

Luis Óscar Romero Morales y Juana Alba Luis Díaz

La **conducta paterna** en los **roedores**

Establecer los mecanismos neuroendocrinos que subyacen a la conducta paterna ha sido una tarea ardua, debido a que un buen número de hormonas se han asociado con la regulación de esta conducta. Además, diversos factores sociales influyen en ella. Asimismo, parece haber una variación en los mecanismos de regulación de esta conducta entre especies, lo que hace más compleja esta labor.



La conducta paterna se define como cualquier actividad que realiza el macho en beneficio de las crías y que aumenta la sobrevivencia de éstas. En 5% de las especies de mamíferos el macho participa de manera significativa en el cuidado de sus crías. Entre éstas se encuentran algunas especies de primates, carnívoros, perisodáctilos y roedores (Elwood, 1983).

La presencia de cuidados paternos en los roedores está asociada al sistema de apareamiento monogámico, por lo cual esta conducta es menos común en las especies promiscuas. Por ejemplo, en el caso del hámster enano (*Phodopus campbelli*), especie monógama, el macho participa en el cuidado de sus crías; en el hámster ruso (*Phodopus sungurus*), especie polígama, el macho no proporciona cuidados a su descendencia.

Los cuidados paternos se clasifican en directos e indirectos. En los primeros, las actividades que realiza el macho tienen un efecto inmediato sobre las crías e incluyen el acicalamiento, abrigo, olfateo, recuperación de las crías y sociabilización. En los cuidados indirectos, las acciones del macho benefician a su pareja, lo que reduce su gasto energético e incrementa la posibilidad de sobrevivir; se incluyen entre ellos la provisión de alimento, construcción, mantenimiento y vigilancia del nido.

En su mayoría, los machos de roedores de especies monógamas tienen que inhibir su conducta infanticida (matar a las crías) y convertirse en paternos antes del nacimiento de sus hijos para evitar dañarlos. La proporción de machos infanticidas depende de la especie, la edad y la experiencia sexual. Por ejemplo,





25% de los machos vírgenes de la especie conocida como el ratón de California (*Peromyscus californicus*) son infanticidas; en el caso de los machos del gerbo de Mongolia (*Meriones unguiculatus*) se ha observado esta conducta en alrededor de 40%; únicamente 5% de machos de hámster enano son infanticidas.

El inicio de la conducta paterna en estos roedores es facilitado por factores sociales a los que están expuestos durante su ciclo reproductivo, tales como la cópula, la cohabitación con la hembra preñada y la presencia de las crías. Estas interacciones sociales provocan cambios en la respuesta del macho hacia las crías, aunque poco se han explorado los mecanismos neuroendocrinos que subyacen a este cambio.

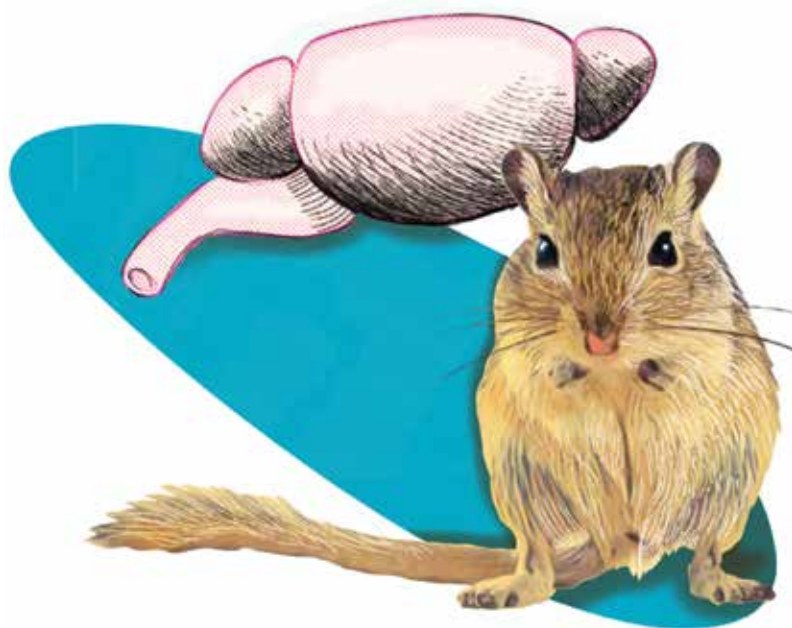
En especies monógamas, como el ratón de California, 25% de los machos vírgenes transitan de agresivos a paternos 24 horas después de la cópula y cohabitación con su pareja. En tanto, 100% de los machos de este roedor son paternos después del nacimiento de sus crías. En este ratón también se ha demostrado que la experiencia de crianza de la primera camada incrementa la probabilidad de mostrar una conducta paterna hacia una cría ajena pero de la misma especie, lo que sugiere que la experiencia reproductiva influye en alguno de los mecanismos neuroendocrinos que regulan esta conducta. En el gerbo de Mongolia, la cópula y la cohabitación con



■ Hámster enano.

la hembra preñada en un periodo muy cercano al nacimiento de las crías facilitan la transición de machos agresivos a paternos; este cambio en la conducta está asociado a un incremento en los niveles periféricos de testosterona.

Entre los cambios neuroendocrinos asociados al inicio –y posiblemente al mantenimiento– de la conducta paterna se encuentran variaciones en las concentraciones de hormonas tales como la prolactina, la oxitocina, la vasopresina, la testosterona y sus metabolitos –el estradiol y la dihidrotestosterona–, entre otras.



■ **Hormonas asociadas a la regulación de la conducta paterna**

■ **Prolactina**

■ Es una hormona polipeptídica producida en la adenohipófisis, su secreción es regulada por el hipotálamo y es inhibida principalmente por dopamina. La presencia de cuidados paternos en distintos roedores se ha correlacionado con altas concentraciones de prolactina; tal es el caso del ratón de California, el gerbo de Mongolia y el hámster enano. En este último, la administración de dos agonistas de la dopamina: bromocriptina y cabergolina (que potencian la acción de la dopamina al unirse a su receptor), inhibe la producción de prolactina hipofisiaria; sin embargo, esto no afecta parámetros conductuales como la latencia de contacto y la tasa de recuperación de las



Hámster ruso.



Ratón de California.

crías (Brooks y cols., 2005). No obstante, los mismos autores plantean que la prolactina proveniente de otras fuentes, incluido el cerebro, podría estar participando en la regulación de la conducta paterna.

Oxitocina

Otra hormona relacionada con la conducta paterna es la oxitocina. Ésta es un neuropéptido que es sintetizado en las células nerviosas del núcleo paraventricular del hipotálamo. En los ratones de campo (*Microtus pensilvanicus*) y en los de la montaña (*Microtus montanus*), la expresión del gen de la oxitocina se incrementa cuando se convierten en padres. En el ratón mandarín (*Microtus mandarinus*) la expresión del gen de esta hormona está correlacionada con un aumento en la expresión de receptores α -estrogénicos (que, según se ha establecido, tiene un papel clave en la regulación de la conducta parental) en áreas neurales que regulan la conducta paterna, como la amígdala media. Sin embargo, en el ratón de California, las concentraciones plasmáticas de oxitocina no difieren significativamente entre los machos que exhiben conducta paterna y los que son agresivos hacia las crías.

Vasopresina

La vasopresina es una hormona peptídica, sintetizada en los núcleos hipotalámicos, que ha sido relacionada con el establecimiento de la pareja y la conducta paterna. En el ratón de la pradera (*Microtus ochrogaster*) se hicieron implantes de arginina-vaso-

presina colocados en el septo lateral del macho (área neural asociada con la regulación de la conducta paterna) y éstos ocasionaron un incremento en los cuidados paternos. Asimismo, en este roedor la expresión del gen de la vasopresina aumenta después del nacimiento de las crías.

Testosterona

La testosterona participa en la regulación de múltiples procesos en el macho, entre ellos los reproductivos, además de su significativa función en la regulación de las conductas sociales, entre ellas la paterna. Los primeros estudios que correlacionaron la conducta paterna con la testosterona indicaron que en roedores como el gerbo de Mongolia, el ratón de California y el hámster enano los niveles de esta hormona disminuían cuando el macho proporcionaba cuidados a su descendencia. Esto sigue el patrón observado en los machos de las aves; sin embargo, estudios subsecuentes mostraron que los niveles de testosterona no sólo no disminuyen, sino que los incrementos de esta hormona son necesarios para el inicio y mantenimiento de la conducta paterna. En el topillo rojo (*Myodes glareolus*), un roedor endémico de Gran Bretaña, los incrementos de la testosterona facilitan la exhibición de cuidados paternos. En el ratón de California la castración reduce el tiempo invertido en los cuidados paternos, mientras que los machos castrados con implantes de testosterona proporcionan significativamente más cuidados que los machos no tratados (Trainor y Marler, 2001;



Gerbo de Mongolia.

2002). En el ratón de los volcanes (*Neotomodon alstoni*) la administración de testosterona induce la exhibición de cuidados paternos en machos vírgenes agresivos hacia las crías (Luis y cols., 2010).

Debido a la función preponderante que tiene el estradiol en la regulación de la conducta materna, se ha llegado a plantear que la testosterona regula la conducta paterna a través de su conversión a estradiol, como en el ratón de California. Sin embargo, en el gerbo de Mongolia y el ratón de los volcanes, ambos metabolitos de la testosterona –estradiol y dihidrotestosterona– participan en la regulación de esta conducta. En el ratón de California, cuando a los machos castrados se les administra testosterona o estradiol más fadrozol (un inhibidor de la aromatasas que inhibe la transformación de testosterona a estradiol), únicamente los machos tratados con estradiol incrementan el nivel de los cuidados paternos. Asimismo, en este roedor la actividad de la aromatasas es significativamente más alta en el área preóptica media de los machos que participan en el cuidado de sus crías, en comparación con los machos apareados sin crías. Estos resultados apoyan la explicación de que en el ratón de California, la testosterona ejerce sus efectos en la regulación de la conducta paterna a través de su conversión a estradiol en regiones neurales, como el área preóptica media.

Por su parte, en el hámster enano el papel de la testosterona y el estradiol en la regulación de la conducta paterna ha sido repetidamente rechazado (Hume y Wynne-Edwards, 2005). Sin embargo, en

nuestro laboratorio utilizamos como modelo de estudio a machos vírgenes agresivos hacia las crías y mostramos que los incrementos de estradiol inducen la exhibición de los cuidados paternos (Romero-Morales y cols., 2018).

En el gerbo de Mongolia, la testosterona y sus metabolitos –estradiol y dihidrotestosterona– están involucrados en los mecanismos que inhiben la agresión hacia las crías y facilitan la exhibición de cuidados paternos; cuando los machos castrados reciben reemplazamiento de testosterona, estradiol o dihidrotestosterona, se convierten en paternales, a pesar de que antes de este tratamiento fueron agresivos hacia crías ajenas de la especie (Martínez y cols., 2015). Esto mismo ocurre en el ratón de los volcanes, en el cual la administración de estradiol o dihidrotestosterona induce la exhibición de cuidados paternos en machos indiferentes o agresivos hacia las crías (datos no publicados).

■ Bases neurales de la conducta paterna

■ El circuito neural que regula la conducta materna está integrado por varias regiones hipotalámicas: el área preóptica media, el lecho del núcleo de la estría terminalis y el mesencéfalo ventromedial, que facilitan la exhibición de cuidados maternos, y el núcleo del área hipotalámica y el del hipotálamo ventromedial, así como el área gris periacueductal, que participan en la aversión hacia las crías. Tanto el circuito facilitador como el inhibidor de la regulación de la conducta materna tienen múltiples conexiones con regiones anatómicas, como la amígdala media, la cual recibe proyecciones del bulbo olfatorio (Numan e Insel, 2003).

Por su parte, aunque el circuito neural de la conducta paterna no ha sido establecido, gracias a algunos estudios de lesión y a la utilización de marcadores neurales como *c-fos* se sabe que varias regiones del circuito neural de la conducta materna también forman parte del circuito neural de la conducta paterna. En el ratón de California, las lesiones electrolíticas (lesiones a nivel neural mediante pequeñas corrientes eléctricas) en el área preóptica media, la amígdala media y el núcleo *accumbens*, ocasionan

una disminución en el tiempo invertido en el abrigo, acicalamiento y olfateo. En el ratón de la pradera, la interacción con las crías activa regiones como el área preóptica media, la amígdala media, el lecho del núcleo de la estría *terminalis* y el septo lateral, al usar *c-fos* como marcador de la actividad neural. En el gerbo de Mongolia, con este mismo marcador se encontró que la interacción con las crías activa regiones como el área preóptica media, el lecho del núcleo de la estría *terminalis*, la amígdala media y el bulbo olfatorio; mientras que en los machos agresivos se activan el núcleo anterior del hipotálamo, el hipotálamo ventromedial, el gris periacueductal, la amígdala media y el bulbo olfatorio.

La información generada hasta hoy sobre las bases biológicas de la conducta paterna señala que ésta es dependiente de la regulación hormonal. No obstante, los estudios de la función que estas hormonas tienen en la regulación de la conducta paterna son escasos, por lo cual no es posible sugerir un patrón general de regulación. Por ejemplo, aunque la participación de la testosterona en la regulación de la conducta paterna se ha establecido, existe controversia debido a que en algunos roedores esta hormona regula la conducta paterna a través de su conversión a estradiol; y en otros, tanto el estradiol como la dihidrotestosterona están involucrados en la regulación de esta conducta. Además, es posible que existan diversos esquemas de regulación neuroendocrina de la conducta paterna, debido a que ésta evolucionó de manera independiente en diversos grupos de roedores.

Luis Óscar Romero Morales

Facultad de Estudios Superiores Iztacala, Universidad Nacional Autónoma de México.
luis_8r@hotmail.com

Juana Alba Luis Díaz

Facultad de Estudios Superiores Iztacala, Universidad Nacional Autónoma de México.
luisdc@unam.mx



Lecturas recomendadas

- Brooks, 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 Djungurian hamsters", *Hormones and Behavior*, 47:358-366.
- Elwood, R. W. (1983), "Paternal care in rodents", en R. W. Elwood (comp.), *Parental behavior of rodents*, Cichester, John Wiley, pp. 235-257.
- Hume, J. M. y Wynne-Edwards, K. E. (2005), "Castration reduces male testosterone, estradiol, and territorial aggression, but not paternal behavior in biparental dwarf hamsters (*Phodopus campbelli*)", *Hormones and Behavior*, 48:303-310.
- Luis, J. et al. (2010), "Neither testosterone levels nor aggression decrease when the male Mongolian gerbil (*Meriones unguiculatus*) displays paternal behavior", *Hormones and Behavior*, 57:271-275.
- Martínez, A. et al. (2015), "Paternal behavior in the Mongolian gerbil (*Meriones unguiculatus*) would be regulated by estrogenic and androgenic pathways", *Hormones and Behavior*, 71:91-95.
- Numan, M. e Insel, T. R. (2003), "The neurobiology of parental behavior", Nueva York, Springer.
- Romero-Morales, L. O. et al. (2018), "An increase in estradiol facilitates the onset of paternal behavior in the dwarf hamster (*Phodopus campbelli*)", *Hormones and Behavior*, 99:35-40.
- Trainor, C. B. y Marler, A. C. (2001), "Testosterone, paternal behavior and aggression in the monogamous California mouse (*Peromyscus californicus*)", *Hormones and Behavior*, 40:32-42.
- Trainor, C. B. y Marler, A. C. (2002), "Testosterone promotes paternal behavior in a monogamous mammal via conversion to estrogen", *The Royal Society*, 269 (1463):823-829.