



**UNIVERSIDAD NACIONAL
AUTONOMA DE MEXICO**

FACULTAD DE CIENCIAS

**Aspectos sobre la regulación Neuro-
endocrina de algunos componentes
viscerales y motores del comporta-
miento sexual masculino en la rata**

TESIS DE POSTGRADO

Que para optar al grado de
DOCTOR EN CIENCIAS (BIOLOGIA)
presenta la M. en C.

GABRIELA MORALI DE LA BRENA

México, D. F.

1985



Universidad Nacional
Autónoma de México

Dirección General de Bibliotecas de la UNAM

Biblioteca Central



UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

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

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

A mis padres por su amor,
dedicación y estímulo.

A mi hermano, por su apoyo y ternura.

A mi hijo.

Al Doctor Carlos Beyer Flores

**A los Doctores: Nicolás Aguilera Herrera
Fructuoso Ayala Guerrero
Juan Luis Cifuentes Lemus
Horacio Merchant Larios
José Ramírez Pulido
Rafael Villalobos Pietrini**

A quienes con su estímulo, opiniones y colaboración han contribuido a la realización de esta tesis.

C O N T E N I D O

	Página
1. INTRODUCCION	1
1.1 Antecedentes	1
1.2 Objetivos	13
2. MATERIAL Y METODOS	14
2.1 Sujetos de experimentación.	15
2.2 Pruebas de actividad copulatoria.	15
2.3 Registro del patrón motor.	17
2.4 Registro de la presión de las vesículas seminales.	20
2.5 Procedimientos estadísticos.	21
3. ESTUDIO I. EFECTOS DE LA CASTRACION Y DEL TRATAMIENTO CON ESTEROIDES SEXUALES, SOBRE EL PATRON MOTOR COPULATORIO DE LA RATA.	22
3.1 Métodos.	22
3.2 Resultados.	24
3.3 Discusión.	29
4. ESTUDIO II. PATRONES DE ACTIVIDAD MOTORA Y DE CONTRACTILIDAD DE LAS VESICULAS SEMINALES DURANTE LA COPULACION EN LA RATA MACHO.	32
4.1 Métodos.	32
4.2 Resultados.	32
4.3 Discusión.	42
5. ESTUDIO III. LA PRESENCIA DE ANDROGENOS NEONATALES AFECTA LA MOTIVACION SEXUAL, PERO NO LA ORGANIZACION DEL PATRON MOTOR COPULATORIO MASCULINO EN LA RATA.	46
5.1 Métodos.	46
5.2 Resultados.	48
5.3 Discusión.	64
6. ESTUDIO IV. EL PATRON DE MOVIMIENTOS PELVICOS COPULATORIOS EN LA RATA MACHO ES INDEPENDIENTE DE LA ACCION DE ANDROGENOS A NIVEL DE LA MEDULA ESPINAL.	71
6.1 Métodos.	71
6.2 Resultados.	72
6.3 Discusión.	78

7. DISCUSION GENERAL	Página 83
8. CONCLUSIONES	90
9. REFERENCIAS BIBLIOGRAFICAS	92

1. INTRODUCCION

1.1 ANTECEDENTES

El comportamiento sexual es el producto de una serie de interacciones continuas, extremadamente precisas e integradas, entre hembra y macho de una especie. Los patrones de comportamiento sexual en los mamíferos varían según la especie y son a menudo altamente estereotipados (26). Esto facilita el aislamiento reproductor y el proceso de especiación.

La expresión del comportamiento sexual masculino ha sido estudiada extensamente en mamíferos y su descripción y análisis en la rata ha sido objeto de numerosos estudios experimentales y de revisión (5,16,19,26,38,39,49,50,65,66,74,80,86).

El comportamiento sexual resulta de la interacción de numerosos factores tanto internos como externos: Al igual que otras manifestaciones conductuales representa la actividad del sistema nervioso central (SNC); su expresión es propiciada por la acción de las hormonas gonadales en el SNC; es desencadenado en respuesta a un estímulo sexual adecuado; varía a través de la vida del individuo en función de la edad y la experiencia y es modulado por factores sociales y ambientales (23,26,50,51).

La conducta sexual en su conjunto incluye una secuencia de conductas precopulatorias, respuestas copulatorias y conductas posteyaculatorias. Estos eventos comprenden una serie de

componentes motores, viscerales, autónomos, etc. de cuya coordinación depende el éxito reproductor por parte del macho. El análisis de estos componentes permite conocer sus mecanismos de regulación y de integración.

En la conducta sexual masculina de la rata se pueden reconocer varios patrones motores estereotipados: montas, patrones de intromisión y patrones de eyaculación. Las montas consisten en acercamientos del sujeto al animal estímulo por la parte de atrás, sujeción y palpaciones de los flancos de éste con las patas delanteras, ejecución de movimientos pélvicos repetitivos hacia adelante y hacia atrás sobre la grupa de la pareja, seguido ésto por la desmonta lenta. Los patrones de intromisión se inician como las montas pero la serie de movimientos pélvicos termina con un movimiento rápido y profundo hacia adelante; este movimiento es seguido por la desmonta rápida con dos o tres pasos bruscos hacia atrás. Los patrones eyaculatorios se caracterizan por ser montas terminadas en un movimiento pélvico profundo que se mantiene en su punto más rostral por uno o dos segundos, durante los cuales el individuo eleva las patas delanteras y realiza flexiones repetidas de los cuartos traseros (49,86).

Durante los patrones de intromisión y de eyaculación usualmente ocurre la inserción intravaginal del pene. Sería posible

sugerir que la información sensorial provista por este evento juega un papel esencial en el desencadenamiento del patrón conductual de intromisión a partir de la monta. Sin embargo, las ratas macho pueden ocasionalmente exhibir estos patrones conductuales sin que ocurra inserción vaginal, y las ratas hembra pueden igualmente mostrar patrones de intromisión y de eyaculación sin que presenten el desarrollo fálico necesario para realizar la inserción. De ahí que los términos patrón de intromisión y patrón de eyaculación se utilicen para referirse solo a la expresión de los componentes motores correspondientes. Así pues, el término patrón eyaculatorio no implica necesariamente la emisión de semen a partir del pene.

Las evaluaciones tradicionales de la actividad copulatoria en la rata macho se han basado en la identificación de estos tres patrones conductuales y en la descripción de su curso temporal. Una serie copulatoria incluye varias montas y patrones de intromisión que culminan en un patrón eyaculatorio. Este es seguido de un período de cuatro a diez minutos durante los cuales el macho permanece refractario a la estimulación sexual. El número y curso temporal de estas respuestas permite reconocer y cuantificar los siguientes parámetros: número de montas, montas con movimientos pélvicos pero sin penetración vaginal; latencia de monta, tiempo que transcurre desde la entrada de la

hembra a la jaula del macho hasta la primera monta; número de intromisiones, montas con las características conductuales correspondientes a la penetración vaginal, o sea, un movimiento pélvico profundo seguido por un retiramiento brusco con dos o tres pasos hacia atrás; latencia de intromisión, tiempo transcurrido desde la entrada de la hembra a la jaula del macho, hasta la presentación del primer patrón de intromisión; latencia de eyaculación, tiempo transcurrido desde el primer patrón de intromisión hasta el patrón eyaculatorio; intervalo posteyaculatorio, tiempo transcurrido desde el patrón de eyaculación hasta el siguiente patrón de intromisión de una nueva serie copulatoria (para revisión véase ref. 50). Durante la fase inicial del intervalo posteyaculatorio, el macho emite vocalizaciones ultrasónicas (22 KHz) cuyas características han sido descritas (1,2). Al cabo de este período, el individuo puede reasumir la actividad copulatoria ante un estímulo adecuado y realizar una segunda serie copulatoria. Los factores involucrados en la presentación y duración del intervalo posteyaculatorio han sido igualmente sujetos de estudios detallados (41,48,74). Otros parámetros evaluados son el número de intromisiones por minuto, o su valor inverso, los intervalos interintromisión (49) con los cuales se obtiene una estimación de la rapidez con que se suceden unas respuestas a otras en una serie copulatoria al relacionar el número de

intromisiones observadas, con el tiempo transcurrido para su realización. Otro parámetro de utilidad ha sido la relación entre el número de intromisiones realizadas, por número total de montas con o sin intromisión, en una serie copulatoria. Esta estimación, llamada "proporción de aciertos" (hit rate), brinda información sobre la eficiencia en la ejecución de la copulación en la rata. Más recientemente, Sachs y Barfield (1970) han descrito el agrupamiento de montas e intromisiones dentro de una serie copulatoria en lo que han llamado "conjuntos de montas" (mount bouts). Estas consisten en grupos de una o más montas o intromisiones que se suceden sin ser interrumpidas por conductas no copulatorias a excepción de acicalamiento genital o movimientos de orientación del macho hacia la hembra. Estos agrupamientos se presentan independientemente de que el macho pueda realizar intromisiones o no y la evaluación de los intervalos entre estos conjuntos de montas y su periodicidad han dado información valiosa (54,66,73) pues permite evaluar parámetros conductuales en la rata, diferenciando los componentes motivacionales de aquellos, consumatorios, en que se requiere la ejecución de la cópula.

Todos estos parámetros varían de acuerdo con diferentes factores: genéticos, hormonales, de edad, de experiencia, ambientales, sociales, de acoplamiento hembra-macho, etc., etc.

En vista de que estos aspectos caen fuera de los objetivos de esta tesis y de que existen revisiones muy completas al respecto, no se presentarán aquí más detalles sobre ellos.

Además de la estimación de los parámetros mencionados, se han realizado estudios con cinematografía de alta velocidad (13, 80) y con video registro de los movimientos copulatorios captados en una vista ventral de la pareja (74) en los cuales, a través del análisis cuadro por cuadro de las imágenes filmadas, se ha intentado describir la secuencia de movimientos realizados durante los patrones de monta, intromisión y eyaculación así como su duración y las características de los movimientos peneanos realizados en los mismos. La duración de las inserciones peneanas durante los patrones de intromisión y de eyaculación ha sido igualmente calculada al permitir que el contacto húmedo que se establece entre los genitales de una pareja en cópula cierre un circuito eléctrico y genere una señal (19, 65,70).

Si bien los estudios con cinematografía y videograbación han proporcionado una valiosa información sobre algunas características motoras de las respuestas copulatorias y de movimientos peneanos, su análisis es por demás complicado. Por otra parte, la determinación de la duración de contactos genitales por cierre de circuito durante los patrones de intromisión y eyaculación

se han realizado generalmente en forma aislada, sin la posibilidad de establecer correlaciones temporales con otros eventos copulatorios; de ahí que el análisis acelerométrico y poligráfico desarrollado en nuestro laboratorio es novedoso en el sentido de que permite la descripción simultánea de varios eventos caracterizándolos y correlacionándolos, proporciona imágenes directas y objetivas de las respuestas estudiadas y permite un análisis detallado y accesible de diversas características temporales y dinámicas de las mismas.

Utilizando la técnica acelerométrica, se ha observado que la castración altera la amplitud y el patrón temporal de los movimientos pélvicos realizados por los conejos durante la cópula (17). El tratamiento de los conejos castrados con propionato de testosterona (PT) tendió a restituir el patrón motor copulatorio característico del animal intacto (17), indicando que los andrógenos modulan la actividad de los circuitos neuronales involucrados en la copulación. No existen estudios similares en otras especies de mamíferos.

La expresión del comportamiento sexual masculino no es un fenómeno exclusivo de los individuos genéticamente masculinos. Se ha propuesto que las hembras de los mamíferos poseen el aparato neuromotor requerido para la ejecución del comportamiento sexual masculino (3,6,58,62,86). Esta afirmación se basa en

la observación de que las hembras de varias especies muestran a menudo algunos componentes o aún el patrón copulatorio masculino completo (para una revisión véase 6). Morris (62) propuso el término "conducta pseudomasculina" para describir aquellos patrones masculinos que son realizados por hembras. El término pseudomasculino considera implícitamente la posibilidad de que esta conducta no sea idéntica a la del macho. Sin embargo, varios investigadores han concluido que la conducta masculina y la pseudomasculina son similares o aún idénticas, al menos en algunas especies como la rata (4), el perro (7), la oveja (30), el conejo (85) y el cuyo (86). Empero, la técnica de observación utilizada por estos autores no da información cuantitativa de acciones motoras complejas como las involucradas en la copulación masculina. Por ejemplo, Yaschine y colaboradores (85), a partir del análisis de registros cinematográficos, concluyeron que las montas realizadas por conejas eran similares a las de los machos. Sin embargo, utilizando un acelerómetro para convertir los movimientos pélvicos en señales eléctricas, se han encontrado claras diferencias sexuales en la aceleración, el vigor, la frecuencia y la periodicidad de los movimientos pélvicos realizados durante la monta en el conejo (79). Estos datos sugieren que podría igualmente existir un dimorfismo sexual en el patrón de monta de otras especies de mamíferos. Las ratas hembra normales realizan patrones de monta y de intromisión

aparentemente similares a los de los machos (4). Por otro lado, el patrón eyaculatorio mostrado por las ratas hembra bajo diferentes condiciones experimentales como la androgenización neonatal (ver 3,33,36), el tratamiento prolongado con estrógenos (28), el tratamiento con PCPA (29) o la estimulación dolorosa a ratas tratadas con estrógenos o con testosterona (2), no ha sido comparado con el de la rata macho.

La descripción cuantitativa detallada de un comportamiento complejo no solo es importante como dato normativo sino que también proporciona información indirecta de la organización anatómica y funcional de las redes neurales involucradas en la expresión de este comportamiento. Así, el isomorfismo de los patrones motores involucrados en la conducta sexual masculina en ambos sexos, sugeriría la identidad y el origen común de los circuitos neuronales responsables de estos patrones conductuales (monta, intromisión, eyaculación) en ambos sexos. Por lo tanto, sería deseable comparar los patrones motores involucrados en la conducta sexual masculina de las hembras, con aquellos mostrados por la rata macho durante la copulación y determinar el papel de los andrógenos perinatales en la organización de los movimientos pélvicos copulatorios que habrán de ser realizados por la rata en la edad adulta.

A comparación del interés puesto en la descripción de los

componentes conductuales y motores de la copulación masculina, menor atención se le ha dado a los componentes viscerales, aunque se ha obtenido información básica sobre los reflejos peneanos a partir de observaciones realizadas en ratas sujetas en posición supina o en ratas con sección espinal. Se han registrado cambios en la vasculatura peneana y cambios en la actividad muscular peneana en caballos (8), cabras (9,10) y toros (11) durante la cópula. La actividad de las glándulas sexuales accesorias y del vaso deferente durante la cópula ha sido analizada solamente en el conejo (22) y en el carnero (47). En el conejo, la eyaculación está asociada con una gran contracción de las vesículas seminales, que coincide con la intromisión única que caracteriza la cópula en esta especie. En el carnero se ha registrado un patrón característico en el que aumenta el tono del vaso deferente durante la intromisión, presenta una contracción intensa durante la eyaculación y ésta es seguida por contracciones más pequeñas e irregulares (47). La copulación en la rata es un evento más complicado que en el conejo o en el carnero, dado que la eyaculación solo se realiza después de una serie de montas e intromisiones peneanas (49). Por lo tanto, sería de interés analizar en forma simultánea el patrón motor copulatorio y la motilidad de las vesículas seminales durante la actividad copulatoria de este roedor.

La serie de eventos conductuales, motores y viscerales que constituyen la actividad copulatoria en la rata macho, requiere la actividad coordinada de estructuras espinales y supraespinales en el SNC. La testosterona (T) o sus metabolitos facilitan la conducta sexual masculina actuando en el SNC. Un sitio crítico para la estimulación hormonal de la conducta sexual masculina, es el área preóptica media (APO) del telencéfalo y el área hipotalámica anterior, dado que implantes de T en estas zonas restablecen la conducta sexual en ratas castradas (20,24, 43,53). La conducta estimulada por los implantes intracerebrales de T parece completa en cuanto a que estas ratas muestran patrones conductuales de monta, de intromisión y de eyaculación. Sin embargo, Davidson (1966) ha señalado que "el análisis de la conducta de los animales con implantes en el área hipotalámica anterior y preóptica mostró que la conducta restituida por éstos no era completamente normal en algunos casos". Una explicación pertinente para esta diferencia respecto del patrón copulatorio normal, es una falta de estimulación androgénica de las estructuras neurales inferiores involucradas en la copulación masculina.

La posibilidad de que los esteroides sexuales actúen a nivel de la médula espinal para modular algunos componentes de la copulación masculina es apoyada por varios datos. Por ejemplo, se ha

encontrado que los andrógenos se acumulan en neuronas de la región lumbosacra de la médula espinal (76), incluyendo algunos núcleos sexualmente dimórficos (núcleo espinal del bulbocavernoso y núcleo dorsolateral) que innervan a los músculos que participan en los reflejos peneanos (18,44,71). Una evidencia más directa de la participación de los esteroides sexuales en la regulación de los reflejos espinales, procede de los estudios de Hart (37,40), que muestran que los reflejos peneanos realizados por ratas con sección espinal, se incrementan importantemente en respuesta a la implantación local de andrógenos en la región lumbar de la médula espinal. Por lo tanto, es posible también que algunas de las características temporales o dinámicas del patrón de movimientos pélvicos copulatorios estén bajo el control de andrógenos. En este caso, el patrón de movimientos pélvicos de ratas castradas en las que se ha restituido la expresión de conducta sexual por la implantación local de T en el APO debería diferir del patrón mostrado por ratas intactas. Para probar esta posibilidad, sería interesante comparar las características del patrón de movimientos pélvicos copulatorios realizados por ratas macho antes de la castración, con las del patrón mostrado por los mismos animales después de la castración y de que la conducta sexual fuera restablecida por la implantación local de PT en el APO.

En base a lo expuesto anteriormente, se realizó esta tesis, la

cual presenta datos obtenidos en varios estudios que se llevaron al cabo en nuestro laboratorio con los siguientes:

1.2 OBJETIVOS

- 1) Analizar en detalle las características de los movimientos pélvicos realizados por la rata durante la copulación.
- 2) Determinar los efectos de la castración y del tratamiento con esteroides sexuales sobre estas características.
- 3) Describir los cambios de contractilidad de las vesículas seminales de la rata macho durante la actividad sexual.
- 4) Comparar los patrones motores involucrados en la conducta sexual masculina de las hembras con aquellos mostrados por la rata macho durante la copulación.
- 5) Establecer la participación de los andrógenos neonatales en la organización de los componentes motores de la conducta sexual masculina.
- 6) Determinar el efecto de las variaciones en el nivel de esteroides sexuales en la etapa adulta, sobre la frecuencia y características de la conducta sexual masculina.
- 7) Determinar si las características del patrón de movimientos pélvicos copulatorios dependen de la acción de andrógenos a nivel de la médula espinal.

Para cumplir con los objetivos 1 y 2 se realizó el estudio I: Efectos de la castración y del tratamiento con esteroides sexuales, sobre el patrón motor copulatorio de la rata.

Para cumplir con el objetivo 3 se realizó el estudio II: Patrones de actividad motora y de contractilidad de las vesículas seminales durante la copulación en la rata macho.

Para cumplir con los objetivos 4,5 y 6 se realizó el estudio III: La androgenización neonatal afecta la motivación sexual pero no la organización del patrón motor copulatorio masculino en la rata.

Con relación al objetivo 7 se realizó el estudio IV: El patrón de movimientos pélvicos copulatorios en la rata macho es independiente de la acción de andrógenos a nivel de la médula espinal.

2. MATERIAL Y METODOS

En esta sección se presentan los procedimientos que fueron comunes a los diversos experimentos realizados, en cuanto a manejo de los sujetos (Ss), condiciones de prueba, métodos de registro de los movimientos pélvicos copulatorios y de los cambios de presión de las vesículas seminales (PVS).

Procedimientos que fueron particulares a cada uno de los estu-

dios realizados, se presentan por separado.

2.1 SUJETOS DE EXPERIMENTACION

En todos los experimentos se utilizaron ratas Wistar albinas, de uno y otro sexo. Se mantuvieron a 23°C bajo un ciclo de iluminación invertido controlado (14 h luz: 10h oscuridad) y se les proporcionó alimento Purina y agua, a voluntad.

2.2. PRUEBAS DE ACTIVIDAD COPULATORIA

Para probar la actividad sexual de los Ss, cada uno se colocó en una jaula de observación cilíndrica (Plexiglass de 1/16 de pulgada, 53 cm de diámetro y 42 cm de altura). Después de un período de 5 min de adaptación al área, se introdujo una hembra receptiva, como estímulo. Las hembras estímulo fueron tratadas con 5 µg de benzoato de estradiol (BE) tres veces a la semana. Se estimaron las siguientes variables conductuales: a, latencia de monta; b, número de montas; c, latencia de intromisión; d, número de intromisiones; e, latencia de eyaculación; f, intervalo posteyaculatorio (para definición de estos términos véase la sección de Antecedentes en la Introducción de esta tesis). Las pruebas se terminaron cuando: a, la latencia de intromisión fue mayor de 15 min., o b, la latencia de eyaculación fue mayor de 30 min.; o c, el intervalo posteyaculatorio fue mayor de 15 min.; o d, la rata realizó la primera intromisión de una nueva serie copulatoria.



FIGURA 1. Pareja de ratas en cópula. El macho porta el acelerómetro en el dorso.

2.3 REGISTRO DEL PATRON MOTOR

En todas las pruebas se obtuvo un registro poligráfico de las señales eléctricas generadas en relación con los movimientos pélvicos realizados durante la copulación. El método fue descrito en detalle en estudios previos (17,22). La validez de esta técnica para medir y estimar con certeza en el tiempo los diversos componentes de la copulación, fue establecida en un estudio previo por observación directa y por cinematografía de alta velocidad (22). Se diseñó un arnés de tela que se adaptó firmemente a la rata sin producirle incomodidad. Sobre el arnés se colocó un transductor (acelerómetro Grass, SPA-1, 12g de peso) que midió la aceleración en un plano definido (Fig. 1). El acelerómetro se conectó a un preamplificador Grass de DC acoplado a un polígrafo Grass 7B. La amplificación de la salida del acelerómetro se mantuvo constante a través de las observaciones. Las señales eléctricas generadas por el acelerómetro en relación con los movimientos pélvicos se registraron gráficamente en el polígrafo permitiendo el análisis de las siguientes características del patrón copulatorio: duración de los trenes de movimientos pélvicos; frecuencia de los movimientos pélvicos, esto es, número de oscilaciones pélvicas por segundo; aceleración; amplitud (milivoltios) de los movimientos; y duración de cada movimiento pélvico dentro de los trenes de monta. Las Figuras 2 y 3 presentan algunos registros obtenidos de

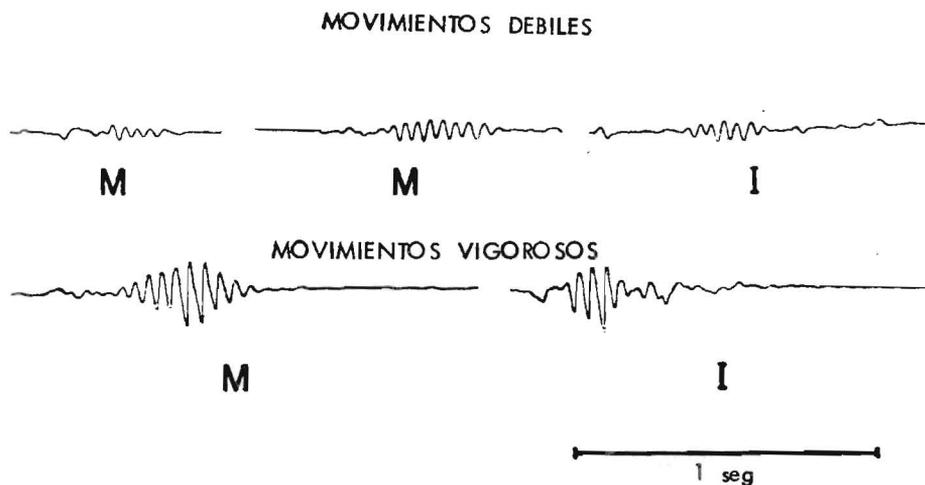


Figura 2. Registros acelerométricos de montas (M) e intromisiones (I) realizadas por ratas macho, caracterizadas por presentar movimientos comparativamente débiles, o vigorosos.

montas e intromisiones realizadas por Ss no incluidos en estos estudios. La intención de presentarlas en este momento fue mostrar la utilidad de esta técnica. Con ella se obtuvieron imágenes directas y objetivas de características tales como el vigor de los movimientos copulatorios (Fig.2) y la frecuencia de los mismos (Fig. 3), entre otras.

En los estudios III y IV se realizó un análisis simultáneo de la periodicidad y características dinámicas de los movimientos pélvicos durante la copulación, utilizando un analizador de frecuencias Nicolet 100A, el cual proporcionó espectros computarizados de las frecuencias predominantes en cada tren de movimientos pélvicos.

2.4 REGISTRO DE LA PRESION DE LAS VESICULAS SEMINALES

Para el estudio II, se insertó un catéter de silastic (.030 pulgadas de diámetro interno, Dow Corning, No. de catálogo 602-175) lleno con solución salina estéril, en la vesícula seminal derecha de los Ss a través de una incisión lateral de la pared del cuerpo. Se ató a la vesícula seminal y el extremo libre se hizo pasar bajo la piel hasta la nuca en una posición tal que no pudiera ser jalada por el animal. Al momento de las pruebas se verificó que el tubo se encontrara lleno con solución salina y se conectó a un transductor de presión Statham (P 23 AC). Los cambios de presión se registraron en el polígrafo Grass 7B en

un canal paralelo al que registró las señales generadas por el acelerómetro.

2.5 PROCEDIMIENTOS ESTADISTICOS.

El número de Ss responsivos y la proporción de pruebas positivas en los grupos experimentales, fueron analizados con pruebas de X^2 y con la prueba exacta de Fisher. El número promedio de respuestas por prueba se analizó con la prueba "t" de Student, con la prueba "U" de Mann-Whitney o con la prueba de Wilcoxon. Para los diferentes parámetros analizados en el patrón motor copulatorio, se calcularon promedios individuales y a partir de ellos se compararon los diferentes grupos mediante análisis de varianza y pruebas "t" de Student. Las diferencias se consideraron significativas cuando $p < 0.05$ (pruebas de dos colas).

3. ESTUDIO I

EFECTOS DE LA CASTRACION Y DEL TRATAMIENTO CON ESTEROIDES SEXUALES, SOBRE EL PATRON MOTOR COPULATORIO DE LA RATA.

3.1 METODOS

Para este estudio se utilizaron catorce ratas macho Wistar adultas, sexualmente expertas. Se probó su actividad sexual en por lo menos dos pruebas separadas entre sí por tres días y en ellas se establecieron las características del patrón motor copulatorio normal de la rata. Al cabo de estas pruebas, los Ss fueron castrados bajo anestesia con éter. Comenzando tres días después de la castración, se reiniciaron las pruebas de actividad sexual de los Ss. Una de las ratas murió. Cuatro ratas fueron sexualmente activas después de la castración y se les estudió cada tercer día hasta que no se observaron respuestas copulatorias en tres pruebas consecutivas. La terapia restitutiva con esteroides sexuales (PT ó BE) se inició dos semanas después de que cada rata dejó de mostrar actividad sexual. Seis ratas se inyectaron s.c. diariamente con 5 mg de PT por seis semanas y siete ratas recibieron 5 µg diarios de BE s.c. durante cuatro o seis semanas. Dado que el tratamiento con 5 µg de BE solo estimuló la presentación de algunas montas y no de intromisiones ni eyaculaciones, se incrementó la dosis a 50 µg de BE diariamente por tres semanas más. PT (Ciba-Geigy) y BE (Syntex) se administraron disueltos en aceite (0.2 ml).

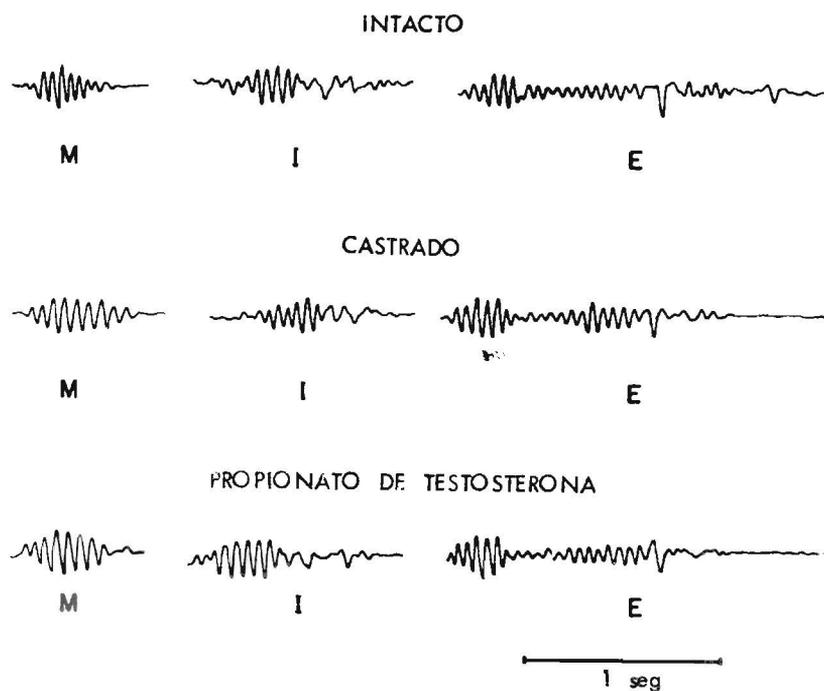


Figura 4. Registros acelerométricos de montas (M), intromisiones (I) y eyaculaciones (E) en ratas macho intactas, castradas y tratadas con propionato de testosterona.

3.2 RESULTADOS

Se caracterizó el patrón motor copulatorio de la rata macho a partir del análisis de 422 montas, 231 intromisiones y 36 eyaculaciones realizadas por 14 ratas intactas. La figura 4 (parte superior) muestra registros típicos de las señales generadas por el acelerómetro durante una monta, una intromisión y una eyaculación. Las montas generaron una serie de señales sincrónicas de duración similar pero de amplitud variable. Como se muestra en la figura 4, las señales inicial y final de un tren de monta presentaron usualmente una menor amplitud que las señales intermedias, dando al típico patrón de monta una apariencia fusiforme. Las intromisiones fueron similares a las montas en su inicio, pero difirieron de éstas por presentar al final un período de señales anchas irregulares que coincidieron con la inserción peneana y el retiramiento brusco. Usualmente la inserción peneana ocurrió durante un movimiento pélvico vigoroso que se presenta después de 5 a 7 oscilaciones pélvicas previas. La eyaculación tuvo una duración mayor a la de las montas o intromisiones y presentó usualmente dos fases de movimientos pélvicos: una extravaginal y otra intravaginal, separadas a menudo por un período de actividad de baja amplitud.

La Tabla 1 muestra la duración, la frecuencia y la amplitud promedio de las montas, intromisiones y eyaculaciones. Los valores representan promedios de los promedios individuales en los gru-

TABLA 1. Características del patrón motor copulatorio de ratas macho bajo las diversas condiciones experimentales: intactos, castrados y tratados con esteroides sexuales (promedios de promedios individuales \pm DE).

	INTACTOS	CASTRADOS	PT 5 mg/día	BE 5 μ g/día	BE 50 μ g/día
Número de sujetos*	14	4	6	6	4
Duración (seg)					
Monta	0.38 \pm 0.08	0.54 \pm 0.02 ^c	0.40 \pm 0.03	0.49 \pm 0.13	0.58 \pm 0.16 ^c
Intromisión	0.31 \pm 0.07	0.32 \pm 0.01	0.33 \pm 0.11	0.32 \pm 0.04	0.35 \pm 0.02
Eyaculación	1.04 \pm 0.09	1.00 \pm 0.11	1.13 \pm 0.10	0.56 **	0.40 **
Frecuencia de movimientos pélvicos (mvs/seg)					
Monta	18.79 \pm 1.62	16.98 \pm 1.42	18.06 \pm 1.06	18.95 \pm 2.13	19.91 \pm 0.77
Intromisión	19.43 \pm 1.57	17.94 \pm 1.47	17.96 \pm 0.71	22.15 \pm 1.29 ^b	21.89 \pm 0.26
Eyaculación	18.24 \pm 1.65	18.58 \pm 1.82	18.35 \pm 1.01	21.51 **	22.58 **
Máxima amplitud de los movimientos pélvicos (mv)					
Monta	0.38 \pm 0.04	0.43 \pm 0.03	0.29 \pm 0.06 ^a	0.27 \pm 0.06 ^b	0.32 \pm 0.06
Intromisión	0.44 \pm 0.06	0.47 \pm 0.05	0.34 \pm 0.07	0.34 \pm 0.09	0.39 \pm 0.07
Eyaculación	0.40 \pm 0.06	0.31 \pm 0.09	0.30 \pm 0.05	0.33 **	0.37 **

* Sujetos responsivos de los cuales se calcularon los datos.

** Solo se registró un patrón eyaculatorio.

- a. $p < 0.05$ comparado con los Ss intactos.
 b. $p < 0.02$
 c. $p < 0.01$

pos. La duración de las montas fue mayor que la de las intromisiones ($t = 2.35, p < 0.02$) aunque ocurrió sobreposición de los valores individuales. La duración de los trenes de movimientos pélvicos en los patrones de intromisión presentó menor dispersión que la de los trenes de monta. El tren de movimientos pélvicos del patrón eyaculatorio fue el de mayor duración ($F_{41,2} = 249.29, p < 0.01$). No se encontraron diferencias estadísticamente significativas en cuanto a la frecuencia de movimientos pélvicos entre montas, intromisiones y eyaculaciones ($F_{41,2} t = 0.71$ NS). Por otra parte, se observaron diferencias en la frecuencia de movimientos pélvicos de unos individuos a otros.

Fue posible analizar el patrón motor copulatorio en cuatro Ss que mostraron un total de 122 montas, 82 intromisiones y 7 patrones conductuales de eyaculación después de la castración y antes de que se iniciara el tratamiento hormonal. Las ratas castradas presentaron una mayor duración de los trenes de monta ($t = 3.89, p < 0.01$) pero no se encontraron diferencias en la duración de los trenes de movimientos pélvicos de las intromisiones ni de las eyaculaciones (Tabla 1). La castración no alteró ni la frecuencia de movimientos pélvicos ni la amplitud de las señales.

La administración de PT (5 mg/día) restituyó la incidencia de

montas, intromisiones y eyaculaciones a los niveles preoperatorios en las seis ratas castradas que se trataron con este andrógeno. Los valores de los tres componentes del patrón motor copulatorio mostrado durante el tratamiento con PT fueron similares a los valores de los Ss intactos (Tabla 1).

El tratamiento con BE fue mucho menos efectivo que el de PT para estimular la actividad sexual. Seis de las siete ratas tratadas con BE montaron, cinco mostraron patrones de intromisión en forma esporádica y dos de ellas mostraron el patrón eyaculatorio en una ocasión. Las frecuencias de movimientos pélvicos fueron mayores en las ratas tratadas con estrógenos que en las intactas (Tabla 1) tanto al compararlas con el grupo completo de 14 Ss intactos (intromisión: $t = 2.83$, $p < 0.02$) como al compararlas con la actividad mostrada cuando estaban intactas, por las ratas tratadas con estrógenos (monta: $t = 2.93$, $p < 0.05$; intromisión: $t = 3.82$, $p < 0.02$). La duración promedio de las montas fue significativamente mayor en las ratas tratadas con BE que en las ratas intactas (5 μg : $t = 2.14$, $p < 0.05$; 50 μg : $t = 3.48$, $p < 0.01$) revelando una aparente falla del tratamiento con BE para restituir la duración de las montas a los valores registrados antes de la castración. El patrón de las dos eyaculaciones mostradas por las ratas tratadas con BE fue diferente del observado en las ratas intactas, esto es, tuvie-

BENZOATO DE ESTRADIOL

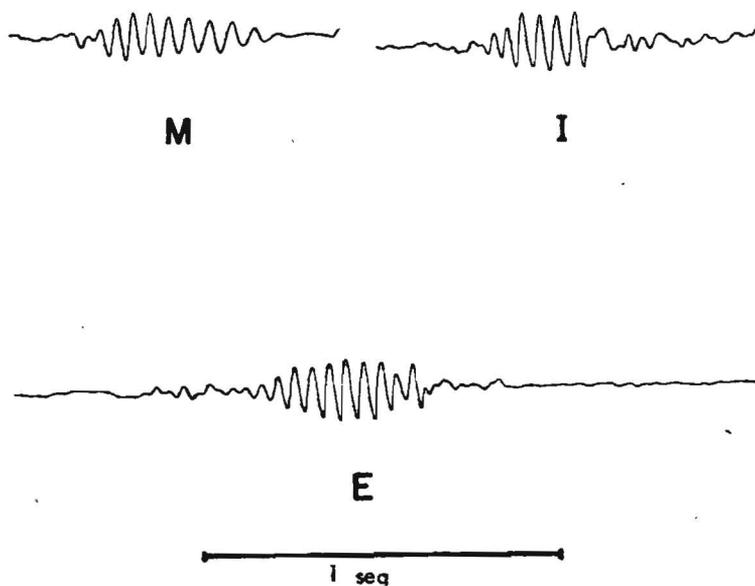


Figura 5. Registros acelerométricos de una monta (M), una intromisión y una eyaculación mostrada por una rata macho castrada y tratada con 50 μ g de benzoato de estradiol durante 50 días.

ron una duración más corta y no se pudo diferenciar entre las fases de movimientos extravaginales e intravaginales (Fig. 5).

3.3 DISCUSION

La técnica acelerométrica utilizada en este estudio permitió analizar en términos cuantitativos la organización temporal y el vigor de los movimientos asociados con la copulación en la rata macho. Además, con este método se midió con precisión la duración de los diferentes patrones conductuales involucrados en la copulación masculina. La duración de las intromisiones y de las eyaculaciones ha sido también determinada en la rata macho utilizando cinematografía (80) y una técnica eléctrica (65). La duración de las intromisiones, registrada en este estudio, fué similar a la reportada por Peirce y Nuttall (65). Por otra parte, los valores aquí obtenidos para la duración de las eyaculaciones, fueron menores que los descritos por otros autores (65,80). Esto se debió al hecho de que sus valores fueron obtenidos midiendo la duración de los contactos físicos entre la pareja, en tanto que nosotros consideramos al momento de la emisión seminal como el final del patrón eyaculatorio. En el siguiente estudio presentado en esta tesis, se incluye una discusión detallada de las relaciones entre el patrón motor eyaculatorio y la emisión seminal.

A partir de datos obtenidos en roedores y carnívoros, Beach (5)

sugirió un control neural doble de la conducta sexual masculina: un mecanismo copulatorio (MC) que involucra arcos reflejos espinales y mielencefálicos que controlan el patrón motor copulatorio y un mecanismo motivacional (MM) que controla la iniciación de la actividad sexual a través de centros cerebrales superiores. En contraste con el MM que se sabe que depende de esteroides sexuales para su funcionamiento, la actividad del MC se ha considerado independiente de factores hormonales. Aunque este modelo ha sido esencialmente confirmado por los datos disponibles, hay evidencias de que existiera también una influencia hormonal sobre el MC. Así por ejemplo, se ha mostrado un aumento en la incidencia e intensidad de algunas respuestas sexuales en ratas espinales después del tratamiento con andrógenos (37,40). En forma similar, se han descrito alteraciones en el patrón motor copulatorio del conejo después de la castración (17), incluyendo la aparición de intervalos entre los movimientos pélvicos y una disminución en la amplitud de los movimientos. Contrastando con estos datos acerca del conejo, los resultados del presente estudio aparentemente apoyan la idea de que los esteroides sexuales no ejercen ninguna influencia moduladora sobre el MC de la rata. Sin embargo, una posibilidad igualmente válida es que nuestras ratas dejaran de copular antes de que pudieran detectarse alteraciones en el patrón motor copulatorio. Este sería el caso, si la motivación para copular re-

quiriera una mayor cantidad de esteroides sexuales que la que se requiere para ejecutar un patrón motor copulatorio normal. Tal situación sería opuesta a la que se encontró en conejos, en los cuales las alteraciones en el patrón de monta se hicieron evidentes antes de que se presentara una disminución en la motivación sexual.

En concordancia con otros autores (25,77), el tratamiento con BE produjo un alto nivel de actividad de monta y la presentación de algunos patrones de intromisión y de eyaculación. El escaso número de intromisiones y de eyaculaciones observadas probablemente se debió a fallas en la erección peneana que pudieran impedir la penetración vaginal. Un análisis de la conducta eyaculatoria de las ratas tratadas con BE reveló una posible ausencia o al menos una reducción del componente intravaginal que es característico de las ratas intactas. El significado funcional, si es que existe, del aumento en la frecuencia de movimientos pélvicos y de la disminución en la amplitud de los movimientos que se observó en las ratas tratadas con BE, queda por aclarar.

4. ESTUDIO II

PATRONES DE ACTIVIDAD MOTORA Y DE CONTRACTILIDAD DE LAS VESÍCULAS SEMINALES DURANTE LA COPULACION EN LA RATA MACHO.

4.1 METODOS

Para este estudio se utilizaron nueve ratas macho Wistar adultas, sin experiencia sexual previa, a quienes se les insertó un catéter de silastic a permanencia en la vesícula seminal derecha. Se probó la actividad sexual de los Ss dos veces por semana y en las pruebas se obtuvieron registros acelerométricos de los movimientos pélvicos copulatorios y registros de los cambios de presión de las vesículas seminales (PVS) durante dos series copulatorias.

4.2 RESULTADOS

Se caracterizó el patrón motor copulatorio de las ratas utilizadas, analizando 301 montas, 101 intromisiones y 23 eyaculaciones. Para cada macho se calcularon valores promedio de duración de los trenes de movimientos pélvicos y de frecuencias de estos movimientos en las montas, los patrones de intromisión y los de eyaculación. La Tabla 2 muestra promedios de promedios de los parámetros analizados. Estos valores no difirieron de aquellos obtenidos previamente en ratas intactas (15; estudio I de esta tesis), mostrando así que la cateterización crónica de las vesículas seminales no afecta la ejecución de la actividad copulatoria. Las Figuras 6 a 10 muestran registros típicos de

TABLA 2

Características temporales del patrón motor copulatorio de ratas macho Wistar implantadas con un catéter de silastic en la vesícula seminal derecha (promedio de promedios individuales \pm DE).

COMPONENTE CONDUCTUAL	SERIE COPULATORIA	No. DE SUJETOS	DURACION*	FRECUENCIA DE MOVIMIENTOS PELVICOS**
MONTA	1	9	0.293 \pm 0.049	20.95 \pm 0.82
	2	6	0.317 \pm 0.046	21.78 \pm 0.65
INTROMISION	1	8	0.282 \pm 0.073	21.70 \pm 1.66
	2	6	0.258 \pm 0.096	21.72 \pm 0.33
EJACULACION	1	6	0.705 \pm 0.212	20.77 \pm 0.83
	2	6	0.899 \pm 0.085	21.40 \pm 0.72

*Duración en seg.

**Movimientos por segundo.

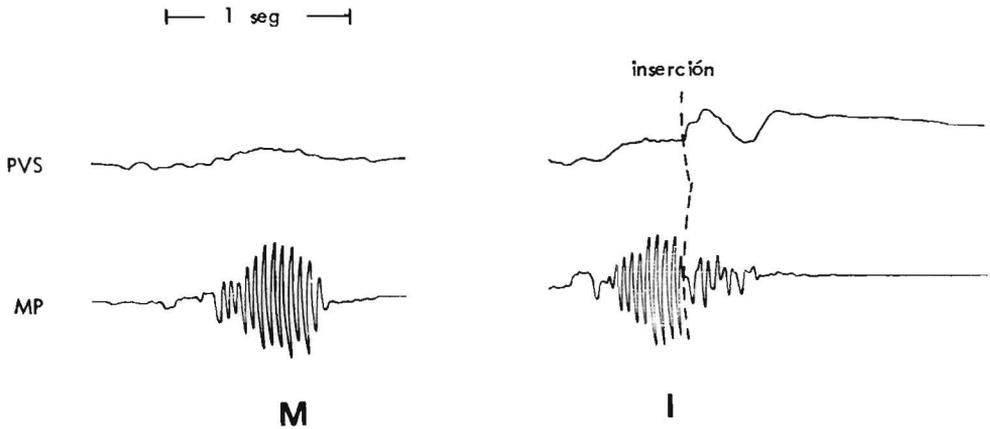


Figura 6 Características de los movimientos pélvicos (MP) registrados con el acelerómetro y de los cambios de presión en las vesículas seminales (PVS) durante una monta (M) y una intromisión (I) realizadas por una rata Wistar adulta. Nótese la apariencia fusiforme del registro acelerométrico de la monta. La intromisión es similar a la monta en su organización hasta que ocurre la inserción peneana. Se puede observar un aumento pequeño y amplio en la PVS durante la monta y un aumento marcado en la PVS que coincide con la inserción peneana.

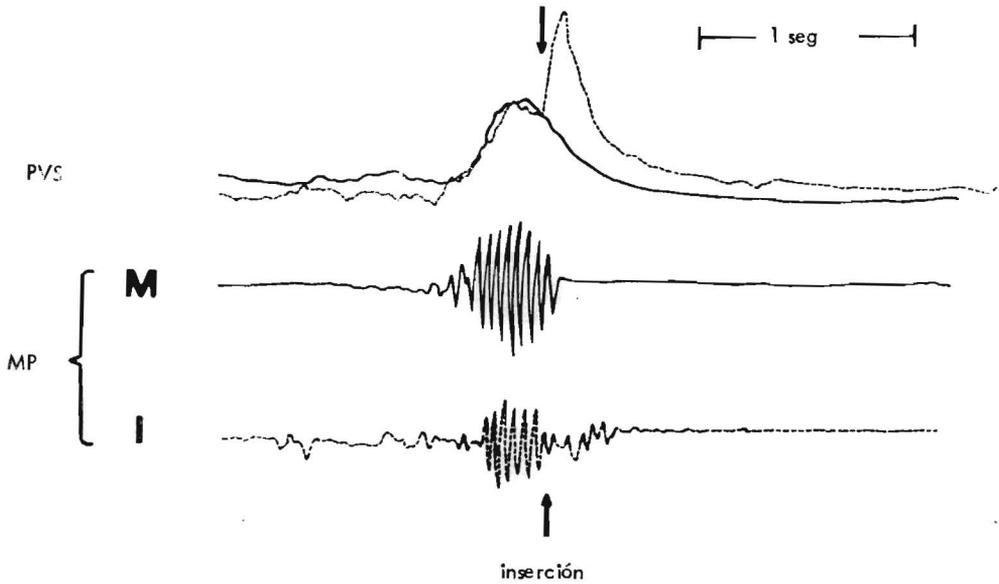


Figura 7 Registros acelerométricos de los movimientos pélvicos (MP) realizados durante una monta (M) y una intromisión (I) de una rata macho. En el trazo superior, se superpusieron las imágenes obtenidas al registrar los cambios de presión de las vesículas seminales (PVS) ocurridos durante la monta (línea continua) y la intromisión (línea punteada). Se puede observar que la respuesta primaria asociada con la actividad de monta fué similar en ambos patrones conductuales, y que la inserción peneana parece disparar un breve aumento brusco superpuesto a la onda primaria.

las señales generadas por el acelerómetro durante la copulación. Las montas (M) pudieron ser reconocidas por su apariencia fusiforme: la amplitud de los movimientos pélvicos comenzó siendo baja, aumentó conforme procedió la monta y disminuyó nuevamente al final de la monta (Figs. 6 a 8). El patrón de movimientos pélvicos mostró un ritmo regular, aunque en algunos casos los últimos uno o dos movimientos pélvicos tuvieron una duración ligeramente mayor que los precedentes. Las Figuras 6 a 8 ilustran los cambios de PVS durante los patrones de monta y de intromisión. En una gran proporción de las observaciones, se registró un aumento gradual en la PVS iniciándose una fracción de segundo antes del inicio de los movimientos pélvicos. En 52% de los casos, las montas estuvieron asociadas con una onda única de PVS que alcanzó su máximo antes de terminar los movimientos pélvicos (Figs. 6 y 7). La onda primaria varió considerablemente en amplitud, pero siempre duró más que el tren de monta (duración = 0.757 ± 0.241 seg, promedio de promedios \pm DE). Por otra parte, en una tercera parte de las montas se pudieron reconocer dos componentes en el alza de PVS (Fig. 8). El primer componente coincidía con el tren de movimientos pélvicos, en tanto que el segundo se iniciaba después de los movimientos pélvicos, cuando la PVS estaba regresando a su nivel basal (Fig. 8). El segundo componente fué usualmente de menor amplitud que el primero pero de mayor duración ($4.00 \pm$

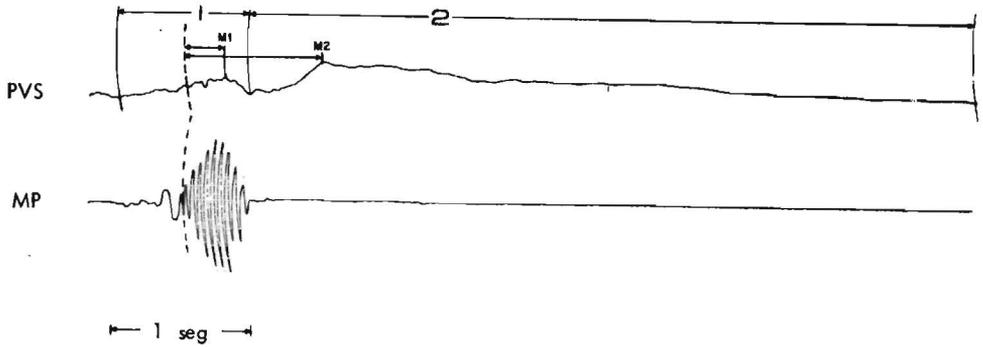


Figura 8 Registro poligráfico de los movimientos pélvicos (MP) y de los cambios de presión de las vesículas seminales (PVS) ocurridos durante una monta sin intromisión. Se pueden observar dos componentes en el registro de cambios de PVS: una onda primaria (1) que coincide con los MP, y una onda secundaria posterior y de mayor duración (2), que se inicia después que terminaron los MP. M1 y M2 son los niveles de presión máximos alcanzados durante las ondas primaria y secundaria.

0.87 seg, promedio de promedios \pm DE, $t(13) = 10.17$, $p < 0.001$).

El patrón de movimientos pélvicos de la intromisión (I) fue muy similar al de una monta en su parte inicial. Usualmente la inserción peneana ocurrió después de 4 a 8 oscilaciones pélvicas (Figs. 6 y 7). La inserción fué seguida por varias ondas irregulares asociadas con el retiramiento peneano y la rápida separación de la pareja (Figs. 6 y 7). Las Figuras 6 y 7 muestran cambios típicos de PVS durante los patrones de intromisión. Al igual que en el caso de las montas, ocurrió un aumento de PVS durante el tren de movimientos pélvicos, que es similar en forma y amplitud al observado durante el patrón de monta (Fig. 7). Coincidiendo con la inserción peneana, ocurrió un agudo aumento adicional en la PVS (Figs 6 y 7). De este modo, el aumento en la PVS durante la intromisión consistió en dos componentes: un pequeño aumento inicial, relativamente gradual, que correspondió a los movimientos pélvicos y un aumento más pronunciado, asociado con la intromisión propiamente dicha. La duración total del aumento de presión tendió a ser mayor en las intromisiones que en las montas (7.22 ± 3.57 seg vs 4.51 ± 1.06 seg, $t(12) = 1.93$, NS).

En los patrones de eyaculación registrados en estos Ss, se pudieron diferenciar frecuentemente cuatro fases (Fig. 9). Durante la primera fase, que precedió a la inserción peneana, movi-

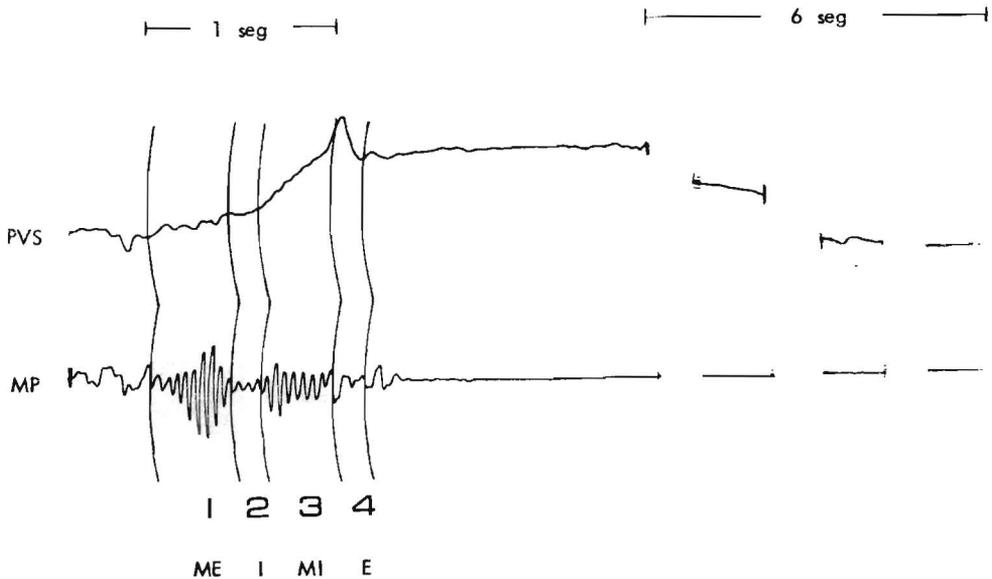


Figura 9. Características de los movimientos pélvicos (MP) y cambios de presión de las vesículas seminales (PVS) durante una eyaculación. En este patrón motor se pueden reconocer cuatro fases diferentes acompañadas por aumentos sucesivos en la PVS. Se pueden observar las elevaciones en PVS durante la inserción penéana (I) y durante los movimientos pélvicos intra-vaginales (MI). ME: movimientos pélvicos extrava-ginales; E: emisión seminal.

mientos pélvicos vigorosos dieron lugar a señales de gran amplitud (Fig. 9, movimientos extravaginales, ME). La segunda fase, breve, que correspondió a la inserción peneana, estuvo caracterizada por señales de baja amplitud (Fig. 9, I). Durante la tercera fase se presentaron movimientos pélvicos repetidos, intravaginales y las señales aumentaron nuevamente de amplitud (Fig. 9, MI). Estas primeras tres fases fueron seguidas una de otra sin interrupción y aparentemente culminaron en la cuarta fase durante la cual pareció ocurrir la emisión seminal (Fig. 9, E). Esta última fase estuvo caracterizada por movimientos pélvicos irregulares previos al retiramiento peneano. Se observaron también otros patrones eyaculatorios cortos, en los cuales no se notó una clara diferenciación entre las fases de movimientos pélvicos extravaginales e intravaginales (Fig. 10). Sin embargo, se pudo detectar el momento de la inserción peneana por el cambio drástico en la pendiente de la curva de PVS (Fig. 10). Este aumento brusco estuvo asociado invariablemente con la inserción en los patrones eyaculatorios largos. Las Figuras 9 y 10 muestran los cambios de PVS durante la eyaculación. Como en el caso de los patrones de monta y de intromisión, ocurrió un ligero aumento gradual en la PVS durante el inicio de la monta (Fig. 9, ME) seguido por un cambio en la pendiente de la curva asociado a la inserción peneana. Después de un período variable de movimientos pélvicos intravaginales, se

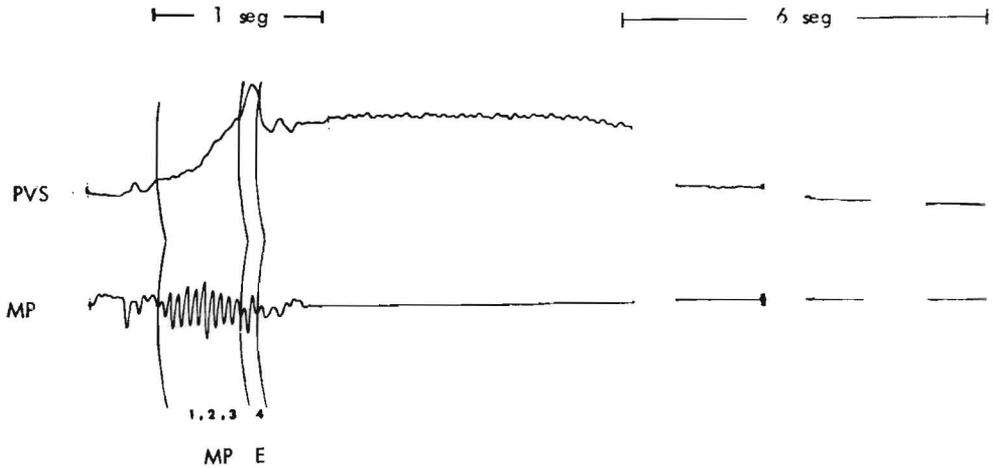


Figura 10. Características de los movimientos pélvicos (MP) y cambios de presión de las vesículas seminales (PVS) durante una eyaculación. Se puede inferir en este registro el momento de la inserción peneana a partir de los cambios en PVS, dado que no se reconocen diferencias motoras entre los movimientos pélvicos extravaginales e intravaginales. Se puede observar la gran similitud que existe en los cambios de PVS de este patrón eyaculatorio y los del patrón presentado en la figura anterior (Figura 9).

presentó una marcada elevación de la presión que alcanzó su máximo nivel y luego declinó poco antes del final del patrón eyaculatorio (Figs. 9 y 10). Esta última elevación fásica asociada a la emisión seminal, duró aproximadamente 100 mseg. Posteriormente la PVS disminuyó al nivel previo o sea el máximo nivel alcanzado durante los movimientos pélvicos intravaginales. Después de la eyaculación, la presión permaneció en un nivel mayor al nivel basal (nivel precopulatorio) por períodos de tiempo variables, los cuales fueron, sin embargo, de mayor duración que los observados en las montas o en las intromisiones (rango: 5.9 a 131.8 seg, vs 1.9 a 10.5 seg para las montas y 2.2 a 18.5 seg para las intromisiones).

4.3 DISCUSION

En la conducta copulatoria de la rata macho se pueden diferenciar tres patrones motores discretos: monta, intromisión y eyaculación (26,49). Nuestros datos muestran que durante la ejecución de cada uno de estos patrones ocurrieron cambios distintos en la PVS. El hallazgo de que a menudo se presentó un pequeño aumento inicial en la PVS poco antes de que se iniciara la monta, sugiere que esta respuesta es parte de los cambios viscerales que anticipan la cópula. Dado que esta respuesta aparentemente ocurrió en ausencia de estimulación genital externa, pudiera reflejar la activación de centros cerebrales relacionados

con la excitación sexual (sexual arousal). Se ha reportado que la estimulación eléctrica de algunas áreas cerebrales (tracto espinotalámico, área preóptica) inducen emisión seminal en el gato y en el mono (56,69), señalando con ello la existencia de una representación cerebral de la emisión seminal. Sin embargo, también es posible que este aumento estuviera relacionado con actos motores previos a la copulación, por ejemplo la persecución de la hembra, o a la excitación de receptores peneanos asociados a la erección. El significado funcional de los cambios de PVS que ocurrieron durante los patrones de monta y de intromisión no es claro. En el conejo no se han observado cambios en la PVS durante la monta, siendo ésta una especie en la cual ocurre la eyaculación en forma explosiva después de una sola inserción peneana (22).

El patrón de PVS de la eyaculación mostró tres componentes, los dos primeros asociados a la monta y a la intromisión peneana. La marcada elevación final y posterior declinación de la PVS es tuvo claramente relacionada con la eyaculación, esto es, con el paso del fluido seminal a lo largo de la uretra peneana. El aumento de PVS en la intromisión y el aumento de PVS en la eyaculación, aparecieron con relación a diferentes fases del patrón motor. Esto sugiere que estos aumentos son mediados a través de arcos reflejos separados, al menos en lo que concierne a su

vía aferente.

La eyaculación consiste en dos procesos: a, emisión seminal, paso del líquido seminal hacia la uretra y b, eyaculación, expulsión del líquido seminal a partir de la uretra posterior hacia el exterior del cuerpo. Hay evidencia de que la emisión se minal, que involucra la contracción de la próstata y las vesícu las seminales, es regulada principalmente a través de impulsos conducidos por los nervios hipogástricos (12). Por otra parte, la eyaculación es producida por la contracción de músculos que son innervados por fibras de los nervios pudendos (12,31). En el conejo, estos dos reflejos coinciden o se suceden uno al otro, lo que sugiere que ambos obedecen a un estímulo disparador común, muy posiblemente la inserción peneana. En cambio, en la rata, la inserción peneana produjo la contracción de las vesícu las seminales, pero no ocurrió la eyaculación a menos que fuera precedida inmediatamente por un período de movimientos pélvicos intravaginales. Es de interés señalar que las técnicas comunes de observación no han podido establecer con claridad la ocurren cia de movimientos pélvicos intravaginales repetidos (26).

Aunque se han realizado pocos estudios sobre eyaculación en individuos en libre movimiento, es claro que existen grandes variaciones interespecíficas en este proceso. En humanos, se han registrado con cinematografía de rayos X, de 7 a 10 contraccio-

nes sucesivas de las vesículas seminales durante la eyaculación, producida por masturbación (57). Por otro lado, en el conejo, una sola contracción larga de las vesículas seminales está asociada con la eyaculación (22). Las observaciones del presente estudio muestran que la curva de PVS en la rata durante la cópula, es más compleja que la del conejo, dado que consistió en una contracción inicial tónica a la cual se superpusieron otras dos contracciones fásicas. Sin embargo, no se registraron contracciones repetidas, rítmicas de las vesículas seminales, como se han reportado en el hombre. Se requieren otros estudios para determinar si estas variaciones entre especies reflejan diferencias en las propiedades contráctiles intrínsecas de las vesículas seminales, o en el patrón de descarga de los nervios hipogástricos.

5. ESTUDIO III

LA PRESENCIA DE ANDROGENOS NEONATALES AFECTA LA MOTIVACION SEXUAL, PERO NO LA ORGANIZACION DEL PATRON MOTOR COPULATORIO MASCULINO EN LA RATA.

5.1 METODOS.

Los Ss fueron ratas Wistar albinas, nacidas en nuestro laboratorio. Tanto el pie de cría como los Ss fueron mantenidos bajo un ciclo de luz invertido, con 14 h luz: 10 h oscuridad. Las hembras gestantes fueron colocadas en jaulas individuales y se revisaron dos veces al día para verificar el momento del parto. Al nacer, se anotó el número de hembras y de machos en cada camada. Las madres y los críos se dejaron en su jaula sin perturbarlos los primeros tres días después del nacimiento. Al día 3 (día cero es el día del nacimiento) se castró a la mitad de los machos obtenidos y el resto permanecieron como testigos. La castración se realizó bajo anestesia con hielo, a través de una incisión ventral. Se removieron los testículos y se suturó la herida. En la mañana del día 4, las hembras se inyectaron con aceite o bien con 2.5 mg de propionato de testosterona (PT) en 0.05 ml de aceite. La aguja (calibre 30) se insertó en la nuca y se pasó caudalmente bajo la piel de modo que el aceite inyectado se depositara sobre la región sacra. Los Ss se destetaron a los 21 días de edad y se mantuvieron en grupos de 6 a 8 por jaula.

A los 100 días de edad, los Ss se colocaron en jaulas individuales y se probó su conducta sexual masculina. Se les hicieron cinco pruebas a intervalos de una semana, sin recibir ningún tratamiento. Antes de cada prueba se les tomaron frotis vaginales a las hembras testigo de modo de correlacionar su conducta con el estado del ciclo vaginal.

Durante las pruebas, se registraron los movimientos copulatorios de los Ss mediante la técnica acelerométrica descrita en los estudios anteriores y en las referencias 14, 15 y 22. Se realizó un análisis simultáneo de la periodicidad y características dinámicas de los movimientos pélvicos durante la copulación, utilizando un analizador de frecuencias Nicolet 100A.

Al final de período de pruebas testigo, los Ss intactos se gonadectomizaron y diez días después se iniciaron los siguientes tratamientos:

Hembras

A, hembras testigo, esto es, no androgenizadas en la infancia, 5 mg PT diariamente (n = 12); b, hembras testigo, 50 µg BE diariamente (n = 15); c, hembras androgenizadas neonatalmente, 5 mg PT diariamente (n = 13); d, hembras androgenizadas neonatalmente, 50 µg BE diariamente (n = 10).

Estas dosis se seleccionaron a partir del estudio I para esti-

mular máximamente la expresión de conducta sexual masculina.

Machos

A, machos testigo, esto es, no castrados en la infancia, 5 mg PT diariamente (n = 6); b, machos testigo, 50 µg BE diariamente (n = 7); e, machos castrados neonatalmente, 5 mg PT diariamente (n = 7); d, machos castrados neonatalmente, 50 µg BE diariamente (n = 8).

PT (Ciba-Geigy) y BE (Syntex) fueron disueltos en aceite e inyectados s.c. en un volumen de 0.1 ml.

Diez días después de iniciado el tratamiento se probó la conducta sexual masculina de las hembras y de los machos, bajo las mismas condiciones que en las pruebas testigo previas al tratamiento. Se continuaron las pruebas cada semana durante siete semanas de tratamiento. Después de la última prueba de conducta, los Ss se pesaron y se sacrificaron mediante sobreexposición a éter.

5.2 RESULTADOS

Ocho de las 32 ratas hembras intactas, no androgenizadas, que se probaron, mostraron conducta masculina. Estas hembras testigo realizaron patrones de monta y de intromisión pero no de eyaculación (Tabla 3). No se observó una relación clara entre el estado del ciclo estral y la expresión de conducta masculina;

TABLA 3

Incidencia de conducta copulatoria masculina presentada durante las pruebas testigo por ratas hembra testigo y hembras androgenizadas neonatalmente (2.5 mg PT) y por ratas macho testigo y machos castrados neonatalmente (promedio \pm DE).

	HEMBRAS TESTIGO ^o	HEMBRAS ANDROGENIZADAS NEONATALMENTE	MACHOS TESTIGO	MACHOS CASTRADOS NEONATALMENTE
Número de Ss	32	27	13	15
% Ss con montas	25.0**	18.5**	100	0
% Ss con intromisiones	18.8**	11.1**	100	0
% Ss con eyaculaciones	0.0**	3.7**	100	0
% de pruebas con montas	15.0**	10.2**	100	0
% de pruebas con intromisiones	7.0**	7.2**	92.3	0
% de pruebas con eyaculaciones	0.0**	1.2**	76.2	0
No. promedio de montas por prueba	11.0 \pm 5.7	8.5 \pm 7.2	7.8 \pm 2.9	0
No. promedio de intromisiones por prueba	4.0 \pm 4.2	11.9 \pm 5.1*	7.1 \pm 3.4	0
No. promedio de intromisiones que preceden a la eyaculación	-	12.0	7.0 \pm 3.1	-

^o testigo, no tratadas con andrógenos neonatalmente.

* p<0.05 comparado con hembras testigo.

** p<0.001 comparado con machos testigo.

así, ratas en diestro frecuentemente mostraron niveles de monta similares a los presentados durante el estro. La proporción de Ss que montaron, la proporción de pruebas en las que hubo montas y el número promedio de montas por prueba fueron similares en las hembras androgenizadas y en las hembras testigo (ver Tabla 3). Por otro lado, las hembras androgenizadas mostraron significativamente mayor número de intromisiones por prueba que las testigo. Solo una de las 27 hembras androgenizadas neonatalmente mostró el patrón eyaculatorio. Ninguna de las hembras testigo, no androgenizadas, realizó el patrón eyaculatorio (Tabla 3).

Los machos intactos tuvieron niveles significativamente mayores de actividad sexual en todos los parámetros probados, que las hembras, ya sea testigos o androgenizadas (ver Tabla 3). Los machos castrados neonatalmente fueron sexualmente inactivos en la edad adulta.

La figura 11 ilustra la gran similitud en la organización temporal y en el vigor de los patrones motores de monta, intromisión y eyaculación en ambos sexos. La figura 12 muestra espectros típicos de frecuencias de las señales eléctricas generadas durante montas e intromisiones realizadas por hembras intactas, no androgenizadas y por machos intactos. Las frecuencias dominantes de movimientos pélvicos en montas o en intromisiones

FIGURA 12. Análisis de frecuencias de los movimientos pélvicos realizados por ratas macho y ratas hembra intactas durante patrones típicos de monta y de intromisión. Gráficas superiores, registros de señales generadas por el acelerómetro durante las montas e intromisiones. La pantalla muestra un período de 3 segundos dividido en diez secciones. Nótese la organización fusiforme similar en las montas de los machos y de las hembras, así como la organización similar de los patrones de intromisión de machos y de hembras. Gráficas inferiores, análisis de frecuencias de las señales generadas durante un período de 8 segundos dentro del cual fue realizada cada respuesta. El análisis comprende frecuencias de cero a 50 Hz. La pantalla está dividida en diez secciones para facilitar la lectura de los valores de frecuencia. Nótese que el análisis de frecuencias tanto en las respuestas de las ratas macho como de las hembras, revela un solo componente alrededor de la banda de 19 a 22 Hz, que corresponde a la frecuencia predominante de movimientos pélvicos (la colocación del cursor en el pico permite una lectura de 20.625 Hz para la monta del macho y 21.500 Hz para la de la hembra). Las intromisiones tienen en ambos casos una frecuencia ligeramente mayor que las montas (21.250 Hz para el caso del macho y 22.250 Hz para la hembra).

(20 a 22 Hz) fueron similares en ambos sexos, así como su ritmicidad y regularidad. La tabla 4 presenta los parámetros cuantitativos de los patrones motores involucrados en la conducta sexual masculina de hembras y de machos. No se encontraron diferencias significativas en ninguno de estos valores (duración y frecuencia de movimientos pélvicos en montas e intromisiones) al comparar las hembras testigo con las androgenizadas. Los parámetros del patrón motor copulatorio de las hembras fueron similares a los de los machos, a excepción de la duración de las montas que fue significativamente mayor en hembras que en machos (Tabla 4).

Como fue descrito en el estudio II, las ratas macho intactas presentaron dos tipo de patrones eyaculatorios que pudieron ser diferenciados en los registros acelerométricos: uno largo y uno corto (ver Fig. 13). Los trenes de movimientos eyaculatorios largos se caracterizaron por la presencia de un período de movimientos pélvicos de baja amplitud, durante el cual ocurrió la inserción peneana. Este período permitió la clara diferenciación de las fases de movimientos pélvicos extravaginales e intravaginales. Los patrones eyaculatorios cortos tuvieron una duración significativamente menor que los patrones eyaculatorios largos (ver Tabla 4) y el momento en que ocurrió la inserción peneana no pudo identificarse a partir del análisis de los registros poligráficos (Fig. 13). La inserción peneana durante

TABLA 4

Características temporales de las respuestas motoras copulatorias masculinas presentadas durante las pruebas testigo por ratas hembra testigo y hembras neonatalmente androgenizadas y por ratas macho testigo (Promedio de Promedios \pm DE).

	HEMBRAS TESTIGO	HEMBRAS ANDROGENIZADAS NEONATALMENTE	MACHOS TESTIGO
Duración Promedio (seg)			
Monta	0.631 \pm 0.07* (8)	0.604 \pm 0.02* (3)	0.383 \pm 0.08 (13)
Intrusión	0.329 \pm 0.08 (5)	0.353 \pm 0.05 (3)	0.320 \pm 0.07 (13)
Eyacuación (larga)	-	0.997 (1)	1.041 \pm 0.09 (8)
(corta)	-	-	0.679 \pm 0.16 (4)
Frecuencia Promedio de Movimientos Pélvicos Copulatorios (mvs/seg)			
Monta	19.70 \pm 0.93 (8)	19.33 \pm 0.45 (3)	18.65 \pm 1.60 (13)
Intrusión	21.30 \pm 2.16 (6)	20.92 \pm 0.50 (3)	19.26 \pm 1.50 (13)
Eyacuación	-	18.94 (1)	18.26 \pm 1.65 (8)

Los números en paréntesis corresponden al No. de sujetos responsivos

* $p < 0.001$ comparado con los machos testigo

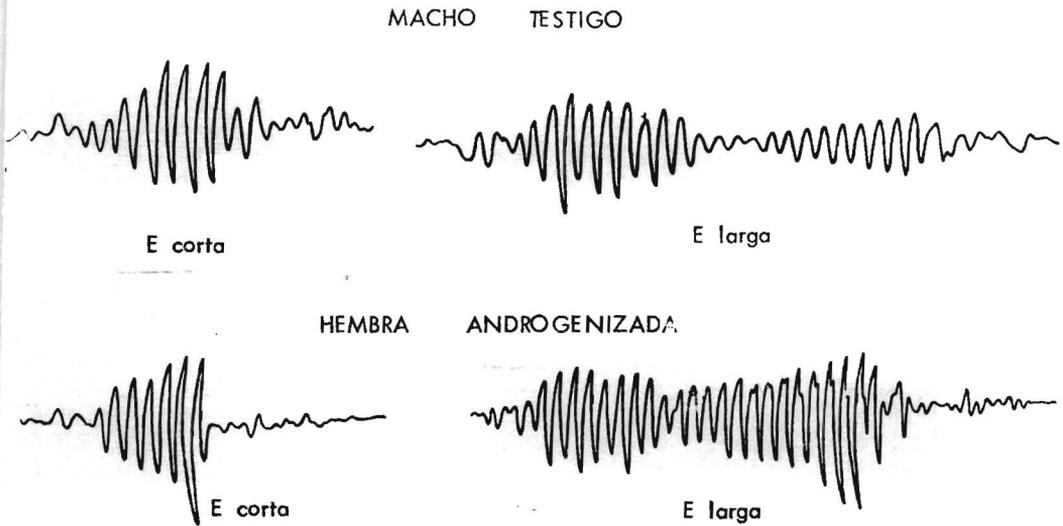


FIGURA 13. Registros poligráficos típicos de los dos tipos de patrones eyaculatorios realizados por ratas macho testigo y por hembras androgenizadas neonatalmente. Nótese que la organización dinámica y las características temporales de los patrones eyaculatorios cortos (E corta) son similares en ambos sexos. Los patrones eyaculatorios largos (E larga) mostrados por las hembras androgenizadas neonatalmente fueron similares a los de las ratas macho, pero no presentaron la fase de movimientos de baja amplitud que coincide generalmente con la inserción peneana dentro de la vagina.

los patrones eyaculatorios cortos ha sido inferida a partir de aumentos en la presión de las vesículas seminales (Ref. 14, estudio II de esta tesis) similares a los registros en los patrones eyaculatorios largos y a través del registro simultáneo del contacto entre la pareja en cópula (60). Los patrones eyaculatorios largos predominaron en los machos intactos; así, 11 de las 17 eyaculaciones registradas en el grupo de machos intactos fueron largas y seis fueron cortas. Los dos patrones eyaculatorios presentados durante las pruebas testigo por una hembra androgenizada neonatalmente, fueron de duración larga (Tabla 4 y Fig. 11), pero la fase de movimientos de baja amplitud que normalmente coinciden en el caso de los machos con la intromisión peneana no se presentó.

Pruebas bajo tratamiento

Hembras. El tratamiento con PT o con BE después de la ovariectomía, estimuló la expresión de conducta sexual masculina tanto en las hembras neonatalmente androgenizadas como en las no androgenizadas, a valores significativamente mayores a los obtenidos cuando eran intactas (Tabla 5). PT fue más efectivo que BE, a las dosis utilizadas en este estudio, para estimular la conducta masculina en las hembras testigo, a juzgar por las proporciones de pruebas positivas (montas: $p < 0.001$, intromisión: $p < 0.01$) y el número de montas por prueba ($p < 0.05$). En las

TABLA 5.

Incidencia de conducta sexual masculina mostrada por ratas hembra testigo y hembras androgenizadas neonatalmente, y por ratas macho testigo y machos castrados neonatalmente, después de la gonadectomía y del tratamiento diario con 50 µg de BE o 5 mg de PT (promedio ± DE).

	HEMBRAS TESTIGO		HEMBRAS ANDROGENIZADAS		MACHOS TESTIGO		MACHOS CASTRADOS NEONATALMENTE	
	PT	BE	PT	BE	PT	BE	PT	BE
Número de Ss	12	15	13	10	6	6	7	8
% Ss con montas.	91.7	86.7	100	90.0	100	100	85.7	87.5
% Ss con intromisiones.	66.7	33.3	100*	80.0*	100	83	85.7	62.5
% Ss con eyaculaciones.	0	0	38.5*	50.0	100	33	42.9*	0
% de pruebas con montas.	83.1	58.3	75.6	67.2	59.4	48.1	53.6	48.3
% de pruebas con intromisiones.	41.6	21.9	56.1	50.0***	56.3	17.7	46.4	23.0
% de pruebas con eyaculaciones.	0	0	18.3***	17.2***	26.6	2.5	10.1*	0
No. promedio de montas por prueba.	17.6±11.3	9.6±7.2	17.2±8.2	13.9±9.95	10.7±7.6	6.3±4.1	23.6±8.0	16.2±10.9**
No. promedio de intromisiones por prueba.	4.5± 2.5	8.0±4.4	9.1±5.7	11.0±4.8	7.7±6.6	4.4±1.9	9.6±7.8	3.6± 1.9
No. promedio de intromisiones que proceden a la eyaculación.	-	-	15.3±5.2	16.4±5.2	10.0±5.6	6.0±2.8	12.9±5.5	-

Para las comparaciones estadísticas del tratamiento de PT vs BE, véase el texto.

- * p<0.05 comparado con animales testigo del mismo sexo.
- ** p<0.01 comparado con animales testigo del mismo sexo.
- *** p<0.001 comparado con animales testigo del mismo sexo.

hembras androgenizadas neonatalmente, PT fue más efectivo que BE sólo para estimular la presentación de intromisiones ($p < 0.05$) pero no los otros parámetros conductuales. Las hembras androgenizadas neonatalmente mostraron más patrones de intromisión y de eyaculación que las hembras testigo en respuesta a PT y a BE. Así, PT y BE estimularon la expresión del patrón eyaculatorio en 10 de 23 hembras androgenizadas neonatalmente, mientras que ninguna de las hembras testigo presentó dicho patrón en respuesta al tratamiento.

Las características motoras de la conducta sexual masculina tanto de las ratas androgenizadas neonatalmente como de las no tratadas, después de la ovariectomía y el tratamiento con esteroides sexuales (Fig. 14) fueron indistinguibles de las ratas macho o hembra intactas (Fig. 11). El tratamiento en la edad adulta con PT tanto a hembras testigo como a las neonatalmente androgenizadas, redujo la duración de las montas y de las intromisiones, pero estos valores fueron aún mayores que los de los machos intactos o castrados y tratados con PT (Tabla 6). Las frecuencias de movimientos pélvicos tendieron a ser mayores en las hembras tratadas con PT que en los machos intactos. Los patrones eyaculatorios realizados por las hembras androgenizadas neonatalmente fueron similares a los de los machos a excepción de la fase antes descrita de movimientos de baja amplitud,

TABLA 6

Características motoras de las respuestas sexuales masculinas presentadas por ratas hembra testigo y hembras androgenizadas neonatalmente, y por ratas macho testigo y machos castrados neonatalmente, después de la gonadectomía y del tratamiento diario con 50 µg de BE o 5 mg de PT (Promedios de promedios \pm DE).

	HEMBRAS TESTIGO		HEMBRAS ANDROGENIZADAS NEONATALMENTE		MACHOS TESTIGO		MACHOS CASTRADOS NEONATALMENTE	
	PT	BE	PT	BE	PT	BE	PT	BE
Duración promedio (seg)								
Monta	0.50 \pm 0.13* (11)	0.63 \pm 0.14* (11)	0.56 \pm 0.06*** (14)	0.66 \pm 0.11 (9)	0.40 \pm 0.03 (6)	0.50 \pm 0.13 (6)	0.52 \pm 0.03*** (6)	0.58 \pm 0.14* (7)
Intromisión	0.23 \pm 0.09 (8)	0.32 \pm 0.09 (5)	0.29 \pm 0.05 (14)	0.31 \pm 0.05 (8)	0.32 \pm 0.11 (6)	0.33 \pm 0.04 (5)	0.28 \pm 0.04 (6)	0.39 \pm 0.09 (5)
Eyacuación (corta)	-	-		0.68 \pm 0.21 (5)	0.77 (1)	0.48 \pm 0.11 (2)	0.56 \pm 0.21 (3)	-
(larga)	-	-	0.85 \pm 0.09 (5)		1.11 \pm 0.09 (6)	-	1.01 (1)	-
Frecuencia de movimientos pélvicos copulatorios (movs/seg)								
Monta	20.8 \pm 0.9*** (10)	19.0 \pm 0.7 (11)	20.8 \pm 0.7*** (14)	18.9 \pm 0.7 (9)	18.1 \pm 1.1 (6)	20.2 \pm 0.8 (6)	19.1 \pm 3.1 (6)	18.0 \pm 2.6 (7)
Intromisión	22.8 \pm 1.4*** (7)	20.0 \pm 0.5** (5)	22.2 \pm .8*** (14)	21.4 \pm 0.9 (8)	17.9 \pm 0.7 (6)	22.0 \pm 0.9 (5)	20.3 \pm 3.4 (6)	19.6 \pm 2.8 (5)
Eyacuación	-	-	21.1 \pm 0.7* (5)	21.0 \pm 0.7 (5)	18.4 \pm 1.6 (6)	22.1 \pm 0.8 (2)	19.8 \pm 2.8 (3)	-

Los números en paréntesis corresponden al número de Ss responsivos.

Para las comparaciones estadísticas del tratamiento de BE vs PT, véase el texto.

*p < 0.05 comparado con los machos testigo que recibieron el tratamiento equivalente.

**p < 0.01 comparado con los machos testigo que recibieron el tratamiento equivalente.

***p < 0.001 comparado con los machos testigo que recibieron el tratamiento equivalente.

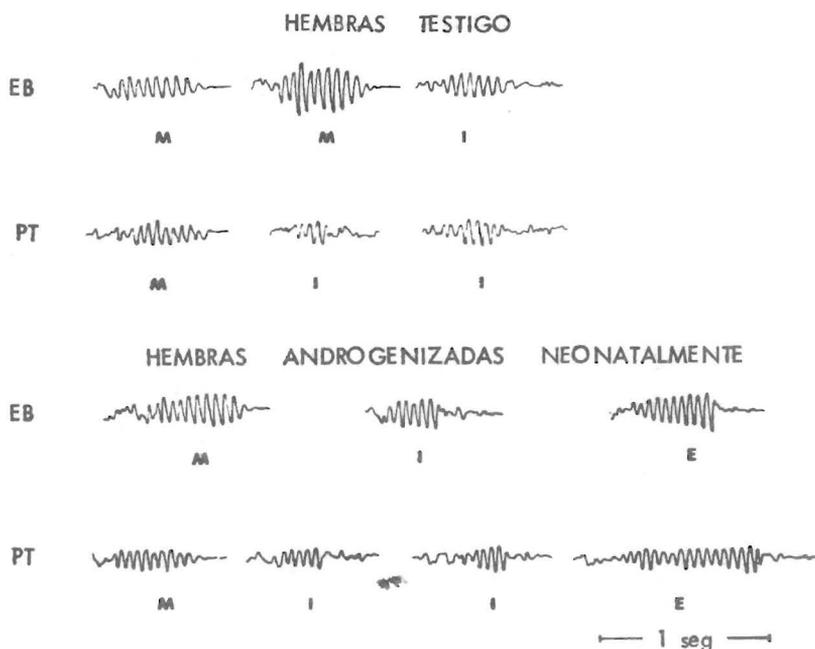


FIGURA 14.

Registros poligráficos de montas (M), intromisiones (I) y eyaculaciones (E) realizadas por hembras testigo y por hembras androgenizadas neonatalmente cuando se probaron en la etapa adulta después de la ovariectomía y el tratamiento diario con benzoato de estradiol (BE, 50 μ g) o con propionato de testosterona (PT, 5 mg). Las hembras testigo no mostraron el patrón eyaculatorio. Nótese la similitud en la organización de los patrones de monta y de intromisión presentados por ambos grupos de hembras bajo cada tratamiento. Las hembras androgenizadas neonatalmente y que fueron tratadas con BE mostraron más frecuentemente el patrón eyaculatorio corto, en tanto que las que recibieron PT mostraron generalmente el patrón eyaculatorio largo.

que corresponde en los machos al momento de la inserción penénea.

Machos. Con respecto a la presentación de patrones de monta y de intromisión, los machos castrados neonatalmente respondieron a los tratamientos hormonales en la etapa adulta a un nivel similar al de los machos castrados postpuberalmente (Tabla 5). Sin embargo, solo tres de siete machos castrados neonatalmente eyacularon en respuesta a PT, en tanto que todos los machos testigos (seis Ss) lo hicieron, y ninguno de los machos castrados neonatalmente eyaculó en respuesta a BE. A las dosis utilizadas, PT fue más efectivo que BE para estimular los patrones de intromisión y de eyaculación (Tabla 5), a juzgar por la proporción comparativa de pruebas positivas (intromisión: $p < 0.01$; eyaculación: $p < 0.01$), la proporción de Ss con eyaculación ($p < 0.05$) y el número de intromisiones por prueba ($p < 0.05$).

Los machos testigo respondieron más pronto al tratamiento con PT que los otros grupos de ratas. Reasumieron la actividad eyaculatoria en aproximadamente 10 días, mientras que tanto las hembras testigo como las androgenizadas neonatalmente y los machos castrados neonatalmente, requirieron aproximadamente 18 días para montar y 24 días para mostrar patrones de intromisión y aquellas hembras androgenizadas neonatalmente y los machos

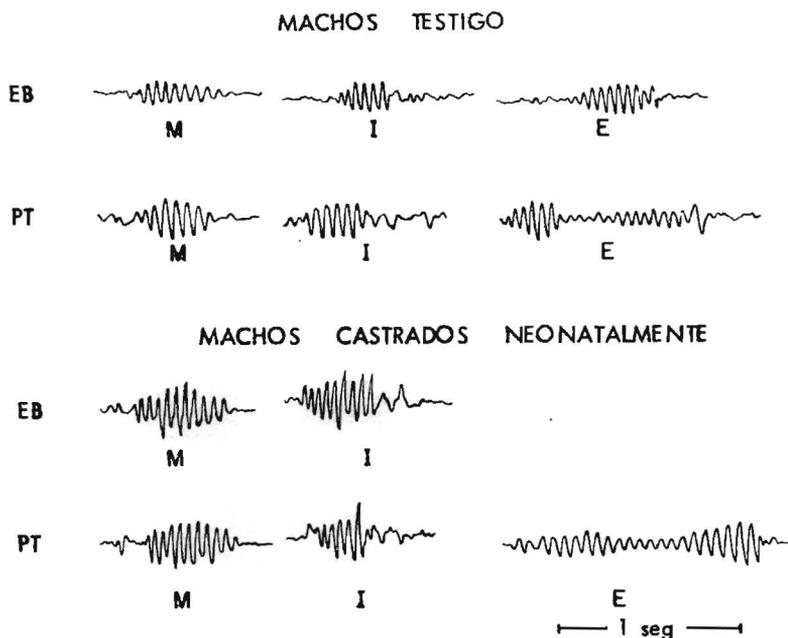


FIGURA 15.

Registros poligráficos de montas (M), intromisiones (I) y eyaculaciones (E) realizadas por machos testigo, castrados postpuberalmente y por machos castrados neonatalmente, al ser probados en la edad adulta bajo tratamiento diario con benzoato de estradiol (BE, 50 μ g) o con propionato de testosterona (PT, 5 mg). Nótese la similitud en la organización de los patrones de monta y de intromisión mostrados por ambos grupos de machos bajo cada tratamiento. Los machos testigo tratados con BE solo mostraron el patrón eyaculatorio de tipo corto (ver el texto). Los machos testigo tratados con PT, mostraron generalmente el patrón eyaculatorio largo. Los machos castrados neonatalmente no eyacularon cuando se les trató con BE. Los que recibieron PT presentaron generalmente el patrón eyaculatorio corto. Una apreciación general de la amplitud de las señales dadas por los movimientos pélvicos no reveló diferencias entre los cuatro grupos de ratas macho.

castrados neonatalmente, que presentaron el patrón eyaculatorio, lo hicieron después de un promedio de 36 días de tratamiento con PT. Los machos testigo requirieron períodos más prolongados para responder al tratamiento de BE que al de PT: un promedio de 15 días para montar, 28 días para mostrar patrones de intromisión y 38 días para exhibir patrones eyaculatorios.

Las características motoras de las respuestas copulatorias realizadas por los machos castrados neonatalmente fueron similares a los de los machos testigo (Tabla 6 y Fig. 15). Los patrones eyaculatorios mostrados por los machos castrados neonatalmente y que recibieron PT en la edad adulta, fueron generalmente de duración corta y sin diferenciarse en fases.

5.3 DISCUSION

Diferentes autores han estudiado el efecto de la androgenización fetal o neonatal de hembras de roedores, sobre la presentación de conducta sexual masculina (ver 3,21,32,33,36,82).

Un hallazgo común en estos estudios es que las ratas androgenizadas perinatalmente muestran una mayor incidencia de conducta masculina, que las hembras testigo. Además, las ratas ovariectomizadas que fueron androgenizadas neonatalmente, muestran mayores niveles de conducta masculina, en particular patrones eyaculatorios, en respuesta al tratamiento con esteroides

sexuales, que las hembras testigo (21,33,36,82,83). Nuestros resultados confirmaron la existencia de un menor umbral para la estimulación con esteroides sexuales en ratas hembras neonatalmente androgenizadas que en las no androgenizadas.

Los presentes resultados cuantitativos mostraron que la organización temporal y el vigor de los movimientos pélvicos realizados durante los patrones de monta y de intromisión en la rata, son notablemente constantes no solo entre los machos sino entre uno y otro sexo, sugiriendo que el substrato neural que controla estas conductas en ambos sexos puede ser idéntico. Sin embargo, existe la posibilidad de que patrones motores similares o aún idénticos puedan ser expresados a través de la activación de diferentes redes neurales, tomando en cuenta la notable plasticidad del sistema nervioso central en los mamíferos. Los patrones eyaculatorios realizados por hembras androgenizadas neonatalmente fueron también similares a los de los machos, aún cuando carecieron de la fase de movimientos pélvicos de baja amplitud que se presenta frecuentemente durante la inserción peneana en las eyaculaciones de los machos. La disminución en la amplitud de los movimientos pélvicos durante los trenes eyaculatorios largos realizados por los machos, se considera que representa el proceso en el cual el macho se acomoda para lograr la inserción peneana. La ausencia

de esta fase en los trenes eyaculatorios cortos podría significar que el macho realiza la inserción durante un movimiento pélvico vigoroso y entonces continúa intravaginalmente hasta la eyaculación, sin alterar la amplitud de los movimientos pélvicos. La ausencia de movimientos pélvicos de baja amplitud en los trenes eyaculatorios largos realizados por las hembras puede deberse a la ausencia de penetración, o a una penetración muy superficial del clítoris a comparación de la realizada por el pene del macho. Nuestros datos contrastan con observaciones recientes en el conejo, que han mostrado que el patrón de monta difiere entre los sexos siendo las montas de las hembras mucho más débiles e irregulares, esto es, carentes de periodicidad, que las montas de los machos (79). Esta variación sin embargo, no parece estar dada por un dimorfismo anatómico del substrato neural involucrado en la expresión de la conducta de monta sino más bien por diferencias en la calidad y cantidad de esteroides sexuales secretadas por las respectivas gónadas. Así, la administración de dosis altas de esteroides sexuales, PT o BE, a conejas ovariectomizadas determina la ejecución de patrones de monta similares a los de los machos (79). Por lo tanto, el patrón de movimientos pélvicos copulatorios es afectado por los esteroides gonadales tanto en los conejos macho (17) como en las hembras (79), pero no en la rata (15).

El isomorfismo sexual de los patrones motores copulatorios

masculinos en la rata, indica que la organización del substrato neural requerido para esta conducta, está controlada genéticamente, como había sido sugerido por Whalen y colaboradores (83) para el caso de las montas. Esta idea está apoyada por el hallazgo de que variaciones en la concentración neonatal de andrógenos, dadas por algunas condiciones experimentales como la administración de PT a ratas hembras recién nacidas o la castración neonatal de los machos, no afectó los patrones motores involucrados en la conducta sexual masculina en nuestros Ss.

El pene y los genitales masculinos son órganos que reciben una innervación sensorial importante que puede ser activada por el tipo de estímulos mecánicos involucrados en la copulación. Esta innervación juega un papel importante en los reflejos autónomos relacionados con procesos viscerales como la erección peneana y posiblemente la secreción y descarga de las secreciones de los órganos sexuales accesorios (12,52,54). Por otra parte, la información aferente proveniente de los genitales masculinos, aparentemente tiene poco efecto o no lo tiene, en la regulación de los aspectos motores y temporales de la copulación. Así, la denervación peneana no altera la organización temporal de los diferentes patrones conductuales que constituyen una serie copulatoria en la rata macho (54,66). El hecho de que la rata hembra es capaz de realizar movimientos copula-

torios muy similares a los de los machos en sus aspectos tanto dinámicos (vigor y amplitud de los movimientos pélvicos) como temporales (frecuencia de oscilaciones pélvicas), indica también que la información sensorial proveniente de los genitales masculinos no es indispensable para la integración del patrón motor copulatorio. Dado que el patrón conductual de intromisión termina súbitamente después de la inserción peneana, podría pensarse que la estimulación del pene sería el principal factor que regula la duración del tren de movimientos pélvicos en el patrón de intromisión de la rata. Sin embargo, el hecho de que la duración del patrón de intromisión en las hembras haya sido similar a la de los machos, excluye a la inserción peneana como el estímulo normal que da fin a la intromisión. Este resultado concuerda con las observaciones de que la duración del patrón de intromisión de machos confrontados con hembras que tenían la vagina cerrada quirúrgicamente (66) o de machos pudendectomizados (61) es similar a la de los machos normales.

Los mecanismos responsables de las diferencias en conducta eyaculatoria entre ratas hembra y ratas macho no se conocen pero se pueden discutir algunas posibilidades. La estimulación sensorial que recibe el pene durante las intromisiones contribuye a estimular mecanismos neurales centrales hasta que se alcanza el umbral eyaculatorio en los machos normales (52). Por lo tanto, parece probable que el menor crecimiento fálico en las

hembras haga que se reciba una estimulación menor o nula, en cada patrón de intromisión, impidiendo así a la hembra el alcanzar el umbral eyaculatorio. Sin embargo, el hecho de que los machos castrados neonatalmente y que reciben BE en el período neonatal muestran patrones eyaculatorios a pesar de tener un falo pobremente desarrollado (78), muestra que la interpretación periférica no puede explicar completamente las diferencias en conducta eyaculatoria entre los sexos. El hecho de que nuestras hembras no androgenizadas no hayan mostrado conducta eyaculatoria, puede interpretarse como apoyo a la idea de que los andrógenos perinatales juegan un papel en la organización de la red neural requerida para la expresión de este patrón motor. De ser así, la administración neonatal de PT actuaría desarrollando las conexiones sinápticas correspondientes a la "red neural eyaculatoria". Una alternativa más probable es que el substrato neural eyaculatorio exista en las ratas hembra pero que éste tenga un mayor umbral para la estimulación con esteroides sexuales, que el de los machos. Esta idea es apoyada por el hallazgo de que el tratamiento prolongado con BE es capaz de inducir conducta eyaculatoria en ratas ovariectomizadas que no habían sido androgenizadas en la etapa neonatal (28). Los andrógenos perinatales probablemente incrementan la responsividad de la red neural eyaculatoria alterando el número o las características de las moléculas receptoras a

esteroides sexuales que se encuentran en las neuronas involucradas en las respuestas eyaculatorias mostradas bajo la administración de estas hormonas. En concordancia con esta interpretación está el hallazgo reciente de que el hipotálamo y el área preóptica de ratas hembra que muestran una alta incidencia de conducta masculina, presentan una captación de andrógenos significativamente mayor que los de las hembras que tienen bajos niveles de actividad de monta (34).

6. ESTUDIO IV

EL PATRON DE MOVIMIENTOS PELVICOS COPULATORIOS EN LA RATA MACHO ES INDEPENDIENTE DE LA ACCION DE ANDROGENOS A NIVEL DE LA MEDULA ESPINAL

6.1 METODOS.

Los Ss fueron 25 ratas macho Wistar adultas, sexualmente expertas. En tres pruebas de actividad sexual se estudiaron las características motoras de las respuestas copulatorias mostradas. Paralelamente al análisis poligráfico se obtuvieron espectros computarizados de las frecuencias predominantes en cada tren de movimientos pélvicos. Los Ss fueron posteriormente castrados bajo anestesia con éter y tres semanas después de la castración se probaron para verificar que ya no mostraran actividad sexual, esto es, que no presentaran ninguna actividad de monta en un período de 15 min de observación. Cuando se cumplió esta condición, se les implantaron cánulas bilaterales en el APO, conteniendo cada una aproximadamente 0.3 mg de PT en el interior. Este procedimiento se realizó estereotáxicamente colocándolas 1 mm por delante de bregma y a 7 mm de profundidad respecto de las meninges. Las cánulas se mantuvieron a permanencia fijándolas con cemento dental sobre la superficie del cráneo y se suturó la piel. Diez días después de la implantación de PT se reiniciaron las pruebas semanales de actividad sexual que conclu-

ieron 45 días después de la implantación.

Después de la última prueba de conducta, los Ss se anestesiaron con éter. Se disecaron próstata y vesículas seminales y se pesaron para verificar la posible difusión sistémica de PT. Los machos fueron entonces perfundidos a través del corazón con solución salina seguida de formol al 10%. Al día siguiente se removieron las cánulas y los cerebros fueron extraídos del cráneo y conservados en formol al 10%. Posteriormente se incluyeron los cerebros en parafina y se practicaron cortes transversales de 40 μm . Se procesaron los cortes tificándolos con Luxol-Fast blue para el examen histológico a fin de determinar la localización de las cánulas.

6.2 RESULTADOS.

La mayor parte de los Ss presentaron actividad sexual durante las pruebas como intactos (Tabla 7). Los Ss que no mostraron conducta eyaculatoria se descartaron del experimento.

El análisis de los registros poligráficos obtenidos durante estas pruebas permitió determinar la duración y la frecuencia de movimientos pélvicos en los patrones de monta, intromisión y eyaculación (Fig. 16, Tabla 8).

El análisis de los espectros de frecuencia de las señales generadas durante la actividad sexual mostró una alta ritmicidad

TABLA 7. Actividad copulatoria presentada por ratas macho cuando intactas y después de la castración y la implantación de PT en el APO (promedio de promedios individuales \pm DE).

	INTACTOS	CASTRADOS + PT (APO)
n	25	25
% Ss con monta	88	56**
% Ss con intromisión	88	32***
% Ss con eyaculación	88	24***
% Pruebas con monta	91	13***
% Pruebas con intromisión	91	7***
% Pruebas con eyaculación	91	4***
No. de montas por prueba	4.7 \pm 2.8 (13)	9.0 \pm 7.5 (14)
No. de intromisiones por prueba	6.3 \pm 2.4 (13)	6.5 \pm 4.3 (8)
No. de intromisiones que precedieron a la eyaculación	6.3 \pm 2.3 (13)	9.4 \pm 2.5 (6)*
Latencia de monta (seg)	68 \pm 114 (13)	410 \pm 236 (14)***
Latencia de intromisión (seg)	181 \pm 207 (13)	719 \pm 310 (8)***
Latencia de eyaculación (seg)	408 \pm 180 (13)	889 \pm 434 (6)**
Intervalo posteyaculatorio (seg)	402 \pm 34 (13)	499 \pm 65 (6)**

Los números entre paréntesis corresponden al No. de Ss sobre los que se calcularon estos datos. Las comparaciones de número de respuestas y de latencias, se realizaron solo en aquellos Ss que mostraron actividad sexual antes y después de la castración e implantación de PT, manejándose como muestras relacionadas.

*p < 0.05 **p < 0.01 ***p < 0.001 comparados con los datos de intactos.

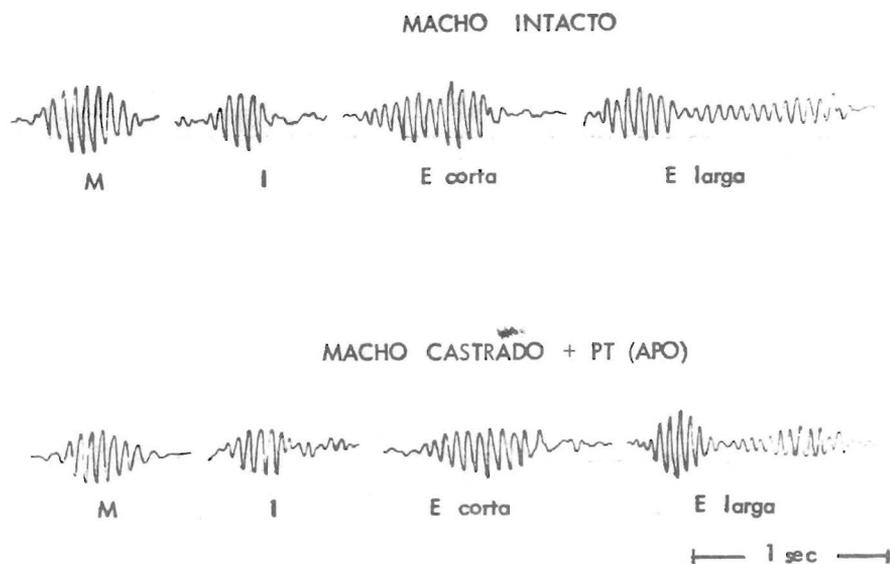


FIGURA 16. Registros típicos de una monta (M), un patrón de intromisión (I), un patrón eyaculatorio corto (E corta) y uno largo (E larga) realizados por un macho intacto y uno castrado e implantado con PT en el área preóptica (APO).

de los movimientos pélvicos, con una frecuencia predominante entre los 20 y 21 Hz (Fig. 17).

Cuatro semanas después de la castración, no se presentó actividad sexual en los Ss.

La implantación intracerebral de PT en el APO o en el hipotálamo anterior restituyó la actividad de monta en 14 de 21 Ss. Ocho Ss presentaron patrones de intromisión y solo seis de ellos mostraron patrón de eyaculación (Tabla 7). La conducta eyaculatoria tardó aproximadamente dos semanas en reaparecer y se presentó en una baja proporción de las pruebas. Los Ss implantados con PT mostraron más montas por prueba y mayores latencias de monta y de intromisión y mayores intervalos posteyaculatorios, que cuando estaban intactos (Tabla 7).

La organización temporal, el vigor y la frecuencia de los movimientos pélvicos copulatorios realizados por los Ss después de la castración y la implantación intracerebral de PT fueron muy similares a las presentadas por los Ss cuando intactos (Tabla 8, Figs. 16 y 17). La única diferencia encontrada fue un ligero aumento en la duración de los trenes de monta de los Ss después de la castración y la implantación de PT y una reducción en la frecuencia de movimientos pélvicos en las montas. Los órganos sexuales accesorios de las ratas castradas y tratadas con PT se encontraron atróficos. Así, la próstata ventral de

TABLA 8. Características de las respuestas motoras copulatorias de las ratas macho intactas y después de la castración e implantación de PT en el APO (promedio de promedios \pm DE).

	INTACTOS	CASTRADOS + TP (POA)
Duración (seg)		
Monta	0.436 \pm 0.08 (12)	0.511 \pm 0.10 * (11)
Intrromision	0.276 \pm 0.06 (12)	0.301 \pm 0.07 (7)
Eyaculación (corta)	0.714 \pm 0.21 (9)	0.585 \pm 0.21 (2)
(larga)	1.112 \pm 0.13 (6)	1.082 \pm 0.09 (3)
Frecuencia de Movimientos Pélvicos (movs/seg)		
Monta	18.40 \pm 1.26 (12)	17.20 \pm 0.79* (11)
Intrromisión	19.34 \pm 1.83 (12)	19.46 \pm 1.70 (6)
Eyaculación	19.37 \pm 1.25 (12)	19.10 \pm 1.55 (4)

Los números entre paréntesis corresponden al No. de Ss sobre los cuales se calcularon estos promedios. Se presenta por separado la duración promedio de los trenes de movimientos pélvicos en los patrones eyaculatorios cortos y largos.

La frecuencia de movimientos pélvicos es similar en los patrones eyaculatorios cortos y en los largos, de modo que se promediaron juntos.

* $p < 0.05$

los Ss experimentales pesó 39.4 ± 11.5 mg ($\bar{x} \pm DE$) y las vesículas seminales 54.9 ± 18.3 mg, en tanto que los tejidos correspondientes de un grupo de nueve Ss intactos tomados como comparación pesaron 490.6 ± 50.6 mg y 458.0 ± 35.0 mg, respectivamente.

6.3 DISCUSION.

Al implantar PT en el APO-hipotálamo anterior de nuestros Ss lo gramos restituir la expresión de actividad copulatoria en 56% de ellos. Este porcentaje es menor al reportado por otros autores (20,24) utilizando un procedimiento experimental similar. Sin embargo, esta diferencia cuantitativa no es relevante para nuestros propósitos, dado que obtuvimos un número adecuado de Ss responsivos para establecer las características del patrón motor copulatorio en las ratas implantadas con PT. Este procedimiento, la implantación intracerebral de esteroides, presumiblemente limita la acción de la hormona al área circunvecina, suposición que es apoyada por el hecho de que no se observara estimulación androgénica en los órganos sexuales accesorios de los animales. Por lo tanto, parece probable que las estructuras de la médula espinal involucradas en la expresión de los movimientos pélvicos copulatorios no estuvieron expuestas a cantidades significativas de andrógenos circulantes.

La técnica acelerométrica proporciona información acerca de varios parámetros del patrón motor copulatorio, entre ellos la

frecuencia de movimientos pélvicos y la aceleración, amplitud y duración de cada oscilación pélvica. Aún más, se puede determinar la organización temporal de los movimientos pélvicos por medio del análisis espectral. Estas dos técnicas combinadas, como es el caso de este estudio, nos permiten detectar diferencias muy sutiles entre los patrones de movimientos pélvicos. Sin embargo, sorprendentemente, los movimientos pélvicos ejecutados durante la actividad sexual facilitada por la implantación de PT en las ratas castradas, fueron muy similares a los realizados por los mismos Ss cuando estaban intactos. Este hallazgo indica que las neuronas espinales relacionadas con la organización de los movimientos pélvicos copulatorios en la rata macho, pueden funcionar adecuadamente sin estimulación androgénica directa.

Por otro lado, parece probable que los andrógenos (dihidrotestosterona) retenidos por las motoneuronas lumbares en la rata (76), modulan la actividad de los diferentes músculos estriados involucrados en las respuestas peneanas (72) y que no fueron analizadas en este estudio. Poco se sabe acerca del mecanismo neuronal que controla los aspectos motores de la copulación masculina. Sin embargo, se pueden hacer algunas especulaciones sobre la naturaleza de este sistema, a partir de la información acerca de otros sistemas neurales que generan movimientos rítmicos repetidos, tales como los que controlan la locomoción,

el nado, el vuelo, el rascado y algunas formas de temblores (27,35,42,84). Al igual que las conductas antes mencionadas, las oscilaciones pélvicas están caracterizadas por seguir relaciones espaciales y temporales fijas entre las descargas en diferentes vías motoras, un tipo de actividad que presumiblemente refleja las propiedades de un "generador neuronal de patrones" (46). Este tipo de sistema comprende los siguientes elementos: un oscilador, neuronas coordinadoras, motoneuronas y neuronas disparadoras o de comando. La mayor parte de estos elementos están localizados en la médula espinal a excepción de las neuronas de comando, que se encuentran localizadas a menudo en niveles supraespinales. Las neuronas de comando regulan la salida de este sistema neural al disparar la expresión del patrón motor, pero sin contribuir a su estructura. Los resultados de este estudio sugieren que las neuronas de comando para el generador neural de patrones involucrados en la expresión de los movimientos pélvicos, están localizadas en la región del APO-hipotálamo anterior. Esta sugerencia es consistente con estudios realizados en ratas (55,81) y en otros mamíferos (tlacuache, 68; mono rhesus, 64), que muestran que la estimulación eléctrica de esta área facilita y a menudo inicia la expresión de conducta copulatoria masculina. Además, Oomura y colaboradores (1983), encontraron que ciertos cambios neurales muy claros en el APO media del mono están relacionados con la iniciación de la conducta sexual. Aún de mayor interés es, de acuer-

do con estos autores, el que la actividad de ciertas neuronas en el APO alcanza niveles máximos al principio de la monta y luego disminuye drásticamente durante la continuación de la cópula en el mono. Esto sugiere que neuronas del APO media dispa-ran, pero no dirigen después, la actividad de mecanismos reflejos en niveles inferiores del tallo cerebral y en la médula espinal, involucrados en la expresión de los componentes motores de la copulación. La excitabilidad de neuronas del APO-hipotálamo anterior en la rata macho es modulada por andrógenos, como muestran los hallazgos electrofisiológicos de Kendrick (1983), quien encontró que la castración prolonga significativamente el período refractario de neuronas del APO-hipotálamo anterior que proyectan hacia el fascículo medial del cerebro anterior (vía cuya importancia para la expresión normal de la respuesta sexual masculina, es reconocida), en tanto que el tratamiento con PT reduce el período refractario neuronal a su máximo nivel al mismo tiempo (5 días) que restituyó la conducta de monta.

En resumen, los datos presentados señalan al APO-hipotálamo anterior como la principal región del SNC en la cual actúan los esteroides sexuales para facilitar la expresión del patrón de movimientos pélvicos durante la copulación. Esto no excluye la posibilidad de que varios implantes hormonales colocados en otras áreas del cerebro que se sabe que proyectan hacia el APO-hipotálamo anterior y que son sensibles a hormonas (amígdala

corticomedial y septum, por ejemplo) puedan también, en combinación, ser capaces de restablecer la conducta sexual masculina. La activación de estas neuronas no sólo afectaría áreas límbicas y corticales relacionadas con el interés sexual a través de sus conexiones ascendentes, sino que dispararía también, a través de vías descendentes, la actividad de estructuras espinales inferiores involucradas en la copulación.

7. DISCUSION GENERAL

Los estudios recopilados en esta tesis representan un intento por describir en forma detallada algunos de los eventos que constituyen el comportamiento sexual masculino de la rata.

Se cuenta con información acerca de los movimientos realizados por la rata durante la copulación, a partir del análisis cuadro por cuadro de las imágenes captadas con cinematografía de alta velocidad (13,80) y también de los movimientos corporales y peneanos filmados en vistas ventrales de los sujetos (66,74). Asimismo, se tienen registros de las duraciones de las inserciones peneanas realizadas en los patrones de intromisión y eyacuación por medio de dispositivos eléctricos o electrónicos (19, 65,74). La información correspondiente obtenida en los estudios descritos en esta tesis coincide adecuadamente con los reportes anteriores y los complementa. Así, la utilización de la técnica acelerométrica permitió describir, además de las características temporales (duración, frecuencia de movimientos) establecidas con otras técnicas (13,19,65,66,74,80), características dinámicas tales como la ritmicidad, aceleración y vigor de los movimientos pélvicos copulatorios. Esta técnica, además de proporcionar registros objetivos, gráficos, en los que se pueden estudiar en forma directa las características antes mencionadas, permite un análisis computarizado de las señales eléctricas generadas por el acelerómetro en relación con los

movimientos copulatorios. La introducción del análisis computarizado de estas señales (estudios III y IV, refs. 59 y 79) ha permitido además revelar diferencias muy sutiles en las frecuencias, regularidad y ritmicidad de los movimientos.

La descripción de los cambios de PVS en relación con los movimientos copulatorios es igualmente novedosa. Si bien existen algunas descripciones de las características contráctiles de algunas estructuras del tracto reproductor masculino de la rata y de otras especies (8-11, 31, 47, 67), el registro simultáneo de la PVS y de los movimientos copulatorios en la rata permitió especular acerca de las bases fisiológicas de esta respuesta. De estos registros, así como de datos no incluidos en esta tesis, sobre la duración de las inserciones peneanas en los patrones de intromisión y de eyaculación (60, Fig. 18), se puede apreciar que algunos sujetos requieren en ocasiones de un período más breve de movimientos intravaginales para presentar la expulsión seminal (patrones eyaculatorios cortos), que otros (patrones eyaculatorios largos). Si esta diferencia está dada por factores de experiencia, de edad, de número de intromisiones previas (y/o duración de las inserciones peneanas) etc., queda aún por dilucidar.

Las técnicas utilizadas en estos estudios, además de proporcionar información normativa útil en la descripción de estos fe-

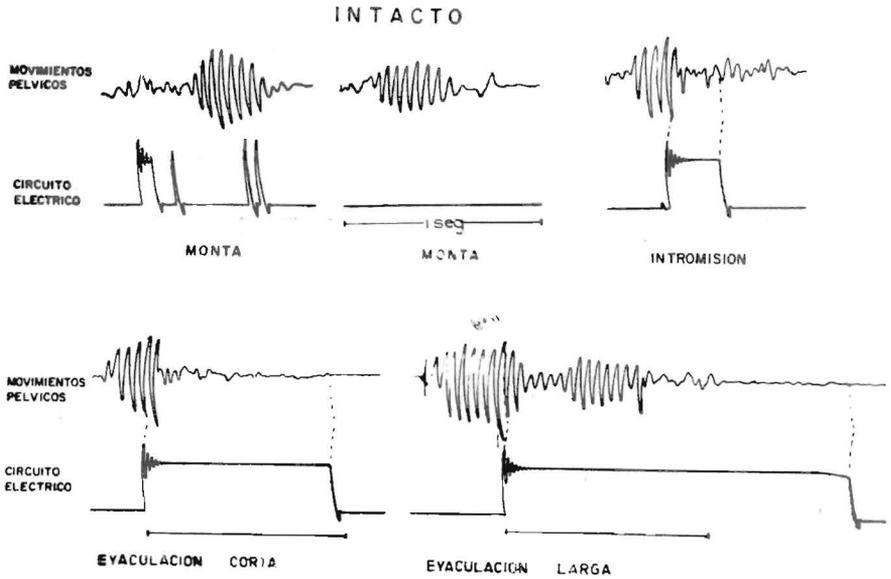


FIGURA 18. Registros poligráficos de los movimientos pélvicos realizados por ratas macho intactas durante patrones de monta, de intromisión y patrones eyaculatorios corto y largo. En forma simultánea se registró el contacto entre la pareja mediante el cierre de un circuito eléctrico. Nótese las diferencias en la duración de la inserción peneana realizada durante los patrones eyaculatorios cortos y los largos.

nómenos, permiten explorar los mecanismos de regulación hormonal y las características anatómicas y funcionales del substrato neural implicado en la expresión del comportamiento sexual en la rata. De estos estudios han derivado varias observaciones:

En la rata, a diferencia del conejo (17,79), no se requiere la acción de andrógenos postpuberales a nivel espinal ni genital (estudios I, III y IV) para que los movimientos pélvicos copulatorios presenten la organización dinámica característica de los animales intactos, en tanto que los Ss se encuentren sexualmente motivados. Así, los movimientos copulatorios de ratas macho, periféricamente deprivadas de andrógenos y los de ratas hembra, mostraron frecuencia y ritmicidad similares a las de los machos intactos. En la rata, en este caso a semejanza del conejo, tampoco parece requerirse la presencia de andrógenos en la etapa neonatal para la posterior expresión de un patrón copulatorio típico (estudio III), ya que ratas hembra intactas o bajo tratamiento con estrógenos o con andrógenos y conejas ovariectomizadas y tratadas con PT presentan movimientos pélvicos cuya ritmicidad y vigor son similares a los de los machos intactos (estudio III, refs. 59,79).

Efectos comparativamente menores fueron revelados por la técnica acelerométrica en relación a las manipulaciones hormonales:

Se observó un aumento en la duración de los trenes de monta de los machos castrados (aún de aquellos a quienes se implantó PT intracerebralmente), de los machos castrados en los que la actividad sexual fue restituida por la administración de BE, de los machos castrados neonatalmente y de las hembras bajo cualquiera de los tratamientos neonatales o postpuberales (estudio I, III y IV). Esto permitiría sugerir que los andrógenos postpuberales ejercen una acción sobre el substrato neural responsable de la expresión de este parámetro copulatorio (duración de los trenes de monta) o bien sobre los órganos sexuales accesorios y genitales externos, modificando la sensibilidad de estas estructuras, lo cual daría como resultado este efecto. Apoyo a esta segunda alternativa es la observación de que la desensibilización peneana en la rata produce un efecto similar (61). Es interesante subrayar que la duración de los trenes de movimientos pélvicos en los patrones de intromisión, en cambio, no fué afectada por ninguno de estos factores (estudios I, III, IV). Ha sido mencionada también la observación de que esta duración presenta menor variabilidad en el animal intacto, que la duración de las montas (estudio I). Hasta donde sabemos, no existe información sobre los mecanismos que regulan la duración de los diversos patrones conductuales copulatorios de la rata. Dado que la inserción peneana pone fin al tren de movimientos pélvicos rítmicos de los patrones de intromisión,

sería lógico suponer que la información táctil provista por este evento es quien determina la duración y organización de este patrón motor. Sin embargo, patrones de intromisión típicos pueden ser mostrados en ausencia de inserción peneana inclusive en ratas con desensibilización peneana, estudio III de esta tesis (refs. 52,59,61 y 66). Podríamos especular, sin embargo, que los trenes de monta, por representar "intentos de intromisión", dependen de la información táctil del área genital y de la pared ventral del cuerpo, así como de información propioceptiva de los músculos, para modular su duración en relación a los ajustes posturales de la pareja. La duración de los trenes de intromisión, por su parte, podría ser más constante al evocarse este patrón conductual de una manera comparativamente más automática en respuesta tal vez a estímulos de las respuestas precedentes. Así, Sachs y Barfield (1976) se refieren al movimiento pélvico profundo de la intromisión como a un movimiento que, si bien requiere en su inicio de una clave sobre la detección del orificio vaginal, puede presentarse extravaginalmente cuando la señal "no vagina" no es detectada o procesada a tiempo. Ellos hacen un símil de este tipo de "errores" con los errores tipográficos que se cometen cuando no se detectan o no se pueden impedir a tiempo.

Otro efecto revelado por esta técnica en relación a las manipulaciones hormonales de los Ss fué un aumento en la frecuencia

de movimientos pélvicos de las ratas macho tratadas con estrógenos (estudio I). Un efecto similar ha sido reportado en conejas tratadas con estrógenos (79) en comparación con los machos intactos. Las ratas hembra bajo los diferentes tratamientos neonatales o postpuberales (estudio III), mostraron también mayores frecuencias de movimientos pélvicos que los machos intactos o bajo el tratamiento hormonal postpuberal. No tenemos aún una explicación adecuada sobre el significado funcional de estos efectos.

8. CONCLUSIONES

En base a la información anterior, se pueden emitir las siguientes conclusiones:

- 1) Las técnicas utilizadas permitieron establecer las características temporales (duración y frecuencia) y dinámicas (vigor, ritmicidad) de los movimientos pélvicos realizados por la rata durante los diferentes patrones copulatorios masculinos.
- 2) Aumentos característicos en la PVS aparecieron en relación con los diferentes patrones copulatorios, sugiriendo que estos aumentos son mediados por arcos reflejos independientes, al menos en su vía aferente.
- 3) No se requiere la acción de andrógenos a nivel espinal ni genital en la rata para la expresión de los patrones copulatorios masculinos típicos.
- 4) La presencia de andrógenos en la rata durante la etapa neonatal, si bien modifica la motivación sexual que mostrará el individuo en la edad adulta, no parece ser esencial para establecer las características del patrón de movimientos pélvicos copulatorios.

- 5) Mayores duraciones de los trenes de monta parecen estar asociados con una falta de acción androgénica y/o una deficiente sensibilidad periféricas.

9. REFERENCIAS BIBLIOGRAFICAS

1. Barfield, R.J. y L.A. Geyer. The ultrasonic postejaculatory vocalization and the postejaculatory refractory period of the male rat. *J. comp. physiol. Psychol.* 88: 723-734,1975.
2. Barfield, R.J. y M.S. Krieger. Ejaculatory and postejaculatory behavior of male and female rats: Effect of sex hormones and electric shock. *Physiol. Behav.* 19: 203-208,1977.
3. Baum, M.J. Differentiation of coital behavior in mammals: A comparative analysis. *Neurosci. Biobehav. Rev.* 3: 265-284,1979.
4. Beach, F.A. Execution of the complete masculine copulatory pattern by sexually receptive female rats. *J. Genet. Psychol.* 60: 137-142,1942.
5. Beach, F.A. Cerebral and hormonal control of reflexive mechanisms involved in copulatory behavior. *Physiol. Rev.* 47: 289-316,1967.
6. Beach, F.A. Factors involved in the control of mounting behavior by female mammals. En: *Perspectives in Reproduction and Sexual Behavior*, editado por M. Diamond. Bloomington, In. Indiana University Press, 1968, pp. 83-131.
7. Beach, F.A., C.M. Rogers y B. LeBoeuf. Coital behavior in dogs: II. Effects of estrogen on mounting by females. *J. comp. physiol. Psychol.* 66: 296-307,1968.
8. Beckett, D.S., R.S. Hudson, D.F. Walker, T.M. Reynolds y R.I. Vachon. Blood pressure and penile muscle activity in the stallion during coitus. *Am. J. Physiol.* 225: 1072-1075,1973.
9. Beckett, D.S., R.S. Hudson, D.F. Walker, R.I. Vachon y T.M. Reynolds. Corpus cavernosum penis pressure and external penile muscle activity during erection in the goat. *Biol. Reprod.* 7: 359-364,1972.
10. Beckett, D.S., R.C. Purohit y T.M. Reynolds. The corpus spongiosum penis pressure and external penile muscle activity in the goat during coitus. *Biol. Reprod.* 12:289-292,1975.
11. Beckett, D.S., D.F. Walker, R.S.Hudson, T.M. Reynolds y R.I. Vachon. Corpus cavernosum penis pressure and penile muscle activity in the bull during coitus. *Am. J. Vet. Res.* 35: 761-764,1974.
12. Bell, C. Autonomic nervous control of reproduction: Circulatory and other factors. *Pharmac. Rev.* 24: 657-736,1972.

13. Bermant, G. Rat sexual behavior: Photographic analysis of the intromission response. *Psychon. Sci.* 2:65-66,1965.
14. Beyer, C., J.L. Contreras, K. Larsson, M. Olmedo y G. Morali. Patterns of motor and seminal vesicle activities during copulation in the male rat. *Physiol. Behav.* 29: 495-500,1982.
15. Beyer, C., J.L. Contreras, G. Morali y K. Larsson. Effects of castration and sex steroid treatment on the motor copulatory pattern of the rat. *Physiol. Behav.* 27: 727-730,1981.
16. Beyer, C., K. Larsson, G. Pérez-Palacios y G. Morali. Androgen structure and male sexual behavior in the castrated rat. *Horm. Behav.* 4: 99-108,1973.
17. Beyer, C., J. Velázquez, K. Larsson y J.L. Contreras. Androgen regulation of the motor copulatory pattern in the male New Zealand white rabbit. *Horm. Behav.* 14: 179-190,1980.
18. Breedlove, S.M. y A.P. Arnold. Hormone accumulation in a sexually dimorphic motor nucleus in the rat spinal cord. *Science* 210: 564-566,1980.
19. Carlsson, S. y K. Larsson. Intromission frequency and intromission duration in the male rat mating behavior. *Scand. J. Physiol.* 3: 189-191,1962.
20. Christensen, L.W. y L.G. Clemens. Intrahypothalamic implants of testosterone or estradiol and resumption of masculine sexual behavior in long-term castrated male rats. *Endocrinology* 95: 984-990,1974.
21. Clemens, L.G. Neurohormonal control of male sexual behavior. En: *Reproductive Behavior*, editado por W. Montagna y W.A. Sadler. New York, Plenum Press, 1974, pp. 23-53.
22. Contreras, J.L. y C. Beyer. A polygraphic analysis of mounting and ejaculation in the New Zealand white rabbit. *Physiol. Behav.* 23: 939-943,1979.
23. Dahlof, L.G. y K. Larsson. Copulatory performances of penile desensitized male rats as a function of prior social and sexual experience. *Behav. Biol.* 24: 492-497,1978.
24. Davidson, J.M. Activation of the male rat's sexual behavior by intracerebral implantation of androgen. *Endocrinology* 79:783-794, 1966.

25. Davidson, J.M. Effect of estrogen on the sexual behavior of male rats. *Endocrinology* 84: 1365-1372,1969.
26. Dewsbury, D.A. Description of sexual behavior in research on hormone behavior interactions. En: *Endocrine Control of Sexual Behavior*, editado por C. Beyer. Nueva York, Raven Press, 1979, pp 1-32.
27. Edgerton, V.R., S. Grillner, A. Sjöström y P. Langger. Central Generation of Locomotion in Vertebrates, En: *Neural Control of Locomotion*, editado por R.M. Herman, Plenum Press, Nueva York, 1976, pp: 439-464.
28. Emery, D.E. y B.D. Sachs. Ejaculatory pattern in female rats without androgen treatment. *Science* 190: 284-286,1975.
29. Emery, D.E. y B.D. Sachs. Hormonal and monoaminergic influences on masculine copulatory behavior in the female rat. *Horm. Behav.* 7: 341-352,1976.
30. Fabre, C. Existence of an ejaculatory-like reaction in ewes ovariectomized and treated with androgens in adulthood. *Horm. Behav.* 9: 150-155,1977.
31. Fedan, J.S., J.C. Beese, F.G. Carpenter y R.S. Teagne. Motor innervation of the smooth muscle of the rat seminal vesicle. *J. Pharmac. exp. Ther.* 201: 285-297,1977.
32. Gerall, A.A., S.E. Hendricks, L.L. Johnson y T.W. Bounds. Effects of early castration in male rats on adult sexual behavior. *J. comp. physiol. Psychol.* 64: 206-212,1967.
33. Gerall, A.A. e I.L. Ward. Effects of prenatal endogenous androgen on the sexual behavior of the female albino rat. *J. comp. physiol. Psychol.* 62: 370-375,1966.
34. Gladue, B.A. y C.H. Doering. Differences in mounting behavior related to androgen binding in rat brain. *Biol. Reprod.* 24, Supl. 1: 50A,1981.
35. Grillner, S. y S. Kashin. On the Generation and Performance of Swimming in Fish, En: *Neural Control of Locomotion*, editado por R.M. Herman, Plenum Press, Nueva York, 1976, pp. 181-202.
36. Harris, G.W. y S. Levine. Sexual differentiation of the brain and its experimental control. *J. Physiol.* 181: 369-400,1965.

37. Hart, B.L. Testosterone regulation of sexual reflexes in spinal male rats. *Science* 155: 1282-1284,1967.
38. Hart, B.L. Sexual reflexes and mating behavior in the male rat. *J. comp. physiol. Psychol.* 65: 453-460,1968.
39. Hart, B.L. Hormones, spinal reflexes and sexual behaviour. En: *Biological Determinants of Sexual Behaviour*, editado por B.J. Hutchison, Chichester, John Wiley & Sons, 1978, pp. 319-347.
40. Hart, B.L. y C.M. Haugen. Activation of sexual reflexes in male rats by spinal implantation of testosterone. *Physiol. Behav.* 3: 735-738,1968.
41. Heimer, L. y K. Larsson. Drastic changes in the mating behavior of male rats following lesions in the junction of diencephalon and mesencephalon. *Experientia* 20: 460, 1964.
42. Holtz, E. von. Relations between the central nervous system and the peripheral organs. *Brit. J. Anim. Behav.* 2: 89-94,1954.
43. Johnston, P. y J.M. Davidson. Intracerebral androgens and sexual behavior in the male rat. *Horm. Behav.* 3: 345-357,1972.
44. Jordan, C.L., S.M. Breedlove y A.P. Arnold. Sexual dimorphism and the influence of neonatal androgen in the dorsolateral motor nucleus of the rat lumbar spinal cord. *Brain Res.* 249: 309-314,1982.
45. Kendrick, K.M. Electrophysiological effects of testosterone on the medial preoptic-anterior hypothalamus of the rat. *J. Endocrinol.* 96: 35-42,1983.
46. Kennedy, D. y W.J. Davis. The Organization of Invertebrate Motor Systems. En: *Handbook of Physiology, Neurophysiology, Second Ed.* American Physiological Society, Washington, D.C., 1975.
47. Knight, T.W. A qualitative study of factors affecting the contractions of the epididymis and ductus deferens of the ram. *J. Endocrinol.* : 19-29,1974.
48. Kurtz, R.G. y N.T. Adler. Electrophysiological correlates of copulatory behavior in the male rat: Evidence for a sexual inhibitory process. *J. comp. physiol. Psychol.* 84: 225-239,1973.
49. Larsson, K. Conditioning and sexual behavior in the male albino rat. *Acta psychol. gothoburg.* 1: 1-269,1956.

50. Larsson, K. Features of the neuroendocrine regulation of masculine sexual behavior. En: *Endocrine Control of Sexual Behavior*, editado por C. Beyer, Raven Press, Nueva York, pp. 77-160, 1979.
51. Larsson, K. Experiential factors in the development of sexual behaviour. En: *Biological Determinants of Sexual Behaviour*, ed. J. Hutchison 1977.
52. Larsson, K. y P. Sodersten. Mating in male rats after section of the dorsal penile nerve. *Physiol. Behav.* 10: 567-571, 1973.
53. Lisk, R.D. Neural localization for androgen activation of copulatory behavior in the male rat. *Endocrinology* 80: 754-761, 1967.
54. Lodder, J. y G.H. Zeilmaker. Effects of pelvic nerve and pudendal nerve transection on mating behavior in the male rat. *Physiol. Behav.* 16: 745-751, 1976.
55. Malsbury, C.W. Facilitation of male rat copulatory behavior by electrical stimulation of the medial preoptic area. *Physiol. Behav.* 7: 797-805, 1971.
56. McLean, P.D., S. Dua y R.H. Denniston. Cerebral localization for Scratching and seminal discharge. *Archs. Neurol.* 9: 485-497, 1963.
57. Mitsuya, H., J. Asai, K. Suyama, T. Ushida y K. Hosoe. Application of cinematography in urology: I. Mechanism of ejaculation. *J. Urol.* 83: 86-92, 1960.
58. Morali, G. y C. Beyer. Neuroendocrine regulation of estrus behavior in mammals. En: *Endocrine Control of Sexual Behavior*, editado por C. Beyer, Raven Press, Nueva York, 1979, pp. 33-75.
59. Morali, G., L. Carrillo y C. Beyer. Neonatal androgen influences sexual motivation but not the masculine copulatory motor pattern in the rat. *Physiol. Behav.* 34: 267-275, 1985.
60. Morali, G., L. Carrillo y C. Beyer. A method for assessing intravaginal thrusting during copulation in rats. *Conference on Reproductive Behavior*. Medford, Mass. EEUU, 1983. Resumen de las comunicaciones.
61. Morali, G., J.L. Contreras y C. Beyer. Effects of penile denervation and genital anaesthetization on the motor copulatory pattern of the rat and the rabbit. *Fourteen Conference on Reproductive Behavior*, East Lansing, Michigan, EEUU, 1982. Resumen de las comunicaciones.

62. Morris, D. The causation of pseudomale and pseudofemale behavior: A further comment. *Behaviour* 8: 46-56,1955.
63. Oomura, Y., H. Yoshimatsu y S. Aou. Medial preoptic and hypothalamic neuronal activity during sexual behavior of the monkey. *Brain Res.* 266: 340-343,1983.
64. Perachio, A.A., L.D. Marr y M. Alexander. Sexual behavior in male rhesus monkeys elicited by electrical stimulation of preoptic and hypothalamic areas. *Brain Res.* 177: 127-144,1979.
65. Peirce, J.T. y R.L. Nuttall. Duration of sexual contacts in the rat. *J. comp. physiol. Psychol.* 5: 585-587,1961.
66. Pollak, E.I. y B.D. Sachs. Penile movements and the sensory control of copulation in the rat. *Behav. Biol.* 17: 177-186,1976.
67. Prins, G.S. y J.D. Zaneveld. Radiographic study of fluid transport in the rabbit vas deferens during sexual rest and after sexual activity. *J. Reprod. Fert.* 58: 311-319,1980.
68. Roberts, W.W., M.L. Steinberg y L.W. Means. Hypothalamic mechanisms for sexual, aggressive, and other motivational behaviors in the opossum *Didelphis virginiana*. *J. comp. physiol. Psychol.* 64: 1-15, 1967.
69. Robinson, B.W. y M. Mishkin. Ejaculation evoked by stimulation of the preoptic area in monkey. *Physiol Behav.* 1: 269-272,1966.
70. Rubin, H.B. y N.H. Azrin. Temporal patterns of sexual behavior in rabbits as determined by an automatic recording technique. *J. exp. Analysis Behav.* 10: 219-231,1967.
71. Sachs, B.D. Role of striated penile muscles in penile reflexes, copulation and induction of pregnancy in the rat. *J. Reprod. Fert.* 66: 433-443,1982.
72. Sachs, B.D. Potency and Fertility: Hormonal and Mechanical Causes and Effects of Penile Actions in Rats, En: *Hormones and Behavior in Higher Vertebrates*, editado por J. Balthazart, E. Pröve y R. Gilles, Springer-Verlag, Berlin, 1983, pp. 86-110.
73. Sachs, B.D. y R.J. Barfield. Temporal patterning of sexual behavior in the male rat. *J. comp. physiol. Psychol.* 73: 359-364,1970.
74. Sachs, B.D. y R.J. Barfield. Functional Analysis of Masculine Copulatory Behavior in the Rat. En: *Advances in the Study of Behavior*, vol 7, editado por J.S. Rosenblatt, R.A. Hinde, E. Shaw y

- C. Beer, Academic Press, Nueva York, 1976, pp: 91-154.
75. Sachs, B.D. y L.D. Garinello. Spinal pacemaker controlling sexual reflexes in male rats. *Brain Res.* 171: 152-156,1979.
 76. Sar, M. y W.E. Stumpf. Androgen concentration in motor neurons of cranial nerves and spinal cord. *Science* 197: 77-79,1977.
 77. Sodersten, P. Estrogen-activated sexual behavior in male rats. *Horm. Behav.* 4: 247-256,1973.
 78. Sodersten, P. y S. Hansen. Effects of castration and testosterone, dihydrotestosterone or estradiol replacement treatment in neonatal rats on mounting behaviour in the adult. *J. Endocrinol.* 76: 251-260,1978.
 79. Soto, M.A., M.E. Reynoso y C. Beyer. Sexual dimorphism in the motor mounting pattern of the New Zealand white rabbit: Steroid regulation of vigour and rhythmicity of pelvic thrusting. *Horm. Behav.* 18: 225-234,1984.
 80. Stone, C.P. y L.W. Ferguson. Temporal relationships in the copulatory acts of adult male rats. *J. comp. Psychol.* 30: 419-433,1940.
 81. Van Dis, H. and K. Larsson. Seminal discharge following intracranial electrical stimulation. *Brain Res.* 23: 381-386,1970.
 82. Ward, I.L. Differential effect of pre- and postnatal androgen on the sexual behavior of intact and spayed female rats. *Horm. Behav.* 1: 25-36,1969.
 83. Whalen, R.E., D.A. Edwards, W.G. Luttge y R.T. Robertson. Early androgen treatment and male sexual behavior in female rats. *Physiol. Behav.* 4: 33-39,1969.
 84. Wilson, D.M. y I. Waldson. Models for the generation of the motor output pattern in flying locusts. *Proc. Inst. Elec. Electron. Eng.* 56: 1058-1064,1968.
 85. Yaschine, T., F. Mena y C. Beyer. Gonadal hormones and mounting behavior in the female rabbit. *Am. J. Physiol.* 213: 867-872,1967.
 86. Young, W.C. The hormones and mating behavior. En: *Sex and Internal Secretions*, vol 2, editado por W.C. Young. Williams and Wilkins, Baltimore MD, 1961, pp. 1173-1239.