



Universidad Nacional Autónoma de México
Facultad de Estudios Superiores Iztacala

Laboratorio de Biología de la Reproducción

**“EFECTO DE LA TESTOSTERONA Y LA CASTRACION EN LA
CONDUCTA PATERNA DEL GERBO DE MONGOLIA
(*Meriones unguiculatus*)”**

TESIS DE INVESTIGACIÓN
PARA OBTENER EL TÍTULO DE:
BIÓLOGA

PRESENTA:

ELVA RENEE ESTÉVEZ PÉREZ

DIRECTORA DE TESIS:

Dra. JUANA ALBA LUIS DÍAZ





Universidad Nacional
Autónoma de México

Dirección General de Bibliotecas de la UNAM

Biblioteca Central



UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

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

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

AGRADECIMIENTOS

El presente trabajo se realizó en el laboratorio de Biología de la Reproducción de la Facultad de Estudios Superiores Iztacala de la Universidad Nacional Autónoma de México.

Este proyecto fue financiado por el programa PAPIIT (IN212113), al cual agradecemos su valioso apoyo.

A mi tutora la Dra. Juana Alba Luis Díaz porque gracias al apoyo recibido y consejos he llegado a realizar una de mis grandes metas y lo más importante es la confianza que depositó en mí.

A mis sinodales: Dr. Jorge Ricardo Gersenowies Rodríguez

- Dra. Martha Ofelia Salcedo Álvarez
- M. en C. Carmen Álvarez Rodríguez
- M. en C. Leticia Adriana Espinosa Ávila

Agradezco al Dr. Mario Cárdenas por su apoyo en la realización de la técnica de RIA.

A la Máxima Casa de Estudios, Universidad Nacional Autónoma de México y a la F.E.S. Iztacala que me permitieron ser parte de ellas.

A mi familia, que aunque sabiendo que no existe forma alguna de agradecer una vida de sacrificios, esfuerzos y amor, quiero que sientan que el objetivo alcanzado también es de ustedes y que la fuerza que me ayudó a conseguirlo fue su gran apoyo.

Gracias también a mis queridos compañeros de laboratorio, que me apoyaron y me brindaron su amistad durante este tiempo de convivencia dentro y fuera de este espacio, Ana Lilia, Armando, Brenda, Gaby, Luis, Max y Sonia.

A todos ellos, muchas gracias.

“Por mi Raza Hablará el Espíritu”

DEDICATORIAS

A mi padre José, porque desde niña ha sido para mí un maravilloso y gran hombre al que siempre he admirado y me ha enseñado a no dejarme vencer y siempre salir adelante.

A mi madre María del Consuelo que es el ser más extraordinario del mundo. Gracias por el apoyo moral, tu cariño y comprensión que desde pequeña me has brindado, por guiar mi camino y estar junto a mí en los momentos más difíciles.

A mis hermanos Giovanna Samantha y José Rodrigo quienes su ilusión de vida ha sido verme convertida en una profesional. Siendo así un ejemplo para ellos.

A mí querida Madrina Lupe que siempre me ha apoyado en las buenas y en las malas además de que me ha brindado su cariño como si fuera su hija.

A mis amigos Vanessa Lara, Oscar Ulises Hernández y Oscar Casasola porque ustedes me han acompañado a lo largo de este proceso, les agradezco la confianza que depositaron en mí, además de estar conmigo siempre en las buenas y en las malas. Gracias por demostrarme que a pesar de las circunstancias que uno pueda pasar siempre estarán dispuestos a ayudarme y apoyarme en todo que sea posible.

También quiero agradecerles a esas personas que de una u otra manera estuvieron pendientes a lo largo de este proceso, brindado todo su apoyo incondicional.

“El amor por todas las criaturas vivientes es el más noble

atributo del hombre“

Charles Darwin

ÍNDICE DE CONTENIDOS

1. RESUMEN	5
2. INTRODUCCIÓN	6
3. CONDUCTA PATERNA	7
4. REGULACION HORMONAL	9
4.1 Hormonas Proteicas.....	10
4.1.1 Oxitocina	10
4.1.2 Prolactina	10
4.1.3 Vasopresina	12
4.2 Hormonas Esteroides.....	13
4.2.1 Glucocorticoides (Cortisol)	13
4.2.2 Progesterona.....	14
4.2.3 Testosterona	15
5. Área Preóptica Media	18
6. ANTECEDENTES	19
7. HIPOTESIS	23
8. OBJETIVOS	24
8.1 Objetivo General	24
8.2 Objetivos Particulares	24
9. MATERIALES Y MÉTODOS	25
9.1 Animales	25
9.2 Orquidectomías y colocación del implante	26
9.3 Prueba de Comportamiento Paterno.....	27
9.4 Muestras de Sangre y Ensayo de Testosterona	27
9.5 Análisis Estadístico	28

10. RESULTADOS	30
10.1 Conducta Paterna	30
10.2 Concentración de Testosterona	39
11. DISCUSIÓN	42
12. CONCLUSIONES.....	46
13. REFERENCIAS.....	47

1. RESUMEN

En el ratón de California y el ratón de los volcanes, la testosterona (T) tiene un efecto positivo en la conducta paterna. Un primer estudio en machos vírgenes de 50 y 90 días en el gerbo de Mongolia, señaló que la castración aumenta los cuidados paternos, mientras que el reemplazo con T los disminuye. Sin embargo, un estudio subsecuente en el que se administró T a machos vírgenes de 180 a 210 días de edad, que mostraron agresión hacia las crías, señaló que esta hormona inhibe el infanticidio e induce la exhibición de cuidados paternos. Con la finalidad de establecer si el efecto inductor de la T en el inicio de la conducta paterna en el gerbo de Mongolia (*Meriones unguiculatus*) es dependiente de la edad, se realizó el presente trabajo. Se utilizaron 30 gerbos de 50 y 30 de 90 días de edad, de los cuales, 20 machos de cada edad fueron sometidos a castración bilateral, en los 20 restantes se simuló la castración. De los animales castrados 10 machos de 50 días y 10 de 90 días de edad recibieron implantes de T. Cada uno de los machos de 50 y 90 días de edad fue sometido a pruebas de conducta paterna (se realizaron con crías ajenas de la misma especie). Antes y después de los tratamientos. Al término de las pruebas de conducta, se tomaron muestras sanguíneas para cuantificar los niveles de T en plasma por radioinmunoensayo (RIA). En los gerbos de 50 días, la castración aumenta la agresión y disminuye la presencia de cuidados paternos ($p < 0.01$). Mientras que la administración de T no tuvo ningún efecto ($p > 0.05$). En los gerbos de 90 días la castración disminuyó la agresión ($p < 0.01$), y el reemplazo de T aumentó los cuidados paternos ($p > 0.01$). Las concentraciones de T en plasma de los machos de 50 y 90 días, con implantes de T no difirieron significativamente de los machos con castración simulada ($p > 0.05$). La T puede estar involucrada en los mecanismos que regulan la conducta paterna en el gerbo de Mongolia, pero sus efectos sobre esta conducta parecen depender de la edad y de los niveles periféricos de esta hormona.

2. INTRODUCCIÓN

En los mamíferos los cuidados maternos como el suministro de alimentos, abrigo, refugio y protección a sus descendientes son un componente crucial en la estrategia reproductiva de estos vertebrados, en los cuales, la presencia del macho no es necesaria para la sobrevivencia de las crías. No obstante, sólo el 5% en algunas especies de mamíferos, los machos proporcionan cuidados a sus descendientes (Clutton-Brock, 1991). El cuidado paternal es más frecuente en los órdenes de los roedores, carnívoros, primates e insectívoros, entre otros. En algunas especies de estos vertebrados el macho permanece con la hembra después del apareamiento y participa en el cuidado de los hijos (Kleiman y Malcolm, 1981; Woodroffe y Vincent, 1994).

La exhibición de cuidados paternos es más frecuente en las especies monógamas (en las que el macho y la hembra forman parejas estables), siendo la presencia de cuidados paternos más común en las especies con ese tipo de organización social, que en aquellas que son promiscuas (Kleiman y Malcolm, 1981; Razzoli y Valsecchi, 2006). Se ha planteado que la conducta paterna evolucionó como una respuesta a condiciones ecológicas locales, por lo cual la presencia de cuidados paternos en los mamíferos ha sido registrada en una variedad de especies que no tienen una relación filogenética, razón por lo cual no existe ninguna hipótesis del origen evolutivo de esta conducta (Elwood, 1983).

3. CONDUCTA PATERNA

La conducta paterna se refiere a las actividades que realiza el macho en beneficio directo o indirecto de sus crías antes y después del nacimiento y que pueden aumentar su sobrevivencia (Clutton-Brock, 1991). En las especies en las que el macho participa en el cuidado de sus hijos, la conducta paterna incluye los mismos cuidados que la hembra proporciona a sus crías a excepción de la latencia (Kleiman y Malcolm, 1981; Elwood, 1983; Gubernick *et al.*, 1994).

Los cuidados paternos directos incluyen las actividades que benefician inmediatamente a las crías, como el abrigo, que tiene como función reducir la pérdida de calor; el macho se coloca encima de las crías en forma de carpa; el acicalamiento: lame el cuerpo de las crías, principalmente el área perianal, estimulando la eliminación de los desechos sólidos; olfateo: acerca la nariz a las crías hasta tocarlos, mientras mueve rítmicamente las vibrisas; recuperación de las crías: toma a las crías suavemente con el hocico y las regresa al nido; sociabilización: asiste a las crías en la exploración de su ambiente físico y social. Los cuidados indirectos incluyen las actividades que no implican interacciones padre-hijo, como el abastecimiento de alimento, el alimento es almacenado y es utilizado por la hembra durante la lactancia. Así mismo, este alimento también puede ser consumido por las crías después del destete. Defensa de los recursos, construcción y mantenimiento del nido, los machos participan en la construcción de la madriguera o nido, así como el mantenimiento de éstos. Estas conductas incrementan la sobrevivencia de la prole, en la provisión de defensa a la

madre, evita que se acerquen otros machos al territorio y ante depredadores el macho alerta a la hembra y a las crías (Dewsbury, 1985).

La conducta paterna depende de numerosos factores, como el origen geográfico, fotoperiodo, temperatura, edad de las crías, especie, vocalizaciones ultrasónicas, actividad, su historia reproductiva y posiblemente otros estímulos externos aún no determinados (Brown, 1993; Storey y Walsh, 1994).

En el gerbo de Mongolia (*Meriones unguiculatus*) la conducta paterna también puede ser mantenida por estímulos de las crías; los machos de este roedor inician el contacto con las crías al momento de su nacimiento, debido a que estos producen estímulos olfativos que facilitan el reconocimiento de los padres (Clark y Galef, 2000). La rata de laboratorio (*Rattus norvegicus*) y el gerbo muestran la misma cantidad de cuidados paternos tanto con sus crías como las ajenas, una vez que su conducta infanticida ha sido inhibida (Brown, 1986).

La conducta paterna ha sido estudiada en varias especies de roedores como el ratón de California (*Peromyscus californicus*), ratón de las praderas (*Microtus ochrogaster*), hámster enano (*Phodopus campbelli*), gerbo de Mongolia (*Meriones unguiculatus*), entre otros (Elwood, 1983). En el gerbo de Mongolia, roedor monógamo, el macho invierte el mismo o mayor tiempo que la hembra en las actividades relacionadas con las crías (Elwood, 1985). En el ratón de California (*Peromyscus californicus*) y en el ratón de los volcanes (*Neotomodon alstoni*) la participación del macho en el cuidado de las crías es mayor que el de la hembra (Luis *et al.*, 2000). Mientras que en el gerbo de Mongolia el macho contribuye

menos al cuidado de las crías ya que parece estar excluido de la jerarquía de la hembra (Elwood, 1983).

La conducta paterna parece estar regulada por múltiples factores, incluyendo, entre otros, la estimulación por parte de la hembra durante el apareamiento, la cohabitación con una compañera preñada y estímulos emitidos por las crías. Los mecanismos implicados en la inhibición del infanticidio y la facilitación de la conducta paterna pueden involucrar cambios neuroendócrinos activados por estímulos procedentes de la hembra y las crías (Brown, 1985; Reburn y Wynne-Edwards, 1999).

4. REGULACIÓN HORMONAL

Los machos de los roedores que exhiben cuidados paternos sufren cambios hormonales durante su ciclo reproductivo, que no son observados en los machos de las especies en las cuales sólo la hembra cuida de las crías (Brown, 1985). Varios estudios señalan que la conducta paterna es regulada por hormonas como la prolactina, oxitocina, vasopresina, estradiol, glucocorticoides, progesterona y T. Los niveles plasmáticos de estas hormonas varían a través del ciclo reproductivo de los machos (Rosenblatt, 1992; Brown *et al.*, 1995; Gubernick *et al.*, 1995; Ziegler *et al.*, 1996; Ziegler y Snowdon, 1997; Reburn y Wynne-Edwards, 1999; Wang *et al.*, 2000; Wynne-Edwards y Reburn, 2000; Wynne-Edwards, 2001; Trainor y Marler, 2002; Trainor *et al.*, 2003).

4.1 Hormonas Proteicas

4.1.1 Oxitocina

Es un neuropéptido que es sintetizado en las células nerviosas del núcleo paraventricular del hipotálamo, de aquí 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).

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 después del nacimiento de las crías (Wang *et al.*, 2000). Mientras que en el ratón de California, 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 (Gubernick *et al.*, 1995). En estos estudios no dejan claro la participación de esta hormona en la regulación de la conducta paterna.

4.1.2 Prolactina

Esta hormona fue considerada de procedencia exclusivamente hipofisaria, cuya función principal es estimular la secreción láctea y también puede estar

involucrada en la regulación de otros eventos como la conducta materna y el estrés. En los machos, la prolactina produce una respuesta paterna homóloga a la de las hembras (Bridges *et al.*, 1997).

Esta hormona es transportada activamente a regiones neurales específicas que intervienen en la regulación de la conducta materna (Sakaguchi *et al.*, 1996). En la rata de laboratorio, se ha demostrado que esta hormona participa en el inicio de la conducta materna, pero no es necesaria para su mantenimiento (Bridges *et al.*, 1997).

Varios estudios han reportado que la prolactina promueve la exhibición de cuidados paternos en las especies bipaternas de los mamíferos (Brown *et al.*, 1995; Ziegler y Snowdon, 1997; Reburn y Wynne-Edwards, 1999).

En el ratón de California Gubernick y Nelson (1989) observaron que hay un aumento del 35% de la prolactina en el día 2 después del parto, pero los niveles de referencia en este estudio fueron aproximadamente 50 veces mayores que en otros roedores, por lo tanto concluyen que estos resultados no son confiables.

En el mono tití común (*Callithrix jacchus*), las concentraciones plasmáticas de prolactina son más altas en los padres (Ziegler *et al.*, 1996). Lo mismo ocurre en el mono tamarin, cabeza de algodón (*Saguinus oedipus*). No obstante, en este mamífero las concentraciones de esta hormona, se incrementan dos semanas después del nacimiento de las crías alcanzando su pico máximo en este periodo. Indicando que este incremento, no es causado por la presencia de las crías (Ziegler *et al.*, 1996).

4.1.3 Vasopresina

Es una hormona peptídica sintetizada en los núcleos hipotalámicos supraópticos y paraventricular y se almacena en la neurohipófisis. Desempeña un papel 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; en el macho del ratón de la pradera se observa un incremento en la expresión de la vasopresina en el septum lateral, cuando proporciona cuidados a sus crías, esto podría indicar, que la vasopresina es importante en la regulación de la conducta paterna (Wang *et al.*, 1994). En un estudio subsecuente con el ratón de la pradera, se encontró que la expresión de vasopresina aumenta después del parto, lo que no ocurre con su contraparte no paternal (Wang *et al.*, 2000). Estos resultados muestran que el aumento en los niveles de expresión de la vasopresina, no parece presentarse en todos los mamíferos, sino únicamente en los machos y las hembras de especies monógamas con cuidados biparentales (Wynne-Edwards, 2001).

4.2 Hormonas Esteroides

4.2.1 Glucocorticoides (Cortisol)

Los glucocorticoides son producidos en la corteza de las glándulas suprarrenales y aunque han sido poco estudiados en la relación con la conducta paterna, se sabe que responden a cambios sociales. Con la formación de parejas en el primate cabeza de algodón, en el ratón de la pradera y en el hámster enano se produce una reducción en la concentración de esta hormona cuando son puestos con una hembra, mientras que cuando permanecen solos, los niveles de cortisol en plasma se incrementan significativamente (Castro y Matt, 1997).

El cortisol es un glucocorticoide que está involucrado en la formación de la pareja, así como en la relación madre-hijo; en el hámster enano 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).

4.2.2 Progesterona

La progesterona es una hormona esteroide, que en los roedores machos se sintetiza en las glándulas adrenales e hígado. Estudios recientes demuestran que esta hormona puede estar relacionada con la regulación de la conducta paterna. Los niveles de progesterona son más bajos en los machos que presentan conducta paterna, en comparación con los machos apareados, por lo que se sugiere que la progesterona tiene un papel inhibitorio en la regulación de esta conducta. En el ratón de California se ha observado que los niveles de progesterona, en los padres son inferiores, comparados con los machos sexualmente inexpertos. Además, las concentraciones de progesterona en plasma se correlacionaron negativamente con la actividad de la aromatasa, en el área preóptica media. Estos resultados sugieren que la progesterona tiene un papel inhibitorio en la regulación de la conducta paterna de este roedor (Trainor *et al.*, 2003).

Cuando ratones de laboratorio son castrados y se les colocan implantes de progesterona, en el área preóptica media, estos despliegan conducta infanticida, lo cual indica que esta hormona suprime la conducta paterna y media la agresión hacia las crías (Schneider *et al.*, 2003).

En el hámster 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. En los machos de los dos grupos, los niveles de esta

hormona se incrementaron desde el día 17 del periodo de gestación de sus parejas hasta el día uno de la lactancia (Schum y Wynne-Edwards, 2005).

4.2.3 Testosterona

La testosterona (T) es una hormona esteroide que en los machos, es producida principalmente en el testículo, aunque las glándulas suprarrenales también producen esta hormona en pequeñas cantidades (Fig. 1). Esta promueve en el macho una amplia gama de eventos asociados a procesos reproductivos como: la producción de espermatozoides, el cortejo, la conducta de apareamiento, la conducta agresiva y territorial. Esta hormona también ha sido implicada en la regulación de la conducta paterna (Monaghan y Glickman, 1992).

La T es el principal esteroide que regula el proceso de diferenciación sexual del sistema nervioso central. Aunque este esteroide no siempre actúa directamente en su forma nativa en los tejidos blancos, sino que generalmente es metabolizada a formas biológicamente activas, como la dihidrotestosterona (DHT) y el estradiol (E2) (Callard, 1984). Las enzimas que participan en esta biotransformación son la 5 alfa-reductasa que convierte a la T en DHT y la aromatasa, que participa en la transformación de T a E2 (Sánchez, 2007).

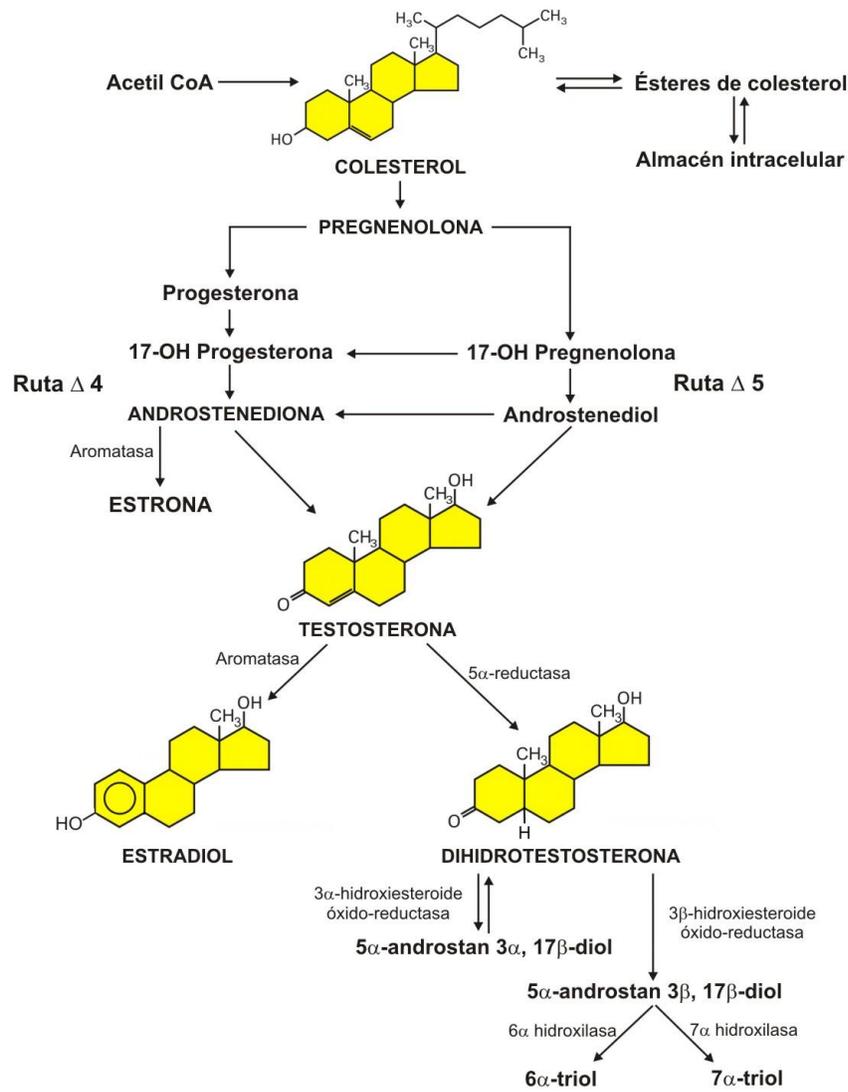


Figura 1. Vía de síntesis de la Testosterona.

Los primeros estudios que correlacionaron la presencia de cuidados paternos con los niveles de T en plasma en los roedores, señalaron que los niveles de esta hormona disminuían cuando los machos exhibían cuidados paternos (Brown *et al.*,

1995; Reburn y Wynne-Edwards, 1999). Estas primeras observaciones condujeron a los investigadores a atribuirle a la T un efecto inhibitorio en el comportamiento paterno. Sin embargo, en otros mamíferos como el mono tamarin cabeza de algodón (*Saguinus oedipus*), se ha señalado que la concentración de T en orina se incrementa durante la preñez y permanece elevada durante el periodo de lactancia, coincidiendo con una alta actividad paterna (Ziegler y Snowdon, 2001). También se ha observado una disminución en los niveles de T en el hombre, cuando ellos se convierten en padres (Berg y Wynne-Eduardo, 2001; Fleming *et al.*, 2002; Burnham *et al.*, 2003).

Trainor y Marler (2001), en un estudio realizado en el ratón de California descubrieron que altas concentraciones de T son necesarias para la exhibición de los cuidados paternos; la castración de estos roedores reduce la cantidad de cuidados paternos, mientras que la administración de T a machos castrados incrementa las actividades paternas, por arriba de lo observado en los machos en los que sólo se simuló la castración. Esto sugiere que la T facilita la conducta paterna en esta especie. En este roedor la T no regula de manera directa la conducta paterna, sino a través de su conversión a E2, debido a que cuando machos castrados tratados con T más un inhibidor de la aromatasa, muestran menor conducta de abrigo y acicalamiento que machos tratados con el inhibidor más E2. En las hembras el E2 es la principal hormona involucrada en los mecanismos que inician la conducta materna (Numan, 2007). Estos resultados ofrecen una posible explicación de cómo los mamíferos expresan cuidados

paternos mientras las concentraciones de T se encuentran elevadas (Trainor y Marler, 2002).

5. Área Preóptica Media

La conducta materna es regulada por un circuito neural que incluye el área preóptica media (MPOA): el septo lateral, el lecho del núcleo de la estría terminal, la amígdala y el hipotálamo. En estas regiones, principalmente en el MPOA, las hormonas que regulan esta conducta ejercen sus efectos (Numan, 2007).

El MPOA se localiza en la parte rostral del cerebro posterior al hipotálamo e incluye los núcleos medial y lateral. Algunas neuronas en el MPOA y otros grupos de neuronas cercanas al hipotálamo anterior, contienen receptores a andrógenos y estrógenos. La estimulación de esas áreas ha sido relacionada con el inicio de la conducta sexual, de conductas sociales como la agresión y en la conducta materna en la rata (Carlson, 1999).

El MPOA es un núcleo sexualmente dimórfico, en la rata de laboratorio, roedor polígamo, este núcleo es más grande en los machos que en las hembras (Gorski *et al.*, 1978). Sin embargo, en los machos de las especies monógamas del género *Microtus*, que presentan cuidados paternos, el tamaño de este núcleo es similar al de la hembra y menor al de los machos de las especies polígamas y unipaternas de este mismo género (Shapiro, *et al.*, 1991). En el ratón de California, el tamaño

del MPOA es más grande en los machos que en las hembras, cuando son vírgenes y machos vírgenes, pero dichas diferencias desaparecen cuando se convierten en padres (Gubernick *et al.*, 1993).

Estudios de lesión en el ratón de la pradera (*Microtus ochrogaster*) señalan que el MPOA, la amígdala, el septo lateral y la base del núcleo de la estría terminal, son las áreas cerebrales que intervienen en la regulación neural de la conducta materna y paterna, así como de otras conductas filiativas (Rosenblatt, 1992). En el ratón de California lesiones en el MPOA, causan un incremento de la latencia de inicio de la conducta paterna. Así mismo, estas lesiones también afectan la conducta de olfateo y acicalamiento (Lee y Brown, 2007). Otro estudio en el cual los machos vírgenes de este roedor fueron expuestos a estímulos de crías ajenas, señaló que la actividad del gen c-fos se incrementa en el MPOA, en comparación con los machos control (Jong *et al.*, 2009).

6. ANTECEDENTES

El gerbo de Mongolia (*Meriones unguiculatus*) es originario del Desierto de Mongolia en Asia. El pelo de este roedor es gris en la base, amarillento en la región media y negro en la punta. En la zona ventral y en la parte más distal de las extremidades el pelo es color blanco o crema, y en la mandíbula es negro. Este roedor mide de 18 a 24 cm, tiene una vida promedio de 3 años. La madurez sexual se alcanza a los tres meses de edad, su periodo de gestación es de 21 a

25 días, tiene entre 4 y 8 crías por camada. Las crías al nacimiento son altricias, debido a que nacen con los ojos y los conductos auditivos cubiertos por membranas, y sin capacidad de termorregulación, la cual se alcanza entre los 17 y 20 días de edad (Fig. 2). Estas características de su desarrollo, hace que las crías sean dependientes de sus padres (Cohen, 1981).



Figura 2. El Gerbo de Mongolia invierte cuidados en las crías, como acicalamiento y olfateo.

El macho del gerbo de Mongolia presenta cuidados paternos naturales y se describe que su participación en los cuidados de las crías es muy similar a la de la hembra (Elwood, 1975; Dewsbury, 1981). El contacto del macho con sus crías se inicia desde el día del nacimiento, debido a que éstas producen estímulos olfatorios que facilitan el reconocimiento de los padres (Clark y Galef, 2000).

En un primer estudio en el que se cuantificaron los niveles de T en plasma, en diferentes etapas del ciclo reproductivo del gerbo de Mongolia, se encontró que en los machos que cohabitan con la hembra, los niveles de T son altos hasta el día 20 de la preñez, pero descienden significativamente tres días después del nacimiento de sus crías, permaneciendo bajos durante la lactancia (Brown *et al.*, 1995). No obstante, un estudio subsecuente reportó que en los machos del gerbo de Mongolia, los niveles periféricos de T se mantienen sin cambios significativos, durante su ciclo reproductivo, lo cual sugiere que la T podría facilitar la exhibición de cuidados paternos y no inhibirlos, como se creyó al inicio (Luis *et al.*, 2010).

Clark y Galef (1999), examinaron los efectos de la T y la castración en la conducta paterna de gerbos vírgenes, de 50 y 90 días de edad. Señalando que los machos vírgenes castrados proporcionan más cuidados a las crías que los machos intactos y los castrados con reemplazamiento de T, cuando la hembra está presente. Asimismo, la separación de las crías por 4 horas no tuvo ningún efecto en los niveles de andrógenos en los machos de este roedor. En conclusión los resultados de este estudio sugieren que la T puede tener un efecto negativo en la conducta paterna.

Martínez (2013), utilizando el modelo de castración y reemplazo hormonal en machos vírgenes en el gerbo de Mongolia, con una edad de 180 a 210 días de edad, encontró que la castración seguida de reemplazo con T, indujo la exhibición de cuidados paternos en el 100% de los machos tratados, a pesar de que antes de este tratamiento los machos fueron agresivos hacia las crías. No obstante, la castración y la simulación de esta cirugía no tuvieron ningún efecto en la conducta. Éstos resultados difieren con respecto a los obtenidos por Clark y Galef (1999), aunque también hay diferencias metodológicas entre los dos estudios; Clark y Galef no realizaron pruebas de conducta paterna pretratamiento para conocer cómo era la conducta de los machos vírgenes hacia las crías, además la conducta de estos machos (después de los tratamientos) fue registrada en presencia de las hembras, debido a que los machos fueron puestos con estas, antes de que las crías nacieran. Otra diferencia es la edad, como ya fue mencionado anteriormente. Con la finalidad de establecer si el efecto de la castración y reemplazamiento hormonal es dependiente de la edad de las crías, utilizando el modelo de castración y reemplazamiento de machos vírgenes se realizó el presente estudio, con gerbos de 50 y 90 días de edad.

7. HIPOTESIS

- ❖ Si el efecto de la T en la conducta paterna en el gerbo de Mongolia, depende de la edad, entonces, se espera que la castración y el reemplazo de T, tengan diferentes efectos en esta conducta, en machos de este roedor de 50 y 90 días de edad.

8. OBJETIVOS

8.1 Objetivo General

- Establecer si el efecto inductor de la T en el inicio de la conducta paterna en el gerbo de Mongolia (*Meriones unguiculatus*) depende de la edad.

8.2 Objetivos Particulares

- Determinar el efecto de la castración en la conducta paterna del gerbo de Mongolia de 50 y 90 días de edad.
- Determinar el efecto del reemplazo de T en la conducta paterna del gerbo de Mongolia de 50 y 90 días de edad.

9. MATERIALES Y MÉTODOS

9.1 Animales

Se utilizaron 60 machos vírgenes del gerbo de Mongolia, con una edad de 50 y 90 días. Estos animales se obtuvieron de una colonia establecida en la Facultad de Estudios Superiores Iztacala de la UNAM. Los gerbos se mantuvieron bajo un fotoperiodo invertido 12:12 h luz-oscuridad, a una temperatura entre 17 y 21 °C. Estos animales fueron alimentados con nutricubos para roedores pequeños (Harlan) y agua corriente *ad libitum*. La dieta se complementó con zanahorias una vez por semana. Desde el destete se colocaron de dos a tres gerbos del mismo sexo en una jaula (32 x 23 x 15 cm) con cama de aserrín.

Los gerbos utilizados en este estudio fueron sometidos a pruebas de escaneo de conducta paterna, para conocer si mostraban agresión, indiferencia o proporcionaban cuidados paternos a crías de la especie. Durante estas pruebas cada macho fue puesto en una jaula de policarbonato (32 x 23 x 15 cm) con cama de aserrín limpio. Diez minutos después de adecuación, fueron introducidas dos crías de la misma especie (de 1 a 3 días de nacidas) y se registró las actividades durante 15 minutos. De esta forma fueron seleccionados 60 machos; 30 de 50 y 30 de 90 días de edad. Los machos de 50 días fueron organizados en tres grupos al azar de 10 animales cada uno. Los machos del grupo uno fueron castrados bilateralmente, los del grupo dos también fueron castrados y se les colocaron implantes de T, mientras que los machos del grupo tres fueron sometidos a una

castración simulada. Los machos de 90 días de edad fueron organizados de la misma manera y se les aplicó el mismo procedimiento experimental.

9.2 Orquidectomías y colocación del implante

Previamente a la cirugía, los gerbos fueron anestesiados con xilacina 66 (mg / kg) y pentobarbital sódico 33 (mg / kg) por vía intramuscular. Una vez anestesiados se depiló el área escrotal. Con un bisturí se realizó una incisión en las bolsas escrotales, exponiendo los testículos, en seguida las arterias que corren paralelamente a los conductos deferentes se ligaron y posteriormente los testículos fueron cortados. Se suturó con Cat Gut (tejidos internos) y seda de 000 (piel). En el caso de los gerbos con castración simulada, sólo los testículos se expusieron y enseguida se colocaron de nuevo en la cavidad escrotal.

A los 10 días siguientes de las cirugías se colocaron los implantes, subcutáneamente en la región dorsal. Los implantes fueron hechos de tubo Silástico (1.4 x 1.96 mm o.d, Down Corning), que fueron llenados con 1 mg de propionato de testosterona [4-androsten-17 β -ol-3-one 17propionata] (Sigma-Aldrich), los extremos se sellaron con silicón. A los gerbos con castración simulada se les colocaron implantes vacíos. Siete días después de la colocación de los implantes, se realizaron nuevamente pruebas de conducta.

9.3 Prueba de Comportamiento Paterno

Siguiendo el método descrito para las pruebas de escaneo se realizó una segunda prueba de conducta paterna, después de los tratamientos experimentales. Cuando el macho durante la prueba fue indiferente o paternal con las crías, las interacciones macho-crías se registraron durante 15 minutos. Cuando se observó agresión hacia las crías, la prueba fue terminada de inmediato. Las observaciones se realizaron en forma directa, por un único observador, registrando el inicio de latencia de inicio de conducta paterna o de agresión (tiempo que transcurre desde que las crías son introducidas hasta que el macho mostró algún tipo de conducta paterna o agresión). Asimismo, se registró el tiempo y la frecuencia de abrigo, acicalamiento y olfateo de las crías. Las observaciones se realizaron entre las 11:00 y 14:00 h.

9.4 Muestras de Sangre y Ensayo de Testosterona

Inmediatamente después de las pruebas de conducta, se les extrajeron muestras sanguíneas a los gerbos, las cuales fueron tomadas del seno retro-orbital con capilares heparinizados. Durante este procedimiento los animales estuvieron bajo una ligera anestesia con éter. Las muestras obtenidas fueron centrifugadas a 5000 rpm, durante 11 minutos. El plasma fue separado y

congelado a $-40\text{ }^{\circ}\text{C}$. La cuantificación de T se realizó mediante la técnica de radioinmunoensayo (RIA).

El RIA fue realizado por duplicado con un kit Siemens para Testosterona Total (Diagnostic Products Corporation, Los Angeles, CA, USA), con ^{125}I de testosterona, con una sensibilidad de 40 pg/ml. Los coeficientes de variación inter e intra ensayo fueron 4.0% y 6.90%, respectivamente. La reactividad fue medida con un contador Compugamma gamma (LKB-Wallac, Turku, Finland), modelo 1282.

9.5 Análisis Estadístico

Se registró la proporción de machos agresivos, indiferentes y paternales hacia las crías, de machos de 50 días de edad, antes de los tratamientos y fue contrastada con la proporción de machos que cambiaron sus conductas después del tratamiento mediante la prueba de McNemar de 2x2. Por lo cual la proporción de machos paternales fue sumada a la de los machos indiferentes (antes del tratamiento) y después del tratamiento la proporción de machos indiferentes fue sumada a los agresivos. En los machos de 90 días de edad también se utilizó una prueba de McNemar de 2x2, por lo que antes de los tratamientos, la proporción de machos indiferentes fue sumada con la de machos agresivos y después del tratamiento fueron sumadas las proporciones de indiferentes y paternales.

Las concentraciones de T entre los gerbos castrados, los castrados con implantes de T y los simulados de 50 días de edad fueron contrastadas por la prueba de Kruskal-Wallis. Esta prueba también fue aplicada para contrastar los niveles de T en plasma entre machos castrados, castrados con reemplazo de T y simulados de 90 días de edad. El análisis estadístico fue realizado usando el programa SPSS versión 21.0. El contraste entre los grupos se realizó utilizando el método de Siegel y Castellan (1995), para comparaciones múltiples Post Hoc del análisis de Kruskal-Wallis.

10. RESULTADOS

10.1 Conducta Paterna

En la Tabla 1, se muestra que la castración en gerbos de 50 días aumentó el porcentaje de animales agresivos de 0% a 50%, y el porcentaje de animales paternos tuvo una disminución notoria de 60% al 10%, lo cual muestra que la castración aumenta la agresión y disminuye la presencia de cuidados paternos ($p < 0.01$). Los machos que fueron sometidos a castración con reemplazo de T no cambiaron su conducta, es decir, no se encontraron diferencias significativas en la proporción de machos que fueron agresivos, indiferentes y paternos antes de este tratamiento, con las proporciones de machos que exhibieron estas mismas conductas después del tratamiento ($p > 0.05$). La simulación del procedimiento experimental no tuvo ningún efecto en la conducta; la misma proporción de machos agresivos, indiferentes y paternos observada antes del tratamiento, también fue observada después de este ($p > 0.05$). En los machos de 50 días, no se encontraron diferencias significativas en el tiempo de olfateo ($p > 0.05$, Fig. 3), pero a pesar de que los machos con implante de T invierten más tiempo acicalando a las crías, no se encontraron diferencias significativas entre cada tratamiento ($p > 0.05$, Fig. 5).

Tabla 1. Machos del gerbo de Mongolia (50 días de edad) que presentaron agresión, indiferencia o conducta paterna, antes y después del tratamiento.

50 días	Conducta observada antes de los tratamientos			Conductas observadas después de los tratamientos			p
	Agresivo	Indiferente	Paternal	Agresivo	Indiferente	Paternal	
MACHO CASTRADO	0% n=0	40% n=4	60% n=6	50% n=5	40% n=4	10% n=1	< 0.01
MACHO CASTRADO + T	20% n=2	20% n=2	60% n=6	10% n=1	40% n=4	50% n=5	> 0.05
MACHO SIMULADO	20% n=2	50% n=5	30% n=3	20% n=2	30% n=3	50% n=5	> 0.05

En la Tabla 2, se observa que la castración afectó la conducta mostrada hacia las crías, en los machos de 90 días de edad. Antes de esta cirugía, el 50% de los gerbos mostraron agresión, después de este tratamiento el porcentaje de animales se redujo al 10%. Así, antes de la castración 0% de los gerbos mostraron conducta paterna, no obstante después de esta cirugía el 20% desplegó cuidados paternos, lo cual mostró que la castración tuvo un efecto significativo en las conductas observadas ($p < 0.01$).

El tratamiento de castración con reemplazo de T ocasionó cambios en las conductas de los machos hacia las crías; se observó que antes de este tratamiento, el 90% de los gerbos fueron agresivos hacia las crías, después de este, el porcentaje de animales agresivos se redujo al 40% ($p < 0.01$). Antes de la simulación de la castración ningún gerbo mostró conducta paterna, después de esta, el 20% fueron paternas, el 90% fueron agresivos hacia las crías y en la segunda exposición sólo el 40% de estos mostraron agresión. El porcentaje de animales indiferentes cambió del 10% al 40% con la simulación de la castración ($p < 0.01$). En los gerbos de 90 días de edad, se observó que en los machos con implante de T invierten comparativamente más tiempo en el olfateo que los castrados y simulados, pero la diferencia no fue significativa ($p > 0.05$, Fig. 4). Aunque los machos con implante de T invirtieron más tiempo en el acicalamiento de las crías que los machos castrados y simulados, la diferencia no fue significativa ($p > 0.05$, Fig. 6).

Tabla 2. Machos del gerbo de Mongolia (90 días de edad) que presentaron agresión, indiferencia o conducta paterna, antes y después del tratamiento.

90 días	Conducta observada antes de los tratamientos			Conductas observadas después de los tratamientos			p
	Agresivo	Indiferente	Paternal	Agresivo	Indiferente	Paternal	
MACHO CASTRADO	50% n=5	50% n=5	0% n=0	10% n=5	70% n=4	20% n=1	< 0.01
MACHO CASTRADO + T	90% n=9	10% n=1	0% n=0	40% n=4	10% n=1	50% n=5	> 0.01
MACHO SIMULADO	90% n=9	10% n=1	0% n=0	40% n=4	40% n=4	20% n=2	> 0.01

Todos los machos del gerbo de Mongolia que exhibieron conducta paterna, durante las pruebas, proporcionaron a las crías, abrigo, acicalamiento y olfateo. Únicamente tres machos de 50 días de edad desplegaron la conducta de recuperación de las crías (Tabla 3).

Tabla 3. Conductas paternas exhibidas y registradas en los ensayos por los machos vírgenes del gerbo de Mongolia.

Conductas observadas en los machos de gerbos de Mongolia	
Olfateo	El macho acerca la nariz a la cría y mueve rítmicamente las vibrisas para reconocerla.
Acicalamiento	El macho toma a la cría, con las extremidades anteriores y la lame repetidamente, principalmente la región perianal.
Abrigo	El macho curva el cuerpo de tal forma que muestra una concavidad en la región ventral, en la cual acomoda a la cría para proporcionarle calor.
Recuperación de la cría	Con el hocico el macho toma a la cría de la región dorsal y la traslada al nido.

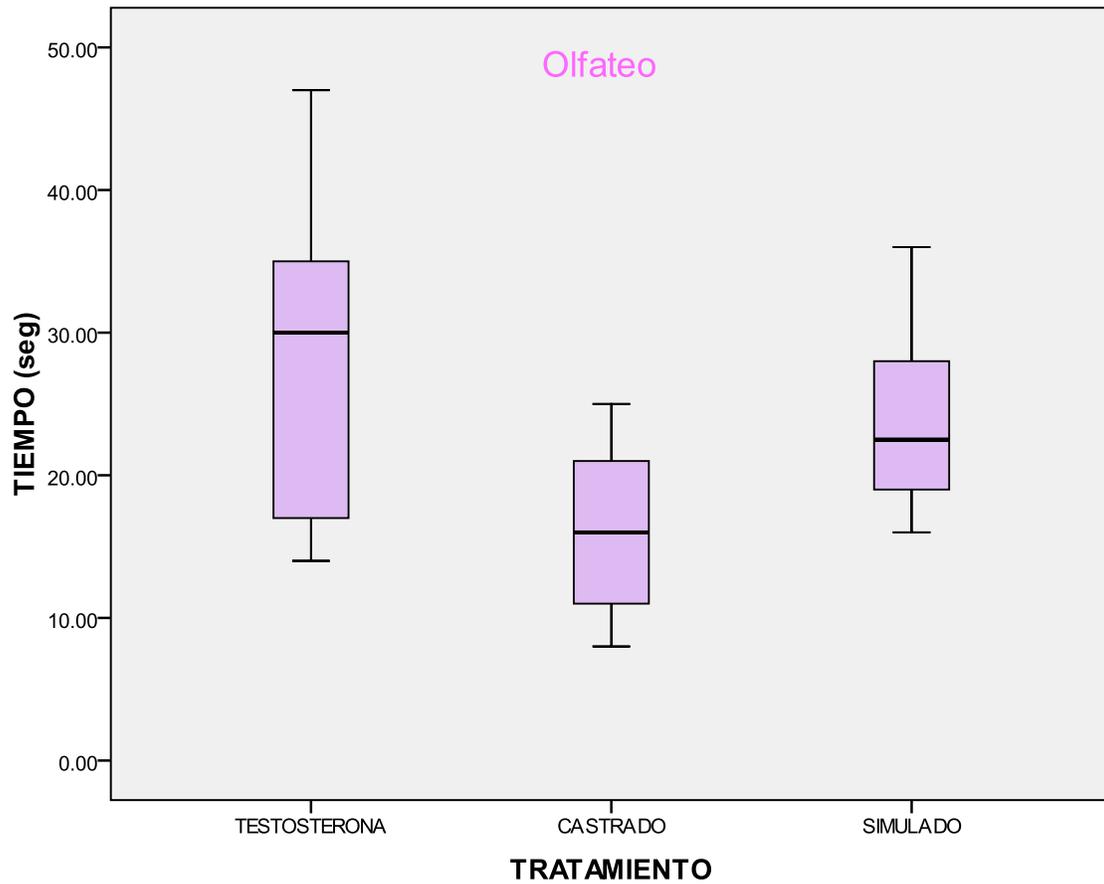


Figura 3. Los machos de 50 días no se mostraron diferencias significativas en el tiempo de olfateo entre los machos con implante de T, castrados y simulados ($p > 0.05$).

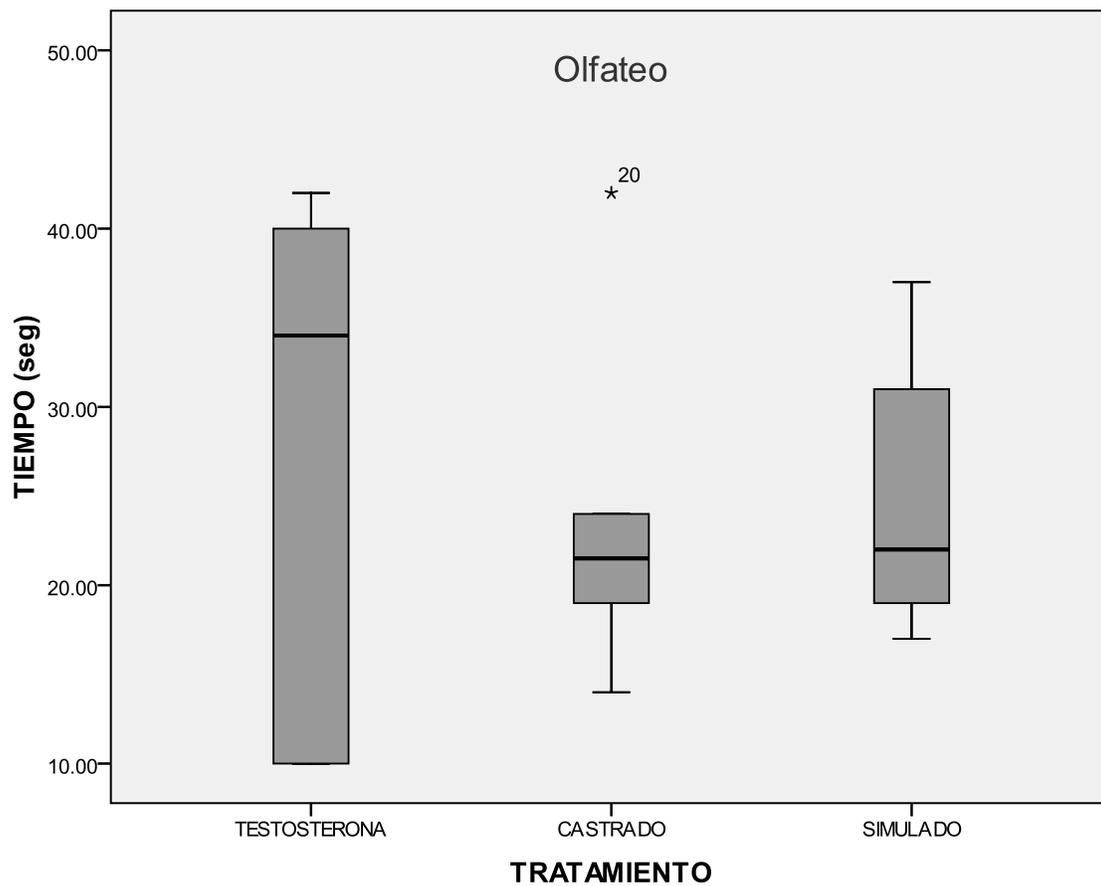


Figura 4. En los machos de 90 días de edad no se mostraron diferencias significativas en el tiempo invertido en el olfateo ($p > 0.05$).

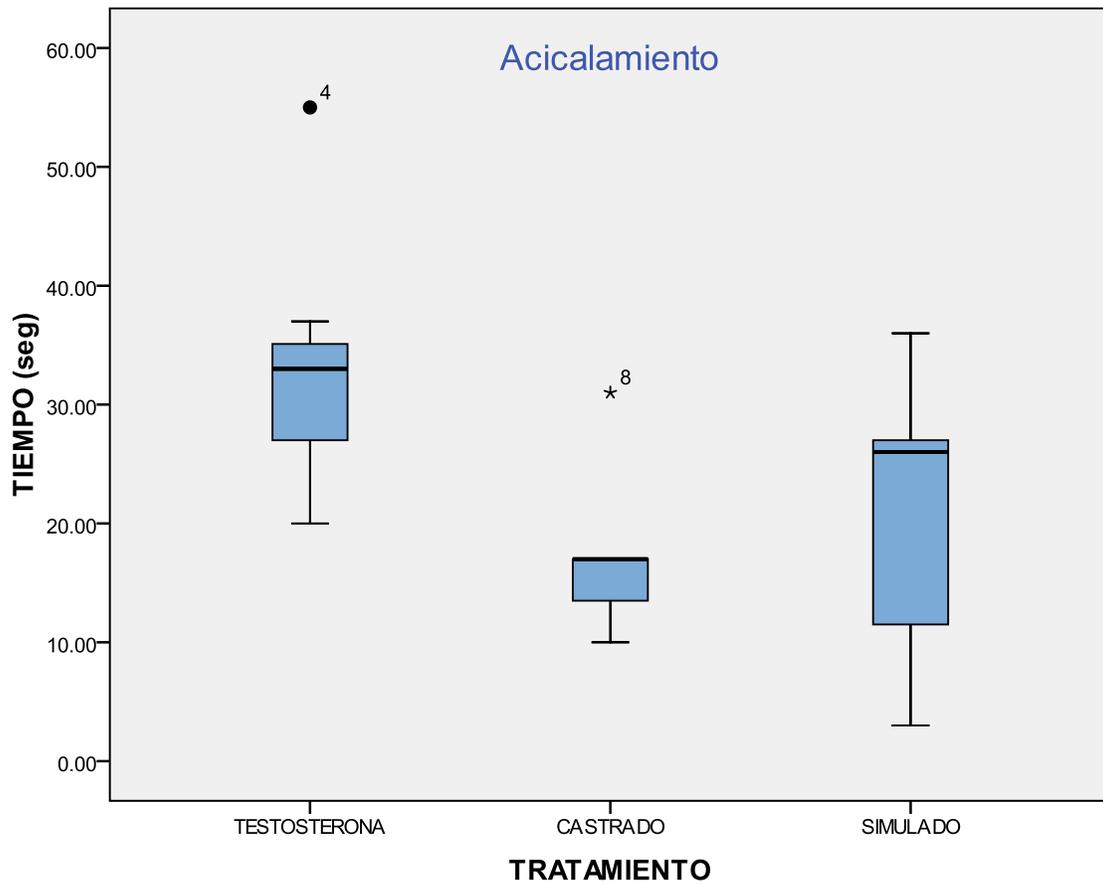


Figura 5. En los machos de 50 días no se encontró diferencia significativa en el tiempo invertido en el acicalamiento en los diferentes tratamientos ($p > 0.05$).

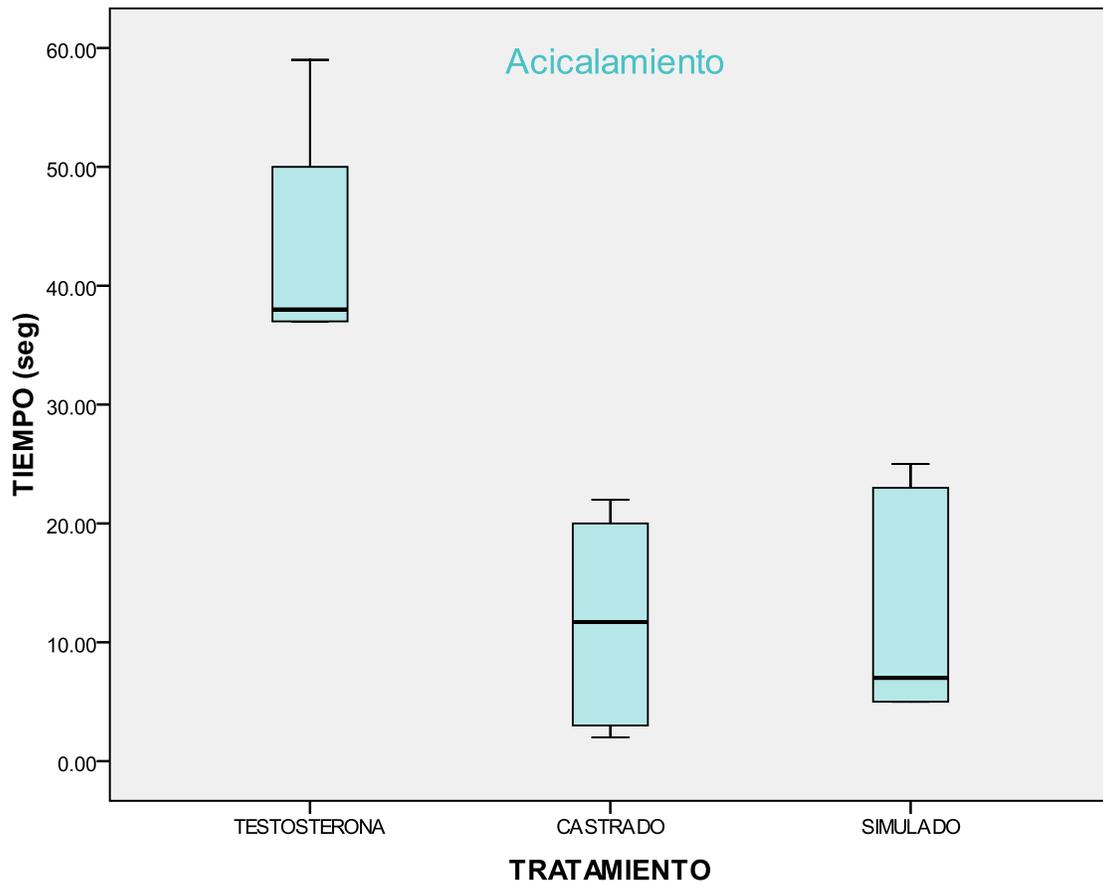


Figura 6. En los machos de 90 días si se encontraron diferencias significativas en el tiempo invertido en el acicalamiento, entre machos con implante de T, castrados y simulados ($p < 0.05$).

10.2 Concentración de Testosterona

Los niveles de T en plasma de los gerbos de 50 días de edad, que recibieron como tratamientos castración, simulación de la castración y castración con reemplazo de T fueron significativamente diferentes ($H = 17.09$, g.l.= 2, $p < 0.01$, Fig. 7). Las comparaciones entre pares indicó que las concentraciones de T en plasma en los machos con castración simulada fueron significativamente más altas que en los machos castrados (Valor Crítico = 9.21, Diferencia = 10.95). Los gerbos castrados con reemplazo de T, aunque tuvieron niveles de T en plasma más altos que los machos con castración simulada, la diferencia no fue significativa (Diferencia = 4.95), pero difirieron significativamente de los gerbos castrados (Diferencia = 15.9).

Los niveles de T de los gerbos de 90 días de edad que fueron sometidos a: castración, simulación de la castración, castración con reemplazo de T fueron significativamente diferentes ($H = 8.244$, g.l.= 2, $p < 0.05$, Fig. 8). Las concentraciones de T difirieron significativamente entre machos castrados y machos con castración simulada (Valor crítico = 9.21, Diferencia = 9.4). No se encontraron diferencias significativas en los niveles de T en plasma, entre machos con castración simulada y castrados con reemplazo de T (Diferencia = 4.9). En algunos machos con reemplazo de T, los niveles de esta hormona en plasma fueron similares a los de los machos simulados, esto posiblemente porque no se liberó la T del implante. Los niveles de T en plasma de los gerbos sometidos a

castración fueron significativamente más bajos comparados con los machos castrados con reemplazo de T (Diferencia = 14.3).

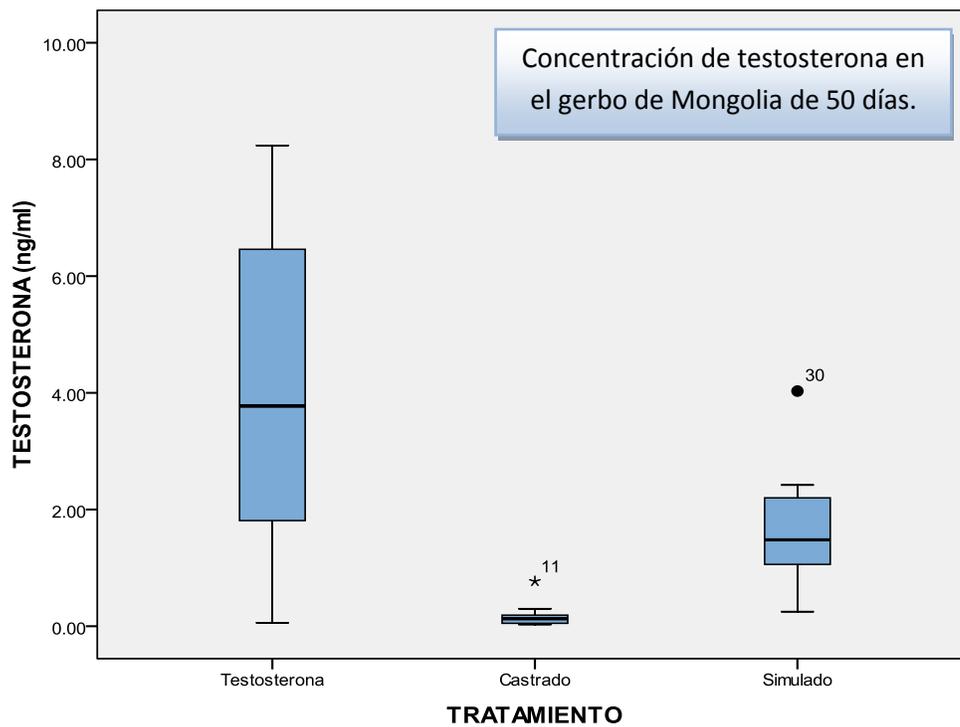


Figura 7. Las concentraciones de T en plasma de los machos con implante de esta hormona fueron significativamente más altas que en los machos castrados ($p < 0.05$), pero no fueron significativamente diferentes de la de los machos con castración simulada ($p > 0.05$).

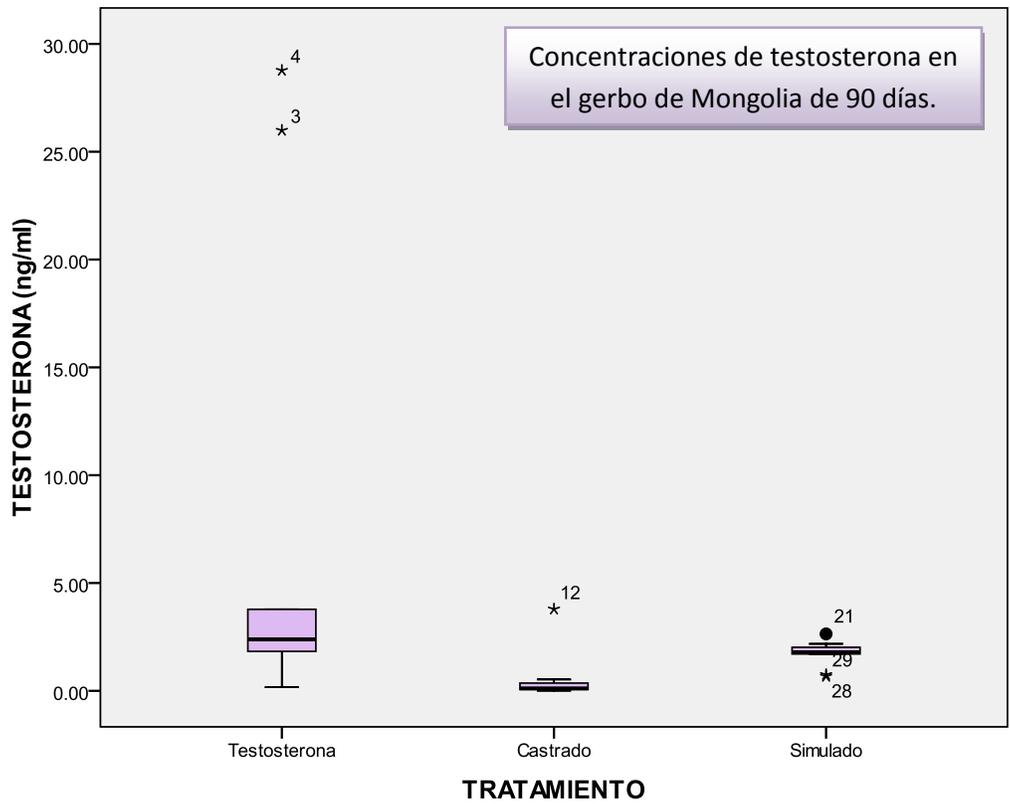


Figura 8. Las concentraciones de T en plasma de los machos con implantes, fueron significativamente más altas que las de los castrados ($p < 0.05$), pero no fueron superiores a la de los machos con castración simulada ($p > 0.05$).

11. DISCUSIÓN

Los resultados de este estudio mostraron que la castración en gerbos de 50 días ocasionó una disminución significativa en la proporción de machos que habían mostrado conducta paterna, antes de esta cirugía, lo cual muestra que la T es necesaria para el mantenimiento de esta conducta en los gerbos juveniles. La simulación de la castración no tuvo un efecto significativo en las conductas observadas antes y después del tratamiento. La castración con reemplazo de T tampoco ocasionó un cambio en la proporción de machos que fueron paternos, indiferentes o agresivos. Esta falta de respuesta a la T posiblemente se debió a que la T liberada de los implantes, no alcanzó el nivel de concentración necesaria para desencadenar un cambio en la conducta. Esta suposición se basa en que los niveles de T en plasma de los machos con reemplazo de esta hormona no difirieron significativamente de los simulados.

Los resultados muestran que la castración en gerbos de 90 días de edad ocasionó una disminución significativa en la proporción de machos que mostraron agresión antes de esta cirugía. Aumentando la proporción de machos indiferentes. Lo cual sugiere que la castración, es decir, la disminución en los niveles de T también ocasiona una disminución en la agresión.

Aunque en los gerbos con reemplazo de T se observó un cambio significativo en la proporción de machos que cambiaron de agresivos a paternos, después del tratamiento, los niveles de T en plasma de los machos con reemplazo de esta hormona, aunque fueron comparativamente más altos que los observados en

machos con castración simulada, no fueron significativamente diferentes. Este cambio en la conducta no puede ser atribuido a la T, debido a que no se encontraron diferencias significativas entre los niveles de esta hormona en plasma, entre machos castrados y machos con castración simulada. Este cambio significativo en la disminución del porcentaje de machos agresivos, posiblemente se deba a efectos de sensibilización (Storey y Joyce, 1995; Kalinichev *et al.*, 2000).

Como se había postulado, los resultados de este estudio muestran que la castración afecta de manera diferente la conducta de los gerbos de 50 y 90 días de edad; en los gerbos de 50 días de edad la castración eliminó la conducta paterna espontánea, lo cual sugiere que en esta etapa esta hormona es necesaria para el mantenimiento de esta conducta. Sin embargo, en los gerbos de 90 días de edad la castración disminuyó la conducta agresiva y aunque dos animales cambiaron de agresivos a paternales este cambio no fue significativo. Estos últimos resultados, aunque se apegan a la hipótesis planteada, son difíciles de interpretar, porque en el supuesto de que la T es necesaria para el mantenimiento o inicio de la conducta paterna, se esperaría que la castración de animales agresivos hacia las crías no modificara esta conducta. En gerbos de 180 a 210 días de edad, que mostraron agresión en la primera exposición a estas, después de la castración continuaron siendo agresivos (Martínez, 2013).

Los efectos de la T en la conducta paterna en los gerbos de 50 días no fueron claros, debido a que no hubo un cambio significativo en la conducta, esto probablemente ocurrió porque los niveles de esta hormona no aumentaron

significativamente. Sin embargo, en los de 90 días a pesar de que no se observaron diferencias significativas en los niveles de T, entre machos con implante y castración simulada, un alto porcentaje de machos agresivos cambiaron a paternos después de la administración de T. Martínez (2013) encontró que la T inhibió la conducta infanticida e indujo la exhibición de cuidados paternos en el 100% de los machos tratados. En este estudio los machos con implantes de T alcanzaron niveles de esta hormona en plasma significativamente más altos que en los machos con castración simulada. En el gerbo de Mongolia también ha sido señalado que los niveles de T en machos que cohabitan con la hembra y las crías son significativamente más altos que en los que permanecen aislados (Luis *et al.*, 2010). En el ratón de los volcanes se ha señalado también que el reemplazo de T, inhibe el infanticidio e induce la exhibición de cuidados paternos (Luis *et al.*, 2012).

Clark y Galef (1999), en un estudio realizado con machos vírgenes del gerbo de Mongolia de 50 y 90 días de edad, en el cual señala que la castración en los machos ocasiona un aumento en los cuidados paternos, en comparación con los machos intactos. Mientras que en los machos con reemplazo de T mostraron menos cuidados paternos que los machos intactos, interpretando que la T no es necesaria para la exhibición de los cuidados paternos en este roedor. Estos resultados no son comparables con los aquí obtenidos debido a que los diseños experimentales son diferentes; Clark y Galef, colocaron a machos vírgenes castrados y con reemplazo de T, con hembras preñadas, registrando la conducta paterna desde el nacimiento de las crías hasta el día 20 del postparto. Estas

condiciones no permiten separar el efecto T de los estímulos, presencia de la hembra y las crías, los cuales como es sabido son inductores muy importantes de la conducta paterna (Brown, 1993; Brown *et al.*, 1995). En el macho del ratón de la pradera el efecto de la castración ha sido inconsistente; Wang y De Vries (1993) señalan que la castración ocasiona una disminución de los cuidados paternos, mientras que Lonstein y De Vries (1999) observaron que esta no tiene ningún efecto sobre la conducta paterna. En el ratón de California, la castración disminuye los cuidados paternos y el reemplazo de T los aumenta, por lo cual en este roedor la T tiene un papel facilitador de la conducta paterna (Trainor y Marler, 2001).

En un ciclo reproductivo natural, estímulos como la cópula, olores de la hembra y la presencia de las crías disparan la conducta paterna, probablemente al ocasionar incrementos en los niveles de T. Varios estudios señalan que estos estímulos ocasionan incrementos en los niveles periféricos de T por arriba de los niveles basales (Brown, 1986; 1993). Los estímulos que pueden iniciar y aumentar el comportamiento paterno son la cópula, la cohabitación con la hembra preñada y las crías. Esta iniciación del comportamiento paterno en el macho puede ser el resultado de cambios neuroendocrinos inducidos por la cohabitación con la hembra embarazada o por estímulos de las crías (Brown, 1993; Brown *et al.*, 1995).

12. CONCLUSIONES

- ❖ En los gerbos de Mongolia de 50 días de edad la castración ocasionó una disminución significativa de los cuidados paternos espontáneos, lo cual difiere de lo señalado de Clark y Galef.
- ❖ La castración en los gerbos de 90 días disminuye la agresión hacia las crías.
- ❖ La T puede estar involucrada en los mecanismos que regulan la conducta paterna en el gerbo de Mongolia, pero sus efectos sobre esta conducta parecen depender de la edad y de los niveles periféricos de esta hormona.

13. REFERENCIAS

- Berg, J. S. and Wynne-Edwards, E. K. 2001. Changes in testosterone, cortisol and estradiol levels in men becoming fathers. *Clinic Proceedings*. 76: 582-592.
- Bridges, R. S., Robertson, M. C., Shiu, R. P., Sturgis, J. D., Henriquez, B. M. and Mann, P. E. 1997. Central lactogenetic regulation of maternal behaviour in rats: steroid dependence, hormone specificity and behavioral potencies of rat PRL and rat placental lactogen. *International Endocrinology*. 138: 756-763.
- Brown, R. E. 1985. Hormones and paternal behavior in vertebrates. *American Zoologist*. 25: 895-910.
- Brown, R. E. 1986. Social and hormonal factors influencing infanticide and its suppression in adult male Long-Evans rats (*Rattus norvegicus*). *Journal of Comparative Psychology*. 100: 155-161.
- Brown, R. E. 1993. Hormonal and experiential factors influencing parental behavior in male rodents: An integrative approach. *Behavioral Proceeding*. 30: 1-28.
- Brown, R. E., Murdoch, T., Murphy, P. R. and Moger, W. H. 1995. Hormonal responses of male gerbils to stimuli from their mate and pups. *Hormones and Behavior*. 29: 474-491.
- Burnham, T. C., Chapman, J. F., Gray, P. B., McIntyre, M. H., Lipson, S. F. and Ellison, P. T. 2003. Men in committed, romantic relationships have lower testosterone. *Hormones and Behavior*. 44: 119-122.
- Callard, G. V. 1984. Aromatization in brain and pituitary. In *metabolism of hormonal steroids in the neuroendocrine structures*. Edited by F. Celotti, F. Naffolin and L. Martini. Raven press, New York. 79-102.

- Carlson, N. R. 1999. Foundations of Physiological Psychology. 4th ed. Boston, MA: Allyn and Bacon. 266.
- Castro, W. L. and 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*). *Hormones and Behavior*. 32: 209-216.
- Clark, M. M. and Galef, B. G. 1999. A testosterone mediated trade-off between parental and sexual effort in male Mongolian gerbils (*Meriones unguiculatus*). *Journal of Comparative Psychology*. 113: 338-395.
- Clark, M. M. and Galef, B. G. 2000. Effects of experience on the parental response of male Mongolian gerbils. *Developmental Psychobiology*. 36: 177-185.
- Clutton-Brock, T. H. 1991. The evolution of parental care. Princeton University Press. Princeton, NJ. 368.
- Cohen, B. J. 1981. Mammalian models for Research on Aging. National Academy Press. Washington. 587.
- 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. *American Zoologist*. 25 (3): 841-852.
- Elwood, R. W. 1975. Paternal and maternal behavior in the Mongolian gerbil. *Animal Behavior*. 23: 766-722.
- Elwood, R. W. 1983. Parental care in rodents. In: *Parental Behaviour of Rodents* (Elwood, R. W., ed), New York, John Wiley. 235-257.

- Elwood, R. W. 1985. Inhibition of infanticide and onset of paternal care in male mice (*Mus musculus*). *Journal of Comparative Psychology*. 99: 457-467.
- Fleming, A. S., Corter, C., Stallings, J., and Steiner, M. 2002. Testosterone and prolactin are associated with emotional responses to infant cries in new fathers. *Hormones and Behavior*. 32: 85-98.
- Gorski, R. A., Gordon, J. H. and Southam, A. M. 1978. Evidence for a morphological sex differences within the medial preoptic area of the rat brain. *Brain Research*. 148: 333-346.
- Gubernick, D. J. and Nelson, R. J. 1989. Prolactin and paternal behavior in the biparental California mouse, *Peromyscus californicus*. *Hormones and Behavior*. 23: 203-210.
- Gubernick, D. J., Sengelaub, D. R. and Kurz, E. M. 1993. A neuroanatomical correlate of paternal and maternal behavior in the biparental California mouse (*Peromyscus californicus*). *Behavioral Neuroscience*. 107: 194-201.
- Gubernick, D. J., Schneider, K. A. and Jeannotte, L. A. 1994. Individual differences in the mechanisms underlying the onset and maintenance of paternal behavior and the inhibition of infanticide in the monogamous biparental California mouse, *Peromyscus californicus*. *Behavioral Ecology and Sociobiology*. 34: 225-231.
- Gubernick, D. J., Winslow, J. T., Jensen, P., Jeannotte, L. and Bowen, J. 1995. Oxytocin changes in male over the reproductive cycle in the monogamous, biparental California mouse, *Peromyscus californicus*. *Hormones and Behavior*. 29: 59-73.
- Jong, T. R., Chauke, M., Harris, B. N. and Saltzman, W. 2009. From here to paternity: Neural correlates of the onset of paternal behavior in California mice (*Peromyscus californicus*). *Hormones and Behavior*. 56: 220-231.

- Kalinichev, M., Rosenblatt, J. S., Nakabeppu, Y. and Morrell, J. I. 2000. Induction of c-Fos-Like and FosB-Like immunoreactivity reveals forebrain neuronal populations involved differentially in pup-mediated maternal behavior in juvenile and adult rats. *Journal of Comparative Neurology*. 416: 45-78.
- Kleiman, D. G. and Malcolm, J. R. 1981. The evolution of male parental investment in mammals. In: Gubernick, D. J. and Klopfer P. H., Eds. *Parental care in mammals*. New York: Plenum Press. 347-387.
- Lee, A. W. and Brown, R. E. 2007. Comparison of medial preoptic, amygdala, and nucleus accumbens lesions on parental behavior in California mice (*Peromyscus californicus*). *Physiology and Behavior*. 92: 617-628.
- Lonstein, J. S. and De Vries, G. J. 1999. Comparison of the parental behavior of pair-bonded female and male prairie voles (*Microtus ochrogaster*). *Physiology and Behavior*. 66: 33-40.
- Luis, J., Carmona, A., Delgado, J., Cervantes, F. A. and Cárdenas, R. 2000. Parental behavior of volcano mouse, *Neotomodon alstoni* (Rodentia: Muridae), in captivity. *Journal of mammalogy*. 81: 600-605.
- Luis, J., Vázquez, G. B., Martínez, T. M., Carmona, A., Ramos, B. G. and Ortiz, G. 2010. Neither testosterone levels nor aggression decrease when the male Mongolian gerbil (*Meriones unguiculatus*) displays paternal behavior. *Hormones and Behavior*. 57: 271-275.
- Luis, J., Cadena, C., Zedillo, B., Reyes, J., Ramos, B. G. and Martínez, M. 2012. Testosterone replacement induced paternal behavior in the Mexican volcano mouse *Neotomodon alstoni* (Rodentia: Muridae). *Ethology Ecology and Evolution*, 24(3): 275-283.

- Martínez, B. A. 2013. Conducta paterna y testosterona en el gerbo de Mongolia (*Meriones unguiculatus*). Tesis Maestría, Facultad de Estudios Superiores Iztacala, UNAM. 22-36.
- Monaghan, E. P. and Glickman, S. E. 1992. Hormones an aggressive behavior. In Becker, J. B., Breedlove, S. M. and Crews, D. (Eds.), Behavioral endocrinology Cambridge. MA: MIT Press. 261-286.
- Numan, M. 2007. Motivational systems and the neural circuitry of maternal behavior in the rat. *Developmental Psychobiology*. 49 (1): 12-21.
- Reburn, C. J. and Wynne-Edwards, K. E. 1999. Hormonal changes in males of naturally biparental and uniparental mammal. *Hormones and Behavior* 35: 163-176.
- Razzoli, M. and Valsecchi, P. 2006. Different social bonds produce differential effects on behaviour and physiology in Mongolian gerbils. *Ethology Ecology and Evolution*. 18: 289-306.
- Rosenblatt, J. S. 1992. Hormone-behavior relations in the regulation of parental behavior, en: (Becker, B. J., Breedlove S. M. y Crews D. Eds.) *Behavioral Endocrinology*. A Bradford Book MIT Press, London. 219-285.
- Sakaguchi, K., Tanaka, M., Ohkubo, T., Doh-ura, K., Fujikawa, T., Sudo, S. and Nakashima, K. 1996. Maternal behavior in male rats: effects of MPOA lesions and presence of maternal aggression. *Hormones and Behavior*. 30: 201-215.
- Sánchez, M. M. 2007. Estudio de los niveles de mRNA de las isoenzimas de la 5alfa-reductasa en diferentes situaciones experimentales de la rata. Tesis doctoral. España. 114.
- Schneider, J. S., Stone, M. K., Wynne-Edwards, K. E., Horton, T. H., Lydon, J., O'Malley, B. and Levine, J. E. 2003. Progesterone receptors mediate

male aggression toward infants. Proceedings of the National Academy of Sciences USA. 100: 2951-2956.

- Shum, J. E. and Wynne-Edwards, K. E. 2005. Estradiol and progesterone in paternal and non-paternal hamsters (*Phodopus*) becoming fathers: conflict with hypotetized roles. *Hormones and Behavior*. 47: 410-418.
- Shapiro, L. E., Leonard, C. M., Sessions, C. E., Dewsbury, D. A. and Insél, T. R. 1991. Comparative neuroanatomy of the sexually dimorphic hypothalamus in monogamous and polygamous voles. *Brain Research*. 541: 232-240.
- Siegel, S. y Castellan, N. J. 1995. *Estadística No Paramétrica: Aplicada a las ciencias de la conducta*. 4^a ed. Editorial Trillas, México. 240-249.
- Storey, A. E. and Joyce, T. L. 1995. Pup contact promotes paternal responsiveness in male meadow voles. *Animal Behaviour*. 49 (1): 1-10.
- Storey, A. E. and Walsh, C. J. 1994. Are chemical cues as affective as pup contact for inducing paternal behavior in meadow voles? *Behaviour*. 131: 139-151.
- Trainor, B. C. and Marler, C. A. 2001. Testosterone, paternal behavior and aggression in the Monogamous California mouse, *Peromyscus californicus*. *Hormones and Behavior*. 40: 32-42.
- Trainor, B. C. and Marler, C. A. 2002. Testosterone promotes paternal behaviour in a monogamous mammal via conversion to estrogen. *Proceedings of the Royal Society of London Series B*. 269: 823-829.
- Trainor, B. C., Bird, I. M., Alday, N. A., Schlinger, B. A. and Marler, C. A. 2003. Variation in aromatase activity in the medial preoptic area and plasma

progesterone is associated with the onset of paternal behavior. *Neuroendocrinology*. 78: 36-44.

- Wang, Z. X. and De Vries, G. J. 1993. Testosterone effects on paternal behavior and vasopressin immunoreactive projections in prairie voles (*Microtus ochrogaster*). *Brain Research*. 631: 156-160.
- Wang, Z. X., Ferris, C. F. and De Vries, G. J. 1994. Role of septal vasopressin innervation in paternal behavior in prairie voles (*Microtus ochrogaster*). *Proceedings of the National Academy of Sciences USA*. 91: 400-404.
- Wang, Z. X., Luis, Y. and Insel, T. R. 2000. Hypotalamic vasopressin gene expression increase in both males and females postpartum in a biparental rodent. *Journal of Neuroendocrinology*. 12: 11-120.
- Woodroffe, R. and Vincent, A. 1994. Mother's little helpers: patterns of male care in mammals. *Trends in Biology and Ecology*. 9: 294-297.
- Wynne-Edwards, K. E. and Reburn, C. J. 2000. Behavioural endocrinology of mammalian fatherhood. *Trends in Ecology and Evolution*. 15: 464-468.
- Wynne-Edwards, K. E. 2001. Hormonal changes in mammalian fathers. *Hormones and Behavior*. 40: 139-145.
- Young, L. J. 1999. Oxitocin and vasopressin receptors and species typical social behaviors. *Hormones and Behavior*. 36: 212-221.
- Ziegler, T. E., Wegner, F. H. and Snowdon, C. T. 1996. Hormonal responses to parental and non-parental conditions in male cotton-top tamarins, *Saguinus Oedipus*, a New World primate. *Hormones and Behavior*. 30: 287-297.

- Ziegler, T. E. and Snowdon, C. T. 1997. Role of Prolactin in paternal care in a monogamous new world primate, *Saguinus Oedipus*. *Animals of the New York Academy of Sciences*. 80: 599-601.
- Ziegler, T. E. and Snowdon, C. T. 2001. Reproductive biology of captive male cottontop tamarin monkeys as a function of social environment. *Animal Behaviour*. 61: 65-78.