

19
20j



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO

FACULTAD DE CIENCIAS

"ESTUDIO COMPARATIVO DEL SUEÑO EN TRES
ESPECIES DE REPTILES".

T E S I S

QUE PARA OBTENER EL GRADO DE:
MAESTRO EN CIENCIAS (BIOLOGIA)
P R E S E N T A ;
SALVADOR HUITRON RESENDIZ

México, D. F.

1989

TESIS CON
FALLA DE ORIGEN



UNAM – Dirección General de Bibliotecas Tesis Digitales Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS © PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

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

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

INDICE

RESUMEN	1
INTRODUCCION	1
Generalidades del ciclo sueño-vigilia	1
Sueño lento	5
Sueño paradójico	6
El sueño en los vertebrados homeotermos	8
Sueño en mamíferos	8
Sueño en aves	13
El sueño en los vertebrados poiquilotermos	15
Sueño en peces	15
Sueño en anfibios	16
Sueño en reptiles	17
OBJETIVOS	23
HIPOTESIS	24
MATERIAL Y METODOS	25
RESULTADOS	32
Estudio en <u>Ctenosaura pectinata</u>	32
Estudio en <u>Ctenosaura similis</u>	60
Estudio en <u>Iguana iguana</u>	63
DISCUSION	108
REFERENCIAS	121

RESUMEN

En los mamíferos y en las aves se han descrito dos fases de sueño con características electrofisiológicas y conductuales propias, a saber: el sueño lento y el sueño paradójico o de movimientos oculares rápidos (MOR). Los estudios anatómicos y bioquímicos realizados en mamíferos, han puesto de manifiesto que entre los sistemas que intervienen en el desencadenamiento del sueño incluyen a un grupo de núcleos distribuidos a lo largo del tronco cerebral, a los cuales se les conoce como núcleos del Rafe y núcleos del Loqus coeruleus ambos productores de neurotransmisores como la serotonina y la noradrenalina respectivamente. Por otra parte, la presencia de sueño en los reptiles ha sido objeto de intensa discusión, debido a que en la actividad cerebral registrada en ellos durante el sueño conductual, no se ha manifestado algún patrón electroencefalográfico semejante al encontrado en los homeotermos. Como consecuencia de esto, la mayoría de los trabajos electrofisiológicos, neuroanatómicos e inmunocitoquímicos relacionados con el sueño se han realizado en especies homeotermas, motivo por el que con este trabajo se pretende : 1) Aportar datos de parámetros electrofisiológicos dicionales a la actividad cerebral, tales como la actividad muscular, ocular, cardíaca y respiratoria, para identificar a los diferentes estados de vigilancia de los reptiles; 2) aportar evidencias neuroanatómicas sobre las regiones neuronales del tronco cerebral que estén presentes en los reptiles y que se han relacionado con el sueño en los mamíferos; 3) identificar la

naturaleza química de los neurotransmisores localizados en los núcleos del Rafe.

El trabajo se dividió en 4 partes: El poligráfico el conductual, el neuroanatómico y el inmunocitoquímico. En el estudio electrofisiológico se utilizaron 4 ejemplares adultos de cada una de las iguanas *Ctenosaura pectinata*, *Ctenosaura similis* e *Iguana iguana*, a las cuales se les implantaron electrodos para registrar el EEG, el EOG, el EMG y el EKG. La parte conductual se valoró conjuntamente con la realización de los registros electrofisiológicos. Las observaciones anatómicas de los núcleos del tronco cerebral se efectuaron en los mismos ejemplares registrados previamente, en base a la técnica de Nissl. Finalmente, el estudio inmunocitoquímico se realizó en dos ejemplares de *C. pectinata* y dos de *I. iguana*.

Los resultados electrofisiológicos y conductuales mostraron en estas especies de reptiles dos fases de sueño: el sueño pasivo y el sueño MOR.

El estudio neuroanatómico mostró la presencia de grupos neuronales similares a los encontrados en los mamíferos y que se han relacionado con el sueño: los núcleos del Rafe y Locus coeruleus.

Finalmente, el estudio inmunocitoquímico mostró como consecuencia de la fluorescencia emitida por los cuerpos neuronales, que los núcleos del Rafe de *C. pectinata* e *I. iguana* contienen serotonina, hecho que confirma que en los reptiles, existe la sustancia que ha sido postulada como parte de un mecanismo complejo regulador del sueño en los homeotermos.

Como consecuencia de estos resultados, se ve apoyada la idea de que en los reptiles existen fases de sueño análogas a las de los mamíferos, las cuales se ven reguladas quizás por las mismas agrupaciones neuronales y por los mismos neurotransmisores.

INTRODUCCION.

GENERALIDADES DEL CICLO SUEÑO-VIGILIA.

El estudio del sueño tiene una larga historia, ya que desde la antigüedad se sabe que el deseo de dormir surge espontáneamente luego de un cierto número de horas de vigilia, además de que el no dormir durante un tiempo prolongado lleva a estados alucinatorios, a las alteraciones de la percepción sensorial, a la pérdida de la noción del tiempo y, en ocasiones extremas, a fenómenos convulsivos generalizados. Hechos por los que al sueño se le ha llegado a dar el carácter de necesario.

Las primeras hipótesis explicaban que el sueño era el resultado de la supresión del estado de vigilia, por lo que se pensaba que el sueño era un fenómeno pasivo, el cual se presentaba como consecuencia directa de la eliminación de los factores responsables de la vigilia, tales como las aferencias visuales, auditivas y somáticas. Como soporte a esta teoría se daba el hecho de que los animales y el hombre buscaban para dormir un lugar adecuado en el que se evitaran las estimulaciones luminosas, sonoras y corporales (Nauta, 1946, citado por Fernández-Guardiola y col, 1973).

Con la aplicación de la electroencefalografía clínica y el desarrollo de las técnicas de lesión, se abrió una nueva vía para el estudio del sueño. Sin embargo, las experiencias de Bremer en 1935 y 1937 (citado por Perino, 1986), obtenidas con sus preparaciones "cerebro aislado" y "encéfalo aislado", seguían apoyando la teoría pasiva del sueño, también conocida como teoría de la desaferentización. Bremer observó en su preparación de

cerebro aislado que los gatos mantenían continuamente una actividad cerebral sincronizada propia del animal dormido, mientras que en la preparación de encéfalo aislado, se mantenía una actividad cerebral normal en el que se alternaban los periodos de sueño y de vigilia. Es conveniente mencionar que la preparación de cerebro aislado consiste en una separación total del tallo cerebral a nivel de la lámina cuadrigémina, que deja funcionalmente aislados al bulbo raquídeo, protuberancia y mesencéfalo; en la actividad cortical aparecen las características del sueño lento como consecuencia de la falta de flujo de información hacia la corteza cerebral que origina y mantiene el estado de alerta. En la preparación de encéfalo aislado la sección, también total, pasa por el límite superior de la médula oblongata, así se conservan las aferencias trigeminales, visuales y auditivas.

El descubrimiento del Sistema Reticular Activador Ascendente (SRAA), propuesto por Moruzzi y Magoun desde 1949 como un agregado difuso de células de diferentes tamaños, separadas por fibras que van en diversas direcciones y que recibe colaterales de todas las vías sensoriales y sensitivas, que forman el sistema inespecífico, no modificó la idea de que el sueño era un acontecimiento pasivo, ahora resultante del agotamiento transitorio del SRAA, ya que cuando se le estimulaba eléctricamente el animal despertaba de inmediato.

No fué sino hasta la obtención del sueño tras la estimulación eléctrica de determinadas estructuras subcorticales, que se postuló una nueva teoría del sueño, en la que se proponía

la intervención de mecanismos activos para la iniciación y el mantenimiento de dicho estado. La prueba decisiva fue proporcionada por Moruzzi (citado por Encabo, 1986), el cual comprobó luego de una sección total del tallo cerebral por detrás de los colículos superiores y por delante de la emergencia del trigémino (preparación medio pontino-pretrigeminal), que los animales experimentales dormían menos que los testigos, y que la cantidad de vigilia aumentaba de manera considerable. Estos hechos lo llevaron a postular la existencia de estructuras generadoras de sueño, localizadas caudalmente a la lesión.

La teoría activa del sueño, se vio apoyada por los trabajos hechos por Hess en 1944 (citado en Fernández-Guardiola y col., 1973), en los que la estimulación eléctrica de un área bien circunscrita en el diencéfalo, produjo conducta de sueño normal en gatos. Los estudios subsecuentes pusieron de manifiesto la existencia de un gran número de zonas hipnogénicas (Hernández-Peón, 1965), por lo que se revaloró la idea de la participación de ciertas estructuras cerebrales en la conducta de sueño. Es así, como actualmente se sabe que la formación reticular, con sus núcleos en el tallo cerebral y el tálamo, y las conexiones de éstos con estructuras del sistema límbico mesencefálico y la corteza cerebral, participan de manera definitiva en el sueño.

Para poder comprender mejor el fenómeno del sueño, es conveniente mencionar que éste ha sido dividido en: sueño lento (SL), también conocido como sueño ligero, sueño sin movimientos oculares rápidos o sueño sincronizado, y sueño paradójico (SP), también llamado sueño activo, sueño con movimientos oculares rápidos (MOR) o sueño desincronizado.* Estas dos fases

presentan patrones electrofisiológicos y conductuales diferentes. Así por ejemplo, se observa que durante el SL la actividad cerebral está constituida por ondas de gran amplitud y baja frecuencia, mientras que el sueño MOR está caracterizado por un electroencefalograma (EEG), de ondas rápidas y bajo voltaje (Kleitman, 1963).

Con respecto a otros parámetros electrofisiológicos, se tiene que los movimientos oculares registrados por el electrooculograma (EOG), disminuyen en frecuencia de la vigilia al SL, y aparecen abruptamente formando ráfagas durante el sueño MOR. La actividad muscular registrada por el electromiograma (EMG), se reduce también hacia el sueño MOR, se presenta durante éste frecuentes sacudidas musculares en las extremidades. Finalmente, las funciones autónomas como la respiración y la frecuencia cardíaca, disminuyen su frecuencia al pasar de la vigilia al SL, para terminar en arritmias durante el SP (Encabo, 1986).

Desde el punto de vista conductual el sueño se ha caracterizado por: 1) la adopción espontánea de una postura específica para cada especie, 2) inmovilidad conductual, 3) umbral elevado para producir respuesta conductual y 4) reversibilidad rápida de la conducta con estimulación relativamente fuerte (Flanigan, 1972; Flanigan y col, 1973).

* El término SP se utiliza para describir la fase de sueño más profunda que se observa en los mamíferos, mientras que el término MOR se usa más frecuentemente en los demás grupos de vertebrados para referirse a esa misma fase.

SUEÑO LENTO.

Los sistemas que intervienen en su desencadenamiento incluyen a un grupo de neuronas distribuidas a lo largo del puente y bulbo, a las cuales se les conoce como núcleos del Rafe (Jouvet, 1967a; Encabo, 1986; Perino, 1986). Estos núcleos, han sido divididos en el gato en: núcleos del Rafe (n.r.) obscuro, n.r. pálido, n.r. magno, n.r. central superior, n.r. del puente, n.r. dorsal, n.r. linear intermedio y n.r. linear rostral (Taber y col, 1960), al parecer es el núcleo del Rafe dorsal el desencadenador del SL, utilizando como neurotransmisor a la serotonina (Dahlstrom y Fuxe, 1964; Anden, 1966; Jouvet, 1967b).

Lo anterior ha sido propuesto debido a que la lesión quirúrgica de dichos núcleos o la destrucción de las terminales serotoninérgicas con 5-6 dihidroxitriptamina, han provocado en los mamíferos la desaparición total del SL durante varios días (Jouvet, 1972; Encabo, 1986). Además, los experimentos farmacológicos tendientes a disminuir los niveles de serotonina, han mostrado que este neurotransmisor es importante para el desencadenamiento del sueño. Entre los fármacos que se han utilizado se encuentran la p-clorofenilalanina (PCPA), la cual al inhibir a la enzima triptofano-hidroxilasa, provoca un insomnio que dura más de 72 horas. También se han utilizado la metisergida y la reserpina, la primera es un inhibidor de los receptores serotoninérgicos, mientras que la segunda disminuye los niveles de serotonina, dopamina y norepinefrina, que originan un insomnio que varía de 12 a 14 horas. Es conveniente mencionar que estos efectos son revertidos por la administración de 5-

hidroxitriptofano (5-HTP) o serotonina (5-HT) (Pujol y col. 1971).

El conjunto de los trabajos arriba mencionados, se sintetizan en la teoría serotoninérgica del sueño, en la que se postuló que la 5-HT, actuaba como un sincronizador e inhibidor de la actividad de la formación reticular o de sus terminaciones a nivel cortical y subcortical (Jouvet, 1967c).

Sin embargo, esta teoría se contradice por el hecho de que durante la vigilia se ve aumentada la actividad neuronal de los núcleos del Rafe y la liberación de 5-HT (Drucker-Colín y col., 1983; Encabo, 1986). Ante esto, Jouvet y su grupo propusieron en 1972 que la 5-HT liberada durante la vigilia inducía en el hipotálamo ventral, la producción de un factor hipnógeno, posiblemente un péptido, que sería el encargado directo de poner en juego a las estructuras responsables de los husos de sueño, de las ondas lentas talámicas y corticales, y de la secreción de la hormona de crecimiento. Como se puede observar, esta propuesta no descarta la posibilidad de la participación directa, de la serotonina en el desencadenamiento del sueño.

SUEÑO PARADOJICO.

El sueño paradójico en el humano se alterna con el sueño lento a intervalos aproximados de 90 minutos. Se caracteriza como ya se mencionó, por la desincronización cortical, por la disminución progresiva del tono muscular, por la presencia de movimientos oculares, por las irregularidades en la frecuencia

cardíaca y respiratoria, y por la aparición en el gato de unas espigas en los cuerpos geniculados laterales, puente y corteza occipital, denominadas ondas PGO (Jouvet, 1967; Turner, 1984; Ferrero, 1986). La aparición de los fenómenos mencionados, se ha correlacionado con núcleos cerebrales específicos. Así, se ha propuesto que las espigas PGO dependen de núcleos del tegmento pontino; la atonía muscular está controlada por un grupo neuronal que rodea al núcleo del locus coeruleus alfa, mientras que las alteraciones cardiorespiratorias están controladas por el complejo parabraquial (Sakai, 1985). Por otro lado, los movimientos oculares rápidos son regulados por los núcleos vestibulares, a través del núcleo del tercer par craneal. Finalmente, la desincronización cortical se debe a las influencias de la formación reticular mesencefálica sobre el Tálamo, el cual se proyecta hacia la corteza (Jouvet, 1967c).

Finalmente, es preciso mencionar que con base en los estudios neurofisiológicos y farmacológicos, Jouvet y su grupo (1972), propusieron que la fase de sueño paradójico se iniciaba por la liberación de serotonina del núcleo del Rafe caudal, mientras que la ejecución y mantenimiento de la fase, dependía de las neuronas monoaminérgicas del locus coeruleus. Sin embargo, por medio de experimentos de lesión, se ha llegado a establecer que las neuronas de dicho núcleo no son esenciales en el ciclo sueño-vigilia. (Jones y col, 1973).

Una de las características más interesantes de esta fase de sueño, fue la observada por Aserinsky y Kleitman (1953), referente a la mayor capacidad que poseen los sujetos para recordar las ensueños al despertar durante el SP que cuando

lo hacen en la fase de SL.

EL SUEÑO EN LOS VERTEBRADOS HOMEOTERMOS

SUEÑO EN MAMIFEROS

Actualmente es un hecho bien establecido que todos los mamíferos que pertenecen al grupo de los terianos: marsupiales y placentarios (Romer y Parson, 1982), tienen bien desarrolladas la fase de SL y la fase de sueño MOR, las cuales han alcanzado su máxima complejidad en el humano, en el que se presenta un fenómeno psicofisiológico denominado ensoñaciones y que aún no ha sido bien entendido. En el otro grupo de mamíferos pertenecientes a los prototerianos, sólo el Equidna se ha estudiado, y en él únicamente se ha encontrado la primera de las dos fases de sueño (Allison y col. 1972). En este animal, se han observado dos estados de vigilia diferentes: la vigilia activa, en donde las frecuencias cardíaca y respiratoria se mantienen entre 80 y 11 por minuto respectivamente, mientras que en el EEG se observa una actividad de baja amplitud y frecuencia elevada; y la vigilia pasiva, en donde las frecuencias cardíaca y respiratoria disminuyen a 56 y 7.8 por minuto respectivamente. Durante este último estado, la actividad cerebral registrada no se ve esencialmente modificada en comparación a la de la vigilia activa, aunque ocasionalmente si se puede observar una lentificación. El SL de estos organismos, que se presenta después de la vigilia pasiva, alcanzó un total de 25 periodos de 27 minutos cada uno durante el nictémero, mientras que no se

encontraron evidencias que indicaran la presencia del SP. (Allison y col. 1972; Ayala-Guerrero, 1983).

Entre los estudios llevados a cabo en los marsupiales, se encuentra el realizado por Van Twyver y Allison (1970), en la zarigüeya *Didelphis marsupialis*, en la que observaron la presencia de SL y SP. Por otro lado, los estudios realizados en el marsupial australiano *Trichosurus vulpecula*, pusieron de manifiesto la existencia de SL y SP, el porcentaje de éste último fue de 13% (Lopresti y Mc. Ginty, 1970). Por otro lado, en la rata canguro *Potorous apicalis* se identificó tanto al SL como al SP (Astic y Royet, 1974).

A los organismos placentarios se les ha considerado como los mamíferos más complejos y es tal vez por ese motivo que en ellos se han realizado una gran cantidad de estudios, que han tenido como finalidad identificar sus estados de vigilancia.

Entre los trabajos llevados a cabo en un grupo de animales placentarios denominados insectívoros (musarañas, topos, erizos, etc.), se encuentran los que realizaron Toutain y Ruckebusch (1975), en el erizo europeo *Eriacoma europaeus*, y los realizados por Tauber y col. (1968b), en el erizo del desierto *Paraschius hipomelas*. Ambos grupos de trabajo identificaron las dos fases de sueño, el primero llegó a determinar que del nictémero el SL más el SP ocupaban el 70%. Mientras el grupo de Tauber observó que el sueño ocupaba el 43%, e incluía tanto al SL como al SP. Por otro lado, Allison y Van Twyver (1970), encontraron en dos especies de topos (*Scalopus aquaticus* y *Condillura cristata*), que el SL ocupa un 26% y el SP un 9% del ciclo nictemeral.

A pesar de los pocos reportes existentes del orden Chiroptera, se ha obtenido la información necesaria para mostrar la presencia del SL y SP en estos organismos. Así, están los trabajos realizados en el murciélago *Myotis lucifugus*, en el cual se encontró una relación directa entre la cantidad de sueño y la temperatura ambiental (Brebba y Pyne, 1972).

Por otro lado, en el grupo de los carnívoros se tiene que el gato (*Felis catus*), ha sido el animal más estudiado por lo que sus fases de sueño han quedado perfectamente identificadas. De esta manera, se ha establecido que dicho animal pasa un 50% en SL y un 15% en SP del nictémero (Jouvet, 1967b; Ayala-Guerrero, 1983).

En otras especies de mamíferos como el zorro (*Vulpes vulpes*), se observó que el SL ocupa aproximadamente el 30% y el SP el 10% del ciclo nictemeral (Dallaire y Ruckebusch, 1974).

Con respecto a los ungulados, y en particular a los rumiantes, Ruckebusch (1963), ha determinado que tanto en la cabra como en la vaca se manifiestan claramente las dos fases de sueño, hecho que terminó con la idea de que debido al regurgitamiento del alimento, estos animales no tenían fase de sueño paradójico. En otro grupo de ungulados constituido por los perisodáctilos sólo han sido estudiados el burro y el caballo, en ambos se han encontrado los estados de sueño descritos para los demás mamíferos (Ruckebusch, 1963, 1971).

En los mamíferos proboscídeos como el elefante, sólo se han hecho estudios de tipo conductual, en los que se han observado las dos fases de sueño, durante el SP se presentan

el ratón, de 11.4 minutos para el hamster y de 12.2 minutos para la ardilla (Van Twyver, 1969). Por otro lado, los estudios llevados a cabo por Khazan en 1963 (citado por Ayala-Guerrero, 1983), en los lagomorfos (conejos y liebres), han revelado también para estos animales, la presencia de SL y SP.

En los primates, las características electrofisiológicas con las que se presenta el SL y el SP, son muy similares a las exhibidas por el hombre (Freemon y col, 1971; Adams y Barrat, 1974), en el cual tal y como lo ejemplifica Turner (1984), la fase de SL se ha dividido en:

ETAPA I: Es la transición entre la vigilia y el sueño. Se caracteriza por una actividad cerebral de baja amplitud con frecuencias que varían de 3 a 7 cps. Durante esta etapa la reactividad del individuo ante los estímulos ambientales se halla disminuida, llegando a presentar mioclonias generalizadas que a veces despiertan al sujeto, dándole la sensación de caer al vacío.

ETAPA II: Esta etapa se caracteriza por la aparición de los husos de sueño que consisten en descargas de frecuencias rápidas de 12 a 14 cps, de amplitud creciente y decreciente, a veces seguidas o precedidas de grandes ondas lentas de comienzo negativo denominadas complejos K.

ETAPA III y IV: En esta etapa la actividad electroencefalográfica se caracteriza por la gran cantidad de ondas delta de gran amplitud (de 20 a 400 uv). Si la cantidad de dichas ondas es menor al 50% del trazo en una hoja de registro, se considera etapa III, y si es mayor se considera etapa IV.

La etapa de SP, que se alterna con el SL a intervalos de 90 minutos y cuya duración oscila entre los 15 y 20 minutos, se caracteriza por un ritmo electroencefalográfico de baja amplitud y frecuencia rápida, muy semejante al observado durante la vigilia. El registro oculográfico permite observar la presencia de movimientos oculares rápidos, que dan un nombre alternativo a esta fase de sueño, mientras la actividad muscular disminuye y la frecuencia cardíaca y respiratoria se ven alteradas.

Se ha postulado que durante el sueño MOR ocurren la mayoría de los sueños, generalmente muy complejos y ricos en imágenes visuales.

SUEÑO EN AVES

A pesar de que los trabajos realizados sobre la actividad eléctrica cerebral que muestran las aves durante los diferentes estados de vigilancia no han sido tan numerosos como los llevados a cabo en los mamíferos, se ha observado que los patrones obtenidos son muy similares a los que éstos presentan, aunque se observan diferencias respecto a la duración de las fases del ciclo. Así, tenemos que en las aves la vigilia se ve caracterizada por un estado activo y otro pasivo, después del cual se manifiesta la primera fase de sueño, equivalente al SL de los mamíferos. Dicha fase, se ve interrumpida por períodos pequeños en los que la actividad cerebral se desincroniza durante 4 a 12 segundos. Estas interrupciones corresponden a la fase de SP (Vasconcelos-Dueñas y Ayala-Guerrero, 1983).

Es preciso mencionar que durante la vigilia la actividad

cerebral es rápida y de baja amplitud, mientras que la frecuencia cardíaca, respiratoria, y actividad muscular se encuentran elevadas.

Los estudios llevados a cabo en la paloma Columbia livia (Van Twyver y Allison, 1972; Walker y Berger, 1972), en el buho Strix aluco (Susic y Kovacevic, 1973), y en el perico Aratinga canicularis (Ayala-Guerrero y col, 1988b), han mostrado que después de la vigilia pasiva se presenta una etapa de transición hacia el SL. Dicha etapa es la somnolencia, que se caracteriza porque su actividad cerebral se ve disminuida ligeramente en frecuencia, y aumentada en amplitud. Otros parámetros electrofisiológicos como la actividad muscular, cardíaca y respiratoria, también muestran un decremento (Tomo y col, 1973). Conductualmente se observa que en la somnolencia el animal esponja las plumas y se manifiesta un cabeceo que es consecuencia de la disminución paulatina en el tono de los músculos del cuello, mientras que los movimientos oculares son poco frecuentes.

Los trabajos llevados a cabo por Vasconcelos-Dueñas y Ayala-Guerrero (1983), en el pato Anas platyrhynchos, en la paloma de alas blancas Zenaidura macroura y en el perico Aratinga canicularis muestran, al igual que los estudios realizados por Van Twyver y Allison (1972) en la paloma Columbia livia, por de Tomo y col.(1973), y por Schlehber y col (1974), en el pollo Gallus domesticus, que durante la fase de SL los organismos permanecen quietos con los ojos cerrados y el tono muscular significativamente disminuido, mientras que la actividad cerebral

muestra ondas lentas de gran amplitud típicas de esta fase de sueño.

Durante el SP se presentan sacudidas musculares acompañadas por movimientos descendentes de la cabeza, que culminan con un movimiento rápido elevatorio de ésta, y la apertura de los ojos. Estos investigadores indican que el EEG de esta fase, está constituido por ondas de alta frecuencia y baja amplitud, semejantes a las de la vigilia. En esta fase se presentan movimientos oculares rápidos, y la frecuencia cardíaca y respiratoria se hacen irregulares.

Por último, hay que hacer notar que según los trabajos de Berger y Walker (1972) y los de Susic y Kovacevic (1973), los buhos son las únicas aves en las que los movimientos oculares no se presentan en ninguna de las fases de los estados de vigilancia.

EL SUEÑO EN LOS VERTEBRADOS POIQUILOTERMOS

SUEÑO EN PECES

Los registros electrofisiológicos efectuados durante la alternancia de actividad-reposo, tendientes a mostrar la presencia de sueño en los peces son muy pocos, y éstos no han podido mostrar variaciones significativas en la actividad eléctrica de las estructuras cerebrales registradas, durante los diferentes estados de vigilancia, aunque sí se presenta disminución del tono muscular y de la frecuencia respiratoria durante el estado de reposo (Karmanova y col, 1976; Voronov y col, 1977).

Aunque electrofisiológicamente no se puede hablar de un patrón de sueño en los peces, conductualmente se encuentran claras evidencias de este estado de vigilancia. Así, se tiene que estos organismos permanecen sobre el fondo del tanque por mucho tiempo, y es posible inclusive tomar a los peces con la mano y sacarlos hasta la superficie durante el supuesto sueño antes de que los animales reaccionen alejándose, como se reporta en un estudio realizado sobre nueve especies de peces de los arrecifes de las Bermudas (Tauber y col, 1969).

SUEÑO EN ANFIBIOS

En los anfibios no se han encontrado variaciones electrofisiológicas significativas durante los diferentes estados de vigilancia, definidos estos últimos por criterios conductuales. Lo que se ha observado es que durante la vigilia la actividad eléctrica cerebral es rápida y de gran amplitud y con una actividad fusiforme que coincide con los movimientos respiratorios. La frecuencia cardíaca y la actividad muscular permanecen relativamente altas. Conforme los animales entran en reposo, disminuye la amplitud y la frecuencia de la actividad eléctrica cerebral, así como el tono muscular y la frecuencia cardíaca; la actividad fusiforme se hace cada vez menos frecuente y aparecen espigas de gran amplitud que se superponen a la actividad cerebral de base. No se reconoce alguna fase de movimientos oculares rápidos que pudiera indicar la posible presencia de una fase de sueño semejante a la fase paradójica de los vertebrados superiores. Cuando los animales salen del estado de reposo, la actividad eléctrica cerebral cambia, regresando al

patrón electrofisiológico descrito para la vigilia (Hobson y col. 1968; Lazarev, 1978; Segura, 1966).

SUEÑO EN REPTILES

En los reptiles, se ha discutido de manera muy intensa la existencia del sueño. Esto se debe principalmente a que desde el punto de vista electroencefalográfico, no se han encontrado evidencias claras de la presencia de alguna de las dos fases de sueño, descritas para los homeotermos. Sin embargo, no hay que olvidar que el encéfalo de los reptiles ha alcanzado un desarrollo evolutivo diferente al de las aves y mamíferos, motivo por el que las ondas electroencefalográficas que se registren en aquellos organismos, no tienen por que ser iguales a las de los homeotermos. Un hecho claro en apoyo a esto, es que como se sabe en los reptiles no se encuentra una neocorteza perfectamente desarrollada, y es sólo en algunos de ellos donde existe un primordio de dicha estructura (Mc New y col. 1971), la cual se sincroniza funcionalmente con estructuras subcorticales y da origen en un momento dado a la fase de SL de los mamíferos.

A pesar de lo anterior, existen en la literatura algunos reportes de estudios de tipo electroencefalográfico y electrofisiológico llevados a cabo en algunos reptiles, en los que se aportan evidencias sobre la presencia de una o de las dos fases de sueño, que además se han considerado homólogas a las de los homeotermos debido a que tanto la actividad cerebral, muscular, ocular y cardíaca muestrancambios similares a los que

se manifiestan en los vertebrados superiores que dependen del estado de vigilancia en el que se encuentren (Melesio-Molasco y col., 1983).

Así, en el orden Squamata, se tienen los trabajos hechos en las iguanas *Ctenosaura pectinata* e *Iguana iguana* (Flanigan, 1973), en las que se reportó la presencia de una fase de sueño en la que la actividad cerebral se hace lenta junto con la disminución del tono muscular y la frecuencia cardíaca. Por otro lado hay reportes que indican la presencia de SL y SP en el camaleón *Phrynosoma merrilli* (Romo y col., 1978), en el que la actividad cerebral durante la primera fase de sueño se hace lenta y aumenta de amplitud, para acelerarse posteriormente durante el SP. Los movimientos oculares rápidos, la elevación de la frecuencia cardíaca y la atonía muscular interrumpida por mioclonias, que se presentaban durante esta última fase de sueño, fueron reportadas en los camaleones *Chamaeleo melleri*, y *Chamaeleo jacksoni* (Tauber y col., 1966), y en las iguanas *Dipsosaurus dorsalis* (Huntley y col., 1977), *Ctenosaura pectinata* (Tauber y col., 1968a), y *Ctenosaura similis* (Ayala-Guerrero y Vargas-Reyna, 1987).

En los reptiles del orden Crocodylia, se ha reportado la fase de SL en el caimán sudamericano *Caiman sclerops* (Flanigan y col., 1973; Warner y Huggins, 1978), en el que la actividad cerebral se hace lenta acompañada de una disminución en el tono muscular y la frecuencia cardíaca. El SP se ha reportado en el caimán *Caiman latirostris* (Peyrethon y Dusan-Peyrethon, 1969), que se manifiesta por una aceleración de la actividad cerebral, hipotonía muscular, movimientos oculares rápidos y frecuencia

cardíaca acelerada.

En los Quelonios *Isoetes marginata* (Herman y col. 1964), *Terrapene carolina* (Flanigan y col. 1974) y *Geochelone carbonaria* (Hartse y Rechtschaffen, 1974), se observó que la actividad cerebral se hace lenta y la disminución en otras variables electrofisiológicas durante el reposo, estado que se homologó a la fase de SL de aves y mamíferos. Por otro lado, el SP se ha reportado en las tortugas *Emys orbicularis* (Vasilescu, 1970), *Gopherus berlandieri* (Friedman-Saavedra, 1982), *Kinosternon* sp. (Ayala-Guerrero, 1987) y *Gopherus flavomarginatus* (Ayala-Guerrero y col. 1988a), en las que se observó que la actividad cerebral se hacía rápida y de amplitud ligeramente elevada como en la vigilia.

El otro orden de reptiles (Rhynchocephalia), aún no ha sido estudiado, ya que la tatuara de Nueva Zelandia no se ha adaptado a las condiciones de laboratorio.

Por otro lado, los estudios conductuales han evidenciado el sueño en los reptiles, por lo que se han llegado a determinar cuatro posturas características que se han observado en las iguanas (Flanigan, 1973), y tortugas (Flanigan, 1974). De esta manera se tiene que la postura 1, que corresponde a la vigilia activa, se caracteriza porque el animal mantiene sus extremidades flexionadas en soporte del cuerpo, mientras que la cabeza y el cuello están elevadas, y los ojos permanecen abiertos. La postura 2, que corresponde a la vigilia pasiva, es similar a la anterior, con la excepción de que el cuerpo descansa en el piso. En la postura 3 las extremidades están ligeramente flexionadas,

llegan a pegarse al cuerpo y en dirección a la cola, la cabeza reposa en el piso y los ojos permanecen cerrados. En la posición 4 todas las extremidades están pegadas al cuerpo y en dirección a la cola, la cabeza se encuentra sobre el piso y los ojos permanecen cerrados. Estas dos últimas posturas corresponden a comportamiento de sueño.

Además de los estudios mencionados, se han realizado otros en el área de la neurohistología, los cuales han mostrado que la cantidad de agrupaciones neuronales situadas en el encéfalo de los reptiles, es inferior al que se ha observado en los vertebrados superiores, particularmente al de los mamíferos. Sin embargo, en dichos trabajos se ha puesto de manifiesto que en el tronco cerebral, estructura filogenéticamente muy antigua (Parent, 1984), existen las mismas agrupaciones de neuronas que se han relacionado en homeotermos con el desencadenamiento del SL y sueño MOR (Cruce y Nieuwenhuys, 1974; Donkelaar, 1976). más aún, los estudios histoquímicos han demostrado que en éstas agrupaciones neuronales, existe el mismo tipo de neurotransmisores que se ha señalado como participe en la generación y mantenimiento de las etapas de sueño (Karmanova y col, 1978; Kamei y col, 1981; Parent, 1984).

De esta manera, están los trabajos de Donkelaar (1976), Cruce y Nieuwenhuys (1974), en los que en diferentes especies de reptiles han descrito a la formación reticular, la cual presenta semejanzas a la de los mamíferos. En los reptiles ha sido subdividida en tres zonas: media, medial y lateral (Donkelaar y Nieuwenhuys, 1976). La zona media esta formada por dos agrupaciones neuronales, los núcleos del Rafe inferior y los

núcleos del Rafe superior. La zona medial contiene a los núcleos Reticulares Magnocelulares, mientras que los núcleos Reticulares de la zona lateral han sido considerados como un primordio de la formación reticular lateral de los mamíferos (Cruze y Nieuwenhuys, 1974).

Los núcleos Reticulares de la zona medial están formados por una serie de núcleos a los cuales se les conoce como núcleos Reticulares inferiores, medios y superiores. Estas agrupaciones neuronales tal y como lo mencionan Berman (1968), y Taber (1961), han sido descritos en casi todos los trabajos del tronco cerebral realizados en el gato y otros mamíferos, en los cuales se les ha dado el nombre de núcleos Tegmentales Gigantocelulares o núcleos Reticulares Pontis Caudalis, Centralis y Oralis.

En los vertebrados homeotermos, los núcleos de la formación reticular se han relacionado con el sueño. De esta forma, tenemos los trabajos de Jouvet (1972), en los que a los núcleos del Rafe y a la serotonina contenida en ellos como importantes para el desencadenamiento del sueño. También están los trabajos de de Sakai (1985), en los que postula a neuronas colinérgicas de los núcleos Reticulares Magnocelulares y núcleos del LOCUS COERULEUS alfa, como generadores de la atonía muscular observada durante el sueño. Por otra parte, están los trabajos de Sastre (1981), en los que observa que la lesión electrolítica de los núcleos Reticulares Pontis Caudalis, causan una desaparición de la desincronización cortical que se registra durante el SP de los mamíferos.

Es conveniente tomar en cuenta que se han descrito varias

estructuras neuronales como participes en la regulación del ciclo vigilia-sueño en los mamíferos, involucrando a diferentes neurotransmisores, dando origen a una diversidad de hipótesis. Sin embargo, hasta el presente todavía no se conocen con precisión a los mecanismos reguladores de este fenómeno.

OBJETIVOS

Con base en todo lo anterior, está bien establecido que existen 2 fases de sueño en aves y mamíferos. Sin embargo, en vertebrados menos complejos como son considerados los reptiles, hay una intensa discusión y numerosas contradicciones en relación a la presencia de dicho fenómeno.

Por ello los objetivos de este trabajo son:

1 - Aportar datos de parámetros electrofisiológicos además de la actividad cerebral, tales como la actividad cardíaca, muscular y ocular, los cuales pueden ser apoyos adecuados en este tipo de estudios.

2 - Aportar evidencias de tipo neuroanatómico, al identificar en los reptiles estudiados, aquellas regiones neuronales que han sido relacionadas con la regulación del sueño en los mamíferos, y que probablemente estén relacionadas con este fenómeno en los reptiles.

3 - Identificar la naturaleza de los neurotransmisores contenidos en las agrupaciones neuronales de los núcleos del Rafe.

HIPOTESIS

De acuerdo a lo expuesto anteriormente es probable que las neuronas que constituyen los núcleos del Rafe de los reptiles estudiados contengan serotonina como en los mamíferos. hechos que apoyarían la idea de la existencia en los reptiles de fases de sueño similares a las descritas en aves y mamíferos.

MATERIAL Y METODOS

El trabajo, se llevó a cabo en iguanas adultas y aparentemente sanas de los especies *Ctenosaura pectinata*, *Ctenosaura similis* e *Iguana iguana*, se dividió en cuatro partes: estudio conductual, estudio electrofisiológico, estudio neuroanatómico y estudio inmunocitoquímico.

Todos los organismos que se utilizaron pasaron por un periodo de adaptación a las condiciones del laboratorio, el cual se dió en una cámara con periodos de luz-obscuridad de 12 horas para cada uno, y temperatura medioambientales.

Estudio electrofisiológico.

Se utilizaron 4 animales de cada especie los cuales se anestesiaron vía intraperitoneal, con pentobarbital sódico a una dosis de 35 mg/kg. En seguida se procedió a la implantación crónica de 7 electrodos de acero inoxidable constituidos por agujas hipodérmicas de longitud aproximada de 5 mm. Dichos electrodos se soldaron a un conector de 9 contactos. También se utilizaron 2 electrodos hechos de grapas quirúrgicas, que se soldaron por medio de un alambre al mismo conector.

La técnica de implantación se realizó de la siguiente manera: Anestesiado el animal se hizo una limpieza con alcohol de la zona de implantación. Posteriormente se trepanaron 4 orificios en el hueso parietal del cráneo, 2 a cada lado de la línea media. En dichos trépanos se colocaron los electrodos que registrarían la actividad eléctrica cerebral (EEG), de la cual se cuantifico la amplitud y frecuencia de las ondas registradas durante los

diferentes estados de vigilancia. De la misma forma, se hicieron 3 orificios en el hueso frontal, uno exactamente arriba de cada ojo, en donde se colocaron los electrodos para captar la actividad ocular (EOG), que se calculó en base al número de movimientos oculares efectuados por minuto. El tercer orificio se realizó en la parte más anterior de dicho hueso, y en él se introdujo el electrodo que se referiría a tierra. Una vez colocados los 7 electrodos, se fijaron con acrílico dental, junto con el conector al que se encontraban soldados.

Para colocar los electrodos de grapa quirúrgica, se hizo una incisión en la parte dorsal del cuello del animal por donde se introdujeron dichos electrodos, para poder registrar la actividad muscular (EMG), la cual se cuantificó en base al voltaje que se registro durante los diferentes estados de vigilancia observados. Es preciso mencionar que estos mismos electrodos sirvieron para registrar la frecuencia cardiaca, la cual se calculó en latidos por minuto.

Después de la intervención quirúrgica, los animales se dejaron recuperar durante un mínimo de 7 días en una cámara con luz constante. Al finalizar la recuperación los organismos se trasladaron a una cámara sonoamortiguada y aislada eléctricamente, en la cual se llevaron a cabo los registros. Es preciso mencionar que en esta última cámara los animales permanecieron durante 3 días antes de iniciarse el estudio, con luz constante y temperatura entre 25 y 35°C, con el propósito de lograr su habituación a las condiciones de registro, el cual se realizó con luz constante para poder observar los patrones

conductuales de los animales, que son fundamentales para poder distinguir los estados de vigilancia.

Los registros se llevaron a cabo durante periodos de 24 horas continuas en un poligrafo marca Grass modelo 3D de ocho canales con una velocidad de registro de 3 mm/seg, y se obtuvieron muestras a otras velocidades. El análisis de los trazos se realizó visualmente y en ellos se midió la duración de cada una de los diferentes estados de vigilancia observados, además se obtuvo el porcentaje, la duración promedio y la frecuencia de cada uno de éstos.

Estudio conductual.

Para valorar la parte conductual, las iguanas se observaron continua y simultáneamente a los registros arriba mencionados, se hicieron todas las anotaciones pertinentes que permitieran relacionar los cambios conductuales con las variaciones electrofisiológicas. Es importante mencionar que la observación de la actividad respiratoria mostrada por las iguanas, se efectuó de manera cualitativa, a través de la observación directa de los animales.

La caracterización de la fase que denominamos MOR en los reptiles del presente estudio, se dió en base a: 1) Su aparición después de largos periodos de sueño pasivo, tal y como sucede en los mamíferos, donde se presenta después de largos periodos de SL, que coincide con una marcada inmovilidad conductual. 2) Automatismos motores generalizados que incluyen movimientos corporales de las extremidades, de la cola, y cabeza, incluyendo

movimientos masticatorios. Dichas manifestaciones motoras también son características del sueño MOR de los mamíferos. 3) Aparición de movimientos oculares. 4) Incremento en la actividad cardíaca y respiratoria, como también se han descrito en homeotermos, y 5) sacudidas fásicas de los músculos.

Estudio Neuroanatómico.

Se realizó en los mismos ejemplares que se utilizaron para el estudio electrofisiológico y conductual, de la siguiente manera: Las iguanas se anestesiaron nuevamente con nembutal a la dosis indicada anteriormente, en seguida se hizo una incisión en la región ventral a nivel del torax, a través de la cual se introdujo un separador de Farabeu para desplazar un poco las costillas del animal y dejar al descubierto el corazón, al cual se le introdujo a nivel del ventrículo una aguja hipodérmica del número 22, por la que se perfundió al organismo con 200 ml de solución salina, los cuales sustituyeron a los líquidos sanguíneos que drenaban por una incisión en la aurícula derecha. Posteriormente la perfusión se realizó con 500 ml de paraformaldehído al 4% en una solución salina amortiguada a pH 7.4 (PBS). Es preciso mencionar que para aumentar el flujo de la solución fijadora a la cabeza de la iguana, ésta se colocó a un nivel inferior del resto del cuerpo, el cual se cubrió con hielo para disminuir el flujo de paraformaldehído a zonas que no interesaban.

Después de la perfusión, se extrajo el encéfalo y se identificaron sus partes constitutivas, en seguida, se separó la

zona correspondiente al tronco cerebral, el cual se colocó en una solución del formol al 10% durante un tiempo no menor a 7 días. Al cumplirse el tiempo de posfijación, el tronco cerebral se sacó de la solución en la que se encontraba y se lavó durante 2 horas en agua corriente y luego, durante 10 minutos con agua destilada.

Inmediatamente después se deshidrató el tejido con cambios de alcoholes graduales, iniciando con alcohol al 70% durante 2 horas, seguido de un cambio de alcohol al 80% también durante 2 horas. Finalmente, al tejido se le dieron otros cambios con alcoholes al 90%, 96%, alcohol etílico absoluto y con una mezcla vol:vol de alcohol etílico absoluto-xilol también durante 2 horas. Inmediatamente después, el tejido se introdujo en una mezcla de parafina-xilol en partes iguales y se incubó durante 12 horas a una temperatura de 60°C. Transcurrido este tiempo, el tejido se incluyó en parafina y se realizaron cortes de 50 micras de grosor en un microtomo rotatorio marca Americal Optical. Los cortes obtenidos se colocaron en portaobjetos que previamente habían sido bañados con albúmina de Mayer, y se almacenaron en una estufa a 60°C.

La tinción de los cortes se realizó con base en la técnica de Nissl de la siguiente forma: Las laminillas con los cortes fueron procesadas con dos cambios de xilol durante 15 minutos cada uno. Después se les dieron otros dos cambios con alcohol etílico-absoluto durante 15 minutos para cada uno, y dos más con alcohol del 96%; se hidrataron con agua destilada y se tñeron con violeta de cresilo durante 5 minutos, se lavó el exceso de colorante en 2 cambios de agua destilada. Se deshidrataron los cortes en alcoholes graduales desde 70%, 96% y etílico-absoluto.

6
baño de 30 minutos con tripsina. para asegurar que la mayoría de los antígenos quedaran al descubierto. Posteriormente se lavaron tres veces con PBS-Triton.

Después los cortes se incubaron durante 2 horas en una cámara húmeda a temperatura ambiente. con una mezcla de albúmina al 1% en PBS y suero normal de cabra al 10% en PBS. Al finalizar esta incubación. se realizaron 3 lavados con PBS-Triton. y luego se incubaron con el primer anticuerpo la IgG de conejo anti-serotonina. el cual previamente se había centrifugado a 10,000 rpm durante 10 minutos. para precipitar agregados. La incubación de éste anticuerpo se llevó a cabo durante 24 horas en una cámara húmeda a 4°C.

Después. se realizaron 3 lavados del tejido con PBS-Triton. para que a continuación se incubara el segundo anticuerpo (anti IgG de conejo conjugado con isotocianato de fluoresceína). durante 2 horas a 37°C en una cámara húmeda. Dicho anticuerpo se había centrifugado a 6,000 rpm durante 10 minutos. con el objeto de precipitar agregados.

Finalmente se realizaron tres lavados con PBS-Triton y se montaron los cortes con glicerol para su observación posterior al microscopio de fluorescencia.

RESULTADOS

ESTUDIO EN Ctenosaura pectinata.

Las iguanas de la especie Ctenosaura pectinata mostraron cuatro estados de vigilancia con características electrofisiológicas y conductuales propias. Dichos estados son: vigilia activa, vigilia pasiva, sueño pasivo y sueño MOR.

Durante la vigilia activa se registró una actividad eléctrica cerebral cuyas ondas mantuvieron una frecuencia que osciló entre 9 y 10.2 ciclos por segundo (cps), y de amplitud elevada ($23.3 \mu\text{v} \pm 2.2 \mu\text{v}$). Dicha actividad se vió enmascarada por los artificios producidos por el movimiento del animal, mientras que la actividad ocular se mantuvo elevada (50.3 ± 3.6 movimientos por minuto), y el tono muscular alto (100%) (Fig. 1). Durante esta fase se observó una frecuencia cardíaca cuyo valor promedio fue de 43.7 ± 5.5 latidos por minuto (los valores que se dan de la frecuencia cardíaca corresponden a sólo dos ejemplares de C. pectinata, ya que en los dos restantes no se pudo registrar ésta). Durante esta fase, se observó de manera cualitativa, que la actividad respiratoria era intensa.

Conductualmente (fig. 2), las iguanas exhibieron una postura en la que el cuerpo separado del piso, se apoyaba sobre las cuatro extremidades separado del piso, mientras que la cabeza continuamente se movía hacia los lados. Durante esta fase, el animal mantenía una actividad motora generalizada e ingería sus alimentos (Fig. 2).

En la vigilia pasiva se registró una actividad cerebral de

amplitud similar al estado anterior ($22.5 \mu\text{v} \pm 2.2 \mu\text{v}$). la cual se mantuvo con una frecuencia que osciló entre 8.4 y 10.2 cps. La actividad ocular fué menos frecuente que la presentada en la vigilia activa (8.9 ± 0.7 movimientos por minuto). mientras que el tono muscular se mantuvo en un 30% en comparación al estado anterior (Fig. 3). Con respecto a la frecuencia cardiaca se observó que disminuyó ligeramente en comparación al estado anterior (35 ± 6.8 latidos por minuto).

Durante la vigilia pasiva (Fig. 4), los animales permanecieron quietos con los ojos abiertos y el cuerpo sobre el piso. La cabeza la mantenían erguida y en ocasiones la movían lateralmente. (Fig. 4)

Después de la vigilia pasiva se presentó la etapa de sueño pasivo que siempre antecedia al sueño MOR, y que es homólogo al SL de los homeotermos. Durante esta etapa la frecuencia de la actividad cerebral disminuyó, varió de 5.4 a 6 cps. igualmente su amplitud fue menor con respecto a la de los estados anteriores ($9.5 \mu\text{v} \pm 1.8 \mu\text{v}$). Por otro lado, la actividad ocular disminuyó hasta desaparecer, mientras que el tono muscular se abatió a un 8%, en comparación con el estado de vigilia activa (Fig. 5). Además, la frecuencia cardiaca disminuyó a 17.6 ± 2.2 latidos por minuto. Es preciso hacer notar que cualitativamente se observó que la actividad respiratoria decreció a tal grado de que en algunas ocasiones era imperceptible.

Conductualmente (Fig. 6), los animales permanecieron quietos con la cabeza y el cuerpo sobre el piso de la cámara de registro, y con los ojos cerrados. La relajación muscular durante este

estado llegó a ser tal que sus extremidades yacían flácidamente pegadas al cuerpo en dirección a la cola. (Fig. 6)

Después de la fase de sueño pasivo se instaló el sueño MOR, durante el cual el EEG mostró ondas con una frecuencia de 7.2 a 8.4 cps, mientras que la amplitud de estas aumentó en relación al estado de reposo ($19.5 \mu\text{v} \pm 3 \mu\text{v}$). Simultáneamente a esta actividad, se presentaron ráfagas de movimientos oculares rápidos (32 ± 5.7 movimientos por minuto), mientras que la atonía muscular observada durante la fase de sueño anterior, se veía interrumpida por sacudidas musculares o micclonias que provocaban un aumento en el tono muscular (20%) (Fig. 7). Durante esta fase de sueño, se observó una aceleración en la actividad respiratoria.

Conductualmente los animales permanecieron con los ojos cerrados y el cuerpo totalmente relajado, llegando a tener la cuatro extremidades con las palmas al revés y en dirección a la cola, tal y como se observa en la figura 6. Durante esta fase se llegaron a presentar sacudidas de las extremidades o movimientos laterales de la cabeza.

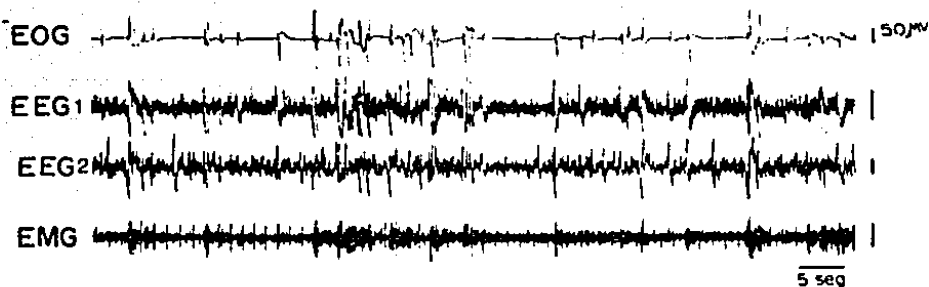


FIG. 1 VIGILIA ACTIVA DE LA IGUANA Ctenosaura pectinata.

EOG, electro-oculograma; EEG 1, actividad eléctrica de la parte anterior del cerebro; EEG 2, actividad eléctrica de la parte posterior del cerebro; EMG, electromiograma. (Estas abreviaturas se mantendrán en los registros que se mostraran más adelante).

El registro corresponde a uno de los trazos más representativos de la vigilia activa de uno de los ejemplares de C. pectinata. Como se puede observar hay una gran cantidad de movimientos oculares (50.3 ± 3.6 movimientos por minuto), que coinciden con las ondas de gran amplitud producidas por los movimientos del animal, las cuales se superponen a la actividad cerebral de base. Además nótese que el tono muscular se encuentra muy elevado (se tomf como 100%).

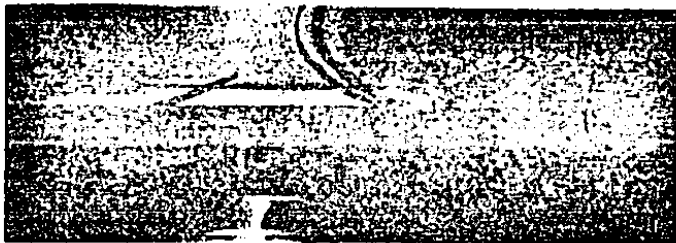


FIG 2. FOTOGRAFIA DE *Gehosaurus pectinata* QUE ILUSTRA EL ESTADO DE VIGILIA ACTIVA.

Esta fotografia muestra claramente como la iguana mantiene la cabeza levantada y el cuerpo separado del piso se encuentra apoyado en sus extremidades.



FIG. 3. VIGILIA PASIVA DE Ctenosaura pectinata.

El registro corresponde a uno de los trazos más representativos de la vigilia pasiva. Obsérvese como la cantidad de movimientos oculares disminuyó (8.9 ± 0.7 movimientos por minuto), en comparación a la vigilia activa como consecuencia de la falta de movimientos del animal, lo que a su vez permite ver la actividad de base del EEG.

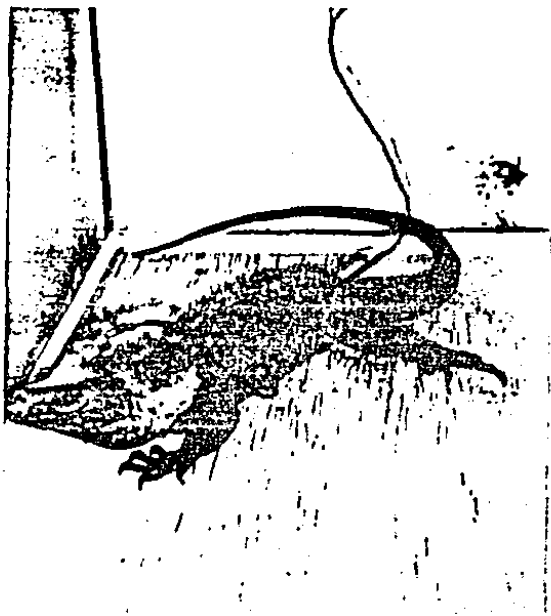


FIG. 4. FOTOGRAFIA EN LA QUE SE MUESTRA EL ESTADO DE VIGILIA PASIVA DE LA IGUANA Ctenosaura pectinata.

Nótese como la cabeza la mantiene levantada, mientras que el cuerpo descansa sobre el piso de la cámara de registro.

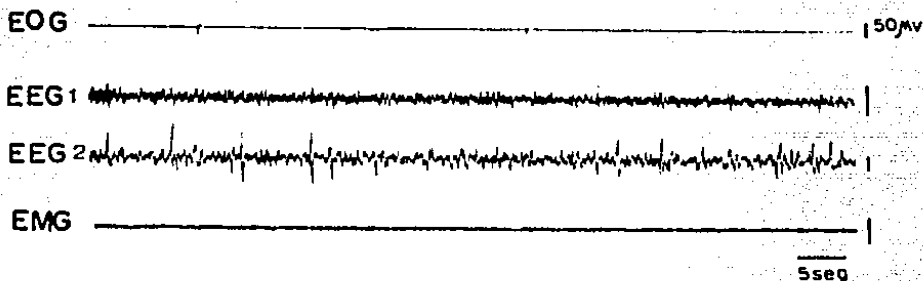


FIG. 5. ESTADO DE SUERO PASIVO DE Ctenosaura pectinata.

En este registro representativo, se puede observar que la amplitud del ritmo de base del EEG disminuyó ($9.5 \mu v \pm 1.8 \mu v$), en relación a los estados anteriores, situación que también puede observarse en el tono muscular, el cual se mantuvo en un 8%, y en la actividad ocular, en donde los movimientos oculares desaparecen, llegándose a presentar esporádicamente pequeños potenciales que se correlacionan con movimientos aislados.

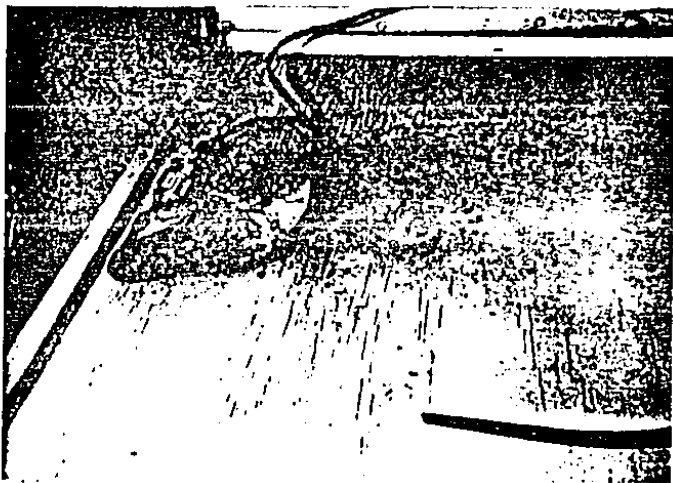


FIG. 6. FOTOGRAFIA EN LA QUE SE OBSERVA EL ESTADO DE SUEÑO PASIVO DE *Crotaphytus wislizeni*

Obsérvese como el animal esta relajado totalmente, y mantiene siempre los ojos cerrados.

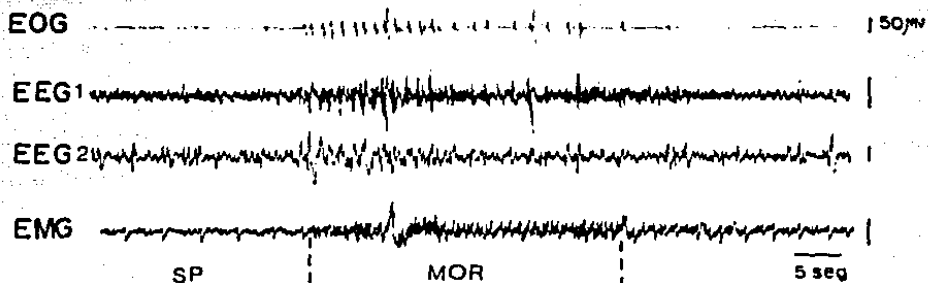


FIG. 7. REGISTRO REPRESENTATIVO DE LA FASE MOR DE SUEÑO DE Ctenosaura pectinata.

En esta fase se presentan los movimientos oculares rápidos con una frecuencia de 32 ± 5.7 movimientos por minuto, los cuales coinciden con un aumento en la amplitud y frecuencia de la actividad cerebral, mientras que el tono muscular aumenta a un 20%, siendo este mayor al registrado durante el sueño pasivo.

SP- Sueño pasivo.

MOR- Sueño de movimientos oculares rápidos.

Características cuantitativas de los estados de vigilancia.

El tiempo invertido por las iguanas de la especie *Ctenosaura pectinata* en cada uno de los estados de vigilancia durante el nictémero, muestra que pasan el 5.22% en vigilia activa; el 20.88% en vigilia pasiva; el 73.31% en sueño pasivo y el 0.56% en sueño MOR (Cuadro 1).

ESTADO DE VIGILANCIA	CANTIDAD TOTAL EN 24 HORAS DE REGISTRO	%
VIGILIA ACTIVA (VA)	75.16 min.	5.22
VIGILIA PASIVA (VP)	300.67 min.	20.88
SUEÑO PASIVO (SP)	1056.09 min.	73.34
SUEÑO MOR	8.06 min.	0.56

Cuadro 1. En el cuadro se muestran los valores promedio de la duración total de los diferentes estados de vigilancia de los cuatro ejemplares de *C. pectinata* registrados, las cuales pasan la mayor parte del nictémero en sueño pasivo, mientras que en sueño MOR pasan pocos minutos.

La duración promedio de la fase MOR de sueño osciló entre 7.3 y 33 seg, con un promedio general de 11.33 seg.

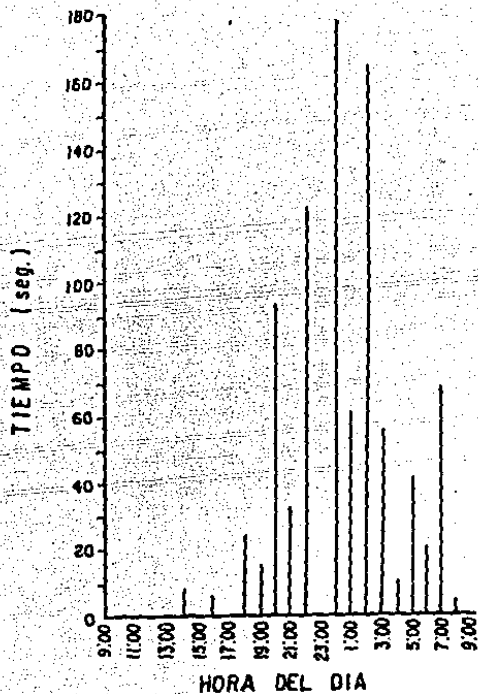
En cuanto al tiempo total de sueño MOR invertido en 24 horas de registro, se observó una variación de 66 a 919.8 seg, con un

promedio general de 447 seg.

Al cuantificar (Gráfica 1), la cantidad total de SP que se acumuló cada hora, se observó que el tiempo invertido por cada animal en este tipo de sueño varió de 0 a 178 seg.

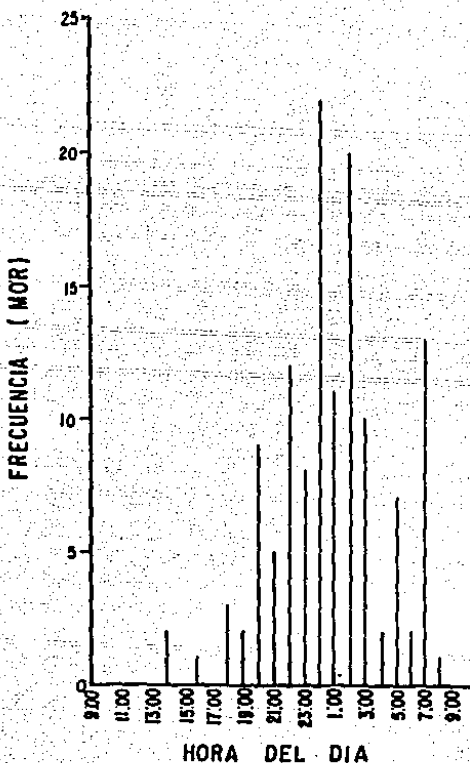
El número total de las fases de sueño MOR obtenidas durante las 24 horas de registro (Gráfica 2), osciló de 2 a 125 fases MOR, con un promedio general de 39 fases MOR. En tanto que el número de fases MOR observado cada hora varió de 0 a 22 fases.

Finalmente, la distribución nictemeral de los estados de vigilancia (Hipnograma 1), indica claramente que las iguanas del género *C. pectinata* duermen preferentemente durante la noche, presentándose entre las 19:00 y las 3:00 horas la mayor densidad de sueño MOR (ver discusión).



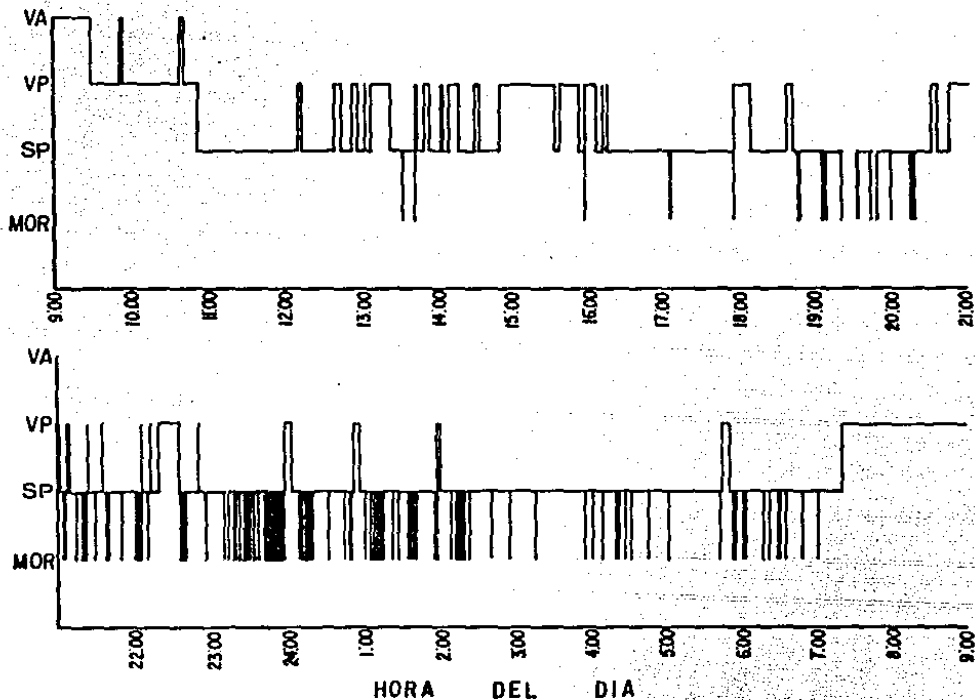
GRAFICA 1. Gráfica representativa de un ejemplar de C. Pectinista, que muestra la cantidad total de sueño MOR por cada hora de registro que presentó Ctenosaura Pectinista.

Obsérvese como la cantidad total de sueño MOR varió de 0 a 178 seg.



GRAFICA 2. La gráfica representa el número de fases MOR obtenidas en un ejemplar de *Ctenosaura pectinata* por cada hora de registro.

Obsérvese como a las 0:00 horas se presentó la mayor cantidad de fases MOR, mientras que hubo horas en las que no se presentó alguna fase de este tipo de sueño.



HIPNOGRAMA 1. Hipnograma representativo de la distribución nictemeral de las fases del ciclo sueño-vigilia de *Ctenosaura pectinata*. Obsérvese como entre las 19:00 y las 3:00 horas se presenta la mayor densidad de sueño MOR.

VA, vigilia activa; VP, vigilia pasiva; SP, sueño pasivo; MOR, sueño de movimientos oculares rápidos.

DISTRIBUCION DE LOS NUCLEOS DEL RAJE Y LOCUS COERULEUS.

Con el estudio neuroanatómico realizado en los cuatro ejemplares de C. pectinata se identificaron a las neuronas de los núcleos del Rafe, las cuales se distribuyen desde el mesencéfalo hasta la parte posterior del bulbo, localizadas hacia la línea media del tronco cerebral.

En estos organismos se observaron claramente dos zonas de agrupación de las neuronas del Rafe, una correspondiente a los núcleos del Rafe superior, y otra denominada núcleos del Rafe inferior. (Fig. 8)

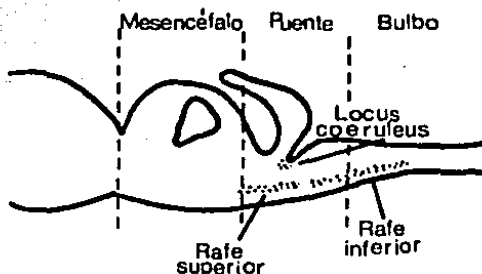


Fig. 8. En el dibujo se puede observar la distribución que presentan los núcleos del Rafe a lo largo del tronco cerebral.

El estudio detallado de dichos núcleos mostró que las neuronas del Rafe superior (Ras), son polimórficas (Fig. 9), con un eje menor promedio de $13.19 \mu\text{m}$ ($\pm 3.23 \mu\text{m}$), y un eje mayor promedio de $29.26 \mu\text{m}$ ($\pm 5.57 \mu\text{m}$). Se encuentra delimitado en su parte anterior y dorsalmente por el cuarto ventrículo (IV), mientras que en la porción ventrolateral en ambos lados se encuentran los pares ventrales de los núcleos del nervio Oculomotor (IIIv), y ventralmente se encuentran los núcleos interpedunculares ventrales (Ipv), (Fig. 10).

En su parte caudal, el Ras está delimitado dorsalmente por el IV, observándose a este nivel los núcleos Reticulares superiores (Rs), (Fig. 11).

Por otro lado, se observó que las neuronas del Rafe inferior (Rai), tienen un eje menor promedio de $14.83 \mu\text{m}$ ($\pm 8.23 \mu\text{m}$), y un eje mayor promedio de $28 \mu\text{m}$ ($\pm 3.5 \mu\text{m}$), (Fig. 12). La parte rostral del Rai está delimitada, a ambos lados por los núcleos Reticulares medios (Rm), y dorsalmente por el IV, (Fig. 13).

La región caudal de Rai tiene lateralmente y en ambos lados, a los núcleos Reticulares inferiores (Ri), mientras que ventralmente se encuentra el piso del bulbo raquídeo (Fig. 14).

Además de los núcleos descritos arriba, también se identificó a las neuronas que forman los núcleos del LOCUS COERULEUS (Coer), los cuales también se han relacionado con la regulación del sueño en los mamíferos. Se observó que dichos núcleos están constituidos por neuronas polimórficas (Fig. 15), cuyo eje menor promedio es de $7.76 \mu\text{m}$ ($\pm 2 \mu\text{m}$), y un eje mayor

promedio de 21.23 μm (\pm 5.5 μm).

Estos núcleos se observan a ambos lados del tronco cerebral a nivel del puente (Fig. 16). dorsalmente están delimitados por el piso del IV. mientras que ventralmente los delimitan las neuronas del núcleo del Trigémino (rVme).

Finalmente, el estudio inmunocitoquímico realizado en el tronco cerebral de dos iguanas del género *C. pectinata* mostró que las neuronas serotoninérgicas están confinadas exclusivamente a los núcleos del Rafe. Esta afirmación se basa en la fluorescencia de tipo verdoso observada en estos núcleos, la cual es consecuencia de la presencia de serotonina en ellos (Figs. 17a y 17b).

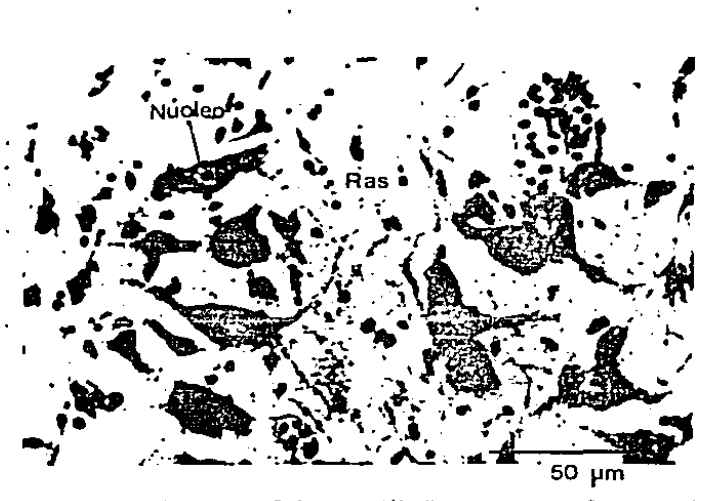


FIG. 9. En la fotomicrografía se observan las neuronas polimórficas del núcleo del Rafe superior (Ras). (800 X)

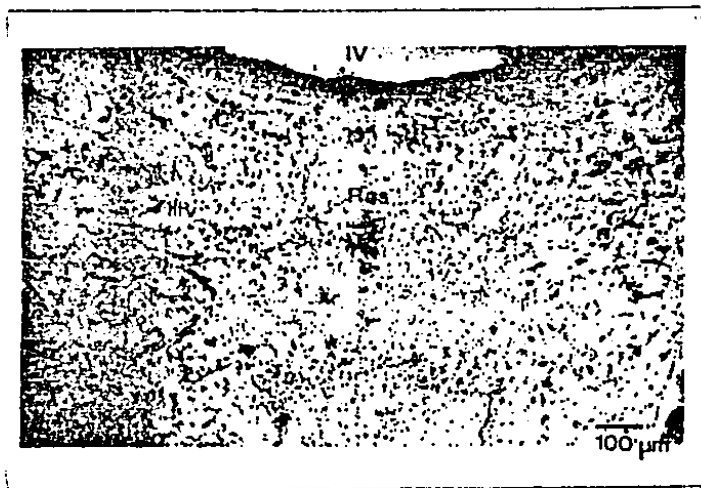


FIG. 10. Fotografía de un corte transversal a nivel del puente en la que se observa la parte anterior del Rafe superior (Ras), el cual está delimitado dorsalmente por el cuarto ventrículo (IV), y lateralmente por las neuronas de los pares ventrales de los núcleos del nervio oculomotor (IIIv). (128X)

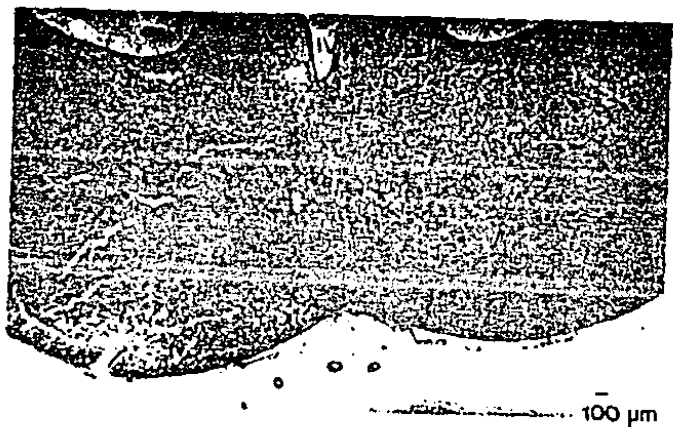


FIG. 11. Corte transversal a nivel del puente en el que se muestra como la parte caudal del Rafe superior (Ras) está delimitado dorsalmente por el cuarto ventrículo (IV), y lateralmente por los núcleos Reticulares superiores (Rs). (25.6 X)

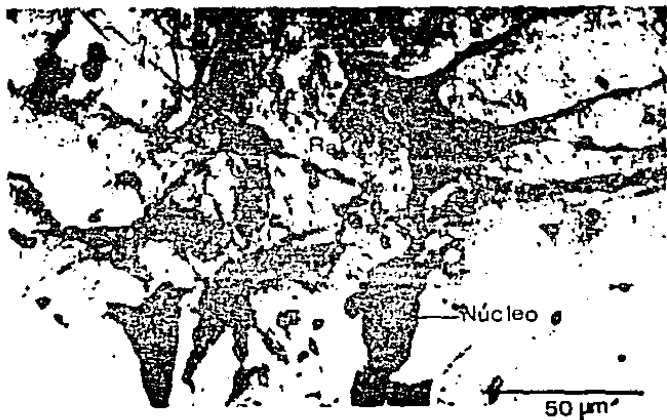


FIG. 12. La fotomicrografía muestra a un grupo de neuronas pertenecientes al Rafe inferior (Rai).

(800 X)

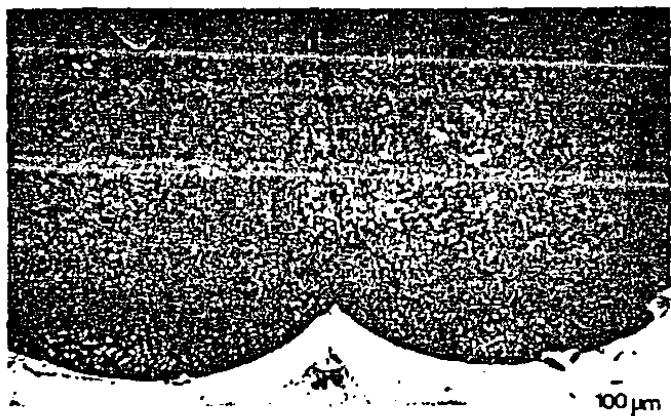


FIG. 13. Corte transversal a nivel del puente en el que se observa la parte rostral del Rafe inferior (Rai), la cual está delimitada lateralmente por los núcleos Reticulares medios (Rm), y dorsalmente por el cuarto ventrículo (IV).

(25.6 X)

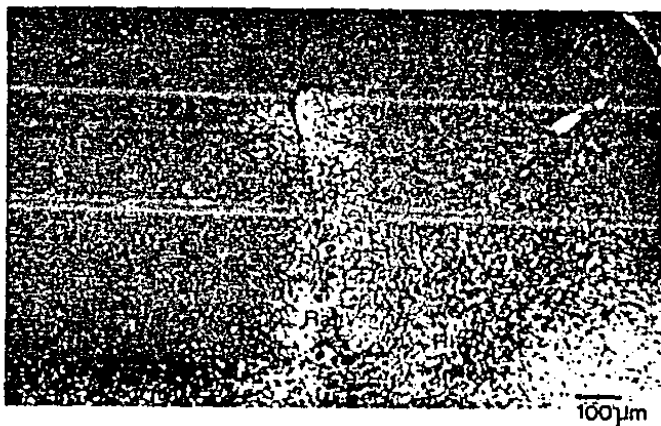


FIG. 14. Fotografía de un corte transversal a nivel del bulbo en la que se observa como la parte caudal del Rafe inferior (Rai), está delimitada lateralmente por los núcleos Reticulares inferiores (Ri). Dorsalmente se observan los núcleos del nervio Hipogloso (XII).

(80 X)



FIG. 15. Fotomicrografia en la que se pueden observar a las neuronas que constituyen los núcleos del Locus coeruleus (Coer).
(320 X)

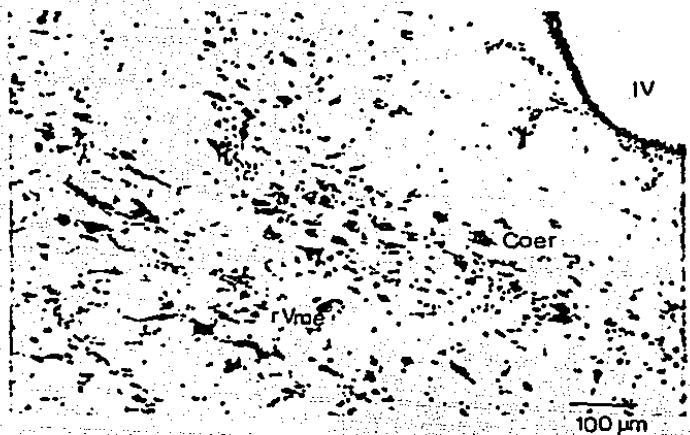
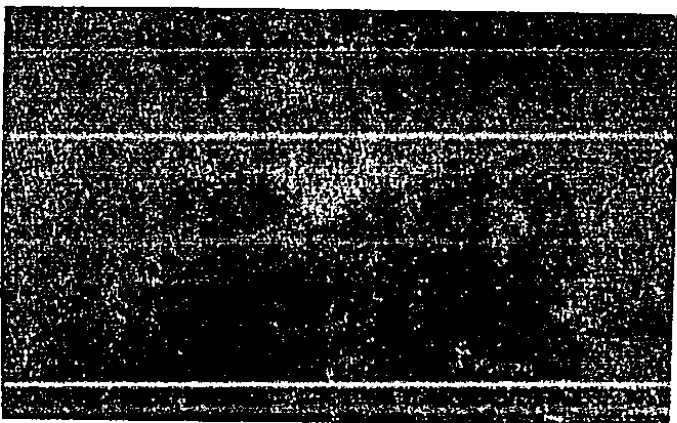
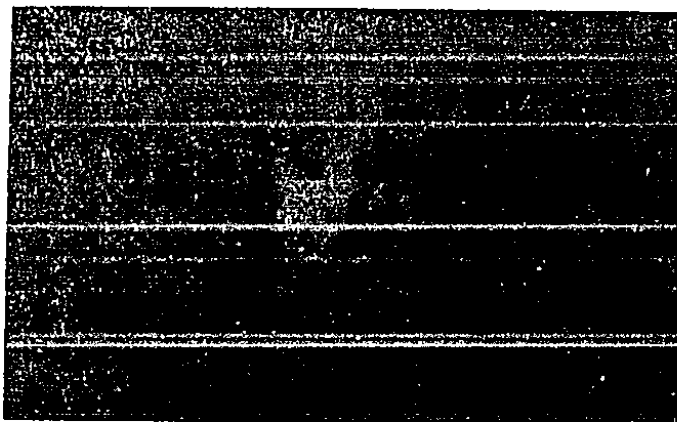
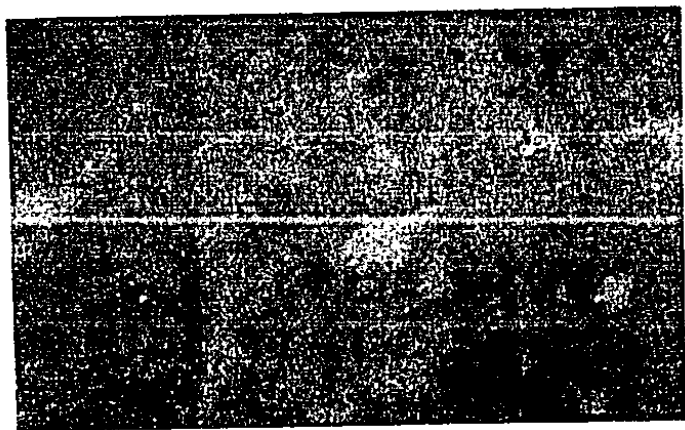
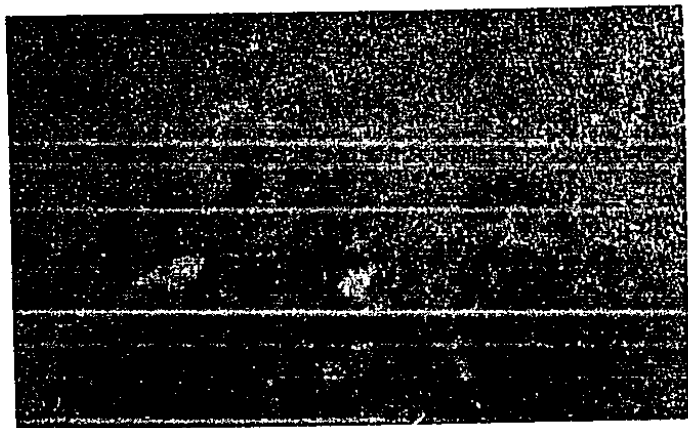


FIG. 16. Fotografía de un corte transversal a nivel del puente en la que se observa a los núcleos del *Locus coeruleus* (Coer), en el piso del cuarto ventrículo (IV), mientras que ventralmente se encuentran las neuronas del Trigémino (rVme). (128 X)



400 X

FIG. 17a. En las fotomicrografías se puede observar la fluorescencia (amarillo-verdosa), que emiten los cuerpos neuronales del Rafe superior de C. pectinata.



200 X

FIG. 17b. En las fotomicrografías se observa la fluorescencia emitida por las neuronas del Rafe inferior, hecho que nos indica que ellas contienen serotonina.

ESTUDIO EN Ctenosaura similis.

En las iguanas Ctenosaura similis (Fig. 18), se observaron los siguientes estados de vigilancia: vigilia activa, vigilia pasiva, sueño pasivo y sueño MOR.

Durante la vigilia activa se observó que en el EEG predominaba una actividad eléctrica de amplitud elevada ($23.1 \mu\text{v} \pm 1.6 \mu\text{v}$) y cuya frecuencia varió de 8.4 a 10.2 cps. Además, se observó que durante este estado el EOG mostró una gran cantidad de movimientos oculares (52.1 ± 2.6 movimientos por minuto), mientras que el EMG registró un tono muscular elevado, el cual se tomó como el 100% (Fig. 19). Durante esta fase la frecuencia cardíaca se mantuvo elevada (56.5 ± 5.1 latidos por minuto), los valores de la frecuencia cardíaca corresponden únicamente al promedio de dos animales. La observación cualitativa de la actividad respiratoria mostró que ésta se mantenía muy intensa.

Conductualmente, los animales presentaron una postura de alerta que se caracterizó porque la iguana mantenía la cabeza levantada y el cuerpo separado del piso de la cámara de registro. Dicha postura se veía interrumpida constantemente por el caminar del animal o por la alimentación de éste (postura similar a la observada en la figura 2).

Con respecto a la vigilia pasiva, se registró una actividad cerebral de amplitud similar a la del estado de vigilia activa ($21.2 \mu\text{v} \pm 2.3 \mu\text{v}$), cuya frecuencia osciló de 8.4 a 9.6 cps. Por otro lado, se observó que la actividad ocular se hacía menos intensa en relación al estado anterior (9.5 ± 4.3 movimientos por minuto), mientras que el tono muscular se mantuvo en un

37.5% (Fig. 20). Durante este estado, la frecuencia cardíaca disminuyó ligeramente en relación al estado anterior (47.1 ± 3.3 latidos por minuto) (Fig. 20).

Conductualmente los animales mantuvieron los ojos abiertos y la cabeza levantada, mientras que el cuerpo reposaba sobre el piso de la cámara. Esta postura se veía interrumpida esporádicamente por movimientos laterales de la cabeza o de las extremidades (ver figura 4).

Durante el sueño pasivo, la actividad cerebral mostró una disminución en la que la amplitud de las ondas registradas llegó a disminuir notoriamente con respecto a los estados de vigilia ($10.6 \mu\text{v} \pm 1.6 \mu\text{v}$), mientras que la frecuencia de estas ondas varió de 4.8 a 6 cps. Por otro lado, el ECG mostró una disminución de los movimientos oculares que culminaron con la desaparición de éstos y el tono muscular se vió disminuido de manera importante, ya que se mantuvo en un 5% en relación al observado durante la vigilia activa (Fig. 21). La actividad respiratoria llegó a ser imperceptible, y la frecuencia cardíaca bajo a 25.8 ± 2.8 latidos por minuto.

La conducta exhibida durante este estado, indica que los animales permanecieron quietos con los ojos cerrados, mientras que su cabeza y cuerpo descansaban sobre el piso de la cámara de registro. Es importante mencionar que en esta fase las extremidades de los animales se orientaban hacia la cola y se desplazaban hacia la línea media del cuerpo (ver figura 6).

Después de la fase de sueño pasivo, se presentó la fase de sueño MOR, durante la cual las iguanas mantuvieron una actividad

eléctrica cerebral rápida (7.8 a 8.4 cps.), y de amplitud mayor a la del estado anterior ($20.6 \mu\text{v} \pm 1.6 \mu\text{v}$), similar a la del estado de vigilia. Durante el tiempo que duraba el sueño MOR se presentaban ráfagas de movimientos oculares rápidos (30 ± 2.5 movimientos por minuto), y sacudidas musculares que aumentaron el tono de los músculos del cuello a un 20% (Fig. 22). La frecuencia cardíaca aumento en comparación al sueño pasivo (40.4 ± 3.7 latidos por minuto), mientras que la observación cualitativa de la actividad respiratoria mostró que ésta presentaba arritmias que concordaban con las sacudidas musculares observadas durante esta fase de sueño.

Conductualmente los reptiles permanecieron totalmente relajados y con los ojos cerrados. Esta postura se veía interrumpida por los movimientos laterales de cabeza, de la cola y de las extremidades.



FIG. 18. FOTOGRAFIA EN LA QUE SE MUESTRA UN EJEMPLAR DE LA
IGUANA Ctenosaura similis

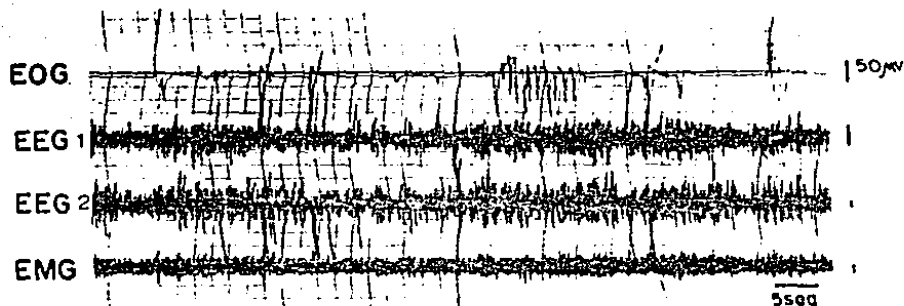


FIG. 19. REGISTRO REPRESENTATIVO DE LA VIGILIA ACTIVA DE LA IGUANA *Ctenosaura similis*.

Obsérvese la gran cantidad de movimientos oculares (52.1 ± 2.6 movimientos por minuto), la gran amplitud mostrada por la actividad cerebral ($23.1 \pm 1.6 \mu v$), y el elevado tono muscular que corresponde a un 100%.

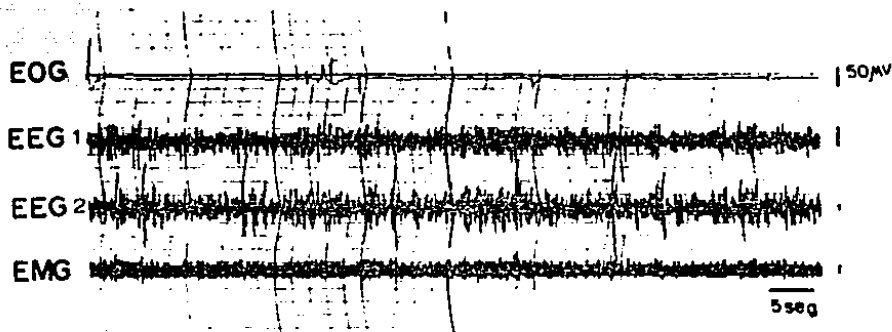


FIG. 20. REGISTRO REPRESENTATIVO DE LA VIGILIA PASIVA DE Ctenosaura similis.

Durante este estado la actividad ocular disminuye (9.5 ± 4.3 movimientos por minuto), mientras que no se observan diferencias importantes en el EEG con respecto al estado anterior. En esta fase el tono muscular baja a un 37.5%.

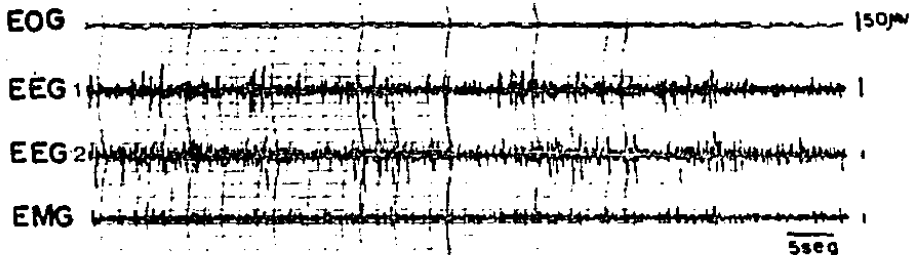


FIG. 21. REGISTRO REPRESENTATIVO DEL ESTADO DE SUERO PASIVO DE *Ctenosaura similis*.

En este estado la actividad cerebral registrada muestra una disminución en amplitud y frecuencia con respecto a la vigilia (cuadros 4a y 4b), mientras que la actividad ocular desaparece y el tono muscular disminuye a un 5% .

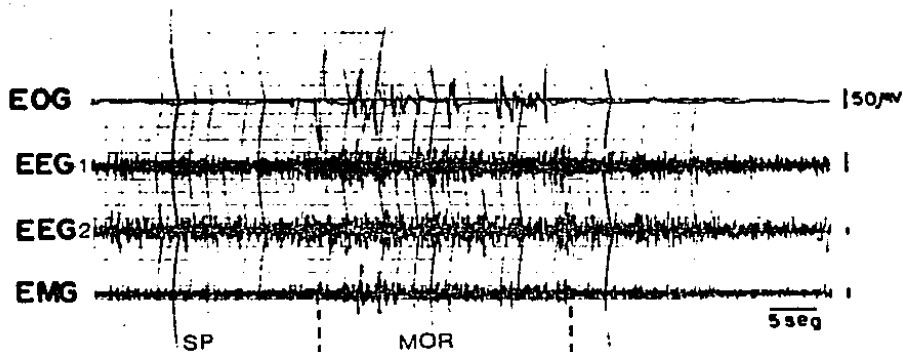


FIG. 22. FASE MOR DE SUEÑO DE Ctenosaura similis.

En esta fase de sueño se presentan ráfagas de movimientos oculares (30 ± 2.5 movimientos por minuto), mientras que el tono muscular aumenta a un 20%. La amplitud de las ondas cerebrales, aumentan de manera similar a los estados de vigilia (cuadros 4a y 4b).

Características cuantitativas de los estados de vigilancia.

El tiempo invertido durante el nictémero por las iguanas de la especie *C. similis* para cada uno de los estados de vigilancia descritos anteriormente, muestra que estos animales pasan en vigilia activa el 15.34% ; en vigilia pasiva el 42.10% ; en sueño pasivo el 41.94% y en sueño MOR el 0.6% (Cuadro 2).

ESTADO DE VIGILANCIA	CANTIDAD TOTAL EN 24 HORAS DE REGISTRO	%
VA	220.95 min.	15.34
VP	606.17 min.	42.1
SP	603.9 min.	41.94
MOR	8.67 min.	0.6

Cuadro 2. En el cuadro se puede observar la duración promedio y porcentaje de los diferentes estados de vigilancia durante el nictémero, de los cuatro ejemplares de *C. similis* registrados.

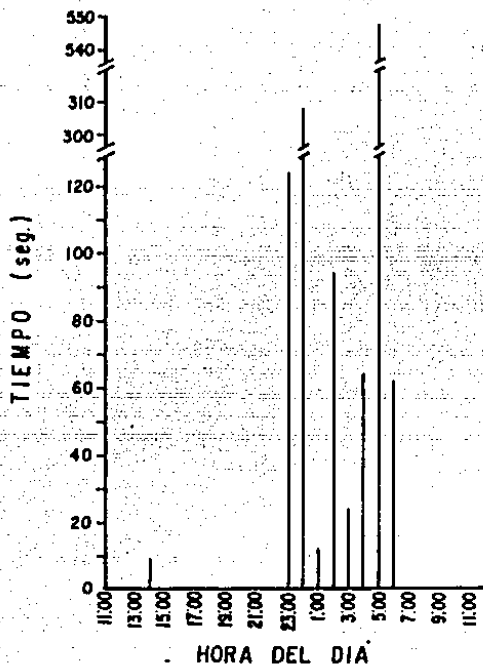
La duración promedio de la fase MOR de sueño en 24 horas de registro varió de 7 a 29.66 seg, con un promedio general de 20.67 seg.

Al cuantificar el tiempo total de sueño MOR en el nictémero, se observó una variación de 6.6 a 1242.6 seg, con un promedio general de 520.2 seg.

En cuanto a la cantidad total de sueño MOR que se acumuló cada hora (Gráfica 3), se observó que el tiempo invertido por cada organismo en este tipo de sueño varió de 0 a 548 seg.

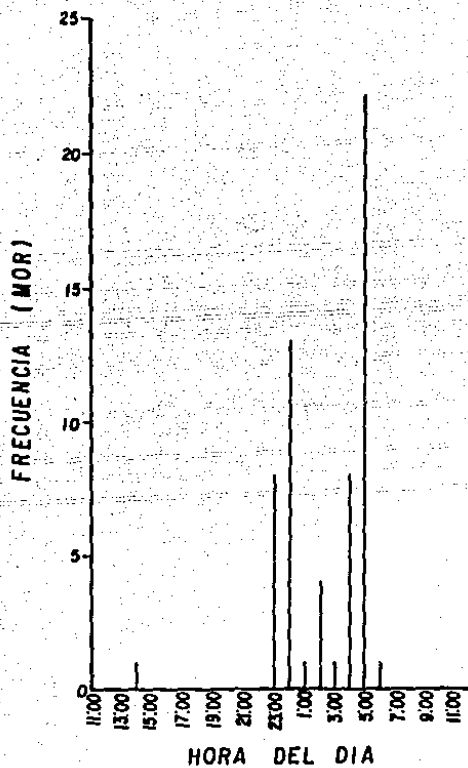
El número total de las fases de sueño paradójico obtenidas durante 24 horas de registro (Gráfica 4), osciló de 1 a 57 fases, con un promedio general de 24 fases. Mientras que el número de fases MOR observado cada hora varió de 0 a 21 fases.

Por último, la distribución en el nictémero de los estados de vigilancia observados (Hipnograma 2), indica que las iguanas de la especie C. similis presentan su fase de sueño paradójico durante la noche, teniendo entre las 23:00 y las 5:00 horas esta la mayor densidad de dicha fase. Lo anterior se observó en los cuatro ejemplares de C. similis que se registraron, lo que nos habla de una regulación interna de los ciclos de sueño en estos animales, que no se vió afectada al menos durante el tiempo que duro el experimento con luz constante (ver discusión).

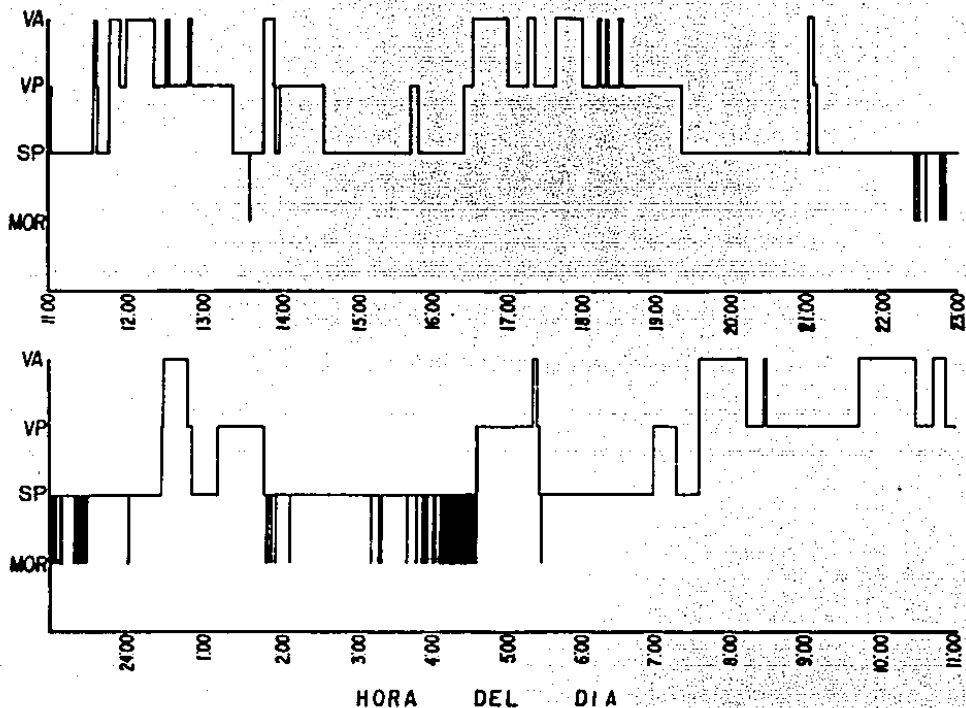


GRAFICA 3. Gráfica representativa de la cantidad total de sueño MOR por hora de registro de un ejemplar de la iguana C. similis.

Obsérvese como la cantidad de sueño MOR de estos reptiles oscila de 0 a 548 seg. presentándose a las 5:00 horas la mayor cantidad de dicha fase de sueño.



GRAFICA 4. Gráfica representativa del número de fases MOR por hora de registro de *C. similis*.



HIPNOGRAMA 2. Hipnograma representativo de la distribución en el nictémero de los estados de vigilancia observados en los organismos de *C. similis*.

Obsérvese que la mayor densidad de fases MOR se presenta entre las 23:00 y 5:00 horas.

DISTRIBUCION DE LOS NUCLEOS DEL RAPE Y LOCUS COERULEUS.

Por otro lado, con el estudio neuroanatómico realizado en las cuatro iguanas de la especie *C. similis* se identificaron agrupaciones neuronales que en los mamíferos se han relacionado funcionalmente con el sueño, tales como los núcleos del Rafe superiores e inferiores y cuya distribución se localiza desde el mesencéfalo hasta el bulbo, y los núcleos del LOCUS COERULEUS.

Las neuronas del Rafe superior (Ras), son polimórficas con un eje menor promedio de $13.27 \mu\text{m}$ ($\pm 2 \mu\text{m}$), y un eje mayor promedio de $27.8 \mu\text{m}$ ($\pm 4.86 \mu\text{m}$). (Fig. 23).

Dicha agrupación neuronal está delimitada en su porción anterior por el cuarto ventrículo (IV), mientras que en la parte lateral se encuentran los pares ventrales de los núcleos del nervio Oculomotor (IIIv). (Fig. 24). Caudalmente el Ras está delimitado dorsalmente por el IV a nivel de los núcleos Reticulares superiores (Rs). (Fig. 25).

Con respecto a las neuronas del Rafe inferior (Rai), se observó que también son polimórficas, con un eje menor promedio de $12.17 \mu\text{m}$ ($\pm 1.61 \mu\text{m}$), y un eje mayor promedio de $26.65 \mu\text{m}$ ($\pm 3.99 \mu\text{m}$). (Fig. 26).

En su parte rostral, éstos núcleos están delimitados por ambos lados, por los núcleos Reticulares medios (Rm), mientras que dorsalmente se encuentra el IV (Fig. 27). En su región caudal lo delimitan lateralmente los núcleos Reticulares inferiores (Ri), y ventralmente el piso del bulbo raquídeo (Fig. 28).

Por otra parte, se observó que las neuronas del LOCUS

Coeruleus son polimórficas (Fig. 29), con un eje menor promedio de $9.5 \mu\text{m}$ ($\pm 1.64 \mu\text{m}$), y un eje mayor promedio de $23 \mu\text{m}$ ($\pm 4.93 \mu\text{m}$).

Estas neuronas se localizan (Fig. 30), en el piso del IV a nivel del puente, y se encuentran delimitadas ventralmente por las neuronas del núcleo del Trigémino (rVme).

Es preciso mencionar que en los ejemplares de este género de reptil no se realizó el estudio inmunocitoquímico, debido principalmente a la falta de organismos para llevarlo a cabo.



FIG. 23. La fotomicrografia muestran las neuronas del Rafe superior (Ras), de la iguana *G. similis*. (320 X)

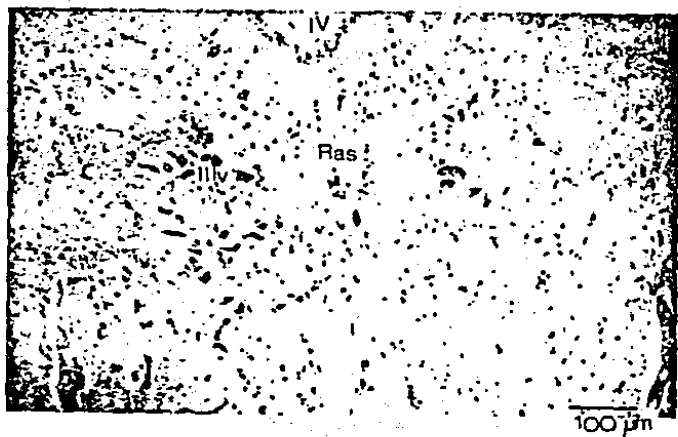


FIG. 24. Corte transversal a nivel del puente en el que se observa que la parte anterior del Rafe superior (Ras), de C. similis está delimitada lateralmente por los pares ventrales de los núcleos del nervio Oculomotor (IIIIV), y dorsalmente por el cuarto ventrículo (IV). (128 X)



FIG. 25. Corte transversal a nivel del puente en la que se observa la región caudal del Rafe superior (Ras), el cual está delimitado lateralmente por los núcleos Reticulares superiores (Rs), y dorsalmente por el cuarto ventrículo (IV). (25.6 X)

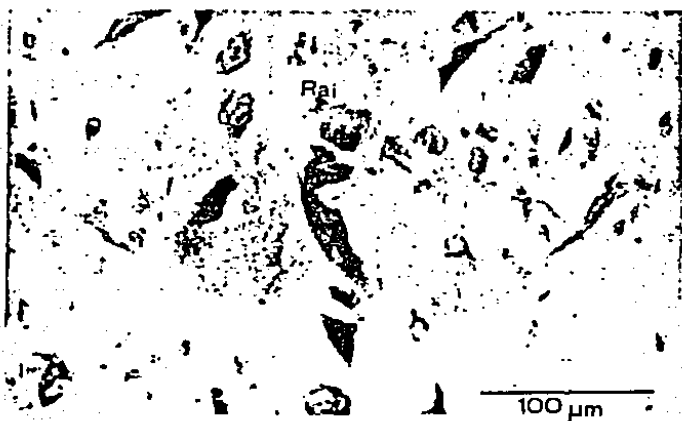


FIG. 26. Como se puede observar las neuronas del Rafe inferior (Rai) de *C. similis* son polimórficas y de tamaño variable. (320 X)



FIG. 27. Corte transversal a nivel del puente de la parte rostral de los núcleos del Rafe inferior (Rai). Están delimitados lateralmente por los núcleos Reticulares medios (Rm), mientras que dorsalmente se encuentra el cuarto ventrículo (IV). (25.6 X)



FIG. 28. Corte transversal a nivel del bulbo en la que se observa la parte caudal de los núcleos del Rafe inferior (Rai). Están delimitados lateralmente por las neuronas de los núcleos Reticulares inferiores (Ri). (80 X)

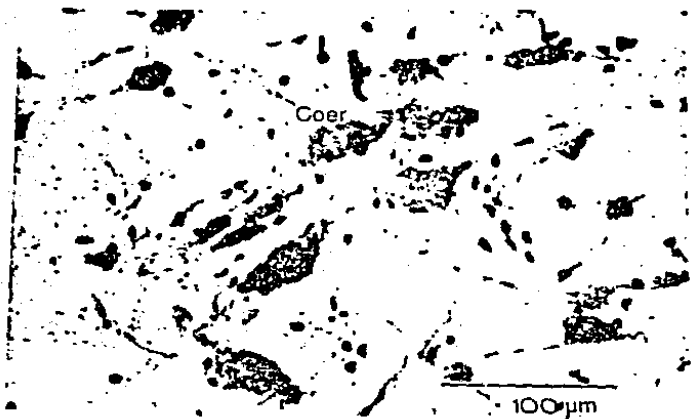


FIG. 28. La fotomicrografia muestra a las neuronas que forman los núcleos del Locus coeruleus (Coer) de C. similis. (325X)

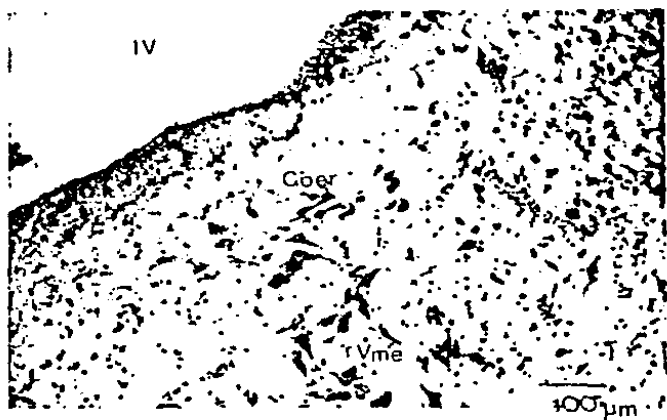


FIG. 30. Corte transversal a nivel del puente. Obsérvase como las neuronas del Locus coeruleus (Coer), ventralmente están delimitadas por las neuronas del nervio del Trigémino (rVme), mientras que dorsalmente se encuentra el piso del cuarto ventrículo (IV). (128 X)

ESTUDIO EN Iguana iguana.

En las iguanas de la especie Iguana iguana (Fig. 31a), al igual que en las 2 especies descritas anteriormente, se observaron cuatro estados de vigilancia con características propias para cada uno. Dichos estados son: La vigilia activa, la vigilia pasiva, el sueño pasivo, y el sueño MOR.

Durante la vigilia activa el EEG registró una actividad rápida de gran amplitud ($24.2 \mu\text{v} \pm 2.8 \mu\text{v}$), cuya frecuencia se mantuvo entre 9 y 11.4 cps. A esta actividad de base frecuentemente se le superponían artificios ocasionados por los movimientos del animal. Durante éste estado la actividad ocular registrada por el EOG, se mantuvo intensa (46 ± 5.2 movimientos por minuto), mientras que en el EMG se observó un tono muscular elevado que se cuantificó como un 100% (Fig. 31b). Durante esta fase la frecuencia cardíaca que se pudo registrar sólo en dos animales, se mantuvo elevada (44.6 ± 9.7 latidos por minuto), mientras que se observó de manera cualitativa, una actividad respiratoria acelerada.

En el transcurso de esta etapa, los animales se caracterizaron por presentar una conducta en continuo estado de alerta con la cabeza erguida y el cuerpo levantado del piso. Esta postura se veía interrumpida frecuentemente por el caminar del animal y su alimentación (similar a la de la figura 2).

Durante la vigilia pasiva, se registró una actividad eléctrica cerebral de amplitud similar a la del estado anterior ($22.8 \mu\text{v} \pm 1.9 \mu\text{v}$), y de frecuencia variante entre 8 y 9.6 cps. Además la actividad ocular disminuyó (9 ± 1 movimientos por

minuto), y el tono muscular se mantuvo en un 33% en comparación a la vigilia activa (Fig. 32). Por otro lado, la frecuencia cardíaca se mantuvo casi igual a la del estado anterior (42.1 ± 6.6 latidos por minuto).

Conductualmente los reptiles permanecieron poco activos, con los ojos abiertos, la cabeza levantada y el cuerpo descansando sobre el piso. Esta postura se veía interrumpida por movimientos laterales de cabeza o de acomodo, en el que intervenían alguna de sus extremidades o la cola (ver figura 4).

Durante la etapa de sueño pasivo, se observó en el EEG una disminución en la actividad cerebral de los animales, que se manifestó como ondas de baja amplitud ($9.2 \mu\text{v} \pm 1.7 \mu\text{v}$) y baja frecuencia, la cual osciló de 5.4 a 6.6 cps. Por otro lado, los movimientos oculares disminuyeron hasta desaparecer, mientras que el tono muscular disminuyó hasta un 5.3% (Fig 33). En este estado la frecuencia cardíaca bajo a 26.4 ± 3.7 latidos por minuto, mientras que la respiración se hizo imperceptible.

Conductualmente los animales mantuvieron los ojos cerrados y se relajaron totalmente, por lo que su cabeza y cuerpo descansaban sobre el piso de la cámara de registro, mientras que sus extremidades las mantenían en dirección a la cola y pegadas al cuerpo (ver figura 6).

Durante la fase MOR el EEG mostró una aceleración en las ondas registradas, las cuales mantuvieron una frecuencia entre 8.4 y 9 cps. y una amplitud de $19.2 \mu\text{v} \pm 1.2 \mu\text{v}$. Conjuntamente a esta actividad, se presentaron ráfagas de movimientos oculares rápidos (27.5 ± 4.2 movimientos por minuto), mientras que la atonía muscular mantenida durante el sueño pasivo, se veía

interrumpido por movimientos de cabeza, extremidades, cola o sacudidas corporales, que provocaron un aumento en el tono muscular de un 13% (Fig. 34). La frecuencia cardiaca aumento a 35.5 ± 6.6 latidos por minuto), mientras que la observación cualitativa de la respiración, permitio ver que ésta se aceleraba.

Durante esta fase los animales permanecieron con los ojos cerrados, mientras que la relajación observada se interrumpia por movimientos del animal.

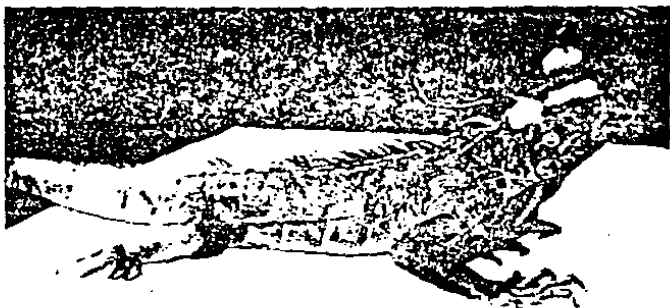


FIG. 31a. FOTOGRAFIA EN LA QUE SE MUESTRA UN EJEMPLAR DE
LA IGUANA Iguana iguana.

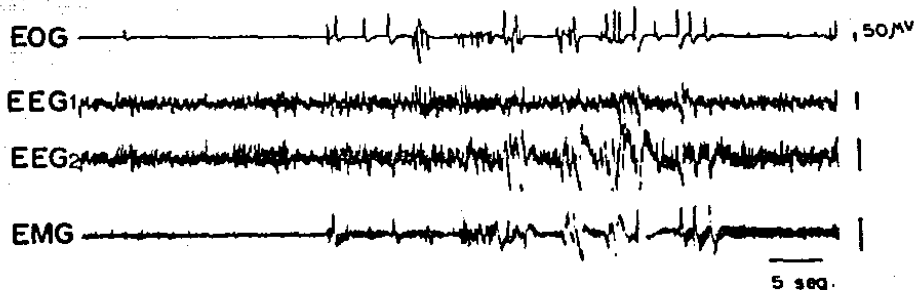


FIG. 31b. REGISTRO REPRESENTATIVO DE LA FASE DE VIGILIA ACTIVA DE LA IGUANA I. iguana.

La actividad cerebral registrada en esta fase fue rápida y de amplitud elevada. Obsérvese como a esta actividad de base se le superponen artificios ocasionados por los movimientos del animal, que coinciden con la gran cantidad de movimientos oculares (46 ± 5.2 movimientos por minuto).



FIG. 32. REGISTRO REPRESENTATIVO DE LA VIGILIA PASIVA DE LA IGUANA.

Obsérvese como los movimientos oculares disminuyen en comparación al estado anterior (9 ± 1 movimientos por minuto), mientras que la actividad cerebral permanece casi igual al estado anterior, y el tono muscular se mantiene en un 33%.



FIG. 33. REGISTRO REPRESENTATIVO DE LA FASE DE SUEÑO PASIVO DE *I. iguana*.

Los movimientos oculares tienden a desaparecer, mientras que la actividad cerebral y muscular disminuyen.

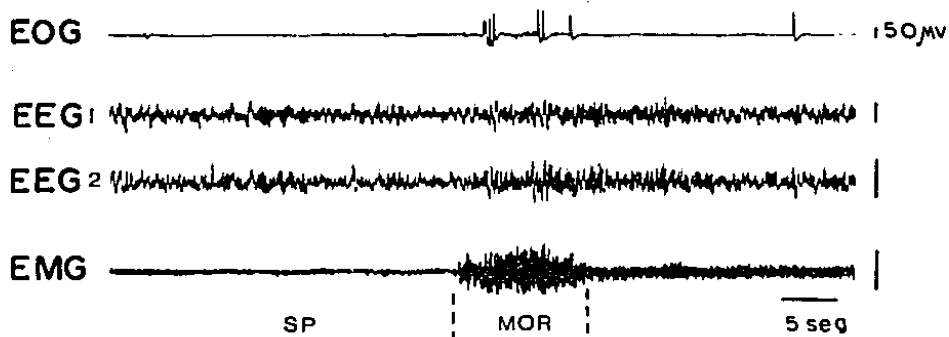


FIG. 34. REGISTRO REPRESENTATIVO DE LA FASE DE SUEÑO MOR DE *I. iguana*.

En esta fase la amplitud y frecuencia de las ondas del EEG aumentan en comparación al estado anterior, hecho que también se manifiesta en la actividad ocular y muscular.

Características cuantitativas de los estados de vigilancia.

El tiempo que pasan las iguanas de la especie *I. IGUANA* durante el nictémero en cada uno de los diferentes estados de vigilancia observados, muestra que el 25.77% se mantienen en vigilia activa; un 22.54% en vigilia pasiva; 51.17% en sueño pasivo y 0.49% en sueño MOR (Cuadro 3).

ESTADO DE VIGILANCIA	CANTIDAD TOTAL EN 24 HORAS DE REGISTRO	%
VA	371.24 min.	25.77
VP	324.74 min.	22.54
SP	737.14 min.	51.17
MOR	7.17 min.	0.49

Cuadro 3. En el cuadro se muestran además de los porcentajes de cada fase de vigilancia en el nictémero la cantidad total promedio de cada uno de ellos.

Por otro lado, la duración promedio de la fase de sueño MOR osciló de 9.48 a 29.06 seg, con un promedio general de 18.24 seg.

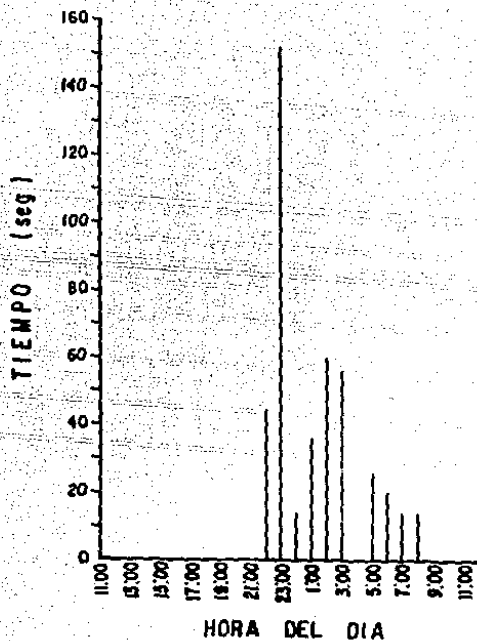
En cuanto al tiempo total de sueño MOR invertido en el nictémero, se observó una variación de 284.4 a 597 seg.

Al cuantificar la cantidad total de sueño MOR que se acumuló cada hora, se observó que el tiempo invertido por cada organismo en este tipo de sueño varió de 0 a 152 segundos (Gráfica 5).

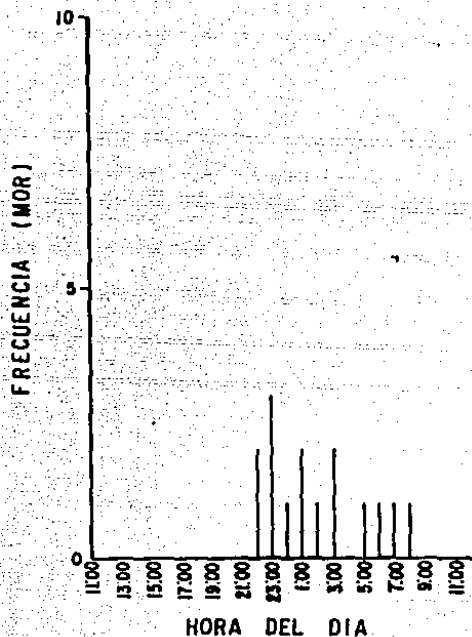
El número total de las fases de sueño MOR obtenidas durante las 24 horas de registró (Gráfica 6), osciló de 15 a 35 fases ,

con un promedio general de 23 fases, en tanto que el número de fases MOR observado cada hora varió de 0 a 11 fases.

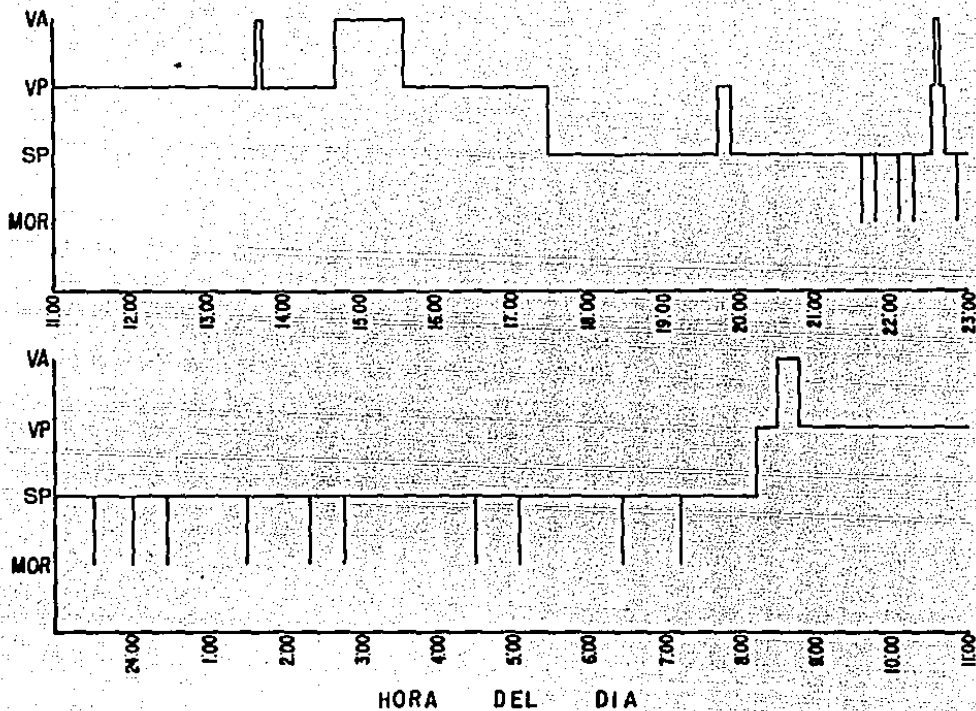
Por último, la distribución nictemeral de los estados de vigilancia (Hipnograma 3), muestra que las iguanas del género *I. iguana* duermen preferentemente durante la noche, presentan de las 22:00 a las 7:00 horas, la mayor densidad de sueño MOR, mientras que su actividad diurna no se modificó a pesar de la luz constante mantenida durante los registros.



GRAFICA 5. Gráfica representativa de la cantidad total de sueño MOR por hora de registro de un ejemplar de *L. iguana*.



GRAFICA 6. Gráfica representativa del número de fases MOR de sueño por hora de registro de *L. iguana*. Nótese que al igual que las otras dos especies de iguanas, también hay horas en las que no se presenta ninguna fase de este tipo de sueño.



HIPNOGRAMA 3. Obsérvese que entre las 22:00 y las 7:00 horas se presenta el sueño MOR en I. iguana.

DISTRIBUCION DE LOS NUCLEOS DEL RAPE Y LOCUS COERULEUS.

El estudio neuroanatómico hecho en las iguanas de la especie I. IGUANA mostró la presencia de las neuronas de los núcleos del Rafe superior e inferior, los cuales se localizan en la línea media del tronco cerebral, desde el mesencéfalo hasta la parte posterior del bulbo.

La zona correspondiente a los núcleos del Rafe superior (Ras); (Fig. 35), está constituida por neuronas polimórficas cuyo eje menor promedio es de $12.87 \mu\text{m}$ ($\pm 1.71 \mu\text{m}$), mientras que el eje mayor promedio es de $28.87 \mu\text{m}$ ($\pm 4.22 \mu\text{m}$).

Esta agrupación neuronal está delimitada en su parte anterior (Fig. 36), por el cuarto ventrículo (IV), mientras que a los lados la delimitan las neuronas de los pares ventrales de los núcleos del nervio Oculomotor (IIIv), y en la parte ventral los núcleos interpedunculares ventrales (Ipv). En su porción caudal (Fig. 37), el Ras está delimitado, dorsalmente por el IV.

Por otro lado, las neuronas del Rafe inferior (Rai), también son polimórficas, y tienen un eje menor promedio de $12.5 \mu\text{m}$ ($\pm 1.94 \mu\text{m}$), y un eje mayor promedio de $27.5 \mu\text{m}$ ($\pm 4.11 \mu\text{m}$) (Fig. 38).

El Rai, en su parte anterior (Fig. 39), está delimitado por los núcleos reticulares medios (Rm), mientras que dorsalmente se encuentra el cuarto ventrículo (IV). La región caudal del Rai (Fig. 40), tiene lateralmente a los núcleos reticulares inferiores (Ri).

En I. IGUANA también se identificaron a las neuronas de los núcleos del LOCUS COERULEUS (Coer), las cuales son polimórficas y

con un eje menor promedio de $8.5 \mu\text{m}$ ($\pm 3.1 \mu\text{m}$), y un eje mayor promedio de $18.26 \mu\text{m}$ ($\pm 3.5 \mu\text{m}$), (Fig. 41).

La localización de estos núcleos se sitúa a nivel del puente en el piso del IV (Fig. 42), están delimitados ventralmente por las neuronas del núcleo del Trigémino (rVme).

El estudio inmunocitoquímico mostró una fluorescencia amarillo-verdosa en las neuronas de los núcleos del Rafe. Dicha fluorescencia es consecuencia de la serotonina en el interior de las neuronas que constituyen los núcleos anteriormente mencionados, (figs. 43a y 43b).



FIG. 35. En la fotomicrografía se observan las neuronas que forman el núcleo del Rafe superior (Ras), en la iguana *I. iguana*. (320 X)



FIG. 36. Corte transversal a nivel del puente en el que se observan los núcleos del Rafe superior (Ras), en su parte anterior. Están delimitados lateralmente por los pares ventrales de los núcleos del nervio Oculomotor (IIIv), y dorsalmente por el cuarto ventrículo (IV). (128 X)



FIG. 37. Corte transversal a nivel del puente en el que se muestra la parte caudal del Rafe superior (Ras). Lateralmente se encuentran los núcleos Reticulares superiores (Ra), y dorsalmente el cuarto ventrículo (IV). (25.6 X)



FIG. 38. En la fotomicrografía se observan las neuronas que constituyen el núcleo del Rafe inferior (Rai). (320 X).

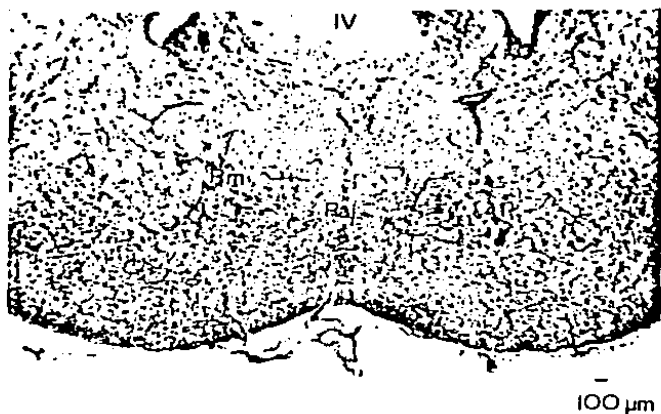


FIG. 39. Corte transversal a nivel del puente. Obsérvese como las neuronas del Rafe inferior (Rai), se encuentran delimitadas en su parte anterior por los núcleos Reticulares medios (Rm), que se localizan lateralmente, y por el cuarto ventrículo (IV), que se encuentra dorsalmente a ellas; (25.6 X).



FIG. 40. Corte transversal a nivel del bulbo en el que se observa la parte caudal del Rafe inferior (Rai), en I. iguana. Esta delimitada lateralmente por las neuronas de los núcleos Reticulares inferiores (Ri). Dorsalmente se encuentran los núcleos del nervio Hipogloso (XII); (25.6 X).

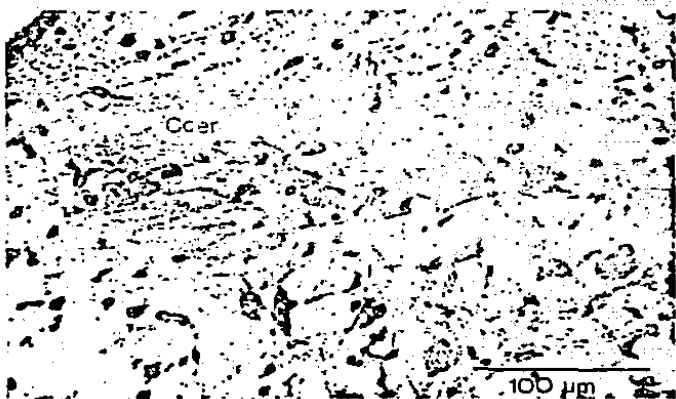


FIG. 41. En la fotomicrografia se observan las neuronas que forman los núcleos del Locus coeruleus (Coer), en la iguana I. iguana, (320 X).

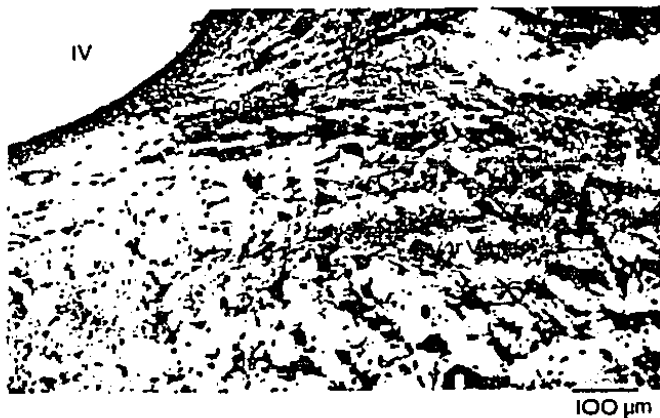


FIG. 42. Corte transversal a nivel del puente. Las neuronas del Locus coeruleus se localizan en el piso del cuarto ventrículo (IV), y ventralmente a ellas se encuentran las neuronas del Trigémino (rVme), (128 X).

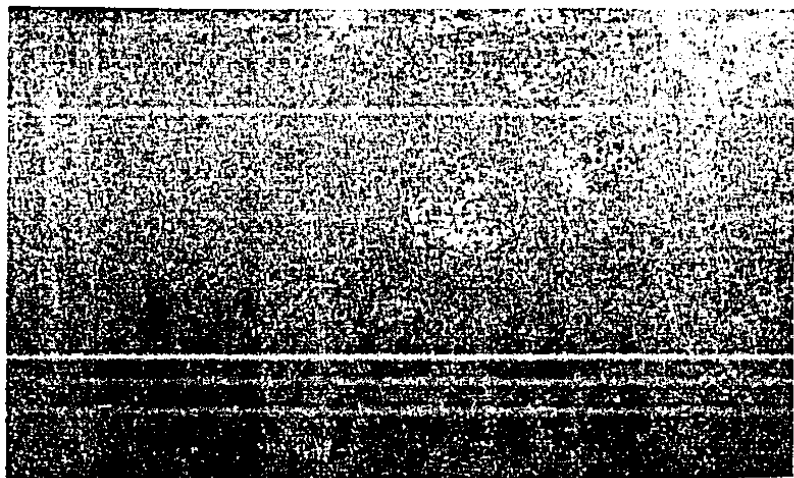
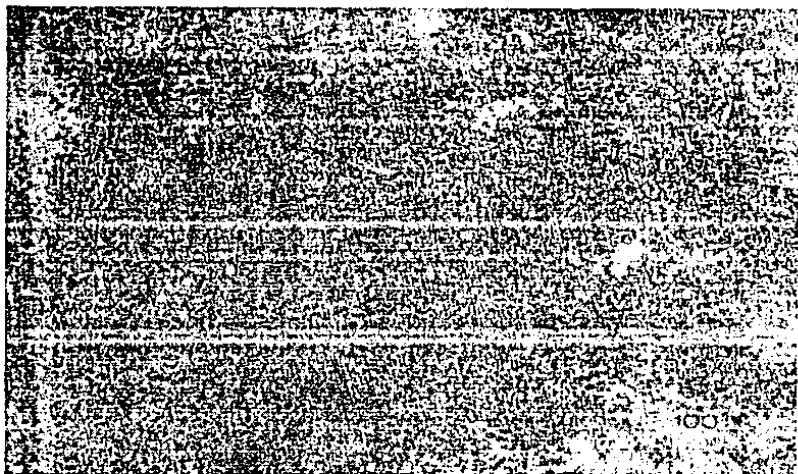


FIG. 43a. Las neuronas del Rafe superior de i. iguana emiten una fluorescencia que es producto de su contenido de serotonina.

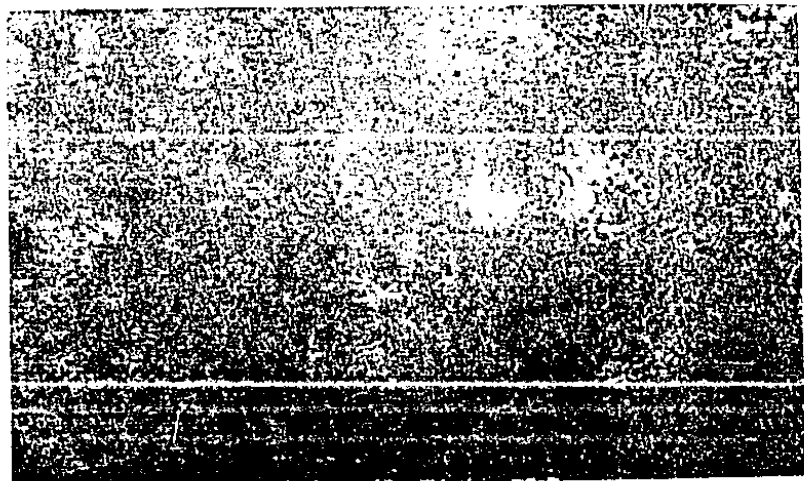


FIG. 43 b. Las neuronas del Rafe inferior también contienen serotonina. hecho que se confirma por la fluorescencia emitida por ellas.

DISCUSION

Al analizar los diferentes estados de vigilancia exhibidos conductualmente por las tres especies de iguanas estudiadas : *C. pectinata*, *C. similis*, e *I. iguana*, nos podemos dar cuenta que presentan un comportamiento de sueño similar y bien definido, ya que espontánea y progresivamente disminuyen su actividad motora, hasta que quedan completamente inmóviles, relajados y adoptan una postura muy particular. Estas observaciones concuerdan con los estudios realizados en otros reptiles, tales como el cocodrilo *Caiman sclerops* (Flanigan y col, 1973), y en las tortugas *Geochelone carbonaria* (Flanigan, 1974), *Terrapene carolina* (Flanigan y col, 1974), y *Kinpsizernnn* sp. (Ayala-Guerrero, 1987), además de que coinciden con lo reportado en *C. pectinata* e *I. iguana* (Flanigan, 1973), y en *C. similis* (Ayala-Guerrero y Vargas-Reyna, 1987).

Con respecto al análisis de la actividad eléctrica cerebral registrada en las tres especies de iguanas estudiadas, se puede observar que durante la vigilia activa, la frecuencia se mantuvo rápida y de amplitud elevada, sin mostrar diferencias significativas entre una y otra especie, hecho que también fue observado en los registros obtenidos durante la vigilia pasiva (cuadros 4a y 4b).

ESPECIE	FRECUENCIA (cps)			
	VA	VP	SP	MOR
<u>C. pectinata</u>	9 a 10.2	8.4 a 10.2	5.4 a 6	7.2 a 8.4
<u>C. similis</u>	8.4 a 10.2	8.4 a 9.6	4.8 a 6	7.8 a 8.4
<u>I. iguana</u>	9 a 11.4	8 a 9.6	5.4 a 6.6	8.4 a 9

Cuadro 4a. En el cuadro se muestra la frecuencia de las ondas registradas en las iguanas estudiadas durante los diferentes estados de vigilancia observados.

ESPECIE	AMPLITUD (μ v)			
	VA	VP	SP	MOR
<u>C. pectinata</u>	23.3 \pm 2.2	22.5 \pm 2.2	9.5 \pm 1.8	19.5 \pm 3
<u>C. similis</u>	23.1 \pm 1.6	21.1 \pm 2.3	10.6 \pm 1.6	20.6 \pm 1.6
<u>I. iguana</u>	24.2 \pm 2.8	22.8 \pm 1.9	9.2 \pm 1.7	19.2 \pm 1.7

Cuadro 4b. Voltaje de las ondas registradas de las iguanas estudiadas.

Como se puede observar en los cuadros 4a y 4b, no existe tampoco ninguna diferencia significativa entre la frecuencia y amplitud observada en la vigilia activa y la vigilia pasiva de cada especie. Sin embargo, conductualmente si es posible observar diferencias, puesto que las manifestaciones motoras entre uno y otro estado son claras. A pesar de esto, existen algunos trabajos

hechos en quelonios, en los que los autores sólo reportan un estado de vigilia, sin diferenciar la vigilia activa de la vigilia pasiva (Melesio-Nolasco y col. 1983).

Por otro lado, el sueño pasivo observado en C. pectinata, C. similis, e I. iguana presentó características similares, en éstos se dió una disminución de la actividad cerebral que se caracterizó por un decremento en la frecuencia y en la amplitud de las ondas registradas. (Cuadro 4)

Al analizar comparativamente el sueño pasivo de los tres géneros de iguanas estudiadas, y en general de los reptiles en donde ha sido descrito (Peyrethon y Dusan-Peyrethon, 1969; Flanigan, 1973; Flanigan y col. 1973; Huntley y col. 1977; Romo y col., 1978; Ayala-Guerrero, 1987; Ayala-Guerrero y Vargas-Reyna, 1987), se puede establecer que corresponde al sueño lento de los mamíferos, ya que se presenta en ambos grupos de vertebrados después de la vigilia, además de que durante él, los animales permanecen inmóviles, relajados y con los ojos cerrados.

La única diferencia que existe entre el sueño pasivo de las iguanas estudiadas y el SL de los mamíferos, estriba en que en estos últimos la actividad cerebral, además de disminuir en frecuencia, aumenta en amplitud.

Para entender esta diferencia, hay que señalar que existen datos en la literatura, que indican que las ondas lentas de gran amplitud que se observan durante el SL de los mamíferos, son el resultado de la interacción anatómico-funcional del Tálamo y la Neocorteza (Moruzzi y Magoun, 1949; Jouvet, 1962; Jouvet, 1967c),

pero en los reptiles al no existir una neocorteza como en los mamíferos, si a caso solamente un primordio de ella (Butter, 1980; Ebbesson, 1980), es prácticamente imposible encontrar la aparición de ondas lentas de gran amplitud, puesto que no existen los neuroefectores que dan origen a dicha actividad.

Con respecto al sueño MOR se puede observar en los cuadros 4a y 4b, que la frecuencia de las ondas registradas en el EEG de las tres especies de iguanas se incrementó con respecto a la fase de sueño anterior, como sucede en los homeotermos. Sin embargo, su amplitud se elevó ligeramente en lugar de disminuir como se observa en aves y mamíferos. A pesar de esto, el sueño MOR de estas iguanas tiene características comunes al sueño MOR de aves y mamíferos, ya que en los tres grupos de organismos su aparición va siempre precedida por una fase de SL para los homeotermos equivalente al sueño pasivo de los reptiles. Otro aspecto en común es que tanto en reptiles como en vertebrados, el sueño paradójico se ve acompañado por sacudidas musculares, automatismos y movimientos oculares.

A pesar de estas similitudes, existen diferencias en cuanto a la duración de los estados de vigilancia, y en particular a la fase de sueño MOR, ya que en los mamíferos la duración de dicha fase es de varios minutos (Allison y Van Twyver, 1970; Astic y Royet, 1974; Dallaire y Ruckebush, 1974), mientras que los resultados obtenidos en este trabajo muestran que la fase MOR de sueño de las iguanas estudiadas varía aproximadamente entre 7 y 33 segundos. Sin embargo, en el otro grupo de vertebrados homeotermos constituido por las aves, la duración de la fase de sueño MOR es también de unos cuantos segundos (Van Twyver y

Allison, 1972; Walker y Berger, 1972; Susic y Kovacevic, 1973; Tomo y col, 1973; Ayala-Guerrero y col, 1988b).

Esto último, hace suponer que el sueño MOR observado en las iguanas de este estudio, y en general al observado en otros reptiles, corresponde al sueño MOR de los homeotermos, situación que se puede apoyar en su origen filogenético común, a partir del cual cada grupo de organismos siguió una línea evolutiva determinada, hasta alcanzar el desarrollo que tienen los representantes actuales de estos animales (Romer y Parson, 1982). Desde este punto de vista, es probable que el sueño MOR que hemos descrito para estos reptiles, sea un MOR en vías de desarrollo, ya que la actividad cerebral registrada durante las fases de sueño de estos animales es diferente a la reportada para las aves y mamíferos. Sin embargo, en los poiquilotermos existe un menor desarrollo del encéfalo, el cual interviene de manera directa en la generación de los ritmos cerebrales.

Por otro lado, las observaciones cualitativas de la actividad respiratoria indican que ésta disminuyó al pasar de la vigilia activa a la vigilia pasiva, reduciéndose aún más al pasar a la fase de sueño pasivo hasta hacerse casi imperceptible, para luego acelerarse en el sueño MOR, tal y como sucede en los mamíferos (Ruckebusch y col, 1970; Allison y col, 1972).

Por otro lado, la actividad muscular se comportó de manera similar a la de los mamíferos, ya que en ambos casos durante la vigilia activa se presenta una elevada actividad muscular, que disminuye progresivamente hacia el SL o pasivo, hasta llegar a la atonía muscular. Sin embargo, se observó en los reptiles

estudiados que durante la fase de sueño MOR el tono muscular se mantiene aumentado, contrariamente a lo que ha tratado de generalizarse en los mamíferos a partir del estudio de unas cuantas especies, ya que en algunas de ellas durante el sueño MOR se preseta continuamente cierto tono muscular (Allison y col, 1977). Además en la mayoría de las aves estudiadas las sacudidas musculares características de esta fase de sueño, surgen a partir de la frecuencia de cierto tono muscular, es decir, en este grupo de vertebrados no hay una atonía muscular total (Van Twyver y Allison, 1972; Walker y Berger, 1972). De tal manera que la actividad muscular puede ser un signo electrofisiológico confiable, siempre y cuando se considere de manera particular la actividad muscular fásica, la cual acompaña a los movimientos de la vigilia, desaparece en el SL o sueño pasivo y reaparece durante el MOR tanto en animales homeotermos como poiquilotermos.

La actividad ocular registrada en *C. perkinsii*, *C. similis* e *I. iguana*, disminuye de la vigilia activa hacia la vigilia pasiva, para desaparecer durante el sueño pasivo, reapareciendo en ráfagas que coinciden con manifestaciones motoras durante el sueño paradójico, fenómeno que como en los mamíferos y en las aves se da también en otros reptiles, tales como las tortugas *Kinosternon* sp. (Ayala-Guerrero, 1987), *Gopherus berlandieri* (Friedman y col, 1982), *Emys orbicularis* (Vasilescu, 1970), y la lagartija *Dipsosaurus dorsalis* (Huntley y col, 1977). Es preciso mencionar que los fenómenos antes descritos para las iguanas estudiadas en este trabajo, concuerdan con los reportes existentes en la literatura para los mismos géneros de reptiles (Flanigan, 1973; Ayala-Guerrero y Vargas-Reyna, 1987).

Por otro lado, se ha establecido que las oscilaciones rítmicas entre la vigilia y el sueño dependen de mecanismos endógenos y de la influencia de factores externos (Aschoff, 1960). De esta manera, se sabe que los horarios de iluminación y de intensidad de la luz, alteran la duración, la estructura y la implantación del sueño (Borbély, 1978).

A pesar de que los registros electrofisiológicos de las tres especies de reptiles estudiados, se llevaron a cabo bajo condiciones de luz constante, se observó en ellos una tendencia a incrementar su sueño entre las 19:00 y las 7:00 horas, lo que nos habla de que al menos durante el tiempo en que se realizaron los registros, la distribución del sueño de estos animales no se modificó por la luz, respondiendo a mecanismos endógenos de regulación. Es preciso mencionar que las iguanas estudiadas han sido reportadas como de hábitos diurnos (Evans, 1951; Alvarez del Toro, 1972).

Antes de iniciar la discusión de las observaciones neuroanatómicas llevadas a cabo en este trabajo, es importante aclarar que el estudio de la evolución y de la secuencia de cambios que han ocurrido en el Sistema Nervioso Central de los vertebrados, desde el punto de vista filogenético, es imposible razón por la cual el material utilizado para este tipo de estudios es geológicamente reciente, es decir, seleccionado de animales vivientes. sin embargo, la información obtenida podría aportar datos sobre el desarrollo del encéfalo y en este caso en particular con aquellas regiones relacionadas con la modulación del sueño.

Diversos autores han realizado estudios cuyo objetivo fundamental ha sido aportar datos sobre el desarrollo filogenético del encéfalo de los vertebrados terrestres (Cruce y Nieuwenhuys, 1974; Nieuwenhuys, 1974; Donkelaar, 1976; Newman y Cruce, 1982), llegando a la conclusión de que el tronco cerebral es una de las estructuras filogenéticamente más antiguas, hecho que concuerda con lo reportado por Parent (1984), el cual hizo un análisis del tronco cerebral desde los ciclóstomos.

En este sentido, el análisis hecho sobre los núcleos del Rafe de *C. pectinata*, *C. similis* e *I. iguana*, mostró que dicha agrupación neuronal se distribuye en el tronco cerebral en dos zonas, una correspondiente al Rafe superior y otra al Rafe inferior, observaciones que concuerdan con las realizadas por Donkelaar (1976) en otros reptiles tales como la serpiente *Eryon reticulatus*, en la lagartija *Tupigambis nigropunctatus* y en la tortuga *Testudo hermanni*. Las neuronas que constituyen a dichos núcleos no muestran una forma definida y su eje menor es similar en los tres géneros de reptiles, hecho que concuerda con lo descrito por Cruce y Nieuwenhuys (1974), en la tortuga *Testudo hermanni*. Mientras que la longitud del eje mayor de los núcleos del Rafe, tampoco presentó diferencias interespecíficas importantes (Cuadro 5).

ESPECIE	RAFE SUPERIOR		RAFE INFERIOR		LOCUS COERULEUS	
	E<	E>	E<	E>	E<	E> *
<i>C. pectinata</i>	13.19 ±3.23	29.26 -5.57	14.83 ±8.23	28 ±3.5	7.76 ±2	21.23 ±5.5
<i>C. similis</i>	13.27 ±2	27.8 ±4.86	12.17 ±1.6	26.65 ±3.9	9.5 ±1.6	23 ±4.9
<i>I. iguana</i>	12.87 ±1.7	28.87 ±4.22	12.5 ±1.9	27.5 ±4.1	8.5 ±3.1	18.26 ±3.5

CUADRO 5. Cuadro comparativo de los ejes de las neuronas de los núcleos relacionados con el sueño. E< , eje menor; E> , eje mayor.

* micras

Estas observaciones contribuyen a apoyar la idea, de que la fase de sueño pasivo observada en los reptiles corresponde a la fase de SL de los mamíferos, ya que los núcleos del Rafe que hemos identificado, se correlacionan neuroanatómicamente con los núcleos del Rafe de los mamíferos, en los cuales se han catalogado a dichas estructuras neuronales, como las efectoras del SL, y posiblemente disparadoras de SP. Sin embargo, en los reptiles únicamente existen los núcleos superiores e inferiores del complejo del Rafe, mientras que en los mamíferos como el gato y la rata, se han descrito ocho núcleos como constituyentes de dicho complejo (Taber y col. 1960; Aruffo y Escobar, 1981), hecho que como ya se mencionó, puede ser explicado con base en que los vertebrados que han alcanzado un desarrollo menor, y la cantidad de núcleos neuronales es inferior al observado en organismos más

complejos.

Otra de las agrupaciones neuronales que se identificaron claramente en las tres especies de reptiles estudiadas es la de los núcleos del *Locus coeruleus*, los cuales están constituidos por neuronas polimórficas y cuyos ejes mayor y menor no se vieron significativamente modificados (Cuadro 5). Nuestras observaciones con respecto a esta agrupación neuronal, concuerdan con los trabajos hechos por Donkelaar (1976), y Cruce y Nieuwenhuys (1974), en otras especies de reptiles.

Estos hallazgos, aunados a las observaciones conductuales y electrofisiológicas de este trabajo, apoyan la idea de la presencia de sueño MOR en los reptiles, la cual ha sido muy discutida por varios autores (Walker y col, 1973).

Por otro lado, existen una gran cantidad de reportes en los que se indica la presencia de neuronas serotoninérgicas y catecolaminérgicas distribuidas a lo largo del tronco cerebral de los mamíferos (Dahlström y Fuxe, 1964; Hartman, 1972; Swanson y Hartman, 1975; Felten y Sladek, 1983). Entre dichas neuronas se encuentran las que constituyen el complejo del Rafe y las del *Locus coeruleus*, las cuales han sido, como ya se mencionó, relacionadas funcionalmente con el sueño (French, 1957; Hobson, 1974).

Por otra parte, son muy pocos los estudios realizados sobre el sistema monoaminérgico en organismos menos desarrollados a las aves y mamíferos. Sin embargo, Parent (1984) realizó un estudio evolutivo de este sistema y encontró en todos los amniotes estudiados por él, neuronas monoaminérgicas distribuidas

principalmente en el tronco cerebral, que siguen siempre patrones muy constantes, por lo que concluyó que filogenéticamente dicho sistema era muy antiguo, por lo que pudiera ser posible que el desencadenamiento y mantenimiento de cierto tipo de funciones cerebrales tales como el control del ciclo sueño-vigilia, se da en todos los grupos de vertebrados.

Al partir de lo anterior y del hecho de que en los núcleos del Rafe de *C. pectinata* e *I. iguana*, se identificó la presencia de serotonina, podemos postular que en los reptiles está presente la misma substancia que ha sido propuesta en los mamíferos como parte de un mecanismo complejo regulador del sueño, situación que esperamos se vea apoyada por estudios subsecuentes, tendientes a disminuir los niveles de serotonina cerebral de algunos reptiles.

Es conveniente mencionar que además de los núcleos del Rafe y *LOCUS CERULEUS*, se identificaron a los núcleos reticulares inferiores, medios y superiores, los cuales corresponden a los núcleos reticulares pontis caudalis, centralis y oralis de los mamíferos (Berman, 1968). Sin embargo, para nuestro conocimiento, hasta el momento no hemos encontrado algún trabajo experimental realizado en reptiles con el objetivo particular de relacionar funcionalmente estructuras de la formación con el sueño, tal y como se ha hecho en los mamíferos. En realidad los trabajos sobre formación reticular llevados a cabo en los reptiles tratan de mostrar la importancia de esta estructura en el control de la actividad motora (Donkelaar, 1976; Newman y Cruce, 1982), por lo que sería importante realizar algunos estudios sobre los núcleos reticulares de estos poiquiloterms y su participación en el

sueño. por ejemplo observar si después lesionar a los núcleos reticulares medios de estos animales, que equivalen a los núcleos reticulares pontis caudalis de los mamíferos (Newman y Cruce, 1982), se ve eliminada la fase de sueño MOR, tal y como sucede en los homeotermos (Jouvet, 1962).

Finalmente, con base en todo lo que se ha discutido sobre los resultados obtenidos, se concluye que el análisis comparativo del sueño realizado sólo a través de la actividad eléctrica cerebral exhibida por los diferentes grupos de vertebrados no es adecuada, ya que por un lado la actividad cerebral es sólo uno de los varios signos fenomenológicos de este estado, mientras que por otro lado, la ausencia de ondas típicas para el SL y SP de mamíferos, pudieran implicar solamente la falta de los generadores neurofisiológicos apropiados de dichas ondas, y no necesariamente la ausencia de sueño. En base a esto, creemos que es más adecuado tomar en cuenta otras variables fisiológicas, tales como la frecuencia cardíaca, la actividad muscular, ocular y respiratoria. En este contexto, encontramos que la frecuencia cardíaca de las iguanas estudiadas se comporta de manera similar a la de las aves y mamíferos durante los diferentes estados de vigilancia, siendo máxima durante la vigilia, disminuyendo durante el sueño pasivo, para sufrir un incremento en la fase de sueño MOR. Con respecto a la actividad motora y a la actividad ocular observamos un comportamiento similar al de los homeotermos, ya que dichas actividades son evidentemente mayores en la vigilia, para desaparecer o disminuir a un mínimo durante el sueño pasivo, reapareciendo en forma de automatismos o en

ráfagas durante el sueño MOR.

Por otro lado, creemos que también es importante en un estudio comparativo del sueño, integrar las observaciones conductuales y electrofisiológicas con estudios neuroanatómicos y neuroquímicos, con el objeto de trazar un desarrollo filogenético de los mecanismos del sueño en los vertebrados. De esta forma, nuestros hallazgos de las agrupaciones neuronales que en mamíferos se han relacionado con el sueño, a saber : núcleos del Rafe, núcleos del LOCUS COERULEUS y núcleos Reticulares entre otros, y de la identificación de serotonina en los primeros, nos permiten proponer que encontramos en los reptiles estudiados, se encuentran reguladas por las mismas estructuras y neurotransmisores que para tal efecto se han postulado en las aves y los mamíferos, hecho que trataremos de apoyar con estudios subsiguientes.

REFERENCIAS.

- Alvarez del Toro, M. Los reptiles de Chiapas. 2a. edición. Inst. Hist. Nat. del estado. Depto. de Zool. Tuxtla Gutierrez, Chiapas. 62-65, 1972.
- Adams, P. M. y Barrat, E. S. Nocturnal sleep in squirrel monkeys. *Electroenceph. Clin. Neurophysiol.*, 36: 201-204, 1974.
- Affani, J. M.; Lisogorsky, E y Scaravilli, A. M. Sleep in the Southamerican armadillo. *Experientia.*, 28: 1046-1047, 1973.
- Allison, T. y Van Twyver, H. Sleep in the moles, *Scalopus aquaticus* y *Condylura cristata*. *Exp. Neurol.*, 27: 564-578, 1970.
- Allison, T.; Van Twyver, H. y Goff, W. R. Electrophysiological studies of the echidna, *Tachyglossus aculeatus*. I. Waking and sleeping. *Arch. Ital. Biol.*, 110: 145-184, 1972.
- Allison, T.; Gerber, S. D.; Breedlove, S. M. y Dryden, G. L. A behavioral and polygraphic study of sleep in the shrews *SUNGUIS MARINUS*, *Blarina brevicauda*, and *Cryptotis parva*. *Behavioral Biology*, 20: 354-366, 1977.
- Anden, N. E. Ascending monoamine neurons to the telencephalon and diencephalon. *Acta Physiol. Scand.*, 67: 313-326, 1966.
- Aruffo, C. y Escobar, A. Postnatal development of the Raphe nuclei. A morphological study in the rat. *Bol. Estud. Med. Biol. Mex.*, 31: 287-296, 1981.
- Aschoff, J. Exogenous and endogenous components in circadian rhythms. Cold Spring Harbor. *Symp. Quant. Biol.*, 25: 11-28, 1960.
- Aserinsky, E y Keitman, N. Regulatory ocuring period of eye motility an concurrent phenomena during sleep. *Science.*, 118:273-274, 1953.
- Astic, L. y Royet, J. P. Sommeil chez le ratkangourou, *Potorous apicalis*. Etude chez l'adulte et le jeune un mois avant la scrtie definitive du marsupium. Effects du sevrage. *Electroenceph. Clin. Neurophysiol.*, 37: 483-489, 1974.
- Ayala-Guerrero, F. Filogenia del Sueño: Los Mamiferos. *Bol. Estud. Méd. Biol. Méx. (suplemento)*. 32: 67-82, 1983.
- Ayala-Guerrero, F. Sleep in the tortoise *Kinosternon* sp. *Experientia.*, 43: 296-298, 1987.
- Ayala-Guerrero, F. y Vargas-Reyna, L. Sleep an wakefulness in the lizard *Ctenosaura similis*. *Bol. Estud. Med. Biol. Mex.*

Ayala-Guerrero, F.; Calderón, A. y Pérez, M. C. Sleep Patterns in a Chelonian Reptile (Gopherus flavomarginatus). *Physiol. Behav.*, 44: 333-337, 1988 a.

Ayala-Guerrero, F.; Pérez, M. C. y Calderón, A. Sleep Patterns in the Bird Aratinga canicularis. *Physiol. Behav.*, 43: 585-589, 1988 b.

Berger, R. J.; Walker, J. M. Sleep in the burrowing Owl (Speotyto canicularia hypugaca). *Behav. Biol.*, 7: 183-194, 1972.

Berman, A. L. The brain stem of the cat. A cytoarchitectonic Atlas with stereotaxis coordinates. The University of Wisconsin Press. Madison, Milwaukee, and London, p.p. 156, 1968.

Borbélli, A. A. y Neuhaus, H. U. Circadian rhythm of sleep and motor activity in the rat during skeleton photoperiod, continuous darkness and continuous light. *J. Comp. Physiol.*, 128: 37-46, 1978.

Brebbia, R. D. y Pyne, T. E. Environmental hypothermia and Cerebral Electrical Activity of the Little Brown Bat, Myotis lucifugus. *Psychophysiology*, 9: 122-123, 1972.

Butter, A. B. Cytoarchitectonic and connectional organization of the Lacertilian Telencephalon with comments on vertebrate forebrain evolution in: *Comparative Neurology of the Telencephalon*. Edited by Ebbesson, S. O. E. Plenum Press, New York., p.p. 297-325, 1980.

Cruce, W. L. R. y Nieuwenhuys, R. The cell masses in the Brain Stem of the Turtle Testudo hermanni: a Topographical and Topological Analysis. *J. Comp. Neur.*, 156: 277-306, 1974.

Dahlstrom, A. y Fuxe, K. Evidence for the existence of monoamines containing neurons in the central nervous system. I. Demonstration of monoamines in the cell bodies of brain stem neurons. *Acta Physiol. Scand.* 62 (supl. 232): 1-55, 1964.

Dallaire, A. y Ruckebusch, Y. Rest-activity cycle and sleep patterns in captive foxes (Vulpes vulpes). *Experientia*. 30: 50-60, 1974.

Donkelaar, H. J. Descending pathways from the Brain Stem to the Spinal Cord in some Reptiles. *J. Comp. Neur.*, 167: 421-442, 1976.

Donkelaar, H. J. y Nieuwenhuys, R. The brain stem of reptiles. In: *Biology of the reptilia*. C. Gans, ed. Academic Press. p.p. 20, 1976.

Drucker-Colin, R. R.; Rojas-Ramírez, J. A.; Viera, J.; Monroy, G. y Hernández-Peón, R. Effect of crossed-perfusion of the mid brain reticular formation upon sleep. *Brain Res.*, 23: 269-273, 1970.

Drucker-Colin, R.; Oksenberg, A.; Aguilar-Roblero, R. Neurotransmisores y Neuromoduladores en el control del ciclo sueño-vigilia. En: *Ani móácidos y Péptidos en la integración de las funciones nerviosas*. Pasantes-Morales, M. y Arechiga, H. UNAM, México. p.p. 171, 1983.

Ebbeson, S. O. E. *Comparative Neurology of the Telencephalon*. Plenum Press. New York and London. p.p. 506, 1980.

Encabo, H. Mecanismos Neurofisiológicos del Sueño. Jornada sobre Sueño. Buenos Aires (Argentina). p.p. 3, 1986.

Evans, L. T. Field study of the social behavior of the black lizard, *Ctenosaura pectinata*. *Amer. Mus. Novitates*. 1-26, 1951.

Felten, L. D. y Sladek, R. J. Jr. Monoamine Distribution in Primate Brain. V. Monoaminergic Nuclei: Anatomy, Pathways and Local Organization. *Brain Research Bulletin*. 10: 171-284, 1983.

FencI, V.; Koski, G. y Pappenheimer, J. R. Factors in cerebrospinal fluid from goats that affect sleep and activity in rats. *J. Physiol.*, 216: 569-589, 1971.

Fernández-Guardiola, A.; Escobar-Izquierdo, A.; Antón-Tay, F. y Nieto, D. Neurobiología del Sueño. *Bol. Estud. Méd. Biol. Méx.*, 28: 41-70, 1973.

Ferrero, G. A. R. Correlación electroclínica del sueño. Jornada sobre Sueño. Buenos Aires (Argentina), p.p. 5-7, 1986.

Flanigan, W. F. Jr. Behavioral states and electroencephalogram of reptiles: in Chase Perspectives in the brain sciences. I. The sleeping brain. p.p. 14-18 (Brain Information Service, Los Angeles, 1972).

Flanigan, W. F. Sleep and wakefulness in iguana lizard, *Ctenosaura pectinata* and *Iguana iguana*, brains. *Behav. Evol.* 8: 401-436, 1973.

Flanigan, W. F. Jr.; Wilcox, R. H. y Rechtschaffen, A. The EEG and behavioral continuum of the crocodilian, *Caiman sclerops*. *Electroenceph. Clin. Neurophysiol.*, 34: 521-538, 1973.

Flanigan, W. F. Sleep and Wakefulness in chelonian reptiles. II. The Red-footed tortoise, *Geochelone carbonaria*. *Arch. Ital. Biol.*, 112: 253-277, 1974.

Flanigan, W. F. Jr.; Knight, C. P.; Hartse, K. M. y

Rechtschaffen, A. Sleep and wakefulness in chelonian reptiles. I. The box-turtle, *Terrapene carolina*. Arch. Ital. Biol., 112:227-252, 1974.

Freeman, F. R.; Mc. Mew, J. J. y Adey, W. R. Chimpanzee sleep stages. Electroenceph. Clin. Neurophysiol., 31: 485-489, 1971.

French, J. D. La formación Reticular (1957). En Psicología Fisiológica. Editado por W. H. Freeman y Company, San Francisco y Londres (Scientific American). H. Blume Ediciones, Madrid. p.p. 545. 1979.

Friedman-Saavedra, R. Estudio de sueño en la tortuga *Gopherus bartlandi*. Tesis de Biología (Licenciatura), Facultad de Ciencias, UNAM. México. p.p. 73, 1982.

Hartman, B. K. Immunofluorescence of Dopamine-B-Hydroxylase application of improved methodology to the localization of the peripheral and central noradrenergic nervous system. J. Histochem. Cytochem., 21: 312-331, 1972.

Hartmann, E.; Bernstein, J. y Wilson, C. Sleep and dreaming in the elephant. Psychophysiology., 4: 389, 1968.

Hartse, K. M. y Rechtschaffen, A. Effect of atropine sulfate on the sleep related EEG spike activity of the tortoise *Geochelone carbonaria*. Brain. Behav. Evol., 9: 81-94, 1974.

Herman, H.; Jouvot, M. y Kein, M. Analyse poligraphique du sommeil de la tortue *Testudo marginata*. C. R. Acad. Sci. (Paris), 258: 2175-2178, 1964.

Hernández-Peón, R. A cholinergic hypnogenic limbic forebrain-hinbrain circuit. En: M. Jouvot (ED.) Aspects Anatomofunctionels de la Physiologie de Sommeil. Paris. C. N. R. S., p.p. 63-84, 1965.

Hobson, J. A.; Goin, O. B. y Goin, C. J. Electrographic correlates of behavior in the tree frog *Hyla septentrionalis*. Psychophysiol., 5: 220, 1968.

Hobson, J. A. The celular basis of sleep cycle control. In: Advances in Sleep Research. Ed. E. Weitzman. Spectrum: p.p. 217-250, 1974.

Huntley, A. C.; Friedman, J. K. y Cohen, H. B. Sleep in iguanid lizards, *Dipsosaurus dorsalis*. Sleep. Res., 6: 104, 1977.

Jones, B. E.; Bobillier, P.; Pin, C. y Jouvot, M. The effects of lesion of catecholamine containing neurons upon monoamine content of the brain and EEG and behavioural waking in the cat. Brain. Res., 58: 157-177, 1973.

Jouvet, M. Recherches sur les structures nerveuses et les mécanismes responsables des différentes phases du sommeil physiologique. Arch. Ital. Biol., 100: 125-206, 1962.

Jouvet, M. Mechanisms of the state of sleep. A neuropharmacological approach. En S. S. Kety., E. V. Evarts y H. L. Williams (Eds.) Sleep an altered states of consciousness. Nueva York, Williams e Wilkins. p.p. 86, 1967a.

Jouvet, M. Los estados de Sueño (1967 b). En Psicología Fisiológica. Editado por W. H. Freeman and Company, San Francisco y Londres (Scientific American). H. Blume ediciones, Madrid, p.p. 545, 1979.

Jouvet, M. Neurophysiology of the states of sleep. Physiol. Rev. 47: 117-177, 1967 c.

Jouvet, M. The role of monoamines and acetylcholine containing neurons in the regulation of the sleep-waking cycle. Ergeb Physiol., 64: 166-307, 1972.

Kamei, I.; Shiozaka, S.; Senba, E.; Takagi, H.; Sakanaka, M.; Inagaki, S.; Takatsuki, K.; Nakai, K.; Imai, H.; Itakura, T.; Komai, N. y Tohyama, M. Comparative Anatomy of the distribution of Catecholamines within the inferior Olivari Complex from Teleosts to Primates. J. Comparative Neurology., 202: 125-133, 1981.

Karmanova, I. G.; Titkov, E. S. y Popova, D. I. Species peculiarities of the diurnal rhythm of motor activity in the fishes from the black sea. Zh. Evol. Biokhim. Fiziol., 12: 486-488, 1976.

Karmanova, I. G.; Belich, A. I.; Voronov, I. B. y Shilling, N. V. Interaction of cholinergic and adrenergic systems during development of two forms of sleep in the frog Rana temporaria and the turtle Emys orbicularis. J. Evol. Biochem. Physiol., 13: 506-510, 1978.

Kleitman, N. Sleep and wakefulness. University of Chicago Press. Chicago. p.p. 522, 1963.

Lazarev, S. G. Electrophysiological analysis of wakefulness and primary sleep in the frog Rana temporaria. Zh. Evol. Biokhim. Fiziol. 14: 379-384, 1978.

Lopresti, R. W. y Mc. Ginty, D. J. Sleep in the phalanger (Thichosurus vulpecula): An australian marsupial. Psychophysiology., 7: 304, 1970.

Mc. New, J. J.; Howe, R. C. y Adey, W. R. The sleep cycle and subcortical-cortical EEG relations in the unrestrained chimpanzee. Electroenceph. Clin. Neurophysiol., 30: 489-503, 1971.

Molesio-Nolasco, S.; Friedman-Saavedra, R.; Vargas-Reyna, L. y Ayala-Guerrero, F. Filogenia del Sueño: Los Reptiles. Bol. Estud. Méd. Biol. Méx. (suplemento) 32: 91-99. 1983.

Moruzzi, G. y Magoun, H. W. Brain stem reticular formation and activation of the EEG. Electroenceph. Clin. Neurophysiol., 1: 455-473, 1949.

Mukhametov, L. M.; Supin, A. V. y Polakova, I. G. Interhemispheric asymmetry of electroencephalographic sleep patterns in dolphins. Brain Res., 134: 581-584. 1977.

Newman, D. B. y Cruce, W. L. R. The Organization of the reptilian Brain Reticular Formation: A comparative study using Nissl and Golgi techniques. Journal of Morphology. 173: 325-349, 1982.

Nieuwenhuys, R. Topological Analysis of the Brain Stem: A general introduction. J. Comp. Neur., 156: 255-276, 1974.

Parent, A. Functional Anatomy and Evolution of Monoaminergic Systems. Amfr. Zool., 24: 783-790, 1984.

Perino, R. F. Aplicaciones neuroquímicas de los conocimientos sobre el Sueño. Jornada sobre Sueño. Buenos Aires (Argentina). p.p. 18-20, 1986.

Peyrethon, J. y Dusan-Peyrethon, D. Etude polygraphique du cycle veille-sommeil chez trois genres de reptiles. C. R. Soc. Biol. (Paris). 163: 181-186, 1969.

Prudom, A. E. y Klemm, W. R. Electromyographic correlates of sleep behavior in a primitive mammal, the armadillo Dasyus novemcinctus. Physiol. Behav., 10:275-282, 1973.

Pujol, J. F.; Buget, A.; Froment, J. L.; Jones, B. y Jouvet, M. The central metabolism of serotonin in the cat during insomnia: a neurophysiological and biochemical study after p-chlorophenylalanine or destruction of the Rafe system. Brain. Res., 29: 195-212, 1971.

Rojas-Ramírez, J. A. y Tauber, S. E. Paradoxical Sleep in two species of Avian predator (Falconiformes). Science, 167: 1754-1755, 1970.

Romer, S. A. y Parson, S. T. Anatomía Comparada. 5a. ed. Editorial Interamericana, México. p.p. 28-76, 1982.

Romo, R.; Cepeda, C. y Velasco, M. Behavioral and electrophysiological patterns of wakefulness-sleep in the lizard (Phrinosoma regali). Bol. Estud. Med. Biol. Mex., 30: 13-18, 1978.

Ruckebusch, Y. Etude EEG et comportementale des alternances veille-sommeil chez l'ane. C. R. Soc. Biol. (Paris), 157: 840-

Ruckebusch, Y.; Barbey, P. y Guillemot, P. Les états de sommeil chez le cheval Equus caballus. C. R. Soc. Biol. (Paris), 194: 658-666, 1970.

Ruckebusch, Y. Les états de sommeil chez le fœtus et le nouveau-né de la vache (Bos taurus). C. R. Soc. Biol. (Paris), 105: 1176-1185, 1971.

Sakai, K. Some anatomical and physiological properties of Ontomesencephalic Tegmental neurons with special reference to PGO waves and postural atonia during paradoxical sleep in the cat. In the Reticular Formation Revisited (Ed. J. A. Hobson y M. A. Brazier), Raven Press, New York: 427-447, 1980.

Sakai, K. Neurons responsible for Paradoxical Sleep. Sleep: Neurotransmitters and neuromodulators. Edited by A. Wauquier. Raven Press, New York. p.p. 29-42, 1985.

Sastre, J. P.; Sakai, K y Jouvet, M. Are the Gigantocellular Tegmental field neurons responsible for paradoxical sleep?. Brain Res., 229:147-161, 1981.

Sakai, K. Anatomical and physiological basis of paradoxical sleep. Brain mechanisms of sleep D. J Mc. Ginty y Al. Raven Press ed. 101-137, 1985.

Schlehuber, C. I.; Flaming, D.; Laage, D. G. y Spooner, E. Ch. Paradoxical Sleep in the Chick (Gallus domesticus). Behavioral Biology. 11: 537-546, 1974.

Segura, E. T. Estudios electroencefalográficos en anfibios. Acta Physiol. Lat. Amer., 16: 277-282, 1966.

Serafetinides, E. A.; Shuley, J. T. y Brooks, R. E. Electroencephalogram of the pilot whale, Globicephala scammoni in wakefulness and sleep: Lateralization aspects. Int J. Psychobiol., 2: 129-135, 1972.

Susic, V. T. y Kovacevic, R. M. Sleep patterns in the Owl Strix aluco. Physiol. Behav., 11: 313-317, 1973.

Swanson, L. y Hartman, B. K. The Central Adrenergic System. An Immunofluorescence study of the location of cell bodies and their Efferent Connections in the rat utilizing Dopamine-B-Hydroxylase as a marker. J. Comp. Neurol., 163: 467-506, 1975.

Taber, E.; Brodal, A. y Walberg, F. The Raphe nuclei of the brain stem in the cat. I. Normal topography, cytoarchitecture and general discussion. J. Comp. Neurol., 114: 161-187, 1960.

Taber, E. The cytoarchitecture of the brain stem of the cat. I. Brain stem nuclei of cat. J. Comp. Neurol., 116:27-69, 1961.

Tauber, E. S.; Roffwarg, H. P. y Weitzman, E. D. Eye movements and EEG activity in the diurnal lizard. *Nature.*, 212: 1612-1613, 1966.

Tauber, E. S.; Rojas-Ramírez, J.; Hernández-Peón, R. Electrophysiological and behavioral correlates of wakefulness and sleep in the lizard *Crotosaura pectinata*. *Electroenceph. Clin. Neurophysiol.*, 24: 424-433, 1968a.

Tauber, E. S.; Michel, F. y Roffwarg, H. P. Preliminary note on the sleep and waking cycle in the desert hedgehog (*Parachinus hypomelga*). *Psychophysiology.*, 5: 201, 1968b.

Tomo, A. P.; Panazzi, J. S. y Castello, H. P. Neurophysiological research on fishes and birds at Palmer Station. *Antartic. J.*, 8: 202-203, 1973.

Toutain, P. L. y Ruckebusch, Y. Arousal as a cyclic phenomenon during sleep and hibernation in the hedgehog (*Eripaceus europaeus*). *Experientia.*, 31: 312-314, 1975.

Turner, M. El sueño normal. Aspectos electroencefalográficos. *Trastornos del Sueño. (Simposium).* Buenos Aires (Argentina), 1984.

Van Twyver, H. Sleep patterns of five rodent species. *Physiol. Behav.*, 4:901-906, 1969.

Van Twyver, H. y Allison, T. Sleep in the opossum *Didelphis marsupialia*. *Electroenceph. Clin. Neurophysiol.*, 29: 181-189, 1970.

Van Twyver, A. y Allison, T. A polygraphic and behavioral study of sleep in the pigeon (*Columbia livia*). *Exp. Neurol.*, 35: 138-153, 1972.

Vasconcelos-Dueñas, I. y Ayala-Guerrero, F. Filogenia del sueño: las aves. *Bol. Estud. Méd. Biol. Méx. (suplemento)*, 32: 83-90, 1983.

Vasilescu, E. Sleep and wakefulness in the tortoise (*Emys orbicularis*). *Rev. Roum. Biol. Zool.*, 15: 177-179, 1970.

Voronov, I. B.; Karmanova, I. G.; Titkov, E. S. y Rukoyatkina, N. The effect of arecoline of the structure of rest and active wakefulness in the brown bull-head, *Ictalurus nebulosus*. *Zh. Evol. Biokhim. Fiziol.*, 13:525-528, 1977.

Walker, J. M. y Berger, R. J. Sleep in the domestic pigeon (*Columbia livia*). *Behav. Biol.*, 7: 195-203, 1972.

Walker, J. M.; Berger, J. P.; Scott, T. D. Absence of electrophysiological signs of sleep in the tortoise (*Testudo denticulata*). *Sleep Research.*, 2: 88, 1973.

Warner, B. F. y Huggins, S. E. An electroencephalographic study of sleep in young caimans in a colony. Comp. Biochem. Physiol., 59 A: 139-144, 1978.