

## El Comportamiento Maternal en *Rattus norvegicus* y su Inducción en Hembras Vírgenes: Una Revisión

ANNABEL FERREIRA, DANIELLA AGRATI, NATALIA URIARTE Y MARIANA PEREIRA

*Universidad de la República, Montevideo, Uruguay*

El comportamiento maternal asegura la reproducción y continuidad de la vida, es básicamente instintivo y muy generalizado en el reino animal. Todos los mamíferos lo exhiben, durante tiempos variables, para alimentar y proteger a sus crías. Su estudio es importante, entre otros motivos, para determinar los mecanismos por los cuales factores neuroendócrinos, etológicos y ambientales se interrelacionan. Esta revisión describe el comportamiento exhibido por la rata durante la maternidad y cómo, a través del contacto con la cría, aumenta la ingestión de alimentos, se vuelve significativamente más agresiva frente a individuos intrusos de la misma especie y muestra menos temor y ansiedad ante estímulos aversivos, que en otros períodos de su ciclo reproductivo. También se describe el procedimiento llamado "sensibilización", que se emplea para inducir comportamiento maternal en animales vírgenes. Se presentan algunos resultados de investigaciones propias y se plantean conclusiones generales.

*Descriptores: Comportamiento maternal. Sensibilización. Rattus norvegicus.*

**Maternal behaviour in *Rattus norvegicus* and its induction in virgin rats: a review.** The maternal behaviour assures the reproduction and continuity of life, by the successful early development of the pups. Being basically instinctive and very generalised in the animal kingdom, it is exhibited by all mammals, during variable times, to feed and to protect their pups. Among other reasons, its study is important, to determine the mechanisms by which neuroendocrine, ethological and environmental factors interrelate. The present review describes, the behaviour exhibited by the female rat during maternity and how, through contact with the pups, the ingestion of food and the aggressiveness against conspecific intruders increase significantly, whereas less fear and anxiety facing aversive stimuli are shown compared with other periods of the reproductive cycle. We also describe the so-called procedure of "sensitisation" used to induce maternal behaviour in virgin animals. Some results of our own investigations are summarised and also general conclusions are presented.

*Index terms: Maternal Behaviour. Sensitisation. Rattus norvegicus.*

### Comportamiento maternal

Durante la lactancia se observan cambios en la conducta de los mamíferos orientados a adecuar a la hembra para cumplir con éxito su función reproductiva y a garantizar la supervivencia de sus crías. En la especie *Rattus norvegicus*, estos cambios incluyen actividades de contacto directo con las crías (acarreo, postura de amamantamiento y lamido) y conductas no interactivas (construcción del nido, aumento de

la ingesta, agresión maternal, disminución del miedo y de la ansiedad).

El comportamiento maternal consiste en un conjunto de conductas motoras activas o apetitivas (acarreo, lamido y construcción de nido) y pasivas o consumatorias (amamantamiento). Las primeras dependen de la estimulación del nervio trigémino a través del contacto de la región perioral con las crías

---

Annabel Ferreira, Sección Fisiología. Facultad de Ciencias. Universidad de la República. Iguá 4225, CP 11400. Montevideo, Uruguay. Email: anna@fcien.edu.uy.

---

Agradecemos a Mariana Meerhoff y a Pilar Uriarte por los comentarios críticos al manuscrito. Este trabajo fue parcialmente financiada por CSIC, PEDECIBA, Fondo Nacional de Investigadores y Facultad de Ciencias.

(Stern, 1990). Mediante estas conductas la madre reúnen y mantiene limpia a la camada en el nido. Las crías inducen la inmovilidad de la madre y la adopción de la postura de amamantamiento a través de la estimulación de la región ventral (Stern, 1991).

Las crías de esta especie son altriciales. Durante los primeros días de vida están desprovistas de pelo, carecen de mecanismos de control de la temperatura corporal, son prácticamente inmóviles e incapaces de ver y oír (Fleming & Rosenblatt, 1974a; Rosenblatt, 1983), por lo que dependen totalmente de la madre para su supervivencia.

El comportamiento maternal en la rata no es selectivo; es decir, la madre dedica los mismos cuidados a crías propias como a crías ajenas (Rosenblatt & Lehrman, 1963). Esto no implica que la hembra sea incapaz de reconocer a sus crías puesto que puede discriminarlas basándose en señales olfatorias (Beach & Jaynes, 1956).

El desarrollo de este comportamiento está asociado a cambios hormonales que ocurren en la gestación y el parto (Rosenblatt, 1975). La disminución de la progesterona y el aumento del estradiol son importantes para el rápido establecimiento de este comportamiento (Rosenblatt, 1975). La interrupción prematura de la gestación, por medio de histerectomía, activa estos procesos hormonales desencadenando el comportamiento maternal (Bridges, Rosenblatt, & Feder, 1978; Slotnick, Carpenter, & Fusco, 1973). Una tercera hormona, la oxitocina, es también crucial para su desarrollo. Lesiones en el núcleo paraventricular del hipotálamo, que participa en la síntesis y liberación de oxitocina (Olazábal & Ferreira, 1997) o la administración de antagonistas de oxitocina (Van Leengoed, Kerber, & Swanson, 1987), eliminan varios componentes de este comportamiento.

Una vez establecido, el mantenimiento del comportamiento maternal depende fundamentalmente de la estimulación brindada por las crías (Rosenblatt, 1975). Los principales estímulos sensoriales implicados en su mantenimiento incluyen la estimulación de la región perioral, la somatosensorial provenien-

te de la parte ventral del tórax, que las crías estimulan durante el amamantamiento (Stern, 1990, 1991), y la olfativa (Fleming & Rosenblatt, 1974b, 1974c; Saito, Kamata, Nakamura, & Inaba, 1988).

Factores intrínsecos a las crías influyen en el comportamiento maternal de las hembras postparturientas. Por ejemplo, las madres lamen la zona anogenital de los machos con mayor frecuencia que la de las hembras (Alleva, Caprioli, & Laviola, 1989; Moore & Morelli, 1979). Crías hipertérmicas, frías o poco móviles son incapaces de provocar en las madres posturas de amamantamiento (Grotta, 1973; Stern & Lonstein, 1996). Las condiciones de alojamiento son también factores que alteran las respuestas maternas. Cajas demasiado pequeñas y temperatura ambientales elevadas impiden la adopción de la postura de amamantamiento (Jans & León, 1983a, 1983b; Stern & Lonstein, 1996).

### **Aumento de la ingesta**

Conjuntamente con el despliegue de respuestas maternas, las hembras aumentan considerablemente su ingestión de alimentos (Fleming, 1976a, 1976b; Litchenberg & Trier, 1974; Ota & Yokoyama, 1967). Esta hiperfagia compensa el gasto de energía propio de la lactancia. Se sabe que mecanismos endócrinos, autónomos y centrales interactúan en el control de la ingestión de alimentos (Bray & York, 1979; Friedman & Stricker, 1976; Grijalva & Lindholm, 1982; Grossman, 1984; Hoebel & Leibowitz, 1981). El estímulo de succión, puede, por ejemplo, suprimir la liberación de estrógenos del ovario (Fleming, 1976a, 1976b), provocar la secreción de insulina (Uvnäs-Moberg, 1983) y estimular la actividad vagal, promoviendo la liberación de varias hormonas gastrointestinales que producen el aumento en la ingestión de alimentos (Uvnäs-Moberg, 1983). Por último, la estimulación de los pezones aumenta el apetito, ejerciendo una acción directa sobre el sistema nervioso central (Cotes & Cross, 1954). En este sentido, es interesante señalar que el núcleo paraventricular del hipotálamo, además de ser importante para la liberación de oxitocina, participa directamente en el control

de la ingestión de alimentos (Aravich & Scalafani, 1983; Leibowitz, Hammer, & Chang, 1981). Es posible que el estímulo de succión no sólo modifique la actividad de este núcleo, facilitando la eyección láctea, sino que también induzca el aumento de la ingesta.

### **Agresión maternal**

Las madres también exhiben cambios en su comportamiento ofensivo. Pasivas y sumisas ante intrusos durante otros períodos de su ciclo reproductivo, se vuelven muy agresivas luego del parto (Ostermeyer, 1983). El comportamiento agonístico de las hembras lactantes frente a individuos extraños fue denominado por Moyer (1968) "agresión maternal". Este comportamiento consiste en una serie estereotipada de patrones de lucha (ataque, mordedura, postura lateral, boxeo y patada) que aparecen rápidamente cuando están en presencia tanto de hembras como de machos de la misma especie (Olivier & Mos, 1986; Ostermeyer, 1983).

La mayor parte de las investigaciones sobre agresión maternal se ha realizado colocando un animal intruso (generalmente un macho) en la jaula de una hembra con sus crías (Moyer, 1968; Svare, 1981). En esa situación el macho intruso, que es generalmente más agresivo que la hembra, no sólo se muestra pasivo sino que adopta a menudo una postura de sumisión como forma de reducir la agresión materna (Moyer, 1968). Asistimos entonces a la inversión de los comportamientos habitualmente exhibidos por machos y hembras de esta especie.

Los cambios hormonales que ocurren al final de la gestación y durante el parto son importantes para el desencadenamiento de la agresión maternal, aunque su mantenimiento depende exclusivamente de la estimulación brindada por las crías (Mayer, Ahdieh, & Rosenblatt, 1990; Mayer & Rosenblatt, 1987). La separación de las crías provoca una declinación gradual de la agresión maternal (Ferreira & Hansen, 1986; Gandelman, 1972).

La succión es una de las principales fuentes de estimulación que reciben las madres. El papel de la oxitocina (liberada por el estímulo de la succión) en el control de la agresión, es controvertido. Algunas investigaciones mostraron que lesiones electrolíticas del núcleo paraventricular del hipotálamo (Consiglio & Lucion, 1996) o del núcleo peripeduncular del mesoencéfalo (Hansen & Ferreira, 1986), que forman parte de las llamadas "vías ascendentes de liberación de oxitocina" (Tindal, 1974), disminuyen la agresión. En otros estudios, sin embargo, se encontró un aumento de la misma luego de lesiones químicas en el núcleo paraventricular, que no afectaron la eyección láctea (Giovenardi, Padoin, Cadore, & Lucion, 1998). La insensibilización de la región ventral de las madres, mediante anestesia, reduce el comportamiento agresivo. Esto indicaría que la estimulación ventral brindada por las crías, independientemente de que haya o no succión, es un estímulo importante para el mantenimiento de la agresión maternal (Mayer et al., 1987; Mayer & Rosenblatt, 1987; Stern & Kolunje, 1993).

Por otra parte, los estímulos olfativos provenientes de las crías son importantes para el desencadenamiento de la agresión (Ferreira & Hansen, 1986). La anosmia de las madres, provocada por la remoción del neuroepitelio olfatorio, elimina totalmente la agresión maternal (Ferreira, Dahlöf, & Hansen, 1987). La agresión es selectiva, la madre no ataca a las crías ni a los individuos con quienes convive sino solamente a extraños (Alberts & Galef, 1973). Lesiones en el tálamo mediodorsal y en la corteza insular prefrontal, áreas cerebrales que participan en la discriminación de estímulos olfativos (Eichenbaum, Shedlack, & Eckman, 1980), también eliminan totalmente la agresión maternal (Ferreira et al., 1987). Algunas investigaciones, sin embargo, cuestionan la influencia de los estímulos olfativos para el desarrollo de la agresión. Así, la anosmia, provocada mediante infusiones de sulfato de zinc, no disminuye la agresión maternal en el día 3 posparto, aunque la reduce ligeramente en los días 8 y 12 de lactancia (Mayer & Rosenblatt, 1993). Es probable que los factores hormonales sean importantes al comienzo de

la lactancia, mientras que los estímulos olfativos adquieren mayor relevancia a medida que transcurre la lactancia (Mayer & Rosenblatt, 1993).

Muchos investigadores han especulado acerca de las funciones que cumple la agresión maternal. La más obvia es la protección y defensa de las crías. Se ha constatado que la agresión maternal es alta en los primeros días luego del parto y declina hacia el fin de la segunda semana de lactancia (Gandelman, 1972). Esta disminución paulatina de la agresión maternal acompaña la menor probabilidad de que las crías sean canibalizadas por machos intrusos, puesto que se sabe que las crías pequeñas (de 1 a 3 días de vida) son víctimas frecuentes de ataques mientras que las mayores (entre 10 y 12 días) no son prácticamente atacadas (Paul & Kupferschmidt, 1975). En esta especie es común que los machos canibalicen a las crías (Gandelman & Vom Saal, 1975) y se ha observado que las madres atacan con mayor frecuencia a machos que a hembras (Svare & Gandelman, 1973).

También se ha sugerido que se trataría, en realidad, de un tipo de agresión territorial en defensa del nido (Mayer & Rosenblatt, 1984). En este sentido, se ha observado que la agresión disminuye cuando las madres son trasladadas a jaulas nuevas (Mayer, Freeman, & Rosenblatt, 1979). La agresión maternal podría, además, estar vinculada a la regulación de la organización social o a la dinámica poblacional. Al nacer las crías, la colonia necesita un territorio mayor y la madre contribuye a ampliarlo alejando a otros miembros adultos de la colonia mediante su comportamiento agresivo (Svare, 1977).

### **Disminución del miedo**

La respuesta de miedo predominante en los roedores es una parálisis momentánea ("freezing") (Archer, 1973; Fanselow, 1984). Esta conducta es fácil de provocar experimentalmente, por ejemplo mediante un estímulo inesperado y fuerte (Hansen & Hård, 1980). En las madres, la duración de la inmovilidad, causada por un repentino estímulo auditivo, es marcadamente menor que en las hembras

vírgenes, lo que parece indicar que tienen menos temor ante lo inesperado o novedoso (Hård & Hansen, 1985).

Esta disminución del miedo también depende de la presencia de las crías (Hård & Hansen, 1985). Sin embargo, no se han establecido aún cuáles estímulos de las crías son determinantes para la reducción del miedo. La succión no parece serlo puesto que lesiones en el núcleo peripeduncular no tienen ningún efecto sobre las reducidas reacciones de inmovilidad de las madres (Hansen & Ferreira, 1986). Tampoco los estímulos olfatorios de las crías jugarían un papel importante, puesto que lesiones del bulbo olfatorio, del núcleo mediodorsal talámico y de la corteza insular prefrontal (estructuras del sistema olfativo relacionadas con el procesamiento de la información olfativa), no afectan la disminución del temor de hembras lactantes (Ferreira et al., 1987).

### **Reducción de la ansiedad**

Durante la lactancia las hembras exhiben menos ansiedad en varios modelos conductuales, que en cualquier otra fase del ciclo reproductivo. En modelos de conflicto, como la prueba de bebida con castigo ("punished drinking test") o la de ingestión de alimentos en un ambiente nuevo ("food intake in a novel arena"), se observó que las madres beben y comen significativamente más que las vírgenes, a pesar del castigo y del entorno novedoso (Ferreira, Hansen, Nielsen, Archer, & Minor, 1989). La presencia de las crías, en estos modelos, potencia la ansiólisis exhibida por las madres (Ferreira et al., 1989).

En otro modelo de ansiedad, el laberinto elevado en cruz ("elevated plus maze"), también se observó que las madres exhiben menos ansiedad que las vírgenes, tanto en el tiempo de permanencia como en el número de salidas a los brazos abiertos (Ferreira, et al., 2001, en revisión; Kellog & Barrett, 1999; Lonstein, Simmons & Stern, 1998).

### **Áreas del sistema nervioso central que controlan el comportamiento maternal de la rata**

De acuerdo a los exhaustivos estudios de Numan y sus colaboradores (1980, 1985a, 1985b, 1994), el área preóptica medial (APOM) del hipotálamo es la región cerebral central en el control del comportamiento maternal. Lesiones electrolíticas bilaterales en el APOM suprimen todos los componentes de este comportamiento (Numan, Corodimas, & Factor, 1985a).

El APOM, que recibe aferencias olfativas a través del bulbo olfatorio y del órgano vomeronasal (Fleming, Vaccarino, Tambosso, & Chee, 1979), influencias hormonales, a través de neuronas que captan estrógenos (Pfaff & Keiner, 1973; Rainbow, Parsons, MacLusky, & McEwen, 1982), de la temperatura, a través de neuronas termosensibles (Boulant, 1980), gustativas, a través de la estría terminal (Norgren, 1976, 1985) y de la succión, a través de varios núcleos hipotalámicos y mesoencefálicos (Tindal, 1974), regula y organiza esas aferencias y coordina las respuestas motoras relevantes para la ejecución del comportamiento maternal.

Desde el APOM parten proyecciones al área preóptica lateral, a la amígdala, al área tegmental ventral en el mesoencefalo, al núcleo accumbens y al tubérculo olfatorio (Numan, 1994). Estos dos últimos núcleos, conocidos con el nombre común de estriado ventral (Numan, 1994), proyectan hacia el pallidum ventral y hacia estructuras motoras del tronco encefálico (Haber, Groenewegen, Grove, & Nauta, 1985; Mogenson, Swanson, & Wu, 1983), controlando de esta forma la ejecución de determinados patrones de comportamiento. Investigaciones más recientes demostraron la importancia de la habénula lateral, que recibe directa o indirectamente proyecciones de neuronas receptoras de estrógenos del APOM, en el desencadenamiento del comportamiento maternal de hembras lactantes (Matthews-Felton, Corodimas, Rosenblatt, & Morrell, 1995).

### **Proceso de sensibilización: un modelo para el estudio del comportamiento maternal**

Wiesner y Sherd (1933) fueron quienes primero observaron el desarrollo de comportamiento maternal en hembras vírgenes que permanecían en estrecho contacto con crías. A partir de ese hallazgo, se desarrolló un modelo experimental denominado "concaveation" o sensibilización, muy útil para estudiar los mecanismos neurofisiológicos responsables del comportamiento maternal en animales que carecen del cuadro endócrino asociado a la gestación, el parto y la lactancia.

Como veremos a continuación, independientemente del estado hormonal, del género, de la edad o de la experiencia sexual previa, la rata es capaz de desarrollar comportamiento maternal si se la somete a un contacto continuo con crías neonatas (Cosnier, 1963; Fleming & Rosenblatt, 1974a; Noirot, 1972; Rosenblatt, 1967; Rosenblatt, & Lehrman, 1963). La actividad ovárica no parece influir en el desarrollo de este comportamiento ya que se puede sensibilizar a hembras ovariectomizadas e hysterectomizadas y también a machos (Izquierdo, Collado, Segovia, Guillamón, & Del Cerro, 1992; Jakubowski & Terkel, 1980; Leblond & Nelson, 1937; Le Roy & Krehbiel, 1978; McQueen-Williams, 1935; Moltz, Lubin, León, & Numan, 1970; Saito, 1986a, 1986b; Stern, 1983). El efecto de otras hormonas, sin embargo, no puede descartarse ya que, tras prolongados períodos de contacto con las crías, se observaron cambios endócrinos en los animales sensibilizados (por ejemplo pseudo-gestación) (Erskine, Barfield, & Goldman, 1980; Jakubowski & Terkel, 1980; Marinari & Moltz, 1978). Además, el comportamiento maternal de las hembras sensibilizadas sin tratamiento hormonal es inferior en calidad al exhibido por los animales lactantes y sensibilizados con esteroides (Le Roy & Krehbiel, 1978; Lonstein, Wagner, & De Vries, 1999).

Las hembras de esta especie presentan un estro postparto y pueden quedar preñadas mientras están amamantando. La sensibilización puede ocurrir en la naturaleza cuando se observan camadas superpuestas y las crías de la

primer camada interactúan con sus hermanas menores (Stern & Rogers, 1988).

### **Influencia de los factores hormonales en el proceso de sensibilización: estrógenos y progestágenos**

Ya en 1925, Stone consideró la posibilidad de provocar comportamiento maternal por vía hormonal; esto es, que la transfusión sanguínea de una hembra gestante a una virgen fuera capaz de inducir, en esta última, el despliegue de comportamiento maternal. Si bien los intentos iniciales fracasaron por problemas metodológicos, Terkel y Rosenblatt (1968) lograron inducir comportamiento maternal en ratas vírgenes, con latencias menores a las 48 horas, mediante la inyección de plasma sanguíneo de hembras parturientas. En cambio, la transfusión entre hembras vírgenes maternas y no maternas, no surtió este efecto. A partir de estas investigaciones se multiplicaron los esfuerzos por establecer el factor hormonal crítico para el desencadenamiento de este comportamiento. En 1984, Bridges determinó las concentraciones fisiológicas de estradiol y progesterona en el plasma de ratas en la fase final de la gestación. Luego implantó, en ratas vírgenes ovariectomizadas, cápsulas silásticas que contenían estradiol y progesterona durante 14 días, en concentraciones que imitaban el perfil hormonal de la gestación y el parto. Estos animales exhibieron todos los componentes del comportamiento maternal en un período considerablemente más corto que cuando no se administraban hormonas. Este experimento mostró, por tanto, que ambas hormonas son importantes para la rápida inducción del comportamiento maternal en animales vírgenes.

### **Otros factores hormonales implicados en el proceso de sensibilización: prolactina y oxitocina**

Desde mediados de la década de los 30 comenzaron los estudios acerca del papel de la prolactina en el desencadenamiento del comportamiento maternal (Riddle, Lahr, & Bates, 1935, 1942). Si bien estos estudios sugirieron

un papel importante de la prolactina, investigaciones posteriores señalaron que esta hormona, por sí misma, no es esencial en la inducción de este comportamiento (Baum, 1978).

Sin embargo, la prolactina juega un papel importante en el desarrollo de comportamiento maternal si se la administra conjuntamente con estradiol y progesterona (Beach & Wilson, 1963; Marinari & Moltz, 1978; Moltz et al., 1970). Ratas vírgenes ovariectomizadas que recibieron inyecciones subcutáneas de benzoato de estradiol, progesterona y prolactina, comenzaron a manifestar conductas maternas a las 48 horas de la exposición a crías, mientras que los animales que no recibieron esta última hormona necesitaron un tiempo mayor de contacto con crías para el desarrollo del comportamiento (Moltz et al., 1970). Actualmente, sin embargo, la prolactina no se considera decisiva para la inducción del comportamiento maternal, al menos en el caso de las hembras vírgenes (Baum, 1978; Zarrow, Gandelman, & Denenberg, 1971).

Una cuarta hormona, la oxitocina, ha sido también involucrada en el desencadenamiento del comportamiento maternal. Se ha visto que infusiones intracerebroventriculares de oxitocina, en ratas ovariectomizadas tratadas con estradiol, inducen el despliegue de este comportamiento (Pedersen, Ascher, Monroe, & Prange, 1982; Rubin, Menniti, & Bridges, 1983) y que, inversamente, antagonistas y antisueros de oxitocina retardan su inicio (Marinari & Moltz, 1978).

### **Influencia de factores sensoriales en el desarrollo de comportamiento maternal mediante sensibilización**

Los primeros resultados sobre el efecto de los estímulos olfativos en el desarrollo del comportamiento maternal de ratas vírgenes no fueron unívocos. La bulbectomía bilateral produjo, en algunos animales, aumento de la agresión hacia las crías y canibalismo, y en otros, aceleró la inducción de comportamiento maternal (Fleming & Rosenblatt, 1974b; Schlein, Zarrow, Cohen, Denenberg, & Johnson, 1972). La anosmia periférica, provocada mediante

infusiones de sulfato de zinc en las narinas, así como lesiones electrolíticas del tracto olfatorio lateral, provocaron una rápida aparición de respuestas maternas en hembras vírgenes (Fleming & Rosenblatt, 1974b, 1974c).

Experimentos posteriores determinaron la importancia del órgano vomeronasal y del sistema olfativo accesorio en el control del comportamiento maternal en las ratas. Lesiones en ese sistema facilitan la aparición de este comportamiento en ratas vírgenes y en machos (Saito et al., 1988). La extracción del órgano vomeronasal, además de reducir la latencia para la exhibición de respuestas maternas (Saito et al., 1988), disminuye el canibalismo de los machos (Mennella & Moltz, 1988).

Los sistemas olfatorios principal y accesorio tienen proyecciones a la amígdala. Lesiones del núcleo corticomedial de la amígdala, un núcleo relacionado al control del miedo, facilitan la aparición de comportamiento maternal en hembras vírgenes (Fleming & Orpen, 1986; Fleming, Vaccarino, & Luebke, 1980). Basándose en estos resultados, se ha propuesto la hipótesis de que en hembras no parturientas, la aversión o el temor a los olores de las crías, a través de la activación de la amígdala, inhibirían al APOM, impidiendo el despliegue del comportamiento maternal. La inducción de este comportamiento, como sugieren estos experimentos, dependería de la desaparición de una reacción inicial de temor o aversión a los olores de las crías (Ferreira et al., 1987; Fleming et al., 1980).

La estimulación ventral por parte de las crías, tanto en hembras vírgenes como en machos intactos o gonadectomizados, induce la adopción de la postura de amamantamiento (Stern, 1991). Esta postura se adopta por reflejo y no es dependiente de hormonas ováricas. En los machos, sin embargo, la calidad de la postura es inferior a la exhibida por las hembras, probablemente por una acción inhibitoria de los andrógenos (Stern, 1991).

Otras fuentes de estimulación, por ejemplo la visión y las vocalizaciones de las crías, no parecen afectar el proceso de sensibilización puesto que animales ciegos o sordos pueden ser sensibilizados (Stern, 1990). Sin embargo, la

capacidad de oír las vocalizaciones de las crías contribuye a disminuir el infanticidio (Stern, 1990).

### **Factores intrínsecos y extrínsecos implicados en la inducción de comportamiento maternal**

La capacidad de desarrollar comportamiento maternal varía según la cepa (Bridges, 1975; Fleming, 1986; Rosenblatt, 1967). Por ejemplo, el 92% de las ratas vírgenes y el 50% de los machos de la cepa Sprague-Dawley mostraron comportamiento maternal mediante sensibilización, en contraste con solo un 29% de las vírgenes y un 4% de los machos de la cepa Wistar (Jakubowski & Terkel, 1985; Stern, 1983).

También la edad es un factor que influye en el proceso de sensibilización, ya que la latencia para el despliegue de conductas maternas es menor en los animales prepúberes (21-30 días) que en los adultos (Bridges, 1996). El género de los individuos también influye en el período requerido para el desarrollo de este comportamiento. Las latencias de inducción son mayores en machos que en hembras aunque en el período prepuberal no se encuentran diferencias entre géneros (Mayer et al., 1979).

La experiencia maternal previa (Cohen & Bridges, 1981) también influye en la latencia de inducción. Hembras vírgenes que fueron sensibilizadas y que son nuevamente colocadas en presencia de crías, dos o tres semanas después de la inducción inicial, muestran latencias significativamente menores a las que presentaron la primera vez (Bridges, Zarrow, Gandelman, & Denenberg, 1972; Fleming & Rosenblatt, 1974a).

Por otra parte, la edad de las crías también afecta la inducción y mantenimiento del comportamiento maternal (Swanson & Campbell, 1980). Crías neonatas o con desarrollo inhibido (hipotiroidismo) prolongan la exhibición de respuestas maternas (Johanson, 1980).

Los factores ambientales y las condiciones de alojamiento también afectan al comporta-

miento maternal. El empleo de cajas pequeñas, que implica un contacto más estrecho con las crías, acelera la inducción del comportamiento tanto en hembras vírgenes como en machos (Quadagno, Debold, Gorzalka, & Whalen, 1974). También la temperatura ambiental influye en las respuestas maternas. Una temperatura elevada en la habitación experimental disminuye el comportamiento maternal (Hearnshaw & Wodzicka-Tomaszewska, 1973; Jans & León, 1983a, 1983b).

### **Otros cambios comportamentales en las hembras sensibilizadas**

A diferencia de las hembras lactantes, los animales sensibilizados no aumentan su ingestión de alimentos (Hansen & Ferreira, 1986). Dado que estos animales no pueden amamantar, es posible que los cambios hormonales desencadenados por el estímulo de succión sean necesarios para provocar el aumento de la ingestión de alimentos propio de las hembras lactantes.

Las hembras sensibilizadas mediante la administración de hormonas exhiben niveles de agresión considerablemente más elevados que las no maternales (Mayer, et al., 1990). Este aumento en la agresión ha sido atribuido al tratamiento hormonal (Mayer, et al., 1990). Aunque generalmente se afirma que las hembras nulíparas sensibilizadas sin administración de hormonas no son agresivas (Erskine et al., 1980; Mayer et al., 1990), otros estudios muestran que un contacto prolongado con crías neonatas induce agresión, aunque los niveles son considerablemente menores que los observados en las madres (Mayer & Rosenblatt, 1993; Pereira, Agrati, Uriarte, & Ferreira, en prensa).

Las hembras sensibilizadas presentan una reducida reacción de inmovilidad frente a un estímulo aversivo (Hansen & Ferreira, 1986). Esta disminución del temor es comparable a la exhibida por las hembras lactantes. El tratamiento con hormonas gonadales y el estí-

mulo de succión no son necesarios para este comportamiento (Hansen & Ferreira, 1986). Es posible que la reducción del miedo esté relacionada al desarrollo del comportamiento maternal.

En contraste con la ansiólisis observada en las madres, las hembras sensibilizadas sin tratamiento hormonal, exhiben niveles elevados de ansiedad en la prueba del laberinto elevado en cruz (Ferreira et al., 2001). Estos resultados sugieren que el desarrollo del comportamiento maternal no es suficiente para producir la reducción de la ansiedad observada en las madres y que cambios endócrinos propios de este período podrían ser necesarios para la exhibición de esta respuesta. En este sentido, Stern & Mackinnon (1976) encontraron que hembras sensibilizadas sin tratamiento hormonal acarreaban menos a crías colocadas en un laberinto en T acoplado a la caja materna, que hembras sensibilizadas mediante tratamiento hormonal o hembras lactantes.

### **Conclusiones**

El comportamiento maternal en la rata está controlado por múltiples factores: sensoriales, endócrinos y ambientales; por tanto, las estructuras del sistema nervioso y los mecanismos neuroendócrinos que participan de su control deben necesariamente ser muy numerosos. Hasta donde sabemos, el APOM juega un papel central, integrando estas múltiples influencias externas e internas y coordinando los patrones motores responsables del comportamiento. El hecho de que tanto machos como hembras, en cualquier estadio de su ciclo reproductivo, puedan desarrollar respuestas maternas, indica que este comportamiento no es sexualmente dimórfico ni exclusivamente dependiente de hormonas. El modelo de sensibilización, que permite disociar la actividad endócrina de la comportamental, es particularmente útil para avanzar en la investigación de mecanismos centrales y estímulos internos y externos implicados en el control de este comportamiento.

## Referencias

- Alberts, J. R., & Galef, B. G. (1973). Olfactory cues and movement: Stimuli mediating intraspecific aggression in the wild Norway rat. *Journal of Comparative and Physiological Psychology*, *85*, 233-242.
- Alleva, E., Caprioli, A., & Laviola, G. (1989). Litter gender composition affects maternal behavior of the primiparous mouse dam (*Mus musculus*). *Journal of Comparative Psychology*, *103*, 83-87.
- Aravich, P. F., & Scalafani, A. (1983). Paraventricular hypothalamic lesions and medial hypothalamic knife cuts produce similar hyperphagia syndromes. *Behavioral Neuroscience*, *97*, 970-983.
- Archer, J. (1973). Tests for emotionality in rats and mice: A review. *Animal Behaviour*, *21*, 205-235.
- Baum, M. J. (1978). Failure of pituitary transplants to facilitate the onset of maternal behavior in ovariectomized virgin rats. *Physiology & Behavior*, *20*, 87-89.
- Beach, F. A., & Jaynes, J. (1956). Studies of maternal retrieving in rats. I: Reacquisition of young. *Journal of Mammalogy*, *37*, 177-180.
- Beach, F. A., & Wilson, J. R. (1963). Effects of prolactin, progesterone and estrogen on reactions of nonpregnant rats to foster young. *Psychological Reports*, *13*, 231-239.
- Boulant, J. A. (1980). Hypothalamic control of thermoregulation. In P. J. Morgane & J. Panksepp (Eds.), *Handbook of the hypothalamus: Behavioral studies of the hypothalamus* (Vol. 3, pt. A, pp. 1-82). New York: Marcel Dekker.
- Bray, G. A., & York, D. A. (1979). Hypothalamic and genetic obesity in experimental animals: An autonomic and endocrine hypothesis. *Physiological Reviews*, *59*, 719-807.
- Bridges, R. S. (1975). Long-term effects of pregnancy and parturition upon maternal responsiveness in the rat. *Physiology & Behavior*, *14*, 245-249.
- Bridges, R. S. (1984). A quantitative analysis of the roles of dosage, sequence, and duration of estradiol and progesterone exposure in the regulation of maternal behavior in the rat. *Endocrinology*, *114*, 930-940.
- Bridges, R. S. (1996). Biochemical basis of maternal behavior in the rat. In P. J. B. Slater, J. S. Rosenblatt, C. T. Snowdon, & M. Milinski (Eds.), *Parental care: Evolution, mechanisms, and adaptive significance. Advances in the study of behavior* (Vol. 25, pp. 215-237). San Diego: Academic Press.
- Bridges, R. S., Rosenblatt, J. S., & Feder, H. H. (1978). Stimulation of maternal responsiveness after pregnancy termination in rats: Effect of time of onset of behavioral testing. *Hormones and Behavior*, *10*, 235-245.
- Bridges, R. S., Zarrow, M. X., Gandelman, R., & Denenberg, V. H. (1972). Differences in maternal responsiveness between lactating and sensitized rats. *Developmental Psychobiology*, *5*, 123-127.
- Cohen, J., & Bridges, R. S. (1981). Retention of maternal behavior in nulliparous and primiparous rats: Effects of duration of previous maternal experience. *Journal of Comparative Physiology and Psychology*, *95*, 450-459.
- Consiglio, A. R., & Lucion, A. B. (1996). Lesion of hypothalamic paraventricular nucleus and maternal aggressive behavior in female rats. *Physiology & Behavior*, *59*, 591-596.
- Cosnier, J. (1963). Quelques problèmes posés par le "comportement maternel provoqué" chez la ratte. *Comptes Rendues de la Société de Biologie de Lyon*, *177*, 1611-1613.
- Cotes, P. M., & Cross, B. A. (1954). The influence of suckling on food intake and growth of adult female rats. *Journal of Endocrinology*, *19*, 363-367.
- Eichenbaum, H., Shedlack, K. J., & Eckman, K. W. (1980). Thalamocortical mechanisms in odor guided behavior: I. Effects of lesions of the medial thalamus and frontal cortex on olfactory discrimination in the rat. *Brain, Behavior and Evolution*, *17*, 255-275.
- Erskine, M. S., Barfield, R. J., & Goldman, B. D. (1980). Postpartum aggression in rats: II. Dependence on maternal sensitivity to young and effects of experience with pregnancy and parturition. *Journal of Comparative and Physiological Psychology*, *94*, 495-505.
- Fanselow, M. (1984). Fear behavior in the rat. *Trends in Neuroscience*, *12*, 131-133.
- Ferreira, A., Dahlöf, L. S., & Hansen, S. (1987). Olfactory mechanisms in the control of maternal aggression, appetite, and fearfulness: Effects of lesions to olfactory receptors, mediodorsal thalamic nucleus, and insular prefrontal cortex. *Behavioural Neuroscience*, *101*, 709-717.
- Ferreira, A., & Hansen, S. (1986). Sensory control of maternal aggression in *Rattus norvegicus*. *Journal of Comparative Psychology*, *100*, 173-177.
- Ferreira, A., Hansen, S., Nielsen, M., Archer, T., & Minor, B. G. (1989). Behaviour of mother rats in conflict tests sensitive to anti-anxiety agents. *Behavioural Neuroscience*, *103*, 193-201.
- Ferreira, A., Pereira, M., Agrati, D., Uriarte, N., Picazo, O., & Fernández-Guasti, A. (2001). Role of maternal behavior on aggression, fear, and anxiety. *Physiology & Behavior*. En revisión.
- Fleming, A. S. (1976a). Control of food-intake in the lactating rat: Role of suckling and hormones. *Physiology & Behavior*, *17*, 841-848.

- Fleming, A. S. (1976b). Ovarian influences on food intake and body weight regulation in lactating rats. *Physiology & Behavior*, *17*, 969-978.
- Fleming, A. S. (1986). Psychobiology of rat maternal behavior: How and where hormones act to promote maternal behavior at parturition. In B. R. Komisaruk, H. I. Siegel, M. F. Cheng, & H. H. Feder (Eds.), *Reproduction: A Behavioral and Neuroendocrine Perspective*, 474 (pp. 234-251).
- Fleming, A. S., & Orpen, G. (1986). Psychobiology of maternal behavior in rats, selected other species and humans. In A. Foget & G. F. Melson, (Eds.), *Origins of nurturance. Developmental, Biological and Cultural Perspectives on Care Giving* (pp. 141-207).
- Fleming, A. S., & Rosenblatt, J. S. (1974a). Maternal behavior in the virgin and lactating rat. *Journal of Comparative and Physiological Psychology*, *86*, 957-972.
- Fleming, A. S., & Rosenblatt, J. S. (1974b). Olfactory regulation of maternal behavior in rats. I. Effects of olfactory bulb removal in experienced and inexperienced lactating and cycling females. *Journal of Comparative and Physiological Psychology*, *86*, 221-232.
- Fleming, A. S., & Rosenblatt, J. S. (1974c). Olfactory regulation of maternal behavior in rats. II. Effects of peripherally induced anosmia and lesions of the lateral olfactory tract in pup-induced virgins. *Journal of Comparative and Physiological Psychology*, *86*, 233-246.
- Fleming, A. S., Vaccarino, F., & Luebke, C. (1980). Amygdaloid inhibition of maternal behavior in the nulliparous female rat. *Physiology & Behavior*, *25*, 731-743.
- Fleming, A. S., Vaccarino, F., Tambosso, L., & Chee, P. H. (1979). Vomeronasal and olfactory system modulation of maternal behavior in the rat. *Science*, *203*, 372-374.
- Friedman, M. L., & Stricker, E. M. (1976). The physiological psychology of hunger: A physiological perspective. *Psychological Review*, *83*, 409-431.
- Gandelman, R. (1972). Maternal aggression in mice: Postpartum aggression elicited by the presence of an intruder. *Hormones and Behavior*, *3*, 23-28.
- Gandelman, R., & Vom Saal, F. S. (1975). Pup killing in mice. The effects of gonadectomy and testosterone administration. *Physiology & Behavior*, *15*, 647-651.
- Giovenardi, M., Padoin, M. J., Cadore, L. P., & Lucion, A. B. (1998). Hypothalamic paraventricular nucleus modulates maternal aggression in rats: Effects of ibotenic acid lesion and oxytocin antisense. *Physiology & Behavior*, *63*, 351-359.
- Grijalva, C. V., & Lindholm, E. (1982). The role of the autonomic system in the hypothalamic feeding syndrome. *Appetite: Journal of Intake Research*, *3*, 11-124.
- Grossman, S. P. (1984). Contemporary problems concerning our understanding of brain mechanisms that regulate food intake and body weight. In A. J. Stunkard & E. Stellar (Eds.), *Eating and its disorders* (pp. 5-11). New York: Raven Press.
- Grota, L. J. (1973). Effects of litter size, age of young, and parity on foster mother behaviour in *Rattus norvegicus*. *Animal Behavior*, *21*, 78-82.
- Haber, S. N., Groenewegen, H. J., Grove, E. A., & Nauta, W. J. H. (1985). Efferent connections of the ventral pallidum: Evidence of a dual striatopallidofugal pathway. *Journal of Comparative Neurology*, *235*, 322-335.
- Hansen, S., & Ferreira, A. (1986). Food intake, aggression and fear behavior in mother rats: Control by neural systems concerned with milk ejection and maternal behavior. *Behavioural Neuroscience*, *100*, 67-70.
- Hansen, S., & Hård, E. (1980). Ontogeny of the audiogenic immobility reaction in the rat. *Biology of Behaviour*, *5*, 163-168.
- Hård, E. G., & Hansen, S. (1985). Reduced fearfulness in the lactating rat. *Physiology & Behavior*, *35*, 641-643.
- Hearnshaw, H., & Wodzicka-Tomaszewska, M. (1973). Effect of high ambient temperature in early and late lactation on litter growth and survival in rats. *Australian Journal of Biological Sciences*, *26*, 1171-1178.
- Hoebel, B. G., & Leibowitz, S. F. (1981). Brain monoamines in the modulation of self-stimulation, feeding, and body weight. In H. Weiner et al. (Eds.), *Brain, behavior and bodily disease* (pp. 103-141). New York: Raven Press.
- Izquierdo, M. A. P., Collado, P., Segovia, S., Guillamón, A., & Del Cerro, M. A. R. (1992). Maternal behavior induced in male rats by bilateral lesions of the bed nucleus of accessory olfactory tract. *Physiology & Behavior*, *52*, 707-712.
- Jakubowski, M., & Terkel, S. (1980). Induction by young of prolonged dioestrus in virgin rats behaving maternally. *Journal of Reproduction and Fertility*, *58*, 55-60.
- Jakubowski, M., & Terkel, S. (1985). Incidence of pup killing and parental behavior in virgin female and male rats (*Rattus norvegicus*): Differences between Wistar and Sprague-Dawley stocks. *Journal of Comparative Psychology*, *99*, 93-97.
- Jans, J. E., & León, M. (1983a). Determinants of mother-young contact in Norway rats. *Physiology & Behavior*, *30*, 919-935.

- Jans, J. E., & León, M. (1983b): The effects of lactation and ambient temperature on the body temperature of female Norway rats. *Physiology & Behavior*, *30*, 959-961.
- Johanson, I. B. (1980): Alterations in the maternal behavior of rats rearing hypothyroid and hyperthyroid offspring. *Developmental Psychobiology*, *13*, 111-121.
- Kellog, C. K., & Barrett, K. A. (1999). Reduced progesterone metabolites are not critical for plus-maze test performance of lactating females rats. *Pharmacology, Biochemistry and Behavior*, *3*, 441-448.
- Leblond, C. P., & Nelson, W. O. (1937). Maternal behavior in hypophysectomized male and female mice. *American Journal of Physiology*, *120*, 167-172.
- Leibowitz, S. F., Hammer, N. J., & Chang, K. (1981). Hypothalamic paraventricular nucleus lesions produce overeating and obesity in the rat. *Physiology & Behavior*, *27*, 1031-1040.
- Le Roy, L. M., & Krehbiel, D. A. (1978). Variations in maternal behavior in the rat as a function of sex and gonadal state. *Hormones and Behavior*, *11*, 232-247.
- Lichtenberg, L. H., & Trier, J. S. (1974). Changes in gastrin levels, food intake, and duodenal mucosal growth during lactation. *American Journal of Physiology*, *237*, E98-E105.
- Lonstein, J. S., Simmons, D. A., & Stern, J. M. (1998). Functions of the caudal periaqueductal gray in lactating rats: kyphosis, lordosis, maternal aggression, and fearfulness. *Behavioral Neuroscience*, *112*, 1502-1518.
- Lonstein, J. S., Wagner, C. K., & De Vries, G. J. (1999). Comparison of the "nursing" and other parental behaviors of nulliparous and lactating female rats. *Hormones and Behavior*, *36*, 242-251.
- Marinari, K. T., & Moltz, H. (1978). Serum prolactin levels and vaginal cyclicity in concaveated and lactating female rats. *Physiology & Behavior*, *21*, 525-528.
- Matthews-Felton, T., Corodimas, K. P., Rosenblatt, J. S., & Morrell, I. (1995). Lateral habenula neurons are necessary for the hormonal onset of the maternal behavior and for the display of postpartum estrus in naturally parturient females rats. *Behavioral Neuroscience*, *109*, 1172-1188.
- Mayer, A. D., Ahdieh, H. B., & Rosenblatt, J. S. (1990). Effects of prolonged estrogen-progesterone treatment and hypofisectomy on the stimulation of short-latency maternal behavior and aggression in females rats. *Hormones and Behavior*, *24*, 152-173.
- Mayer, A. D., Carter, L., Jorge, W. A., Mota, M. J., Tannu, S. M., & Rosenblatt, J. S. (1987). Mammary stimulation and maternal aggression in rodents: Thelectomy fails to reduce pre- or postpartum aggression in rats. *Hormones and Behavior*, *21*, 501-510.
- Mayer, A. D., Freeman, N. C. G., & Rosenblatt, J. S. (1979). Ontogeny of maternal behavior in the laboratory rat: Factors underlying changes in responsiveness from 30 to 90 days. *Developmental Psychobiology*, *12*, 425-439.
- Mayer, A. D., & Rosenblatt, J. S. (1984). Prepartum changes in maternal responsiveness and nest defence in *Rattus norvegicus*. *Journal of Comparative Psychology*, *98*, 177-188.
- Mayer, A.D., & Rosenblatt, J.S. (1987). Hormonal factors influence the onset of maternal aggression in laboratory rats. *Hormones and Behavior*, *21*, 253-267.
- Mayer, A. D., & Rosenblatt, J. S. (1993). Persistent effects on maternal aggression of pregnancy but not of estrogen/progesterone treatment of nonpregnant ovariectomized rats revealed when initiation of maternal behavior is delayed. *Hormones and Behavior*, *27*, 132-155.
- McQueen-Willians, M. (1935). Maternal behavior in male rats. *Science*, *82*, 67-68.
- Mennella, J. A., & Moltz, H. (1988). Infanticide in the male rat. The role of the vomeronasal organ. *Physiology & Behavior*, *42*, 303-306.
- Mogenson, G. J., Swanson, L. W., & Wu, M. (1983). Neural projections from nucleus accumbens to globus pallidus, substantia innominata, and lateral preoptic-lateral hypothalamic area: An anatomical and electrophysiological investigation in the rat. *Neuroscience*, *3*, 189-202.
- Moltz, H., Lubin, M., León, M., & Numan, M. (1970). Hormonal induction of maternal behavior in the ovariectomized nulliparous rat. *Physiology & Behavior*, *5*, 1373-1377.
- Moore, C. L., & Morelli, G. A. (1979). Mother rats interact differently with male and female offspring. *Journal of Comparative and Physiological Psychology*, *93*, 677-684.
- Moyer, K. E. (1968). Kinds of aggression and their physiological basis. *Communications in Behavioral Biology*, *2*, 65-87.
- Noirot, E. (1972). The onset of maternal behavior in rats, hamsters, and mice. In D. S. Lehrman, R. A. Hinde, & E. Shaw (Eds.), *Advances in the study of behavior* (Vol. 4, pp. 107-140). New York: Academic Press.
- Norgren, R. (1976). Taste pathways to hypothalamus and amygdala. *Journal of Comparative Neurology*, *166*, 17-30.
- Norgren, R. (1985). Taste and the autonomic nervous system. *Chemical Senses*, *10*, 143-161.

- Numan, M. (1994): Maternal Behavior. In E. Knobil & J. D. Neill (Eds.), *The physiology of reproduction* (Vol. 2, pp. 221-302). New York: Raven Press.
- Numan, M., & Callahan, E. C. (1980): The connections of the medial preoptic region and maternal behavior in the rat. *Physiology & Behavior*, 25, 653-665.
- Numan, M., Corodimas, K. P., & Factor, E. M. (1985a). Effects of N-methyl-DL-aspartic acid lesions of the medial preoptic area on the maternal behavior of rats. Paper presented at *Conference on Reproductive Behavior*, Asitomar, CA.
- Numan, M., Morrell, J. I., & Pfaff, D. W. (1985b). Anatomical identification of neurons in selected brain regions associated with maternal behavior deficits induced by knife cuts of the lateral hypothalamus. *Journal of Comparative Neurology*, 237, 552-564.
- Olazábal D., & Ferreira A. (1997) Maternal behavior in rats with kainic acid-induced lesions of the hypothalamic paraventricular nucleus. *Physiology & Behavior*, 61, 779-784.
- Olivier, B., & Mos, J. (1986). A female aggression paradigm for use in psychopharmacology: Maternal agonistic behaviour in rats. In P. F. Brain & J. M. Ramírez (Eds.), *Cross disciplinary studies on aggression* (pp. 72-111). Sevilla.
- Ostermeyer, M. C. (1983). Maternal aggression. In R. W. Elwood (Ed.), *Parental behavior of rodents* (pp. 151-179). New York: Wiley.
- Ota, K., & Yokoyama, A. (1967). Body weight and food consumption of lactating rats nursing various sizes of litters. *Journal of Endocrinology*, 38, 263-268.
- Paul, L., & Kupferschmidt, J. (1975). Killing of conspecifics and mouse young by male rats. *Journal of Comparative and Physiological Psychology*, 88, 755-763.
- Pedersen, C. A., Ascher, J. A., Monroe, Y. L., & Prange Jr., A. J. (1982). Oxytocin induces maternal behavior in virgin female rats. *Science*, 216, 648-649.
- Pereira, M., Agrati, M., Uriarte, N., & Ferreira, A. (2001). La exposición prolongada a crías neonatas induce agresión en ratas vírgenes. *Revista de Etología*. En prensa.
- Pfaff, D., & Keiner, M. (1973). Atlas of estradiol-concentrating cells in the central nervous system of the female rat. *Journal of Comparative Neurology*, 151, 121-158.
- Quadagno, D. M., Debold, J. F., Gorzalka, B. B., & Whalen, R. E. (1974). Maternal behavior in the rat: Aspects of concaveation and neonatal androgen treatment. *Physiology & Behavior*, 12, 1071-1074.
- Rainbow, T. C., Parsons, B., MacLusky, N. J., & McEwen, B. S. (1982). Estradiol receptor levels in rat hypothalamic and limbic nuclei. *Journal of Neurosciences*, 2, 1439-1445.
- Riddle, O., Lahr, E. L., & Bates, R. W. (1935). Maternal behavior induced in virgin rats by prolactin. *Proceeding Society Experimental Biological Medicine*, 32, 730-734.
- Riddle, O., Lahr, E. L., & Bates, R. W. (1942). The role of hormones in the initiation of maternal behavior in rats. *American Journal of Physiology*, 137, 299-317.
- Rosenblatt, J. S. (1967). Nonhormonal basis of maternal behavior in the rat. *Science*, 156, 1512-1514.
- Rosenblatt, J. S. (1975). Prepartum and postpartum regulation of maternal behaviour in the rat. *Parental-Infant Interaction* (pp. 17-31). Ciba Foundation Symposium.
- Rosenblatt, J. S. (1983). Olfaction mediates developmental transition in the altricial newborn of selected species of mammals. *Developmental Psychobiology*, 16, 347-375.
- Rosenblatt, J. S., & Lehrman, D. S. (1963). Maternal behavior in the laboratory rat. In H. L. Reinghold (Ed.), *Maternal behavior in mammals* (pp. 8-57). New York: John Wiley & Sons.
- Rubin, B. S., Menniti, F. S., & Bridges, R. S. (1983). Intracerebroventricular administration of oxytocin and maternal behavior in rats after prolonged and acute steroid pretreatment. *Hormones and Behavior*, 17, 45-53.
- Saito, T. R. (1986a). Induction of maternal behavior in sexually inexperienced male rats following removal of the vomeronasal organ. *Japanese Journal of Veterinary Science*, 48, 1029-1030.
- Saito, T. R. (1986b). Role of the vomeronasal organ in retrieving behavior in lactating rats. *Zoological Science*, 3, 919-920.
- Saito, T. R., Kamata, K., Nakamura, M., & Inaba, M. (1988). Maternal behavior in virgin female rats following removal of the vomeronasal organ. *Zoological Science*, 5, 1141-1143.
- Schlein, P. A., Zarrow, M. X., Cohen, H. A., Denenberg, V. H., & Johnson, N. P. (1972). The differential effect of anosmia on maternal behaviour in the virgin and primiparous rat. *Journal of Reproduction and Fertility*, 30, 139-142.
- Slotnick, B. M., Carpenter, M. L., & Fusco, R. (1973). Initiation of maternal behavior in pregnant nulliparous rats. *Hormones and Behavior*, 4, 53-59.
- Stern, J. M. (1983). Maternal behavior priming in virgin and caesarean-delivered Long-Evans rats: Effects of brief contact or continuous

- exteroceptive pup stimulation. *Physiology & Behavior*, 31, 757-763.
- Stern, J. M. (1990). Multisensory regulation of maternal behavior and masculine sexual behavior: A revised view. *Neuroscience & Biobehavioral Reviews*, 14, 183-200.
- Stern, J. M. (1991). Nursing posture is elicited rapidly in maternally naive, haloperidol-treated female and male rats in response to ventral trunk stimulation from active pups. *Hormones and Behavior*, 25, 504-517.
- Stern, J. M., & Koluniec, J. M. (1993). Maternal aggression of rats is impaired by cutaneous anesthesia of the ventral trunk, but not by nipple removal. *Physiology & Behavior*, 54, 861-868.
- Stern, J. M., & Lonstein, J. S. (1996). Nursing behavior in rats is impaired in small nestbox and with hypertermic pups. *Developmental Psychobiology*, 29, 101-122.
- Stern, J. M., & Mackinnon, D. A. (1976). Postpartum, hormonal, and nonhormonal induction of maternal behavior in rats: effects on T-maze retrieval of pups. *Hormones and Behavior*, 7, 305-316.
- Stern, J. M., & Rogers, L. (1988). Experience with younger siblings facilitates maternal responsiveness in pubertal Norway rats. *Developmental Psychobiology*, 21, 575-589.
- Stone, C. P. (1925). Preliminary note on the maternal behavior of rats living in parabiosis. *Endocrinology* 9, 505-512.
- Svare, B. B. (1977). Maternal aggression in mice: Influence of the young. *Biobehavioral Reviews*, 1, 151-167.
- Svare, B. B. (1981). Maternal aggression in mammals. In D. J. Gubernick & P. H. Klopfer (Eds.), *Parental care in mammals* (pp. 179-210). New York: Plenum.
- Svare, B. B., & Gandelman, R. (1973). Postpartum aggression in mice: Experimental and environmental factors. *Hormones and Behavior*, 4, 323-334.
- Swanson, L. J., & Campbell, C. S. (1980). Weaning in the female hamster: Effect of pup age and days postpartum. *Behavioral and Neural Biology*, 28, 172-182.
- Terkel, J., & Rosenblatt, J. S. (1968). Maternal behavior induced by maternal blood plasma injected into virgin rats. *Journal of Comparative and Physiological Psychology*, 65, 479-482.
- Tindal, J. S. (1974). Stimuli that cause the release of oxytocin. In R. O. Greep & E. B. Astwood (Eds.), *Handbook of physiology: Sec. 7. Endocrinology: The pituitary and its neuroendocrine control* (Vol. 4, pp. 257-267). Washington DC: American Physiological Society.
- Uvnäs-Moberg, K. (1983). Release of gastrointestinal peptides in response to vagal activation induced by electrical stimulation, feeding and suckling. *Journal of the Autonomic Nervous System*, 9, 141-155.
- Van Leengoed, E., Kerber, E., & Swanson, H. H. (1987). Inhibition of postpartum maternal behavior in the rat by injecting an oxytocin antagonist into the cerebral ventricles. *Journal of Endocrinology*, 112, 275-282.
- Wiesner, B. P., & Sheard, N. M. (1933). *Maternal Behaviour in the Rat*. Edinburgh: Oliver & Boyd.
- Zarrow, M. X., Gandelman, R., & Denenberg, V. H. (1971). Prolactin: Is it an essential hormone for maternal behavior in the mammal?. *Hormones and Behavior*, 2, 343-354.

Recibido en 21 de Agosto de 2001

Revisión recibida en 16 de Enero de 2002

Acepto en 10 de Abril de 2002

*Annabel Ferreira, Daniella Agrati, Natalia Uriarte y Mariana Pereira*