 26: 114-118.
- Brown, R. E., Murdoch, T., Murphy, P. R. y Moger, W. H. 1995. Hormonal responses of male gerbils to stimuli from their mate and pups. Horm. Behav. 29: 474-491.
- Burns, N. E. 1987. Paternal recognition and infanticide in male deer mice. Am. Zool. 27: 48A.
- Carter, C. S., De Vries, A. C., Taymans, S. E., Roberts, R. L., Williams, J. R. y Getz, L. L. 1997. Peptides, steroids, and pair bonding. Ann. N. Y. Acad. Sci. 807: 260-272.
- Castro, W. L. R. y Matt, K. S. 1997. The importance of social condition in the hormonal and behavioral responses to an acute social stressor in the male Siberian dwarf hamster (*Phodopus sungorus*). Horm. Behav. 32: 209-216.
- Clark, M. M. y Galef, B. G., Jr. 1999. A testosterone-mediated trade-off between parental and sexual effort in male Mongolian gerbils (*Meriones unguiculatus*). J. Comp. Psychol. 113: 388-395.

De Vries, G. J. y Boyle, P. A. 1998. Double duty for sex differences in the brain. Behav. Brain Res. 92: 205-213.

Dewsbury, D. A. 1981. An exercise in the prediction of monogamy in the field from laboratory data on 42 species of muroid rodents. The Biologist. 63: 138-162.

Dewsbury, D. A. 1985. Paternal behavior in rodents. Am. Zool. 25: 841-852.

Dixon, A. F. y George, L. 1982. Prolactin and parental behaviour in a male New World primate. Nature. 299: 551-553.

Ehret, G., Jurgens, A. y Koch, M. 1993. Oestrogen receptor occurrence in the male mouse brain : modulation by paternal experience. Neuroreport. 4: 1247-1250.

Elwood, R. W. 1975. Paternal and maternal behaviour in the Mongolian gerbil. Anim. Behav. 23: 766-772.

Dudley, D. 1974. Contributions of paternal care to the growth and development of the young in *Peromyscus californicus*. Behav. Biol. 11: 155-166.

Edwards, H. E., Reburn, C. J. y Wynne-Edwards, K. E. 1995. Daily patterns of pituitary prolactin secretion and their role in regulation maternal serum progesterone concentrations across pregnancy in the Djungarian hamster (*Phodopus campbelli*). Biol. Reprod. 52: 814-823.

Elwood, R. W. 1983. Paternal care in rodents. *In* R. W. Elwood (eds.), Parental Behaviour of Rodents. Chichester. John Wiley. pp 235-257.

Elwood, R. W. 1985. Inhibition of infanticide and onset of paternal care in male mice (*Mus musculus*). J. Comp. Psychol. 99: 457-467.

Elwood, R. W. 1986. What makes male mice paternal? Behav. Neur. Biol. 46: 54-63.

Elwood, R. W. y Broom, D. M. 1978. The influence of litter size and parental behavior on the development of Mongolian gerbil pups. Anim. Behav. 26: 438-454.

Elwood, R. W. y Kennedy, H. F. 1991. Selectivity in paternal and infanticidal responses by male mice: Effects of relatedness, location and previous sexual partners. Behav. Neur. Biol. 56: 129-147.

Elwood, R. W. y Ostermeyer, M. C. 1986. Discrimination between conspecific and allospecific infants by male gerbils and mice before and after experience of their own young. Dev. Psychobiol. 19: 327-334.

Emanuele, N. V., Metcalfe, L., Wallock, L., Tentler, J., Hagen, T. C., Beer, C. T., Martinson, D., Gout, P. W., Kirsteins, L. y Lawrence, A. M. 1986. Hypothalamic prolactin: characterization by radioimmunoassay and bioassay and response to hypophysectomy and restraint stress. Neuroendocrinol. 44: 217-221.

Feder, H. H., Storey, A., Goodwin, D., Reboulleau, C. y Silver, R. 1977. Testosterone and 5 α -dihydrotestosterone levels in peripheral plasma of male and female ring doves (*Streptopelia risoria*) during the reproductive cycle. Biol. Reprod. 16: 666-677.

Fivizzani, A. J. y Oring, L. W. 1986. Plasma steroid hormones in relation to behavioral sex role reversal in the spotted sandpiper, *Actitis macularia*. Biol. Reprod. 35: 1195-1201.

Gubernick, D. J. 1988. Reproduction in the California mouse *Peromyscus californicus*. J. Mammal. 69: 857-860.

Gubernick, D. J. y Alberts, J. R. 1987. The biparental care system of the California mouse, *Peromyscus californicus*. J. Comp. Psychol. 101: 169-177.

Gubernick, D. J. y Nelson, R. J. 1989. Prolactin and paternal behavior in the biparental California mouse, *Peromyscus californicus*. Horm. Behav. 23: 203-210.

Gubernick, D. J., Wright, S. L. y Brown, R. E. 1993. The significance of father's presence for offspring survival in the monogamous California mouse, *Peromyscus californicus*. Anim. Behav. 46: 539-546.

Gubernick, D. J., Winslow, J. T., Jensen, P., Jeanotte, L. y Bowen, J. 1995. Oxytocin changes in male over the reproductive cycle in the monogamous, biparental California mouse, *Peromyscus californicus*. Horm. Behav. 29: 59-73.

Horner, B. E. 1947. Paternal care of young mice of the genus *Peromyscus*. J. Mammal. 28: 31-36.

Hartung, T. G. y Dewsbury, D. A. 1979. Paternal behavior in six species of muroid rodents. Behav. Neur. Biol. 26: 466-478.

Horner, S. E. 1947. Paternal care of young mice of the genus *Peromyscus*. J. Mammal. 28: 31-36.

Huck, U. W., Soltis, R. L. y Coopersmith, C. B. 1982. Infanticide in male laboratory mice: Effects of social status, prior sexual experience, and basis for discrimination between related and unrelated young. Anim. Behav. 30: 1158-1165.

Insel, T. R., Wang, Z. X. y Ferris, C. F. 1994. Patterns of brain vasopressin receptor distribution associated with social organization in microtine rodents. J. Neurosci. 14: 5381-5392.

Jakubowski, M. y Terkel, J. 1985. Incidence of pup killing and parental behavior in virgin female and male rats (*Rattus norvegicus*): Differences between Wistar and Sprague-Dawley stocks. J. Comp. Psychol. 99: 93-97.

Jones, J. S. 2000. Endogenous and Exogenous Requirements for Natural Paternal Behaviour including Midwifery. M. Sc. Thesis. Queen's University. Kingston. Canada.

Jones, J. S. y Wynne-Edwards, K. E. 2001. Paternal behaviour in biparental hamsters does not require contact with the pregnant female. Anim. Behav. 62: 453-464.

Kelley, D. B. 1988. Sexually dimorphic behaviors. Annu. Rev. Neurosci. 11: 225-251.

Kennedy, H. F. y Elwood, R. W. 1988. Strain differences in the inhibition of infanticide in male mice (*Mus musculus*). Behav. Neur. Biol. 50: 349-353.

Kleiman, D. G. 1977. Monogamy in mammals. Q. Rev. Biol. 52: 39-69.

Kleiman, D. G. y Malcolm, J. R. 1981. The evolution of male parental investment in mammals. In D. J. Gubernick y H. Klopfer (eds.), Parental Care in Mammals. Nueva York. Plenum Press. pp 347-387.

Lonstein, J. S. y De Vries, G. J. 1999. Sex differences in the parental behavior of adult virgin prairie voles: independence from gonadal hormones and vasopressin. J. Neuroendocrinol. 11: 441-449

Lonstein, J. S. y De Vries, G. J. 2000. Sex differences in the parental behavior of rodents. Neurosci. Biobehav. Rev. 24: 669-686.

Lonstein, J. S., Rood, B. D. y De Vries, G. J. 2002. Parental responsiveness is feminized after neonatal castration in virgin male prairie voles but is not masculinized by perinatal testosterone in virgin females. Horm. Behav. 41: 80-87.

Lubin, M., Leon, M., Motlz, H. y Numan, M. 1972. Hormones and maternal behavior in the male rat. Horm. Behav. 3: 369-374.

Maestriperi, D. y Alleva, E. 1991. Do male mice use parental care as a buffering strategy against maternal agresión?. Anim. Behav. 41: 904-906.

Makin, J. W. y Porter, R. H. 1984. Paternal behavior in the spiny mouse (*Acomys cahirinus*). Behav. Neur. Biol. 41: 135-151.

McCarty, R. y Southwick, C. H. 1977. Patterns of parental care in two cricetid rodents, *Onychomys torridus* and *Peromyscus leucopus*. Anim. Behav. 25: 945-948.

McGuire, B. 1988. Effects of cross-fostering on parental behavior of meadow voles (*Microtus pennsylvanicus*). J. Mammal. 69: 332-341.

McGuire, B. y Novak, M. 1986. Parental care and its relationship to social organization in the montane vole (*Microtus montanus*). J. Mammal. 67: 305-311.

McLeod, P. J. and Brown, R. E. 1988. The effects of prenatal stress and postweaning housing conditions on parental and sexual behavior of male Long-Evans rats. Psychobiol. 16: 372-380.

McMillan, H. J. y Wynne-Edwards, K. E. 1999. Divergent reproductive endocrinology of the estrous cycle and pregnancy in dwarf hamsters (*Phodopus*). Comp. Biochem. Physiol. 124: 53-67.

McQueen-Williams, M. 1935. Maternal behavior in male rats. Science. 82: 2115-2116.

Menella, J. A. y Moltz, H. 1988. Infanticide in rats: Male strategy acid female counter-strategy. Physiol. Behav. 42: 19-28.

- Monaghan, E. P. y Glickman, S. E. 1992. Hormones and aggressive behavior. In J. B. Becker, S. M. Breedlove y D. Crews (eds.), Behavioral endocrinology. Cambridge, MA: MIT Press. pp 261-286.
- Numan, M. 1988. Maternal behavior. In E. Knobil y J. Neill (eds.), The physiology of reproduction. New York. Raven Press. pp 1569-1645.
- Palaza, P. y Parmigiani, S. 1991. Inhibition of infanticida in male Swiss mice: Behavioral polymorphism in response to multiple mediating factors. Physiol. Behav. 49: 797-802.
- Perrigo, G., Bryant, W. C. y Vom Saal, F. S. 1989. Fetal, hormonal and experiential factors influencing the mating-induced regulation of infanticide in house mice. Physiol. Behav. 46: 121-128.
- Priestnall, R. y Young, S. 1978. An observational study of caretaking behavior of male and female mice housed together. Dev. Psychobiol. 11: 23-30.
- Reburn, C. J. y Wynne-Edwards, K. E. 1999. Hormonal changes in males of naturally biparental and uniparental mammal. Horm. Behav. 35: 163-176.
- Ribble, D. O. 1991. The monogamous mating system of *Peromyscus californicus* is revealed by DNA fingerprinting. Behav. Ecol. Sociobiol. 29: 161-166.
- Roselli, C. E., Horton, L. E. y Resko, J. A. 1985. Distribution and regulation of aromatase activity in the rat hypothalamus and limbic system. Endocrinol. 117: 2471-2477.
- Rosenberg, K. M. 1974. Effects of pre-and postpubertal castration and testosterone on pup-killing behavior in the male rat. Physiol. Behav. 13: 159-161.

- Rosenberg, P. A. y Herrenkohl, L. R. 1986. Maternal behavior in male rats: Critical timing for the suppressive action of androgen. Physiol. Behav. 16: 293-297.
- Rosenblatt, J. S. 1992. Maternal behavior. In J. B. Becker, S. M. Breedlove y D. Crews (eds.), Behavioral Endocrinology. Cambridge. MIT Press.
- Rosenblatt, J. S. y Ceus, K. 1998. Estrogen implants in the medial preoptic area stimulate maternal behavior in male rats. Horm. Behav. 33: 23-30.
- Rosenblatt, J. S., Mayer, A. D. y Giordano, A. L. 1988. Hormonal basis during pregnancy for the onset of maternal behavior in the rat. Psychoneuroendocrinol. 13: 29-46.
- Rosenblatt, J. S., Hazelwood, S. y Poole, J. 1996. Maternal behavior in male rats: effects of MPOA lesions and presence of maternal aggression. Horm. Behav. 30: 201-215.
- Sakaguchi, K., Tanaka, M., Ohkubo, T., Doh-ura, K., Fujikawa, T., Sudo, S. y Nakashima, K. 1996. Induction of brain prolactin receptor long-form mRNA expression and maternal behavior in pup contacted male rats: Promotion by prolactin administration and suppression by female contact. Neuroendocrinol. 63: 559-568.
- Schneider, J. S., Stone, M. K., Wynne-Edwards, K. E., Horton, T. H., Lydon, J. P., O'Malley, B. y Levine, J. E. 2003. Progesterone receptors mediate male aggression toward infants. Proc. Natl. Acad. Sci. 100: 2951-2956.
- Schum, J. E. y Wynne-Edwards, K. E. 2005. Estradiol and progesterone in paternal and non-paternal hamsters (*Phodopus*) becoming fathers: conflict with hypothesized roles. Horm. Behav. 47: 410-418.

Stern, J. M. 1989. Maternal behavior: Sensory, hormonal and neural determinants. *In*: F. R. Brush y S. Levine (Eds.), Psychoneuroendocrinology. Nueva York. Academic Press. pp 105-226.

Storey, E. A. y Snow, D. T. 1987. Male identity and enclosure size affect paternal attendance of meadow voles, *Microtus pennsylvanicus*. Anim. Behav. 35: 411-419.

Storey, E. A. y Walsh, C. J. 1994. Are chemical cues as effective as pup contact for inducing paternal behaviour in meadow voles?. Behaviour. 131: 139-151.

Turner, L., Maloumy, R., Nava, G., Aranda, J., Clapp, C. y Neumann, I. D. 2004. In vivo release and gene upregulation of brain prolactin in response to physiological stimuli. Eur. J. Neurosci. 19: 1601-1608.

Trainor, B. C. y Marler, C. A. 2001. Paternal behavior, aggression, and testosterone in the California mouse, *Peromyscus californicus*. Horm. Behav. 40: 32-42.

Trainor, B. C. y Marler, C. A. 2002. Testosterone promotes paternal behaviour in a monogamous mammal via conversion to oestrogen. The royal society. pp 823-829.

Trainor, B. C., Bird, I. M., Alday, N. A., Schlinger, B. A. y Marler, C. A. 2003. Variation in aromatase activity in the medial preoptic area and plasma progesterone is associated with the onset of paternal behavior. Neuroendocrinol. 78: 36-44.

Tucker, H. A. 1994. Lactation and its hormonal control. *In* E. Knobil y J. D. Neill (eds.), Physiology of reproduction, 2nd edn. New York. Raven Press. pp. 1065-1098.

- Vom Saal, F. S. 1983. Variation in infanticide and parental behavior in male mice due to prior intrauterine proximity to female fetuses: Elimination by prenatal stress. Physiol. Behav. 1983: 65-681.
- Vom Saal, F. S., Grant, W. M., McMullen, C. W. y Laves, K. S. 1983. High fetal estrogen concentrations: Correlation with increased adult sexual activity and decreased aggression in male mice. Science, 220: 1306-1309.
- Wang, Z., Ferris, C. F. y De Vries, G. J. 1994. Role of septal vasopressin innervation in paternal behavior in prairie voles (*Microtus ochrogaster*). Proc. Nat. Acad. Sci. 91: 400-4004.
- Wang, Z. X., Liu, Y. e Insel, T. R. 2000. Hypothalamic vasopressin gene expression increases in both males and females postpartum in a biparental rodent. J. Neuroendocrinol. 12: 11-120.
- Wilson, D. M., Emanuele, N. V., Jurgens, J. K. y Kelley, M. R. 1992. Prolactin message in brain and pituitary of adult male rats is identical: PCR cloning and sequencing of hypothalamic prolactin cDNA from intact and hypophysectomized adult male rats. Endocrinol. 131: 2488-2490.
- Wolff, J. O. y Cicirello, D. M. 1991. Comparative paternal and infanticidal behavior of sympatric white-footed mice (*Peromyscus leucopus noveboracensis*) and deermice (*P. maniculatus nubiterrae*). Behav. Ecol. 2: 38-45.
- Woodroffe, R. y Vincent, A. 1994. Mother's little helpers: patterns of male care in mammals. Trend. Biol. Ecol. 9:294-297.
- Wuensch, K. L. 1985. Effects of early paternal presence upon nonhuman offspring's development. Am. Zool. 25: 911-923.

Wynne-Edwards, K. E. 1987. Evidence for obligate monogamy in the Djungarian hamster, *Phodopus campbelli*: Pup survival under different parenting conditions. Behav. Ecol. Sociobiol. 20: 427-437.

Wynne-Edwards, K. E. 1995. Biparental care in Djungarian but not Siberian dwarf hamsters (*Phodopus*). Anim. Behav. 50: 1571-1585.

Wynne-Edwards, K. E. 2001. Hormonal changes in mammalian fathers. Horm. Behav. 40: 139-145.

Wynne-Edwards, K. E. y Reburn, C. J. 2000. Behavioural endocrinology of mammalian fatherhood. Trends. Ecol. Evol. 15: 464-468.

Xia, X. y Millar, J. S. 1988. Paternal behavior by *Peromyscus leucopus* in enclosures. Can. J. Zool. 66: 1184-1187.

Young, L. J. 1999. Oxytocin and vasopressin receptors and species typical social behaviors. Horm. Behav. 36: 212-221.

Young, L. J., Winslow, J. T., Nilsen, R. e Insel, T. R. 1997. Species differences in V receptor gene expression in monogamous and non-monogamous voles: Behavioral consequences. Behav. Neurosci. 111: 500-605.

Ziegler, T. E. y Snowdon, C. T. 2001. Preparental hormone levels and parenting experience in male cotton-top tamarins, *Saguinus oedipus*. Horm. Behav. 30: 59-167.

Ziegler, T. E., Wegner, F. H. y Snowdon, C. T. 1996. Hormonal responses to parental and non-parental conditions in male cotton-top tamarins, *Sanguinus oedipus*, a New World primate. Horm. Behav. 30: 287-297.