

MECANISMOS NEUROBIOLÓGICOS DE LA CONDUCTA PATERNA

NEUROBIOLOGICAL MECHANISMS OF PATERNAL BEHAVIOR

Gladys S. Martínez*

Fundación Universitaria Konrad Lorenz

RESUMEN

En muchas especies de mamíferos (incluyendo a los humanos) las tareas del cuidado de las crías, excepto la lactancia, son compartidas por el padre y la madre. Aunque se sabe bastante sobre los efectos de la conducta materna en el desarrollo de las crías, poco se sabe acerca de la contribución del padre en el desarrollo neural y de comportamiento de las mismas, ni sobre los cambios hormonales o mecanismos neurobiológicos que hacen posible el despliegue de la conducta paterna. El presente artículo presenta una revisión del estado actual de la investigación en esta área.

Palabras clave: conducta paterna, cuidado biparental, estradiol, testosterona, prolactina.

ABSTRACT

In many mammal species (including humans) both male and female engage in similar behaviors to protect and care for the offspring, with the exception of lactation. Although much is known about the effects of maternal behavior on pup development, very little is known about the contribution of the male on neural development and behavior of the offspring or about hormonal changes and neurobiological mechanisms that allow the male to display paternal behavior. This article reviews the status of research in these topics.

Key words: paternal behavior, biparental care, estradiol, testosterone, prolactin

* Correspondencia: Facultad de Psicología, Fundación Universitaria Konrad Lorenz. Carrera 9 Bis No. 62-43. Correo electrónico: gmartinez@fukl.edu

MECANISMOS NEUROBIOLÓGICOS DE LA CONDUCTA PATERNA

Investigaciones con humanos y primates no humanos sugieren efectos similares de la exposición a experiencias adversas durante la infancia (maltrato). Por varias décadas, estudios con roedores y primates no humanos han intentado develar los mecanismos neurobiológicos asociados a dichas experiencias. Sin embargo, la gran mayoría de los estudios han evaluado únicamente la conducta materna, dejando de lado la conducta paterna, a pesar de que algunos datos muestran que el maltrato es también perpetrado por el padre. Por ejemplo, estadísticas sobre el maltrato infantil en Estados Unidos señalan que en el 2005 un 40.4% de las víctimas de maltrato fueron maltratadas por la madre, un 18,3% por los padres y un 17.3% por ambos padres; se sugiere que la diferencia entre padre y madre puede deberse simplemente al hecho de que es la madre la que dedica mayor tiempo al cuidado de los niños (U.S. Department of Health and Human Services, 2005). Datos proporcionados por la Organización de las Naciones Unidas confirman la prevalencia del maltrato por línea materna y reconocen el maltrato por línea paterna (World Health Organization, 2005).

En muchas especies de mamíferos (incluyendo a los humanos) las tareas del cuidado de las crías, excepto la lactancia, son compartidas por el padre y la madre. Aunque se sabe bastante sobre los efectos de la conducta materna en el desarrollo de las crías, poco se sabe acerca de la contribución del padre en el desarrollo neural y de comportamiento de las mismas, ni sobre los cambios hormonales o mecanismos neurobiológicos que hacen posible el despliegue de la conducta paterna.

En primates, el padre se encarga también de cargar, proteger y compartir alimentos (Nunes, Fite, Patera & French, 2001). En especies biparentales tales como Jerbos (*Meriones unguiculatus*) (Piovanotti & Vieira, 2004), campañoles de pino (Lonstein & De Vries, 1999), hámsteres siberianos (*Phodopus sungorus*) (Wynne-Edwards & Lisk, 1989) y ratones californianos (Gubernick,

Sengelaub & Kurz, 1993) los padres emiten una variedad de conductas que promueven la supervivencia y el desarrollo de las crías y que incluyen entre otras: asistencia en el momento del nacimiento, recuperación de las crías y termorregulación (Brown, Murdoch, Murphy & Moger, 1995; Jones & Wynne-Edwards, 2000). Además de esto, la conducta del padre parece ser importante para el desarrollo del reconocimiento de objetos novedosos (Bredy, Lee, Meaney & Brown, 2004), el crecimiento físico (Wang & Novak, 1992) y el desarrollo de interacciones sociales (Vieira & Brown, 2003). En condiciones adversas, como por ejemplo cuando hembras lactantes son mantenidas en ambientes fríos y deben salir en busca de comida, el papel del padre es fundamental para la supervivencia de las crías (Wright & Brown, 2002; Wynne-Edwards & Lisk, 1989). Cuando por el contrario las condiciones de temperatura y disponibilidad de la comida son apropiadas, los datos no son tan claros e incluso pueden llegar a ser contradictorios. Algunos estudios por ejemplo, no han reportado cambios significativos en el crecimiento físico como efecto de la presencia del padre (Gubernick et al., 1993; Vieira & Brown, 2003) e incluso sugieren como más relevante la experiencia parental previa (Piovanotti & Vieira, 2004).

Además de este rol directo en el desarrollo de las crías el padre puede también ejercer una acción indirecta al modular la conducta materna: la participación del macho en el cuidado de las crías le permite a la hembra retirarse del nido para consumir agua y alimento y disminuir la hipertermia resultante del contacto físico con la camada, lo que proporciona a la madre mejores condiciones para la crianza (Walton & Wynne-Edwards, 1997; Wynne-Edwards, 1998).

Estudios con especies biparentales, han mostrado que crías bajo el cuidado de ambos padres son acicaladas y lamidas en mayor proporción que crías de camadas bajo el cuidado exclusivo de la madre, lo que promueve el desarrollo cognitivo de las crías y más específicamente, su habilidad para reconocer objetos novedosos y el desarrollo de su

sistema neuroendocrino (Bester-Meredith & Marler, 2001; Bester-Meredith, Young & Marler, 1999). En el ratón californiano, una especie biparental con altos niveles de agresión y conducta territorial, incrementos en los comportamientos paternos de recuperar y agarrar a las crías resultan en un incremento en la agresión territorial cuando las crías maduran (Frazier, Trainor, Cravens, Whitney & Marler, 2006) y en un incremento en la expresión de vasopresina (VP) en el núcleo del lecho de la estría terminal - BNST (Bester-Meredith & Marler, 2003); estos cambios en los comportamientos paternos aparentemente pueden ser transmitidos a la siguiente generación, un efecto integeneracional similar al observado en crías de madres que lamen y acicalan a sus crías en mayor proporción (Meaney, 2001): ratones expuestos a pocos episodios de recuperación por parte del padre exhiben una disminución en los comportamientos de recuperación de los cachorros cuando están criando sus propias camadas (Bester-Meredith & Marler, 2003).

Durante muchos años las investigaciones sobre la conducta parental han estado enfocadas principalmente al estudio de los factores hormonales, ambientales y de experiencia que regulan la conducta materna, y muy poco a los factores que regulan la conducta paterna. La conducta paterna parece ser iniciada y mantenida por factores distintos a los que inician y mantienen la conducta materna. Mientras que la conducta materna es influida por claves emitidas por las crías que activan una serie de neurotransmisores y hormonas que interactúan entre sí, incluyendo entre otros prolactina (PL), estradiol, progesterona, testosterona, oxitocina (OT), vasopresina y dopamina (DA) (Swain, Lorberbaum, Kose & Strathearn, 2007), la conducta paterna parece estar regulada por múltiples factores, incluyendo entre otros la estimulación por parte de la hembra durante el apareamiento, la cohabitación con una compañera preñada y estímulos emitidos por las crías (Brown et al., 1995).

Existe controversia sobre el papel de las hormonas en la conducta paterna y aunque algunos

estudios sugieren que la conducta parental del macho y de la hembra involucra mecanismos neuroendocrinos similares (Wynne-Edwards, 2001) la evidencia no es totalmente concluyente y de hecho obliga a pensar en explicaciones alternativas.

Una de las hormonas involucradas en la conducta materna mejor estudiadas es la prolactina. En hembras de mamíferos, hay un incremento en PL hacia el final del periodo de gestación, momento crucial en la producción de leche y en la reducción de la latencia en el inicio de la conducta maternal (Bridges & Ronsheim, 1990). Padres roedores muestran generalmente una disminución en los niveles de testosterona, un mecanismo que podría ser el responsable de la disminución en la conducta infanticida del macho (Brown et al., 1995), y un aumento en los niveles de PL después del parto, aumento asociado al incremento en la conducta paterna (Schradin, 2007). El aumento en los niveles de PL durante y después del parto ocurre en un gran número de mamíferos incluyendo primates del nuevo mundo (*Callicebus cupreus*, *Callithrix jacchus*, *Callimico goeldii* y *Saguinus oedipus*) (Mota & Sousa, 2000; Schradin, Reeder, Mendoza & Anzenberger, 2003; Ziegler, Wegner, Carlson, Lazaro-Perea & Snowdon, 2000; T. E. Ziegler, Wegner & Snowdon, 1996) y roedores como jerbos de Mongolia (Brown et al., 1995) y ratones californianos (Gubernick et al., 1993). En primates los niveles de prolactina están claramente asociados con la experiencia del padre: a mayor número de nacimientos, mayores niveles de PL (Ziegler, Washabaugh & Snowdon, 2004). En humanos, hombres que por primera vez son padres exhiben un incremento en los niveles de PL durante las últimas semanas de embarazo de su pareja y en respuesta al llanto de bebés y una corta disminución en los mismos cuando son sometidos a estímulos infantiles, disminución que desaparece en padres experimentados y en padres que informan sentirse preocupados por el llanto del bebé y manifiestan interés en calmarlos (Delahunty, McKay, Noseworthy & Storey, 2007; Fleming, Corter, Stallings & Steiner, 2002; Storey, Walsh, Quinton

& Wynne-Edwards, 2000). No obstante, estudios recientes con hámsteres biparentales (*Phodopus campbelli*) y marmosetas (*Callithrix jacchus*), parecen apuntar en otra dirección: inyecciones de agonistas de DA que reducen los niveles de PL en la periferia no alteran la conducta paterna (Almond, Brown & Keverne, 2006; Brooks, Vella & Wynne-Edwards, 2005).

Además de PL, algunos estudios con humanos sugieren la participación de estradiol en la regulación de la conducta paterna: los niveles de estradiol en hombres que pronto serán padres son mayores que en sujetos control y en padres primíparos aumentan después del nacimiento (Berg & Wynne-Edwards, 2001; Storey et al., 2000). Esta relación reportada en humanos no ha sido sin embargo confirmada en otras especies biparentales e incluso se han publicado datos contradictorios: ratones californianos biparentales y campañoles de pradera muestran una reducción en su conducta paterna como efecto de la reducción en los niveles de testosterona después de haber sido castrados (Trainor & Marler, 2001; Wang & De Vries, 1993) pero dicha alteración parece estar mediada por la aromatización de testosterona en estradiol (Trainor & Marler, 2002); por el contrario, hámsteres biparentales que actúan como parteras durante el nacimiento de sus camadas y son más responsivos a crías que son alejadas del nido exhiben altos niveles periféricos de estradiol pero dichos niveles se mantienen estables antes y después del nacimiento de las crías, lo que no ocurre con hámsteres no biparentales (Schum & Wynne-Edwards, 2005); adicionalmente, aunque haya una reducción en los niveles de estradiol (en la periferia o en el sistema nervioso central) como efecto de la castración (Hume & Wynne-Edwards, 2005) o por el uso de inhibidores del proceso de aromatización (Hume & Wynne-Edwards, 2006), no hay alteraciones en la conducta paterna y los padres siguen recuperando con mayor frecuencia a crías que son alejadas experimentalmente del nido, en comparación con hámsteres no biparentales (Hume & Wynne-Edwards, 2005).

Datos contradictorios también han sido reportados sobre el rol de la progesterona en la conducta paterna, aunque son relativamente pocos los estudios que han abordado este tema. Alteraciones experimentales en los niveles de progesterona como las presentes en ratones knockout (PRKO) o en ratones a los cuales se les han aplicado antagonistas que interfieren con receptores de progesterona, resultan en una disminución de la conducta infanticida y la agresión hacia los cachorros (Schneider et al., 2003). Sin embargo, en un estudio reciente con ratas, tratamiento con un antagonista de progesterona no tiene efectos significativos en la conducta paterna de los machos (Nephew, Lovelock & Bridges, 2008). Estudios sobre el rol de progesterona en especies biparentales son aún escasos: en padres de ratones californianos los niveles de progesterona son inferiores a los niveles en aquéllos que no son padres pero en hámsteres biparentales aunque hay un leve incremento antes del nacimiento que no se da en la especie no parental, los niveles no difieren en machos sexualmente ingenuos (Schum & Wynne-Edwards, 2005).

Además del posible efecto de esteroides en la conducta paterna, péptidos como VP y OT también involucrados en la regulación de los lazos entre parejas, pueden ser importantes. Reportes iniciales en ratones californianos machos mostraron cambios en los niveles de oxitocina a lo largo del ciclo reproductivo reduciéndose antes del parto y permaneciendo bajos en el período posparto, pero no hallaron diferencias en los niveles cuando compararon especies biparentales y especies no parentales, lo que sugeriría que OT no es importante para el inicio de la conducta paterna (Gubernick, Winslow, Jensen, Jeanotte & Bowen, 1995). Este parece ser también el caso en campañoles de pradera: aunque en las hembras hay un incremento en la concentración de OT en el hipotálamo después del nacimiento de las crías, lo mismo no ocurre en los machos (Wang, Liu, Young & Insel, 2000).

A diferencia de OT, vasopresina parece estar involucrada en la regulación de la conducta paterna, por lo menos en algunas especies. Comparaciones en la distribución de neuronas, fibras y receptores de vasopresina entre ratones californianos (biparentales) y ratones de pies blancos (*Peromyscus leucopus* – no parentales) mostraron diferencias que pueden estar asociadas a la conducta paterna: la especie biparental tiene una mayor inmunoreactividad en el BNST y en el septum lateral y una mayor densidad de receptores en el septum lateral (Bester-Meredith et al., 1999). Igualmente, en camañoles de pradera la expresión de vasopresina aumenta después del parto, lo que no ocurre con su contraparte no parental (Wang et al., 2000)

Además de los cambios hormonales antes mencionados, el comportamiento materno involucra correlatos neuroanatómicos claramente definidos: lesiones del área preóptica medial (APM) están asociadas a alteraciones en el inicio y mantenimiento de la conducta materna (Numan, 1974; Numan, Rosenblatt & Komisaruk, 1977; Swain et al., 2007) e implantes de estradiol y prolactina en esta área estimulan el comportamiento materno (Bridges, Numan, Ronsheim, Mann, & Lupini, 1990; Numan et al., 1977). El interrogante sobre los mecanismos neurales asociados a la conducta paterna aún persiste, pero hay algunos estudios que sugieren semejanzas en los correlatos neurales de la conducta paterna y materna. Estudios con ratones californianos mostraron diferencias en el tamaño del APM de hembras y machos, pero dichas diferencias desaparecieron cuando unos y otros se volvieron padres (Gubernick et al., 1993); adicionalmente, lesiones en esta área y en la amígdala basolateral (otra región tradicionalmente vinculada a la conducta materna) producen latencias mayores en el despliegue de la conducta paterna y alteraciones en sus conductas de oler, lamer y acicalar a las crías (Lee & Brown, 2002, 2007).

En resumen, aunque se ha sugerido la existencia de mecanismos neuroendocrinos similares para la regulación de la conducta parental en hembras

y machos, la evidencia disponible sobre la conducta paterna es aún escasa y en la mayoría de los casos contradictoria. Aunque algunos autores rechazan ya de plano esta suposición (Wynne-Edwards & Timonin, 2007), es necesario todavía describir más en detalle la conducta paternal en las diferentes especies biparentales y su relación con cambios hormonales y neurales.

REFERENCIAS

- Almond, R. E. A., Brown, G. R. & Keverne, E. B. (2006). Suppression of prolactin does not reduce infant care by parentally experienced male common marmosets (*Callithrix jacchus*). *Hormones and Behavior*, 49(5), 673-680.
- Berg, S. J. & Wynne-Edwards, K. E. (2001). Changes in testosterone, cortisol, and estradiol levels in men becoming fathers. *Mayo Clinic Proceedings*, 76(6), 582-592.
- Bester-Meredith, J. K. & Marler, C. A. (2001). Vasopressin and aggression in cross-fostered California mice (*Peromyscus californicus*) and white-footed mice (*Peromyscus leucopus*). *Hormones and Behavior*, 40(1), 51-64.
- Bester-Meredith, J. K. & Marler, C. A. (2003). Vasopressin and the transmission of paternal behavior across generations in mated, cross-fostered *Peromyscus* mice. *Behavioral Neuroscience*, 117(3), 455-463.
- Bester-Meredith, J. K., Young, L. J. & Marler, C. A. (1999). Species differences in paternal behavior and aggression in *peromyscus* and their associations with vasopressin immunoreactivity and receptors. *Hormones and Behavior*, 36(1), 25-38.
- Bredy, T. W., Lee, A. W., Meaney, M. J. & Brown, R. E. (2004). Effect of neonatal handling and paternal care on offspring cognitive development in the monogamous California mouse (*Peromyscus californicus*). *Hormones and Behavior*, 46(1), 30-38.
- Bridges, R. S., Numan, M., Ronsheim, P. M., Mann, P. E. & Lupini, C. E. (1990). Central prolactin infusions stimulate maternal behavior in steroid-treated, nulliparous female rats. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 87(20), 8003-8007.
- Bridges, R. S. & Ronsheim, P. M. (1990). Prolactin (PRL) regulation of maternal behavior in rats: bromocriptine treatment delays and PRL promotes the rapid onset of behavior. *Endocrinology*, 126(2), 837-848.
- Brooks, P. L., Vella, E. T. & Wynne-Edwards, K. E. (2005). Dopamine agonist treatment before and after the birth reduces prolactin concentration but does not impair paternal responsiveness in Djungarian hamsters, *Phodopus campbelli*. *Hormones and Behavior*, 47(3), 358-366.
- Brown, R. E., Murdoch, T., Murphy, P. R. & Moger, W. H. (1995). Hormonal responses of male gerbils to stimuli from their mate and pups. *Hormones and Behavior*, 29(4), 474-491.

- Delahunty, K. M., McKay, D. W., Noseworthy, D. E. & Storey, A. E. (2007). Prolactin responses to infant cues in men and women: Effects of parental experience and recent infant contact. *Hormones and Behavior*, 51(2), 213-220.
- Fleming, A. S., Corter, C., Stallings, J. & Steiner, M. (2002). Testosterone and prolactin are associated with emotional responses to infant cries in new fathers. *Hormones and Behavior*, 42(4), 399-413.
- Frazier, C. R., Trainor, B. C., Cravens, C. J., Whitney, T. K. & Marler, C. A. (2006). Paternal behavior influences development of aggression and vasopressin expression in male California mouse offspring. *Hormones and Behavior*, 50(5), 699-707.
- Gubernick, D. J., Sengelaub, D. R. & Kurz, E. M. (1993). A neuroanatomical correlate of paternal and maternal behavior in the biparental California mouse (*Peromyscus californicus*). *Behavioral Neuroscience*, 107(1), 194-201.
- Gubernick, D. J., Winslow, J. T., Jensen, P., Jeanotte, L. & Bowen, J. (1995). Oxytocin changes in males over the reproductive cycle in the monogamous, biparental California mouse, *Peromyscus californicus*. *Hormones and Behavior*, 29(1), 59-73.
- Hume, J. M. & 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(3), 303-310.
- Hume, J. M. & Wynne-Edwards, K. E. (2006). Paternal responsiveness in biparental dwarf hamsters (*Phodopus campbelli*) does not require estradiol. *Hormones and Behavior*, 49(4), 538-544.
- Jones, J. S. & Wynne-Edwards, K. E. (2000). Paternal hamsters mechanically assist the delivery, consume amniotic fluid and placenta, remove fetal membranes, and provide parental care during the birth process. *Hormones and Behavior*, 37(2), 116-125.
- Lee, A. W. & Brown, R. E. (2002). Medial preoptic lesions disrupt parental behavior in both male and female California mice (*Peromyscus californicus*). *Behavioral Neuroscience*, 116(6), 968-975.
- Lee, A. W. & Brown, R. E. (2007). Comparison of medial preoptic, amygdala, and nucleus accumbens lesions on parental behavior in California mice (*Peromyscus californicus*). *Physiology & Behavior*, 92(4), 617-628.
- Liu, D., Diorio, J., Day, J. C., Francis, D. D. & Meaney, M. J. (2000). Maternal care, hippocampal synaptogenesis and cognitive development in rats. *Nature Neuroscience*, 3(8), 799-806.
- Lonstein, J. S. & De Vries, G. J. (1999). Comparison of the parental behavior of pair-bonded female and male prairie voles (*Microtus ochrogaster*). *Physiology & Behavior*, 66(1), 33-40.
- Meaney, M. J. (2001). Maternal care, gene expression, and the transmission of individual differences in stress reactivity across generations. *Annual review of neuroscience*, 24, 1161-1192.
- Mota, M. T. & Sousa, M. B. (2000). Prolactin levels of fathers and helpers related to alloparental care in common marmosets, *Callithrix jacchus*. *Folia Primatologica*, 71(1-2), 22-26.
- Nephew, B. C., Lovelock, D. F. & Bridges, R. S. (2008). The progesterone receptor and parental behavior in juvenile rats. *Developmental Psychobiology*, 50(6), 535-541.
- Numan, M. (1974). Medial preoptic area and maternal behavior in the female rat. *Journal of Comparative and Physiological Psychology*, 87(4), 746-759.
- Numan, M., Rosenblatt, J. S. & Komisaruk, B. R. (1977). Medial preoptic area and onset of maternal behavior in the rat. *Journal of Comparative and Physiological Psychology*, 91(1), 146-164.
- Nunes, S., Fite, J. E., Patera, K. J. & French, J. A. (2001). Interactions among paternal behavior, steroid hormones, and parental experience in male marmosets (*Callithrix kuhlii*). *Hormones and Behavior*, 39(1), 70-82.
- Piovanotti, M. R. & Vieira, M. L. (2004). Presence of the father and parental experience have differentiated effects on pup development in Mongolian gerbils (*Meriones unguiculatus*). *Behavioural Processes*, 66(2), 107-117.
- Schneider, J. S., Stone, M. K., Wynne-Edwards, K. E., Horton, T. H., Lydon, J., O'Malley, B., et al. (2003). Progesterone receptors mediate male aggression toward infants. *Proceedings of the American Philosophical Society*, 100(5), 2951-2956.
- Schradin, C. (2007). Comments to K.E. Wynne-Edwards and M.E. Timonin 2007. Paternal care in rodents: Weakening support of hormonal regulation of the transition to behavioral fatherhood in rodent animal models of biparental care. *Horm & Behav* 52: 114-121. *Hormones and Behavior*, 52(5), 557-559; author reply 560.
- Schradin, C., Reeder, D. M., Mendoza, S. P. & Anzenberger, G. (2003). Prolactin and paternal care: comparison of three species of monogamous new world monkeys (*Callicebus cupreus*, *Callithrix jacchus*, and *Callimico goeldii*). *Journal of Comparative Psychology*, 117(2), 166-175.
- Schum, J. E. & Wynne-Edwards, K. E. (2005). Estradiol and progesterone in paternal and non-paternal hamsters (*Phodopus*) becoming fathers: conflict with hypothesized roles. *Hormones and Behavior*, 47(4), 410-418.
- Storey, A. E., Walsh, C. J., Quinton, R. L. & Wynne-Edwards, K. E. (2000). Hormonal correlates of paternal responsiveness in new and expectant fathers. *Evolution and Human Behavior*, 21(2), 79-95.
- Swain, J. E., Lorberbaum, J. P., Kose, S. & Strathearn, L. (2007). Brain basis of early parent-infant interactions: psychology, physiology, and in vivo functional neuroimaging studies. *Journal of Child Psychology and Psychiatry*, 48(3-4), 262-287.
- Trainor, B. C. & Marler, C. A. (2001). Testosterone, paternal behavior, and aggression in the monogamous California mouse (*Peromyscus californicus*). *Hormones and Behavior*, 40(1), 32-42.
- Trainor, B. C. & Marler, C. A. (2002). Testosterone promotes paternal behaviour in a monogamous mammal via conversion to oestrogen. *Proceedings of the Royal Society of London Series B-Biological Sciences*, 269(1493), 823-829.
- U.S. Department of Health and Human Services. (2005). *Child Maltreatment: children and Families*. Washington, DC: U.S. Department of Health and Human Services.

- Vieira, M. L. & Brown, R. E. (2003). Effects of the presence of the father on pup development in California mice (*Peromyscus californicus*). *Developmental Psychobiology*, 42(3), 246-251.
- Walton, J. M. & Wynne-Edwards, K. E. (1997). Paternal care reduces maternal hyperthermia in Djungarian hamsters (*Phodopus campbelli*). *Physiology & Behavior*, 63(1), 41-47.
- Wang, Z. X. & De Vries, G. J. (1993). Testosterone effects on paternal behavior and vasopressin immunoreactive projections in prairie voles (*Microtus ochrogaster*). *Brain Research*, 631(1), 156-160.
- Wang, Z. X., Liu, Y., Young, L. J. & Insel, T. R. (2000). Hypothalamic vasopressin gene expression increases in both males and females postpartum in a biparental rodent. *Journal of Neuroendocrinology*, 12(2), 111-120.
- Wang, Z. X. & Novak, M. A. (1992). Influence of the Social-Environment on Parental Behavior and Pup Development of Meadow Voles (*Microtus-Pennsylvanicus*) and Prairie Voles (*Microtus-Ochrogaster*). *Journal of Comparative Psychology*, 106(2), 163-171.
- World Health Organization. (2005). *Child maltreatment and alcohol fact sheet*. Geneva-Suisse: World Health Organization..
- Wright, S. L. & Brown, R. E. (2002). The importance of paternal care on pup survival and pup growth in *Peromyscus californicus* when required to work for food. *Behavioural Processes*, 60(1), 41-52.
- Wynne-Edwards, K. E. (1998). Evolution of parental care in *Phodopus*: Conflict between adaptations for survival and adaptations for rapid reproduction. *American Zoologist*, 38(1), 238-250.
- Wynne-Edwards, K. E. (2001). Hormonal changes in mammalian fathers. *Hormones and Behavior*, 40(2), 139-145.
- Wynne-Edwards, K. E. & Lisk, R. D. (1989). Differential effects of paternal presence on pup survival in two species of dwarf hamster (*Phodopus sungorus* and *Phodopus campbelli*). *Physiology & Behavior*, 45(3), 465-469.
- Wynne-Edwards, K. E. & Timonin, M. E. (2007). Paternal care in rodents: Weakening support for hormonal regulation of the transition to behavioral fatherhood in rodent animal models of biparental care. *Hormones and Behavior*, 52(1), 114-121.
- Ziegler, T. E., Washabaugh, K. F. & Snowdon, C. T. (2004). Responsiveness of expectant male cotton-top tamarins, *Saguinus oedipus*, to mate's pregnancy. *Hormones and Behavior*, 45(2), 84-92.
- Ziegler, T. E., Wegner, F. H., Carlson, A. A., Lazaro-Perea, C. & Snowdon, C. T. (2000). Prolactin levels during the periparturitional period in the biparental cotton-top tamarin (*Saguinus oedipus*): interactions with gender, androgen levels, and parenting. *Hormones and Behavior*, 38(2), 111-122.
- Ziegler, T. E., Wegner, F. H. & Snowdon, C. T. (1996). Hormonal responses to parental and nonparental conditions in male cotton-top tamarins, *Saguinus oedipus*, a New World primate. *Hormones and Behavior*, 30(3), 287-297.

Fecha de envío: 15 de marzo de 2009

Fecha de aceptación: 30 de abril de 2009