

03068

3
28

UNIVERSIDAD NACIONAL AUTONOMA
DE MEXICO



UNIDAD ACADEMICA DE LOS CICLOS PROFESIONAL Y DE
POSGRADO DEL COLEGIO DE CIENCIAS Y HUMANIDADES

DESCRIPCION DE LAS CARACTERISTICAS
COPULATORIAS MOTORAS Y GENITALES DEL
HAMSTER MACHO (*Mesocricetus auratus*): EFECTOS
DE LA CASTRACION Y DEL TRATAMIENTO
CON ANDROGENOS.

T E S I S

QUE PARA OBTENER EL GRADO DE:
MAESTRA EN CIENCIAS FISIOLÓGICAS
P R E S E N T A :
BIOL. EXP. MARCELA ARTEAGA SILVA

DIRECTORA DE TESIS: DRA. GABRIELA MORALI DE LA BRENA



UNAM – Dirección General de Bibliotecas Tesis Digitales Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS © PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

Todo el material contenido en esta tesis está protegido por la Ley Federal del Derecho de Autor (LFDA) de los Estados Unidos Mexicanos (México).

El uso de imágenes, fragmentos de videos, y demás material que sea objeto de protección de los derechos de autor, será exclusivamente para fines educativos e informativos y deberá citar la fuente donde la obtuvo mencionando el autor o autores. Cualquier uso distinto como el lucro, reproducción, edición o modificación, será perseguido y sancionado por el respectivo titular de los Derechos de Autor.

***A mis Padres, por que siempre han creído en mí y por su inmenso cariño.
Doy gracias a Dios por que estan conmigo en este momento.***

A mis hermanos, cuñadas, sobrinos, abuelitos y tíos por su comprensión.

A mis amigas y amigos por su valiosa ayuda.

AGRADECIMIENTOS

A mi Directora de tesis Gabriela Morali de la Brena, por sus valiosos comentarios en la realización de esta tesis y la confianza depositada en mí.

A mis amigos y compañeros, Arturo, Marisela y Dolores, del Laboratorio de Farmacología del CMN Siglo XXI, IMSS, por todo el tiempo compartido.

Al proyecto de Maestría y Doctorado de la U.A.C. P y P del CCH, UNAM, al Instituto de Investigaciones Biomédicas, UNAM y al CMN Siglo XXI, IMSS, por la oportunidad.

A mis cotutores, los Doctores Manuel Salas Alvarado y Pablo Pacheco Cabrera, por sus acertados comentarios y sugerencias en la realización de esta tesis.

Al Dr. Javier Velazquez Moctezuma y la M en C. Gabriela Rodríguez Manzo, por la revisión y comentarios a esta tesis.

Al CONACYT, por el apoyo y asignación de la Beca con Número de Registro 82127.

INDICE

CONTENIDO	No. DE PAGINA
RESUMEN	1
SUMMARY	3
I. INTRODUCCION	
1. ASPECTOS DESCRIPTIVOS DE LA CONDUCTA SEXUAL EN MAMIFEROS	
a) Descripción de la Conducta Sexual de Diferentes Especies de Mamíferos	5
b) Descripción de la Conducta Sexual del Hamster Macho	8
2. REGULACION HORMONAL DE LA CONDUCTA SEXUAL MASCULINA EN MAMIFEROS	
a) Regulación Hormonal de la Conducta Sexual de Diferentes Especies de Mamíferos	11
b) Regulación Hormonal de la Conducta Sexual del Hamster Macho	15
3. REGULACION NEURAL DE LA CONDUCTA SEXUAL MASCULINA EN MAMIFEROS	
a) Regulación Neural de la Conducta Sexual de Diferentes Especies de Mamíferos	16
b) Regulación Neural de la Conducta Sexual del Hamster Macho	19
c) Regulación Neural de las Respuestas Genitales	19
d) Regulación Neural de los Movimientos Pélvicos Copulatorios	24
II. PLANTEAMIENTO DEL PROBLEMA	30
III. HIPOTESIS Y OBJETIVOS	33
IV. METODOLOGIA	34
V. RESULTADOS	40
VI. DISCUSION	63
VII. CONCLUSIONES	75
VIII. REFERENCIAS	76

RESUMEN

Se ha demostrado la participación de las hormonas gonadales en la actividad de los circuitos neuronales involucrados en la expresión de las respuestas conductuales y genitales de la actividad copulatoria masculina en diversas especies de mamíferos. Sin embargo, la evidencia acerca de la influencia de las hormonas gonadales en los mecanismos neuronales que participan en la ejecución de los movimientos pélvicos copulatorios rítmicos y alternantes, es limitada. En este trabajo se analizaron mediante una técnica acelerométrica y poligráfica las características de las respuestas motoras y genitales realizadas durante la actividad copulatoria de 17 hamsters intactos en tres pruebas; posteriormente éstos fueron divididos en dos grupos para estudiar los efectos de la castración y del tratamiento con andrógenos sobre estas respuestas: 1) grupo experimental (n=7), fue sometido a la extirpación de las gónadas y luego de cuatro semanas de prueba recibió tratamiento con propionato de testosterona, 500 µg/día y propionato de 5α-dihidrotestosterona, 300 µg/día por vía sc durante ocho semanas; 2) grupo sham (n=6), fue sometido a las mismas pruebas bajo manipulaciones simuladas como control. En la condición de sujetos (Ss) intactos, los trenes de movimientos pélvicos en todas las respuestas se presentaron como series de oscilaciones rítmicas y regulares cuya frecuencia fue de aproximadamente 15 movs/seg y cuya duración varió de 0.8 a 1.3 seg de acuerdo al tipo de conducta copulatoria; la inserción peneana tuvo una duración de aproximadamente 2 seg en las respuestas de intromisión, de aproximadamente 3.5 seg en las conductas de eyaculación y de 6 a 16 seg en las conductas de intromisión larga; al establecerse el contacto genital por la inserción peneana, el tren de movimientos pélvicos extravaginales se suspendió y fue seguido por una serie breve de movimientos pélvicos intravaginales rápidos en la conducta de eyaculación y por un periodo prolongado de movimientos intravaginales lentos (1 a 2 por seg) en las respuestas de intromisión larga. La castración provocó una disminución progresiva del número de montas, de conductas de intromisiones y de eyaculación, de modo que dos semanas después se suprimió la respuesta de

eyaculación y se redujo significativamente la duración de las inserciones penéneas, que dejaron de presentarse dos o tres semanas después de la castración. La duración de los trenes de movimientos pélvicos extravaginales de los Ss castrados fue mayor en todas las respuestas copulatorias, comparadas con las de los Ss intactos y con los Ss sham; la frecuencia, el vigor y la regularidad de los trenes de movimientos pélvicos en las diferentes respuestas fueron similares a las del animal intacto y a las de los sujetos sham. El tratamiento hormonal gradualmente restituyó la presentación de las respuestas copulatorias, aún cuando las latencias de éstas fueron más largas. Las respuestas presentadas tuvieron trenes de movimientos pélvicos con duración, frecuencia, amplitud y regularidad similares a las de los Ss intactos y contactos genitales con duraciones también similares. Los resultados sugieren que los mecanismos neuronales responsables de la presentación de las conductas copulatorias, así como los responsables de la presentación de las respuestas genitales durante las conductas de intromisión y de eyaculación, requieren de los andrógenos para su funcionamiento; en cambio, los circuitos neuronales involucrados en la expresión de los componentes motores de la actividad copulatoria del hamster parecen ser independientes de la acción de los andrógenos.

SUMMARY

The participation of gonadal hormones in the activity of the neuronal circuits involved in the expression of the masculine copulatory behavior of diverse mammalian species has been widely demonstrated. However, evidence about the influence of gonadal hormones on the neuronal mechanisms that participate in the execution of the rhythmic and alternate copulatory pelvic thrusting is limited. In this study, the characteristics of the motor and genital responses performed during the copulatory behavior of the hamster were analyzed by using an accelerometric and polygraphic technique, in 17 intact, sexually active hamsters, in three weekly tests; then, they were divided into two groups in order to assess the effects of castration and restorative treatment with androgens, upon these responses: 1) the experimental group was castrated and tested during four weeks and afterwards for eight more weeks under daily sc treatment with testosterone propionate (500 μg) and 5 α -dihydrotestosterone propionate (300 μg); 2) the sham group was similarly tested during the same period under sham procedures as control. In the intact animals, the pelvic thrusting trains in all copulatory responses appeared as series of rhythmic and regular oscillations of approximately 15 thrust/sec and with durations ranging from 0.8 to 1.3 sec depending on the copulatory response; penile insertion lasted approximately 2 sec in the intromission responses, approximately 3.5 sec in the ejaculatory behaviors and ranged from 6 to 16 sec in the long intromission responses; when penile insertion was achieved pelvic thrusting was interrupted and followed by a brief series of fast intravaginal pelvic thrusting in the ejaculatory behaviors, and by a prolonged period of slow intravaginal pelvic thrusting (1 to 2 per sec) in the long intromissive behaviors. Castration resulted in a progressive decline in the number of mounting, intromission and ejaculation behavioral responses, so that after two weeks the ejaculatory behavior was no longer achieved, and the duration of penile insertions was significantly reduced until they disappeared two or three weeks after castration. The duration of the extravaginal pelvic thrusting trains of castrated subjects was longer in all copulatory behaviors in relation to

that of either intact or sham subjects; the frequency, vigor and regularity of the pelvic thrusting trains in the different copulatory responses were similar to those of intact and sham subjects. The hormonal treatment gradually restored the occurrence of copulatory behaviors but the response latencies remained longer than those of intact animals. The copulatory behaviors showed pelvic thrusting trains with similar duration, frequency, vigor and regularity to those of intact and sham subjects, and with genital contacts also of similar duration. The present results suggest that the neuronal mechanisms responsible of the presentation of the copulatory behaviors, as well as those involved in the execution of genital responses during both intromissive and ejaculatory behaviors require androgens for their functioning. By contrast, the neuronal circuits involved in the expression of the motor components of the copulatory behavior of the hamster seem to be independent of androgen action.

I. INTRODUCCION

1. ASPECTOS DESCRIPTIVOS DE LA CONDUCTA SEXUAL EN MAMIFEROS

a) Descripción de la Conducta Sexual de Diferentes Especies de Mamíferos

En los organismos vivos existe un tipo característico de reproducción para cada especie, el cual queda incluido en un amplio espectro de posibilidades que van desde una simple división celular hasta la reproducción sexual, que permite el intercambio genético entre individuos e implica la manifestación de un repertorio conductual complejo. En los mamíferos, la reproducción es una actividad muy elaborada que implica el acoplamiento del individuo a una variedad de estímulos externos, tales como el fotoperíodo, la disponibilidad de alimento, la temperatura, la humedad, las interacciones sociales y las relaciones de jerarquía. Los estímulos ambientales pueden repercutir en la reproducción del individuo al modificar la actividad del sistema neuroendócrino: así por ejemplo, el eje hipotálamo-hipófisis-gónadas responde a los cambios en el fotoperíodo y en forma directa regula la función reproductiva a través de cambios en la secreción de gonadotrofinas (Banks y Stabenfeldt, 1983). La actividad del eje hipotálamo-hipófisis-tiroides es modificada por la disponibilidad de alimento y por los cambios de temperatura. A su vez la actividad del eje hipotálamo-hipófisis-suprarrenales es modificada por situaciones sociales o por condiciones ambientales desfavorables que ejercen una presión sobre los individuos; esta condición provoca la liberación de hormonas corticosteroides que ejercen un efecto inhibitorio sobre la liberación de las gonadotrofinas (Ellis y Desjardins, 1982; Banks y Stabenfeldt, 1983). Por otro lado, los estímulos olfatorios provenientes de otros individuos pueden ser, sobre todo en algunas especies, muy importantes para regular algunas de las funciones reproductivas (Turek y Van Cauter, 1988)

Bajo la influencia de los estímulos ambientales se regula la presentación de diversas funciones y estadios reproductivos: pubertad, ovulación, fertilización, gestación, parto, etc (Sadleir, 1969), algunas de las cuales implican la expresión de comportamientos

característicos. Entre estos comportamientos se encuentra el comportamiento sexual, cuya manifestación en períodos próximos a la ovulación permite la unión de las gametas masculina y femenina y con ella la diversidad genética y la perpetuación de las especies. Este comportamiento puede tener otras funciones como el establecimiento de nexos entre la pareja. La expresión del comportamiento sexual varía durante la vida del individuo en función de los factores ambientales, de la edad y de la experiencia (Larsson y Essberg, 1962).

El comportamiento sexual involucra actividades de cortejo, de apareamiento y respuestas posteyaculatorias. El cortejo incluye todas las conductas por medio de las cuales el macho y la hembra se identifican como miembros de una misma especie que se encuentran en condiciones adecuadas para el apareamiento; asimismo, las actividades de cortejo propician y mantienen el interés sexual de ambos para la realización del apareamiento. En los mamíferos el cortejo incluye la realización de conductas específicas estereotipadas como son: la emisión de vocalizaciones audibles como en el caso del gato y algunos ungulados o ultrasónicas como en varias especies de roedores, el olfateo, la exploración anogenital, el acicalamiento dirigido a la pareja y la persecución de la hembra por parte del macho. Estas conductas se presentan en una secuencia de respuestas recíprocas que dan lugar a la cópula o apareamiento. La duración de esta secuencia de conductas precopulatorias varía dependiendo de la especie y puede abarcar desde unos cuantos segundos como en los roedores, horas como en los elefantes o inclusive varios días como en los delfines (Meisel y Sachs, 1994).

Las actividades de apareamiento implican, en los mamíferos, la ejecución de respuestas conductuales cuya secuencia característica es también particular a cada especie (Dewsbury, 1979), pero en la generalidad de ellas involucra la monta del macho sobre la grupa de la hembra, la realización de movimientos pélvicos por parte del macho, la inserción intravaginal del pene y la eyaculación. Estas respuestas pueden ocurrir en sucesión inmediata dentro de una misma respuesta conductual, sin que ocurran

previamente otras montas con inserción peneana, como en el conejo, el gato, el perro, los rumiantes y la generalidad de los primates. En la mayoría de los roedores y en algunos primates, se pueden presentar conductas de monta sin inserción peneana llamadas genéricamente montas, conductas de monta con movimientos característicos de la inserción peneana intravaginal, llamadas genéricamente conductas de intromisión y conductas de monta con movimientos característicos de la inserción peneana y de la eyaculación, llamadas genéricamente conductas de eyaculación. La hembra, por su parte, adopta una postura de receptividad característica, con la región genital expuesta hacia el macho, la cual facilita la intromisión peneana y la eyaculación. La monta consiste en general en acercamientos del macho hacia la grupa de la hembra, el abordaje de ésta, la sujeción y palpación de sus flancos con las patas delanteras, así como la realización de movimientos pélvicos repetitivos y alternantes hacia adelante y hacia atrás, seguidos por una desmonta lenta. La conducta de intromisión se inicia como la monta, pero la serie de movimientos pélvicos termina con un movimiento profundo hacia adelante, asociado con la inserción peneana intravaginal seguido por una desmonta brusca hacia atrás como en el caso de la rata, o bien puede caracterizarse por la realización de movimientos pélvicos intravaginales lentos (1 a 2 por segundo), como en el ratón y en el cobayo, seguida por una desmonta lenta. Después de las intromisiones, dependiendo de la especie, el macho puede presentar acicalamiento del área genital. Después de un cierto número de intromisiones, se presenta la conducta de eyaculación, la cual consiste en una monta con intromisión peneana intravaginal, que culmina con los movimientos corporales característicos de la expulsión seminal. Una vez que el macho realiza la conducta de eyaculación se presentan respuestas posteyaculatorias que incluyen en general, en el macho, la adopción de posturas típicas, la emisión de vocalizaciones ultrasonicas en algunas especies y la presentación de un período de inactividad sexual, llamado intervalo posteyaculatorio, el cual tiene una duración variable de acuerdo a la especie: de aproximadamente un minuto como en el conejo, de cinco a diez minutos como en la rata,

o de hasta varios días como en el cobayo y en algunas cepas de ratón (Dewsbury, 1979); este intervalo termina al reiniciarse la actividad copulatoria. El intervalo posteyaculatorio, en varias especies como la rata, incluye dos períodos: el período refractario absoluto y el período refractario relativo. Durante el período refractario absoluto el macho permanece insensible a la estimulación sexual en tanto que durante el período refractario relativo, empieza a responder gradualmente ante un estímulo potente como por ejemplo el cambio de la hembra por otra o reinicia la actividad copulatoria al recibir un estímulo inespecífico (Pollak y Sachs, 1975; Sachs y Barfield, 1974). En el intervalo posteyaculatorio la rata macho no presenta actividad locomotora, dando la apariencia de estar dormido, además de emitir vocalizaciones ultrasónicas de 22 Khz (Barfield y Geyer, 1975).

Las conductas copulatorias involucran la interacción funcional de tres componentes: un componente motor que determina la actividad coordinada de los músculos que participan en la monta y en la ejecución de los movimientos pélvicos copulatorios rítmicos; un componente genital externo que incluye respuestas vasculares y musculares que determinan la erección y la inserción peneana intravaginal; y un componente genital interno que incluye la actividad secretora y contráctil de los diversos órganos que participan en la emisión seminal y en la eyaculación (Moralí y Beyer, 1992); de la coordinación entre estos componentes depende el éxito en la reproducción por parte del macho.

El análisis de estos componentes permite conocer los mecanismos de regulación y de integración de las respuestas motoras involucradas en el comportamiento sexual.

b) Descripción de la Conducta Sexual del Hamster Macho

El hamster macho presenta en su comportamiento sexual una serie de conductas precopulatorias, respuestas copulatorias y conductas posteyaculatorias.

Conducta precopulatoria

La conducta precopulatoria del hamster macho consiste básicamente en la emisión de vocalizaciones ultrasónicas (Floody y Pfaff, 1977), el olfateo de la cabeza de la hembra, la exploración anogenital, el acicalamiento dirigido a la pareja y movimientos que tienden a estimular en la hembra la adopción de una adecuada postura de lordosis (Kow y cols., 1976)

Por su parte, la hembra en estro muestra conductas que atraen la atención del macho, realizando desplazamientos hacia él y adoptando la posición de lordosis por períodos prolongados. Si la estimulación producida por la pareja no es la adecuada en la conducta precopulatoria, la cópula no puede llevarse al cabo.

Conducta copulatoria

La conducta copulatoria del hamster macho, ha sido ya descrita por otros autores (Beach y Rabedeau, 1959; Bunnell y cols., 1976); durante ésta se pueden reconocer varias conductas motoras estereotipadas como son: la monta, la conducta de intromisión, la conducta de eyaculación y la conducta de intromisión larga. La monta consiste en el acercamiento del macho hacia la hembra por la parte de atrás, el abordaje, sujeción y la palpación de los flancos de ésta con las patas delanteras y la ejecución de movimientos pélvicos repetitivos y alternantes hacia adelante y hacia atrás, sobre la grupa de la hembra, seguidos por una desmonta lenta. Por su parte, durante las montas, la hembra en posición de lordosis realiza movimientos de orientación de su región perineal hacia la del macho (Noble, 1979a); sin estos movimientos de ajuste postural, la posibilidad del macho para llevar al cabo la intromisión se reduce considerablemente (Noble, 1979b). La conducta de intromisión se inicia como la monta, pero la serie de movimientos pélvicos extravaginales termina con un movimiento pélvico profundo hacia adelante que se mantiene durante aproximadamente 2.5 segundos y que está asociado con la inserción peneana intravaginal; ésta es seguida igualmente por una desmonta lenta. La conducta de eyaculación es una

monta con inserción peneana intravaginal, que se mantiene durante un período de tiempo más largo y que en general culmina con la expulsión seminal. Se ha descrito que, una vez que el macho logra la inserción peneana, se presenta un incremento en la frecuencia de los movimientos pélvicos, que puede ser observado más fácilmente por la vibración de los testículos, siendo éste el criterio conductual utilizado para diferenciar las conductas de eyaculación de las de intromisión (Bunnell y cols., 1976). El hamster puede presentar varias series eyaculatorias sucesivas. La primera serie se caracteriza por presentar un número muy variable de montas y aproximadamente 15 conductas de intromisión a intervalos de 10 segundos, las que culminan con una conducta de eyaculación. Esta es seguida por un período posteyaculatorio de aproximadamente 30 segundos, durante los cuales el macho se acicala intensamente y emite vocalizaciones (Floody y Pfaff, 1977), reiniciando la actividad sexual al cabo de este período. En las siguientes series eyaculatorias se presentan menos montas, menos intromisiones, así como una reducción en las latencias de eyaculación; sin embargo los intervalos posteyaculatorios se van incrementando conforme transcurren las series copulatorias, alcanzando valores hasta de 90 segundos, durante los cuales el macho aumenta su actividad locomotora no dirigida hacia la hembra y existe una mayor refractoriedad a la estimulación sexual. En otras especies de roedores como la rata, el macho también realiza varias series copulatorias con intervalos post eyaculatorios cada vez más largo, hasta que alcanza un estado de extenuación sexual; éste se ha definido en la rata por la interrupción de la actividad copulatoria al menos por un período de 60 minutos sin mostrar ninguna conducta copulatoria (Beach y Jordan, 1956). En el caso del hamster, existe una manifestación conductual del estado de extenuación sexual: a medida que el macho realiza varias eyaculaciones y se acerca a la extenuación sexual, se presenta un cambio en la conducta de intromisión, prolongándose la inserción peneana intravaginal por un período mayor que en las otras respuestas de intromisión; durante ésta el macho realiza movimientos pélvicos intravaginales con una frecuencia apreciablemente menor (de uno a dos movimientos por

segundo) que la de los movimientos pélvicos previos a la inserción; estas conductas reciben el nombre de intromisiones largas (Bunnell y cols., 1976).

2. REGULACION HORMONAL DE LA CONDUCTA SEXUAL MASCULINA EN MAMIFEROS

a) Regulación Hormonal de la Conducta Sexual de Diferentes Especies de Mamíferos

La importancia de las hormonas gonadales para el inicio y mantenimiento de la conducta sexual masculina en mamíferos ha sido ampliamente demostrada en diversas especies como la rata (Beach, 1944, 1946, 1970; Feder, 1971), el ratón (McGill y Haynes, 1973), el hamster (Warren y Aronson, 1957), el cobayo (Grunt y Young, 1953), el conejo (Valenstein y Groy, 1957), el gato (Rosenblatt y Aronson, 1958), el perro (Beach, 1970) y el mono (Michael y Wilson, 1974; Phoenix, 1973). Esto ha sido fundamentado por los siguientes hechos: la conducta sexual se comienza a expresar en la etapa de la pubertad, asociada con cambios anatómicos y fisiológicos en la gónada masculina y con un aumento en la secreción de andrógenos. La actividad reproductiva de muchas especies de mamíferos está regulada por los cambios en los niveles de hormonas gonadales ocasionados por las estaciones del año, observándose durante la fase de quiescencia gonadal, una atrofia de las gónadas y una inactividad sexual. La gonadectomía prepuberal impide la expresión de la actividad sexual, efecto que es revertido por la administración de hormonas gonadales. La castración postpuberal va acompañada por una disminución progresiva y finalmente la pérdida de la actividad sexual. Los cambios conductuales observados después de la castración son similares en la generalidad de las especies, aunque existen diferencias entre las especies e inclusive entre los individuos de una misma especie en cuanto al tiempo que persiste la actividad sexual después de la castración. El primer componente afectado por la castración es la conducta de eyaculación observándose poco

después de la castración un aumento en la latencia de esta conducta hasta que ésta deja de presentarse. Posteriormente se pierde la capacidad para lograr la inserción peneana durante las montas, provocando un aumento en la latencia de intromisión, así como una disminución en la ocurrencia de esta conducta. Finalmente el animal deja de montar y de realizar conductas precopulatorias como el olfateo genital (Beach y Holtz, 1946). Sin embargo, en algunos mamíferos como el gato (Rosenblatt y Aronson, 1958), el perro (Hart, 1968), la cabra (Hart y Jones, 1975) y el mono rhesus (Michael y Wilson, 1974), la actividad sexual puede ser retenida por largos períodos de tiempo después de la gonadectomía, aún cuando se observa igualmente una tendencia a la disminución de la conducta sexual.

Además de los cambios que se observan en la conducta sexual, los animales castrados sufren cambios morfológicos en las estructuras del aparato reproductor que son dependientes de andrógenos, como el pene y las glándulas secretoras accesorias entre las que se encuentran la próstata y las vesículas seminales. Estos órganos presentan una disminución en su talla y peso, además de que las papilas epiteliales del glande se atrofian (Feder, 1971; Phoenix y cols., 1976). Estos cambios morfológicos están asociados con alteraciones funcionales; así se ha demostrado que las respuestas peneanas se afectan, presentándose una disminución en el número de conductas de intromisión y de eyaculación después de la castración, y éstas se restablecen durante el tratamiento reconstitutivo con testosterona o dihidrotestosterona (Davidson, 1966; Hart, 1973, 1979; Hart y Melese-d'Hospital, 1983). Además, se ha observado que la administración de testosterona por implantes en la médula espinal, estimula la expresión de respuestas peneanas, indicando que los andrógenos ejercen su efecto facilitador actuando directamente en los circuitos neuronales ubicados en la médula espinal (Hart y Haugen, 1968). Esto es apoyado por la evidencia de que existe un grupo neuronal sexualmente dimórfico, constituido por motoneuronas situadas en la parte dorsomedial del asta ventral de la médula espinal en los segmentos L₅ y L₆, llamado núcleo espinal del bulbocavernoso (SNB). Estas

motoneuronas inervan a la musculatura estriada que participa en las respuestas de erección y de eyaculación, en particular al músculo bulboesponjoso y presentan receptores a andrógenos (Breedlove y Arnold, 1980; 1981; Jordan y cols., 1982). Se ha observado en la rata macho adulta que el tamaño de las neuronas, sus arborizaciones dendríticas, el número y área de las sinapsis, así como el número y tamaño de las placas de unión "gap" que se establecen entre las motoneuronas, y que se ha propuesto que desempeñan un papel importante en el acoplamiento metabólico y eléctrico entre las neuronas, son modificadas por la castración y se recuperan por efecto de los andrógenos (Forger y cols., 1992; Kurtz y cols., 1986; Leedy y cols., 1987; Matsumoto y cols., 1988). Estos cambios morfológicos en las neuronas están acompañados de cambios funcionales; así, la castración determina una pérdida rápida de las respuestas peneanas en las que participan los músculos inervados por este grupo de motoneuronas y la administración de testosterona restituye los reflejos peneanos.

Tratando de establecer si la testosterona *per se* es la hormona responsable de los efectos sobre la erección, los estudios al respecto señalan que la dihidrotestosterona en dosis similares a las de la testosterona, es capaz de mantener las erecciones en la rata (Hart, 1973; Gray y cols., 1980; Meisel y cols., 1984), además de observarse una menor efectividad de la testosterona al utilizar un bloqueador de la 5 α reductasa (Bradshaw y cols., 1981). Por otro lado, el estradiol no parece tener efectos sobre los reflejos peneanos, aún cuando se administre por períodos muy prolongados (Hart, 1979; Forger y cols., 1992).

Los efectos de la castración sobre la conducta sexual, son revertidos mediante la administración exógena de testosterona (Davidson, 1966; Davidson y cols., 1971), que es el principal andrógeno secretado por los testículos (Hall, 1988), sugiriendo que la disminución y la pérdida de la conducta sexual se deben a la falta de esta hormona.

Independientemente de la especie, la administración de testosterona primero restituye las conductas de monta y después las de intromisión y de eyaculación. El grado

de restitución de la conducta provocada por el tratamiento con testosterona varía según la dosis; así un incremento en la dosis provoca una reducción del número de conductas de intromisión requeridas para que ocurra la eyaculación, y acorta las latencias de eyaculación; sin embargo, el intervalo posteyaculatorio no se ve afectado (Beach y Holz-Tucker, 1949). La conducta varía también de acuerdo a la duración del tratamiento y a la forma química en la cual la hormona es administrada: los ésteres de testosterona ejercen una acción más prolongada que la forma libre, la cual es metabolizada más rápidamente, observándose así que el tratamiento con propionato de testosterona en la rata, reduce el número de conductas de intromisión requeridas para expresar la conducta de eyaculación (Davidson, 1966).

Sin embargo, la actividad biológica de la testosterona involucra la participación de sus metabolitos activos; así, tanto el estradiol producto de la aromatización, como la 5α -dihidrotestosterona producto de su 5α reducción, han sido implicados en la activación y mantenimiento del comportamiento sexual (Luttge, 1979). Se ha observado que el estradiol así como la 5α -dihidrotestosterona, restituyen la conducta sexual en diferentes especies, observándose que tanto en la rata (Ball, 1937; 1939; Pfaff y Zigmond, 1971) como en el ratón (Davidson, 1969), el estradiol restituye completamente la conducta copulatoria, a diferencia de lo que sucede en el conejo (Beyer y Rivaud, 1973) y el cobayo (Butera y Czaja, 1985) en donde no se restituye la conducta copulatoria, mientras que el tratamiento con la 5α -dihidrotestosterona restituye la conducta copulatoria en el conejo (Beyer y Rivaud, 1973), en el ratón (Luttge y Hall, 1973), en el mono rhesus (Phoenix, 1974) y en el cobayo (Alsum y Goy, 1974); se han observado además los efectos sinérgicos del estradiol y de la 5α -dihidrotestosterona en la restitución de la conducta copulatoria del conejo (Beyer y Rivaud, 1973) y de la rata (Larsson y cols., 1973), pero no así la del ratón (Wallis y Luttge, 1975).

b) Regulación Hormonal de la Conducta Sexual del Hamster Macho

La regulación hormonal de la conducta sexual masculina del hamster está dada principalmente por la acción de andrógenos, los cuales facilitan la expresión de esta conducta, por un lado promoviendo la motivación y atracción hacia las feromonas contenidas en la secreción vaginal de la hembra (Powers y cols, 1985), y por otro aumentando la incidencia de respuestas copulatorias a través de la estimulación de estructuras nerviosas centrales, así como estimulando la función de estructuras periféricas del aparato reproductor, para que se lleven al cabo las conductas de monta, de intromisión y de eyaculación (Lisk y Heimann, 1980; Tiefer, 1970; Tiefer y Johnson, 1973; Whalen y DeBold, 1974).

Así, se ha observado que la testosterona administrada como propionato de testosterona en una dosis diaria de 100 µg, es más efectiva para restituir la conducta copulatoria en los hamsters castrados, que la misma dosis de testosterona libre o de androstendiona. Los machos tratados con propionato de testosterona no sólo presentan la conducta con menos días de tratamiento que los otros grupos de sujetos, sino que también muestran más respuestas de monta y de intromisión que los animales tratados con androstendiona o con testosterona libre, sugiriendo los autores que el incremento en el número total de montas refleja en este grupo un mayor nivel de motivación (Tiefer y Johnson, 1973).

Aunque existen evidencias en otras especies de que la testosterona puede regular las funciones reproductivas vía su conversión a sus metabolitos, 5 α-dihidrotestosterona y estradiol (Luttge, 1979), la administración subcutánea o en cápsulas de silastic de 5 α-dihidrotestosterona en el hamster macho en una dosis diaria de 500 µg, no es suficiente para mantener la conducta copulatoria al nivel observado antes de la castración (Christensen y cols., 1973; Powers y cols., 1985), pero una dosis diaria de 1000 µg mantiene la conducta de eyaculación en un 80 a 100 % de los sujetos castrados, con

latencias de eyaculación e intervalos posteyaculatorios similares a los observados antes de la castración (Whalen y DeBold, 1974).

Mientras que en la rata (Södersten, 1973) y en el ratón (Edwards y Burge, 1971) las evidencias experimentales sugieren que la testosterona facilita la expresión de la conducta copulatoria vía la aromatización a estrógenos, en el hamster la aromatización no parece ser un mecanismo de acción importante para los efectos conductuales de la testosterona, ya que el estradiol por sí solo, en dosis de 6 µg diarios o implantados en cápsulas de silastic, no restituye la conducta de intromisión ni de eyaculación (Noble y Alsum, 1974; Powers y cols., 1985). Sin embargo, existen evidencias de que la implantación intracerebral de estradiol en el área preóptica y el área paraolfatoria, sinergiza con 5 α-dihidrotestosterona implantada subcutáneamente en cápsulas de silastic, restituyendo totalmente la conducta copulatoria (Lisk y Greenwald, 1983; Powers y cols., 1985).

3. REGULACION NEURAL DE LA CONDUCTA SEXUAL MASCULINA EN MAMIFEROS

a) Regulación Neural de la Conducta Sexual de Diferentes Especies de Mamíferos

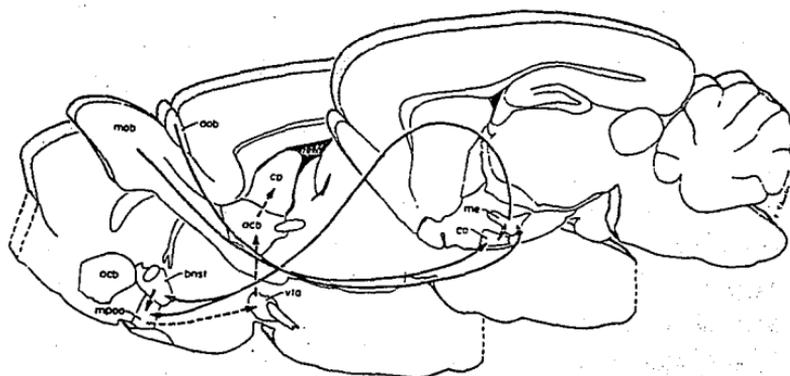
La participación de diversas estructuras cerebrales en los mecanismos neurales del comportamiento sexual masculino ha sido analizada mediante técnicas de lesión (Beach, 1940; Murphy y Schneider, 1970; Blumer, 1970; Kling, 1968; Heimer y Larsson, 1966) o de estimulación eléctrica (Malsbury, 1971; Caggiula y Szechtman, 1972) de dichas estructuras cerebrales, técnicas de autorradiografía para la identificación de la captación de hormonas gonadales por estructuras específicas del sistema nervioso central (Pfaff y Keiner, 1973; Sar y Stumpf, 1973), estudios histológicos e inmunohistoquímicos de las conexiones entre diversas estructuras cerebrales involucradas en la integración del

comportamiento sexual, así como estudios *in vitro* acerca de fenómenos celulares cuya modificación por hormonas puede correlacionarse con diversos aspectos de la conducta sexual (Lehman y Winans, 1983).

De esta manera, se ha determinado en un gran número de especies de mamíferos, la participación del bulbo olfatorio principal y accesorio, la amígdala corticomedia, el área preóptica media, el hipotálamo anterior, la *stria terminalis* y el núcleo de la base de la *stria terminalis* en la integración de la actividad sexual masculina (Meisel y Sachs, 1994), y se ha propuesto la existencia de un mecanismo neural doble para el control de la conducta sexual (Beach, 1956; citado en Beach, 1967): por una parte, un mecanismo motivacional, en el cual a través del funcionamiento de las estructuras antes mencionadas se da lugar al inicio de la actividad sexual; por otra parte, un mecanismo copulatorio, el cual involucra en parte estructuras espinales y mielenfálicas que controlan la ejecución de los fenómenos copulatorios; la ejecución de la cópula incluye las respuestas de erección y movimientos peneanos, movimientos pélvicos y diversos ajustes posturales.

En estudios posteriores, Mogenson y cols., (1980) han postulado para otras conductas motivadas, que la información sensorial exteroceptiva y propioceptiva necesaria para la ejecución de las conductas motoras se integra en las estructuras del cerebro anterior ya referidas, de ahí es transmitida por vías nerviosas hasta los ganglios basales mediante conexiones que hacen relevo en el núcleo accumbens, el cual recibe conexiones directas provenientes de estructuras límbicas, como la amígdala, el hipocampo y conexiones indirectas de otras zonas a través del área tegmental ventral, siendo estas interacciones importantes para la transición de la motivación hacia la ejecución de respuestas motoras de la conducta (Mogenson y cols., 1980). El núcleo accumbens proyecta hacia el área subpálida y el núcleo pálido ventral, de donde se proyectan fibras hacia el tallo cerebral a una región denominada región locomotora mesencefálica y en particular al núcleo pedúnculo pontino. La región locomotora mesencefálica está involucrada en la ejecución de los movimientos rítmicos de las extremidades durante la

locomoción (Shik y cols.,1966). El núcleo pedúnculopontino parece ser la vía final común de las señales que descienden del cerebro anterior, para el movimiento; aunque las proyecciones corticales y límbicas hacia este núcleo determinan la respuesta motora, las características temporales de la misma son integradas a este nivel y posteriormente la información desciende a los circuitos espinales motores para su ejecución (Mogenson y Yong, 1991).



Esquema simplificado que muestra las vías neurales que regulan la conducta copulatoria masculina en roedores; se presentan tres cortes parasagitales (corte medial hacia la izquierda y lateral hacia la derecha). Se pueden observar algunas vías de entrada de la información sensorial, a través de la amígdala medial (me), hacia el área preóptica media (moo) y las conexiones de ésta con las estructuras que participan en la integración motora para la ejecución de la conducta.

Abreviaturas: acb, núcleo accumbens; aob, bulbo olfatorio accesorio; bnst, núcleo de la base de la stria terminalis; co, amígdala cortical; cp, núcleos caudado y putamen; mob, bulbo olfatorio principal; vta, área tegmental ventral. Tomado de Meisel y Sachs (1994).

b) Regulación Neural de la Conducta Sexual del Hamster Macho

En el hamster macho, se ha observado que el bulbo olfatorio principal y el accesorio participan de manera importante en la regulación neural de la conducta sexual; la lesión o remoción de éstos produce cambios drásticos en la actividad copulatoria o incluso la pérdida de ésta (Doty y cols., 1971; Devore, 1973). Estas estructuras proyectan hacia la amígdala corticomedial y se ha observado que lesiones del área rostral corticomedial de la amígdala eliminan la cópula (Lehman y cols, 1980); por otra parte, las lesiones del área caudal de la amígdala corticomedial reducen el número de machos que copulan, observándose en ellos mayores latencias de monta y de eyaculación, así como un aumento en los intervalos interintromisión. Las lesiones de la región basolateral de la amígdala provocan efectos más sutiles (Lehman y Winans, 1983).

En el hamster, la porción caudal corticomedial de la amígdala proyecta a través de la *stria terminalis* hacia el área preóptica (Kevetter y Winans, 1981), mientras que la región rostral corticomedial de la amígdala proyecta por medio de fibras ventrales hacia el núcleo de la base de la *stria terminalis* (Lehman y Winans, 1983). La sección de la *stria terminalis* incrementa la latencia de monta, la latencia de eyaculación y el intervalo interintromisión dos semanas después de la cirugía y una semana después, la latencia de eyaculación es aún mayor y el número de intromisiones antes de la eyaculación aumenta significativamente (Lehman y cols., 1983). En cambio, la disección de las fibras ventrales produce alteraciones menos severas en la conducta copulatoria. Sin embargo, la sección de ambas vías elimina completamente la conducta copulatoria (Lehman y Winans, 1983).

Por otro lado, las lesiones del área preóptica media en el hamster disminuyen drásticamente la conducta copulatoria (Powers y cols., 1987).

c) Regulación Neural de las Respuestas Genitales

Como parte de las respuestas consumatorias de la actividad copulatoria se hallan las respuestas peneanas de erección y flexiones asociadas con la conducta de intromisión y

las respuestas viscerales y peneanas de emisión seminal y eyaculación asociadas a la conducta de eyaculación. La erección peneana es definida como la rigidez o tumescencia del pene; la emisión seminal como la deposición del fluido seminal del vaso deferente, de las vesículas seminales y de la glándula prostática, dentro de la uretra posterior; la eyaculación se refiere al paso del fluido seminal a través de la uretra y la expulsión de éste a través del meato urinario, que depende principalmente de contracciones clónicas de la musculatura perineal estriada de los músculos bulboesponjoso e isquiocavernoso (Sachs, 1982; Benson, 1988). Las respuestas antes mencionadas son consideradas como esenciales para la ejecución de la actividad copulatoria.

El tejido eréctil del pene se compone de numerosos espacios cavernosos separados por trabéculas, constituidas por fibras de colágeno, fibras elásticas, fibroblastos y músculo liso. Este tejido se encuentra contenido dentro de tres cuerpos; dos cuerpos cavernosos situados en posición dorsolateral y el cuerpo esponjoso en posición ventromedial, dentro del cual está contenida la uretra. Cada uno de los cuerpos se encuentra rodeado por una delgada capa de tejido fibroso, llamada túnica albugínea, la cual separa a cada uno de los cuerpos. La crura o raíz y el cuerpo del pene forman parte de los cuerpos cavernosos, que se conectan al isquion de la pelvis. El músculo isquiocavernoso rodea a la crura, la que descansa a cada lado de la raíz del pene y se continúa con los cuerpos cavernosos; este músculo se inserta por un extremo en el isquion y por el otro en la cápsula del cuerpo cavernoso, o bien puede insertarse en el *os penis*, que es un hueso que se encuentra en el centro del cuerpo del pene en algunos roedores. El cuerpo esponjoso presenta varias partes: el bulbo situado en la base del pene y dentro del cual se encuentra el divertículo de la uretra, un delgado y alargado cuerpo que rodea a la uretra peneana y el glande. El bulbo de este cuerpo esponjoso está rodeado por el músculo bulboesponjoso (Hart y Melese-d' Hospital, 1983).

Al momento en que se presenta la erección, los cuerpos cavernosos del pene son llenados con sangre; sin embargo, no se expande el diámetro del cuerpo, sino que se torna

rígido del hueso pélvico a la punta cartilaginosa, originándose a su vez la expansión del bulbo en la base del pene y en el cuerpo esponjoso que rodea a la uretra y el glande, el cual se extiende sobre el *os penis*. Por otro lado, la uretra presenta una expansión en su volumen, dentro del divertículo uretral en el punto en donde la uretra entra a la cavidad pélvica.

La erección ha sido considerada principalmente como el resultado de un proceso hemodinámico, debido al incremento del flujo arterial hacia los cuerpos eréctiles del pene. Sin embargo, la relajación activa y la posterior expansión del músculo liso de las trabéculas de los cuerpos cavernosos y el incremento del flujo venoso que llena los intersticios corporales, forman parte de este proceso (Dorr y Brody, 1967; Shirai e Ishii, 1981). Por otra parte, las relaciones de los músculos peneanos estriados con los cuerpos eréctiles sugieren que éstos tienen efectos mecánicos sobre la erección cuando se contraen (Hart y Melese-d' Hospital, 1983).

Las erecciones siempre se acompañan de contracciones del músculo bulboesponjoso y se pueden presentar también contracciones en el músculo isquiocavernoso (Hart y Melese-d' Hospital, 1983), observándose que durante la monta sin inserción peneana, la actividad del isquiocavernoso precede a la del bulboesponjoso proximal y la de este último se incrementa gradualmente, hasta obtener la máxima respuesta durante la eyaculación (Leipheimer y Sachs, 1988). Además, se ha sugerido que el bulboesponjoso puede estar involucrado en el proceso de eyaculación y su contracción puede forzar la salida del semen contenido en el divertículo uretral (Hart y Melese-d' Hospital, 1983).

Para que estas respuestas ocurran se requiere de la información sensorial proveniente de los mecanorreceptores del pene (Johnson y cols., 1986), los cuales son de dos tipos; los primeros presentan un bajo umbral a la estimulación y han sido llamados receptores de adaptación lenta y los segundos que presentan altas frecuencias de descarga en proporción a la intensidad del estímulo y que han sido llamados receptores de

adaptación rápida (Calaresu y Mitchell, 1969). Los mecanorreceptores de adaptación lenta se localizan en la parte distal del glande, y los mecanorreceptores de adaptación rápida en la región proximal del glande. Se ha propuesto que los mecanorreceptores de adaptación lenta pueden proveer al macho de la información necesaria para poder orientar el pene hacia la región perineal de la hembra, para lograr la inserción peneana (Hart, 1978), además de la información sobre los movimientos lentos, presión y el estado de erección del pene, mientras que los mecanorreceptores de adaptación rápida proveen información para mantener la excitabilidad sexual y dan información acerca de la profundidad de la penetración durante la inserción peneana (Johnson y cols., 1986). Ambos mecanorreceptores presentan un patrón de descarga de inicio y final típico, esta información es integrada en la médula espinal a niveles de L5 y L6 en los núcleos dorso medial y lateral (Collins y cols., 1991) y a niveles supraspinales.

La inervación sensorial del pene es provista a través de una rama del nervio pudiendo, conocida como nervio dorsal del pene (NPD). La importancia de este nervio en el proceso de erección depende de la especie en estudio, observándose que la sección de este nervio en gatos no interfiere con la erección pero provoca desorientación durante las conductas de monta, dando como resultado inserciones fallidas, provocando una reducción en la entrada de información aferente ocasionada por la ausencia de intromisiones y finalmente una disminución en la motivación sexual (Aronson y Cooper, 1968). En los monos rhesus, la sección progresiva del nervio peneano dorsal provoca la alteración de las características espacio-temporales de los movimientos pélvicos intravaginales (Herbert, 1973). La reducción del número de las conductas de monta, a pesar de que se retiene el potencial de intromisión y de eyacuación, sugiere que en los monos rhesus las aferencias peneanas contribuyen más a la motivación sexual que a la actividad neural que lleva a la ejecución de la conducta. En las ratas, la sección del NPD afecta la erección pero no en su totalidad; las erecciones que se presentan son de menor intensidad que las de los machos controles. Sin embargo, a pesar de que las montas están

bien orientadas, los sujetos presentan pocas conductas de intromisión, así como de eyaculación (Larsson y Södersten, 1973).

Las vías eferentes para la erección involucran la inervación de los efectores peneanos por los nervios pudendo, hipogástrico y pélvico. En la rata, las fibras de los segmentos lumbar 6 y sacra 1 de la médula espinal constituyen el tronco L₆-S₁, del cual se forman los nervios pudendo y pélvico (McKenna y Nadelhaft, 1986). Los axones motores del nervio pudendo inervan y regulan parte de la musculatura estriada de la pelvis; entre estos músculos se hallan el bulboesponjoso y el isquiocavernoso los cuales rodean al bulbo peneano y a la crura respectivamente, el elevador del ano (Sato y cols., 1978), que se inserta a ambos lados del bulbo peneano y rodea al recto (Greene, 1968), el cocciógeo (Pacheco y cols., 1989) y los esfínteres externo de la uretra y ano (Mackel; 1979; McKenna y Nadelhaft, 1986). La inervación de estos músculos es importante para la ejecución de los reflejos peneanos. En el perro, se ha observado que la erección es precedida por la actividad de la musculatura estriada, además de presentarse actividad en el músculo isquiocavernoso durante la conducta de monta la cual continúa durante la inserción peneana. Anestesiando este músculo, se pierde la rigidez peneana y no se presenta la inserción, concluyendo que en esta especie el músculo isquiocavernoso participa en la erección y el músculo bulboesponjoso en la eyaculación (Purohit y Beckett, 1976). En la rata, al remover quirúrgicamente los músculos peneanos se ha observado que la falta del músculo isquiocavernoso no permite la ejecución de las flexiones peneanas necesarias para que el cuerpo del pene se extienda y se oriente hacia el orificio vaginal, disminuyendo la incidencia de las intromisiones. El músculo bulboesponjoso participa en la ejecución de las erecciones intensas, y la remoción de éste altera además el depósito normal del tapón seminal expelido durante la eyaculación (Sachs, 1982). En cuanto al músculo elevador del ano se desconoce aún su función, pero parece actuar junto con el bulboesponjoso aumentando la tumescencia del glande.

En cuanto al nervio hipogástrico, se ha planteado que participa en la erección (Root y Bard, 1947) y también como vasodilatador, actuando sinérgicamente con el nervio pélvico para inducir la erección (Sjöstrand y Klinge, 1979).

De las fibras de los segmentos espinales lumbar 6 y sacra 1 que constituyen el tronco L₆ - S₁, se origina el nervio pélvico (McKenna y Nadelhaft, 1986; Pacheco y cols., 1989). Este nervio está implicado en la erección, además de inhibir al músculo retractor del pene, lo que facilita la salida del glande erecto del prepucio. Con el uso de técnicas electrofisiológicas y de cirugía explorativa se ha mostrado que el nervio pélvico en la rata se divide en dos ramas, una que lleva eferencias somáticas, llamada rama somatomotora y una rama que lleva eferencias autónomas simpáticas y parasimpáticas, llamada rama viscerocutánea. La rama somatomotora inerva a los músculos ileococcígeo y pubococcígeo (Pacheco y cols., 1989), mientras que la rama viscerocutánea provee inervación autónoma a las vísceras pélvicas (de Groat y Booth, 1984) y sensorial a la piel perianal y a la punta de la piel escrotal (Manzo, 1992).

d) Regulación Neural de los Movimientos Pélvicos Copulatorios

La ritmicidad es una propiedad esencial de los sistemas biológicos, y se manifiesta en funciones tales como la alimentación, la migración, los ciclos sueño-vigilia y los ciclos reproductivos; aunque estos ritmos están influenciados por estímulos externos, se generan endógenamente.

Otra perspectiva de ritmicidad en los sistemas biológicos está enfocada hacia los actos motores específicos como componentes elementales de conjuntos de movimientos rítmicos integrados a nivel superior. En ellos se incluyen algunos procesos vegetativos tales como la respiración, la masticación, la deglución, así como los movimientos necesarios para la locomoción. Para que estos ritmos se susciten, interactúan una serie de señales provenientes tanto del ambiente como de los propios actos motores rítmicos.

En la actividad copulatoria masculina de los mamíferos, uno de los fenómenos motores más característicos es la ejecución de movimientos pélvicos rítmicos y alternantes sobre la grupa de la hembra que estimulan o intensifican la adopción de la postura de receptividad por parte de la hembra y que hacen posible la inserción peneana intravaginal y eventualmente la eyaculación.

Pese a que se han realizado numerosos estudios para determinar la localización del sustrato neural a nivel supraespinal que participa en el inicio y en la expresión global de la conducta copulatoria, existen pocos estudios dirigidos a analizar los mecanismos neurales que controlan los aspectos motores de la ejecución de las respuestas copulatorias; estos aspectos incluyen la forma, la intensidad y la duración de las contracciones musculares llevadas al cabo durante las respuestas copulatorias.

Algunos estudios sugieren que la corteza cerebral no es esencial para la integración de las respuestas copulatorias, observándose que la decorticación en ratas infantiles no altera la ejecución de las conductas de monta, intromisión y eyaculación en la edad adulta (Whishaw y Kolb, 1985). Además, el hecho de que se hayan observado movimientos parecidos a los movimientos pélvicos en respuesta a la estimulación genital en ratas con sección espinal (Hart, 1967) y crecciones en humanos con la misma lesión (Bors y Comarr, 1960; Comarr y Gunderson, 1975) sugiere que estos fenómenos motores son integrados en la médula espinal.

Se han propuesto varios modelos con el fin de explicar el mecanismo neural que genera los movimientos pélvicos, basados en datos obtenidos de otros sistemas que generan movimientos rítmicos repetitivos, como la locomoción, el nado, el vuelo, el rascado y algunas formas de temblor (Edgerton y cols., 1976; Grillner y Kashin, 1976; von Holtz, 1954; Wilson y Waldson, 1968). El primer modelo propuesto para la locomoción considera la existencia de dos hemicentros, uno para los músculos extensores y otro para los músculos flexores de cada miembro. Las conexiones entre los hemicentros consisten en vías colaterales inhibitorias, de tal manera que durante la excitación de un hemicentro

En la actividad copulatoria masculina de los mamíferos, uno de los fenómenos motores más característicos es la ejecución de movimientos pélvicos rítmicos y alternantes sobre la grupa de la hembra que estimulan o intensifican la adopción de la postura de receptividad por parte de la hembra y que hacen posible la inserción peneana intravaginal y eventualmente la eyaculación.

Pese a que se han realizado numerosos estudios para determinar la localización del sustrato neural a nivel supraespinal que participa en el inicio y en la expresión global de la conducta copulatoria, existen pocos estudios dirigidos a analizar los mecanismos neurales que controlan los aspectos motores de la ejecución de las respuestas copulatorias; estos aspectos incluyen la forma, la intensidad y la duración de las contracciones musculares llevadas al cabo durante las respuestas copulatorias.

Algunos estudios sugieren que la corteza cerebral no es esencial para la integración de las respuestas copulatorias, observándose que la decorticación en ratas infantiles no altera la ejecución de las conductas de monta, intromisión y eyaculación en la edad adulta (Whishaw y Kolb, 1985). Además, el hecho de que se hayan observado movimientos parecidos a los movimientos pélvicos en respuesta a la estimulación genital en ratas con sección espinal (Hart, 1967) y erecciones en humanos con la misma lesión (Bors y Comarr, 1960; Comarr y Gunderson, 1975) sugiere que estos fenómenos motores son integrados en la médula espinal.

Se han propuesto varios modelos con el fin de explicar el mecanismo neural que genera los movimientos pélvicos, basados en datos obtenidos de otros sistemas que generan movimientos rítmicos repetitivos, como la locomoción, el nado, el vuelo, el rascado y algunas formas de temblor (Edgerton y cols., 1976; Grillner y Kashin, 1976; von Holtz, 1954; Wilson y Waldson, 1968). El primer modelo propuesto para la locomoción considera la existencia de dos hemicentros, uno para los músculos extensores y otro para los músculos flexores de cada miembro. Las conexiones entre los hemicentros consisten en vías colaterales inhibitorias, de tal manera que durante la excitación de un hemicentro

(flexor) se provoca simultáneamente la inhibición en el hemicentro antagonista (extensor). La oscilación que permite la actividad alternante de flexión-extensión se explica por una propiedad no definida de fatiga en las colaterales inhibitorias (Brown, 1911). Posteriormente se elaboró un modelo en donde las neuronas espinales involucradas en los fenómenos de la marcha presentan ciclos alternantes de excitación-inhibición durante ésta (Miller y Scott, 1977). Este modelo se basa en la participación de seis grupos de neuronas: dos grupos de motoneuronas alfa, dos grupos de interneuronas inhibitorias Ia y dos grupos de células de Renshaw asociadas respectivamente con la actividad de los músculos flexores y extensores. En este modelo se propone que tanto las motoneuronas como las interneuronas Ia de ambos hemicentros se activan inicialmente en forma tónica, en respuesta a un estímulo continuo. Así, el hemicentro con activación predominante provoca la inhibición del hemicentro antagonista vía la interneurona Ia. Asimismo, la activación de las motoneuronas flexoras activaría a las células de Renshaw correspondientes, con la subsiguiente inhibición recurrente de las interneuronas Ia flexoras, perdiéndose la inhibición del hemicentro extensor y por lo tanto activándose este último en respuesta al estímulo original. Así, al activarse el hemicentro extensor se inhibiría el flexor hasta que la activación de las células de Renshaw frenase la actividad de las interneuronas Ia del hemicentro extensor, activándose nuevamente el hemicentro flexor para reiniciarse así un nuevo ciclo, manteniéndose así la actividad alternante de ambos hemicentros mientras continúa la actividad tónica. Siendo las células de Renshaw importantes para la generación de alternancia en la actividad, y dado que las células de Renshaw de un hemicentro tienen influencia inhibitoria sobre las células de Renshaw del hemicentro antagonista, se prevendría la depresión simultánea de la actividad de las interneuronas inhibitorias de la vía Ia para músculos flexores y para músculos extensores con la consecuente excitación de la actividad oscilatoria alternante (Miller y Scott, 1977).

Sin embargo, en un estudio acerca de los mecanismos espinales de la locomoción ficticia en gatos (Pratt y Jordan, 1987), se descarta la idea de que las células de Renshaw

y las interneuronas la sean los componentes más importantes del mecanismo motor, sino que se sugiere que contribuyen a la modulación de la descarga neuronal de las motoneuronas.

La posibilidad de que los circuitos neuronales de la médula espinal sean capaces de generar los fenómenos rítmicos y alternantes característicos de las conductas de locomoción, ha sido mostrada en animales espinales agudos y crónicos mediante el registro de la actividad neuronal de motoneuronas, de la descarga eferente en los nervios correspondientes a músculos flexores y extensores, así como el electromiograma de dichos músculos, proponiéndose que grupos de interneuronas premotoras que están conectadas entre sí y con los grupos de motoneuronas espinales, participan en los mecanismos neurales del movimiento dando lugar a un sinergismo locomotor entre los diferentes músculos de las extremidades (Armstrong, 1988). A estas agrupaciones de neuronas se les ha llamado Generadores Centrales de Patrones (GCPs), constituidos por un oscilador, la coordinación de un grupo de motoneuronas y un ordenador o disparador de neuronas (Grillner, 1975; Grillner y Dubuc, 1988). La existencia de estos generadores admite la posibilidad de que las vías neurales descendentes desde estructuras supraespinales a la médula espinal modulen la actividad motora a través de sus conexiones con las motoneuronas alfa o con los componentes neurales de los GCPs, proponiéndose que las conexiones directas con las motoneuronas, permitirán la influencia supraespinal selectiva sobre músculos individuales o grupos de músculos funcionalmente relacionados, mientras que las conexiones con componentes neurales de los GCPs proporcionarían control descendente sobre los mecanismos locomotores en su conjunto (Armstrong, 1988).

En un principio se consideró que las diversas estructuras supraespinales capaces de influir, a través de vías nerviosas descendentes, sobre el funcionamiento de los GCPs de la médula espinal sólo ejercían una acción de encendido o apagado sobre los GCPs; sin embargo, las relaciones anatomofuncionales de las estructuras del sistema nervioso central involucradas en la actividad motora son complejas y admiten vías nerviosas paralelas y en

serie hacia las motoneuronas, además de conexiones de retroalimentación importantes a todos los niveles. Se ha propuesto que diversas estructuras supraespinales pueden adquirir gradualmente un control más específico sobre elementos de los GCPs ubicados en la médula espinal y así adquirir un papel importante para determinar las características de las conductas motoras (Harris-Warrick y Johnson, 1978).

Debido a la complejidad de la organización neural de los circuitos motores responsables de los movimientos rítmicos, el concepto de generadores centrales de patrones, se redefinió como redes de patrones neurales (Harris-Warrick y Johnson, 1978), incluyendo tanto a los GCPs como a circuitos sensoriales que pueden modificar o regular algunas de las relaciones de fase en el ciclo de actividad de las motoneuronas que inervan a los músculos, las cuales constituyen la vía final común del movimiento y al conjunto de estructuras y vías nerviosas moduladoras descendentes y ascendentes.

A partir de los trabajos realizados sobre movimientos rítmicos en las conductas antes mencionadas y debido a las características que se comparten con los movimientos pélvicos copulatorios, se ha planteado la posibilidad de que un circuito neural semejante genere estos movimientos. Existen estudios que sugieren que las neuronas de comando pudieran estar localizadas en el área preóptica media (APOm) e iniciar los eventos motores y viscerales involucrados en la conducta copulatoria de la rata macho, observándose que la lesión y la estimulación eléctrica del APOm suprime e inicia, respectivamente, la conducta copulatoria en la rata y en otros mamíferos como el mono rhesus (Larsson, 1979; Malsbury, 1971; Van Dis y Larsson, 1970; Roberts y cols., 1967; Perachio y cols., 1979). En estudios posteriores, se registró la actividad del APOm en el inicio de la actividad copulatoria del mono rhesus, encontrando cambios claros en la actividad de esta área: durante el inicio de la conducta de monta las neuronas del APOm muestran el máximo nivel de actividad y este persiste al realizarse la monta, disminuyendo su actividad drásticamente conforme se lleva al cabo la cópula. Esto ha sugerido que la actividad de las neuronas del APOm participa en el inicio de la actividad copulatoria pero

no en el mantenimiento de los mecanismos espinales involucrados en las conductas motoras de la cópula (Oomura y cols., 1983).

II. PLANTEAMIENTO DEL PROBLEMA

De todos los componentes de la conducta sexual, las conductas copulatorias han sido las más estudiadas, no sólo desde el punto de vista de la descripción conductual sino también como una expresión de los fenómenos consumatorios de la conducta sexual, útil para evaluar el efecto de hormonas y otros fármacos sobre diversos mecanismos de integración de esta conducta. Sin embargo, a pesar de la vasta información que existe sobre la ejecución de la conducta sexual, particularmente en roedores, existen pocos estudios dirigidos a establecer las características detalladas de la expresión de las respuestas conductuales motoras y genitales involucradas en la actividad copulatoria. Así, las evaluaciones tradicionales de la conducta copulatoria se han basado principalmente en el reconocimiento de las respuestas conductuales fácilmente observables en forma directa. Las primeras descripciones de las respuestas conductuales de monta, intromisión y eyaculación en la rata fueron realizadas por Stone y Ferguson en 1940. Posteriormente, se han analizado los efectos provocados por diversas manipulaciones hormonales, por lesiones y por estimulación eléctrica o química de estructuras localizadas en el SNC, sobre la expresión de la conducta sexual (Beach, 1942). Un importante avance para el estudio de la conducta copulatoria ha sido el diseño de un circuito eléctrico que permite determinar la duración precisa de la inserción peneana intravaginal. Este circuito genera una corriente eléctrica de baja intensidad la cual fluye al establecerse el contacto húmedo entre los genitales de una pareja durante la cópula, ocasionando el cierre del circuito eléctrico y generando una señal (Pierce y Nuttall, 1961). El uso de este dispositivo permitió que se determinara la duración precisa de la inserción peneana intravaginal durante las respuestas de intromisión en la rata (Carlsson y Larsson, 1962). Utilizando un circuito eléctrico similar, se ha analizado la duración de la inserción peneana intravaginal durante las respuestas de intromisión y de eyaculación en el conejo (Rubin y Azrin, 1967). Mediante un análisis cinematográfico se han descrito las respuestas de intromisión en la rata (Bermant, 1965). Las respuestas motoras y peneanas realizadas durante la actividad copulatoria de la

rata, han sido estudiadas también mediante videograbación, con la posibilidad de realizar el análisis cuadro por cuadro, de las imágenes registradas (Sachs y Barfield, 1976).

Si bien los estudios antes mencionados han proporcionado una valiosa información sobre algunas características de las respuestas copulatorias motoras y genitales, el análisis de las imágenes requiere de mucho tiempo y no provee información detallada y cuantitativa sobre algunos aspectos de las respuestas motoras durante la actividad copulatoria, en particular, sobre los aspectos dinámicos de las mismas. Por otra parte, la detección y medición de la duración de los contactos genitales mediante el circuito eléctrico, se han realizado en forma aislada, sin establecer correlaciones temporales con las respuestas motoras realizadas durante las respuestas copulatorias. Un importante avance en este sentido, ha sido la aportación de la técnica acelerométrica y poligráfica descrita por Contreras y Beyer en 1979, la cual permite la descripción simultánea de varios fenómenos, caracterizándolos y correlacionándolos, además de permitir un análisis detallado y accesible de las diversas características temporales y dinámicas de las mismas, tales como la duración de los trenes de movimientos pélvicos rítmicos realizados en las diferentes respuestas copulatorias, la frecuencia de estos movimientos, o sea el número de movimientos pélvicos realizados por unidad de tiempo, el vigor o fuerza con la que se realizan los movimientos y la ritmicidad o periodicidad de estos movimientos. Utilizando esta técnica se han descrito las características de las respuestas motoras copulatorias del conejo (Contreras y Beyer, 1979) y de la rata (Beyer y cols., 1981) y se han podido correlacionar las respuestas motoras con las respuestas viscerales como son los cambios de presión en las vesículas seminales, cuya duración y magnitud se pueden determinar (Contreras y Beyer, 1979; Beyer y cols., 1982) y con las respuestas genitales como la inserción intravaginal (Moralí y cols., 1986; Moralí y Beyer, 1992). La conducta sexual del hamster macho sólo se ha estudiado en forma descriptiva y los aspectos temporales y dinámicos de las respuestas motoras, así como su correlación con las respuestas genitales no han sido estimadas.

Con la técnica acelerométrica se han determinado los efectos de la castración y de la restitución hormonal sobre las respuestas motoras copulatorias del conejo y de la rata (Beyer y cols., 1980; Beyer y Contreras, 1981). A través de estos estudios se han encontrado diferencias importantes entre estas dos especies, no sólo en la duración de las respuestas motoras y viscerales y en la frecuencia de los movimientos pélvicos sino también en cuanto a los mecanismos neurofisiológicos y hormonales que regulan la expresión de las respuestas copulatorias; así, en el conejo la castración altera la ritmicidad y el vigor de los trenes de movimientos pélvicos (Beyer y cols., 1980), en tanto que en la rata no se observan tales efectos y los movimientos pélvicos copulatorios se expresan con características similares a las del animal intacto varias semanas después de la castración (Beyer y cols., 1981).

Este trabajo se realizó en el hamster para extender la información acerca de la participación de los andrógenos en la expresión de dichas respuestas, a otra especie de roedor y para determinar si la cercanía filogenética con la rata es un factor importante que le hace asemejarse a ella en cuanto a la regulación hormonal de la expresión de sus respuestas motoras, o bien, que el hamster presente características propias en cuanto a la regulación hormonal de las diversas características de sus respuestas copulatorias motoras y genitales.

III. HIPOTESIS

En vista de que la ausencia de andrógenos altera algunas características temporales y dinámicas de los movimientos pélvicos en algunas especies, es probable que en el hamster estas hormonas desempeñen un papel importante en la expresión de algunas características de los movimientos pélvicos, como la frecuencia, ritmicidad y vigor, así como la duración de los trenes de estos movimientos y la duración de los contactos genitales establecidos durante la actividad copulatoria masculina del hamster.

OBJETIVOS

Objetivo General

Analizar en forma cuantitativa y detallada las características temporales y dinámicas de los movimientos pélvicos y su relación temporal con las respuestas genitales, en las conductas copulatorias realizadas por el hamster macho y determinar la posible participación de los andrógenos en su expresión.

Objetivos Particulares

- 1) Analizar el curso temporal de las respuestas copulatorias realizadas por el hamster macho, llevado a la extenuación sexual.
- 2) Analizar en forma cuantitativa mediante la técnica acelerométrica y poligráfica, las características temporales (duración y frecuencia) y dinámicas (ritmicidad y vigor) de los movimientos pélvicos realizados por el hamster macho durante la actividad copulatoria y determinar los efectos de la castración y de la restitución hormonal.
- 3) Analizar mediante la técnica poligráfica, la duración de los contactos genitales y su relación temporal con los movimientos pélvicos realizados por el hamster macho durante la actividad copulatoria y determinar los efectos de la castración y de la restitución hormonal.

IV. METODOLOGIA

a) Metodología General

Se utilizaron hamsters (*Mesocricetus auratus*) macho, de cinco semanas de edad (peso corporal aproximado de 90 a 100 g) los cuales se mantuvieron a 23 °C bajo un ciclo de iluminación invertido controlado, 14 hrs luz: 10 hrs oscuridad, en jaulas individuales con alimento chow Purina y agua *ad libitum*.

Después de dos semanas de adaptarse a estas condiciones, los sujetos (Ss) fueron sometidos a varias pruebas para determinar las condiciones óptimas para la observación de su conducta sexual. En las pruebas preliminares se estableció el tiempo necesario para la expresión de la actividad copulatoria hasta la presentación de la extenuación sexual; en pruebas de 45 minutos de duración se pudo verificar que los animales presentaron la extenuación sexual dentro de los primeros 30 minutos de observación y no presentaron ninguna respuesta copulatoria después de este tiempo; esto permitió establecer el criterio de duración de las pruebas. La periodicidad de las pruebas (una por semana) fue establecida luego de comprobar que, cuando se realizaban las pruebas a intervalos más breves (2 por semana), se interfería con la expresión óptima de la conducta sexual, provocando variaciones muy marcadas en el número de series copulatorias realizadas por cada sujeto en las diferentes pruebas, así como en su curso temporal. Se observó que la expresión óptima de la actividad copulatoria de los Ss se presentaba en un período comprendido desde 1 1/2 h hasta 4 h después de iniciada la fase de oscuridad de su ciclo de iluminación. Bajo estas condiciones se realizaron tanto las pruebas para seleccionar a los Ss antes de iniciarse el experimento como posteriormente las pruebas experimentales.

Cada Ss se colocó en una caja rectangular de observación (Plexiglas de 1/8 de pulgada, 50 x 40 cm de base y 42 cm de altura) y después de cinco minutos de habituación al área se introdujo como estímulo una hembra receptiva. Las hembras utilizadas fueron tratadas por vía subcutánea con 3 µg de valerianato de estradiol (Primogyn Depot; Schering, México, volumen de inyección: 50 µl en aceite de maíz) tres veces por semana y

500 µg de progesterona (Prolidon, Carnot, México, volumen de inyección: 50 µl en aceite de maíz) cuatro horas antes de la prueba. Las pruebas se dieron por terminadas al cumplirse alguno de los siguientes criterios: a) a los 15 minutos si los Ss no presentaron conducta de eyaculación, o b) a los 30 minutos de prueba. Se realizaron tres pruebas de selección en estas condiciones, a intervalos de una semana y sólo se incluyeron en el estudio aquellos Ss que realizaron en cada prueba, varias respuestas de eyaculación.

Una vez que los Ss fueron seleccionados (n=17), se iniciaron las pruebas experimentales en las cuales se obtuvieron registros poligráficos de los movimientos pélvicos y de los contactos genitales establecidos en cada respuesta copulatoria, inicialmente en el grupo de 17 Ss intactos (Estudio I) y posteriormente bajo el efecto de la castración y luego del tratamiento con andrógenos (Estudio II). En estas pruebas se analizó el número y el curso temporal de sus respuestas copulatorias a través de los siguientes parámetros: 1) latencia de monta: tiempo que transcurre desde la entrada de la hembra a la jaula de observación en la que se encuentra el macho hasta que se lleva al cabo la primera monta, 2) número de montas; 3) latencia de intromisión: tiempo que transcurre desde la entrada de la hembra a la jaula de observación hasta la presentación de la primera conducta de intromisión; 4) número de respuestas de intromisión, 5) latencia de eyaculación: tiempo que transcurre desde la primera conducta de intromisión de la serie copulatoria hasta que ocurre la conducta de eyaculación; 6) intervalo posteyaculatorio: tiempo que transcurre desde la conducta de eyaculación hasta la siguiente intromisión de una nueva serie copulatoria; 7) número de series copulatorias; 8) latencia de intromisión larga: tiempo que transcurre desde la entrada de la hembra a la jaula de observación hasta la presentación de la primera conducta de intromisión larga; 9) número de respuestas de intromisión larga. A partir del número de montas y de respuestas de intromisión, excluyendo las intromisiones largas, se calcularon las proporciones de aciertos ($\text{No. de respuestas de intromisión} / \text{No. de respuestas de monta} + \text{respuestas de intromisión}$) con valores de cero a uno; este parámetro da una estimación de la eficiencia copulatoria o sea,

de la capacidad para realizar la respuesta de intromisión. A partir del número de respuestas de intromisión y de su curso temporal se calcularon los intervalos interintromisión (latencia de eyaculación / No. de respuestas de intromisión), parámetro que da una estimación de la continuidad con que se suceden las respuestas de intromisión. Bajo las diferentes condiciones experimentales se evaluó el porcentaje de Ss que presentaron conductas de monta, de intromisión y de eyaculación.

Para el análisis de las características de los movimientos pélvicos copulatorios se utilizó la técnica acelerométrica previamente descrita (Contreras y Beyer, 1979; Beyer y Contreras, 1981). Para ello se diseñó un arnés de tela, mismo que se adaptó firmemente al cuerpo del animal sin provocarle incomodidad. Sobre el arnés, al nivel de la pelvis, se colocó un transductor de aceleración (acelerómetro ENTRAN, modelo EGA-125-50 D, de 0.5 g de peso) que mide la aceleración en un plano definido. El acelerómetro se conectó a un preamplificador Grass DC acoplado a un polígrafo Grass 7B. Las señales eléctricas generadas por el acelerómetro en relación con los movimientos pélvicos de los Ss se registraron gráficamente en el polígrafo, permitiendo el análisis de las siguientes características de los movimientos copulatorios: duración de los trenes de movimientos pélvicos copulatorios; frecuencia de los movimientos pélvicos, esto es, número de oscilaciones pélvicas por segundo; amplitud de las señales generadas por los movimientos pélvicos, que es una estimación del vigor o fuerza con la cual se realiza el movimiento; y la ritmicidad del tren de movimientos pélvicos, o sea la regularidad con la que se realiza la alternancia del movimiento.

Durante estas conductas se realizó simultáneamente el registro de los contactos genitales, utilizando un circuito eléctrico similar al descrito por otros autores (Pierce y Nutall, 1961). Este circuito genera una corriente eléctrica de baja intensidad y tiene dos electrodos, los cuales se conectan en forma subcutánea al macho y a la hembra respectivamente. En el momento de establecerse contacto húmedo entre los genitales de la pareja durante la cópula, la disminución de la resistencia generada por la piel cierra el

circuito, generando una señal en el polígrafo que permite medir la duración de las inserciones peneanas intravaginales durante las conductas de intromisión, de eyaculación y de intromisión larga y correlacionarlas en el tiempo con las series de movimientos pélvicos.

b) Estudio I: Descripción del curso temporal de las respuestas copulatorias y de las características motoras y genitales del hamster intacto

Los 17 Ss seleccionados se sometieron a tres pruebas semanales, una por semana, de conducta sexual con una duración de 30 minutos, en las que se estimaron los parámetros mencionados con anterioridad, tanto en el número y curso temporal de las respuestas copulatorias como en las características temporales y dinámicas de las respuestas motoras y genitales.

c) Estudio II: Efectos de la castración y de la restitución hormonal con andrógenos, sobre el curso temporal de las respuestas copulatorias del hamster y sobre las características motoras y genitales de dichas respuestas

Al finalizar las tres pruebas de los 17 Ss intactos, éstos fueron divididos al azar en dos grupos: experimental y control ("sham"). En el grupo experimental los Ss fueron sometidos a castración por vía escrotal, bajo anestesia con dehidrobenzoperidol (Droperidol, Janssen, México; 1 mg/Kg de peso) y clorhidrato de ketamina (Ketalin, Galen, México; 75 mg/Kg de peso). En el grupo sham, los Ss fueron sometidos a las mismas condiciones de anestesia y cirugía pero sin la extirpación de las gónadas. Algunos Ss murieron luego de la cirugía, de modo que el grupo experimental quedó constituido por 7 Ss y el grupo sham por 6 Ss.

Las pruebas de conducta sexual, de 30 minutos de duración, incluyendo el registro poligráfico de las respuestas motoras y genitales, se continuaron semanalmente a partir de la cirugía durante cuatro semanas, tiempo en el que los hamsters castrados dejan de

presentar la conducta copulatoria (Beach y Pauker, 1949; Lisk y Heimann, 1980). Al cabo de este tiempo se administró al grupo experimental por vía subcutánea los siguientes andrógenos: propionato de testosterona (PT, Sigma Chemical Co., San Luis, MO, E.E.U.U., 500 µg/día, en 50 µl de aceite de maíz) y propionato de 5 α-dihidrotestosterona (PDHT, Sigma Chemical Co., San Luis, MO, E.E.U.U., 300 µg/día en 50 µl de aceite de maíz) diariamente. Estas hormonas se disolvieron inicialmente en unas gotas de diclorometano (Merck, México), se agregó el volumen de aceite de maíz necesario de acuerdo a la concentración requerida y se evaporó el diclorometano a baño María. Esta combinación de andrógenos ha sido reportada como suficiente para restablecer la conducta sexual en el hamster castrado (Powers y cols., 1985). Al grupo sham se le administró diariamente por vía subcutánea 100 µl de aceite de maíz. Las pruebas se continuaron semanalmente durante 8 semanas más hasta la restitución de la conducta. Durante estas pruebas se evaluaron los mismos parámetros que en las pruebas realizadas en la condición experimental de los Ss intactos. Los datos obtenidos de los 7 Ss experimentales y de los 6 Ss sham en el estudio I se utilizaron como control para la comparación de los resultados con los obtenidos luego de la cirugía y del tratamiento.

Análisis Estadístico

Se calcularon promedios individuales y promedios de estos promedios para cada parámetro analizado en cada grupo de Ss bajo las tres condiciones experimentales. En el estudio I, los parámetros de número y latencia de las respuestas realizadas en las diferentes series copulatorias, se compararon mediante la prueba "t" de Student para grupos relacionados. Los datos obtenidos de la duración de los trenes de movimientos pélvicos, la frecuencia de los movimientos pélvicos y la duración de los contactos genitales establecidos durante las conductas de intromisión y eyacuación, fueron comparados mediante un análisis de varianza de un factor y una prueba post hoc "t" para grupos relacionados (Daniel, 1991).

En el estudio II, las comparaciones del número de series copulatorias presentadas por los mismos Ss durante las diferentes condiciones experimentales: intacto, castrado y bajo el tratamiento hormonal, así como su comparación con los Ss sham en la misma condición experimental, se obtuvieron mediante pruebas de Wilcoxon y pruebas "U" de Mann-Whitney respectivamente (Siegel, 1972). Las proporciones de Ss con conducta de monta, intromisión y eyaculación bajo las diferentes condiciones experimentales fueron comparadas con las de los Ss sham mediante pruebas de χ^2 .

Los parámetros de: latencia de monta, latencia de intromisión, intervalo interintromisión y proporción de aciertos analizados en las diferentes condiciones experimentales de Ss intactos, castrados y bajo el tratamiento hormonal se compararon dentro de un mismo grupo así como con los Ss sham mediante análisis de varianza de parcelas divididas de dos factores y pruebas post hoc de Tukey. Las comparaciones para la duración de los trenes de movimientos pélvicos, frecuencia de movimientos pélvicos y duración del contacto genital presentados por los Ss a través de las tres condiciones experimentales y en comparación con los Ss sham en la misma condición fueron realizadas mediante análisis de varianza de parcelas divididas de dos factores y pruebas post hoc de Tukey.

En todas las pruebas, se consideraron significativas las diferencias cuando se obtuvo una $p < 0.05$

V. RESULTADOS

Estudio I: Descripción del curso temporal y de las características motoras y genitales de las respuestas copulatorias del hamster intacto

En las tres pruebas en las que se estudió la actividad sexual de los Ss intactos (n=17) seleccionados en nuestro laboratorio, se obtuvo información acerca del número y del curso temporal de sus respuestas copulatorias realizadas hasta la extenuación sexual así como de las características temporales y dinámicas de los movimientos pélvicos realizados en esas respuestas y su correlación con las respuestas genitales.

La Figura 1 muestra como ejemplo un cronograma de la actividad copulatoria realizada por uno de los hamsters intactos en una prueba de 30 minutos de duración. Se observa el curso temporal de las respuestas de monta, de intromisión y de eyaculación, así como de intromisión larga, al cabo de las cuales se presentó la extenuación sexual.

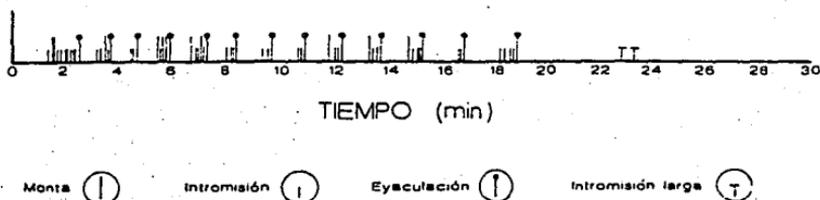


Fig.1 Cronograma de la actividad copulatoria realizada por uno de los hamsters macho intactos en una prueba de 30 minutos de duración. La actividad sexual se presenta en series copulatorias constituidas cada una por varias respuestas de monta y de intromisión que culminan con una respuesta de eyaculación. Se puede observar que en la primera serie copulatoria se presenta un mayor número de respuestas de intromisión en comparación con las siguientes series copulatorias; a medida que transcurren las series copulatorias aumenta la duración de los intervalos posteyaculatorios; cuando el animal se acerca a la extenuación sexual se presentan respuestas de intromisión larga.

Pese al establecimiento previo de las condiciones óptimas de prueba para la expresión de la conducta copulatoria de los Ss, el tiempo que transcurría antes de que el animal iniciara la conducta de monta o de intromisión, el número de conductas en cada serie copulatoria y su curso temporal fue variable; así, las latencias de monta en la primera prueba presentaron valores de 83 ± 29 seg ($\bar{x} \pm EE$), que tendieron a ser mayores que en las siguientes pruebas. Igualmente, las latencias de intromisión presentaron valores de 107 ± 44.7 seg ($\bar{x} \pm EE$), que tendieron a ser mayores que los de las tres series subsecuentes. Por otra parte, el número de series copulatorias que presentó cada individuo en las diferentes pruebas durante los 30 minutos de observación antes de llegar a la extenuación sexual tendió en general a ser menor en la primera prueba ($\bar{x} \pm EE$, 7.0 ± 2.6) que en las siguientes ($\bar{x} \pm EE$, 8.8 ± 1.4), sin que las diferencias fueran significativas. Se presentaron variaciones tanto en los diferentes Ss que conformaron el grupo, como dentro de un mismo sujeto a través de las diferentes pruebas.

Dado que los Ss presentaron, en promedio, de 8 a 10 series copulatorias por prueba, se realizó el análisis de varios parámetros de su actividad copulatoria en las primeras cinco y en las últimas cinco series copulatorias, para tener información acerca de la fase inicial y de la fase final de su actividad, en cada prueba. La Figura 2 muestra los valores promedio correspondientes al número de respuestas de monta y de intromisión, así como a la latencia de eyaculación y al intervalo posteyaculatorio presentados por los Ss en las diferentes series copulatorias en las tres pruebas realizadas. Como se observa en el cronograma de respuestas presentado en la Figura 1 y en los datos de la Figura 2, el número de respuestas de monta de la primera serie copulatoria fue significativamente mayor que en las siguientes, conservando en éstas últimas, valores relativamente estables. En forma similar, el número de respuestas de intromisión fue mayor en la primera serie que en las siguientes. La latencia de eyaculación de la primera serie copulatoria fue también significativamente mayor que la de las siguientes series, las cuales conservaron valores

similares entre sí. En cambio, los intervalos posteyaculatorios de las primeras cinco series copulatorias fueron similares entre sí, tendiendo a aumentar progresivamente.

El número de respuestas de monta, las latencias de eyaculación y los intervalos posteyaculatorios presentados en las últimas series copulatorias aumentaron progresivamente en comparación con la primera serie. El número de respuestas de intromisión conservó valores similares a los de las series precedentes.

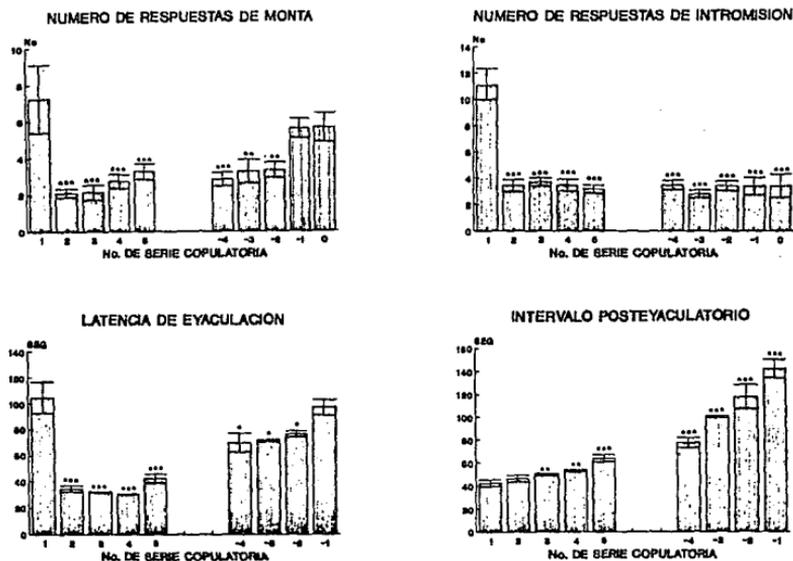


Fig. 2 Valores (\bar{X} de \bar{X} individuales \pm EE) correspondientes al número de respuestas de monta y de intromisión, a las latencias de eyaculación y a los intervalos posteyaculatorios presentados por los hamsters intactos ($n=17$) durante las primeras cinco series copulatorias y las últimas series (-4 a 0) realizadas por los Ss durante las pruebas de actividad sexual. Se observa que el número de respuestas de monta y de intromisión, así como la latencia de eyaculación de la primera serie copulatoria fueron significativamente mayores que los de las siguientes series, las cuales conservaron valores similares entre sí. El número de respuestas de monta, las latencias de eyaculación y los intervalos posteyaculatorios presentados en las últimas series aumentaron progresivamente.

* $p < 0.05$, ** $p < 0.01$, *** $p < 0.001$ pruebas "t" de Student para grupos relacionados, en comparación con la serie 1.

Dieciseis de los 17 Ss presentaron respuestas de intromisión larga al acercarse a la extenuación sexual, cuyas latencias tuvieron valores de que oscilaron entre 10 y 24 minutos. Estas respuestas se presentaron en un número variable de 1 a 14 por sujeto. De los 17 Ss, 7 presentaron conducta de eyaculación después de presentar respuestas de intromisión larga.

Durante las pruebas de actividad sexual, el registro poligráfico de las respuestas copulatorias de monta, de intromisión, de eyaculación y de intromisión larga, permitió obtener los trazos correspondientes a los trenes o series de movimientos pélvicos y a los contactos genitales establecidos durante estas respuestas. Como se observa en la Figura 3, los movimientos pélvicos copulatorios se presentaron en todas las respuestas como series de oscilaciones rítmicas y regulares, cuya duración varió de una respuesta a otra; así, los trenes de movimientos pélvicos en las respuestas de monta tuvieron una duración mayor que los de las demás respuestas. En las respuestas de monta, al no presentarse la inserción peneana intravaginal, no se generó la señal correspondiente al contacto genital, pero en algunos casos, ya sea en las respuestas de monta o durante la realización de los movimientos pélvicos extravaginales en las respuestas conductuales de intromisión o de eyaculación, se presentaron deflexiones breves a partir de la línea basal, correspondientes a contactos ocasionales entre el glande y el orificio vaginal, como se observa en esta figura. En cambio, la inserción peneana intravaginal establecida en los dos tipos de conductas de intromisión y en las conductas de eyaculación, generó una señal en forma de meseta, cuya duración fue diferente para cada una de estas conductas. Una vez que se estableció el contacto genital por la inserción peneana en estas respuestas, el tren de movimientos pélvicos extravaginales se suspendió. En las respuestas de eyaculación la inserción peneana fue seguida por la interrupción de la serie de movimientos pélvicos extravaginales y por la presentación de un período breve de movimientos pélvicos intravaginales de menor vigor que los movimientos extravaginales, como lo muestra la amplitud de las señales generadas por el acelerómetro. Las respuestas de intromisión larga se

caracterizaron por presentar un período prolongado de inserción penéana intravaginal durante el cual se realizaron movimientos pélvicos intravaginales de menor vigor y de menor frecuencia que los movimientos pélvicos extravaginales (1 a 2 por seg).

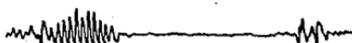
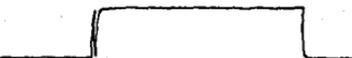
MONTA

MOVS. PELVICOS (MP)  30 mV

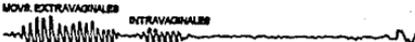
45

CONTACTO GENITAL (CG) 

INTROMISION

MP 
CG 

EYACULACION

MP 
CG 

INTROMISION LARGA

MP 
CG 
1 seg

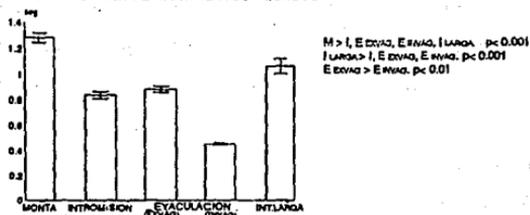
Fig. 3 Trazos representativos de los trenes de movimientos pélvicos (MP) y de los contactos genitales (CG) establecidos durante una respuesta de monta, una de intromisión, una de eyaculación y una intromisión larga realizadas por uno de los hamsters intactos. Se puede observar que los trenes de movimientos pélvicos en todas las respuestas se presentaron como series de oscilaciones rítmicas y regulares, ocasionalmente se presentaron contactos genitales breves durante la realización de los movimientos pélvicos, que generaron deflexiones breves a partir de la línea basal; la inserción penana intravaginal, en cambio, generó una señal en forma de meseta cuya duración fue diferente entre las respuestas de intromisión, de eyaculación y de intromisión larga; al establecerse el contacto genital por la inserción penénea, el tren de movimientos pélvicos extravaginales se suspendió y fue seguido por una serie breve de movimientos intravaginales rápidos en la eyaculación y por un período prolongado de movimientos intravaginales lentos (1 a 2 por segundo) en la respuesta de intromisión larga.

La Figura 4 muestra el valor promedio de la duración del tren de movimientos pélvicos y de las frecuencias de los mismos en las respuestas de monta, de intromisión, de eyaculación y de intromisión larga, así como el valor promedio de la duración de los contactos genitales establecidos en estas conductas. Se observa que la duración del tren de movimientos pélvicos en las respuestas de monta fue significativamente mayor ($p < 0.001$) con respecto a las demás; que el tren de movimientos pélvicos en las respuestas de intromisión larga, aunque de menor duración que el de las montas ($p < 0.05$), fue significativamente mayor ($p < 0.001$) que el de las conductas de intromisión y de eyaculación tanto intravaginal como extravaginal; y que la duración del tren de movimientos pélvicos intravaginales en las conductas de eyaculación fue muy constante y significativamente menor ($p < 0.001$) que la de los movimientos pélvicos extravaginales de todas las respuestas copulatorias. La frecuencia de los movimientos pélvicos en las respuestas de monta fue significativamente menor ($p < 0.001$) que las de las demás conductas copulatorias y la frecuencia de los movimientos pélvicos intravaginales en las conductas de eyaculación fue significativamente mayor ($p < 0.001$) que la de los movimientos pélvicos extravaginales de todas las respuestas copulatorias. Este parámetro en cada una de las respuestas copulatorias presentó muy poca variabilidad. La duración de los contactos genitales establecidos en las conductas de intromisión, de eyaculación y de intromisión larga difirió significativamente entre sí ($p < 0.001$); siendo la duración del contacto genital en las respuestas de intromisión larga apreciablemente mayor que en las otras respuestas y presentando mayor variabilidad en sus valores, con rangos de 6 a 16 seg.

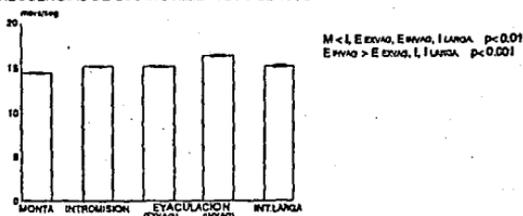
Al analizar la duración de los contactos genitales establecidos durante las diferentes respuestas de intromisión antes y después de la conducta de eyaculación, en cada serie copulatoria, se observó que las conductas de intromisión que precedieron a la eyaculación, presentaron un contacto genital con valores de 2.33 ± 0.26 min ($\bar{x} \pm EE$), mientras que la primera conducta de intromisión después de la eyaculación, presentó un

contacto genital de menor duración con valores de $1.77 \pm 0.163 \text{ min } (\bar{x} \pm EE)$; este mismo fenómeno se observó después de cada conducta de eyaculación.

DURACION DEL TREN DE MOVIMIENTOS PELVICOS



FRECUENCIAS DE LOS MOVIMIENTOS PELVICOS



DURACION DE LOS CONTACTOS GENITALES

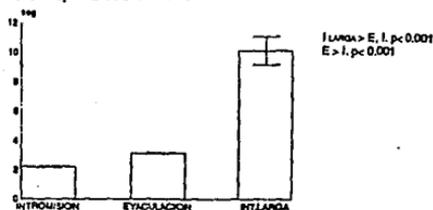


Fig. 4 Valores (\bar{X} de \bar{X} individuales \pm EE) correspondientes a la duración de los trenes de movimientos pélvicos y a las frecuencias de los mismos, así como a la duración de los contactos genitales establecidos por los hamsters macho intactos ($n=17$) en las respuestas copulatorias de monta, intrusión, eyaculación e intrusión larga. La duración del tren de movimientos pélvicos en las montas fue significativamente mayor que la de las otras respuestas copulatorias; la de las intrusiones largas fue significativamente mayor que la de las intrusiones y eyaculaciones y significativamente menor que la de las montas; la duración de la fase intravaginal (INVAG) de las eyaculaciones fue significativamente menor que la duración de las otras respuestas copulatorias. La frecuencia de los movimientos pélvicos en las montas fue significativamente mayor que la de las demás respuestas copulatorias y la de la fase intravaginal de la eyaculación fue significativamente mayor que la de las demás respuestas. La duración de los contactos genitales en cada una de las respuestas copulatorias fue significativamente diferente entre sí. Las comparaciones se hicieron mediante análisis de varianza de un factor y pruebas de "t" de Student.

Estudio II: Efectos de la castración y de la restitución hormonal con andrógenos, sobre el curso temporal de las respuestas copulatorias del hamster y sobre las características motoras y genitales de dichas respuestas

Uno de los primeros efectos de la castración fue la alteración del curso temporal de las respuestas copulatorias, lo cual se manifestó en un espaciamiento de las mismas y una disminución del número de series copulatorias. Como se observa en la Figura 5, desde la primera semana postcastración se presentó una disminución significativa ($p < 0.05$) en este último parámetro a valores de 5.4 ± 3.6 series por prueba ($\bar{x} \pm DE$), en donde la variabilidad entre los Ss del grupo fue muy grande. En la segunda semana postcastración esta reducción fue mayor ($p < 0.001$), a valores de 1.3 ± 1.7 series copulatorias por prueba ($\bar{x} \pm DE$) y en la tercera y cuarta semanas posteriores a la cirugía no se presentó ninguna respuesta de eyaculación. Los Ss sham no presentaron modificaciones significativas en este parámetro luego de la cirugía falsa, en comparación con la condición experimental de Ss intactos.

La administración de PT + PDHT a los Ss castrados estimuló gradualmente la presentación de las respuestas copulatorias de modo que una semana después de iniciado el tratamiento hormonal, los Ss presentaron 3.1 ± 2.9 series copulatorias por prueba ($\bar{x} \pm DE$), valor que fue significativamente menor ($p < 0.01$) que en la condición experimental de Ss intactos y este número se incrementó conforme transcurrieron las semanas de tratamiento, alcanzando valores similares a los de la condición de intactos, como se muestra en esta figura. Los Ss sham conservaron, a través de las diferentes semanas de prueba, números de series copulatorias similares a los de las otras condiciones experimentales.

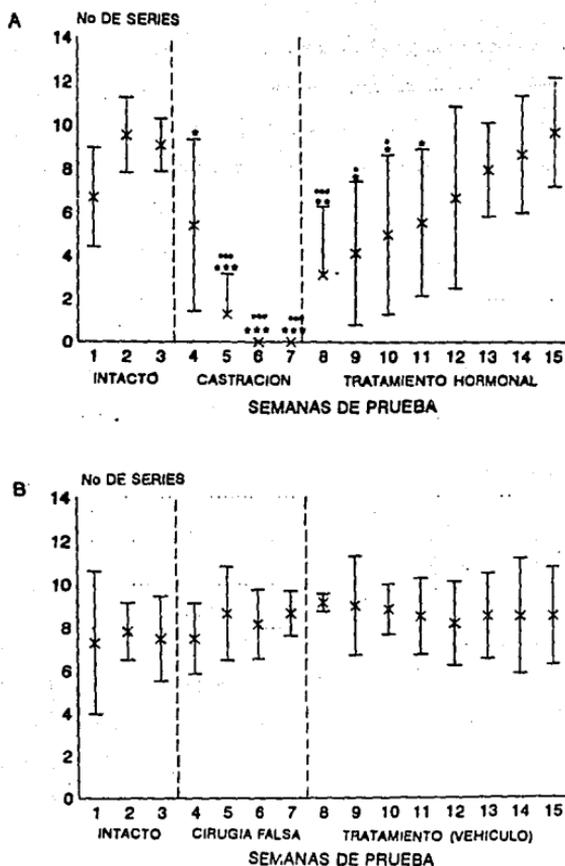


Fig. 5 Número ($\bar{x} \pm DE$) de series copulatorias presentadas por los Ss experimentales ($n=7$, A) en cada una de las 15 semanas de prueba bajo las condiciones de: animal intacto, luego de la castración y durante el tratamiento hormonal con propionato de testosterona (PT, 500 $\mu\text{g}/\text{día}$) y propionato de 5 α -dihidrotestosterona (PDHT, 300 $\mu\text{g}/\text{día}$) y por los hamsters sometidos a manipulaciones sham ($n=6$, B). Se observa la disminución y la variabilidad del número de series copulatorias presentadas por los Ss experimentales después de la castración y su recuperación progresiva durante el tratamiento hormonal. Este parámetro no se modificó en los Ss sham a través de las tres condiciones experimentales.

* $p < 0.05$, ** $p < 0.01$, *** $p < 0.001$ al comparar a los mismos Ss en las diferentes condiciones experimentales, prueba de Wilcoxon; $^{\circ} p < 0.05$, $^{\circ\circ\circ} p < 0.001$ al comparar los Ss experimentales con el grupo sham, pruebas "U" de Mann-Whitney.

La disminución progresiva en la incidencia de respuestas copulatorias provocada por la castración determinó que los Ss dejaran de mostrar algunas de las conductas; así, ninguno de los Ss castrados mostró conductas de intromisión larga. Como se observa en la Figura 6, dos semanas después de la cirugía se redujo el número de Ss que presentaron conducta de intromisión y de eyaculación de modo que solamente el 71 % y el 43 % de los Ss, respectivamente, presentaron estas conductas; en la tercera y cuarta semanas después de la cirugía se dejaron de presentar casi en su totalidad estas conductas y el 86 % de los Ss siguieron presentando respuestas de monta a intervalos muy largos y en un número muy escaso. Todos los Ss sham siguieron mostrando conductas de monta, de intromisión, de eyaculación y de intromisión larga en las semanas posteriores a la cirugía.

El tratamiento hormonal estimuló la presentación de conductas copulatorias de modo que una semana después de iniciado el tratamiento el 71 % y el 57 % de los Ss presentaron conductas de intromisión y de eyaculación respectivamente; estos porcentajes aumentaron progresivamente y seis semanas después de iniciado el tratamiento el 100 % de los Ss presentaron respuestas de eyaculación. Ninguno de los Ss presentó respuestas de intromisión larga durante el tratamiento hormonal; a diferencia de éstos, todos los Ss sham presentaron todos los tipos de respuestas copulatorias durante esta etapa experimental.

En la Figura 7 se muestra como ejemplo el cronograma de respuestas de un sujeto experimental, en el cual la castración provocó una disminución muy marcada de su actividad sexual de modo que en la primera semana después de la cirugía se dejaron de presentar las conductas de eyaculación y sólo se presentaron conductas de intromisión y de monta en un número muy reducido. El tratamiento hormonal en este sujeto restituyó las conductas de monta y de intromisión después de una semana de iniciarlo y las conductas de eyaculación en las semanas posteriores, presentando gradualmente un curso temporal similar al de la condición de intacto. En los Ss sham, la cirugía falsa no modificó el número ni el curso temporal de sus respuestas copulatorias y éstos se conservaron a través de las semanas de tratamiento con vehículo (Figura 8).

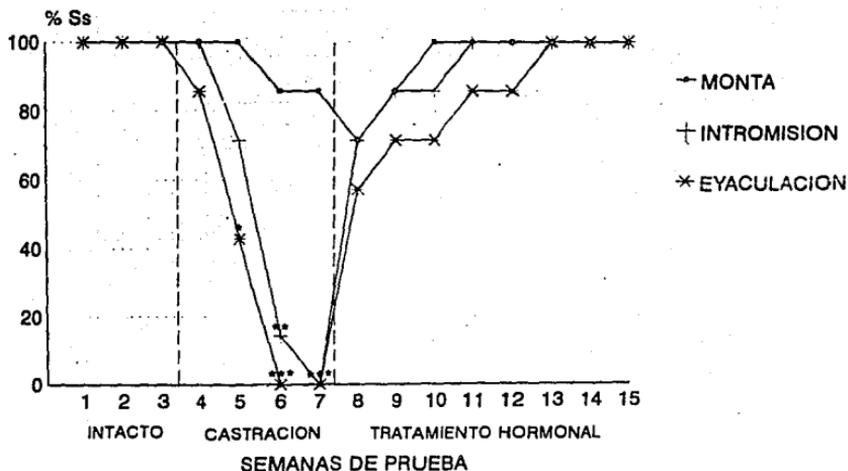


Fig. 6 Porcentajes de Ss que presentaron conductas de monta, de intrusión y de eyaculación bajo las condiciones experimentales de: animal intacto, luego de la castración y durante el tratamiento hormonal con propionato de testosterona (PT, 500 $\mu\text{g}/\text{día}$) y propionato de 5 α -dihidrotestosterona (PDHT, 300 $\mu\text{g}/\text{día}$) en las 15 semanas de prueba. Los Ss dejaron de presentar conductas de intrusión y de eyaculación 3 semanas después de la castración (semana 6 de prueba) y estas conductas se restituyeron luego del tratamiento hormonal. * $p < 0.05$, ** $p < 0.01$, *** $p < 0.001$ en comparación con los Ss sham (100 % con actividad), pruebas de χ^2 .

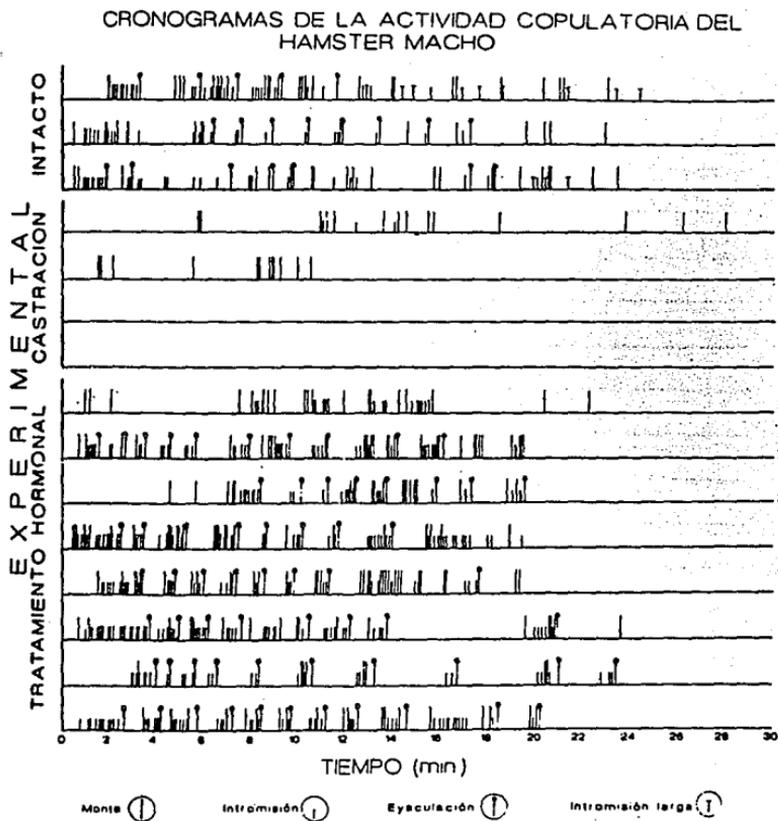


Fig. 7 Cronogramas de la actividad copulatoria realizada por uno de los Ss experimentales durante las 15 semanas de prueba bajo las condiciones de: animal intacto, luego de la castración y durante el tratamiento hormonal con propionato de testosterona (PT, 500 $\mu\text{g}/\text{día}$) y propionato de 5 α -dihidrotestosterona (PDHT, 300 $\mu\text{g}/\text{día}$). La castración provocó una reducción de la actividad copulatoria suprimiéndose progresivamente la conducta de eyaculación, de intromisión y de monta. El tratamiento hormonal restituyó gradualmente las respuestas copulatorias, sin embargo, las respuestas de intromisión larga no se presentaron durante esta condición experimental.

CRONOGRAMAS DE LA ACTIVIDAD COPULATORIA DEL HAMSTER MACHO

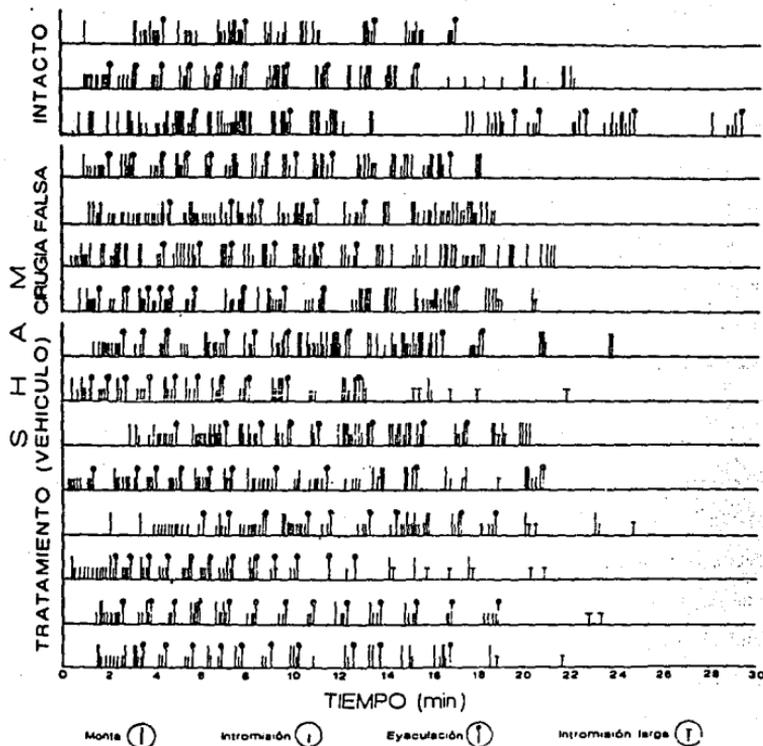


Fig. 8 Cronogramas de la actividad copulatoria realizada por uno de los Ss sham durante las 15 semanas de prueba bajo las condiciones experimentales de: animal intacto, luego de la castración falsa y durante el tratamiento con vehículo (aceite de maíz). Se observa que en este sujeto, el número de series copulatorias así como el curso temporal de sus respuestas no se alteró a través de las tres condiciones experimentales.

En la Figura 9 se presentan los valores numéricos correspondientes a las latencias de monta, de intromisión, los intervalos interintromisión y las proporciones de aciertos de los Ss experimentales y de los Ss sham en cada una de las condiciones experimentales. Aunque la variabilidad interindividual en estos parámetros fue muy grande, se observa que la castración provocó incrementos significativos ($p < 0.05$) en las latencias de monta y de intromisión en comparación con sus valores en la condición de Ss intactos. Un efecto similar se presentó en los intervalos interintromisión, los cuales fueron significativamente mayores ($p < 0.01$) que en la condición de intactos y significativamente mayores ($p < 0.05$) que los de los Ss sham sometidos a la misma condición experimental. Por otra parte, el aumento en el número de montas en relación a las respuestas de intromisión determinó una disminución en la eficiencia copulatoria manifestada a través de la proporción de aciertos, la cual disminuyó significativamente tanto al compararla con los valores obtenidos en los mismos Ss en la condición de intactos ($p < 0.001$) como al compararla con los Ss sham ($p < 0.01$). Todos estos parámetros de los Ss castrados mostraron valores similares a los de la condición de intactos, luego del tratamiento hormonal, aunque las latencias de monta fueron todavía prolongadas ($p < 0.05$). Los parámetros de los Ss sham no variaron a través de las diferentes condiciones experimentales.

Las respuestas copulatorias presentadas por los Ss luego de la castración tuvieron características de rítmicidad y frecuencia similares a las de la condición de Ss intactos (Figura 10). Sin embargo, la castración provocó un aumento significativo en la duración de los trenes de movimientos pélvicos extravaginales en las respuestas de monta, de intromisión y de eyaculación, en tanto que la duración de la fase intravaginal en las conductas de eyaculación no se modificó.

Como se observa en esta figura, algunos trenes de movimientos pélvicos tendieron a ser menos vigorosos luego de la castración, que en la condición de Ss intactos, sin que estos cambios fueran estadísticamente significativos. La castración también redujo progresivamente la duración de los contactos genitales en las conductas de intromisión y

de eyaculación. Todas estas alteraciones fueron revertidas durante el tratamiento hormonal.

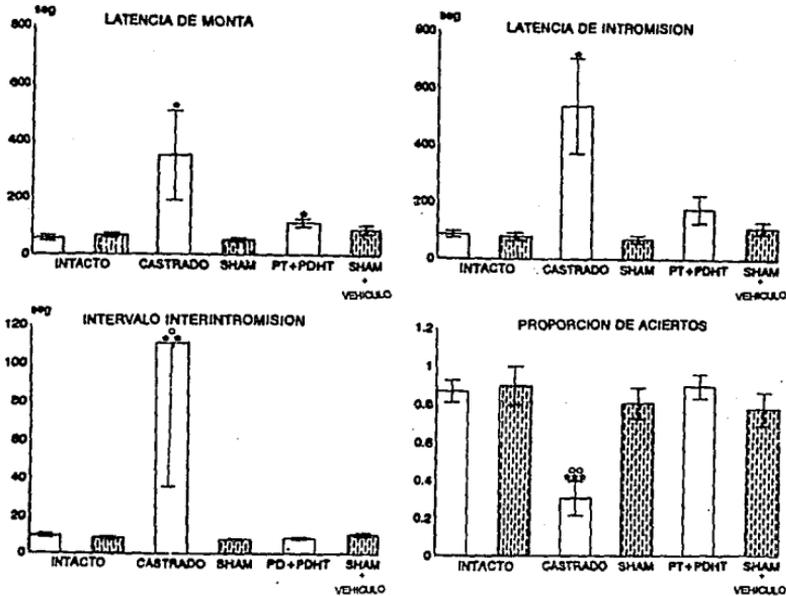


Fig. 9 Valores (\bar{x} de \bar{x} individuales \pm EE) correspondientes a las latencias de monta, de intrusión, a los intervalos interintrusión y a la proporción de aciertos (No. de respuestas de intrusión / No. de respuestas de monta + respuestas de intrusión) presentados durante la actividad copulatoria de los hamsters ($n=7$) intactos, castrados, y luego del tratamiento con propionato de testosterona (PT, 500 μ g/día) y propionato de 5 α -dihidrotestosterona (PDHT, 300 μ g/día) y por los hamsters sometidos a manipulaciones sham ($n=6$). Se observa que la castración incrementó significativamente las latencias de monta y de intrusión, así como los intervalos interintrusión y redujo significativamente la proporción de aciertos. Estos parámetros presentaron valores similares a los de los animales intactos luego del tratamiento hormonal. Los parámetros de los animales sham no se modificaron significativamente a través de las tres condiciones experimentales. * $p < 0.05$, ** $p < 0.01$, *** $p < 0.001$ en comparación con las etapas de animal intacto y con tratamiento hormonal; ° $p < 0.05$, °° $p < 0.01$ en comparación con los hamsters sometidos a castración sham; análisis de varianza de parcelas divididas de dos factores y pruebas de Tukey.

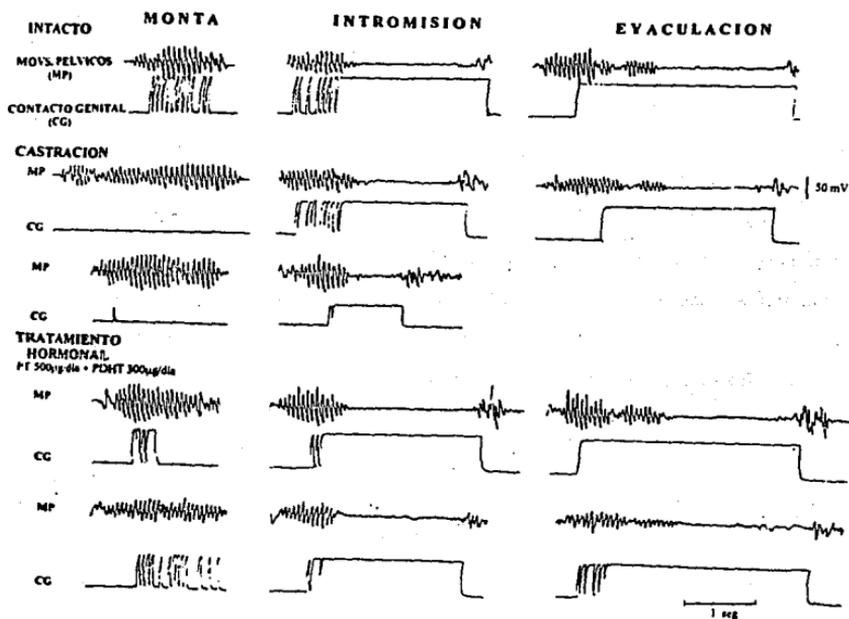


Fig. 10 Trazos representativos de los trenes de movimientos pélvicos (MP) y de los contactos genitales (CG) establecidos durante las respuestas de monta, de intromisión y de eyaculación realizadas por uno de los hamsters bajo la condición de: sujeto intacto (trazos superiores), luego de la castración (trazos intermedios), y durante el tratamiento hormonal con propionato de testosterona (PT) y propionato de 5 α -dihidrotestosterona (PDHT) (trazos inferiores). La castración provocó un aumento aunque variable, de la duración de los trenes de movimientos pélvicos en las respuestas de monta e intromisión, así como una disminución, también variable, del vigor de los movimientos (amplitud de las señales). Se observa también la disminución de la duración de los contactos genitales en las respuestas de intromisión y de eyaculación como resultado de la castración y la recuperación de estas características luego del tratamiento hormonal.

En la Figura 11 se presentan los valores correspondientes a la duración del tren de movimientos pélvicos en las conductas de monta, de intromisión y de eyaculación (fases extravaginal e intravaginal). Como se puede observar, la castración provocó un aumento en la duración del tren de movimientos pélvicos en las respuestas de monta, en comparación con los mismos Ss en la condición de intactos ($p < 0.05$) y con la de los Ss sham ($p < 0.01$). La duración del tren de movimientos pélvicos en las conductas de intromisión fue significativamente mayor ($p < 0.01$) que la de los Ss sham, aunque por la variabilidad de los valores no se encontró una diferencia estadísticamente significativa en comparación con los valores de los mismos Ss en la condición de intactos. La duración del tren de movimientos pélvicos extravaginales en las respuestas de eyaculación de los Ss castrados fue significativamente mayor ($p < 0.05$) que la de ellos mismos en la condición de Ss intactos y que la de los Ss sham. La castración no modificó la duración del tren de movimientos pélvicos intravaginales en las respuestas de eyaculación.

El tratamiento hormonal restituyó la duración del tren de movimientos pélvicos en todas las respuestas copulatorias a valores similares a los de los Ss en la condición de intactos.

DURACION DEL TREN DE MOVIMIENTOS PELVICOS

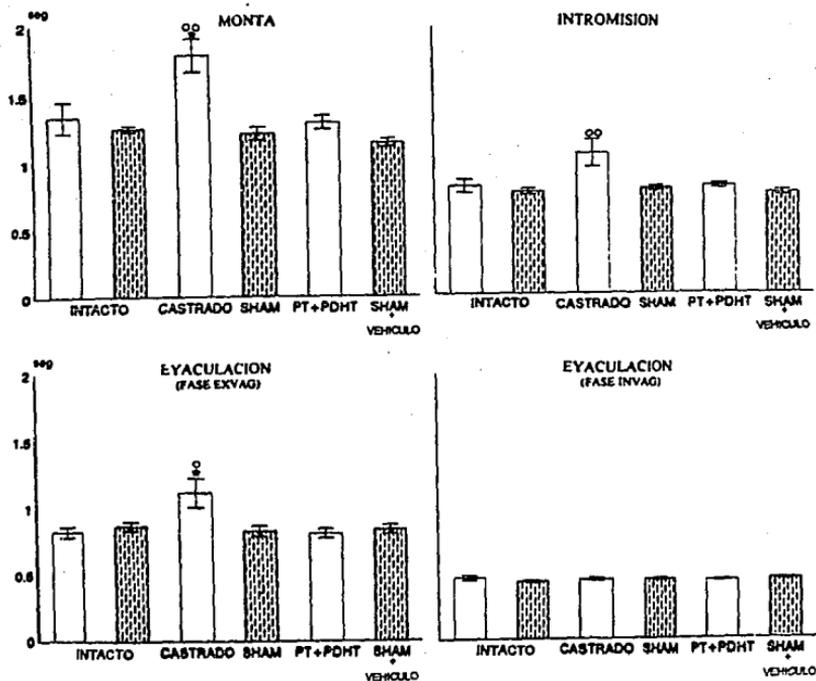


Fig. 11 Valores (\bar{x} de \bar{x} individuales \pm EE) correspondientes a la duración del tren de movimientos pélvicos realizados durante las respuestas copulatorias de monta, de intrusión y de eyaculación (fases extravaginal, EXVAG e intravaginal, INVAG) por los hamsters ($n=7$) intactos, castrados y luego del tratamiento con propionato de testosterona (PT, 500 $\mu\text{g}/\text{día}$) y propionato de 5 α -dihidrotestosterona (PDHT, 300 $\mu\text{g}/\text{día}$) y por los hamsters sometidos a manipulaciones sham ($n=6$). La castración provocó un aumento en la duración de los trenes de movimientos pélvicos extravaginales de todas las respuestas copulatorias pero no modificó la duración del tren de movimientos pélvicos intravaginales (FASE INVAG) de la respuesta de eyaculación. El tratamiento con PT+PDHT restituyó la duración del tren de movimientos pélvicos extravaginales, en todas las respuestas, a valores similares a los de la condición de intacto. Los Ss sham no presentaron modificaciones en este parámetro a través de las tres condiciones experimentales. * $p < 0.05$ comparado con los mismos Ss en las etapas experimentales de animal intacto y bajo tratamiento hormonal. ** $p < 0.01$ comparado con el grupo sham correspondiente a la misma condición experimental; análisis de varianza de parcelas divididas de dos factores y pruebas de Tukey.

FRECUENCIA DE MOVIMIENTOS PELVICOS

60

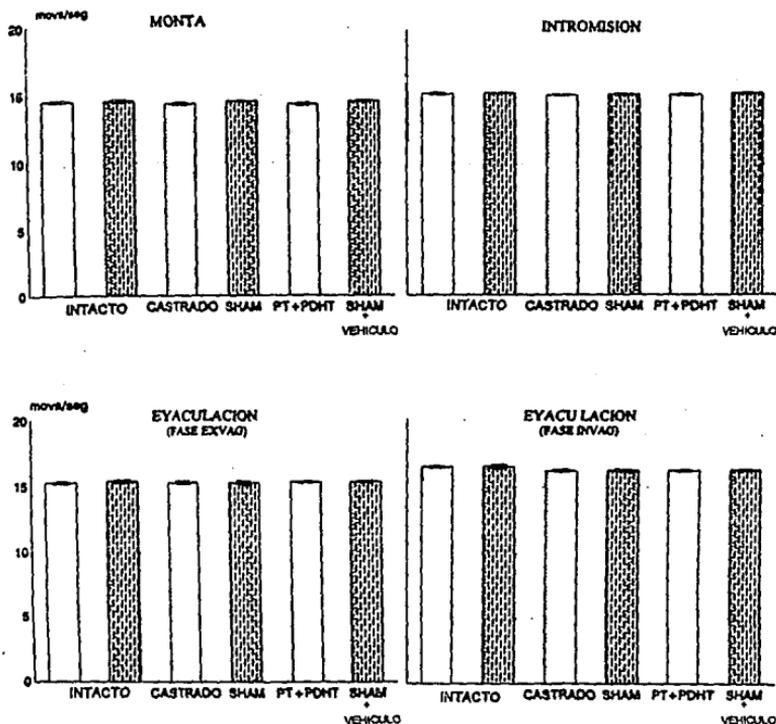


Fig. 12 Valores (\bar{X} de \bar{X} individuales \pm EE) correspondientes a la frecuencia de los movimientos pélvicos realizados durante las respuestas copulatorias de monta, de intrusión y de eyaculación (fases extravaginal, EXVAG e intravaginal, INVAG) por los hamsters ($n=7$) intactos, castrados y luego del tratamiento con propionato de testosterona (PT, 500 $\mu\text{g}/\text{día}$) y propionato de 5 α -dihidrotestosterona (PDHT, 300 $\mu\text{g}/\text{día}$) y por los hamsters sometidos a manipulaciones sham ($n=6$). La castración no modificó la frecuencia de los movimientos pélvicos en ninguna de las respuestas copulatorias. Los Ss sham no presentaron modificaciones en este parámetro a través de las tres condiciones experimentales.

Como se observa en la Figura 12, las frecuencias de los movimientos pélvicos en las diferentes respuestas copulatorias no se modificaron por la castración y conservaron valores similares en las tres condiciones experimentales, tanto en los Ss experimentales como en el grupo de los Ss sham.

En la Figura 13 se presentan los valores numéricos correspondientes a la duración del contacto genital establecido en las conductas de intromisión y de eyaculación. Se observa que la castración redujo significativamente la duración de estos contactos ($p < 0.01$ y $p < 0.05$, respectivamente) en comparación tanto con los mismos Ss en la condición de intactos como con los Ss sham. El tratamiento hormonal restituyó la duración de los contactos genitales a valores similares a los presentados antes de la castración. Este parámetro no se modificó en los Ss sham a través de las diferentes condiciones experimentales.

DURACION DEL CONTACTO GENITAL

62

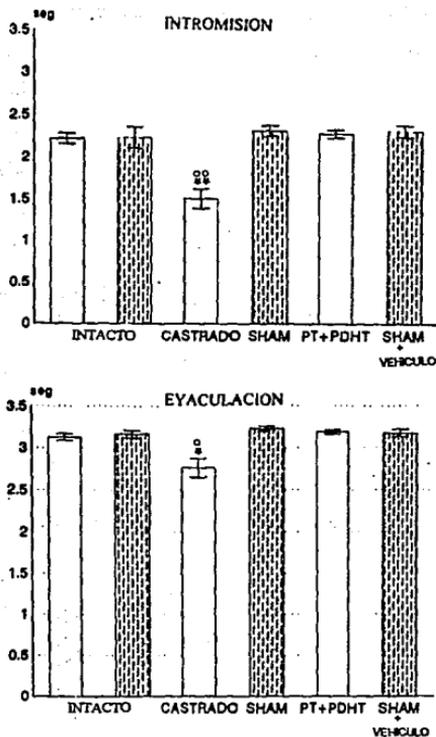


Fig. 13 Valores (\bar{X} de \bar{X} individuales \pm EE) correspondientes a la duración de los contactos genitales establecidos durante las respuestas de intromisión y de eyacuación por los hamsters ($n=7$) intactos, castrados y luego del tratamiento con propionato de testosterona (PT, 500 $\mu\text{g}/\text{día}$) y propionato de 5 α -dihidrotestosterona (PDHT, 300 $\mu\text{g}/\text{día}$) y por los hamsters sometidos a manipulaciones sham ($n=6$). La castración provocó una disminución significativa de la duración de los contactos genitales en ambas respuestas y el tratamiento con PT+PDHT restituyó la duración de estas respuestas a valores similares a los de la condición de intactos. Los Ss sham no presentaron modificaciones en este parámetro a través de las tres condiciones experimentales. * $p < 0.05$; ** $p < 0.01$ en comparación con los mismos Ss en la condición experimental de intactos; * $p < 0.05$, ** $p < 0.01$ en comparación con los Ss sham; análisis de varianza de parcelas divididas de dos factores y pruebas de Tukey.

VI. DISCUSION

Estudio I: Descripción del curso temporal y de las características motoras y genitales de las respuestas copulatorias del hamster intacto

Las observaciones realizadas en el presente estudio acerca de las conductas que constituyen la actividad copulatoria del hamster macho permitieron reconocer los cuatro tipos de respuestas copulatorias: montas, conductas de intromisión, conductas de eyaculación y de intromisión larga, en forma similar a como se han descrito por otros investigadores (Beach y Rabedeau, 1958; Bunnell y cols., 1976), así como el número y el curso temporal de las respuestas realizadas en pruebas de 30 minutos.

Las diferencias encontradas entre la primera prueba y las siguientes dos pruebas de los Ss, en algunos de los parámetros estudiados como la latencia de monta y de intromisión y el número de series copulatorias por prueba, se interpretan como una consecuencia de la habituación de los Ss a las condiciones de prueba más que como un resultado de la experiencia, dado que todos los Ss, al ser sometidos a tres pruebas previas de selección, habían adquirido experiencia sexual. Las condiciones requeridas para realizar los registros poligráficos, tales como el hecho de portar el acelerómetro y los electrodos subcutáneos posiblemente interfirieron en la primera prueba con la expresión óptima de su conducta sexual pero ésta se expresó con un curso temporal constante y predecible en las pruebas subsecuentes, lo que nos permite asegurar que la metodología utilizada para la descripción de las respuestas motoras y genitales de la actividad copulatoria del hamster, no interfirió con la expresión de esta conducta.

Los datos obtenidos confirman las observaciones realizadas por otros investigadores (Bunnell y cols., 1976) en cuanto a los movimientos corporales característicos de estas conductas observados a simple vista, al número de series copulatorias realizadas antes de alcanzar la extenuación sexual, a las latencias de monta, de intromisión, de eyaculación y de intromisión larga, a los intervalos posteyaculatorios,

así como al número de respuestas realizadas en las primeras cinco series copulatorias y en las últimas cinco series antes de la extenuación sexual.

En los estudios realizados por Bunnell y colaboradores (1976), se estimaron las duraciones de las inserciones peneanas intravaginales en las respuestas de intromisión y de eyaculación; los valores obtenidos en nuestro estudio, de estas mismas respuestas, con la metodología poligráfica, fueron similares a las descritas por estos autores, estimándose además la duración de las inserciones peneanas en las conductas de intromisión larga. En forma similar a lo descrito por estos investigadores, se pudo comprobar que la duración de las inserciones peneanas en las conductas de intromisión realizadas antes de la eyaculación fue mayor que la de las subsecuentes a esta respuesta.

Es interesante observar que la duración de los trenes de movimientos pélvicos en las conductas de monta fue mayor que en las conductas de intromisión y eyaculación; esto coincide con lo que se ha descrito en el conejo (Contreras y Beyer, 1979), en la rata (Beyer y cols., 1982) y en el cobayo (González-Vidal y Morali, 1993). Las conductas de monta sin inserción peneana, han sido interpretadas por varios autores como montas "no exitosas" o "fallidas" (Contreras y Beyer, 1979; Meisel y Sachs, 1994); de acuerdo con esta interpretación, la mayor duración de los trenes de movimientos pélvicos en las conductas de monta puede interpretarse como el resultado de la falta de un ajuste postural adecuado de la pareja o de la falta de la erección necesaria para llevar al cabo la intromisión. En cambio, en las conductas de intromisión, de eyaculación y de intromisión larga, el tren de movimientos pélvicos que se interrumpe en respuesta a la inserción peneana, fue más breve, posiblemente como resultado de la información sensorial aferente proporcionada por la inserción peneana intravaginal, como ha sido previamente interpretado (Beyer y González-Mariscal, 1994). Adicionalmente, esta interpretación es apoyada por la observación de que la desensibilización peneana provocada en la rata por la aplicación de lidocaína o por la sección del nervio pudendo, está asociada con la ejecución de trenes de monta más largos (Morali y cols., 1982). El tren de movimientos pélvicos

intravaginales de las conductas de eyaculación presentó una duración muy constante a través de las diferentes series copulatorias, así como en los diferentes individuos. Este tipo de movimientos pélvicos intravaginales se han observado en otras especies como la rata (Beyer y Contreras, 1981, Beyer y cols., 1982), el ratón (Wang y cols., 1989) y el cobayo (González-Vidal y Morali, 1993). Estos movimientos han sido interpretados como parte de la estimulación que reciben los mecanorreceptores peneanos y que hace posible el reflejo visceral de eyaculación (Dewsbury, 1979; Beyer y cols., 1982). De hecho, durante la fase de movimientos pélvicos intravaginales que se presenta en las conductas de eyaculación de la rata macho, se observa el mayor aumento de presión en las vesículas seminales, el cual culmina con la emisión seminal (Beyer y cols., 1982). La constancia en la duración de la serie de movimientos pélvicos intravaginales del hamster asociados con la eyaculación, puede interpretarse en el sentido de que el reflejo de eyaculación se desencadena en respuesta a un estímulo mecánico con características de duración y frecuencia, definidas.

La amplitud de las señales correspondientes a los movimientos pélvicos extravaginales fue similar en las diferentes respuestas copulatorias, indicando que éstos no presentaron diferencias en el vigor. El tren de movimientos pélvicos intravaginales de las respuestas de eyaculación presentó una menor amplitud, sugiriendo un menor vigor. Los movimientos pélvicos intravaginales lentos generados durante las conductas de intromisión larga estuvieron asociados con señales de menor amplitud que pudieran interpretarse como movimientos de menor vigor que los movimientos pélvicos extravaginales; sin embargo, en la observación a simple vista mostraron tener un vigor similar, pero dada su menor frecuencia (1 a 2 movs / seg) y por lo tanto dada la mayor duración de cada ciclo, presentaron en cada oscilación un cambio de aceleración más gradual, lo que posiblemente se tradujo a través del acelerómetro en señales de menor amplitud.

La menor duración de los contactos genitales presentados en la primera conducta de intromisión inmediata posterior a cada respuesta de eyaculación en relación a las

anteriores, sugiere que los mecanismos neurales involucrados en el proceso de erección no han recuperado su funcionalidad después de las eyaculaciones como para que la erección se mantenga por un período más prolongado (Meisel y Sachs, 1994).

En las conductas de eyaculación, la duración del contacto genital fue muy constante, indicando que este contacto, sumado a la estimulación mecánica provista por los movimientos pélvicos intravaginales permite el desencadenamiento del reflejo de eyaculación. En las intromisiones largas, la duración del contacto genital siempre fue mayor que en las otras conductas de intromisión, lo que se ha interpretado como un mecanismo que proporciona una mayor estimulación mecánica peneana, la cual permitiría alcanzar el umbral eyaculatorio, aun cuando el individuo se aproxime a la extenuación sexual (Bunnell y cols., 1976); sin embargo, en nuestro estudio sólo un 60 % de los Ss que presentaron intromisiones largas mostraron la conducta de eyaculación, indicando que esta estimulación prolongada no siempre desencadena el reflejo de eyaculación.

Las frecuencias de los movimientos pélvicos extravaginales en las diferentes respuestas copulatorias del hamster intacto fueron similares, lo que sugiere que los circuitos neuronales involucrados en la periodicidad del disparo de las motoneuronas que inervan a los músculos de la cadera y de la pelvis, responsables de la ejecución de estos movimientos son comunes y funcionan en forma similar en las diferentes respuestas copulatorias. Por otra parte, la información aferente proveniente de la región genital durante la inserción peneana intravaginal en las conductas de intromisión, de eyaculación y de intromisión larga, es posiblemente integrada en forma particular con otros tipos de influencias supraespinales que dan como resultado las características propias de cada respuesta copulatoria: en la conducta de intromisión, la interrupción del tren de movimientos pélvicos y la persistencia de la inserción peneana por un período de 2 a 2.5 segundos, hasta que se lleva al cabo la desmonta; en la conducta de eyaculación, la transición hacia una serie de movimientos pélvicos intravaginales con características diferentes a las mostradas en el tren de movimientos pélvicos previos a la inserción; y en la

conducta de intromisión larga, la transición hacia una serie prolongada de movimientos pélvicos intravaginales lentos. Es posible que la integración de la información sensorial así como el estado de motivación que prevalece en las diferentes etapas de la interacción copulatoria y que permiten alcanzar el nivel necesario para la conducta de eyaculación (Sachs y Barfield, 1976) o bien que resultan en la extenuación sexual y la expresión de las intromisiones largas determinen la respuesta particular a la información genital aferente.

La diferencia observada entre las frecuencias de los movimientos pélvicos extravaginales, respecto de los intravaginales rápidos de las respuestas de eyaculación, sugiere que la información aferente provista por la intromisión peneana durante las conductas de eyaculación modula la frecuencia de disparo de los circuitos neuronales implicados en la ejecución de estos movimientos, en forma similar a lo que se ha descrito para otros fenómenos rítmicos (Grillner y Kashin, 1976). Por otra parte, la frecuencia de los movimientos pélvicos intravaginales lentos en las conductas de intromisión larga, pudieran representar la actividad de circuitos neuronales diferentes, cuyo ciclo de descarga alternante presenta una menor frecuencia y una mayor duración y sólo se expresa en respuesta a la inserción peneana, cuando el individuo se aproxima a la extenuación sexual.

Estudio II: Efectos de la castración y de la restitución hormonal con andrógenos, sobre el curso temporal de las respuestas copulatorias del hamster y sobre las características motoras y genitales de dichas respuestas

La pérdida de la conducta copulatoria, dada por la castración siguió, un curso temporal similar al descrito por otros autores (Lisk, 1980).

La disminución en la incidencia de las conductas de intromisión y de eyaculación puede atribuirse a alteraciones en la respuesta de erección ocasionadas por la falta de andrógenos (Sachs y cols., 1986). Estas alteraciones pudieran resultar, al igual que lo que se ha descrito para la rata y el ratón, de modificaciones en la conectividad de las motoneuronas que inervan a los músculos estriados peneanos, en particular a los músculos bulboesponjoso e isquiocavernoso (Matsumoto y cols., 1988). En forma adicional, pudiera atribuirse a la atrofia que sufren los músculos bulboesponjosos luego de la castración (Breedlove y Arnold, 1981). Adicionalmente, las zonas del sistema nervioso central a nivel supraespinal, implicadas también en la integración de la respuesta de erección dentro del contexto de la cópula carecen del estímulo hormonal necesario, luego de la castración, para que se presente la erección y la eyaculación (Meisel y Sachs, 1994).

El aumento en la duración de los trenes de movimientos pélvicos extravaginales en las diferentes respuestas copulatorias provocadas por la castración, coincide con las observaciones realizadas en el gato (Aronson y Cooper, 1968) y en la rata (Beyer y cols., 1981) en los que este resultado se ha interpretado como una consecuencia de alteraciones en la erección y/o en la inserción peneana intravaginal. Una vez que se logra la inserción peneana intravaginal en las respuestas de eyaculación, la duración del tren de movimientos pélvicos intravaginales no se alteró, indicando que el mecanismo eyaculatorio, en tanto se presente, conserva sus características funcionales después de la castración. Los hamsters castrados presentaron ocasionalmente respuestas de intromisión en las cuales se suspendía el contacto genital antes de que el animal desmontara. Esto sugeriría una disociación entre los fenómenos motores conductuales y los fenómenos genitales (Sachs y Barfield, 1976).

La frecuencia de los movimientos pélvicos en las diferentes respuestas copulatorias no se modificó por la castración, lo que sugiere que la duración del ciclo de contracción y relajación alternante de los músculos pélvicos no se altera por la castración sino que parece ser una característica intrínseca de los circuitos neuronales implicados en la generación de este tipo de movimientos rítmicos, independientes de hormonas gonadales.

En cambio, el vigor de los movimientos pélvicos, el cual depende de la activación sincrónica de un grupo numeroso de motoneuronas que inervan a los músculos de la pelvis, parece requerir parcialmente de la acción de las hormonas gonadales, ya que los Ss castrados presentaron algunos trenes de movimientos pélvicos con menor vigor que los de la condición de intactos, en forma similar a lo descrito en el conejo (Contreras y Beyer, 1979). Se ha propuesto recientemente (Beyer y González-Mariscal, 1994) que la sincronización en el disparo de los grupos de motoneuronas responsables de la ejecución de los movimientos pélvicos pudiera estar dada por un reordenamiento de las entradas sinápticas aferentes así como por las interconexiones que se establecen entre motoneuronas espinales por medio de uniones "gap", similares a las que se establecen en otros núcleos lumbosacros en la médula espinal de la rata y que dependen de la acción de andrógenos (Matsumoto y cols., 1988).

Por otra parte, la disminución del contacto genital en las conductas de intromisión y eyaculación de los Ss castrados se puede interpretar como una consecuencia de la alteración de los mecanismos de erección (Meisel y Sachs, 1994).

La restitución de la conducta copulatoria de los Ss castrados y tratados con andrógenos coincide con lo descrito por otros autores (Lisk y Greenwald, 1983). Sin embargo, en la mayor parte de los estudios realizados por otros autores se evalúan en conjunto los números totales de respuestas de monta o de respuestas de intromisión en pruebas de 10 ó 30 minutos, de modo que no se habían descrito los efectos de la castración y de la restitución hormonal sobre los intervalos interintromisión y sobre la proporción de aciertos. La disminución, aunque no significativa, de los intervalos

interintrusión de los Ss castrados y tratados con andrógenos, en comparación con los de los animales sham, al igual que el aumento en la proporción de aciertos de esos mismos Ss, se podría interpretar como un incremento en la ejecución copulatoria en respuesta al tratamiento hormonal, en forma similar a lo que se ha descrito con algunos andrógenos sintéticos muy potentes como la 7 α -metil nortestosterona (Morali y cols., 1993), que pueden aumentar la eficiencia copulatoria expresada a través de algunos parámetros conductuales.

Por otro lado, la restitución de la duración del tren de movimientos pélvicos en todas las respuestas copulatorias sugiere que la acción de los andrógenos en las estructuras periféricas determina la duración del tren de movimientos pélvicos, ya que se restablecen los mecanismos neuronales implicados en el proceso de erección y detección del orificio vaginal, lo que coincide con el restablecimiento de la duración de los contactos genitales.

El curso temporal de los efectos de los andrógenos, observados en la restitución de la conducta sexual en los Ss castrados y tratados, sugiere un mecanismo de acción de estas hormonas a nivel genómico, ya que la restitución de la conducta sexual fue un fenómeno paulatino, que requirió de varios días para manifestarse en la expresión óptima de la conducta sexual, excluyendo la posibilidad de que el mecanismo de acción a nivel de membrana esté involucrado en este tipo de respuestas.

En base a las características de las respuestas motoras y genitales de las conductas copulatorias del hamster, descritas en este estudio, es factible proponer un modelo que trata de explicar la participación de una serie de circuitos neuronales que incluye tanto a las estructuras supraespinales en las que se integra la información sensorial exteroceptiva para el inicio y mantenimiento de la actividad sexual, así como a los GCPs posiblemente localizados en la médula espinal, y en el que se señalan las entradas sensoriales provenientes del área genital que pueden modificar o regular algunas propiedades funcionales de las estructuras antes mencionadas, determinando por ejemplo su inhibición

o excitación o bien un cambio en las relaciones de fase en el ciclo de actividad de las motoneuronas que inervan a los músculos, las cuales constituyen la vía final común para el movimiento. Este modelo (Fig. 14) toma en consideración la relación que guardan estos componentes durante la ejecución de los movimientos pélvicos rítmicos alternantes que se generan durante las respuestas copulatorias del hamster macho. La información presentada está basada en estudios realizados en otras especies para explicar otras conductas motoras rítmicas motivadas (Mogenson y cols., 1980) y en otros en donde se ha demostrado la importancia de la información táctil proveniente del área genital para la ejecución de algunas respuestas copulatorias (Aronson y Cooper, 1968; Herbert, 1973; Manzo, 1992), así como la importancia de un centro supraespalinal identificado en el núcleo paragigantocelular, que ejerce inhibición tónica descendente sobre los circuitos espinales lumbosacros que participan en los reflejos de erección (Marson y McKenna, 1990). De acuerdo con estos datos, la información sensorial exteroceptiva olfatoria, visual, auditiva y táctil, pudiera estimular a los centros que participan en la integración de la motivación sexual (bulbo olfatorio (BO), amígdala corticomedia (AMG), área preóptica media (APOm) entre otras), los que generan a su vez la activación de áreas del tallo cerebral relacionadas con funciones motoras como el área tegmental ventral (ATV) (Mogenson y Yang, 1991) y con ello la transición de la motivación a la ejecución de la conducta. La información generada en estas estructuras pudiera descender al núcleo accumbens (Acb) y al pálido ventral y área subpálida (P), en forma similar a como se ha descrito para otras conductas motivadas (Mogenson y Yang, 1991) los cuales activarían a los GCPs espinales que participan en la ejecución de los movimientos pélvicos rítmicos alternantes característicos de las conductas copulatorias. Los estímulos táctiles provenientes tanto de la región genital como de la piel ventral durante la conducta de monta proporcionan información aferente que es conducida a través del nervio peneano dorsal y de la rama viscerocutánea del nervio pélvico (Lucio, 1993; Meisel y Sachs, 1994) hacia niveles lumbosacros de la médula espinal; de ahí, la rama motora del nervio pudendo inerva a los

músculos peneanos estriados (Meisel y Sachs, 1994), en tanto que la información autónoma provista por el nervio pélvico hace relevo en el plexo pélvico y viaja por los nervios cavernosos hasta los cuerpos peneanos eréctiles así como a la vasculatura peneana (Meisel y Sachs, 1994). Esta información se suma a la proveniente de niveles supraespinales que cursa por la cadena simpática hasta el ganglio mesentérico inferior, de donde viaja a la región genital principalmente por los nervios hipogástrico y cavernoso (Meisel y Sachs, 1994) haciendo posible que se efectúe la erección e inserción peneana y se lleve al cabo la conducta de intromisión. Las vías espinales participan en la erección refleja en tanto que las vías con integración supraespinal contribuyen a lo que se ha llamado la erección psicogénica.

La información provista por la inserción peneana es posible que determine modificaciones en la actividad neuronal de estructuras espinales y supraespinales, similares a las que se han descrito en el APOm luego de la estimulación del nervio peneano dorsal (Mallick y cols., 1994). Estas modificaciones podrían contribuir a mantener la motivación sexual necesaria para la realización de las siguientes conductas copulatorias y también, ya sea por sus conexiones antes mencionadas, o al actuar directamente sobre circuitos neuronales localizados en la médula espinal, determinar las características motoras de las conductas de intromisión, consistentes en la interrupción de los movimientos pélvicos rítmicos. Al realizarse varias conductas de intromisión, se afectaría la actividad neuronal en las estructuras supraespinales contribuyendo a alcanzar el umbral eyaculatorio. Durante la respuesta de eyaculación, los estímulos provistos por la inserción peneana así como el estado de excitabilidad supraespinal generado por las conductas sucesivas de intromisión, determinan la interrupción de la influencia inhibitoria tónica descendente ejercida por el núcleo paragigantocefalario (Marsson y McKenna, 1990) y hacen posibles las respuestas viscerales de emisión seminal y eyaculación, las cuales posiblemente también se dan a través de la influencia ejercida sobre el APOm por la información proveniente del nervio peneano dorsal (Mallick y cols., 1994).

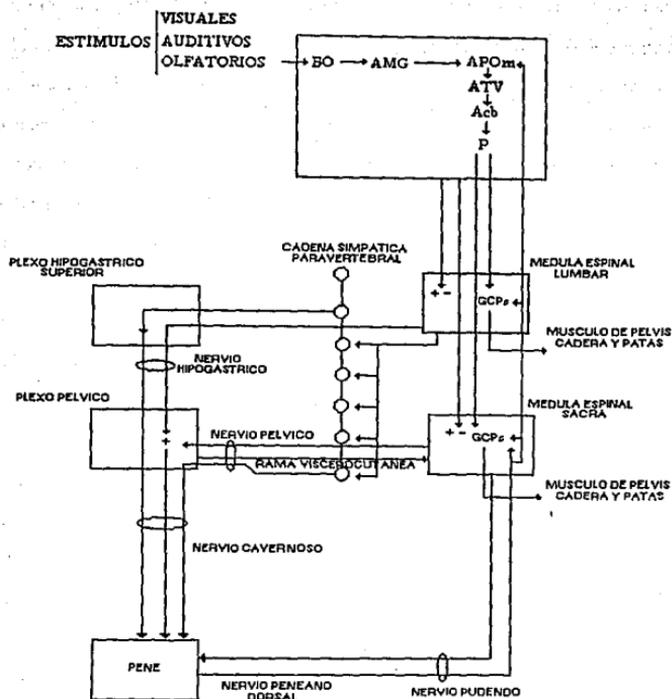


Fig. 14 Diagrama esquemático que muestra las relaciones entre los componentes neurales que regulan la conducta sexual masculina y las estructuras que participan en la integración de las respuestas motoras y genitales de las conductas copulatorias de roedores. Se muestra, como ejemplo, que la información olfatoria estimula a los centros que contribuyen a la integración de la motivación sexual (bulbo olfatorio, BO; amígdala, AMG; área preóptica media, APO_M), los cuales a su vez activan a las áreas del tallo cerebral relacionadas con las funciones motoras, como son el área tegmental ventral (ATV), el núcleo accumbens (Acb) y al pálido ventral y área subpálida (P). Esta información activa a los generadores centrales de patrones (GCPs) lumbosacros cuyos elementos neuronales determinan la contracción y relajación de los músculos de la pelvis, cadera y patas para la ejecución de los movimientos pélvicos copulatorios. La información táctil proveniente del área genital modula, a diferentes niveles espinales y supraespinales, la ejecución de las respuestas motoras y genitales copulatorias

Esta información generada por la estimulación de los mecanorreceptores del pene y actuando sobre estructuras motoras supraespinales y/o sobre los GCPs espinales pudiera en este modelo determinar las características motoras particulares de la conducta de eyaculación consistentes en la interrupción de los movimientos pélvicos extravaginales y la generación de una serie de movimientos pélvicos intravaginales de menor vigor pero de mayor frecuencia que los de los movimientos extravaginales, los cuales pudieran dar el estímulo mecánico adicional que da lugar a la contracción de las vesículas seminales así como a los otros elementos del tracto reproductor en forma similar a lo que se ha descrito para la rata (Beyer y cols., 1981) y que constituyen parte de la respuesta de emisión seminal que da como resultado la eyaculación.

Una vez que el hamster se aproxima a la extenuación sexual se presenta un cambio en las conductas de intromisión, en las que se prolonga considerablemente la duración de la inserción peneana intravaginal y se realizan movimientos pélvicos intravaginales de menor frecuencia, lo cual se ha relacionado con el requerimiento de una estimulación mecánica mayor para la realización de la eyaculación (Bunnell y cols., 1976); en estas conductas, la estimulación mecánica dada por la intromisión modifica en forma particular las características motoras que se expresan, consistentes en la interrupción de los movimientos pélvicos extravaginales rápidos, la ejecución de movimientos pélvicos intravaginales lentos y el mantenimiento de la erección y de la inserción por un periodo prolongado. Estas modificaciones sugieren en el caso del hamster la participación de otro GCPs con características de frecuencia particulares así como la acción de una influencia aferente facilitadora prolongada dada por los movimientos pélvicos intravaginales que impide la destumescencia peneana, que en las otras conductas de intromisión se presenta en un término más breve por acción de los centros supraespinales de inhibición tónica de la erección.

VII. CONCLUSIONES

- 1) La técnica acelerométrica y poligráfica utilizada en este estudio, permitió establecer las características temporales de duración y frecuencia, así como las características dinámicas de vigor y ritmicidad de los movimientos pélvicos realizados por el hamster macho durante las diferentes respuestas copulatorias y su correlación temporal con las respuestas genitales.**
- 2) La presencia de andrógenos es indispensable para mantener la conducta sexual del hamster.**
- 3) No se requiere de la acción de los andrógenos para la expresión de los movimientos pélvicos.**
- 4) Se requiere la presencia de andrógenos a nivel espinal para que se establezcan los contactos genitales realizados durante las conductas de intromisión y de eyaculación.**

VIII. REFERENCIAS

1. Alsum, P. y Goy, R. 1974. Actions of esters of testosterone, dihydrotestosterone or estradiol on sexual behavior in castrated male guinea pigs. *Horm.Behav.* 5: 207-217.
2. Aronson, L.R. y Cooper, M.L. 1968. Desensitization of the glans penis and sexual behavior in cats. En: Diamond, M. (Ed). *Reproduction and sexual behavior*. Indiana Univ. Press. Indiana. pp. 51-82.
3. Armstrong, D.M. 1988. The supraespal control of mammalian locomotion. *J. Physiol.*, 405: 1-37.
4. Ball, J. 1937. Sex activity of castrated male rats increased by estrin administration. *J.Comp. Physiol. Psychol.*, 24: 135-144.
5. Ball, J. 1939. Male and female mating behavior in prepubertally castrated male rats receiving estrogens. *J.Comp. Physiol. Psychol.*, 28: 273-283.
6. Banks, D. R. y Stabenfeldt, G.H. 1983. Prolactin in the cat: II. Diurnal patterns and photoperiod effects. *Biol. Reprod.*, 28: 933-939.
7. Barfield, R.J. y Geyer, L.A. 1975. The ultrasonic postejaculatory vocalization and the postejaculatory refractory period of the male rat. *J.Comp. Physiol. Psychol.*, 88: 723-734.
8. Beach, F.A. 1940. Effects of cortical lesions upon the copulatory behavior of male rats. *J.Comp. Psychol.*, 29: 193- 245.
9. Beach, F.A. 1942. Execution of the complete masculine copulatory pattern by sexually receptive female rats. *J.Genet., Psychol.*, 60: 137-142.
10. Beach, F.A. y Holtz, A.M. 1946. Mating behavior in male rats castrated at various ages and injected with androgen. *J. Exp. Zool.*, 101: 91-142.
11. Beach, F.A. 1944. Relative effects of androgen upon the mating behavior of male rats subjected to forebrain injury or castration. *J. Exp. Zool.*, 97: 249-295.

12. Beach, F.A. 1947. A review of physiological and psychological studies of the sexual behavior in mammals. *Physiol.Rev.*, 27: 240-306
13. Beach, F.A. y Holtz- Tucker, A.M. 1949. Effects of different concentrations of androgen upon sexual behavior in castrated male rats. *J. Comp. Physiol. Psychol.*, 42: 433-453.
14. Beach, F.A. y Pauker, R.S. 1949. Effects of castration and subsequent androgen administration upon mating behavior in the male hamster (*Cricetus auratus*). *Endocrinol.*, 45: 211-221.
15. Beach, F.A. y Jordan, L. 1956. Sexual exhaustion and recovery in the rat. *Q.J. Exp. Psychol.*, 8: 121-133.
16. Beach, F.A. y Rabedeau, R. 1959. Sexual exhaustion and recovery in the male hamster. *J.Comp. Physiol. Psychol.*, 52: 56-61.
17. Beach, F.A. 1967. Cerebral and hormonal control of reflexive mechanism involved in copulatory behavior. *Physiol. Rev.*, 47: 289-316.
18. Beach, F.A. 1970. Coital behavior in dogs. VI. Long-term effects of castration upon mating in the male. *J. Physiol. Psychol. Monogr.*, 70: 1-32.
19. Bermant, G. 1965. Rat sexual behavior: photographic analysis of the intromission response. *Psychom. Sci.*, 2: 65-66.
20. Benson, G.S. 1988. Male sexual function: erection, emission and ejaculation. En: *The physiology of reproduction*. Knobil, E. y J. Neill y cols. (Eds). Raven Press, Ltd. New York. pp. 1121-1139.
21. Beyer, C. y Rivaud, N. 1973. Differential effect of testosterone and dihydrotestosterone on the sexual behavior of prepuberally castrated male rabbits. *Horm. Behav.*, 4: 175-180.

22. Beyer, C., Velázquez, J., Larsson, K. y Contreras, J.L. 1980. Androgen regulation of the motor copulatory pattern in the male New Zealand rabbit. *Horm. Behav.* 14: 179-190.
23. Beyer, C. y Contreras, J.L. 1981. Effects of castration and sex steroid treatment on the motor copulatory pattern of the rat. *Physiol. Behav.*, 24: 727-730.
24. Beyer, C., Contreras, J.L., Larsson, K., Olmedo, M. y Morali, G. 1982. Patterns of motor and seminal vesicle activities during copulation in the male rat. *Physiol. Behav.*, 29: 495-500.
25. Beyer, C. y González-Mariscal, G. 1994. Effects of sex steroids on sensory and motor spinal mechanisms. *Psychoneuroendocrinol.*, 19: 517-527.
26. Blumer, D. 1970. Hypersexual episodes in temporal lobe epilepsy. *Am.J. Psychiatry.*, 126: 1099-1106.
27. Bors, E. y Comarr, A. E. 1960. Neurological disturbances of sexual function with special reference to 529 patients with spinal cord injury. *Urol. Surg.*, 10: 191-222.
28. Bradshaw, W. G. Baum, M.J. y Awh, C.C. 1981. Attenuation by 5 α -reductase inhibitor of the activational effect of testosterone propionate on penile erections in castrated male rats. *Endocrinol.*, 109: 1047-1051.
29. Breedlove, S.M. y Arnold, A. P. 1980. Hormone accumulation in sexually dimorphic motor nucleus in the rat spinal cord. *Science*, 210: 564-566.
30. Breedlove, S.M. y Arnold, A. P. 1981. Sexually dimorphic motor nucleus in the rat lumbar spinal cord. Response to adult hormone manipulation, absence in androgen-insensitive rats. *Brain. Res.*, 225: 297-307.
31. Brown, T.G. 1911. The intrinsic factors in the act of progression in the mammals. *Roy. Soc. Proc. B.*, 84: 308-312.
32. Bunnell, B. N., Boland, B.D. y Dewsbury, D.A. 1976. Copulatory Behavior of Golden Hamsters (*Mesocricetus auratus*). *Behav.*, 61: 180-206.

33. Butera, P.C. y Czaja, J.A. 1985. Maintenance of target tissue and sexual behavior with dihidrotestosterone in male rat and guinea pigs. *Physiol. Behav.*, 34: 319-321.
34. Caggiula, A.R. y Szechtman, H. 1972. Hypotalamic stimulation: a biphasic influence on copulation of the male rat. *Behav. Biol.*, 7: 591-598.
35. Calaresu, F. y Mitchell, R. 1969. Cutaneous mechanoreceptors in the glans penis of the rat. *Brain. Res.*, 15: 295-297.
36. Carlsson, S.G. y Larsson, K. 1962. intromission frequency and intromission duration in the male rat mating behavior. *Scand.J. Psychol.*, 3: 189-191.
37. Christensen, L.W., Coniglio, L.P., Donald, C.P. y Clemens, L. G. 1973. Sexual behavior of male golden Hamster receiving diverse androgen treatments. *Horm. Behav.*, 4: 223-229.
38. Collins, W. F. III, Erichsen, J.T. y Rose, R. D. 1991. Pudendal motor and premotor neurons in the male rat: A WGA transneuronal study. *J.Comp. Neurol.*, 308: 28-41.
39. Comarr, A. E. y Gunderson, B.B. 1975. Sexual function in traumatic paraplegia and quadriplegia. *Am. J. Nurs.*, 75: 250-255.
40. Contreras, J.L. y Beyer, C. 1979. A poligraphic analysis of mounting and ejaculation in the New Zealand rabbit. *Physiol. Behav.*, 25: 939-943.
41. Daniel, W.W. Bioestadística. Base para el Análisis de las Ciencias de la Salud. 3a Ed. Limusa, México, 1991.
42. Davidson, J.M. 1966. Characteristics of sex behaviour in male rats following castration. *Anim. Behav.*, 14: 266-272.
43. Davidson, J.M. 1969. Effects of estrogen on the sexual behavior of male rats. *Endocrinol.*, 84: 1365-1372.
44. Davidson, J.M., Johnston, P., Bloch, G.J., Smith, E.R. y Weick, R.F. 1971. Comparative responses to androgen at androgenic behavioral and other parameters. *En:*

**ESTA TESIS NO DEBE
SALIR DE LA BIBLIOTECA**

Proceedings of the III International Congress of Hormonal Steroids. V.H.T. James and L. Martini (Eds) Excerpta Medica, Amsterdam, pp. 727-730.

45. de Groat, W. C. y Booth, A. M. 1984. Autonomic Systems to the Urinary Bladder and Sexual Organs. En: Dyck, P.J., Thomas, P.K., Lambert, E.H. y Bunge, R. (Eds). *Peripheral Neuropathy*. Vol. 1. W.B. Saunders, Philadelphia. pp. 285-299.

46. Devor, M. 1973. Components of mating dissociated by lateral olfactory tract transection in male hamsters. *Brain. Res.*, 64: 437-441.

47. Dewsbury, D.A. 1979. Description of sexual behavior in reserach on hormone behavior interactions. En: *Endocrine control of sexual behavior*. C. Beyer (Ed). Raven Press, New York., pp. 3-32.

48. Dorr, L.D. y Brody, M.J. 1967. Hemodynamic mechanism of erection in the canine penis. *Am. J. Physiol.*, 213: 1526-1531.

49. Doty, R. L., Carter, C.S. y Clemens, L.G. 1971. Olfactory control of sexual behavior in the male and early androgenized female hamster. *Horm. Behav.*, 2: 325-335.

50. Edgerton, V.R., Grillner, S., Sjostrom, A. y Langger, P. 1976. Central generation of locomotion in vertebrates. En: *Neural Control of Locomotion*. R.M. Herman, (Ed), Plenum Press, New York., pp. 1-32.

51. Edwards, D.A. y Burge, K.G. 1971. Estrogenic arousal of aggressive behavior and masculine sexual behavior in male and female mice. *Horm. Behav.*, 2: 239-245.

52. Ellis, G. B. y Desjardins, C. 1982 Male rats secrete luteinizing hormone and testosterone episodically. *Endocrinol.*, 110: 1618-1627.

53. Feder, H.H. 1971. The comparative action of testosterone propionate and 5α -androstan- 17β -ol-3-one propionate on the reproductive behaviour, physiology and morphology of male rats. *J. Endocrinol.*, 51: 242-252.

54. Floody, O.R., y Pfaff, D.W. 1977. Communication among hamsters by high-frequency acoustic signals: II. determinants of calling by females and males. *J. Comp. Physiol. Psychol.*, 91: 807-819.
55. Forger, N.G., Fishman, R.B. y Breedlove, S.M. 1992. Differential effects of testosterone metabolites upon the size of sexually dimorphic motoneurons in adulthood. *Horm. Behav.*, 26: 204-213.
56. Gray, G.D., Smith, E.R. y Davidson, J.M. 1980. Hormonal regulation of penile erection in castrated male rats. *Physiol. Behav.*, 24: 463-468.
57. Grillner, S. 1975. Locomotion in vertebrates: Central mechanisms and reflex interaction. *Physiol. Rev.*, 55: 247-304.
58. Grillner, S. y Kashin, S. 1976. On the generation and performance of swimming in fish. En: *Neural Control of Locomotion*. R.M. Herman (Ed), Plenum Press, New York., pp. 181-202.
59. Grillner, S. y Dubuc, R. 1988. Control of locomotion in vertebrates: Spinal and supraspinal mechanisms. En: *Advances in Neurology*. Vol. 47. *Functional Recovery in Neurological Disease*. S.G. Waxman, (Ed), Raven Press, New York., pp. 425-453.
60. González-Vidal, D. y Morali, G. 1993. Descripción de los movimientos pélvicos copulatorios del cobayo macho. XXXVI Congreso Nacional de Ciencias Fisiológicas, Acapulco, Gro., México.
61. Greene, E.C. 1968. *Anatomy of the rat*. Hafner Publishing Co., New York.
62. Grunt, J.A. y Young, W.C. 1953. Consistency of sexual behavior patterns in individual male guinea pigs following castration and androgen therapy. *J. Comp. Physiol. Psychol.*, 46: 138-144.
63. Hall, P.F. 1988. Testicular steroid synthesis: Organization and regulation En: *The physiology of reproduction*. E. Knobil y J. Neill (Eds) Raven Press, New York, pp. 975-998.

64. Harris-Warrick, R.M. y Johnson, B.R. 1978. Motor pattern networks: Flexible foundations for rhythmic pattern production. En: Perspectives in Neural Systems and Behavioral. Carew, T.J. y Kelley, D.B. (Ed), Alan, R. Liss Inc., New York., pp. 51-71.
65. Hart, B.L. 1967. Testosterone regulation of sexual reflexes in spinal male rats. *Science*, 5: 1283-1284.
66. Hart, B.L. 1968. Role of prior experience in the effects of castration on sexual behavior of male dogs. *J. Comp. Physiol. Psychol.*, 66: 719-725.
67. Hart, B.L. y Haugen, C.M. 1968. Activation of sexual reflexes in male rats by spinal implantation of testosterone. *Physiol. Behav.*, 3: 735-738.
68. Hart, B.L. 1973. Effects of testosterone propionate and dihydrotestosterone on penile morphology and sexual reflexes of spinal male rats. *Horm. Behav.*, 4: 239-246.
69. Hart, B.L. y Jones, T.O.A.C. 1975. Effects of castration on sexual behavior of tropical male goats. *Horm. Behav.*, 6:247-258.
70. Hart, B.L. 1978. Hormones, spinal reflexes and sexual behavior En: Biological determinants of sexual behavior. B.J. Hutchinson, (Ed). Biological determinants of sexual behaviour, Chichester: John Wiley y Sons., p.p.319-347.
71. Hart, B.L. 1979. Activation of sexual reflexes of male rats by dihydrotestosterone but not estrogen. *Physiol. Behav.*, 23: 107-109.
72. Hart, B.L. y Melese-d'Hospital, P. 1983. Penile mechanisms and the role of the striated penile muscles in penile reflexes. *Physiol. Behav.*, 31: 807-813.
73. Heimer, L. y Larsson, K. 1966. Impairment of mating behavior in male rats following lesions in the preoptic anterior hypothalamic continuum. *Brain. Res.*, 3: 248-263.
74. Herbert, J. 1973. The role of the dorsal nerves of the penis in the sexual behaviour of male rhesus monkey. *Physiol. Behav.*, 10: 293-300.

75. Johnson, R.D., Kitchell, R.L. y Gilanpour, H. 1986. Rapidly and slowly adapting mechanoreceptors in the glans penis of the cat. *Physiol. Behav.*, 37: 69-78.
76. Jordan, C.L., Breedlove, S.M. y Arnold, A.P. 1982. Sexual dimorphism and the influence of neonatal androgen in the dorsolateral motor nucleus of the rat lumbar spinal cord. *Brain. Res.*, 249: 309-314.
77. Kevetter, G.A. y Winans, S.S. 1981. Efferents of the corticomедial amygdala. *J. Comp. Neurol.*, 197: 81-98.
78. Kling, A. 1968. Effects of amygdectomy and testosterone on sexual behavior of male juvenile macaques. *J. Comp. Physiol. Psychol.*, 65: 466-471.
79. Kow, L-M., Malsbury, C.W. y Pfaff, D.W. 1976. Lordosis in the male golden hamster elicited by manual stimulation: Characteristics and hormonal sensitivity. *J. Comp., Physiol. Psychol.*, 90:26-40.
80. Kurtz, E.M., Sengelaub, D.R. y Arnold, A.P. 1986. Androgen regulates the dendritic length of mammalian motoneurons in adulthood. *Science*, 232: 395-398.
81. Larsson, K. y Essberg, L. 1962. Effect of age on the sexual behaviour of the male rat. *Gerontol. Clin.*, 6: 133-143.
82. Larsson, K. y Sodersten, P. 1973. Mating in male rats after section of the dorsal penile nerve. *Physiol. Behav.*, 10: 567-571.
83. Larsson, K., Sodersten, P. y Beyer, C. 1973. Sexual behavior in male rats treated with estrogen in combination with dihydrotestosterone. *Horm. Behav.*, 4: 289-299.
84. Larsson, K. 1979. Features of the neuroendocrine regulation of masculine sexual behavior. En: Beyer, C. (Ed). *Endocrine control of sexual behavior*. Raven Press, New York. pp. 77-163.
85. Leedy, M.G., Beattie, M.S. y Bresnahan, J.C. 1987. Testosterone induced synaptic plasticity of synaptic inputs to adult mammalian motoneuron. *Brain. Res.*, 424: 386-390.

86. Lehman, M.N., Powers, J.B. y Winans, S.S. 1983. Stria terminalis lesions alter the temporal pattern of copulatory behavior in the male golden hamster. *Behav. Brain Res.*, 8:109-128.
87. Lehman, M.N., Winans, S.S. y Powers, J.B. 1980. Medial nucleus of the amygdala mediates chemosensory control of male hamster sexual behavior. *Science*, 210:557-560.
88. Lehman, M.N. y Winans, S.S. 1983. Evidence for a ventral non-strial pathway from the amygdala to the bed nucleus of the stria terminalis in the male golden hamster. *Brain Res.*, 268:139-146.
89. Leipheimer, R. E y Sachs, B.D. 1988. GABAergic regulation of penile reflexes and copulation in rats. *Physiol. Behav.*, 42: 351-357.
90. Lisk, R.D. y Heimann J. 1980. The effects of sexual experience and frequency of testing on retention of copulatory behavior following castration in the male hamster. *Behav. Neural. Biol.*, 28:156-171.
91. Lisk, R.D y Greenwald, D. 1983. Central plus peripheral stimulation by androgen is necessary for complete restoration of copulatory behavior in the male hamster. *Neuroendocrinol.*, 36: 211-217.
92. Lucio, L. A. 1992. Participación del nervio pélvico en la conducta copulatoria de la rata macho. Tesis de Maestría. Biología de la Reproducción. Centro de Investigación en Reproducción Animal. Universidad Autónoma de Tlaxcala. Panotla, Tlax.
93. Luttge, W. G. y Hall, N.R. 1973. Differential effectiveness of testosterone and its metabolites in the induction of male sexual behavior in two strains of albino mice. *Horm. Behav.*, 4: 31-43.
94. Luttge, W. G. 1979. Endocrine control of sexual behavior: an analysis of the potential role of testosterone metabolites. En: Beyer, C. (Ed). Raven Press, New York., pp. 341-363.

95. Mallick, H.N., Manchada, S.K. y Mohan Kumar, V. 1994. Sensory modulation of the medial preoptic area neuronal activity by dorsal penile nerve stimulation in rats. *T. Jour. Urol*, 151: 759-762.
96. Mackel, R. 1979. Segmental and descending control of the external urethral and anal sphincters in the cat. *J. Physiol. (Lond.)* 294: 105-122.
97. Malsbury, C.W. 1971. Facilitation of male rat copulatory behavior by electrical stimulation of the medial preoptic area. *Physiol. Behav.*, 7: 797-805.
98. Manzo, J. 1992. Estudio anatómico y electrofisiológico del nervio pélvico de la rata macho y su participación en la expresión de los reflejos peneanos. Tesis de Maestría. Biología de la Reproducción. Centro de Investigación en Reproducción Animal. Universidad Autónoma de Tlaxcala. Panotla, Tlax.
99. Matsumoto, A., Arnold, A. P., Zampighi, G. S. y Micevych, P.E. 1988. Androgenic regulation of gap junctions between motoneurons in rat spinal cord. *J. Neurosci.*, 8: 4177-4183.
100. McGill, T.E. y Haynes, C.M. 1973. Heterozygosity and retention of ejaculatory reflex after castration in male mice. *J. Comp., Physiol. Psychol.* 84: 423-429.
101. McKenna, K.E. y I. Nadelhaft. 1986. The organization of the pudendal nerve in the male and female rat. *J. Comp. Neurol.* 248: 532-549.
102. Meisel, R.L. O'Hanlon, J.K. y Sachs, B.D. 1984. Differential maintenance of penile responses and copulatory behavior by gonadal hormones in castrated male rats. *Horm. Behav.*, 18: 56-64.
103. Meisel, R.L. y Sachs, B.D. 1994. The Physiology of Male Sexual Behavior. En: The physiology of reproduction. Knobil, E. y J. Neill y cols., (Eds). Raven Press, Ltd. New York. pp. 3-105.
104. Michael, R.P., y Wilson, M. 1974. Effects of castration and hormone replacement in fully adult male rhesus monkeys (*Macaca mulatta*). *Endocrinol.*, 95:150-159.

105. Miller, S. y Scott, P.D. 1977. The spinal locomotor generator. *Exp. Brain. Res.*, 30: 387-403.
106. Mogenson, G.J., Janes, D.L. y Yim, L.Y. 1980. Functional interfase between the limbic system and the motor system. *Prog. Neurobiol.*, 14: 69-97.
107. Mogenson, G.J. y Yong, C.R. 1991. The contribution of basal forebrain to limbic-motor integration and the mediation of motivation to action. *Adv. Exp. Med. Brain.*, 295: 267-290.
108. Morali, G., Hernández, G., y Beycr, C. 1986. Restoration of the pelvic thrusting pattern in castrated male rats by the intracerebral implantation of androgen. *Physiol. Behav.*, 36: 495-499.
109. Morali, G. y Beycr, C. 1992. Motor aspects of masculine sexual behavior in rats and rabbits. En: *Adv. Study. Behav.*, 21: 201-238.
110. Morali, G., Lemus, A.E., Munguía, R., Arteaga, M., Pérez-Palacios, G., Sundaram, K., Kumar, N. y Bardín, C.W. 1993. Induction of male sexual behavior in the rats by 7 α -methyl-19-nortestosterone, an androgen that does not undergo 5 α -reduction. *Biol. Reprod.*, 49: 577-581.
111. Murphy, M.R. y Schneider, G.E. 1970. Olfactory bulb removal eliminates mating behavior in the golden hamster. *Science*, 167: 302-304.
112. Noble R.G. 1973. The effects of castration at different intervals after birth on the copulatory behavior of male hamsters (*Mesocricetus auratus*). *Horm. Behav.*, 4: 45-52.
113. Noble, R.G. y Alsum, P.B. 1974. Hormone dependent sex dimorphisms in the golden hamster (*Mesocricetus auratus*). *Physiol. Behav.*, 14: 567-574.
114. Noble, R.G. 1979a. The sexual responses of the female hamster: A descriptive analysis. *Physiol. Behav.*, 23: 1001-1005.
115. Noble, R.G. 1979b. Limited coital stimulation facilitates sexual responses of the female hamster. *Physiol. Behav.*, 23: 1007-1010.

116. Oomura, Y., Yoshimatsu, H. y Aou, S. 1983. Medial preoptic and hypothalamic neuronal activity during sexual behavior of the monkey. *Brain. Res.*, 266: 340-343.
117. Pacheco, P., Martínez-Gómez, M., Whipple, B., Beyer, C. y Komisaruk, B.R. 1989. Somato motor components of the pelvic and pudendal nerves of the female rat. *Brain. Res.*, 490: 85-94.
118. Perachio, A. A., Marr, L.D. y Alexander, M. 1979. Sexual behavior in male rats rhesus monkeys elicited by electrical stimulation of preoptic and hypothalamic areas. *Brain. Res.*, 177: 127-144.
119. Pfaff, D. y Keiner, M. 1973. Atlas of estradiol-concentrating cells in the central nervous system of the female rat. *J. Comp., Physiol. Psychol.*, 151: 121-128.
120. Pfaff, D. y Zigmond, R. E. 1971. Neonatal androgen effects on sexual and non-sexual behavior of adult rats tested under various hormone regimes. *Neuroendocrinol.*, 7: 129-145.
121. Phoenix, C. H. (Ed). 1973. *Primate Reproductive Behavior*. Karger, Basel.
122. Phoenix, C. H. 1974. Effects of dihydrotestosterone on sexual behavior of castrated male rhesus monkeys. *Physiol. Behav.*, 12: 1045-1055.
123. Phoenix, C. H., Copenhaver, K.H. y Brenner, R. M. 1976. Scanning electron microscopy of penile papillae in intact and castrated rats. *Horm. Behav.*, 7: 217-227
124. Pierce, J.T. y Nuttall, R.L. 1961. Duration of sexual contacts in the rats. *J. Comp., Physiol. Psychol.*, 54: 585-587.
125. Pollak, E.I. y Sachs, B.D. 1975. Excitatory and inhibitory effects of stimulation applied during the postejaculatory interval of the male rat. *Behav. Biol.*, 17: 177-186.
126. Powers, J.B., Bergondy, M.L. y Matochik, J.A. 1985. Male hamster sociosexual behaviors: Effects of testosterone and its metabolites. *Physiol. Behav.*, 35: 607-616.

127. Powers, J.B., Newman, S.W. y Bergondy, M.L. 1987. MPOA and BNST lesions in male syrian hamsters: Differential effects on copulatory and chemoinvestigatory behaviors. *Behav. Brain. Res.*, 23: 181-195.
128. Pratt, C. A. y Jordan, L.M. 1987. Ia inhibitory interneurons and Renshaw cells as contributors to the spinal mechanisms of fictive locomotion. *J. Neurophysiol.*, 57: 56-71.
129. Purohit, R. C. y Beckett, S.D. 1976. Penile pressures and muscle activity associated with erection and ejaculation in the dog. *Am. J. Physiol.*, 231: 1343-1348.
130. Roberts, W.W., Steinberg, M.L. y Means, L.W. 1967. Hypothalamic mechanisms for sexual, aggressive and other motivational behaviors in the opossum. *Didelphis virginiana*. *J. Comp. Physiol. Psychol.*, 64: 1-15.
131. Root, W.S. y Bard, P. 1947. The mediation of feline erection through sympathetic pathways with some remarks on sexual behavior after deafferentation of the genitalia. *Am. J. Physiol.*, 151: 80-90.38.
132. Rosenblatt, J. S. y Aronson, L. R. 1958. The decline of sexual behavior in male cats after castration with special reference to the role of prior sexual experience. *Behav.*, 12: 285-338.
133. Rubin, M.L. y Azrin, B. 1976. Temporal patterns of behavior in rabbits as determined by an automatic recording technique. *J.Exp. Analysis Behav.*, 10: 219-231.
134. Sachs, B.D. y Barfield, R. J. 1974. Copulatory behavior of male rats given intermittent electric shocks: Theoretical implications. *J. Comp. Physiol. Psychol.*, 86: 607-615.
135. Sachs, B.D. y Barfield, R.J. 1976. Functional analysis of masculine behavior in the rat. *En: Adv. Study. Behav.*, 7: 91-154.
136. Sachs, B.D. 1982. Role of striated penile muscles in penile reflexes, copulation and induction of pregnancy in the rat. *J.Reprod. Fertil.*, 66: 433-443.

137. Sachs, B.D., Leipheimer, R. E. y Meisel, R.L. 1986. Penile erection in rats: Mechanics, sensitivity to androgen, and mechanism of hormone action. 18st Annual Conference on Reproductive Behavior., Montreal, Canada.
138. Sadleir, R.M.F.S. 1969. The Ecology of Reproduction in wild on domestic mammals. London: Metherv.
139. Sar, M. y Stumpf, W.E. 1973. Autoradiographic localization of radioactivity in the rat brain after injection of 1,2-H-testosterone. *Endocrinol.*, 92: 251-256.
140. Sato, M., Mizuno, N. y Konishi, A. 1978. Localization of motoneurons innervating perineal muscles: A HPR study in cat. *Brain. Res.*, 140: 149-154.
141. Siegel, S. *Estadística no Paramétrica Aplicada a las Ciencias de la conducta*. 2a Ed. Trillas, México, 1972.
142. Shik, M.L., Severin, F.V. y Orlovsky, G.N. 1966. Control of walking and running by means of electrical stimulation of the mid-brain. *Biophysics*. 11: 756-765.
143. Shirai, M. y Ishii, M. 1981. Hemodynamics of erection in man. *Arch. Androl.* 6: 27-32.
144. Sjöstrand, N.O. y Klänge, E. 1979. Principal mechanisms controlling penile erection and protusion in rabbits. *Acta Physiol. Scand.*, 106: 199-214.
145. Sodersten, P. 1973. Estrogen-activated sexual behavior in male rats. *Horm. Behav.*, 4: 247-256.
146. Stone, C.P. y Ferguson, L.W. 1940. Temporal relationships in the copulatory acts of adult male rats. *J. Comp. Psychol.*, 30: 419-433.
147. Tiefer, L. 1970. Gonadal hormones and mating behavior in the adult golden hamster. *Horm. Behav.*, 1: 189-202.
148. Tiefer, L. y Johnson, W.A. 1973. Restorative effect of various androgens on copulatory behavior of the male golden hamster. *Horm. Behav.*, 4: 359-364.

149. Turek, F.W. y Van Cauter, E. 1988. Rhythms in Reproduction. En: The physiology of reproduction. Knobil, E. y J. Neill y cols., (Eds). Raven Press, Ltd. New York. pp. 1789-1830.
150. Valenstein, E.S. y Goy, R.W. 1957. Further studies of the organization and display of sexual behavior in male guinea pigs. *J. Comp. Physiol. Psychol.* 50: 115-119.
151. Van Cauter, E. y Refetoff, S. 1985. Multifactorial control of the 24-hour secretory profiles of pituitary hormones. *J. Endocrinol. Invest.*, 8: 381-391.
152. Van Dis, H. y Larsson, K. 1970. Seminal discharge following intracranial electrical stimulation. *Brain. Res.*, 23: 381-386.
153. von Holtz, E. 1954. Relations between the central nervous system and the peripheral organs. *Br. J. Anim. Behav.*, 2: 89-94.
154. Wallis, C.J. y Luttege, W.G. 1975. Maintenance of male sexual behavior by combined treatment with oestrogen and dihydrotestosterone in CD-1 mice. *J. Endocrinol.*, 66: 257-262.
155. Wang, J., Morali, G. y Sachs, B.D. 1989. Constraints on allometry of rhythmic motor activities during copulation in rats, prairie voles, and house mice. 21 st. Annual Conference on Reproductive Behavior. Saratoga, Spring, New York.
156. Warren, R.P. y Aronson, L.R. 1957. Sexual behavior in adult male hamsters castrated-adrenalectomized prior to puberty. *J. Comp. Physiol. Psychol.*, 50: 475-480.
157. Whalen, R.E. y Debold, J.F. 1974. Comparative effectiveness of testosterone, androstenedione and dihydrotestosterone in maintaining mating behavior in the castrated male hamster. *Endocrinol.*, 95: 1674-1679.
158. Whishaw, I.Q. y Kolb, B. 1985. The mating movements of male decorticate rats: Evidence for subcortically generated movements the male but regulation of approaches by the female. *Behav. Brain. Res.*, 17: 171-191.

159. Wilson, D.M. y Waldson, I. 1968. Models for the generation of the motor output pattern in flying locusts. *Proc. Inst. Electr. Eng.*, 56: 1058-1064.