



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO

FACULTAD DE ESTUDIOS SUPERIORES

IZTACALA

“CONDUCTA PATERNA, AGRESIÓN Y NIVELES DE
TESTOSTERONA EN EL GERBO DE MONGOLIA
Meriones unguiculatus”.

T E S I S

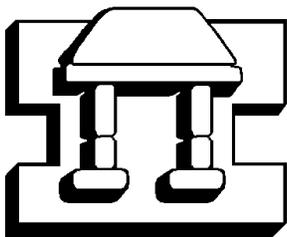
QUE PARA OBTENER EL TÍTULO DE:

B I Ó L O G A
P R E S E N T A:

BÁRBARA VÁZQUEZ GAYTÁN

D I R E C T O R D E T E S I S

DRA. JUANA ALBA LUIS DÍAZ



IZTACALA

LOS REYES IZTACALA, TLALNEPANTLA, EDO. DE MÉXICO 2007



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

Agradezco profundamente a la Dra. Juana A. Luis Díaz, por haberme brindado la oportunidad de realizar el presente trabajo bajo su dirección, por su apoyo, esfuerzo y constructivo interés en el desarrollo de este estudio, por su infinita paciencia y calidad humana que fueron elementos determinantes para concluir esta tesis, y por despertar mi interés en la investigación. Gracias por todo.

Les doy las gracias a mis sinodales, Biol. José del Carmen Benítez Flores, M. en C. Carmen Álvarez Rodríguez, Dr. Raúl Cueva del Castillo Mendoza y M.V.Z. Mario J. Soriano Bautista, por el tiempo dedicado a la revisión de este trabajo, sus acertadas sugerencias y aportaciones que sin duda, mejoraron y enriquecieron este proyecto de tesis.

También manifiesto mi gratitud a todos y cada uno de los integrantes del Bioterio de la Facultad de Ciencias, por todas las facilidades otorgadas y el apoyo brindado durante toda la experimentación de este trabajo.

Así mismo agradezco a la Dra. Guadalupe Ortíz del Laboratorio de Endocrinología Molecular del Hospital Juárez de México, por su apoyo y tiempo proporcionado durante la realización de este proyecto de tesis.

A todos mis compañeros de laboratorio de Biología de la Reproducción de la Unidad de Morfología y Función de la Facultad de Estudios Superiores Iztacala, por su ayuda y consejos brindados.

A todos mis profesores que durante toda la carrera contribuyeron a mi formación.

A la Máxima Casa de Estudios, Universidad Nacional Autónoma de México, por la enseñanza recibida a lo largo de mi carrera, por darme la oportunidad de ser parte de ella y hacer mi sueño realidad.

DEDICATORIAS

Les dedico con todo mi amor este trabajo a esas dos personas que siempre me han alentado a luchar por mis sueños hasta volverlos realidad sin importar que tan difícil parezca conseguirlos, por haberme dado la vida, por que gracias a ustedes he llegado a concluir una ilusión más, por su gran apoyo, cariño y comprensión que me han brindado en todo momento; por ser un ejemplo a seguir, por creer siempre en mí, por que son lo que mas amo y respeto en esta vida, GRACIAS PAPÁS!!

A mis hermanos, Verónica y Ricardo, por su apoyo incondicional, por tolerarme, por estar cerca de mí siempre, por las alegrías, tristezas y triunfos, por los conocimientos compartidos, sus consejos y su forma tan especial de animarme a seguir adelante. Una de las formas de decirles cuanto los quiero y admiro es dedicándoles este trabajo, gracias.

A mi hermanito Alejandro, el ser más maravilloso que he conocido, gracias por los instantes fuera de monotonía que me has hecho pasar desde que existes y todo lo que me has enseñado a pesar de tu edad. Te adoro.

Este trabajo también es para ti Carlos que te admiro por esa fuerza que me transmites siempre que estoy a tu lado, por tu amor, tu comprensión, tu confianza, tus locuras, tu apoyo incondicional, por darme gran parte de tu tiempo, por motivarme a seguir adelante, pero principalmente por compartir conmigo esos momentos maravillosos que nunca olvidare. Te agradezco enormemente todo lo que has hecho por mí.

A mis amigos, mis confianzas, mis favoritos...Patricia, Dulce, Alma, Lisette, Luisa, Mario y Javier, que sin duda alguna la carrera no hubiera sido la misma sin ustedes, gracias por compartir esta increíble experiencia llamada Biología, siempre los recordare.

A la memoria de mis Abuelas.

A mis Abuelos, que han compartido de una u otra forma mis inquietudes, en especial quiero agradecerte a ti Abuelito Eduardo, por que con tu ejemplo has tratado de enseñarme a vivir, por ser un hombre extraordinario, por alentarme a concluir este trabajo y por enseñarme que el trabajo y la constancia son los valores más importantes para lograr nuestras metas.

A las familias Vázquez Sandoval y Gaytán Ramírez, gracias.

INDICE

1.- RESUMEN.....	7
2.- INTRODUCCIÓN.....	8
2.1.-Beneficios de la presencia del padre en el posparto.....	9
2.2.- Factores que afectan la exhibición de cuidados paternos.....	10
2.3.- Bases hormonales de la conducta paterna.....	12
2.3.1.- Prolactina.....	13
2.3.2.- Oxitocina.....	14
2.3.3.-Vasopresina.....	15
2.3.4.- Glucocorticoides (Cortisol).....	16
3.- ANTECEDENTES.....	17
3.1.- Testosterona.....	17
3.2.- Agresión.....	20
4.- CARACTERÍSTICAS DE LA ESPECIE.....	23
5.- HIPÓTESIS.....	25
6.- OBJETIVOS.....	26
7.- METODOLOGÍA.....	27
7.1.- Animales y su Mantenimiento.....	27
7.2.- Pruebas de Conducta Paterna.....	28
7.3.- Niveles Plasmáticos de Testosterona.....	29
7.4.- Pruebas de agresión.....	29
8.- RESULTADOS.....	31
8.1.- Conducta Paterna.....	31
8.2.- Niveles Plasmáticos de Testosterona.....	32

8.3.- Agresión.....	32
8.4.- Cuadro de conductas.....	33
8.5.- Grafico de las principales actividades paternas.....	34
8.6.- Grafico de la conducta de olfateo.....	35
8.5.- Grafico de la concentración de testosterona.....	36
8.6.-Grafico de las pruebas de agresión.....	37
9.- DISCUSIÓN.....	38
9.1.- Conducta Paterna.....	38
9.2.- Niveles Plasmáticos de Testosterona.....	39
9.3.- Agresión.....	41
10.- CONCLUSIONES.....	42
11.- LITERATURA CITADA.....	43

1. RESUMEN

Estudios correlativos en roedores como el gerbo de Mongolia y hámster Djungarian han encontrado un incremento en los niveles plasmáticos de testosterona antes del parto seguido por su decremento, después del nacimiento de las crías. Esta disminución en los niveles de testosterona se cree que disminuye la agresión y facilita la exhibición de cuidados paternos. En este contexto es importante conocer cómo son los niveles de testosterona y de agresión en los machos de las especies de roedores que exhiben conducta paterna. Este trabajo tuvo como objetivo evaluar los cambios en los niveles plasmáticos de testosterona en el gerbo de Mongolia asociados a la exhibición de las conductas paterna y agresiva. Se utilizaron 20 machos castos de 3 meses de edad, los cuales fueron divididos en dos grupos de 10 gerbos cada uno. Cada gerbo macho del grupo 1, fue apareado con una hembra, estos fueron los machos experimentales; mientras que los del grupo 2 se mantuvieron aislados y estos animales fueron los machos control. Para el grupo 1 se obtuvieron muestras sanguíneas después de 10 días del apareamiento, el día de nacimiento, los días 5, 10 y 20 de la paternidad activa y 10 días después del aislamiento de las crías y la hembra. A cada uno de los machos experimentales se les asignó un individuo control que fue muestreado el mismo día y hora que el experimental, las muestras obtenidas se procesaron por radioinmunoanálisis (RIA). La conducta paterna fue medida a través de las siguientes actividades: abrigo, acicalamiento y olfateo. Las pruebas de agresión (residente-intruso) se realizaron un día después de que se tomaron las muestras sanguíneas tanto en machos experimentales como en los controles. El tiempo que los machos invirtieron en el abrigo se correlacionó negativamente con la edad de las crías. Sin embargo, los niveles plasmáticos de testosterona no estuvieron relacionados con la cantidad de cuidados paternos exhibidos. Los niveles plasmáticos de testosterona de los gerbos que permanecieron con la hembra y/o las crías fueron significativamente superiores a los que permanecieron aislados, en el día 10 después del apareamiento y en el día del nacimiento de las crías. La agresión, medida como latencia de ataque, en los machos que permanecieron con la hembra y/o las crías fue significativamente mayor en los machos apareados que en los que se mantuvieron aislados. Los machos del gerbo de Mongolia no disminuyeron los niveles de testosterona cuando exhibieron cuidados paternos, lo cual podría indicar que esta hormona facilita la conducta paterna en este roedor, aunque no se haya encontrado una correlación positiva entre el tiempo invertido en el abrigo y la concentración de testosterona. Así mismo, los resultados muestran que no existe correlación entre la latencia de ataque y los niveles de testosterona. La conducta paterna y agresiva se presentan simultáneamente. La testosterona podría estar facilitando la exhibición de cuidados paternos. Sin embargo, solo estudios posteriores podrán establecer la función que tiene la testosterona en la regulación de la conducta paterna.

2. INTRODUCCION

En la mayoría de los mamíferos debido a las estrategias reproductivas de los machos, las hembras cuidan a sus crías sin ayuda de éste. Un desarrollo embrionario que se efectúa dentro del cuerpo materno, aunado a la dependencia alimenticia de los hijos al nacer, determinan que la presencia del padre no sea necesaria para la sobrevivencia de los hijos, por lo que el macho generalmente deserta de la pareja después del apareamiento. Sin embargo, en algunas especies, éste ayuda en la crianza y desarrollo de sus hijos. Sólo el 5% de las especies de los mamíferos presentan cuidados paternos (Clutton-Brock, 1991). La mayoría de estas especies pertenecen a los órdenes de los primates, carnívoros, perisodáctilos, artiodáctilos, insectívoros, quirópteros, lagomorfos y roedores (Mitchel, 1968; Kleiman y Malcolm, 1981; Woodroffe y Vincent, 1994). 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. 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 lactancia, aunque generalmente la hembra invierte mayor tiempo en el cuidado de sus hijos (Kleiman y Malcolm, 1981; Elwood, 1983; Gubernick *et al.*, 1994).

Los cuidados paternos directos incluyen las actividades que benefician directamente a las crías, como el abrigo, el acicalamiento, olfateo, recuperación, juegos y sociabilización con sus hijos. Los indirectos incluyen las actividades que no implican interacciones padre-hijo como el abastecimiento de alimento, defensa de los recursos, construcción del nido, provisión de cuidados a la madre, defensa del territorio y ante depredadores (Dewsbury, 1985).

Los cuidados paternos han sido estudiados en varias especies de roedores como *Phodopus campbelli* (hámster húngaro), *Meriones unguiculatus* (gerbo de Mongolia), *Peromyscus californicus* (ratón de California), *Microtus ochrogaster* (ratón de la pradera), entre otras (Clark y Galef Jr. 2000; Hume y Wynne-Edwards, 2005; Lonstein y De Vries, 1999; Schum y Wynne-Edwards, 2005).

2.1. Beneficios de la presencia del padre en el posparto

Elwood (1983) señala que la conducta paterna en los roedores se originó de la permanencia en pareja; al quedarse el macho con la hembra después del apareamiento, esta situación llevó al macho a proporcionar cuidados a sus crías, aumentando con esto la supervivencia de su descendencia y su adecuación biológica. El comportamiento paterno es un aspecto importante en la historia de vida de cualquier especie; varios estudios han demostrado que la presencia del padre durante el posparto es esencial en la supervivencia y desarrollo de sus descendientes (Gubernick *et al.*, 1993., Gubernick y Teferi, 2000). Varios estudios señalan que el abrigo es crítico en la supervivencia de las crías en los mamíferos pequeños, debido a que éstas son altricias en las primeras semanas de vida (Woodroffe y Vincent, 1994).

La disposición directa del cuidado de los machos reduce la carga de trabajo de la madre, permitiendo que ella ajuste su esfuerzo materno, produciendo camadas más grandes y más frecuentes. Por ejemplo, la hembra del Tití enano (*Cebuella pygmaea*) tiene intervalos más cortos del inter-nacimiento cuando es asistida por los machos. Las hembras de especies carnívoras gastan más energía en la producción de leche y sus crías crecen más rápidamente con la presencia del cuidado paternal o comunal que las especies con cuidado maternal solamente (Woodroffe y Vincent, 1994).

En el gerbo de Mongolia la crianza de los hijos por ambos padres no tiene efectos benéficos importantes en su supervivencia, aunque las crías cuidadas por la madre y el padre abren los ojos a una edad más temprana (Elwood y Broom, 1978).

2.2. Factores que afectan la exhibición de cuidados paternos

En los roedores la existencia de conducta paterna está relacionada con el sistema de apareamiento y la organización social. La exhibición de cuidados paternos está positivamente correlacionada con la probabilidad de la paternidad, por lo que la conducta paterna es más común en las especies monógamas que en las promiscuas (Clutton-Brock y Harvey, 1976; Kleiman y Malcolm, 1981). La conducta paterna depende de numerosos factores, incluyendo el origen geográfico, el fotoperíodo, la temperatura, la edad de las crías, la especie, las vocalizaciones ultrasónicas, la actividad, su historia reproductiva y posiblemente otros estímulos externos aún no determinados (Brown, 1993; Storey y Walsh, 1994). En el ratón de California y en el ratón de los volcanes la participación del macho en el cuidado de las crías es mayor que la de la hembra, mientras que en el gerbo de Mongolia el macho contribuye menos que ésta (Elwood, 1983; Luis, *et al.*, 2000; Waring y Pepper, 1980).

Ziegler *et al.*, (1996) descubrieron que ciertos monos presentan alteraciones hormonales desde antes del parto hasta después del destete de la crías. Sin embargo, dichas variaciones hormonales no se presentan cuando los machos se aparean con hembras estériles, lo que sugiere que la inhibición de la agresividad no es una respuesta paterna ante el estímulo olfatorio o visual de las crías, sino una respuesta a estímulos procedentes de las hembras preñadas. Se ha especulado acerca de la existencia de alguna señal química liberada por las hembras poco antes del parto. Esta informaría a su compañero de la inminente presencia de las crías, de tal forma que el macho no agrede a los recién nacidos y exhiba cuidados paternos (González y Sousa, 2004). Esa señal química liberada por las hembras preñadas tendría poca volatilidad, y sólo tendría efecto sobre la agresividad de su pareja, sin alcanzar a otros machos situados a mayor distancia, como ocurre con las señales químicas sexuales producidas por numerosas especies animales. Aunque dicha sustancia aún no se ha aislado ni sintetizado, existe una convicción generalizada entre los investigadores de que se trata de una feromona capaz de estimular el órgano vomeronasal de los machos e inducir en ellos la liberación de ciertos neuropéptidos y hormonas sexuales que modularían su comportamiento, al encontrarse frente a una hembra y sus crías (González y Sousa, 2004).

En los roedores, el apareamiento, la cohabitación con la hembra preñada y la presencia de las crías constituyen estímulos que pueden inhibir el infanticidio y facilitar la conducta paterna, independientemente de su sistema de apareamiento, aunque éste puede funcionar como un disparador de la inhibición del infanticidio. En estos mamíferos, como en los primates, el comportamiento paterno puede depender de estímulos olfativos, como las feromonas de la hembra y la conducta agresiva de ésta durante la preñez (Brown, 1993; Gubernick y Alberts, 1987, 1989).

Un estudio realizado con el ratón de California demostró que los olores de la hembra son importantes en el mantenimiento del comportamiento paterno (Trainor y Marler, 2001). La mayoría de los machos de este roedor requieren de la exposición a su pareja durante los primeros 3 días posparto para mantener la sensibilidad paternal. No obstante, del 25-45% de éstos continúan actuando paternalmente después del parto en ausencia de señales de su pareja (Gubernick *et al.*, 1994).

Las feromonas en el ratón de laboratorio, regulan el comportamiento reproductivo. Los machos que cohabitan con la hembra dejan de ser infanticidas en la segunda mitad de la preñez de su pareja, debido a que la orina de la hembra contiene feromonas que suprimen esta conducta. La presencia de las crías puede constituir un estímulo determinante en la expresión de esta conducta, aunque también estímulos sociales y ambientales podrían influir en este comportamiento (Lonstein y De Vries, 1999).

En el gerbo de Mongolia la conducta paterna también puede ser mantenida por estímulos provenientes de las crías; los machos de este roedor inician el contacto con los neonatos en el día de su nacimiento, debido a que estos producen estímulos olfativos que facilitan el reconocimiento de los padres (Clark y Galef, 2000). Los machos de la rata de laboratorio y los gerbos muestran la misma cantidad de cuidados paternos tanto con sus crías como con las extrañas, una vez que su conducta infanticida ha sido inhibida (Brown, 1986; Elwood y Ostermeyer, 1986).

2.3. Bases hormonales de la conducta paterna

En la rata de laboratorio, se ha demostrado que la conducta paterna es regulada por hormonas, como la prolactina, oxitocina, progesterona, estradiol y vasopresina. La conducta paterna también tiene bases hormonales. Los primeros estudios sobre este aspecto señalan que ésta es homóloga de la conducta materna, por lo que se plantea la hipótesis de que las hormonas que regulan la conducta materna y los sitios neurales que la modulan pudieran ser los mismos que regulen la conducta paterna (Gubernick *et al.*, 1994; Wynne-Edwards y Reburn, 2000). No obstante, mientras que el despliegue de la conducta materna es precedido por cambios hormonales significativos que ocurren al final de la preñez, poco se conoce sobre los cambios hormonales que ocurren en el macho durante el pre y posparto, y cómo estos cambios pueden influir en la conducta paterna.

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). Así mismo, hormonas esteroides como la testosterona, el estradiol y la progesterona han sido relacionadas con la regulación del cuidado paterno, aunque sus efectos no han sido ampliamente estudiados. Estudios correlativos en roedores como el gerbo de Mongolia y el hámster Húngaro han encontrado un incremento en los niveles plasmáticos de testosterona antes del parto, seguido por un decremento después del nacimiento de las crías (Brown *et al.*, 1995; Clark *et al.*, 1997; Reburn y Wynne-Edwards, 1999). En humanos también se ha observado una disminución en los niveles de testosterona cuando se convierten en padres (Burnham *et al.*, 2003; Fleming *et al.*, 2002). Esta disminución en los niveles plasmáticos de testosterona se cree que disminuye la agresión y facilita la exhibición de cuidados paternos. Sin embargo, en otros mamíferos como el primate cabeza de algodón y el ratón de California altos niveles de testosterona son necesarios para la exhibición de cuidados paternos (Ziegler y Snowdon, 2000; Trainor y Marler, 2001). En los machos de los roedores con cuidados bipaternos la exhibición de conducta paterna está asociada con cambios a través de su ciclo reproductivo en los niveles plasmáticos de la prolactina, oxitocina, vasopresina y cortisol.

2.3.1. Prolactina

La prolactina es una hormona protéica sintetizada en la adenohipófisis, cuya función principal es estimular la secreción láctea, aunque también participa en la regulación de otros eventos como la conducta materna. Esta hormona es transportada activamente a regiones neurales específicas, las cuales están presentes en el desarrollo de la conducta materna, sin embargo, no es necesaria para su mantenimiento. Además, en los machos, la prolactina produce una respuesta paterna homóloga a la de las hembras (Bridges *et al.*, 1997). Se ha demostrado que los niveles crecientes de prolactina tienen una función facilitadora de la conducta paterna en el primate cabeza de algodón, la rata de laboratorio, el ratón de California, el gerbo de Mongolia y el hámster húngaro (Dixon y George, 1982; Gubernick y Nelson, 1989; Brown *et al.*, 1995; Ziegler *et al.*, 1996; Reburn y Winne-Edwards, 1999).

Cuando a ratas machos con altos niveles de prolactina se les suministra un antagonista dopamínico, la acción de la hormona se suprime, inhibiendo la conducta paterna (Sakaguchi *et al.*, 1996). Por otra parte, la conducta paterna de una gran variedad de roedores está correlacionada con altas concentraciones de prolactina (Dixon y George, 1982; Gubernick y Nelson, 1989; Brown *et al.*, 1995; Ziegler *et al.*, 1996; Reburn y Wynne-Edwards, 1999). En el gerbo de Mongolia, especie en la que el macho también participa en el cuidado de las crías, se han observado cambios en la concentración de la prolactina plasmática 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. La diferencia en los niveles de esta hormona, con relación a los machos control fue significativa, lo cual sugiere que esta podría estar participando como facilitadora de la conducta paterna (Brown, 1993). Mientras que en el macho del gerbo de Mongolia los niveles plasmáticos de prolactina se elevan durante la preñez y el periodo de lactancia (Brown *et al.*, 1995); en el ratón de California y el hámster Húngaro, los niveles más altos de prolactina se registran en el posparto y no durante la preñez de la pareja (Gubernick y Nelson, 1989; Reburn y Wynne-Edwards, 1999).

2.3.2. Oxitocina

La oxitocina es un neuropéptido que es sintetizado por 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). Sin embargo, no existen evidencias del papel que pudiera tener esta hormona en la regulación de la conducta paterna. Altos niveles de oxitocina inhiben el infanticidio en los ratones de casa (McCarthy, 1990) y facilita la vinculación de la pareja en los campañoles (Williams *et al.*, 1993), esta vinculación de la pareja podría activar los circuitos de los nervios implicados en el comportamiento paterno en roedores (Brown *et al.*, 1995).

En el macho del ratón del campo (*Microtus pennsylvanicus*) y en el de la montaña (*Microtus montanus*) la expresión del gen de la oxitocina hipotalámica se incrementa cuando los ratones se convierten en padres (Wang *et al.*, 2000), mientras que en el ratón de California, roedor monógamo, las concentraciones de oxitocina son más elevadas en los machos que habitan con la hembra preñada que en los ratones castos y los que están participando en el cuidado de sus crías. Este incremento en el nivel de la oxitocina ocurre un día después del apareamiento y se mantiene así hasta el día 15 de la gestación. Sin embargo, alrededor del día 20 los niveles de la hormona descienden y se mantienen bajos todo el periodo de lactancia. Por otra parte, en algunos machos de este roedor que están próximos a convertirse en padres y que pueden exhibir conducta paterna o infanticida, no existen diferencias significativas en los niveles de oxitocina. También se ha demostrado que los machos de este roedor después del nacimiento de sus hijos, tienen niveles de oxitocina parecidos a los que no presentan comportamiento paterno (Gubernick *et al.*, 1995). Cabe mencionar que los machos que se separan de la pareja y sus crías en el día en que éstas nacen, a los 3 días siguientes, presentan concentraciones de oxitocina elevadas comparadas con las de los machos que permanecen con su familia (Gubernick *et al.*, 1995).

Como se puede ver, los resultados sobre la oxitocina y la conducta paterna son contradictorios por lo cual el papel que pueda tener esta hormona en la regulación de la conducta paterna está por establecerse.

2.3.3. Vasopresina

La vasopresina es una hormona peptídica sintetizada en los núcleos hipotalámicos supraópticos y paraventricular, y se almacena en la neurohipófisis. Esta hormona desempeña un papel muy importante en el establecimiento de la pareja en aquellas especies bipaternas (Young, 1999). Por otra parte, la vasopresina se correlaciona ampliamente con el comportamiento paterno en el ratón de California y el ratón de la pradera (Wynne-Edwards y Reburn, 2000). Un estudio señala que los implantes de arginina-vasopresina en el septo lateral del macho del ratón de la pradera incrementa los cuidados hacia las crías (Wang *et al.*, 1994). Tanto el macho como la hembra aumentan la expresión de esta hormona después del nacimiento de sus crías. Por el contrario, en el ratón de la montaña; una especie promiscua con cuidados únicamente maternos, ninguno de los dos progenitores presentan incrementos en la expresión del gen de la vasopresina (Wang *et al.*, 2000). El aumento en los niveles de vasopresina no parece presentarse en todos los mamíferos, únicamente en los machos y hembras de especies monógamas (Wynne-Edwards, 2001). Sin embargo, a la fecha no se ha encontrado que la vasopresina desempeñe un papel directo en la regulación del comportamiento paterno (Wynne-Edwards y Reburn, 2000).

En los mamíferos la vasopresina ha sido implicada con la agresión. Las inyecciones intracerebroventriculares de vasopresina pueden aumentar perceptiblemente la agresión del macho, sugiriendo que este neuropéptido desempeña un papel importante en la expresión de la agresión poscopulatoria (Stribley y Carter, 1999). En los ratones machos de California, durante las pruebas de residente-intruso, se ha observado, que la agresión disminuye cuando se les administra un antagonista de Vasopresina (Frazier *et al.*, 2006). Esta hormona desempeña un papel particularmente importante en el comportamiento social en los mamíferos monógamos, tales como los campañoles de la pradera. Los efectos de experiencias sociales son mediados por neuropéptidos, incluyendo la vasopresina. Por ejemplo, los campañoles de la pradera castos son raramente agresivos. Sin embargo, 24 horas después del inicio del apareamiento, los machos de esta especie llegan a ser perceptiblemente agresivos hacia los extraños.

2.3.4. Glucocorticoides (Cortisol)

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

El cortisol es un glucocorticoide que está implicado en el establecimiento de la pareja en los mamíferos, así como en la relación madre-hijo, la función de esta hormona es sensibilizar a la hembra para la maternidad, facilitando así la vinculación con las crías. Además el cortisol es la principal hormona implicada en los procesos de estrés. En el hámster Húngaro que las concentraciones de cortisol se elevan inmediatamente antes del nacimiento. Por otro lado, en el primate cabeza de algodón las concentraciones de cortisol son mas elevadas en los padres expertos que en los padres inexpertos o primerizos. En el ratón de la pradera, el primate cabeza de algodón, el hámster Húngaro y el Siberiano, el apareamiento reduce las concentraciones de corticoesteroides (Reburn y Wynne-Edwards, 1999., Wynne-Edwards y Reburn, 2000).

3. ANTECEDENTES

3.1. Testosterona

La relación entre la conducta paterna, agresiva y los niveles plasmáticos de testosterona, es un tema de investigación actual. La concentración natural de esta hormona afecta la expresión de ambos comportamientos. La testosterona es una hormona esteroide que en los machos, es producida principalmente por el testículo, aunque las glándulas suprarrenales también producen esta hormona en pequeñas cantidades. La testosterona promueve en el macho una amplia gama de eventos asociados a procesos reproductivos, como son: la producción de espermatozoides, el cortejo, la conducta de apareamiento, la conducta agresiva y territorial. Así mismo, esta hormona también ha sido implicada en la regulación de la conducta paterna (Monaghan y Glickman, 1992). En algunas especies de roedores que presentan cuidados bipaternos se ha mostrado que los niveles de testosterona disminuyen en el momento del parto (Brown *et al.*, 1995). Esta disminución en las concentraciones de testosterona se cree suprime la agresión y la conducta infanticida, a la vez que facilita la exhibición de cuidados paternos (Reburn y Wynne-Edwards, 1999).

El gerbo de Mongolia fue el primer roedor en el que se documentó que los niveles de testosterona plasmática disminuían después del nacimiento de los hijos (Elwood, 1983). 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 3 días después del nacimiento de sus crías, permaneciendo bajos durante el resto de la lactancia (Brown *et al.*, 1995). Estos resultados se han interpretado como evidencia de que la testosterona tiene un efecto negativo en el comportamiento paterno (Trainor y Marler, 2001). Estudios más recientes en el hámster húngaro señalan que la función de la testosterona en la regulación de esta conducta tiene que ser reconsiderado, debido a que en este roedor los niveles de testosterona plasmática no descienden significativamente después del nacimiento de las crías (Schum y Wynne-Edwards, 2005). En el gerbo de Mongolia los machos que se desarrollan intrauterinamente entre dos hembras, tienen mayor contacto con las crías, aunque sus concentraciones de testosterona son significativamente más bajas que los que se desarrollan entre dos machos (Clark *et al.*, 1997; Clark y Galef, 1999). Así mismo, cuando los padres son expuestos a camadas constituidas sólo por machos o sólo por hembras recién nacidas, se observa que el tiempo de contacto es menor con las camadas constituidas únicamente de machos que de hembras, debido a que las crías machos tienen altas concentraciones de testosterona durante este periodo (Clark y Galef, 2000).

En el hámster Húngaro la exhibición de conducta paterna en el periodo de lactancia coincide con bajos niveles de testosterona. Además, los niveles de esta hormona se incrementan conforme se acerca el nacimiento de sus hijos, lo cual se cree que está relacionado con la defensa y protección de la hembra preñada, aunque, después del parto, los niveles de testosterona descienden significativamente (Reburn y Wynne-Edwards, 1999). Este descenso en los niveles plasmáticos de testosterona ha sido relacionado con una reducción en la agresión hacia las crías y la presencia de conducta paterna.

En el primate cabeza de algodón, los niveles de testosterona urinarios se incrementan durante la preñez y durante el periodo de la lactancia, coincidiendo con altos niveles de conducta paterna (Ziegler y Snowdon, 2000).

En el ratón de California altos niveles de testosterona son necesarios para la exhibición de la conducta paterna. Estudios en mamíferos sugieren que la testosterona no inhibe el despliegue de cuidados paternos (Trainor y Marler, 2001). En el gerbo de Mongolia y el hámster húngaro las concentraciones de testosterona se elevan antes del nacimiento (asociado probablemente al estro posparto de la hembra), y disminuyen un día después del nacimiento de las crías. Sin embargo, los niveles de esta hormona se recuperan en los días siguientes del posparto. En las hembras de mamíferos, las concentraciones de testosterona también aumentan después del nacimiento, lo cual se asocia al inicio de la agresión materna en defensa de sus crías recién nacidas (Wynne-Edwards y Reburn, 2000). Así mismo, en este roedor la concentración de testosterona es más baja en los machos que se convierten en padres, que en los roedores aislados (Schum y Wynne-Edwards, 2005).

Trainor y Marler (2001), en uno de sus trabajos sobre conducta paterna trataron de establecer una relación entre la conducta paterna y agresiva; en este estudio se demostró que en el ratón de California, la castración redujo la exhibición de cuidados paternos y la agresión no fue reducida. El reemplazamiento de testosterona mantuvo altos niveles del comportamiento paterno, su hipótesis era que la testosterona fue aromatizada en el cerebro a estradiol y esto alternadamente estimula la conducta paterna. Solamente los machos simulados demostraron un aumento en la agresión a través de tres pruebas de agresión, mientras que no se detectó ningún cambio en machos castrados o del reemplazo de testosterona. Estos resultados sugieren reexaminar el papel de la testosterona en la regulación del comportamiento paterno y agresivo de los mamíferos (Trainor y Marler, 2002).

3.2. Agresión

En los roedores, se desconoce cómo la agresión y la conducta paterna se interrelacionan y cómo la testosterona podría estar implicada en la regulación de ambas conductas. Es importante entender cómo esta hormona influye en la conducta agresiva de los machos de las especies de roedores en las que la exhibición de conducta paterna coincide con el apareamiento del estro posparto, un período que dura de 1 a 3 días después del nacimiento de las crías (Gubernick, 1988); y la defensa de la pareja (Trainor y Marler, 2001). Aun cuando las bases biológicas de la agresión han sido fuente de discusión, los mecanismos fisiológicos exactos responsables de esta conducta todavía no se han establecido.

En la mayoría de las especies, la agresión es más común en los machos que en las hembras. Las hormonas gonadales han sido un punto central en las investigaciones sobre la regulación de esta conducta. Aunque las hormonas producidas por el testículo influyen en la expresión de la agresión, en muchos casos dicha conducta persiste aun después de la castración, indicando que los esteroides testiculares no son totalmente esenciales para la expresión de las conductas agresivas (Stribley y Carter, 1999). Se ha comprobado que la agresión se incrementa después de interacciones agonistas o una sola experiencia ganada, esto se puede traducir como una probabilidad creciente de ganar en un encuentro agresivo futuro. Sin embargo, esto no se ha probado específicamente en mamíferos (Oyegbile y Marler, 2005).

Una variedad de mecanismos fisiológicos podría contribuir a la conducta agresiva, incluyendo los cambios a nivel neural que implican aprendizaje y cambios hormonales tales como aumentos de la testosterona (Oyegbile y Marler, 2005). Esto llega a ser particularmente relevante al investigar cómo la testosterona funciona en el cerebro y cómo los cambios de dicha hormona están integrados con las experiencias del apareamiento (Marler *et al.*, 2005).

En un estudio realizado por Muller y Wrangham (2004) con chimpancés silvestres, se predijo que el acceso a las hembras fértiles era relativamente infrecuente para los chimpancés masculinos y debería haber agresión máxima en tales ocasiones. De hecho, se sabe que los machos son más agresivos con la presencia de hembra en estro. Muller y Wrangham también predijeron que los niveles de testosterona serían mayores en los machos dominantes que en machos subordinados, puesto que los machos dominantes siempre serán más agresivos. En este mismo estudio, cuando las hembras parieron y estaban en estro había un aumento significativo en testosterona y también un aumento en la conducta agresiva en los machos. Según la hipótesis del desafío aplicada a los primates, el resultado de los efectos acumulativos de desafíos acertados debe ser que la dominancia agresiva será correlacionada positivamente con los niveles de la testosterona. Entre animales, la dominancia se basa, por lo menos inicialmente, en competencias basadas físicamente (Muller y Wrangham, 2004).

Varias investigaciones que han intentado ligar la agresión humana y la testosterona han utilizado como modelo al ratón. Dichos estudios predicen que altos niveles de testosterona facilitan la agresión de la edad adulta joven hacia adelante, y que las correlaciones entre la agresión y la hormona en adultos serán debido a la acción de la hormona en las áreas del cerebro que controlan la agresión (Archer, 2006).

La mayoría de las investigaciones que se han realizado con animales están centradas en los cambios en la concentración de testosterona después de un encuentro agresivo. Sin embargo, una gran variedad de estudios con humanos han encontrado que los niveles de esta hormona se incrementan antes de un encuentro agresivo (Marler *et al.*, 2005). Por otra parte, se ha señalado que el incremento en los niveles de testosterona después de un encuentro agresivo, no se observan en todas las especies (Wingfield, 2005). Los seres humanos que demuestran cuidado paternal, demuestran niveles bajos de testosterona, como se ha encontrado para los pájaros monógamos (Archer, 2006).

Todos estos resultados son congruentes con la predicción de que los hombres con altos niveles de testosterona dedican más tiempo y energía al apareamiento que al esfuerzo paternal (Archer, 2006). Los triunfos repetidos pueden aumentar la capacidad agresiva, porque los ganadores se hacen mejores combatientes o posiblemente aprenden cómo ganar más eficientemente, usando mejores estrategias. Todas estas expresiones de agresividad en los roedores, pueden afectar la expresión de los cuidados paternos (Oyegbile y Marler, 2005).

En este contexto, es de interés conocer lo que ocurre en otras especies con cuidados bipaternos naturales, como el gerbo de Mongolia, qué relación tienen la presencia de conducta paterna, la agresión y los niveles de testosterona durante el posparto, cuando la exhibición de cuidados paternos coincide con el apareamiento del estro posparto y la defensa de la familia.

4. CARACTERÍSTICAS DE LA ESPECIE

Meriones unguiculatus es originario del Desierto de Mongolia. 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 de color blanco o crema, y en la mandíbula es negro. Este roedor mide de 18 a 24 cm., se desplaza por medio de sus extremidades posteriores dando saltos erguidos, tiene una vida promedio de 3 años. La madurez sexual la alcanzan a los 3 meses de edad. A partir de entonces la hembra presentará celo cada 28 días. Este roedor es monógamo, su periodo de gestación es de 21 a 25 días, tiene entre 4 y 5 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 alcanzan entre los 17 y 20 días de edad. Esta característica del desarrollo de las crías las hace completamente dependientes de sus padres (Cohen, 1981). Existe un estudio sobre la conducta paterna en el gerbo de Mongolia donde se señala que el macho de este roedor proporciona a sus crías los mismos cuidados que la hembra, excepto el amamantamiento (Elwood, 1985), (Fig. 1 y 2).



Figura 1.- El macho del gerbo de Mongolia invierte tiempo en el abrigo, acicalamiento y olfateo de las crías.



Figura 2.- Macho del gerbo de Mongolia, abrigando a sus crías.

5. HIPÓTESIS

En algunos roedores, con cuidados bipaternos, se ha señalado que los niveles de testosterona disminuyen en el día del nacimiento de las crías, lo cual se cree que disminuye la agresión y facilita la exhibición de cuidados paternos. Entonces, se espera que en el gerbo de Mongolia la concentración plasmática de esta hormona disminuya al nacimiento de las crías, y que los niveles de agresión sean inferiores a los de los machos que no fueron apareados.

6. OBJETIVOS

General

- Evaluar los cambios en los niveles plasmáticos de testosterona en el gerbo de Mongolia (*Meriones unguiculatus*) asociados a la exhibición de conducta paterna y agresiva.

Particulares

- Determinar cómo son los niveles plasmáticos de testosterona en diferentes etapas del ciclo reproductor de este roedor.
- Mostrar la relación entre la exhibición de la conducta paterna y agresiva en el *Meriones unguiculatus*.

7. METODOLOGÍA

7.1. Animales y su Mantenimiento

Se utilizaron 30 gerbos de Mongolia castos (20 machos y 10 hembras) adultos de 3 meses de edad, procedentes de una colonia establecida en el Bioterio de la Facultad de Ciencias. Los animales se mantuvieron bajo un fotoperíodo de 12:12 luz-obscuridad, a una temperatura de 17 a 22 °C y humedad ambiental de laboratorio. Como alimento se les proporcionó Nutricubos Lab Diet para roedores pequeños y agua *ad libitum* durante todo el estudio.

Cada gerbo de Mongolia fue apareado con una hembra, aleatoriamente seleccionada (10 machos y 10 hembras). Los 10 machos restantes fueron designados como control, se mantuvieron individualmente en cajas de acrílico (33x23x15cm) y aislados del resto de los animales. Los machos apareados permanecieron con su respectiva pareja durante todo el periodo de estudio. A los 27 días (periodo de gestación) siguientes a la fecha de apareamiento, las cajas de anidación fueron revisadas diariamente con la finalidad de registrar la fecha de nacimiento de las crías.

7.2. Pruebas de Conducta Paterna

Se realizaron observaciones de la conducta paterna el día de nacimiento de las crías, los días 5, 10 y 20 del posparto. Las observaciones se realizaron utilizando el método focal, durante 15 minutos, bajo luz roja débil. La madre fue retirada de la caja antes de realizar la observación, de tal forma que el padre y las crías se quedaron en la caja de anidación. Después de 5 minutos de aclimatación, se registraron las siguientes actividades paternas: abrigo, acicalamiento, olfateo y recuperación de las crías (Cuadro 1). Para el registro de las actividades paternas se elaboró un etograma. Después del periodo de observación la hembra fue puesta en la jaula con su familia. Un solo observador registró el tiempo en que se realizó cada una de esas actividades y su frecuencia. A partir de los datos obtenidos de las actividades paternas registradas se obtuvieron los promedios y desviaciones estándar para hacer las representaciones gráficas. Para establecer correlaciones entre la edad de las crías y el tiempo, y la frecuencia con la que se presentaron las actividades paternas se utilizó la correlación de Spearman, los datos se procesaron mediante el paquete estadístico SPSS.

7.3. Niveles Plasmáticos de Testosterona

Para medir los niveles de testosterona se tomaron muestras sanguíneas (100µl) por vía retro-orbital de cada uno de los machos experimentales. Dichas muestras se tomaron 10 días después del apareamiento, el día del nacimiento de las crías, los días 5, 10 y 20 de la paternidad activa (cuando el macho participa en el cuidado de las crías). Después de la toma del día 20 los machos experimentales fueron aislados, colocándolos en jaulas individuales en otro compartimiento del laboratorio y a los 10 días siguientes se tomó la última muestra sanguínea. A cada uno de los machos experimentales se les asignó un control que fue muestreado el mismo día y hora que el experimental. Para la obtención de las muestras los animales fueron anestesiados, introduciéndolos en una cámara con éter etílico. Todas las muestras sanguíneas fueron recogidas en menos de dos minutos, enseguida se centrifugaron a 5000 rpm durante 10 minutos. El plasma obtenido se congeló a -40°C hasta su procesamiento para RIA. Esta prueba se realizó por duplicado (50µl de plasma por ensayo) utilizando el kit Coat-A-Count de Testosterona Total TKTT1.

Para determinar si existían diferencias significativas entre los experimentales y los controles se aplicó un ANOVA de una sola vía de medidas repetidas, la distribución normal de error fue corroborada a través de la prueba de Shapiro-Wilk W.

Se realizaron correlaciones entre los niveles plasmáticos de testosterona y la conducta de abrigo, en este caso se utilizaron los valores individuales, se empleó la correlación de Spearman.

7.4. Pruebas de agresión

Un día después de que se tomaron las muestras sanguíneas (10 días después del apareamiento, el día del nacimiento, los días 5, 10 y 20 después del parto, así como a los 10 días del aislamiento de las crías y la hembra), se realizó una prueba de agresión (residente-intruso), para cada macho experimental y control.

Para realizar la prueba de agresión cada macho experimental fue separado de su familia y colocado en una jaula de acrílico (33x23x15cm) con cama de aserrín limpio. Después de 5 minutos de aclimatación, fue introducido en el lado opuesto de la jaula en el que se encontraba el gerbo a observar un macho adulto extraño. Se registró el tiempo que transcurrió desde la introducción de este último hasta que se presentó el primer ataque (latencia de agresión). El macho intruso fue depilado en el dorso para distinguirlo del residente. La prueba se terminó enseguida del primer ataque para que los animales no sufrieran ninguna lesión o después de 5 minutos, tiempo que se estableció como límite de la observación.

Con la finalidad de comparar los niveles de agresión entre los dos grupos, esta prueba de agresión también se realizó con los machos controles. Dichas pruebas se realizaron entre 11:00 y 12:00 hrs. Los machos intrusos sólo se utilizaron una vez. En cada prueba se midió la latencia de ataque. Los resultados se analizaron aplicando la prueba de Kruskal-Wallis.

Se realizaron correlaciones de Spearman entre la concentración de testosterona y la latencia de ataque, así como la conducta de abrigo y la latencia de ataque, en este caso se utilizaron los valores individuales.

8. RESULTADOS

8.1. Conducta Paterna

Todos los machos del gerbo de Mongolia que permanecieron con su familia exhibieron conducta paterna durante los 20 días posparto. Esta conducta estuvo constituida por el abrigo, acicalamiento y olfateo, aunque las actividades que se observaron con mayor frecuencia fueron el abrigo y el acicalamiento (Cuadro 1). La mayor participación del macho en el cuidado de las crías se registró del día 1 al 5 del posparto (Fig. 3 y 4). El tiempo que los machos invirtieron en el abrigo se correlacionó negativamente con la edad de las crías ($\rho=-0.57$, $n=10$, $P=0.00$). Sin embargo, el tiempo que los machos emplearon en el acicalamiento y la frecuencia de olfateo no se correlacionaron con la edad de las crías ($\rho=-0.34$, $n=10$, $P=0.30$; $\rho=-0.25$, $n=10$, $P=0.11$). El tiempo que los machos invirtieron en el abrigo de las crías se correlacionó negativamente con los niveles plasmáticos de testosterona, en el día del nacimiento de las crías ($\rho=-0.73$, $n=10$, $P=0.01$). Mientras que en los días 5, 10 y 20 del posparto no se encontraron correlaciones significativas entre el tiempo invertido en el abrigo y las concentraciones plasmáticas de testosterona ($\rho=0.06$, $n=10$, $P=0.98$; $\rho=-0.27$, $n=10$, $P=0.55$; $\rho=0.04$, $n=10$, $P=0.90$).

8.2. Niveles Plasmáticos de Testosterona

Los niveles de testosterona plasmática en el grupo de machos que permanecieron con la hembra y/o las crías fueron en promedio de 233.4 ± 116.5 ng/dl en el día 10 del apareamiento; de 346.4 ± 122.7 ng/dl en el día del nacimiento de las crías; de 273.7 ± 150.6 ng/dl, de 229 ± 79.2 ng/dl y de 219.6 ± 106.8 ng/dl en el día 5, 10 y 20 de la paternidad activa, respectivamente. Mientras que a los 10 días de aislamiento los niveles plasmáticos de testosterona fueron de 243.7 ± 57.7 ng/dl (Fig. 4). En el grupo control los niveles plasmáticos de testosterona fueron en promedio de 148.3 ± 87.3 ng/dl en el primer muestreo, de 166.4 ± 81.2 ng/dl en el segundo, de 181.4 ± 92.1 ng/dl en el tercero, de 216.2 ± 103.7 ng/dl en el cuarto, de 204.8 ± 113.2 ng/dl en el quinto y de 202.3 ± 126.6 ng/dl en el último muestreo (durante todo el periodo de estudio estos roedores se mantuvieron aislados en jaulas individuales).

Al contrastar los niveles plasmáticos de testosterona de los gerbos del grupo experimental con los del grupo control, se encontró que los del grupo experimental fueron significativamente superiores ($F=7.39$, g.l.=1/18, $p=0.01$). Sin embargo, no existieron diferencias en el tiempo ($F=1.56$, g.l.=5/14, $p=0.23$, Fig. 5).

8.3. Agresión

Los gerbos machos que permanecieron en familia presentaron una menor latencia de ataque que los del grupo control. Al comparar las latencias de ataque de los gerbos del grupo experimental con los del control, se encontró que fueron significativamente diferentes ($H=21.77$, g.l.=1, $p=0.00$).

Las correlaciones de Spearman mostraron que solamente a los 10 días de aislamiento los niveles plasmáticos de testosterona se correlacionaron negativamente con la latencia de ataque de los machos experimentales, ($\rho=-0.73$, $n=10$, $P=0.01$), a diferencia de los machos control en los que no se presentó ninguna correlación entre los niveles plasmáticos de testosterona y la latencia de ataque en ninguna de las pruebas realizadas.

No se encontró ninguna correlación entre el tiempo de la conducta de abrigo y la latencia de ataque en los machos que permanecieron en familia en ninguno de los 4 días de prueba (Fig. 6).

COMPORTAMIENTO	DESCRIPCION
Abrigo de las crías	Con el cuerpo arqueado cubre a las crías.
Acicalamiento de las crías	Lame a las crías sosteniéndolas con los miembros anteriores, rotándolos suavemente, acentuando esta acción en la región genital.
Olfateo de las crías	Aproxima el hocico a la cría, moviendo rítmicamente la nariz y las vibrisas.
Recuperación de las crías	Con el hocico sujetan a la cría, trayéndola al nido.

Cuadro 1.- Actividades que integran la conducta paterna del gerbo de Mongolia (*Meriones unguiculatus*).

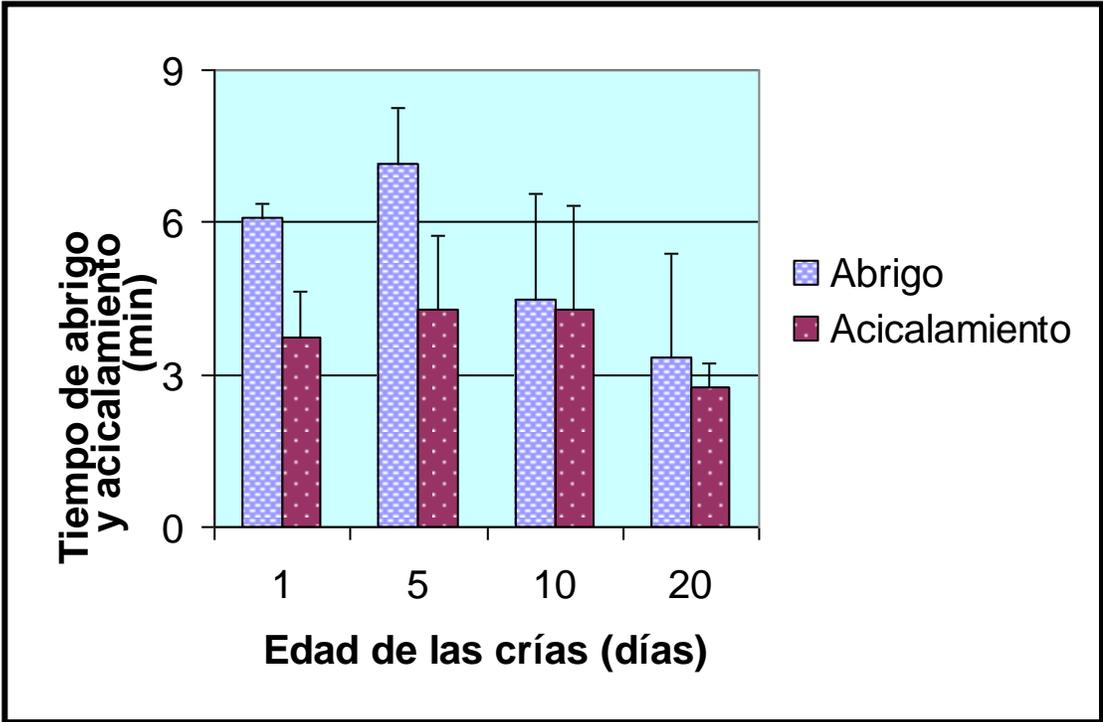


Figura 3.- Principales actividades paternas del gerbo de Mongolia.

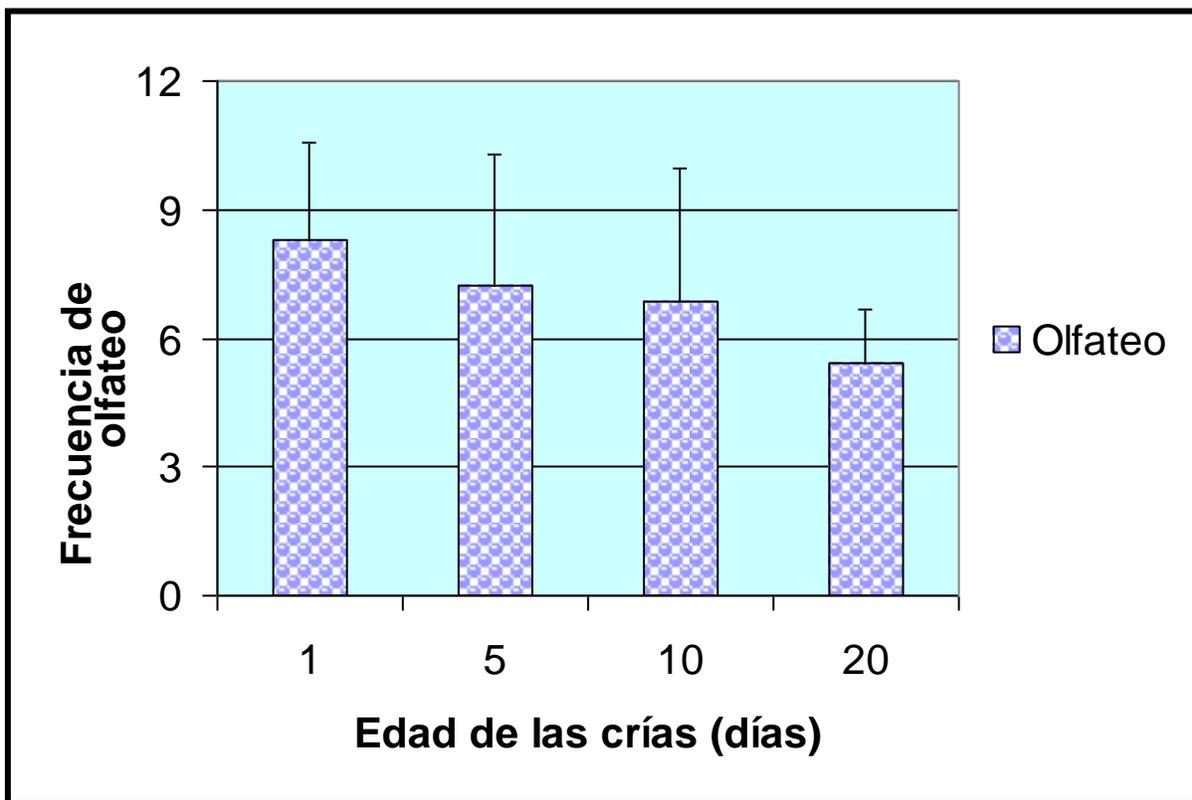


Figura 4.- Conducta de olfateo en el gerbo de Mongolia.

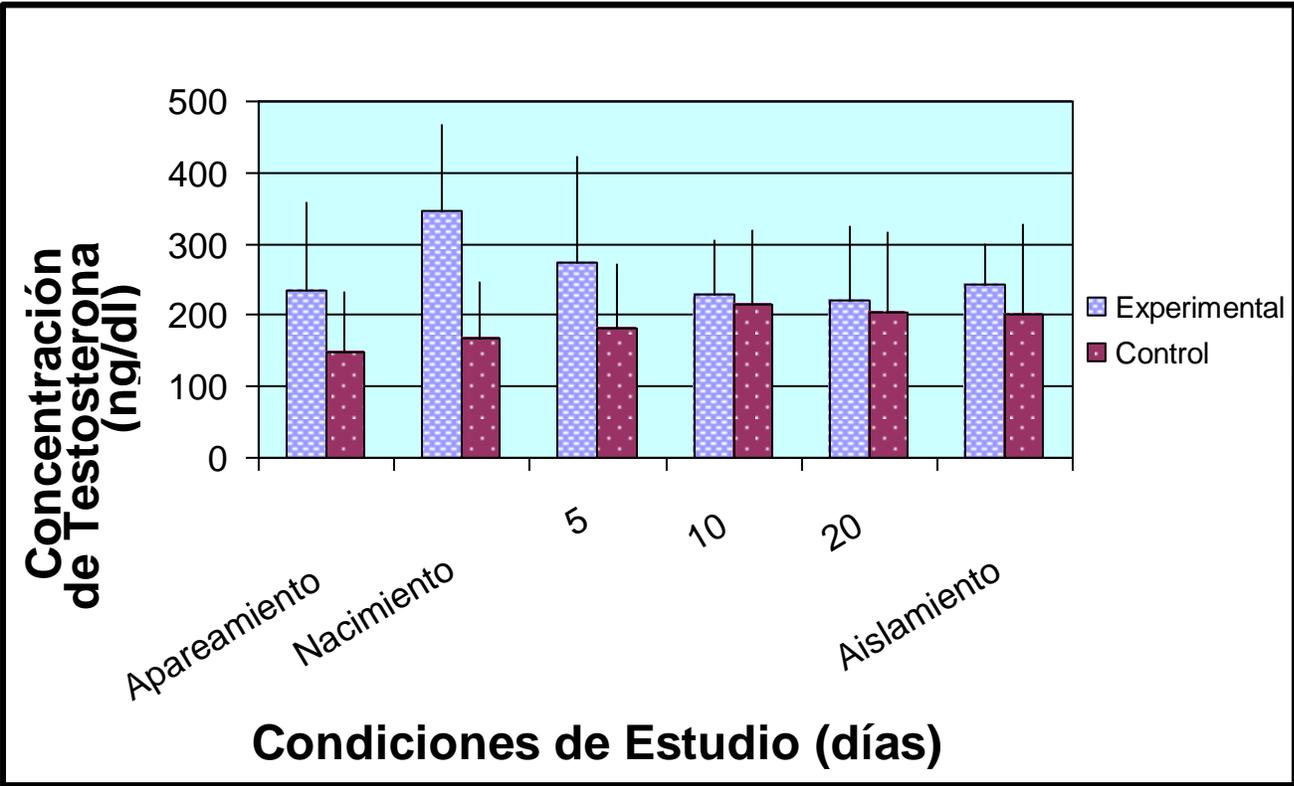


Figura 5.- Concentración de testosterona en plasma del gerbo de Mongolia.

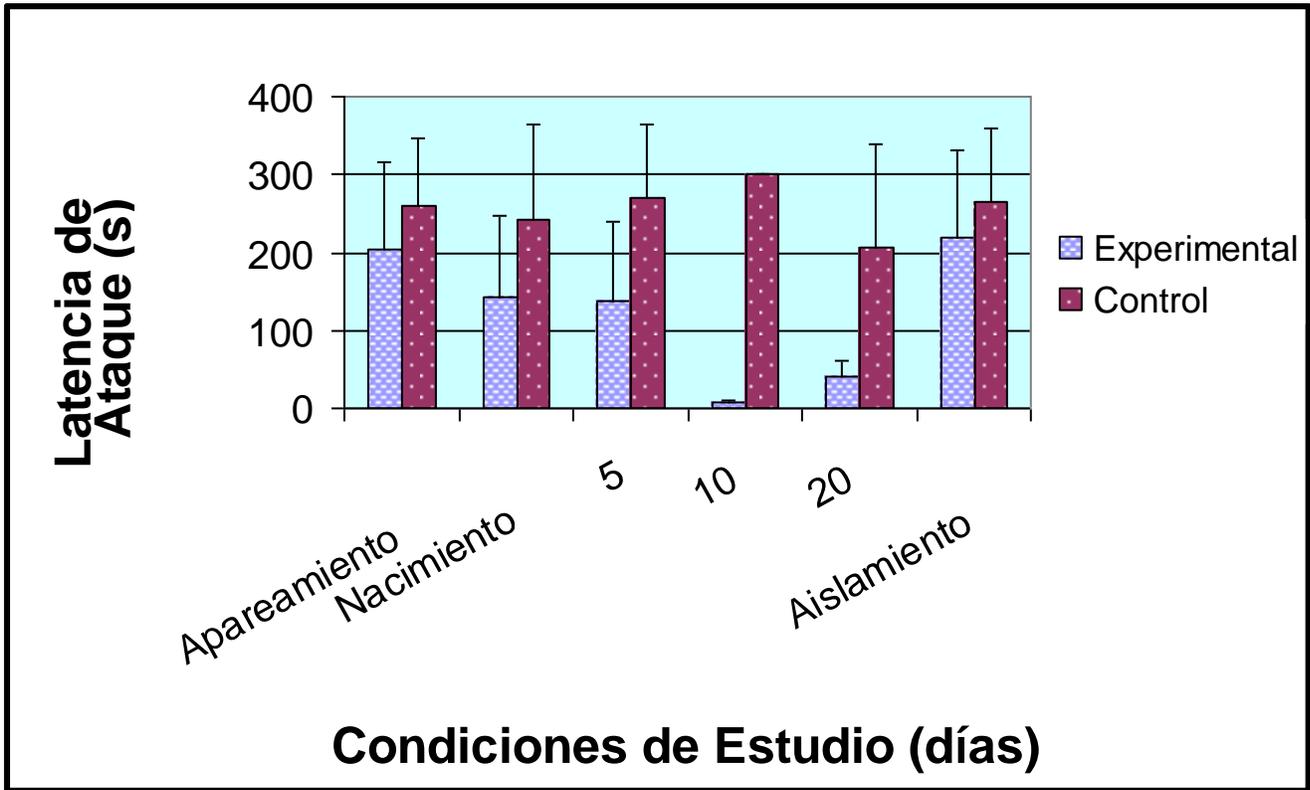


Figura 6.- Pruebas de agresión en el gerbo de Mongolia.

9. DISCUSIÓN

9.1. Conducta Paterna

Los machos del gerbo de Mongolia exhibieron conducta paterna durante los 20 días posparto. Esta conducta estuvo integrada principalmente por el abrigo, acicalamiento y olfateo de las crías, estas actividades han sido reportadas como parte de la conducta paterna en otras especies de roedores (Elwood, 1979, 1983; Waring y Pepper, 1980; Kleiman y Malcolm, 1981; Gubernick y Alberts, 1987). La edad de las crías influyó en el tiempo que el macho dedicó al abrigo de las crías, esto también ha sido observado en el ratón de los volcanes y otros roedores (Elwood, 1983., Dewsbury, 1985., Luis *et al.*, 2000). La conducta de abrigo tiene una función importante en la termorregulación de las crías albricias (Scheibler, 2004), como las del gerbo de Mongolia, lo cual fundamenta el por qué, el tiempo invertido en el abrigo se correlacionó negativamente con la edad de las crías.

En el día del nacimiento se encontró que los machos que invirtieron más tiempo en el abrigo tuvieron significativamente niveles más altos de testosterona, esto podría indicar que esta hormona tiene un efecto negativo sobre la conducta paterna. Sin embargo, se debe tomar en cuenta, que en esta especie la hembra presenta estro posparto, por lo cual los machos durante este periodo presentan altos niveles de testosterona. De acuerdo a esto los machos con altos niveles de testosterona deben dedicar más tiempo y energía al apareamiento e invertir poco tiempo en el abrigo de las crías (Archer, 2006), sin que esto signifique que altos niveles de esta hormona inhiban la conducta paterna.

9.2. Niveles Plasmáticos de Testosterona

Los niveles de testosterona plasmática no disminuyeron en el día del nacimiento de las crías, ni cuando el macho exhibió conducta paterna. Los niveles de esta hormona fueron comparativamente más altos en el día del nacimiento de las crías y el día 5 del posparto a los observados cuando el macho se encontraba sólo con la hembra, aunque las diferencias no fueron significativas. Estos resultados contradicen lo reportado para esta especie, en la que se señala que los niveles plasmáticos de testosterona descienden significativamente tres días después del nacimiento de las crías, permaneciendo bajos hasta el día 10 o 20 del posparto (Brown *et al.*, 1995, Reburn y Wynne-Edwards, 1999). Schum y Wynne-Edwards (2005) señalaron que en el hámster húngaro no ocurre ningún descenso en los niveles plasmáticos de testosterona, ni antes ni después del nacimiento de las crías.

Los resultados de este estudio muestran que el macho del gerbo de Mongolia exhibe cuidados paternos a pesar de que sus niveles de testosterona plasmática sean altos. Esta no es la única especie de mamífero en la que la exhibición de cuidados paternos coincide con altos niveles de testosterona. En el primate cabeza de algodón los niveles de testosterona urinaria se incrementan gradualmente durante el parto y se elevan aún más después del parto, manteniéndose así durante el período de lactancia (Ziegler y Snowdon, 2000). Mientras que en el ratón de California se ha demostrado, que la testosterona mantiene la conducta paterna. En este roedor la castración disminuye notoriamente la exhibición de cuidados paternos, mientras que los machos castrados que reciben implantes de testosterona despliegan altos niveles de conducta paterna (Trainor y Marler, 2001). Así mismo, en el ratón de California se ha demostrado que la testosterona promueve esta conducta a través de su conversión a estradiol, en el cual los andrógenos juegan un papel indirecto, ya sea actuando como sustrato para la enzima aromatasa o posiblemente promoviendo su expresión (Trainor y Marler, 2002).

En el gerbo de Mongolia los niveles de testosterona no disminuyen en el día del nacimiento de las crías, ni se modifican significativamente durante su ciclo reproductivo. Estos resultados no permiten concluir si la testosterona participa o no en la regulación de la conducta paterna de este roedor. Es posible que los cambios en los niveles de esta hormona asociados a la presencia de cuidados paternos sean tan pequeños que no puedan ser determinados a través de mediciones en muestras sanguíneas periféricas. También podría ocurrir que en lugar de un cambio en la concentración de la hormona, ocurriera un aumento en el número de receptores a esta, en la región neural, implicada en la regulación de la conducta paterna. A la fecha, existen dos esquemas antagónicos relacionados con la participación de hormonas esteroides en la regulación de la exhibición de cuidados paternos; en el primero, el modelo es el ratón de California, roedor en el que al parecer la testosterona a través de su conversión a estradiol participa en el mantenimiento de la conducta paterna. El segundo esquema cuyo modelo es el hámster húngaro, señala que ni la testosterona ni el estradiol participan en la regulación de esta conducta. A este nivel del conocimiento sobre la participación de la testosterona en el control de la conducta paterna en los roedores, es recomendable el diseño de experimentos en los que se unifiquen los criterios de evaluación de las actividades paternas y las metodologías para lograr resultados más objetivos que constituyan bases contundentes en el conocimiento de esta área.

Cabe mencionar que el estudio de las bases hormonales del comportamiento paterno y agresivo en los roedores, y en general en los mamíferos, es un área abierta a la investigación, en la que uno de los principales problemas es la variabilidad de factores externos que parecen facilitar estas conductas y la variación intraespecífica observada en las especies que las exhiben.

9.3. Agresión

Los resultados mostraron que los machos que permanecieron con la hembra y las crías presentaron latencias de ataque significativamente más bajas que los que se mantuvieron aislados; es decir su nivel de agresión fue significativamente más alto. Estos hallazgos contradicen la hipótesis de que los niveles de agresión deben ser más bajos en los machos, cuando estos exhiben cuidados paternos (Oyegbile y Marler, 2005; Archer, 2006). Así mismo, estos resultados también señalan que conducta paterna y agresiva coinciden temporalmente. Los niveles mas altos de agresión en los machos experimentales puede deberse a que a través de esta conducta es capaz de defender más eficientemente a la hembra y las crías. Aunque las latencias de inicio de ataque, mientras los machos permanecieron con la hembra y/o las crías, no se correlacionaron con las concentraciones de testosterona. Estas mismas relaciones entre testosterona y latencia de ataque han sido observados en el ratón de California (Trainor y Marler, 2001). La falta de correlación entre testosterona y latencia de ataque lleva a hipotetizar que hay otros factores intrínsecos implicados en el nivel de agresión.

Por otra parte, no se encontró correlación entre el tiempo invertido en el abrigo y la latencia de ataque. En el ratón de California tampoco se encontró una correlación significativa entre la frecuencia de acicalamiento y recuperación con la latencia de ataque (Trainor y Marler, 2001).

Finalmente, es importante mencionar que con en este trabajo de investigación no se pudo demostrar si la testosterona participa en la regulación de la conducta paterna. Sin embargo, se demostró que los niveles de esta hormona no disminuyen en el día del nacimiento. Por otro lado, estos resultados llevan a plantear que la regulación de una conducta es compleja, por lo cual no puede esperarse que tenga una relación directa con la concentración de una hormona. No obstante, la única forma de conocer el papel que tiene una hormona en la modulación de dicha conducta es a través de estudios manipulativos, por ejemplo, eliminar la fuente de producción o utilizar inhibidores, antagonistas y agonistas.

10. CONCLUSIONES

- En el gerbo de Mongolia los niveles de testosterona no disminuyeron el día del nacimiento de las crías, contrariamente, se mantuvieron altos.
- No se encontró correlación positiva entre la concentración de testosterona y la cantidad de abrigo.
- El nivel de agresión fue significativamente más alto en los machos que se encontraban exhibiendo cuidados paternos.
- La concentración de testosterona no se correlacionó con la agresión.

11. LITERATURA CITADA

1. Archer, J. 2006. Testosterone and human aggression: an evaluation of the challenge hypothesis. Neurosci. Biobehav. Reviews. 30: 319-345.
2. Bridges, R. S., M. C. Robertson, R. P. C. Shiu, J. D. Sturgis, B. M. Henriquez, y P. E Mann. 1997. Central lactogenic regulation of maternal behaviour in rats: steroid dependence, hormone specificity, and behavioural potencies of rat PRL and rat placental lactogen. J. Endocrinol. 138: 756-763.
3. Brown, R. E. 1986. Social and hormonal factors influencing infanticide and its suppression in adult male Long-Evans rats (*Rattus norvegicus*). J. Comp. Psychol. 100: 155-161.
4. Brown, R. E. 1993. Hormonal and experiential factors influencing parental behaviour in male rodents: An integrative approach. Behav. Proc. 30: 1-28.
5. Brown, R. E., T. Murdoch, P. R. Murphy y W. H. Moger. 1995. Hormonal responses of male gerbils to stimuli from their mate and pups. Horm. Behav. 29: 474-491.
6. Burnham, T. C., J. F. Chapman, P. B. Gray, M. H. McIntyre, S. F. Lipson y P.T. Ellison. 2003. Men in committed, romantic relationships have lower testosterone. Horm. Behav. 44: 119-122.
7. Carter, C. S., A. C. De Vries, S. E. Taymans, R. L. Roberts, J. R. Williams y L. L. Getz. 1997. Peptides, steroids, and pair bonding. Ann. N. Y. Acad. Sci. 807: 260-272.
8. Castro, W. L. R. y K. S. Matt. 1997. The important of social condition in the hormonal and behavioral responses to an acute social stressor in the male Siberian dwarf hamster (*Phodopus sungorus*). Horm. Behav. 32: 209-216.

9. Clark, M. M., D. Desousa, J. Vonk y B.G. Galef Jr. 1997. Parenting and potency: alternative routes to reproductive success in male Mongolian gerbils. Anim. Behav. 54: 635-642.
10. Clark, M. M. y B. G. Galef Jr. 1999. A testosterone-mediated trade-off between parental and sexual effort in male Mongolian gerbils (*Meriones unguiculatus*). J. Comp. Psychol. 113: 388-395.
11. Clark, M. M. y B. G. Galef Jr. 2000. Why some male Mongolian gerbils may help at the nest: testosterona, asexuality and alloparenting. Anim. Behav. 59: 801-806.
12. Clutton-Brock, T. H. y P. H. Harvey. 1976. Evolutionary rules and primates societies, *In*: Bateson P. y R. A. Hinde (ed), Growing points. Ethology. Cambridge University Press, Cambridge, pp. 195-237.
13. Clutton-Brock, T. H. 1991. The evolution of parental care. Princeton Univ. Press, Princeton, NJ.
14. Cohen, B. J. 1981. Mammalian Models for Research on Aging. National Academy Press. Washington. pp. 587.
15. Dewsbury, D. A. 1985. Paternal behavior in rodents. Am. Zool. 25: 841-852.
16. Dixson, A. F. y L. George. 1982. Prolactin and parental behaviour in a male New World primate. Nature. 299: 551-553.
17. Elwood, R. W. 1979. Maternal and paternal behavior of the Mongolian gerbil: A correlational study. Behav. Neural. Biol. 25: 555-562.
18. Elwood, R. W. 1983. Paternal care in rodents, en: Paternal Care in Rodents (Elwood, R. W., ed), New York, Jonh Wiley, pp. 235-257.

19. Elwood, R. W. 1985. Inhibition of infanticide and onset of paternal care in male mice (*Mus musculus*). J. Comp. Psychol. 99: 457-467.
20. Elwood, R. W. y D. M. Broom. 1978. The influence of litter size and parental behavior on the development of Mongolian gerbil pups. Anim. Behav. 26: 438-454.
21. Elwood, R. W. y M. C. Ostermeyer. 1986. Discrimination between conspecific and allospecific infants by male gerbils and mice before and after experience of their own young. Dev. Psychobiol. 19: 327-334.
22. Frazier, R. M. C., C. B. Trainor, J. C. Cravens, K. T. Whitney y C. A. Marler. 2006. Paternal behavior influences development of aggression and vasopressin expression in male California mouse offspring. Horm. Behav. 50: 699-707.
23. Fleming, A. S., C. Corter, J. Stallings, M. Steiner. 2002. Testosterone and prolactin are associated with emotional responses to infants cries in new fathers. Horm. Behav. 42: 399-413.
24. González, F. M. M. y M. A. E. Sousa. 2004. Bases hormonales del instinto paternal. Rev. Int. Androl. 2 (2): 73-75.
25. Gubernick, D. J. 1988. Reproduction in the California mouse, *Peromyscus californicus*. J. Mammol. 69: 857-860.
26. Gubernick, D. J. y J. R. Alberts. 1987. The biparental care system of the California mouse, *Peromyscus californicus*. J. Comp. Psychol. 101: 169-177
27. Gubernick, D. J. y J. R. Albert. 1989. Postpartum maintenance of paternal behavior in the biparental California mouse, *Peromyscus californicus*. Anim. Behav. 34: 656-664.
28. Gubernick, D. J. y R. J. Nelson. 1989. Prolactin and paternal behavior in the biparental California mouse, *Peromyscus californicus*. Horm. Behav. 23: 203-210.

29. Gubernick, D. J., K. A. Schneider y L. A. Jeannotte. 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*. Behav. Ecol. Sociobiol. 34: 225-231.
30. Gubernick, D. J. y T. Teferi. 2000. Adaptive significance of male parental care in a monogamous mammal. Proc. R. Soc. London B. 267, 147-150.
31. Gubernick, D. J., J. T. Winslow, P. Jensen, L. A. Jeannotte y J. Bowen, 1995. Oxytocin changes in male over the reproductive cycle in the monogamous, biparental California mouse, *Peromyscus californicus*. Horm. Behav. 29: 59-73.
32. Gubernick, D. J., S. L. Wright. y R.E. Brown. 1993. The significance of father's presence for offspring survival in the monogamous California mouse, *Peromyscus californicus*. Anim. Behav. 46: 539-546.
33. Hume, J. M. y K. E. Wynne-Edwards. 2005. Castration reduces male testosterone, estradiol, and territorial aggression, but not paternal behavior in biparental dwarf hamsters (*Phodopus campbelli*). Horm. Behav. 48: 303-310.
34. Kleiman, D. G. y J. R. Malcolm. 1981. The evolution of male parental investment in mammals. In D. J. Gubernick y H. Klopfer (eds.), *Parental Care in Mammals*. Nueva York. Plenum Press. pp. 347-387.
35. Lonstein, J. S. y G. J. De Vries. 1999. Sex differences in the parental behavior of adult virgin prairie voles: independence from gonadal hormones and vasopressin. J. Neuroendocrinol. 11: 441-449.
36. Luis, J., A. Carmona, J. Delgado, F. A. Cervantes y R. Cárdenas. 2000. Parental behavior of the volcano mouse, *Neotomodon alstoni* (Rodentia: Muridae), in captivity. J. Mammol. 81: 600-605.

37. Marler, C. A., T. O. Oyegbile, J. Plavicki y B. C. Trainor. 2005. Response to Wingfield's commentary on "A continuing saga: The role of testosterone in aggression". Horm. Behav. 48: 246-248.
38. McCarthy, M. M. 1990. Oxytocin inhibits infanticide in female house mice (*Mus domesticus*). Horm. Behav. 24: 365-375.
39. Mitchel, G. D. 1968. Paternalistic behaviour in primates. Psychol. Bull. 7: 399-417.
40. Monaghan, E. P. y S. E. Glickman. 1992. Hormones and aggressive behavior. In J. B. Becker, S. M. Breedlove y D. Crews (eds.). Behav. endocrinol. Cambridge. MA: MIT Press. pp. 261-286.
41. Muller, M.N. y R. W. Wrangham. 2004. Dominance, aggression and testosterone in wild chimpanzees: a test of the 'challenge' hypothesis. Anim. Behav. 67, 113–123.
42. Oyegbile, T. O. y C. A. Marler. 2005. Winning fights elevates testosterone levels in California mice and enhances future ability to win fights. Horm. Behav. 48: 259-267.
43. Reburn, C. J. y K. E. Wynne-Edwards. 1999. Hormonal changes in males of naturally biparental and uniparental mammal. Horm. Behav. 35: 163-176.
44. Sakaguchi, K., M. Tanaka, T. Ohkubo, K. Doh-ura, T. Fujikawa, S. Sudo y K. Nakashima. 1996. Induction of brain prolactin receptor long-form mRNA expression and maternal behavior in pup contacted male rats: Promotion by prolactin administration and supresion by female contact. Neuroendocrinol. 63: 559-568.
45. Scheibler, E., R. Weinandy y R. Gattermann. 2004. Social categories in families of Mongolian gerbils. Physiol. Behav. 81: 455-464.
46. Schum, J. E. y K. E. Wynne-Edwards. 2005. Estradiol and progesterone in paternal and non-paternal hamsters (*Phodopus*) becoming fathers: conflict with hypothesized roles. Horm. Behav. 47: 410-418.

47. Storey, E. A. y C. J. Walsh. 1994. Are chemical cues are affective as pup contact for inducing paternal behavior in meadow voles? Behaviour. 131: 139-151.
48. Stribley, J. M. y C. S. Carter. 1999. Developmental exposure to vasopressin increases aggression in adult prairie voles. Proc. Nat. Acad. Sci. 96: 12601-12604.
49. Trainor, B. C. y C. A. Marler. 2001. Paternal behavior, agresión, and Testosterone in the California mouse, *Peromyscus californicus*. Horm. Behav. 40: 32-42.
50. Trainor, B. C. y C. A. Marler. 2002. Testosterone promotes paternal behaviour in a monogamous mammal via conversion to oestrogen. The royal society. pp. 823-829.
51. Wang, Z., C. F. Ferris y G. J. De Vries. 1994. Role of septal vasopressin innervation in parental behavior in prairie voles (*Microtus ochrogaster*). Proc. Nat. Acad. Sci. 91: 400-404.
52. Wang, Z. X., Y. Liu y T. R. Insel. 2000. Hypothalamic vasopressin gene expression increases in both males and females postpartum in a biparental rodent. J. Neuroendocrinol. 12: 11-120.
53. Waring, A. y T. Pepper. 1980. Parental behavior in Mongolian gerbils, *Meriones unguiculatus*. II. Parental interactions. Anim. Behav. 28: 331-340.
54. Williams, J. R., T. R. Insel, C. R. Harbaugh y C. S. Carter. 1993. Oxytocin administered centrally facilitates formation of a partner preference in female prairie voles (*Microtus ochrogaster*). J. Endocrinol. 6: 247-250.
55. Wingfield, J. C. 2005. A continuing saga: the role of testosterone in aggression, Horm. Behav. 48: 253-255.
56. Woodroffe, R. y A. Vincent. 1994. Mother's little helpers: patterns of male care in mammals. Trend. Biol. Ecol. 9: 294-297.

57. Wynne-Edwards, K. E. 2001. Hormonal changes in mammalian fathers. Horm. Behav. 40: 139-145.
58. Wynne-Edwards, K. E. y C. J. Reburn. 2000. Behavioral endocrinology of mammalian fatherhood. Trends. Ecol. Evol. 15: 464: 468.
59. Young, L. J. 1999. Oxytocin and vasopressin receptors and species typical social behaviors. Horm. Behav. 36: 212-221.
60. Ziegler, T. E. y C. T. Snowdon. 2000 Preparental hormone levels and parenting experience in male cotton-top tamarins, *Saguinus oedipus*. Horm. Behav. 38: 159-167.
61. Ziegler, T. E., F. H. Wegner y C. T. Snowdon. 1996. Hormonal responses to parental and non-parental conditions in male cotton-top tamarins, *Saguinus oedipus*, a New World primate. Horm. Behav. 30: 287-297.
62. Ziegler, T. E. y C. T. Snowdon. 1997. Role of prolactin in paternal care in a monogamous New World primate, *Saguinus oedipus*. Annals of the New York Academy of Sciences. 80: 599-601.