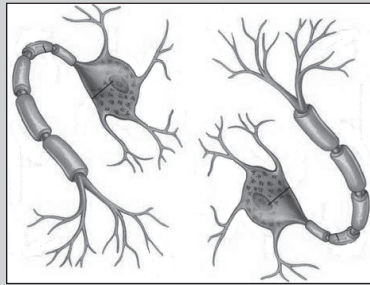


Neurobiología de la parentalidad

Annabel Ferreira



ANNABEL FERREIRA

Dra. en Neurociencias

Prof. Agda de Fisiología de la Facultad de Ciencias-Udelar

ferreira.annabel@gmail.com

Uruguay



RESUMEN

La transición a la parentalidad es un proceso que impacta el desarrollo psicológico y fisiológico de los padres. En la primera parte de este trabajo, se presentará información sobre algunos procesos psicobiológicos de la parentalidad en especies de mamíferos no humanos. La segunda parte hará referencia a algunas características asociadas a la paternidad en seres humanos. Se pondrá especial énfasis en la sincronía endócrina y en la actividad sincrónica de áreas del sistema nervioso central relacionadas a la empatía, teoría de la mente y cognición social entre padres, madres e hijos. Finalmente, se describirá someramente al circuito parental a partir de estudios en humanos y en animales no humanos. En conclusión, se destaca la gran plasticidad y variabilidad del comportamiento parental y, al mismo tiempo, la conservación, en los mamíferos, de procesos y circuitos neurofisiológicos básicos implicados en su modulación.

Palabras clave: vínculo, maternidad, paternidad.

ABSTRACT

The transition to parenthood is a process that impacts the psychological and physiological development of the parents. The first section of this paper synthesizes some psychobiological processes that characterize parenting in non-human mammals. The second section refers to some characteristics associated with human fathers. Special attention is directed toward the synchrony in hormones and in neural activity of areas related to empathy, theory of mind and social cognition both between mothers, fathers and children. The final section outlines the parental neural circuitry, with a special emphasis on the mechanisms that underlie the affective, motivational and cognitive processes of parenting. In conclusion, this article emphasizes the great variability and plasticity of parenting as well as the similarity of basic processes and circuits involved in its modulation in mammals.

Key words: attachment, motherhood, fatherhood.

Generalidades del vínculo parental

El vínculo parental se parece al funcionamiento de un trío musical. Es necesario que la partitura que cada padre ejecute se sintonice con la del hijo. En la práctica, esa sintonía musical varía entre los individuos y entre las especies: puede estar muy afinada, completamente desafinada e incluso puede no existir. Los recién nacidos son quienes actúan como directores de la orquesta, activando en los padres circuitos neurales relacionados a la afectividad, motivación y cognición para ajustarlos a sus necesidades físicas y psicológicas.

Para los hijos, este vínculo es la primera relación estable con un adulto y es esencial para su desarrollo físico, emocional y cognitivo, para la formación del *self* y para el establecimiento de futuros vínculos sociales (Bowlby, 1969; 1973; Ainsworth & Bowlby, 1991; Hofer, 1995; Insel & Young, 2001; Feldman, Gordon, Influx, Gutbir & Ebstein, 2013). Los padres o cuidadores principales son la primordial fuente de información del ambiente y «programan» el cerebro de los hijos, influyendo en múltiples aspectos de su vida posnatal y adulta, inclusive en su futuro comportamiento parental y en sus respuestas al estrés (Champagne, Diorio, Sharma & Meaney, 2001).

Para los adultos, la parentalidad es un acontecimiento decisivo en la vida. Ha sido concebida, de acuerdo a distintas perspectivas, como una opción personal, como una etapa en la vida, como una transición psicológica y biológica, como una creación cultural, como una necesidad para las especies y también como una emoción y un estado mental particular (Swain, 2008). Panksepp (1998), quien dio origen a la Neurociencia de la Afectividad, propuso que uno de los afectos básicos en los mamíferos es justamente el cuidado parental, cuya manifestación subjetiva en los seres humanos es, sin dudas, el sentimiento de amor. Este sentimiento está asociado a un estado mental, «casi una enfermedad», de «preocupaciones primarias tempranas» y de total focalización en el bebé, que comienza en la gestación tardía y continúa en los primeros meses del posparto (Winnicott, 1956; 1960). Estos intensos sentimientos de amor y preocupación por el bebé se reflejan, en parte, en una sincronía comportamental y emocional entre ambos miembros de la díada desde las primeras horas del nacimiento (Atzil, Hendler, Zagoory-Sharon, Winetraub & Feldman, 2012) y promueven una fuerte motivación para cuidar y proteger a los neonatos que ha sido documentada en numerosos modelos, tanto en humanos como en animales no humanos (Wilsoncroft, 1969; Fleming, Suh, Korsmit & Rusak, 1994; Lee, Clancy & Fleming, 2000; Mattson, Williams, Rosenblatt & Morrell, 2001; Agrati, Fernández-Guasti & Ferreira, 2008; Afonso, King, Chatterjee & Fleming, 2009). Es probable que la base del vínculo parental radique justamente en esa motivación innata por cuidar y asistir a individuos inmaduros, indefensos o frágiles. Procesos epigenéticos y de aprendizaje mol-

dean el comportamiento y pensamientos de los padres y de los hijos fortaleciendo el vínculo afectivo entre ellos (Champagne, 2008).

A pesar de que los cuidados parentales están muy extendidos en el reino animal, no existe un comportamiento parental universal en la naturaleza, sino considerables variaciones entre especies y entre los individuos de una misma especie. Esta gran variabilidad depende de múltiples factores, entre ellos del contexto, la cultura, la historia, la estructura social a la cual los individuos pertenecen, el grado de desarrollo de los hijos y variables individuales, por ejemplo la experiencia previa y la decisión de asumir la parentalidad o de no hacerlo (Barrett & Fleming, 2011). Dada la gran variabilidad en los cuidados parentales y las numerosas teorías y estudios sobre este tema, este artículo no pretende ser completo ni exhaustivo, sino que se focalizará en algunos procesos psicobiológicos que ocurren en los individuos durante el proceso de parentalidad.

¿Será la parentalidad tarea de un solo individuo?

En los mamíferos, cuya característica definitoria es, precisamente, el amamantamiento, es la madre la principal cuidadora de los hijos en el 90 % de las especies estudiadas. Por este motivo, la mayor parte del conocimiento acerca de los mecanismos neurobiológicos de la parentalidad en mamíferos proviene de investigaciones realizadas en madres. Sin embargo, debe enfatizarse que también el padre (Schum & Wynne-Edwards, 2005) y otros individuos (Hrdy, 2011) pueden desarrollar actividades de cuidado de los neonatos de manera tan eficiente como lo haría la madre. Estas observaciones sugieren que podría existir una red neural de comportamiento parental común a todos los mamíferos.

En las madres el período posnatal temprano se caracteriza por una alta sensibilidad a señales de los recién nacidos. Las madres humanas describen el embarazo y el amamantamiento como experiencias físicas e íntimas únicas, a menudo con componentes sensoriales, que conllevan una intensa unión con el hijo y les permitirían «sentir» los estados corporales y emocionales del bebé (Feldman, Weller, Leckman, Kuint & Eidelman, 1999; Leckman & Mayes, 1999; Atzil, Hendler & Feldman, 2011; Barrett & Fleming, 2011). La interacción física con el bebé adquiere una especial valencia, que contribuye a la unión estrecha entre la madre y el niño y a la intensificación de sus cuidados (Barrett & Fleming, 2011).

El aumento de la sensibilidad materna luego del parto depende, en parte, de procesos biológicos. En la rata, una caída de progesterona y un aumento de estrógenos, oxitocina, lactógenos placentarios, cortisol y prolactina (Terkel & Rosenblatt, 1972; Bridges, 1990) se asocian al rápido desarrollo de este com-

portamiento tras el parto. Estos factores hormonales también influyen en la intensidad de la respuesta materna en los primates, incluidas las madres humanas (Fleming, Corter, Franks, Surbey, Schneider, Steiner, 1993; Fleming, Ruble, Krieger, Wong, 1997; Levine, Zagoory-Sharon, Feldman & Weller, 2007; Feldman, Gordon, Schneiderman, Weisman & Zagoory-Sharon, 2010).

Estas hormonas actúan periféricamente, sensibilizando ciertas regiones corporales, como la perioral o la ventral de la madre (Stern, 1996), y en áreas del sistema nervioso central relacionadas al procesamiento sensorial y emocional de estímulos relevantes de los hijos (véase «Circuito parental»), de forma de aumentar su valor atractivo y promover la interacción con el hijo dando lugar a un ciclo positivo de reforzamiento del vínculo (Stern, 1997; Bridges, 1990; Numan & Insel, 2003).

Cuidados parentales en ausencia de cambios hormonales de la gestación y del parto: el padre y los hermanos

El perfil hormonal del parto no es el único mecanismo por el cual el comportamiento parental se desarrolla en los mamíferos (Wynne-Edwards & Timonin, 2007). Es muy frecuente observar comportamientos de cuidado parental en individuos que no son los padres biológicos, como ocurre durante la adopción o la cooperación con el cuidador principal, tanto en humanos (Singer, Brodzinsky, Ramsay, Steir & Waters, 1985; van Ijzendoorn & Juffer, 2006) como en muchas otras especies de mamíferos (Ziegler, 2000; Hrdy, 2011).

En los machos se registra una variada actitud respecto al cuidado de los hijos, incluyendo el rechazo o una total indiferencia en algunas especies, pero lo cierto es que muchos padres muestran un activo comportamiento de cuidado parental. Un caso extremo de responsabilidad paternal es el del mono tití cabeciblanco (*Saguinus oedipus*) que, amenazado de extinción, aún vive en grupos en la profundidad de las selvas del noroeste de Colombia. Estos monitos forman familias monógamas integradas por una madre, un padre e hijos de varias edades. La madre, que alcanza la madurez sexual a los 18 meses de vida, pare mellizos cada 6 o 7 meses, pero no necesita afrontar sola la carga de los hijos, pues recibe una muy activa ayuda del padre, que es, en la práctica, el mayor responsable de los hijos, a los que carga hasta que puedan trepar solos a los árboles, les prepara un puré de frutas que les da en la boca y solo se los lleva a la madre a la hora de amamantar. La experiencia parental en estos monitos se asocia a cambios endócrinos. Por ejemplo, solo los machos con experiencia paternal muestran aumentos en los niveles de estrógenos, andrógenos, prolactina y cortisol, a medida que la gestación de la pareja avanza (Ziegler & Snowdon, 2000; Ma, Lau, Grattan, Lovejoy & Wynne-Edwards,

2005). Estas hormonas actúan en áreas del sistema nervioso central relacionadas a los cuidados parentales, y también a nivel periférico, por ejemplo la prolactina se asocia a un aumento del tamaño corporal de los machos, que sería necesario para afrontar las demandas metabólicas del acarreo de crías (Ziegler, Prudom, Zahed, Parlow & Wegner, 2009).

En el caso de la rata de laboratorio, es la madre la que asume la principal responsabilidad en estos cuidados de las crías y los machos no participan, habitualmente, de esos cuidados (Rosenblatt & Lehrman, 1963). Sin embargo, en esta especie, las hembras no gestadas e inclusive los machos son capaces de desarrollar conductas parentales si conviven con neonatos por un período prolongado, procedimiento que se conoce como «sensibilización» (Wiesner & Sheard, 1933; Rosenblatt, 1967). Dado que en la naturaleza la rata puede criar a dos camadas de crías simultáneamente, nos preguntamos si los hermanos mayores podrían desarrollar conductas de cuidado parental hacia los menores. Para responder a esta pregunta diseñamos un modelo experimental que consiste en una madre que cuida simultáneamente a dos camadas de crías de diferente edad. En este «modelo de camadas superpuestas» efectivamente observamos que los juveniles desarrollan comportamiento parental hacia los hermanos menores (Uriarte, Ferreira, Rosa, Sebben & Lucion, 2008; Uriarte, Ferreira, Rosa & Lucion, 2009) y, en ausencia de la madre, los machos juveniles asumen la mayor tarea de cuidados, siendo inclusive más «maternales» que las hembras juveniles (Machado, Ferrari, Berrosteguieta, Ferreira & Zuluaga, 2013).

Estos estudios muestran que estímulos de las crías pueden acceder al circuito «maternal» con independencia del sexo, la edad y el estado hormonal de los individuos. Sin embargo, es necesario destacar que, aun en ausencia de los cambios endócrinos de la gestación y del parto, la interacción con neonatos produce cambios endócrinos tanto en el cerebro como en el plasma de los cuidadores. Por ejemplo, se ha detectado un aumento de cortisol y de prolactina en plasma (en humanos: Mayes, Swain & Leckman, 2005; Parsons, Young, Murray, Stein & Kringelbach, 2010; en ratas: Samuels & Bridges, 1983; Jakubowski & Terkel, 1986; en otros mamíferos: Reburn & Wynne-Edwards, 1999; Ziegler et al., 2009), que podrían afectar al comportamiento parental subsecuente.

¿Estas observaciones experimentales podrían ser relevantes para entender la conducta parental humana? Si bien en los ejemplos mencionados los padres pueden cuidar a los hijos con enorme dedicación y éxito (es el caso del tífi cabeciblanco) y todos los individuos son capaces de mostrar conductas parentales (es el caso de la rata de laboratorio) debe tenerse mucha cautela al extrapolar a los seres humanos observaciones basadas en el comportamiento pa-

rental de animales no humanos. A pesar de que muchos procesos y mecanismos de control estarían conservados evolutivamente entre especies, no debe olvidarse que la conducta parental humana es infinitamente más variable que la de los animales no humanos, observándose todas las posibles variantes de cuidado parental y formas de «familia», lo que pone de manifiesto la enorme plasticidad del cerebro humano.

Paternalidad en humanos

En el caso de la paternidad humana, son muchos los factores que influyen en esa variabilidad: las épocas históricas, la cultura (según Barry & Paxson, 1971, aproximadamente en el 50 % de ellas ocurre el cuidado paternal) y subculturas a las que se pertenece, las presiones sociales, la clase social, la psicología y carácter del individuo, etcétera (Hewlett, 2000; Allen & Daly, 2007). Muy particularmente, se observa que las madres modulan la participación activa del padre en el cuidado de los hijos, facilitándola o impidiéndola, alentándola o rechazándola (McBride, Schoppe-Sullivan & Ho, 2005).

El padre es, a su vez, un modulador muy importante para el desarrollo de los hijos. Su rol es pluridimensional; ejerce, entre otras, funciones de cuidador, protector, guía moral, modelo, maestro, abastecedor y soporte de la pareja. Sus influencias pueden ser directas: en el desarrollo cognitivo (lenguaje, juicios morales, resolución de problemas que se reflejan en resultados escolares mejores) (Allen & Daly, 2007; McBride, Dyer, & Laxman, 2009), emocional (apego seguro, mayor autoestima, mayor tolerancia al estrés, menor depresión y ansiedad, mayor autocontrol e iniciativa), social y físico de los hijos (Wentzel & Feldman, 1993; Allen & Daly, 2007; McBride, Dyer, Liu, Brown & Hong, 2009). Pero sus influencias sobre los hijos pueden ser indirectas, vía el comportamiento y estado de ánimo de la madre y, en general, mediante el contexto familiar y hogareño (Lamb, 2010; Pleck, 2010a).

A su vez, los hijos modulan la emocionalidad y el comportamiento de ambos progenitores. En los padres ese activo involucramiento con sus hijos produce satisfacción, confianza y bienestar en la interacción, tanto con la pareja como con los propios hijos, favorece la madurez psicosocial y la capacidad de entenderlos y entenderse, acrecienta la empatía y disminuye el estrés (Lamb, 2010). También se ha documentado que reduce la chance de accidentes y muerte prematura, así como el abuso de drogas (Allen & Daly, 2007; Lamb, 2010).

En esta interacción con el padre –mediante juegos (Power, 1985), cuidados diversos, ocios compartidos, etc.– se ha visto que lo que importa, decisiva y positivamente, para los hijos es la calidad (intensidad, calidez, proximidad, accesibilidad, atención, espontaneidad) de la relación, más que el tiempo de

contacto o la «masculinidad» que el padre despliegue (Amato & Dorius, 2010; Lamb, 2010; Lamb & Lewis, 2010) como en el pasado se sostuvo (pues muchos estudios pioneros se focalizaron en intentar demostrar el papel del padre como compañero de juegos y para el «adecuado» rol de género de los hijos varones) (Pleck, 1981; Popenoe, 1996; Pleck, 2010b).

La ausencia del padre, en cambio, se asocia a una mayor vulnerabilidad en los hijos y, se ha sostenido, influirá negativamente sobre su salud y sus conductas posteriores (resultados escolares, sociabilidad, propensión a delinquir) (Horn & Sylvester, 2002; Allen & Daly, 2007), pero no tiene efectos en la elección del rol de género que adopten los hijos (McHale & Huston, 1984; Amato, 2005; Murray & Farrington, 2008; Golombok & Tasker, 2010). Debe siempre tenerse particular cautela al interpretar los resultados de investigaciones realizadas en seres humanos, puesto que, en general, se trata de correlaciones y no de relaciones causa-efecto y, además, porque los sujetos difieren en la percepción, la interpretación y la capacidad de enfrentar experiencias tempranas adversas (Werner, 2004).

Cambios endócrinos también en padres humanos

Como en el caso del monito titi, la interacción con los hijos se asocia a cambios en varias hormonas también en los padres humanos. Por ejemplo, se observan alteraciones en la testosterona, cuyos niveles en plasma caen luego del nacimiento del hijo y son más bajos en los padres que viven en pareja que en hombres solteros (Berg & Wynne-Edwards, 2001; Fleming, Corter, Stallings & Steiner, 2002; Gray, Kahlenberg, Barrett, Lipson & Ellison, 2002; Gray, Yang & Pope, 2006; Gettler, McDade, Feranil & Kuzawa, 2011), una diferencia que es mayor aún en los padres involucrados con sus hijos (Burnham, Chapman, Gray, McIntyre, Lipson, Ellison, 2003). También se detecta estradiol en la saliva de los padres, pero no en la de hombres solteros y sus niveles aumentan un mes después del nacimiento del hijo en comparación a los observados antes del parto (Berg & Wynne-Edwards, 2001). La prolactina es otra hormona que aumenta en casos de *couvade* (los padres presentan síntomas fisiológicos y cambios emocionales característicos del embarazo) y, en general, en los padres respecto a hombres solteros (Storey, Walsh, Quinton & Wynne-Edwards, 2000; Fleming et al., 2002; Gordon, Zagoory-Sharon, Leckman & Feldman, 2010). La mera expectativa de tener un hijo se relaciona a un aumento de cortisol, una hormona relacionada al estrés y a la sensibilidad maternal (Storey et al., 2000; Berg & Wynne-Edwards, 2001). Por último, se detecta una correlación, entre padres e hijos, en los niveles de vasopresina y la oxitocina, neuropéptidos asociados a los vínculos sociales, a la sincronía emocional y a la comunicación positiva con el bebé (Atzil et al., 2012). Algunos

de estos cambios endócrinos ocurren como consecuencia de los cuidados parentales, mientras que otros podrían predecir la futura conducta parental. Por ejemplo, el aumento de la prolactina produciría una mayor sensibilidad y disposición paterna a responder a las demandas de su hijo.

Es interesante observar, además, que los niveles de algunas hormonas, como la oxitocina, se correlacionan entre los miembros de la pareja (Feldman et al., 2010; Feldman, 2012; Feldman et al., 2013). En este mismo sentido, un estudio reciente de Feldman y colaboradores muestra que hay una coincidencia en la actividad de áreas relacionadas a la empatía, teoría de la mente y cognición social entre la madre y el padre (frente a un video del bebé propio de 4 a 6 meses de edad) (Atzil et al., 2012). Este estudio sugiere que, en la coparentalidad, los hijos son capaces de sincronizar la actividad neural del padre y de la madre permitiéndoles «leer» las señales del hijo de manera coincidente y responder a ellas sincronizadamente, lo que promovería la cooperación en la crianza y fortalecería la formación de los intensos vínculos entre madre, padre e hijo (Atzil et al., 2012). Esta experiencia de reciprocidad sería provechosa para que los niños, en un ambiente de intimidad, desarrollen empatía y aprendan a colaborar con otras personas.

A pesar de esta sincronía entre padres y madres, ¿serán iguales sus comportamientos parentales?

El comportamiento de padres y madres tiene más similitudes que diferencias. Ambos alteran sus formas de habla al dirigirse a los bebés (Rondal, 1980; Rowe, Coker & Pan, 2004; Lamb & Lewis, 2010), responden al llanto y sonrisas de estos y ajustan sus respuestas y emocionalidad al desarrollo y necesidades de los hijos (Swain, Kim & Ho, 2011).

Sin embargo, hay algunas diferencias entre los padres y las madres. Los padres tienden a dar a sus hijos una mayor estimulación emocional y física en el juego, tienen mayor contacto táctil con el bebé durante el juego respecto a otras interacciones, responden a sus señales motoras más que a las sociales (Lamb, Frodi, Hwang & Frodi, 1983) y les formulan más preguntas del tipo «qué» y «dónde», lo que propende a desarrollar en los niños mayor vocabulario, con frases más largas y mayores exigencias, ayudándolos a alcanzar mayor competencia cognitiva (Ninio & Rinott, 1988; Tamis-LeMonda, Shannon, Cabrera & Lamb, 2004; McBride et al., 2005), ejerciendo de puentes entre el mundo familiar y el mundo exterior del niño (Lamb, 2010). En el mismo sentido, se ha propuesto que la interacción entre la madre y el hijo es más cíclica y emocional que la de los padres, mientras que la de estos los orienta hacia el entorno y los alienta a la exploración del mismo. Estas experiencias sincróni-

cas en la relación entre padres e hijos, crecientemente complejas a medida que estos crecen, probablemente se transfieran a nuevos lazos de apego, a lo largo de la vida (Feldman et al., 2013).

Estas diferencias en el comportamiento y la emocionalidad de padres y madres se reflejan en una actividad neural selectiva. Así, la activación de la amígdala derecha, una estructura subcortical relacionada a la emocionalidad y las preocupaciones tempranas, es mayor en las madres que en los padres (Atzil et al., 2012). En cambio, la activación de la corteza prefrontal dorsal, relacionada a la cognición social, es mayor en los padres que, como ya se mencionó, servirían como nexos con el mundo exterior para sus hijos. Estas diferencias registradas podrían deberse a los distintos roles y oportunidades de crianza que tienen ambos padres.

Circuito parental

La capacidad de los padres de percibir las señales de los recién nacidos, y de responder a ellas de manera adecuada, depende de cambios en áreas del sistema nervioso central. Estas áreas han sido estudiadas extensamente en roedores (por una revisión, véase Numan & Insel, 2003) y, aunque en menor medida, también en madres y padres humanos mediante técnicas de resonancia magnética funcional (fMRI) (como ejemplos véase Swain, Leckman, Mayes, Feldman, Schultz, 2006; Swain, Lorberbaum, Kose & Strathearn, 2007; Swain, 2008).

Entre las estructuras implicadas en el control de la parentalidad, el área preóptica (mPOA) es considerada como un área central de integración y sincronización de respuestas parentales (Numan & Insel, 2003). Recibe información de todas las modalidades sensoriales de los neonatos (Simerly & Swanson, 1986; Risold, Thompson & Swanson, 1997) y es un sitio neural crítico para la acción de las hormonas en la sincronización de respuestas parentales adecuadas a los estímulos de los neonatos (Bridges et al., 1990; Fleming et al., 1994). Esta área recibe importantes aferencias de otras estructuras del sistema nervioso central relacionadas al control de la afectividad, la motivación y el procesamiento cognitivo y envía proyecciones al área tegmental ventral (VTA) (Numan & Numan, 1994; 1997; Hansen, Bergvall & Nyiredi, 1993). En VTA se encuentran los cuerpos neuronales de dopamina, que proyectan al núcleo accumbens (NAcc) en el estriado ventral (sistema dopaminérgico mesolímbico). La liberación de dopamina en el NAcc sería el componente crítico para la atribución de incentivos o *saliencia* a ciertos estímulos, acontecimientos o pensamientos que atraen la atención, impulsan a la acción e influyen en la conducta orientada hacia metas, permitiendo a un individuo dar el paso que va

de la motivación a la acción (Mogenson, Jones & Yim, 1980; Berridge & Robinson, 1998). El NAcc también recibe información desde áreas relacionadas al procesamiento sensorial y afectivo (ej. la amígdala extendida), a la memoria (el hipocampo) y a procesos cognitivos (ej. la corteza prefrontal y la cíngulada) e integra esta información de modo de posibilitar la coordinación y ejecución de comportamientos y pensamientos ajustados, coherentes y motivados (Mogenson et al., 1980; Berridge & Robinson, 1998; Berridge, 2004).

Si bien hay una gran similitud entre las áreas involucradas en la parentalidad humana y no humana en mamíferos, la influencia de áreas corticales es mayor en el caso de los humanos. De acuerdo al modelo propuesto por Swain (2008), señales sensoriales auditivas, visuales, táctiles y olfativas se procesan en cortezas sensoriales e interactúan con áreas subcorticales de motivación y memoria, activando módulos corticolímbicos. Algunos de ellos se relacionan a la ejecución de comportamientos más instrumentales (mPOA y sus conexiones telencefálicas), otros a aspectos cognitivos, influyendo en áreas relacionadas a las neuronas espejo, la empatía, la planificación y la flexibilidad cognitiva (corteza inferior frontal, insular y temporo-parietal superior), mientras que otros modularían la afectividad y preocupaciones tempranas (aquí se incluyen al VTA, al estriado, la amígdala, las cortezas insular, cíngulada y orbital). Estos módulos trabajarían en paralelo, de manera heterárquica, e interactuarían unos con otros para generar respuestas autónomas, endócrinas y motoras, así como pensamientos coordinados y coherentes con la experiencia de amor parental y con la formación del vínculo. Se podría agregar al modelo propuesto por Swain (2008) que uno de los posibles sistemas unificadores de estos módulos cortico-límbicos es, justamente, el circuito dopaminérgico mesocorticolímbico, que permite la integración de procesos afectivos, cognitivos y motivacionales para la generación de respuestas y pensamientos integrados y coherentes.

Algunas conclusiones

El vínculo que se establece entre padres e hijos es vital para los mamíferos y es esencial para la condición humana. Involucra complejos procesos multisensoriales y motores, compromete la afectividad, altera actividades cognitivas y promueve, en última instancia, el desarrollo de una motivación selectiva y prolongada para cuidar a otro individuo (Insel & Young, 2001).

Este vínculo se basa en una sincronía interpersonal a nivel biológico, emocional y comportamental que permite a los padres «sentir» las señales corporales y emocionales del bebé y coordinar respuestas sensorimotoras contingentes, afectivas, flexibles y coincidentes entre ambos padres (Atzil et al.,

2012). Esta sintonía entre padres e hijos varía entre individuos y contextos e, incluso, puede no existir.

La gran variabilidad y plasticidad en las formas de cuidado parental se pone de manifiesto en el hecho de que puedan desarrollarse solamente por la interacción con neonatos, con independencia del sexo, edad, parentesco y estado endócrino de los individuos en muchas especies de mamíferos. Es probable que la base de la parentalidad resida justamente en esa potencialidad que tienen los mamíferos para cuidar a individuos frágiles e indefensos.

A pesar de la gran variabilidad en los cuidados parentales, los circuitos neurales básicos implicados en esos procesos estarían evolutivamente conservados en los mamíferos. Estos circuitos o módulos cortico-límbicos interactúan entre sí para generar la necesaria coordinación hormonal, autonómica, comportamental y psicológica que permita la comunión de los padres con los hijos (Swain, 2008; 2011).

El sistema nervioso en mamíferos permanecería abierto a influencias del vínculo parental por períodos prolongados de la vida. Posiblemente, los reconocidos efectos positivos de este vínculo para el bienestar y la salud de los individuos se relacionen con su impacto positivo en la fisiología de cada individuo.

Bibliografía

- Afonso, V. M., King, S., Chatterjee, D. & Fleming, A. S. (2009). «Hormones that increase maternal responsiveness affect accumbal dopaminergic responses to pup- and food-stimuli in the female rat». *Hormones and Behavior*, 56:1, pp. 11-23.
- Agrati, D., Fernández-Guasti, A. & Ferreira, A. (2008). «The reproductive stage and experience of sexually receptive mothers alter their preference for pups or males». *Behavioral Neuroscience*, 122:5, pp. 998-1004.
- Allen, S. & Daly, K. (2007). *The effects of father involvement: An updated research summary of the evidence inventory*. Guelph, Centre for Families, Work & Well-Being, University of Guelph.
- Amato, P. R. (2005). «The impact of family formation change on the cognitive, social, and emotional well-being of the next generation». *Future of Children*, 15, pp. 75-96.
- Amato, P. & Dorius, C. (2010). «Fathers, children, and divorce». En: M. E. Lamb (Ed.), *The Role of the Father in Child Development*. 5th edition. New York, John Wiley & Sons Inc., 177-200
- Ainsworth, M. D. S., & Bowlby, J. (1991). «An ethological approach to personality development». *American Psychologist*, 46, pp. 331-341.
- Atzil, S., Hendler, T. & Feldman, R. (2011). «Specifying the brain basis of human attachment: Brain, hormones, and behavior in synchronous and intrusive mothers». *Neuropsychopharmacology*, 36, pp. 2603-15.
- Atzil, S., Hendler, T., Zagoory-Sharon, O., Winetraub, Y. & Feldman, R. (2012). «Synchrony and specificity in the maternal and the paternal brain: relations to oxytocin and vasopressin». *Journal of the American Academy of Child & Adolescent Psychiatry*, 51:8, pp. 798-811.
- Barrett, J. & Fleming, A. S. (2011). «All mothers are not created equal: neural and psychobiological perspectives on mothering and the importance of individual differences». *Journal of Child Psychology and Psychiatry*, 52:4, pp. 368-397.
- Barry, H. & Paxson, L. M. (1971). «Infancy and early childhood - cross-cultural codes». *Ethnology*, 10:4, pp. 466-508.
- Berg, S. J. & Wynne-Edwards, K. E. (2001). «Changes in testosterone, cortisol, and estradiol levels in men becoming fathers». *Mayo Clinic Proceedings*, 76:6, pp. 582-92.
- Berridge, K. C. (2004). «Motivation concepts in behavioral neuroscience». *Physiology & Behavior*, 81:2, pp. 179-209.
- Berridge, K. C. & Kringelbach, M. L. (2013). «Neuroscience of affect: brain mechanisms of pleasure and displeasure». *Current Opinion in Neurobiology*, 23:3, pp. 294-303.
- Berridge, K. C. & Robinson, T. E. (1998). «What is the role of dopamine in reward: hedonic impact, reward learning, or incentive salience?». *Brain Research Reviews*, 28, pp. 309-69.
- Bowlby, J. (1969). *Attachment and Loss, Vol 1. Attachment*. London, Hogarth Press.

- (1973). *Attachment and Loss, Vol 2. Separation: Anxiety and Anger*. London, Basic Books.
- Bridges, R. S. (1990). «Endocrine regulation of parental behavior in rodents». En: N. A. Krasnegor & R. S. Bridges (Eds.), *Mammalian Parenting: Biochemical, Neurobiological, and Behavioral Determinants*. New York, Oxford Press, pp. 93-117.
- Burnham, T. C., Chapman, J. F., Gray, P. B., McIntyre, M. H., Lipson, S. F., Ellison, P. T. (2003). «Men in committed, romantic relationships have lower testosterone». *Hormones and Behavior*, 44:2, pp. 119-22.
- Champagne, F. A. (2008). «Epigenetic mechanisms and the transgenerational effects of maternal care». *Frontiers in Endocrinology*, 29:3, pp. 386-97.
- Champagne, F., Diorio, J., Sharma, S. & Meaney, M. J. (2001). «Naturally occurring variations in maternal behavior in the rat are associated with differences in estrogen-inducible central oxytocin receptors». *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 98:22, pp. 12736-41.
- Feldman, R. (2012). «Oxytocin and social affiliation in humans». *Hormones and Behavior*, 61:3, pp. 380-91.
- Feldman, R., Gordon, I., Influx, M., Gutbir, T., & Ebstein, R. P. (2013). «Parental oxytocin and early caregiving jointly shape Children's oxytocin response and social reciprocity». *Neuropsychopharmacology*.
- Feldman, R., Gordon, I., Schneiderman, I., Weisman, O. & Zagoory-Sharon, O. (2010). «Natural variations in maternal and paternal care are associated with systematic changes in oxytocin following parent-infant contact». *Psychoneuroendocrinology*, 35:8, pp. 1133-41.
- Feldman, R., Gordon, I. & Zagoory-Sharon, O. (2011). «Maternal and paternal plasma, salivary, and urinary oxytocin and parent-infant synchrony: Considering stress and affiliation components of human bonding». *Developmental Science*, 14, pp. 752-761.
- Feldman, R., Weller, A., Leckman, J. F., Kuint, J. & Eidelman, A. I. (1999). «The nature of the mother's tie to her infant: maternal bonding under conditions of proximity, separation, and potential loss». *Journal of Child Psychology and Psychiatry*, 40:6, pp. 929-39.
- Feldman, R., Zagoory-Sharon, O., Weisman, O., Schneiderman, I., Gordon, I., Maoz, R., Shalev, I. & Ebstein, R. P. (2012). «Sensitive parenting is associated with plasma oxytocin and polymorphisms in the OXTR and CD38 genes». *Biological Psychiatry*, 72:3, pp. 175-81.
- Fleming, A. S., Corter, C., Franks, P., Surbey M., Schneider, B., Steiner, M. (1993). «Postpartum factors related to mother's attraction to newborn infant odors». *Developmental Psychobiology*, 26, pp. 115-132.
- 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, pp. 399-413.

- Fleming, A. S., Suh, E. J., Korsmit, M. & Rusak, B. (1994). «Activation of Fos-like immunoreactivity in the medial preoptic area and limbic structures by maternal and social interactions in rats». *Behavioral Neuroscience*, 108:4, pp. 724-34.
- Fleming, A. S., Ruble, D., Krieger, H., Wong, P. Y. (1997). «Hormonal and experiential correlates of maternal responsiveness during pregnancy and the puerperium in human mothers». *Hormones and Behavior*, 31, pp. 145-158.
- Gettler, L. T., McDade, T. W., Feranil, A. B. & Kuzawa C. W. (2011). «Longitudinal evidence that fatherhood decreases testosterone in human males». *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 108:39, 16194-9
- Golombok, S. & Tasker, F. (2010). «Gay fathers». En: M. E. Lamb (Ed.), *The Role of the Father in Child Development*. 5th edition, New York, John Wiley & Sons Inc., pp. 319-340.
- Gordon, I., Zagoory-Sharon, O., Leckman, J. F. & Feldman, R. (2010). «Prolactin, oxytocin, and the development of paternal behavior across the first six months of fatherhood». *Hormones and Behavior*, 58, pp. 513-518.
- Gray, P. B., Kahlenberg, S. M., Barrett, E. S., Lipson, S. F. & Ellison, P. T. (2002). «Marriage and fatherhood are associated with lower testosterone in males». *Evolution and Human Behavior*, 23:3, pp. 193-201.
- Gray, P. B., Yang, C. F. & Pope, H. G., Jr. (2006). «Fathers have lower salivary testosterone levels than unmarried men and married non-fathers in Beijing, China». *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 273:1584, pp. 333-9.
- Hansen, S., Bergvall, A. H. & Nyiredi, S. (1993). «Interaction with pups enhances dopamine release in the ventral striatum of maternal rats: a microdialysis study». *Pharmacology, Biochemistry and Behavior*, 45:3, pp. 673-6.
- Hewlett, B. S. (2000). «Culture, history and sex: Anthropological contributions to conceptualizing father involvement». *Marriage and Family Review*, 29, pp. 59-73.
- Hofer, M. A. (1995). «Hidden regulators: Implications for a new understanding of attachment, separation, and loss». En: S. Golberg, R. M., J. Kerr (Eds.), *Attachment theory: Social, developmental, and clinical perspectives*. Hillsdale, NJ, Analytic Press, pp. 203-230.
- Horn, W. F. & Sylvester, T. (2002). *Father Facts* (4th ed.). Gaithersburg, MD, National Fatherhood Initiative.
- Hrdy, S. B. (2011) *Mothers and others, the evolutionary origins of mutual understanding*. Cambridge, Mass., Harvard University Press.
- Insel, T. R. & Young, L. J. (2001). «Neurobiology of social attachment». *Nature Reviews Neuroscience*, 2, pp. 129-136.
- Jakubowski, M. & Terkel, J. (1986). «Establishment and maintenance of maternal responsiveness in postpartum Wistar rats». *Animal Behaviour*, 34, pp. 256-62.
- Lamb, M. E. (2010). «How do fathers influence children's development? Let me count the ways». En: M. E. Lamb (Ed.), *The Role of the Father in Child Development*. 5th edition, New York, John Wiley & Sons Inc., pp. 1-26.

- Lamb, M. E., Frodi, M., Hwang, C. P. & Frodi, A. M. (1983). «Effects of paternal involvement on infant preferences for mothers and fathers». *Child Development*, 54, pp. 450-452.
- Lamb, M. E. & Lewis, Ch. (2010). «The development and significance of father-child relationships in two-parent families». En: M. E. Lamb (Ed.), *The Role of the Father in Child Development*. 5th edition, New York, John Wiley & Sons Inc., pp. 94-153.
- Leckman, J. F. & Mayes, L. C. (1999). «Preoccupations and behaviors associated with romantic and parental love. Perspectives on the origin of obsessive-compulsive disorder». *Child & Adolescent Psychiatric Clinics of North America*, 8, pp. 635-665.
- Lee, A., Clancy, S. & Fleming, A. S. (2000). «Mother rats bar-press for pups: effects of lesions of the mpoa and limbic sites on maternal behavior and operant responding for pup-reinforcement». *Behavioural Brain Research*, 108:2, pp. 215-31.
- Levine, A., Zagoory-Sharon, O., Feldman, R. & Weller, A. (2007). «Oxytocin during pregnancy and early postpartum: Individual patterns and maternal-fetal attachment». *Peptides*, 28, pp. 1162-1169.
- Ma, E., Lau, J., Grattan, D. R., Lovejoy, D. A. & Wynne-Edwards, K. E. (2005). «Male and female prolactin receptor mRNA expression in the brain of a biparental and a uniparental hamster, *Phodopus*, before and after the birth of a litter». *J Neuroendocrinol*, 17:2, pp. 81-90.
- Machado, L., Ferrari, E., Berrostequieta, I., Ferreira, A., Zuluaga, M. J. (2013). «Sex differences in juveniles expression of maternal behavior in a model of overlapping litter in *Rattus norvegicus*». Congreso de la Sociedad Argentina de Neurociencias, Córdoba, Argentina.
- Mashoodh, R., Sinal, C. J., & Perrot-Sinal, T. S. (2009). «Predation threat exerts specific effects on rat maternal behaviour and anxiety-related behaviour of male and female offspring». *Physiology and Behavior*, 96: 693-702.
- Mattson, B. J., Williams, S., Rosenblatt, J. S. & Morrell, J. I. (2001). «Comparison of two positive reinforcing stimuli: pups and cocaine throughout the postpartum period». *Behavioral Neuroscience*, 115:3, pp. 683-94.
- Mayes, L. C., Swain, J. E & Leckman, J. F. (2005). «Parental attachment systems: neural circuits, genes, and experiential contributions to parental engagement». *Clinical Neuroscience Research*, 4, pp. 301-313.
- McBride, B. A., Dyer, W. J. & Laxman, D. (2009). «Father involvement and child outcomes: A longitudinal view». Society for Research in Child Development Biennial Meeting, Denver, CO.
- McBride, B.A., Dyer, W. J., Liu, Y., Brown, G. & Hong, S. (2009). «The differential impact of early father and mother involvement on later student achievement». *Journal of Educational Psychology*, 101, pp. 498-508.
- McBride, B. A., Schoppe-Sullivan, S. J. & Ho, M. H. (2005). «The mediating role of fathers' school involvement on student achievement». *Journal of Applied Developmental Psychology*, 26, pp. 201-216.

- McHale, S. M., & Huston, T. L. (1984). «Men and women as parents: Sex role orientations, employment, and parental roles with infants». *Child Development*, 55, 1349-1361.
- McLeod, J., Sinal, C. J., & Perrot-Sinal, T. S. (2007). «Evidence for non-genomic transmission of ecological information via maternal behavior in female rats. Genes». *Brain and Behavior*, 6:1, pp. 19-29.
- Mogenson, G. J., Jones, D. L. & Yim, C. Y. (1980). «From motivation to action: functional interface between the limbic system and the motor system». *Progress in Neurobiology*, 14:2/3, 69-97
- Murray, J. & Farrington, D. P. (2008). «Paternal imprisonment: Long-lasting effects on boys». *Development and Psychopathology*, 20, pp. 273-290.
- Ninio, A. & Rinott, N. (1988). «Fathers' involvement in the care of their infants and their attributions of cognitive competence to infants». *Child Development*, 59, pp. 652-663.
- Nissen, H. W. (1930). «A study of maternal behavior in the white rat by means of the obstruction method». *The Journal of Genetic Psychology*, 37, pp. 377-393.
- Numan, M. & Insel, T. R. (2003). *The Neurobiology of Parental Behavior*. New York, Spring-Verlag.
- Numan, M. & Numan, M. J. (1994). «Expression of Fos-like immunoreactivity in the preoptic area of maternally behaving virgin and postpartum rats». *Behavioral Neuroscience*, 108:2, pp. 379-94.
- (1997). «Projection sites of medial preoptic area and ventral bed nucleus of the stria terminalis neurons that express Fos during maternal behavior in female rats». *Journal of Neuroendocrinology*, 9:5, pp. 369-84.
- Panksepp, J. (1998). *Affective Neuroscience: the Foundations of Human and Animal Emotion*. New York, Oxford University Press.
- Parsons, C. E., Young, K. S., Murray, L., Stein, A. & Kringelbach, M. L. (2010). «The functional neuroanatomy of the evolving parent-infant relationship». *Progress in Neurobiology*, 91, pp. 220-241.
- Pleck, J. H. (1981). *The myth of masculinity*. Cambridge, MA., MIT Press.
- (2010a). «Paternal involvement: Revised conceptualization and theoretical linkages with child outcomes». En: M. E. Lamb (Ed.), *The role of the father in child development*. 5th edition, New York, John Wiley & Sons Inc., pp. 58-93.
- (2010b). «Fatherhood and Masculinity». En: M. E. Lamb (Ed.), *The Role of the Father in Child Development*. 5th edition, New York, John Wiley & Sons Inc., pp. 27-57.
- Popenoe, D. (1996). *Life without father: Compelling new evidence that fatherhood and marriage are indispensable for the good of children and society*. New York, Free Press.
- Power, T. G. (1985). «Mother—and father—infant play: A developmental analysis». *Child Development*, 56, 1514-1524.
- Reburn, C. J. & Wynne-Edwards K. E. (1999). «Hormonal changes in males of a naturally biparental and a uniparental mammal». *Hormones and Behavior*, 35:2, pp. 163-76.

- Risold, P. Y., Thompson, R. H. & Swanson, L. W. (1997). «The structural organization of connections between hypothalamus and cerebral cortex». *Brain Res Brain Res Rev.*, 24:2/3, pp. 197-254.
- Rondal, J. A. (1980). «Fathers' and mothers' speech in early language development». *Journal of Child Language*, 7, pp. 353-369.
- Rosenblatt, J. S. (1967). «Nonhormonal basis of maternal behavior in the rat». *Science*, 156, 1512-1514.
- Rosenblatt, J. S. & Lehrman, D. S. (1963). «Maternal behavior in the laboratory rat». En: H. L. Rheingold (Ed.), *Maternal behavior in mammals*. New York, John Wiley & Sons.
- Rowe, M. L., Coker, D. & Pan, B. A. (2004). «A comparison of fathers' and mothers' talk to toddlers in low-income families». *Social Development*, 13, pp. 278-291.
- Samuels, M. H. & Bridges, R. S. (1983). «Plasma prolactin concentrations in parental male and female rats: effects of exposure to rat young». *Endocrinology*, 113, 1647-1654.
- 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, pp. 410-8.
- Simerly, R. B. & Swanson, L. W. (1986). «The organization of neural inputs to the medial preoptic nucleus of the rat». *Journal of Comparative Neurology*, 246:3, pp. 312-42.
- Singer, L. M., Brodzinsky, D. M., Ramsay, D., Steir, M. & Waters, E. (1985). «Mother-infant attachment in adoptive families». *Child Development*, 56, 1543-1551.
- Stern, J. M. (1996). «Somatosensation and maternal care in Norway rats». En: J. S. Rosenblatt & C. T. Snowdon (Eds.), *Advances in the Study of Behavior*. New York, Academic Press.
- (1997). «Offspring-induced nurturance: Animal-human parallels». *Developmental Psychobiology*, 31, pp. 19-37.
- 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, pp. 79-95.
- Swain, J. E. (2008). «Baby stimuli and the parent brain: functional neuroimaging of the neural substrates of parent-infant Attachment. Review». *Psychiatry*, August, pp. 29-36.
- (2011). «The human parental brain: In vivo neuroimaging». *Progress in Neuro-Psychopharmacology & Biological Psychiatry*, 35, 1242-1254.
- Swain, J. E., Kim, P. & Ho, S. S. (2011). «Neuroendocrinology of parental response to baby-cry». *Journal of Neuroendocrinology*, 23, 1036-1041.
- Swain, J. E., Leckman, J. F., Mayes, L. C., Feldman, R., Schultz, R. T. (2006). «Own baby pictures induce parental brain activations according to psychology, experience and postpartum timing». *Biological Psychiatry*, 59, 126.
- 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: 262-287.

- Tamis-LeMonda, C. S., Shannon, J. D., Cabrera, N. J., & Lamb, M. E. (2004). «Fathers and mothers at play with their 2- and 3-year-olds: Contributions to language and cognitive development». *Child Development*, 75, 1806-1820.
- Terkel, J. & Rosenblatt, J. S. (1972). «Humoral factors underlying maternal behavior at parturition: cross transfusion between freely moving rats». *Journal of Comparative and Physiological Psychology*, 80, pp. 365-371.
- Uriarte, N., Ferreira, A., Rosa, F. X. & Lucion, A. B. (2009). «Effects of litter-overlapping on emotionality, stress response and reproductive functions in male and female rats». *Developmental Psychobiology*, 513, pp. 259-267.
- Uriarte, N., Ferreira, A., Rosa, X. F., Sebben, V. & Lucion, A. B. (2008). «Overlapping litters in rats: effects on maternal behavior and offspring emotionality». *Physiology & Behavior*, 93:4/5, 1061-70.
- Van Ijzendoorn, M. H. & Juffer, F. (2006). «Adoption as intervention. Meta-analytic evidence for massive catch-up and plasticity in physical, socio-emotional, and cognitive development». *Journal of Child Psychology and Psychiatry and Allied Disciplines*, 47, 1228-1245.
- Wentzel, K. R. & Feldman, S. S. (1993). «Parental predictors of boys' self restraint and motivation to achieve at school: A longitudinal study». *Journal of Early Adolescence*, 13, pp. 183-203.
- Werner, E. E. (2004). «Journeys from childhood to midlife: risk, resilience, and recovery». *Pediatrics*, 114, 492.
- Wilsoncroft, W. E. (1969). «Babies by bar-press: Maternal behavior in the rat». *Behavior Research Methods & Instrumentation*, 1, pp. 229-230.
- Winnicott, D. W. (1956). «Primary maternal preoccupation». En: D. W. Winnicott (Ed.), *Through pediatrics to psycho-analysis*. London, Hogarth, pp. 300-305.
- (1960). «The theory of the parent-infant relationship». *International Journal of Psychoanalysis*, 41, pp. 585-595.
- Wiesner, B. P. & Sheard, N. M. (1933). *Maternal Behaviour in the Rat*. Edinburgh, Oliver & Boyd.
- 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, pp. 114-21.
- Ziegler, T. E. (2000). «Hormones associated with non-maternal infant care: a review of mammalian and avian studies». *Folia Primatologica*, 71: 6-21.
- Ziegler, T. E.; Prudom, S. L.; Zahed, S. R.; Parlow, A. F. & Wegner, F. (2009). «Prolactin's mediative role in male parenting in parentally experienced marmosets (*Callithrix jacchus*)». *Hormones and Behavior*, 56:4, pp. 436-43.
- Ziegler, T. E. & Snowdon, C. T. (2000). «Preparental hormone levels and parenting experience in male cotton-top tamarins, *Saguinus Oedipus*». *Hormones and Behavior*, 38:3, pp. 159-67.