

Hormonas y conducta paterna en roedores



Juana Luis-Díaz, Alejandra González-Contreras
y René Cárdenas-Vázquez

En la evolución de los mamíferos no es común que los machos cuiden de su descendencia; la presencia de cuidados paternos constituye una estrategia secundaria. En la mayoría de estos vertebrados, el macho sólo permanece con la hembra durante el apareamiento y la madre es la única que se encarga del cuidado de las crías. Sin embargo, en algunas especies de primates, carnívoros, perisodáctilos, artiodáctilos, insectívoros, quirópteros, lagomorfos y roedores el macho sí participa en el cuidado de los hijos.

Entre los roedores, sólo las especies monógamas (en las que el macho y la hembra forman parejas estables) presentan cuidados paternos. La monogamia puede ser facultativa u obligada; en la monogamia facultativa la hembra tiene la capacidad de criar a sus hijos, independientemente de los cuidados del padre, mientras que en la obligada los cuidados paternos son necesarios para la crianza exitosa de los hijos.

La conducta paterna en los roedores puede consistir en actividades como el abrigo, la recuperación, el acicalamiento, el olfateo, la construcción y mantenimiento del nido, la defensa contra intrusos o depredadores y la sociabilización, dependiendo de la especie.

Varios estudios señalan que en los roedores la conducta paterna es regulada por hormonas como prolactina, oxitocina, vasopresina y testosterona, así como por progesterona y estrógenos, aunque sobre estas últimas la información es escasa.

En los machos de los roedores que presentan cuidados bipaternos (del padre y la madre), la exhibición de conducta paterna está asociada con cambios en los

niveles de algunas de estas hormonas en la sangre; dichos cambios no ocurren en los machos de las especies que no participan en el cuidado de las crías.

Prolactina

La prolactina es una hormona proteica que se fabrica en la glándula adenohipófisis. Su función principal es estimular la secreción de leche, aunque también participa en la regulación de otros eventos, como la conducta materna.

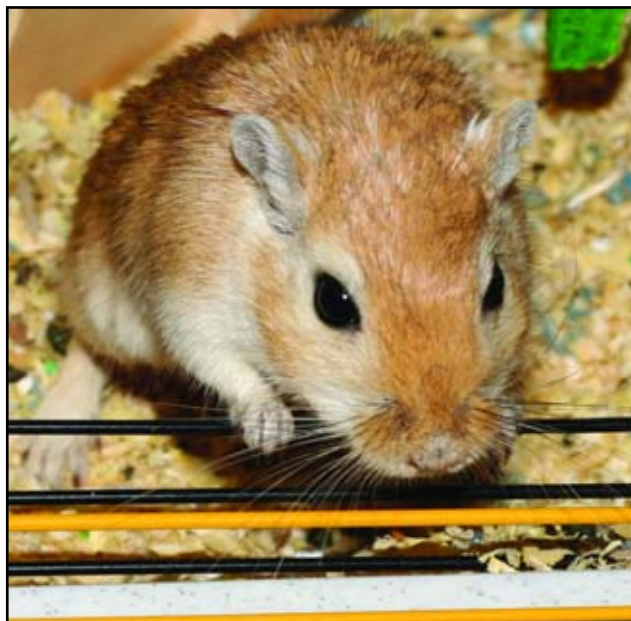
Cuando a machos de la rata de laboratorio que exhiben conducta paterna se les suministra un agonista dopaminérgico (es decir, una sustancia que potencia la acción del neurotransmisor dopamina), por ejemplo bromocriptina, la cual suprime la acción de la prolactina, la conducta paterna se inhibe. En el macho del hámster enano (*Phodopus campbelli*) los niveles de prolactina en sangre se incrementan en el día 5 del periodo de lactancia. Se cree que este incremento puede estar asociado con la exposición a las crías, aunque también puede depender de estímulos emitidos por la hembra. Otro estudio con este roedor señala que cuando se inhibe la secreción de prolactina durante los últimos tres días anteriores al nacimiento de sus crías, el macho no muestra conducta paterna en el momento del parto, y a los tres días siguientes, aun cuando las concentraciones de prolactina de estos roedores son similares a las de los machos que permanecieron con la hembra y las crías, el nivel de cuidados paternos que exhiben es menor al de los machos no tratados.

Entre los roedores, sólo las especies monógamas (en las que el macho y la hembra forman parejas estables) presentan cuidados paternos



En contraste, cuando la acción de la prolactina se inhibe el día del nacimiento y se retiran las crías del nido durante tres días, la respuesta paterna de este roedor no se reduce. Los resultados sugieren que el incremento en las concentraciones de prolactina antes del nacimiento es crítico para el desarrollo de la conducta paterna en el hámster enano. Sin embargo, en un estudio reciente en el que se inhibió la producción de prolactina en machos castos utilizando dos agonistas dopaminérgicos diferentes (mesilato de bromocriptina y carbergolina, este último más eficaz que la bromocriptina), se encontró que el tratamiento no produjo ningún decremento en la frecuencia o latencia de recuperación de las crías. Los resultados mostraron que la prolactina proveniente de la hipófisis no participa en el inicio y mantenimiento de la conducta paterna en este roedor; no obstante, es probable que esta hormona se produzca localmente en las regiones neurales implicadas en la regulación de esta conducta.

En el gerbo de Mongolia (*Meriones unguiculatus*), especie en la que el macho también participa en el cuidado de las crías, se han observado cambios en la concentración de la prolactina durante su ciclo reproductivo, encontrándose que los niveles más altos de esta hormona se registran en el día 20 del periodo de lactancia, coincidiendo con una mayor interacción entre el padre y las crías.



En el ratón de California (*Peromyscus californicus*) los niveles de prolactina plasmática son más elevados en los machos que están participando en el cuidado de las crías que en los castos y los que permanecen en cohabitación con la hembra.

El incremento en los niveles de prolactina plasmática durante la lactancia sólo se registra en aquellas especies en las que los cuidados bipaternos ocurren naturalmente, lo cual señala que la prolactina interviene en la regulación de la conducta paterna, aunque se desconocen los mecanismos a través de los cuales actúa.

Testosterona

La testosterona es una hormona esteroide producida principalmente por el testículo, aunque las glándulas suprarrenales también la producen en pequeñas cantidades. La testosterona regula los



fenómenos reproductivos en el macho, por ejemplo la producción de espermatozoides, el cortejo y la conducta copulatoria. Además, la testosterona también se ha relacionado con la conducta agresiva y la paterna.

Los 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; en el gerbo de Mongolia los niveles plasmáticos de testosterona son elevados en los machos que cohabitan con la hembra hasta el día 20 de la preñez, pero descienden significativamente tres días después del nacimiento de sus crías, y permanecen bajos durante el resto de la lactancia. Asimismo, en el hámster enano se señala 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 de esta hormona en la sangre se incrementan conforme se aproxima el nacimiento de sus hijos, lo cual está vinculado con la defensa y protección de la hembra preñada. No obstante, después del parto, los niveles de testosterona descienden; este descenso en los niveles de testosterona ha sido relacionado con una reducción en la agresión hacia las crías y el despliegue de la conducta paterna.

Dichos resultados han llevado a plantear que en los mamíferos la testosterona tiene una acción inhibitoria sobre la conducta paterna. Sin embargo, estudios posteriores señalan que el papel de la testosterona en la regulación de la conducta paterna debe ser reconsiderado; en el primate cabeza de algodón (*Saguinus oedipus*) los niveles de testosterona en orina se incrementan durante la preñez y permanecen elevados durante el periodo de lactancia, coincidiendo con altos niveles de conducta paterna. Asimismo, el ratón de los volcanes (*Neotomodon a. alstoni*) exhibe conducta paterna cuando los niveles de testosterona en sangre son tan altos como en el apareamiento (datos en proceso de publicación).

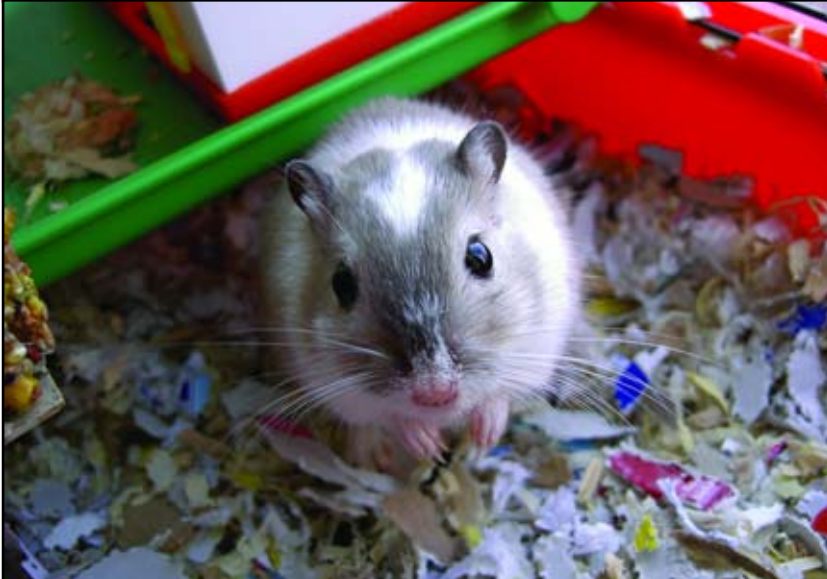


Un estudio reciente realizado en el hámster enano señala que los niveles de testosterona plasmática no disminuyen el día de nacimiento de las crías, como se había señalado en un primer trabajo. Sin embargo, los machos de este roedor que siempre recuperaron a sus crías tuvieron concentraciones de testosterona en sangre

significativamente más bajas que los que nunca realizaron esta actividad.

Se ha señalado que en el ratón de California se requieren altos niveles de testosterona para que se presente 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. Los resultados señalan que en esta especie la testosterona facilita la conducta paterna.

No obstante, 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, mientras que en el macho del ratón de la pradera (*Microtus ochrogaster*) el efecto de la castración sobre esta conducta es inconsistente, debido a que mientras un estudio señala que la castración ocasiona una disminución de los cuidados paternos, otro menciona que ésta no tiene ningún efecto sobre la conducta paterna. En el hámster enano la castración disminuye los niveles de testosterona y estradiol a concentraciones inferiores al 10 por ciento en comparación con los no castrados, pero esto no tuvo ningún efecto sobre la conducta paterna.

Por otra parte, en el ratón de California se demostró que la testosterona no regula de manera directa la conducta paterna, sino a través de su conversión a estradiol; cuando los machos castrados de este roedor son tratados con testosterona junto con un inhibidor de la aromatasa (enzima que convierte la testosterona en estradiol) muestran menos conducta de abrigo y acicalamiento que los machos castrados tratados únicamente con testosterona.

Oxitocina

La oxitocina es un neuropéptido fabricado por células nerviosas en el núcleo paraventricular del hipotálamo, desde donde es transportada por los axones de las neuronas hipotalámicas hasta sus terminaciones en la porción posterior de la hipófisis (neurohipófisis). Esta hormona se asocia con el establecimiento de la pareja y con la exhibición de cuidados paternos.

En los machos de los roedores con monogamia facultativa, como el ratón del campo (*Microtus pennsylvanicus*) y roedores polígamos (que se aparean con varias hembras), como el ratón de la montaña (*Microtus montanus*), la expresión del gen de la oxitocina hipotalámica se incrementa cuando se convierten en padres, mientras que en el ratón

de California, que presenta monogamia obligada, las concentraciones de oxitocina plasmática disminuyen significativamente cuando nacen sus crías.

Asimismo, en los machos de este ratón, cuando se aproxima el nacimiento de sus hijos, los niveles de oxitocina en sangre no difieren significativamente entre los que muestran conducta paterna y los que muestran conducta infanticida cuando son expuestos a crías ajenas de la misma especie, lo cual sugiere que esta hormona no interviene en el encendido de la conducta paterna. En este ratón también se ha observado que los machos que actúan en forma paterna después del parto tienen niveles similares de oxitocina que los que no muestran cuidados paternos. Sin embargo, cuando los machos son separados de su pareja el día del parto, a los tres 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 o la ausencia de las crías afecta los niveles de oxitocina en los machos de este roedor.

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 en las que el macho exhibe conducta paterna de manera natural. Asimismo, interviene en el desarrollo de la conducta paterna; cuando se colocan implantes de arginina-vasopresina en el septo lateral (área cerebral que participa en la regulación de la conducta paterna) del macho del ratón de la pradera, se incrementa el cuidado hacia las crías. Además, tanto en el macho como en la hembra aumenta

la expresión del gen de la vasopresina después del nacimiento de sus crías. En cambio, en el ratón polígamo de la montaña, que presenta cuidados únicamente maternos, ninguno de los dos progenitores presentan incrementos en la expresión del gen de la vasopresina. Así, el aumento en los niveles de vasopresina no parece presentarse en todos los mamíferos, sino sólo en los machos y las hembras de especies monógamas.

Estrógenos y progesterona

Estas hormonas esteroides son producidas por el ovario, testículo y glándulas suprarrenales, e intervienen en diversos procesos reproductivos. En el hámster enano se midieron las concentraciones plasmáticas de estradiol y progesterona en machos castos antes del apareamiento y durante la gestación y la lactancia, observándose que la concentración de ambas hormonas no varió significativamente en asociación a estas condiciones. Asimismo, tampoco se encontraron





variaciones en los niveles de progesterona entre los machos que siempre recuperaron a sus crías y los que nunca exhibieron esta conducta.

Aunque se desconoce en qué áreas neurales pudieran actuar las hormonas para regular la conducta paterna, en algunos roedores como el ratón de la pradera se ha demostrado que el área preóptica media, la amígdala, el septo lateral y la base del núcleo de la estría terminalis tienen una función muy importante en la regulación de esta conducta. En la rata de laboratorio, cuando a los machos se les colocan implantes de estrógenos y progesterona en el área preóptica media y se les expone repetidamente a crías ajenas de la misma especie (procedimiento llamado “sensibilización”), muestran cuidados paternos aun cuando estos roedores no presentan esta conducta de manera natural.

En el área preóptica media se localiza un núcleo sexualmente dimórfico (distinto en machos y hembras), el cual es generalmente más grande en los machos. En machos de especies monógamas del género *Microtus*, que presentan cuidados bipaternos, este núcleo es de menor tamaño que el de las especies polígamas y unipaternas.

En conclusión, con base en los resultados de los estudios realizados hasta hoy sobre las bases hormonales de la conducta paterna, aún no ha sido posible establecer la función que tienen estas hormonas en la regulación de esta conducta, con excepción de la prolactina. La mayoría de los estudios que relacionan la prolactina con la conducta paterna concuerdan en que esta hormona participa en la regulación de esa conducta. Con respecto a la testosterona, los resultados obtenidos en las diferentes especies con cuidados bipaternos no sólo difieren, sino llegan a ser contradictorios. Dicha contradicción podría deberse a las diferentes condiciones en las que se ha estudiado

la conducta paterna, por ejemplo el uso de animales con o sin experiencia paterna. También es probable que la función de esta hormona difiera dependiendo de la especie, o que su efecto sea potenciar la liberación de otra hormona implicada de manera directa en la regulación de la conducta paterna.



Bibliografía

- Books, P., E. Vella y K. Wynne-Edwards (2005), "Dopamine agonist treatment before and after the birth reduces prolactin concentration but does not impair paternal responsiveness in Djungarian hamsters, *Phodopus campbelli*", *Hormones and behavior*, 47, pp. 358-366.
- Rosenblatt, J. y K. Ceus (1998), "Estrogen implants in the medial preoptic area stimulate maternal behavior in male rats", *Hormones and behavior*, 33, pp. 23-30.
- Reburn, C. y K. Wynne-Edwards (1999), "Hormonal changes in males of a naturally biparental and a uniparental mammal", *Hormones and behavior*, 35, pp. 163-176.
- Schum, J y K. Wynne-Edwards (2005), "Estradiol and progesterone in paternal and non-paternal hamsters (*Phodopus*) becoming fathers: conflict with hypothesized roles", *Hormones and behavior*, 47, pp. 410-418.
- Trainor, B. y C. Marler (2001), "Testosterone and parental behavior, and agresión in the monogamous California mouse (*Peromyscus californicus*)", *Hormones and behavior* 40, pp. 32-42.
- Trainor, B. y C. Marler (2002), "Testosterone promotes paternal behaviour in monogamous mammal via conversion to estrogen", *Proceedings of the Royal Society of London, Series B*, 269, pp. 823-829.
- Wynne-Edwards, K. (1995), "Biparental care in Djungarian but not Siberian dwarf hamsters (*Phodopus*)", *Animal behaviour*, 50, pp. 1571-1585.
- Wynne-Edwards, K. y C. Reburn (2000), "Behavioral endocrinology of mammalian fatherhood", *TREE*, 15(11), pp. 464-468.
- Wynne-Edwards, K. y J. Hume (2005), "Castration reduces male testosterone, estradiol and territorial aggression, but not paternal behavior in biparental dwarf hamsters (*Phodopus campbelli*)", *Hormones and behavior* 48, pp. 303-310.

Juana Luis-Díaz estudió la licenciatura, maestría y doctorado en la Facultad de Ciencias de la Universidad Nacional Autónoma de México (UNAM). Ha publicado varios artículos en revistas nacionales e internacionales; pertenece al Sistema Nacional de Investigadores y se desempeña como profesora titular en el Departamento de Biología de la Facultad de Estudios Superiores (FES) Iztacala de la UNAM.

luisdc@correo.unam.mx

Alejandra González-Contreras estudió la licenciatura en biología en la FES Iztacala de la UNAM. Ha participado en varios congresos nacionales, y actualmente es profesora de biología en educación media básica.

alegcsn81@hotmail.com

René Cárdenas-Vázquez estudió la licenciatura en biología y la maestría en la Facultad de Ciencias de la UNAM. Es doctor en bioquímica clínica por la Universidad de Londres. Ha participado en diversos simposios y publicado varios artículos en revistas nacionales e internacionales. Es miembro del Sistema Nacional de Investigadores y actualmente se desempeña como profesor titular del Departamento de Biología Celular en la Facultad de Ciencias de la UNAM.

rvc@fciencias.unam.mx