

11281
9



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTONOMA DEMEXICO

COLEGIO DE CIENCIAS Y HUMANIDADES
Unidad Académica de los Ciclos Profesionales y de Posgrado
INSTITUTO DE INVESTIGACIONES BIOMÉDICAS
DOCTORADO EN CIENCIAS BIOMÉDICAS



**PARTO EN LA CONEJA: PARTICIPACION DE LA
MUSCULATURA PELVICA Y PERINEAL**

TESIS
QUE PARA OBTENER EL GRADO DE
DOCTOR EN CIENCIAS BIOMÉDICAS

PRESENTA

YOLANDA CRUZ GOMEZ

MÉXICO, D. F.

**TESIS CON
FALLA DE ORIGEN**

JUNIO 2002



Universidad Nacional
Autónoma de México

Dirección General de Bibliotecas de la UNAM

Biblioteca Central



UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

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

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

El presente proyecto se realizó bajo la tutoría de la Dra. Margarita Martínez-Gómez en el Centro de Investigaciones Fisiológicas, UAT/ Unidad Periférica del IIB, UNAM en Tlaxcala, Tlax. Se agradece al CONACyT (118080-YCG; 4012P-N9608-MMG) y al PAPIIT-DGAPA (IN209597-RH y MMG) el apoyo financiero otorgado.

TESIS CON
FALLA DE ORIGEN

AGRADECIMIENTOS

A mi tutora, la Dra. Margarita Martínez-Gómez por el interés mostrado en mi formación académica, el apoyo y las enseñanzas otorgadas durante mi formación profesional.

A la Dra. Robyn Hudson, por su enseñanza, entereza y dedicación a los estudiantes del CIF. Gracias por "invitarnos" a discutir los proyectos de investigación los fines de semana en Tlaxcala.

A mis cotutores, los doctores Ismael Jiménez Estrada y Pablo Pacheco Cabrera por el tiempo dedicado al proyecto y sus acertadas sugerencias que mejoraron notablemente el trabajo.

A los revisores: Dra. Rosalinda Guevara, Dra. Margarita Martínez, Dra. Robyn Hudson, Dr. José Ramón Eguibar, Dr. Jorge Manzo, Dr. Miguel Morales y Dr. Pablo Pacheco. Por sus sugerencias y correcciones.

A los compañeros del Instituto de Neuroetología de la Universidad Veracruzana; María Elena Hernández, Jorge Manzo y Porfirio Carrillo por todo su apoyo y sus invaluable enseñanzas a lo largo de mi trayecto académico.

A los integrantes del Laboratorio de Fisiología del IIB, especialmente a Esther Torrero y Carolina Rojas Castañeda por su gran apoyo en la realización de los trámites académicos y administrativos.

A mis compañeros del CIF, Rosa Angélica Lucio, Margarita Juárez, Lourdes Castañeda, Leticia Nicolás, Rebeca Sánchez, Graciela Fabris, Carlos Cordero y Jorge Rodríguez. Especialmente a Alejandro Díaz Xochicale y a Amando Bautista por su apoyo en la mejora de las figuras.

A los integrantes del laboratorio de Neurofisiología, Dora Luz Corona, René Zempoalteca, Macario Romero y Cipriano Carlos.

A todos los demás estudiantes del CIF.

Agradezco también a la Sra. Ma. Teresa Rosas Islas y familia por su apoyo incondicional en el cuidado de mis hijos.

TESIS CON
FALLA DE ORIGEN

DEDICATORIA

A mis padres y hermanos que me enseñaron que el esfuerzo y la constancia genera frutos y es la clave del éxito y de la superación.

A mis sobrinos y amigos.

A Miguel Ángel Márquez por su comprensión y compañía en las noches de desvelo en el CIF, y sobre todo por su gran apoyo en el cuidado de los *pups* durante mi necesaria ausencia en la vida familiar. *Mil gracias.*

Dedicado especialmente a mis hijos, RICARDO RACIEL Y ALONSO MIGUEL. Aún cuando este documento no llena el vacío que les dejó mi ausencia es por y para ustedes.

TESIS CON
FALLA DE ORIGEN

INDICE

Abstract	i
Resumen	ii
Introducción	1
Preparación para el parto	1
Etapas del parto	1
Conducta durante el parto	3
Mecanismos de regulación del parto	4
Antecedentes	6
Reflejos del área pélvica y perineal	10
La coneja como modelo de estudio del parto	12
Hipótesis.	15
Objetivo General	15
Objetivos Específicos	16
Etapas del Estudio	17
Etapa 1. Anatomía, Inervación y Actividad EMG Refleja	18
1.1 Características anatómicas y electrofisiológicas de la musculatura pélvica y perineal de la coneja	18
Experimentos 1, 2 y 3 (descritos en el segundo artículo del apéndice)	
Resumen de los experimentos 1, 2 y 3	18
Experimento 4. Anatomía e inervación	18
Animales	18
Métodos	18
Resultados	20
1.2 Actividad EMG Refleja	33
Experimento 5. Estimulación mecánica del tracto vaginal	33
Animales	33
Métodos	33
Resultados	34
Experimento 6. Distensión vaginal	41
Animales	41
Métodos	41
Resultados	42
1.3 Discusión	51

TESIS CON
FALLA DE ORIGEN

Etapa 2. Actividad EMG refleja durante el parto	54
Experimento 7. EMG en el parto inducido	54
Animales	54
Métodos	54
Resultados	55
Discusión	66
Etapa 3. Participación de la musculatura perineal en el parto de la coneja	69
Experimento 8. Análisis conductual del parto en conejas intactas y denervadas de músculos perineales	69
Animales	69
Métodos	69
Resultados	71
Discusión	82
Modelo del trabajo de parto	85
Conclusiones del estudio	88
Bibliografía General	89
Apéndice	97

TESIS CON
FALLA DE ORIGEN

RESUMEN

En mamíferos, a pesar de que los músculos estriados pélvicos y perineales se encuentran en estrecha asociación anatómica con el tracto genitourinario, hay poca información de la participación de estos músculos en los procesos reproductivos femeninos. En el presente trabajo, usando conejas adultas de la raza chinchilla se probaron dos hipótesis. 1. Contrario a la propuesta de que la musculatura estriada pélvica y perineal se comporta como una masa unitaria, la estimulación mecánica del tracto vaginal de la coneja induce actividad electromiográfica (EMG) refleja secuencial y diferencial de los músculos estriados pélvicos y perineales adyacentes al tracto reproductivo. 2. Los reflejos visceros-somáticos se activan durante el parto facilitando la expulsión de las crías: la distensión de la vagina pélvica induce actividad de los músculos pélvicos y la distensión de la vagina perineal la de los músculos perineales. El estudio se realizó en tres etapas. En la primera etapa, en conejas no gestantes anestesiadas, se determinó mediante métodos anatómicos y electrofisiológicos la *anatomía e inervación* de los músculos perineales - bulboesponjoso, isquiocavernoso, constrictor vestibular, bulboglandular y constrictor vulvar - y de los músculos estriados pélvicos - obturador interno, iliococcígeo y pubococcígeo, así como su *actividad electromiográfica (EMG) refleja* en respuesta a la estimulación de la piel perigenital y el tracto vaginal. En la segunda etapa, en conejas gestantes a término y anestesiadas se registró la *actividad EMG de los músculos perineales y pélvicos durante el parto inducido*. En la tercera etapa, en conejas despiertas gestantes a término se realizó la *descripción conductual del desarrollo del parto* en tres grupos: intactas (In), testigo (Te) y neurectomizadas bilateralmente de los músculos perineales (Nx).

Resultados. *Anatomía*. El tracto vaginal es largo, por lo que dependiendo de su localización anatómica se consideraron tres regiones; vagina abdominal, vagina pélvica y vagina perineal. Los músculos perineales están bien desarrollados en la coneja adulta y la mayoría se encuentran en estrecha asociación anatómica con la vagina perineal, en forma tal que la cubren. Los músculos pélvicos se encuentran ventral o lateralmente a la vagina pélvica. Todos los músculos perineales están inervados por ramas de los nervios clitoral y perineal que se originan en el plexo lumbosacro. Los músculos pélvicos están inervados por ramas de dos nervios, uno que se origina en el plexo lumbosacro (nervio obturador) y otro que se origina en el forámen vertebral S4 (nervio motor). *Actividad EMG refleja*. En hembras no gestantes, la estimulación de la piel perigenital sólo indujo respuesta EMG refleja en los músculos iliococcígeo y pubococcígeo. La estimulación mecánica aplicada con un émbolo o un globo al tracto vaginal indujo respuesta EMG diferencial dependiendo de la región vaginal estimulada: la estimulación de la vagina abdominal activó a todos los músculos perineales y pélvicos, en contraste, solamente algunos de ellos fueron activados con la estimulación de la vagina pélvica y ninguno con la estimulación de la vagina abdominal. Durante el parto inducido en las hembras gestantes anestesiadas todos los músculos perineales se activaron cuando la cría se encontraba en la vagina perineal. Con excepción del músculo iliococcígeo, los músculos pélvicos no presentaron actividad EMG refleja durante el parto y se activaron cuando la etapa de expulsión terminó. *Patrón temporal y conductual del parto*. En las conejas despiertas se observó que las conejas Nx presentan mayor frecuencia y duración de retención vaginal que en las conejas intactas o testigo. El porcentaje de crías muertas también se incrementó.

Así, durante el parto de la coneja la actividad refleja de los músculos estriados pélvicos y perineales es finamente regulada mediante la estimulación mecánica de las diferentes regiones del tracto vaginal durante el desplazamiento de la cría para la expulsión. La contracción secuencial y diferencial de los músculos perineales facilita la expulsión de las crías.

TESIS CON
FALLA DE ORIGEN

INTRODUCCIÓN

El parto en mamíferos es el proceso que se presenta en la hembra gestante a término y que está caracterizado por contracciones uterinas regulares asociadas con dilatación cervical, lo que permite que el útero expulse al feto (s) maduro (s) y a la placenta (s) (Haféz, 1987; Nathanielsz y Smith, 1999). Es una etapa breve del ciclo reproductivo de la hembra, pero sumamente importante para la salud y supervivencia de la madre y su cría (s), ya que una deficiencia en los mecanismos de regulación podría prolongar el parto y generar problemas de salud a corto y/o a largo plazo, e incluso, ocasionar la muerte. Así por ejemplo, un parto muy largo podría impedir una adecuada oxigenación del bebé y producir retraso mental.

Preparación para el parto

Los últimos días de la gestación se acompañan de una serie de transformaciones estructurales y funcionales en el organismo materno que lo preparan para la siguiente etapa reproductiva. Así, se incrementa el volumen de las glándulas mamarias y se inicia la galactogénesis, los ligamentos de la región pélvica se vuelven flexibles debido a la eliminación de tejido conjuntivo permitiendo un aumento del diámetro del canal pélvico, se forman uniones estrechas en las fibras musculares del útero, se ablanda la unión de la placenta con el endometrio y se forman receptores a prostaglandinas y a oxitocina (Romero et al., 1989; Saltiel, 1991; Fernández-Tresguerres, 1992; Chwalisz, 1994; Fang et al., 1996; Anthony, 1999). La conducta de la hembra también se modifica. En especies domésticas como la oveja, la vaca y la coneja se ha observado inquietud, inapetencia y aislamiento (Haféz, 1987; Fradson, 1988; González-Mariscal et al., 1994).

Etapas del parto

Convencionalmente, el parto de la mujer es dividido en tres fases, la primera ocurre desde el inicio de las contracciones uterinas hasta la dilatación total del cérvix, la segunda desde la dilatación cervical hasta la expulsión del feto y la tercera desde que la cría fue expelida hasta la expulsión de la placenta (Nathanielsz y Smith, 1999).

1) Dilatación cervical. Es la apertura o borrarimiento progresivo del cérvix o cuello del útero que lo ha mantenido cerrado durante la gestación. El proceso tiene una duración de alrededor de 10 h en mujeres primíparas (Nathanielsz y Smith, 1999).

El cérvix es una estructura fibrosa que normalmente mantiene cerrado el cuello del útero; cuando se aproxima el parto, los cambios endocrinos, como el incremento en la secreción de relaxina, estimulan su ablandamiento y dilatación (Anthony, 1999). Este proceso es lento y se acompaña de otros eventos como pérdida de fluidos sanguinolentos y contracciones uterinas, cuya frecuencia incrementa conforme progresa la dilatación cervical. Es difícil establecer con certeza el inicio de esta etapa. Los síntomas pueden ser las contracciones uterinas con dolor o la presencia de fluido vaginal acuoso y mucoso, sin embargo, pueden ser falsas alarmas. La diagnosis confiable es el examen vaginal para determinar si el proceso de dilatación cervical ha iniciado (Haféz, 1987; Nathanielsz y Smith, 1999).

Durante el parto la actividad de la musculatura uterina ha sido determinada mediante registros electromiográficos (EMGs) y de presión intrauterina. En la mujer se ha mencionado que al inicio del parto aparecen con baja frecuencia débiles contracciones uterinas. Conforme se aproxima la expulsión de la cría la frecuencia de aparición de las contracciones y su fuerza se incrementan así, en un periodo de 10 min aparecen 3 ó 4 contracciones cada una con una duración mayor a min y acompañada de dolor (Saade y Garfield, 1999). Las contracciones débiles del inicio del parto y los movimientos de la madre y del feto ayudan a que éste último se acomode en posición craneal para su expulsión, en ese momento las contracciones del útero se intensifican e impulsan al feto y a sus membranas contra el conducto cervical. La constante presión mecánica que ejerce el feto sobre el cérvix incrementa su distensión y su dilatación progresiva (Valladares et al., 1982; Nathanielsz y Smith, 1999; Guyton y Hall, 2000).

2) Expulsión del feto. Esta etapa inicia cuando el feto es empujado por el útero hacia el canal de nacimiento y termina cuando es completamente expulsado del organismo materno, esto que es considerado como trabajo de parto y tiene una duración de alrededor de 30 min. Durante esta etapa hay alta frecuencia de fuertes contracciones uterinas que empujan al bebé hacia el cérvix distendiéndolo. Tal distensión dispara reflejos endocrinos y musculares, por ejemplo, aumenta la intensidad de las contracciones uterinas e inicia actividad en la musculatura estriada abdominal, esto es el también llamado reflejo de pujo (Nilsson, 1990; Guyton y Hall, 2000).

Al final de la gestación, en especies monotocas como la mujer la rotación del producto en un útero casi esférico permite el posicionamiento craneal del feto y la curvatura del canal de parto permite que el feto se ajuste al espacio. Esta posición facilita la expulsión del producto, mientras

que la posición caudal la dificulta. En especies politocas como la cerda esta posición no se logra en el 100 % de las crías, el útero tubular sólo permite que alrededor del 50 % de las crías se coloquen en posición craneal y el resto quedan en posición caudal. Esta última es una posición frecuente y, a diferencia de lo que sucede en la mujer, las cerdas pueden parir sin dificultad (Reimers et al., 1973; De Alba, 1993).

3) Expulsión de la placenta. Cuando el producto es expulsado la frecuencia de aparición de las contracciones uterinas disminuye pero aún son de suficiente intensidad como para desprender y expulsar la placenta del útero, lo que sucede alrededor de 30 min después del nacimiento del bebé (Nilsson, 1990; Guyton y Hall, 2000).

La división estricta del parto en las tres etapas mencionadas se aplica a especies monotocas (parto de una cría) como la mujer. En las hembras politocas (varias crías en un parto) como la rata, la gata o la coneja, la expulsión de crías y placentas puede ser simultánea o intercaladas (Haféz, 1987; Jainuden y Haféz, 1993). La duración de cada una de las etapas del parto es específica para cada especie, aunque en general, la primera etapa es la más larga.

La prolongación de cualquier etapa del parto se conoce como parto distócico y no es exclusivo del ser humano ya que en diversas especies de animales de granja es la causa de severas pérdidas económicas al morir la cría y/o la madre (Young y Blair, 1974). Son varios los factores que contribuyen a un parto distócico, entre ellos la carencia de dilatación cervical, la debilidad de las contracciones uterinas, la desproporción materno-fetal, donde la cría es más grande que la cavidad pélvica de la madre, o la mala colocación del feto (Young y Blair, 1974; Porter, 1993; De Alba, 1993).

Conducta durante el parto

La conducta es consecuencia de la integración de procesos endocrinos, neurales y musculares. En algunas especies conductas como la elaboración del nido pueden ser un buen indicador de la aproximación del parto. Además en especies con crías altriciales como la rata y el ser humano la conducta de la hembra durante o después del parto es extremadamente importante para la sobrevivencia de las crías ya que éstas nacen con una notable inmadurez sensorial, motora y de regulación homeostática (Salas et al., 1991; Poindron, 2001) y necesitan de la madre para desprenderse de las membranas fetales que las cubren y así poder respirar (Fleming, 1986). Aún

en especies precociales como el borrego, en los que el sistema locomotor está más desarrollado, la conducta de la madre es un factor permisivo para el establecimiento de la relación madre-cría, ya que si se evita el lamido a la cría inmediatamente después del parto se evita su identificación, aceptación y búsqueda posterior de la cría (Guevara y Kendrick, 1998).

En pocos estudios se han realizado análisis sistemáticos de la conducta de la hembra antes y durante el parto. En la rata de laboratorio las contracciones uterinas y abdominales se presentan entre 1 a 5 h previos a la expulsión de la primera cría (Nagasawa y Yanai, 1972). Quince ó 20 min antes del sangrado vaginal, se observa una postura similar a la de lordosis acompañada de una contracción uterina; esta conducta se repite a lo largo del parto (Holloway et al., 1980). Es común el lamido anogenital después del sangrado o de la expulsión de crías y/o placentas (Hudson et al., 1999), el jalado de la cría una vez que ésta se encuentra en la vulva así como el lamido de cría e ingesta de placenta. Una vez que el parto ha concluido la hembra recoge a sus crías, las transporta al nido y las amamanta (Fleming, 1986). En esta especie, la última conducta es un indicador de que el trabajo de parto ha concluido.

Mecanismos de regulación del parto

El conocimiento de los procesos fisiológicos responsables de la regulación del parto no es sólo un problema académico, la principal causa de morbilidad (enfermedad) y mortalidad infantil son los partos prematuros y los distócicos, constituyendo un problema socioeconómico y de salud pública. A pesar de que el estudio del parto se ha incrementado en los últimos 30 años, trayendo considerables mejoras en su manejo, aún no se conocen todos los mecanismos fisiológicos que la regulan. Esta carencia de información se debe, en parte, a que en cada especie el proceso es singular, por lo que las extrapolaciones entre ellas deben hacerse con gran prudencia.

En el análisis de los mecanismos de regulación del parto se han usado diferentes modelos animales como son la rata, el conejo, el borrego, la cabra, primates no humanos e incluso, en algunas circunstancias, el mismo ser humano (Franklin y Winstone, 1954; Cross, 1958; Porter y Schofield, 1966; Liggins, 1988; Milewich et al., 1977; Fuchs y Dawood, 1980; Alexandrova y Soloff, 1980; Higuchi et al., 1985, 1987; Burden et al., 1990; Maggi et al., 1991; Porter, 1993; Hudson et al., 1995; Robertson et al., 1996; Ducsay, 1996; Martínez-Gómez et al., 1998, Hudson et al., 1999). Estos estudios han mostrado que el parto es un proceso complejo, resultado de la maduración secuencial de un sistema de comunicación endocrina entre distintos compartimentos, maternos y fetales, siendo regulado por factores **endocrinos**, **neurales**, y **musculares** (Fig. 1).

Los factores endocrinos y neuroendocrinos del parto han sido ampliamente estudiados (Alexandrova y Soloff, 1980; Garfield et al., 1980; Mercado-Simmen et al., 1982; Fuchs et al., 1983; Eldridge y Fields, 1986; Higuchi et al., 1987; Brook y Challis, 1988; Romero et al., 1989; Hudson et al., 1995; Fang et al., 1996), en contraste con la participación de la musculatura estriada que ha sido poco considerada (Cross, 1958; Higuchi et al., 1987; Burden, 1990; Martínez-Gómez et al., 1998).

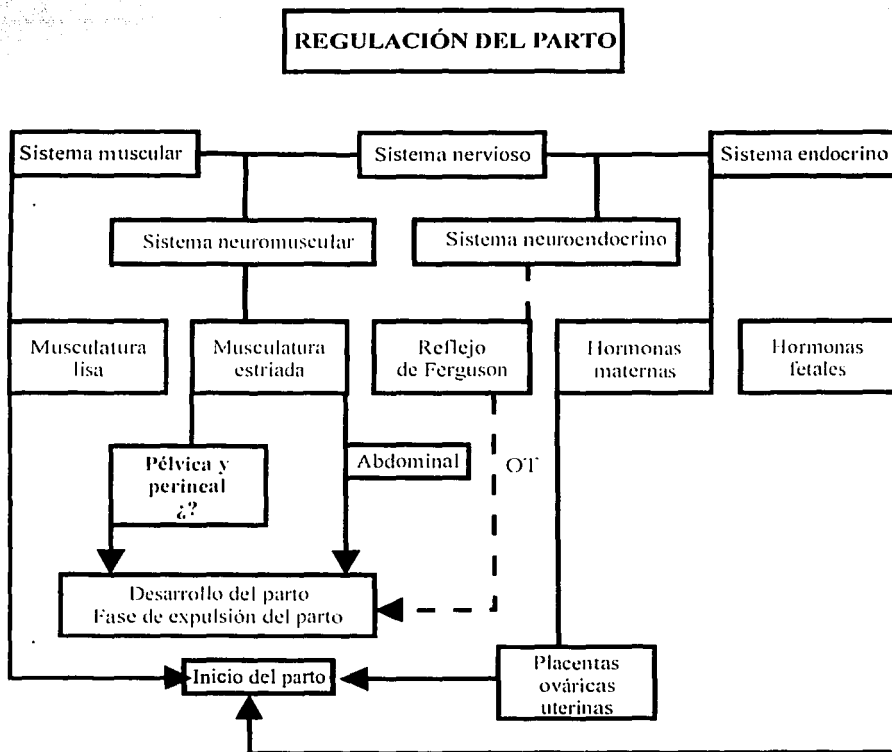


Figura 1. Esquema de la regulación del parto. Note que la regulación es compleja e involucra a diferentes sistemas del organismo cuyas acciones convergen en la activación uterina que inicia y desarrolla el parto. La musculatura estriada, a través de la contracción de los músculos abdominales, participa en la expulsión de las crías. La contracción de los músculos estriados pélvicos y perineales adyacentes al tracto vaginal también puede ser relevante.

El **sistema endocrino** a través de las hormonas esteroides - estradiol y progesterona - y peptídicas - lactógeno placentario y relaxina- induce las transformaciones morfológicas y

funcionales que anteceden al parto. Se ha planteado que este sistema es también responsable del inicio del parto mediante el incremento en las concentraciones de hormonas que activan al útero, como el estradiol, las prostaglandinas y la oxitocina, ello aunado al descenso de la hormona que inhibe tal actividad: la progesterona (Garfield et al., 1980; Eldridge y Fields, 1986; Higuchi et al., 1985; Romero et al., 1989; Fang et al., 1996).

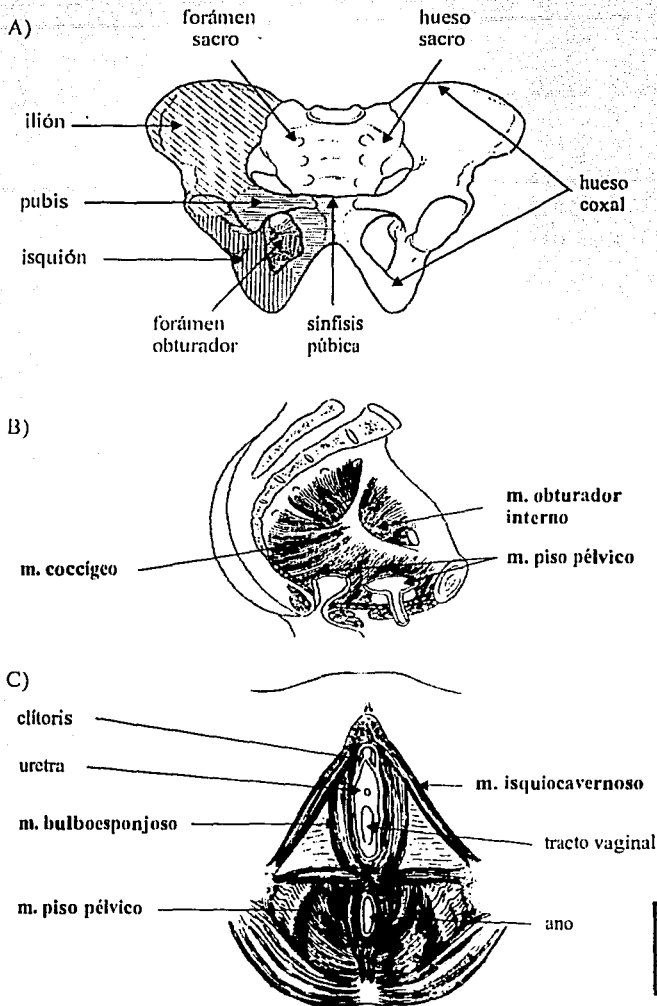
Después del periodo de gestación característico de cada especie, la mayoría de los partos se inician en el periodo de descanso de la hembra. Así, en especies diurnas el parto se inicia durante la madrugada (Ducsay, 1996). Esta organización temporal del parto es regulada por ritmos biológicos, infradianos y circadianos, cuyo centro regulador es el núcleo supraquiasmático (Ducsay, 1996). El **sistema nervioso** participa en el desarrollo del parto a través de la activación de reflejos neuroendocrinos y neuromusculares. En 1941 Ferguson describió un importante reflejo neuroendocrino durante el parto en la coneja. El reflejo de Ferguson consiste en la liberación de oxitocina de la neurohipófisis inducida por la estimulación mecánica del feto sobre la región vaginocervical. Dicho reflejo también se presenta en otras especies como en el ser humano y en la rata (Ferguson, 1941; Fuchs et al., 1983; Higuchi et al., 1985). Del **sistema muscular**, el músculo liso del tracto reproductivo, especialmente del útero y cérvix, ha sido bien estudiado y se conoce su actividad durante el parto (Fuchs, 1964; Higuchi et al., 1987; Anaya y Ninomiya, 1994; Guyton y Hall, 2000). Con respecto a la musculatura estriada, se mencionó la posible participación de la actividad refleja de la musculatura abdominal en el parto de la coneja (Cross, 1958), de la mujer (Bonica, 1960) y de la rata de laboratorio (Higuchi et al., 1987). El reflejo consiste en que ante la distensión cervical se activa la musculatura abdominal, lo que se conoce como reflejo de expulsión del feto (Higuchi et al., 1987). En vacas no anestesiadas dicho reflejo visceromuscular se provoca artificialmente al palpar la región caudal del tracto genital (Saltiel, 1991).

Actualmente los reflejos visceromusculares son poco considerados y sólo algunos libros de texto de fisiología de reciente edición describen los mecanismos de regulación del parto (Ganong, 1992; Guyton y Hall, 2000). La participación en el parto de la musculatura estriada pélvica y perineal adyacente al tracto reproductivo ha sido poco considerada.

ANTECEDENTES

El área pélvica es una región anatómica y fisiológicamente compleja en la que se encuentran fascias, vísceras y músculos estriados del piso pélvico, con su respectiva inervación.

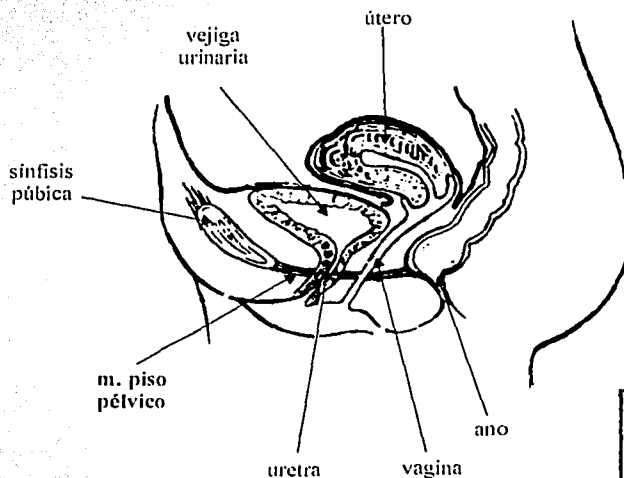
Esta región está delimitada por el hueso pélvico o iliaco, formado por dos huesos coxales que se unen al hueso sacro y está cubierta de musculatura estriada (Fig. 2).



TESIS CON FALLA DE ORIGEN

Figura 2. Regiones pélvica y perineal de la mujer. A) vista ventral del hueso pélvico formado por dos huesos coxales unidos al sacro. En el lado izquierdo, en sombreado, se muestran las regiones que forman un coxal; B) musculatura estriada que cubre la cavidad pélvica; C) región perineal vista desde abajo. Note que adyacente a las vísceras se encuentran músculos estriados pélvicos y perineales, m = músculo (modificado de Hollinshead y Rosse, 1985).

El hueso pélvico de la mujer es ancho y semiovalado en la apertura superior de la cavidad pélvica y más estrecha en la apertura inferior (Fig. 2). A través de la apertura superior la cavidad pélvica se comunica libremente con la cavidad abdominal, la apertura inferior está delimitada por un piso muscular, el diafragma pélvico o musculatura pélvica (Fig. 2; Hollishead y Rosse, 1985; Wilson y Wilson, 1978). Caudal a la cavidad pélvica, fuera del hueso pélvico, se encuentra la región perineal, la más inferior del tronco. Cranealmente está limitada por el diafragma pélvico y caudalmente está cubierta por piel. El área encerrada en esta región tiene forma de diamante o romboidal y puede ser dividida en dos regiones triangulares, anteriormente se encuentra la región urogenital y posteriormente la región anal. Tales regiones son comúnmente conocidas como triángulo urogenital y triángulo anal. En el triángulo urogenital desembocan las vísceras reproductivas y no reproductivas, se localizan los genitales externos y los músculos perineales asociados a ellos (Fig. 2). Así entonces, las cavidades pélvica y perineal son atravesadas por vísceras reproductivas que forman el canal de nacimiento -útero con sus ligamentos peritoneales y fibromusculares, cérvix y vagina- y vísceras no reproductivas que forman el tracto urinario y fecal -vejiga y recto- (Hollishead y Rosse, 1985; Wilson y Wilson, 1978). Adyacente a estas vísceras se encuentra la musculatura estriada (Figs. 2 y 3).

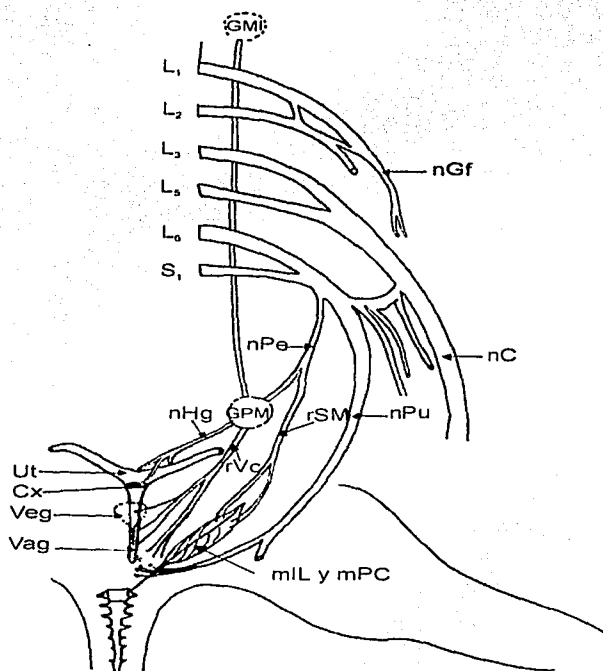


**TESIS CON
FALLA DE ORIGEN**

Figura 3. Esquema de algunas vísceras de las regiones pélvica y perineal de la mujer. Vista lateral que muestra los tractos genitourinario y fecal atravesando la musculatura estriada del piso pélvico que le sirve de soporte, m = músculo (modificado de Wilson y Wilson, 1978).

La musculatura pélvica y perineal de la mujer está bien desarrollada (Wilson, 1973; Hollinshead y Rosse, 1985; Wilson y Wilson, 1978; Pacheco et al., 1989), no así en otras especies como en la rata, en la que los músculos perineales bulboespongioso e isquiocavernoso se han atrofiado en la hembra adulta (McKenna y Nadelhaft, 1986).

Con respecto a la anatomía y la inervación del canal de nacimiento, en la mujer y en la rata han sido bien estudiadas (Bonica, 1960; McKenna y Nadelhaft, 1986; Nance et al., 1988; Berkley, et al., 1988, 1993). En ambas especies, los nervios descritos de las regiones pélvica y perineal son: el pélvico, el pudendo, el hipogástrico y el genitofemoral (Fig. 4).



TESIS CON
FALLA DE ORIGEN

Figura 4. Inervación de la región pélvica y perineal de la hembra de la rata. El nervio hipogástrico (nHg) inerva al útero (Ut) y al cervix (Cx), el nervio pélvico (nPe) a la vagina (Vag), a la vejiga urinaria (Veg), a la piel perigenital (* por la rama viscerocutánea, rVc) y a los músculos estriados iliococcígeo (milL) y pubococcígeo (MPC) (rama somatomotora, rSm). El nervio pudendo (nPu) inerva al clitoris, a la región perigenital y a músculos estriados y el nervio genitofemoral (nGf) al campo sensorial inguinal. L₁, lumbar 1; S₁, sacro 1; GMI, ganglio mesentérico inferior; GPM, ganglio pélvico mayor; nC, nervio ciático (modificado de Martínez-Gómez, 1996).

La información de estos nervios se integra en la médula espinal lumbosacra (McKenna y Nadelhaft, 1986; Nance et al., 1988; Pacheco et al., 1989; Martínez-Gómez, 1996, Fig. 4).

Conocer los circuitos neurales del área pélvica ha sido de suma importancia para el ser humano ya que describe las vías del dolor de parto de la mujer, conocimiento necesario para bloquear tal información usando métodos analgésicos y así reducir el sufrimiento de la madre durante el parto sin afectar al bebé. Entre otros métodos está la ampliamente usada analgesia epidural, que elimina el dolor mediante la aplicación de anestésicos locales en el espacio epidural lumbosacro (Bonica, 1960; Schabel y Poppers, 1997; Hepner y Gutsche, 1999).

Reflejos del área pélvica y perineal

Un reflejo es una respuesta relativamente estereotipada a un estímulo sensorial específico (Kandel, 2000). Los elementos que le constituyen son: un receptor sensorial, una vía neural aferente, un centro integrador, una vía eferente y un efector, siendo éste un músculo o una glándula que manifiesta la respuesta.

En las regiones pélvica y perineal, la interrelación de vísceras, nervios y músculos estriados permite la activación de reflejos somáticos, somato-viscerales, viscero-somáticos y viscero-viscerales desencadenados durante procesos vitales como la continencia urinaria y fecal, la micción y la defecación, o reproductivos como la cópula y/o el parto (Cross, 1958; Wilson, 1973; Higuchi et al., 1987). Los receptores sensoriales son receptores de estiramiento que se encuentran en vísceras y piel y que responden a la distensión visceral o a la presión (Wilson-Pauwels et al., 1997). Tal información es enviada por neuronas sensoriales (vía aferente) a neuronas integradoras de la médula espinal lumbosacra, quienes elaboran una respuesta apropiada que envían al efector a través de neuronas motoras (vía eferente). Los principales nervios que transportan dicha información aferente y/o eferente son el hipogástrico, el pélvico, el pudendo y el genitofemoral (Langley y Anderson, 1896; Baljet y Drukker, 1980; Reiner, et al 1981; Martínez-Gómez, 1996; Berkley et al., 1988; 1993; Vera et al., 1997). Así, la inervación somática y autonómica forma circuitos complejos que son activados en tales reflejos (Fig. 4).

Algunos ejemplos de los reflejos viscero-somáticos en los seres humanos son: el reflejo de defecación, en el que la relajación refleja del esfínter externo del ano es inducida por la distensión del recto por las heces fecales y su contracción después de la distensión (Bouvier, 1991; Guyton y Hall, 2000); la contracción tónica del esfínter externo de la uretra durante la continencia urinaria

y su relajación durante el reflejo de micción -éste es inducido por la activación de los receptores de estiramiento de la pared de la vejiga urinaria durante el llenado de la misma - (Wilson, 1973; Shafik, 1999; Guyton y Hall, 2000); la contracción refleja de la musculatura del piso pélvico durante el orgasmo inducido por la estimulación vaginal (McKenna, 1999) y la activación del reflejo de expulsión del feto durante el parto (Higuchi et al., 1987).

Se han descrito en hembras no gestantes otros reflejos víscero-musculares cuya activación podría ser relevante para la regulación de algunos procesos reproductivos femeninos. Por ejemplo, el "reflejo inhibitorio útero-cervical de la mujer" que consiste en la relajación y dilatación cervical en respuesta a la estimulación eléctrica del útero y la activación refleja de la musculatura uterina cuando tal estimulación se aplica al cérvix (Shafik, 1994). De manera natural, durante el parto la actividad de la musculatura uterina podría inhibir la contracción de las fibras cervicales, facilitando la dilatación cervical, lo que a su vez activaría el reflejo que incrementa la actividad de las fibras uterinas, empujando al feto hacia la porción rostral de la vagina.

El "reflejo vaginocavernoso" también descrito en la mujer consiste en la contracción refleja de los músculos bulbocavernoso e isquiocavernoso en respuesta a la estimulación mecánica de la vagina. La contracción de estos músculos durante el parto podría formar una especie de escalón, lo que impediría que la cabeza del feto resbalara rápidamente del cérvix hacia el exterior, evitando así un desgarramiento de la entrada vaginal (Shafik, 1993). En la rata los músculos pélvicos pubococcígeo e iliococcígeo se activan reflejamente por la estimulación mecánica de la región distal de la vagina y de la piel perigenital; tal contracción angosta la vagina e incrementa la presión intravaginal. La respuesta inducida por la estimulación vaginal y por la piel perigenital se inhibe cuando se estimula mecánicamente el cérvix (Martínez-Gómez et al., 1992). Dicha inhibición podría presentarse durante el parto, cuando la cría pasa por el cérvix, evitando el angostamiento de la vagina (Martínez-Gómez et al., 1992). Otro reflejo descrito en la rata es la contracción de la musculatura estriada abdominal producida por la estimulación mecánica del cérvix (Higuchi et al., 1987; Guyton y Hall, 2000). Este último reflejo es llamado "reflejo de expulsión del feto" y es mediado por el nervio pélvico, cuya sección bilateral en la rata produce un parto distócico (Higuchi et al., 1987).

De acuerdo con lo antes descrito puede señalarse que los reflejos neuromusculares son importantes en la regulación de la etapa de expulsión del feto. Es importante recordar que adyacente al canal del parto se encuentra musculatura estriada pélvica y perineal que en las

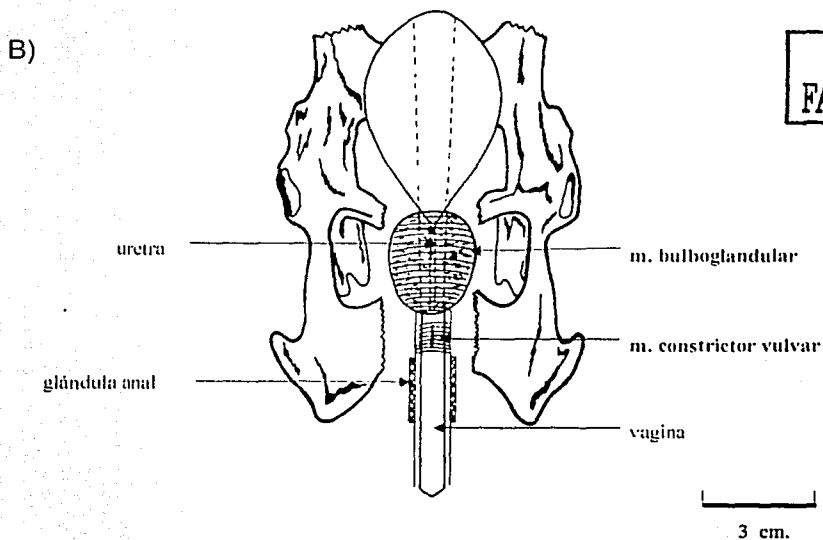
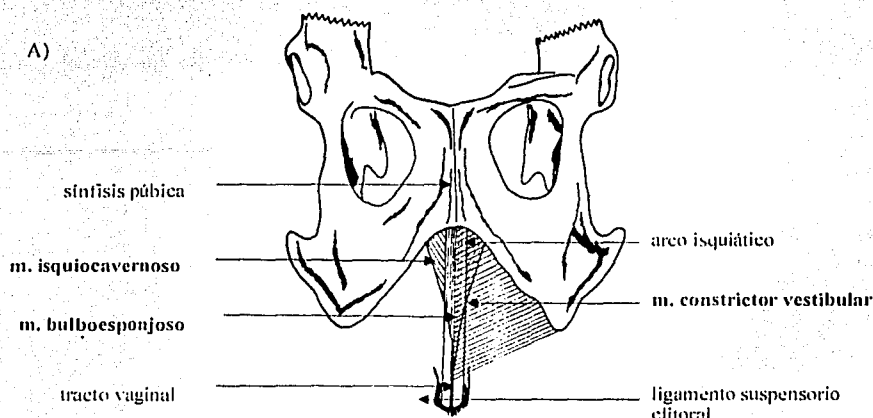
hembras no gestantes se activa reflejamente en respuesta a la estimulación vaginal (Pacheco et al., 1989; Martínez-Gómez et al., 1992; Shafik, 1993). Es probable que durante el parto, los reflejos neuromusculares se activan por la estimulación vaginal durante la expulsión de las crías. Esta idea encuentra apoyo en el hecho de que la fase de expulsión del parto de mujeres tratadas con analgesia epidural, se alarga significativamente (Piper et al., 1991, Schabel y Poppers, 1997). Se ha propuesto que tal alargamiento temporal se debe a que el anestésico local difundido en la región lumbosacra, que si bien cumple su función de disminuir o eliminar el dolor del parto (vías aferentes), también inhibe la actividad de la musculatura estriada pélvica y perineal, eliminando los reflejos neuromusculares que se desencadenan en respuesta a la estimulación del tracto reproductivo. Así entonces, la integridad de la musculatura pélvica y su actividad refleja es necesaria en el desarrollo normal del parto, sobre todo para la fase de expulsión.

La coneja como modelo de estudio del parto

La coneja de laboratorio (*Oryctolagus cuniculus*) ha sido ampliamente usada en estudios de fisiología reproductiva principalmente en temas de ovulación refleja, parto, conducta maternal y lactancia (Ferguson, 1941; Franklin y Winstone, 1954; Cross, 1958; Zarrow et al., 1965; Fuchs, 1964; Bensch et al., 1970; Fuchs et al., 1983; González-Mariscal et al., 1994; Hudson et al., 1999).

Con respecto al parto, en esta especie se describieron procesos fisiológicos importantes como: el reflejo neuroendocrino que induce la liberación de oxitocina durante el parto (Ferguson, 1941); los cambios de la presión arterial durante el parto y la postura de la cría en el canal de nacimiento (Franklin y Winstone, 1954); la inducción de actividad uterina mediante la oxitocina (Cross, 1958; Fuchs, 1964); la inducción del parto mediante la aplicación de oxitocina en animales anestesiados (Cross, 1955, citado en Cross, 1958); la correlación entre actividad uterina y conducta de la hembra (Carter et al., 1971) y la actividad de la musculatura estriada abdominal relacionada con la expulsión de la cría (Cross, 1958). El parto se caracterizó por ser rápido ya que la expulsión de 10 a 14 crías se lleva a cabo en menos de 30 min (Hudson et al, 1995; Miller, 1999), periodo breve si la comparamos con otras especies politocas como la rata cuyo parto dura alrededor de 60 min (Hudson et al, 1999). Así entonces, es evidente que en la coneja existen especializaciones fisiológicas y anatómicas que facilitan el parto. Aunado a los estudios fisiológicos mencionados, existen algunos estudios anatómicos del tracto genital y de la musculatura estriada adyacente al tracto reproductivo en los que se ha mostrado que la coneja

posee dos úteros, dos cervices y una larga vagina (Barone et al., 1973; Popesko, 1979; Martínez-Gómez et al., 1997); la musculatura estriada perineal y pélvica adyacente a estas vísceras reproductivas está bien desarrollada (Martínez-Gómez et al., 1997; Figs. 5 y 6).



TESIS CON
FALLA DE ORIGEN

Figura 5. Vista ventral del hueso pélvico y posición de los músculos estriados perineales adyacentes al tracto vaginal de la coneja. A) músculos localizados en la vagina perineal; B) músculos que rodean la vagina pélvica y la porción rostral de la vagina perineal. Note que para poder observarlos se ha removido parte del hueso pélvico, m = músculo (modificado de Martínez-Gómez et al., 1997).

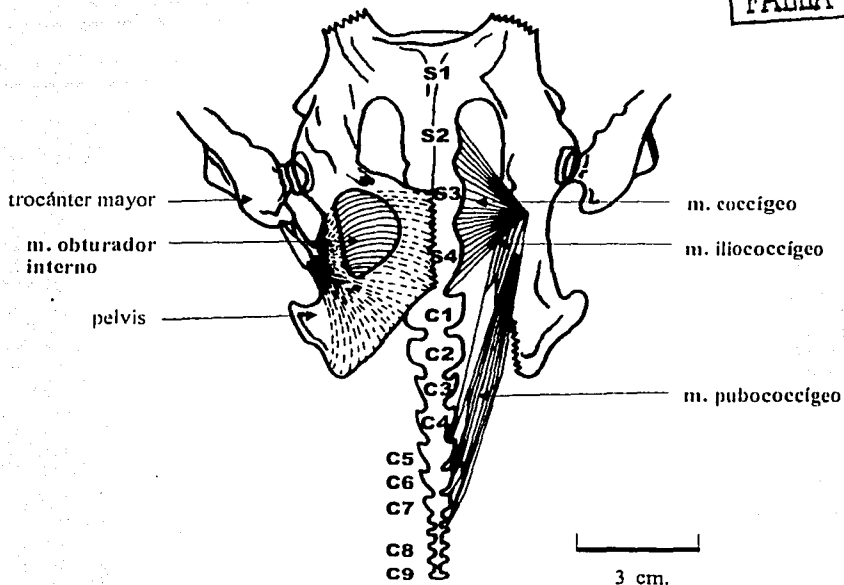


Figura 6. Región pélvica de una coneja adulta. Vista ventral que muestra el hueso pélvico (pubis e ilion derecho han sido removidos) y los músculos estriados adyacentes a la cavidad pélvica, m = músculo, S = vértebras sacras, c = vértebras coccígeas (modificado de Martínez-Gómez et al., 1997).

A pesar de estos estudios, la anatomía e inervación de los músculos estriados pélvicos y perineales adyacentes al tracto reproductivo, cuya contracción podrían regular la expulsión de las crías durante el parto, es aún poco precisa. Algunos atlas anatómicos muestran de manera general la distribución de vísceras, huesos y músculos estriados en diferentes regiones corporales y de manera muy esquemática indican algunos músculos estriados de las áreas pélvica y perineal (Gerhardt, 1909; Barone et al, 1973; Popesko, 1979). Sólo dos estudios han sido enfocados a describir la musculatura de estas áreas y su inervación. El primero es un estudio anatómico clásico muy viejo (Langley y Anderson, 1896) que describe algunos músculos estriados del piso pélvico y su innervación por las raíces lumbares y sacras. El segundo estudio describe con mayor precisión el origen y la inserción de los músculos estriados de las áreas pélvica y perineal, así como da un bosquejo general de su inervación (Martínez-Gómez et al., 1997). Ambos estudios concluyen que estas regiones son extremadamente complejas ya que los nervios presentan varias

anastomosis, por lo que es prácticamente imposible confirmar la inervación usando solamente métodos anatómicos.

En nuestro laboratorio estamos interesados en analizar los reflejos visceromusculares que se activan en las áreas pélvica y perineal y la participación de tales reflejos en procesos reproductivos femeninos. Hemos realizado estudios tratando de conocer la función de la actividad refleja de los músculos pélvicos pubococcígeo e iliococcígeo en el parto de la rata (Martínez-Gómez et al., 1992, 1998). Al conocer la anatomía del tracto reproductivo y la duración del parto observamos que a la larga vagina parece contraponerse un proceso de gran rapidez. Probablemente el desplazamiento de las crías se facilite por la contracción EMG secuencial y diferencial de su bien desarrollada musculatura estriada pélvica y perineal adyacente al tracto vaginal, desencadenada por la estimulación vaginocervical. Así entonces, la coneja ofrece una excelente oportunidad para estudiar los reflejos visceromusculares relacionados con el parto. Considerando que el análisis previo de la musculatura estriada (Martínez-Gómez et al., 1997) se hizo en conejas de raza Chinchilla, para efectos de comparación y discusión era importante usar la misma raza de animales en el presente estudio.

HIPÓTESIS

1. Contrario a la propuesta de que la musculatura estriada pélvica y perineal se comporta como una masa unitaria, la estimulación mecánica del tracto vaginal de la coneja induce actividad EMG refleja diferencial de los músculos estriados pélvicos y perineales adyacentes al tracto reproductivo.
2. Los reflejos visceromusculares se activan durante el parto facilitando la expulsión de las crías, la distensión de la vagina pélvica induce actividad de los músculos pélvicos y la distensión de la vagina perineal la de los músculos perineales.

OBJETIVO GENERAL

Caracterizar la anatomía, la inervación y la actividad refleja de la musculatura estriada pélvica y perineal adyacente al tracto reproductivo y su participación en la organización temporal del parto de la coneja.

OBJETIVOS ESPECÍFICOS

- 1.-** Determinar en conejas no gestantes la anatomía, la innervación y la actividad electromiográfica (EMG) refleja de los músculos pélvicos - iliococcígeo, pubococcígeo, coccígeo y obturador interno - y perineales - constrictor vestibular, bulboesponjoso, isquiocavernoso, constrictor vulvar y bulboglandular - inducida por estimulación mecánica de la piel perigenital y del tracto vaginal.
- 2.** Determinar en conejas no gestantes la actividad EMG refleja de los músculos estriados señalados en respuesta a la distensión del tracto vaginal.
- 3.-** Determinar en conejas gestantes a término, la actividad EMG refleja de los músculos estriados perineales y pélvicos durante el parto inducido.
- 4.-** Proporcionar una descripción conductual detallada del parto de la coneja y analizar si la denervación bilateral de dos músculos perineales de relativo fácil acceso (bulboesponjoso e isquiocavernoso) modifica su organización temporal.

ETAPAS DEL ESTUDIO

Etapa 1. Anatomía, Inervación y Actividad EMG Refleja

1.1 Características anatómicas y electrofisiológicas de la musculatura estriada pélvica y perineal de la coneja. Esta primera etapa cumple los objetivos específicos 1 y 2. En el *experimento 1* se completó la descripción de las características anatómicas y la inervación de los músculos estriados perineales bulboesponjoso e isquiocavernoso, la cual fue corroborada con métodos electrofisiológicos (ver el segundo artículo en el apéndice). En los *experimentos 2 y 3* se registró la actividad EMG refleja de tales músculos en respuesta a la estimulación del tracto genital y de la piel perigenital, así como el efecto que la contracción de estos músculos ejerce sobre la presión intravaginal (ver el segundo artículo en el apéndice). En el *experimento 4*, se completó la descripción anatómica e inervación de los músculos estriados perineales: constrictor vestibular, constrictor vulvar y bulboglandular y músculos pélvicos: obturador interno, iliococcígeo y pubococcígeo. En este experimento la inervación también fue corroborada con métodos electrofisiológicos.

1.2 Actividad EMG Refleja. En los *experimentos 5 y 6* se describió la actividad EMG refleja de los músculos pélvicos y perineales antes mencionados en respuesta a la estimulación mecánica y distensión del tracto vaginal.

1.3 Discusión. Se discuten los resultados de los 6 experimentos realizados en la etapa 1.

Etapa 2. Actividad EMG refleja de la musculatura pélvica y perineal en el parto inducido

Esta sección del estudio cumple el objetivo 3. Así, en el *experimento 7* se determinó la actividad EMG refleja de los músculos pélvicos y perineales en respuesta a la estimulación del tracto reproductivo durante el parto inducido de conejas gestantes a término anestesiadas.

Etapa 3. Organización temporal del parto en animales despiertos intactos y denervados

Esta tercera etapa cumple el objetivo 4. En el *experimento 8*, se analizó la organización temporal del parto en animales despiertos intactos y la participación de la actividad refleja de dos músculos estriados perineales, bulboesponjoso e isquiocavernoso, en el proceso del parto.

ETAPA 1. ANATOMÍA, INERVACIÓN Y ACTIVIDAD EMG REFLEJA

1.1 Características anatómicas y electrofisiológicas de los músculos perineales en la coneja

Experimentos 1, 2, 3. Los experimentos que corresponden a esta sección se encuentran descritos en el segundo artículo que se anexa en el apéndice. Aquí sólo se resumirá su contenido. En esos experimentos se describe la anatomía gruesa y la inervación de los músculos estriados perineales bulboesponjoso e isquiocavernoso y se analiza su actividad electromiográfica en respuesta a la estimulación de la piel perigenital y del tracto vaginal. Para ello se usaron 22 conejas adultas de la raza chinchilla: 12 para describir la anatomía e inervación de los músculos, nueve para determinar la actividad EMG refleja de los músculos en respuesta a la estimulación de la piel perigenital y regiones específicas del tracto vaginal y tres para analizar el efecto de la contracción de estos músculos sobre la presión intravaginal. Se encontró que ambos músculos están bien desarrollados, sus fibras se originan en el arco isquiático y se insertan en el ligamento suspensorio del clítoris. Ramas de los nervios clitoral y perineal inervan a los músculos bulboesponjoso e isquiocavernoso, respectivamente. La estimulación eléctrica bilateral de estos nervios provoca la retracción de la vaina clitoral e incrementa la presión intravaginal a nivel de la vagina perineal. Mientras que ninguno de los músculos responde a la estimulación de la piel perigenital, ambos se activan reflejamente durante la estimulación mecánica de las paredes internas de la vagina perineal. La estimulación cervical prolongada inhibe este reflejo. De aquí se sugiere que en procesos reproductivos tales como la cópula o el parto, la contracción de estos músculos podría ser inducida durante la estimulación de la vagina perineal.

Experimento 4. Anatomía e inervación

Animales. Se usaron 18 conejas adultas de la raza Chinchilla para estudiar la anatomía e inervación de los músculos perineales constrictor vestibular, bulboglandular y constrictor vulvar así como los músculos pélvicos obturador interno, iliococcígeo y pubococcígeo, combinando el análisis microscópico grueso con métodos electrofisiológicos. El alojamiento y el mantenimiento de los animales fue igual al descrito en el experimento 1 (ver el segundo artículo en el apéndice).

Métodos. Anatomía gruesa. 14 hembras fueron anestesiadas con uretano (1.5 g/Kg) y colocadas en posición supina. En seis de ellas se describió el origen, la inserción, la longitud, el ancho y el grosor de los músculos antes citados. Para ello se realizó una incisión longitudinal desde la línea media de la piel, desde la vagina perineal hasta la región abdominal.

Inmediatamente debajo de la piel perineal se localizó al músculo constrictor vestibular. La remoción de este músculo, después de ser analizado, permitió observar con claridad al músculo constrictor vulvar. Para describir a los músculos bulboglandular, obturador interno, iliococcígeo y pubococcígeo fue necesario remover los músculos gracilis y obturador externo, así como parte del hueso pélvico (el pubis). En las ocho hembras restantes, mediante un procedimiento similar al antes descrito, se localizaron los nervios de cada músculo de acuerdo. Las observaciones se realizaron usando un microscopio estereoscópico. Se realizaron dibujos de los músculos y las estructuras adyacentes.

Estimulación eléctrica. Se usaron cuatro hembras para corroborar la inervación identificada en la anatomía gruesa de cada músculo (los seis mencionados arriba). Cada nervio fue seccionado bilateralmente, las terminales caudales (abajo del corte) fueron montadas sobre electrodos bipolares de plata clorurada. Estos electrodos fueron conectados a una unidad de aislamiento (Grass SIU-5) y mediante un estimulador (Grass S48) se aplicaron pulsos cuadrados de 0.1- 0.2 ms de duración y de voltaje variable. Se observaron EMGs (Fig. 7) y contracción del músculo.

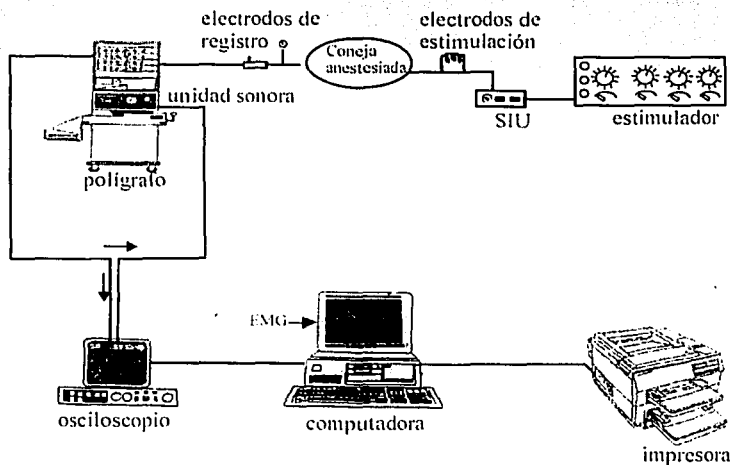


Figura 7. Estimulación eléctrica y registro electromiográfico. Los electrodos de estimulación son colocados en el nervio y los de registro en el músculo a evaluar. El EMG fue registrado en el osciloscopio o en el polígrafo y mediante el programa de Graber II transferido a una computadora PC compatible para su análisis.

Resultados. Anatomía. Algunas características del tracto reproductivo de la coneja han sido descritas en el experimento 1 (ver el segundo artículo en el apéndice). Se mencionó que en esta especie el tracto vaginal abarca tres regiones corporales: perineal, pélvica y abdominal. Existen otras características que definen a estas regiones vaginales por ejemplo, la pared de las regiones perineal y pélvica es de aproximadamente 1 mm de grosor y de color rojo, mientras que de la vagina abdominal es blanca y más gruesa (alrededor de 2 mm). Los cervices son amplios (3-4 mm) y aún en hembras no gestantes no se encuentran firmemente cerrados y presentan poca resistencia al paso de un émbolo de 6 mm de diámetro. En la línea media de la pared ventral de la vagina pélvica, debajo de la porción rostral del plexo venoso se encuentra la apertura de la uretra, con un diámetro promedio de 7 mm y adyacente a las porciones vaginales perineal y pélvica se encuentran los músculos estriados pélvicos y perineales, de estos últimos el bulboesponjoso y el isquiocavernoso han sido descritos en el experimento 1 del segundo artículo que se encuentra en el apéndice.

Para describir el resto de los músculos perineales y los pélvicos se menciona el promedio y la desviación estándar de los músculos de las seis conejas analizadas.

Músculo perineal constrictor vestibular. A primera vista parece ser un solo músculo que se encuentra cubriendo la pared ventral de la vagina perineal (Fig. 8). Sus fibras surgen de la cara externa del arco isquiático y corren caudalmente a lo largo de la pared ventral de la vagina perineal para insertarse en la piel que cubre a la vagina y en el ligamento suspensorio del clítoris, a nivel de la glándula inguinal (Fig. 8). El músculo es delgado y está constituido de una sola capa de fibras musculares, tanto en el origen como en la inserción de este músculo son carnosos, esto es no muestra tendón. La estimulación eléctrica directa de las fibras musculares mostró que en realidad son dos músculos (izquierdo y derecho) con su respectiva inervación. Cada músculo mide en promedio 30 ± 3 mm de longitud y 25 ± 1.8 mm de ancho con un grosor de 0.6 ± 0.15 mm. La estimulación eléctrica de cada músculo (3T) produjo una clara retracción de la piel clitoral ipsilateral, la estimulación bilateral produce retracción de toda la piel clitoral y apertura del orificio vaginal.

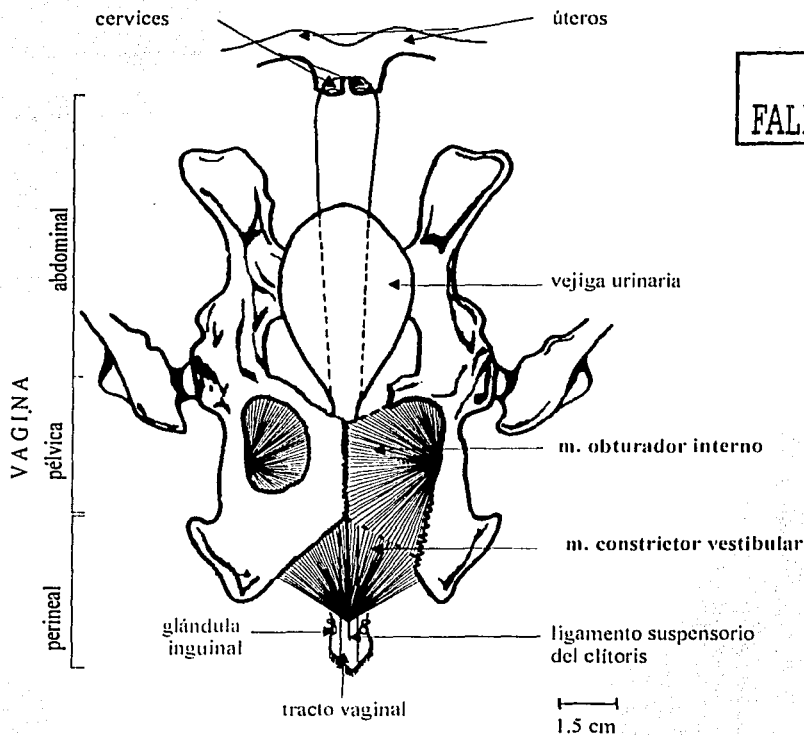


Figura 8. Vista ventral del tracto reproductivo de la coneja y músculos estriados adyacentes. A la izquierda se muestran las regiones del tracto vaginal. Parte del hueso pélvico ha sido removido para una mejor visibilidad del músculo obturador interno. Note como las fibras del músculo constrictor vestibular se originan en el arco isquiático y se insertan en el ligamento suspensorio del clitoris. Este músculo cubre la pared ventral de la vagina perineal, m = músculo.

Músculo perineal bulboglandular. Es un músculo cuyas fibras circulares cubren al plexo venoso que se encuentra adosado a casi toda la pared ventral de la vagina pélvica y a la porción rostral, en aproximadamente 7 mm, de la vagina perineal (Fig. 9). Las fibras del músculo emergen de la línea media de la pared ventral del plexo venoso y corren en dirección ventrodorsal rodeando al plexo para insertarse en la pared dorsal de la vagina. El músculo es muy delgado y parece estar formado por una fina capa de fibras musculares con un grosor promedio de 0.5 ± 0.1 mm, 21 ± 1.8 mm de largo y 38 ± 3.2 mm de ancho. La estimulación eléctrica unilateral ($3 \times T$)

produjo una clara contracción ipsilateral de cada músculo y compresión de esa región del plexo venoso. La estimulación bilateral redujo el tamaño del plexo venoso ejerciendo presión sobre la vagina pélvica.

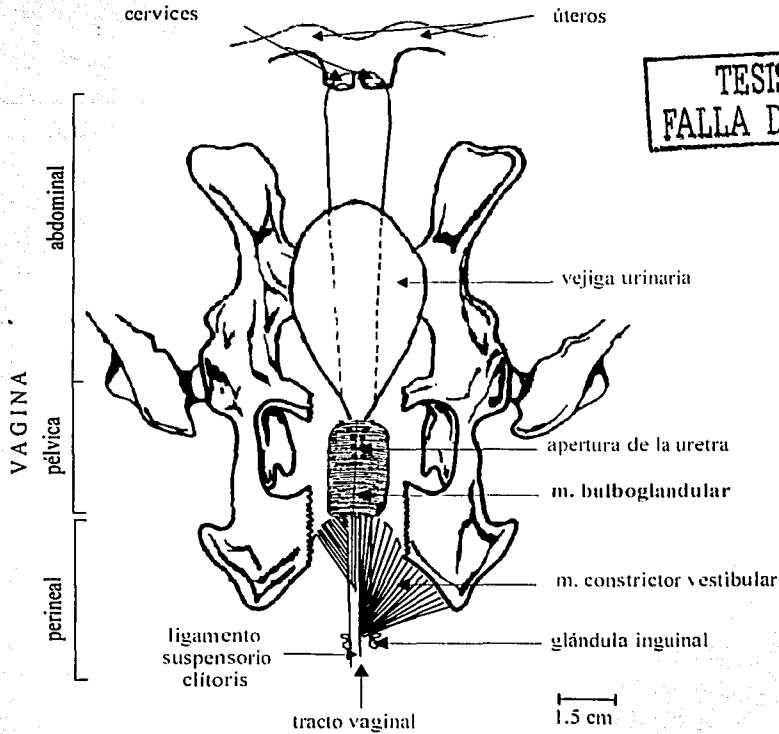


Figura 9. Vista ventral del tracto reproductivo de la coneja y músculo estriado bulboglandular. A la izquierda se muestran las regiones de la vagina. En la vagina pélvica se han removido los músculos obturador interno y parte del hueso pélvico para mostrar al músculo bulboglandular. Note que no se observa el plexo venoso ya que está cubierto por este músculo que se encuentra rostral a otros músculos perineales, m = músculo.

Músculo perineal constrictor vulvar. Este músculo rodea la región proximal de la vagina perineal y al recto, sus fibras circulares se originan sin apariencia tendinosa en el tejido conectivo que se encuentra sobre la pared ventral de la vagina perineal, aproximadamente a un cm de la

línea media, por debajo del músculo isquiocavernoso y corren lateral y dorsalmente al recto. Las fibras se entremezclan con las glándulas anales y se insertan en el extremo contrario de la pared ventral de la vagina perineal (Fig. 10). Aunque parece ser un solo músculo la estimulación eléctrica de la región izquierda o derechajala la vaina clitoral hacia el sitio de estimulación. Al estimular a los dos músculos se observa rigidez de la vaina clitoral y constricción del orificio vaginal. Cada músculo tiene una longitud promedio de 35 ± 1.8 mm, 28 ± 1.7 mm de ancho y 2 ± 0.14 mm de grosor.

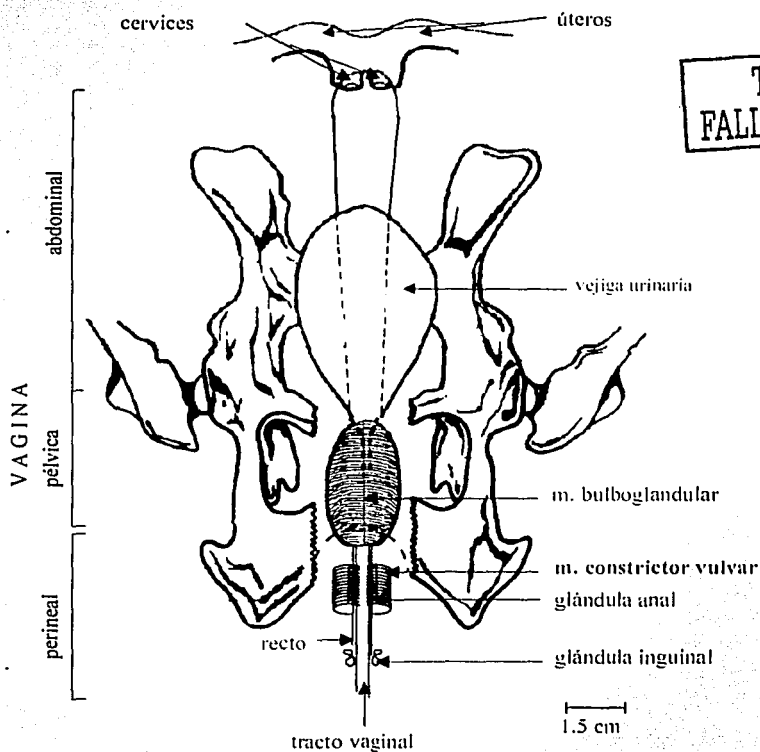


Figura 10. Vista ventral del tracto reproductivo de la coneja. Para visualizar al músculo constrictor vulvar, en la vagina perineal se han removido los músculos estriados constrictor vestibular, isquiocavernoso y bulboesponjoso. Parte del huso pélvico, así como el músculo obturador interno también han sido eliminados. Note que el constrictor vulvar rodea la región proximal de la vagina perineal, al recto y a las glándulas anales; m = músculo.

Músculo pélvico obturador interno. Este músculo es claramente bilateral, izquierdo y derecho. Las fibras de cada músculo se originan en la cara interna del pubis y de la rama del isquion, corren dorsolateralmente y se insertan mediante un fuerte tendón que se dirige a la cara interna del trocánter mayor del fémur. Cada uno de los músculos se encuentra dispuesto en forma de abanico y mide en promedio 24 ± 2.1 mm de largo, 19 ± 1.9 mm de ancho en su porción más amplia y 2 ± 0.4 mm en su porción más angosta, con 2 ó 3 capas de fibras que hacen un grosor de $2 \text{ mm} \pm 0.15$ (Fig. 8). El músculo cubre tanto la pared ventral de la vagina pélvica como el forámen obturador. A nivel de la sínfisis púbica algunas de sus fibras se adosan mediante tejido conectivo al músculo bulboglandular que cubre a su vez al plexo venoso. La estimulación eléctrica bilateral (3xT) ejerce presión sobre el plexo venoso y presión sobre la vagina pélvica.

Músculo pélvico iliococcígeo. Músculo bilateral que se ubica lateral a la porción caudal de la vagina pélvica y la porción rostral de la vagina perineal. Las fibras de este músculo se originan en un tendón de 2 ± 0.8 mm de ancho que se inserta en la espina ciática del hueso iliaco, a la altura del acetábulo y corren caudomedialmente para insertarse mediante dos largos tendones (12 ± 2.2 mm) en las apófisis transversas de las vértebras coccígeas 5 y 8 (Fig. 11). El músculo tiene una longitud promedio de 26 ± 1.2 mm y 2 ± 0.8 mm de ancho, con dos capas de fibras que forman un grosor de 2 ± 0.5 mm. La estimulación eléctrica de cada uno de los músculos (3xT) produjo ligero desplazamiento lateral de la cola, acercándola al músculo bajo estimulación. La estimulación bilateral levanta a la cola (aprox 1 cm) a la cola y la mantiene rígida en la línea media.

Músculo pélvico pubococcígeo. Se localiza dorsolateralmente al músculo iliococcígeo. Se origina en la espina ciática del hueso iliaco y sus fibras corren paralelas a las fibras del músculo iliococcígeo. Alrededor del 80 % de las fibras se insertan sin apariencia tendinosa en las apófisis transversas de la vértebra coccígea 6 (C₆) y las fibras restantes se entremezclan con el tendón y se insertan en las apófisis transversas de las vértebras C7 y C8 (Fig. 11). La longitud promedio de este músculo es de 43 ± 1.8 mm, con un ancho de 5 ± 1.1 mm y 4 capas de fibras que hacen un grosor de 3 ± 0.9 mm. La estimulación eléctrica (3xT) unilateral produjo desplazamiento ipsilateral de la cola. La estimulación bilateral mantiene a la cola rígida en la línea media.

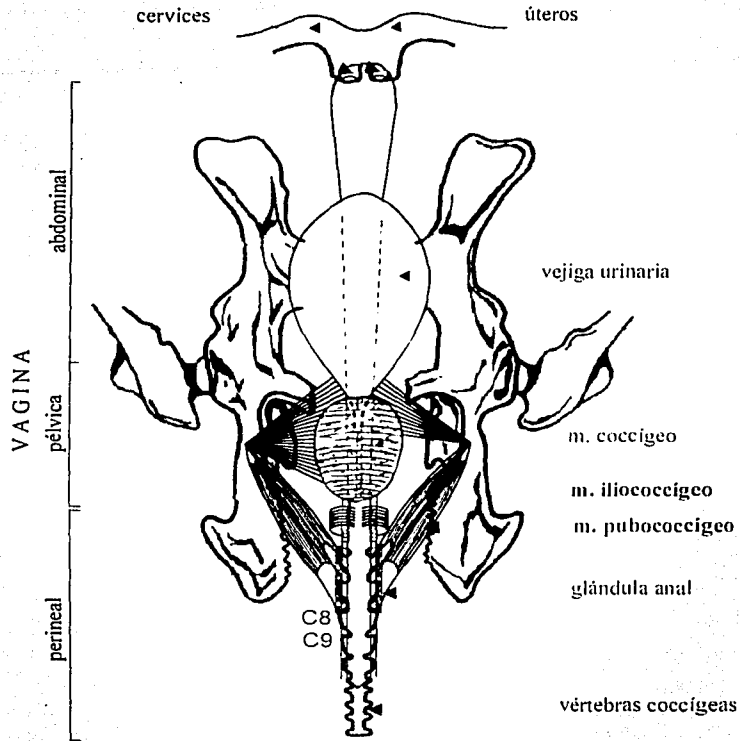


Figura 11. Vista ventral del tracto reproductivo de la coneja y los músculos estriados pélvicos. Para visualizar a los músculos pélvicos se han removido los músculos perineales constrictor vestibular, isquiocavernosa y bulboesponjoso, así como la porción ventral del hueso pélvico y del músculo pélvico obturador interno. Note que los músculos pubococcygeo e iliococcygeo se originan en la espina ciática y se insertan en las vértebras coccygeas, sin relacionarse directamente con el tracto vaginal.

En la tabla 1 se resumen las características anatómicas de los músculos analizados.

TESIS CON
FALLA DE ORIGEN

Tabla 1. Características anatómicas de los músculos perineales y pélvicos de la coneja

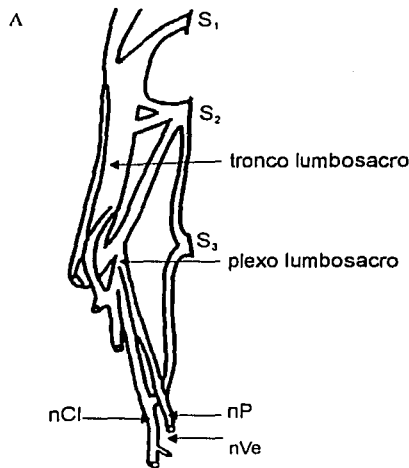
	Músculo	Origen	Inserción	Acción durante su contracción	Largo mm	Ancho mm	Grosor mm
Perineales	Bulboesponjoso	Cara externa del pubis en el arco isquiático	LSC en vagina perineal	Retracción de la vaina clitoral	17 ± 3	3 ± 1.2	3 ± 0.9
	Isquiocavernoso	Cara interna del isquión en el arco isquiático	LSC en vagina perineal	Retracción de la vaina clitoral	13 ± 2	1 ± 0.14	2 ± 0.13
	C. Vestibular	Cara externa del arco isquiático	LSC y piel perineal	Retracción de la vaina clitoral y apertura del orificio vaginal	30 ± 3	25 ± 1.8	0.6 ± 0.15
	Bulboglandular	Tejido conectivo del plexo venoso (pared ventral de la vagina pélvica)	Tejido conectivo del plexo venoso (pared dorsal de la vagina pélvica)	Compresión del plexo venoso y presión en vagina pélvica	21 ± 1.8	38 ± 3.2	0.5 ± 0.1
	C. Vulvar	Pared ventral de la vagina perineal	Pared ventral de la vagina perineal	Rigidez de la vaina clitoral y constricción del orificio vaginal	55 ± 1.8	28 ± 1.7	2 ± 1.4
Pélvicos	Obt. Interno	Cara interna del pubis y del isquión	Cara interna del trocánter mayor del fémur	Presión sobre el plexo venoso y la vagina pélvica	24 ± 2.1	19 ± 1.9 2 ± 0.4	2 ± 0.15
	Iliococcígeo	Espina ciática del hueso ilíaco	C ₅ y C ₈	Mantiene a la cola rígida en la línea media	26 ± 1.2	2 ± .8	2 ± .5
	Pubococcígeo	Espina ciática del hueso ilíaco	C ₆ , C ₇ , C ₈	Mantiene a la cola rígida en la línea media	43 ± 1.8	5 ± 1	3 ± .9

Los valores son medias ± DE. LSC, ligamento suspensorio del clitoris; C₅, vértebra coccígea 5

Inervación. La localización y distribución de los nervios de cada músculo , así como la corroboración electrofisiológica de la inervación se determinó al menos en dos de las ocho conejas de este grupo. Para tal corroboración se estimularon los nervios y se observó la contracción de cada músculo, tal como se describe en el experimento 1 (ver el segundo artículo del apéndice). Para evitar que durante la disección se dañaran los nervios a estimular, en cada hembra se corroboró la inervación de músculos anatómicamente separados.

Nervio de músculo perineal constrictor vestibular. El nervio clitoral, (ver el segundo artículo del apéndice) se origina de la anastomosis de una rama que emerge del plexo sacro y otra de S3, viaja caudalmente, sale del hueso pélvico y se dirige a la pared ventral de la vagina perineal hasta llegar al clítoris. A nivel del tendón de inserción del músculo bulboesponjoso, el nervio se ramifica y una de sus ramas se distribuye en las fibras del músculo constrictor vestibular. Esta rama (nVe) mide en promedio 30 mm de largo (Fig. 12A, B).

Nervio del músculo bulboglandular. En la porción lateral de cada músculo se observa claramente su inervación. El nervio que se distribuye en este músculo se origina de la anastomosis de una rama del nervio clitoral (nCl) con una rama del nervio perineal (nP). Tanto el nCl como el nP surgen del plexo lumbosacro y corren caudalmente hasta alcanzar al repertoeio muscular a inervar. El primero pasa dorsal al coccígeo a la altura del acetábulo y se dirige a la sínfisis púbica, sale del hueso pélvico y llega hasta el clítoris y se ramifica aproximadamente 20 mm antes de que salga del hueso pélvico (Fig. 12C). El segundo también llega cerca del acetábulo pero se dirige caudalmente hacia la glándula anal donde se ramifica. Esta rama se anastomosa con la que surge de la ramificación del nCl formando el nervio bulboglandular (nBg). Este mide en promedio 17 mm de largo y se distribuye en la porción lateral del músculo bulboglandular (Fig. 12C).



TESIS CON
FALLA DE ORIGEN

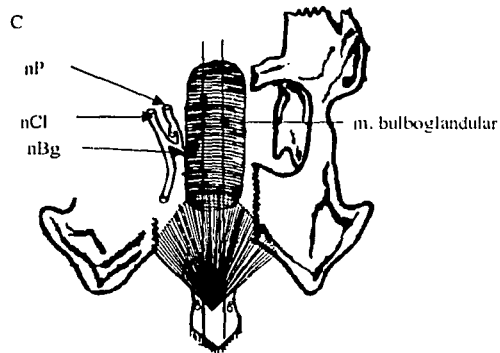
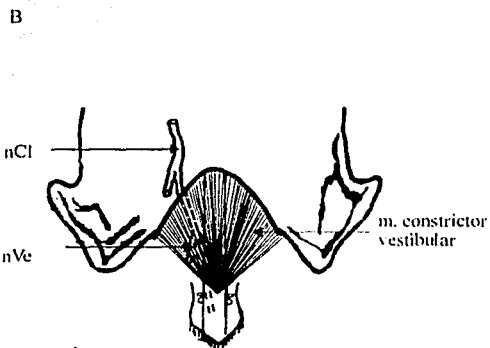


Figura 12. Vista ventral de la inervación de los músculos constrictor vestibular y bulboglandular en la coneja. El nervio vestibular (nVe) es una rama del nervio clitoral (nCl). El nervio bulboglandular (nBg) se forma de la anastomosis de una rama del nCl y del nP (nervio perineal). Tanto el nCl como el nP se originan en el plexo lumbosacro.

Nervio del músculo constrictor vulvar. El nervio perineal se ramifica a nivel de la glándula anal. Una de las ramas se distribuye en las fibras del músculo constrictor vulvar. Este nervio (nVu) tiene una longitud promedio de 20 mm (Fig. 13).

TESIS CON
FALLA DE ORIGEN

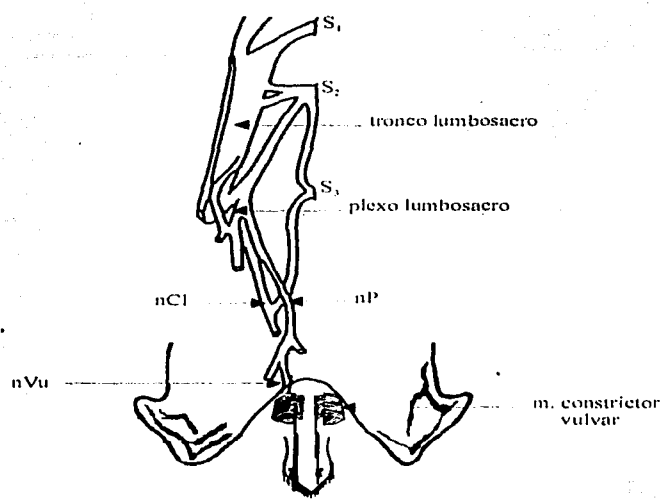
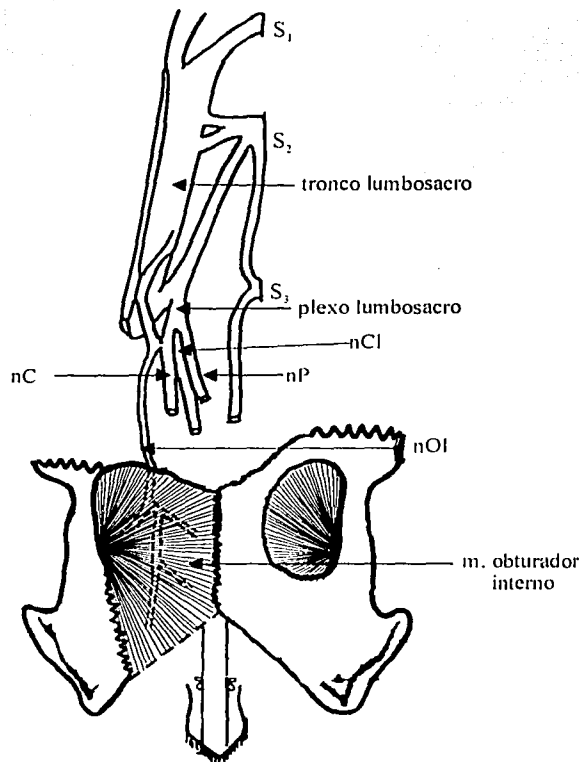


Figura 13. Vista ventral de la inervación del músculo constrictor vulvar en la coneja. El nervio perineal (nP) se origina del plexo lumbosacro y a la altura del arco isquiático se ramifica dando origen al nervio vulvar (nVu) que se distribuye en el músculo constrictor vulvar. Para mejor visualización otros nervios sacros de la región han sido omitidos.

Nervio del músculo obturador interno. Para localizar al nervio sin destruir al músculo fue necesario colocar a la coneja en decúbito ventral. El nervio surge de la anastomosis de dos nervios, uno que se origina en el tronco lumbosacro y otro que es una rama del nervio cutáneo (nC) que emerge del plexo lumbosacro. Ambos nervios corren caudalmente y a 10 mm del plexo lumbosacro se anastomosan formando el nervio obturador interno (nOI). Este mide en promedio 40 mm de longitud, corre en dirección caudal hasta el músculo en forma de abanico donde se ramifica y se distribuye en sus fibras (Fig. 14).

Nervios de los músculos iliococcígeo y pubococcígeo. La inervación de estos músculos surge de la raíz ventral S4.



TESIS CON
FALLA DE ORIGEN

Figura 14. Vista ventral de la inervación del músculo obturador interno en la coneja. El nervio obturador interno (nOI) se origina de la anastomosis de una rama que emerge del tronco lumbosacro con otra del nervio cutáneo que también surge del plexo lumbosacro. El nOI se dirige en dirección caudal hasta el músculo a la altura del foramen obturador donde se ramifica varias veces. Para mejor visualización varios nervios sacros han sido omitidos.

El nervio espinal emerge y dos mm después se ramifica, una rama es de aproximadamente 2 mm de diámetro y la otra de 1 mm. La rama delgada se bifurca 5 mm después de su origen y uno de los dos nervios se dirige y distribuye en el músculo iliococcígeo, aproximadamente a 13 mm de su inserción en la espina ciática. La rama gruesa corre dorsal al iliococcígeo, se ramifica y una de las ramas se distribuye en las fibras del músculo pubococcígeo, a 16 mm de su inserción (Fig. 15).

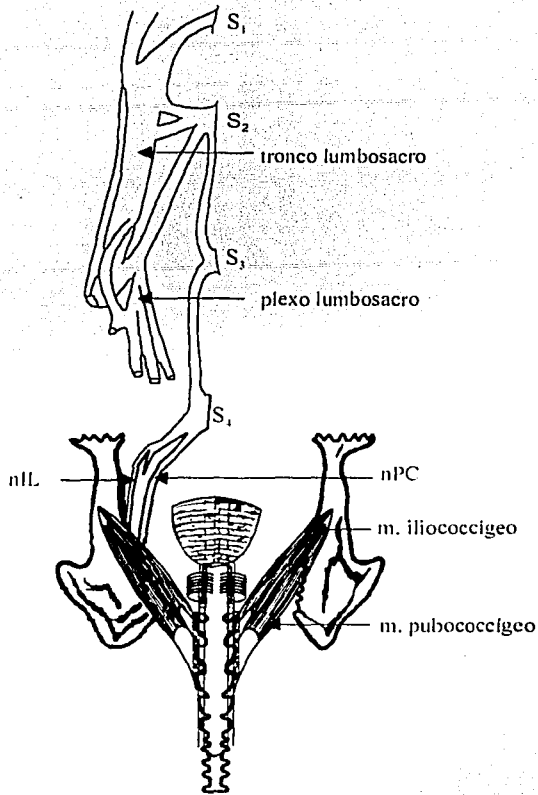


Figura 15. Vista ventral de la innervación de los músculos iliococcygeo y pubococcygeo en la coneja. El nervio espinal sacro 4 (S₄) corre caudalmente, se bifurca y de la rama delgada surge el nervio que se distribuye en las fibras del iliococcygeo, la rama gruesa inerva al pubococcygeo.

En la figura 16 se resume esquemáticamente la distribución de los nervios sacros en la musculatura pélvica y perineal de la coneja

TESIS CON FALLA DE ORIGEN

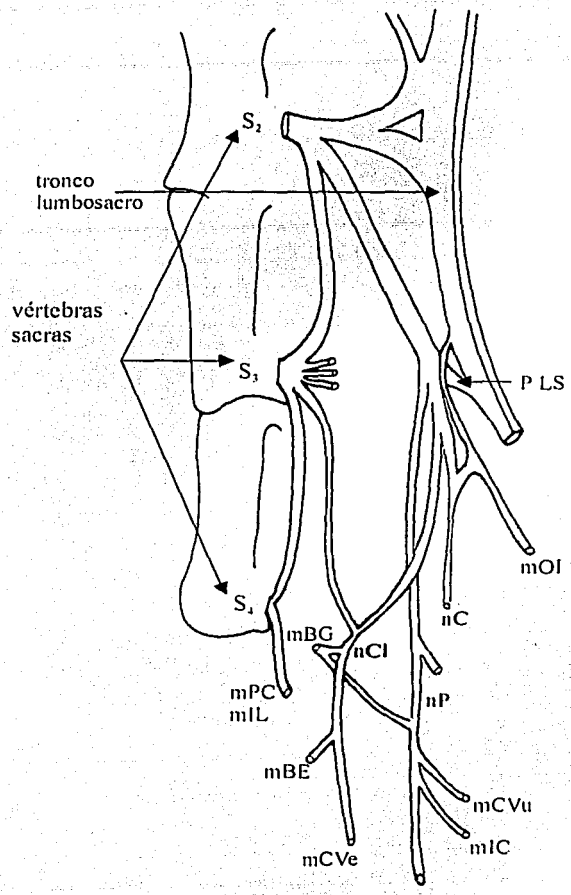


Fig. 16. Resumen de la inervación de los músculos pélvicos y perineales de la coneja. Vista ventral. P LS, plexo lumbosacro; mOI, músculo obturador interno; mBG, músculo bulboglandula; mCVu, músculo constrictor vlvlar; mIC, músculo isquiocavernoso; mCVe, músculo constrictor vestibular; mPC, músculo pubococcigeo; mIL, músculo iliococcigeo; mBE, músculo bulboesponjoso; nP, nervio perineal; nCI, nervio clitoral; nC, nervio cutáneo; S₂, sacro 2. Note que con excepción de los músculos Il y Pc la inervación de los músculos estriados perineales y pélvicos surge de las ramas del plexo lumbosacro.

1.2 Actividad EMG refleja

Experimento 5. Estimulación mecánica del tracto vaginal

Animales. Se usaron 12 hembras para investigar si los músculos perineales y pélvicos presentan actividad EMG refleja en respuesta a la estimulación mecánica de la piel perigenital y/o del tracto vaginal. Los animales fueron alojados en un bioterio bajo las condiciones ambientales y de alimentación descritas en el experimento 1 que se encuentra en el segundo artículo del apéndice.

Métodos. EMGs. Fueron registrados a través de electrodos bipolares, alambres de acero inoxidable, de 0.1 mm de diámetro cubiertos de material aislante excepto en 1 mm de las puntas. La actividad eléctrica fue amplificada por un preamplificador AC Grass 7P511.



Figura 17. Estimulación vaginocervical en una coneja anestesiada. Se muestra a una hembra en posición supina durante la estimulación mecánica, aplicada con un émbolo de 6 mm de diámetro, de las regiones del tracto vaginal y del cérvix. De manera simultánea se registraron EMGs de músculos estriados pélvicos y perineales durante la estimulación del tracto reproductivo.

La actividad muscular también fue monitoreada usando una unidad de sonido conectada en paralelo al preamplificador.

Estimulación. Piel perigenital. La estimulación mecánica de la piel perigenital (la que rodea la vagina, la que cubre la región inguinal, la que se encuentra entre el orificio vaginal y el ano y la que cubre la vaina clitoral) se realizó mediante el cepillado con un hisopo o jalando suavemente la piel con una pinza.

Tracto vaginal. La estimulación de la vagina se realizó con un émbolo de vidrio de 0.5 cm de diámetro, cubierto con aceite mineral. Se tocó el clítoris, se introdujo en cada región de la vagina (perineal, pélvica y abdominal, incluyendo el tocar el cérvix) y se retiró. En cada hembra la actividad de cada músculo fue registrado 2-3 min antes, durante y 2-3 min después de la estimulación. Cada estímulo fue aplicado a la piel perigenital o a cada región del tracto vaginal al menos tres veces, sin un orden específico (al azar). El intervalo entre estímulos fue de 2-3 min o si el músculo respondió con postdescarga se esperó de 5 a 10 min después que la postdescarga cesara.

Resultados. En cada hembra se registró la actividad EMG refleja de dos o tres músculos (dependiendo de la integridad del tracto vaginal) durante la estimulación de la piel perigenital y del tracto vaginal. Así, para cada músculo se obtuvieron electromiogramas de al menos 4 conejas. En todas las conejas los resultados fueron consistentes por lo que aunque para cada músculo se describe la respuesta EMG obtenida de las 4 conejas (promedio $E \pm EM$), en las figuras se muestra el registro típico obtenido de un animal.

Estimulación de la piel perigenital. La estimulación mecánica aplicada con un hisopo o la tracción con pinzas no indujo respuesta EMG en ningún músculo perineal pero si en los músculos pélvicos iliococcígeo y pubococcígeo.

Estimulación del tracto vaginal. En todos los músculos, al tocar el clítoris se escuchó en el sonido clara respuesta EMG sin embargo, debido a la baja amplitud del EMG la respuesta no fue claramente registrado en el polígrafo. La mecanoestimulación aplicada con el émbolo a cada región del tracto vaginal produjo actividad EMG refleja de los músculos perineales y pélvicos dependiendo del área estimulada.

Músculo perineal constrictor vestibular. La estimulación de las tres regiones de la vagina indujo clara respuesta EMG correlacionada con la duración del estímulo (Fig. 18B) Así, cuando

el émbolo fue insertado e inmediatamente retirado de la vagina perineal la respuesta EMG se caracterizó por ser de corta duración seguida de una postdescarga de 18 ± 1.4 s. Posterior a la estimulación de la vagina pélvica también se observó postdescarga, de 8 ± 1 s de duración, pero no después de tocar el cérvix. (Fig. 18B, c).

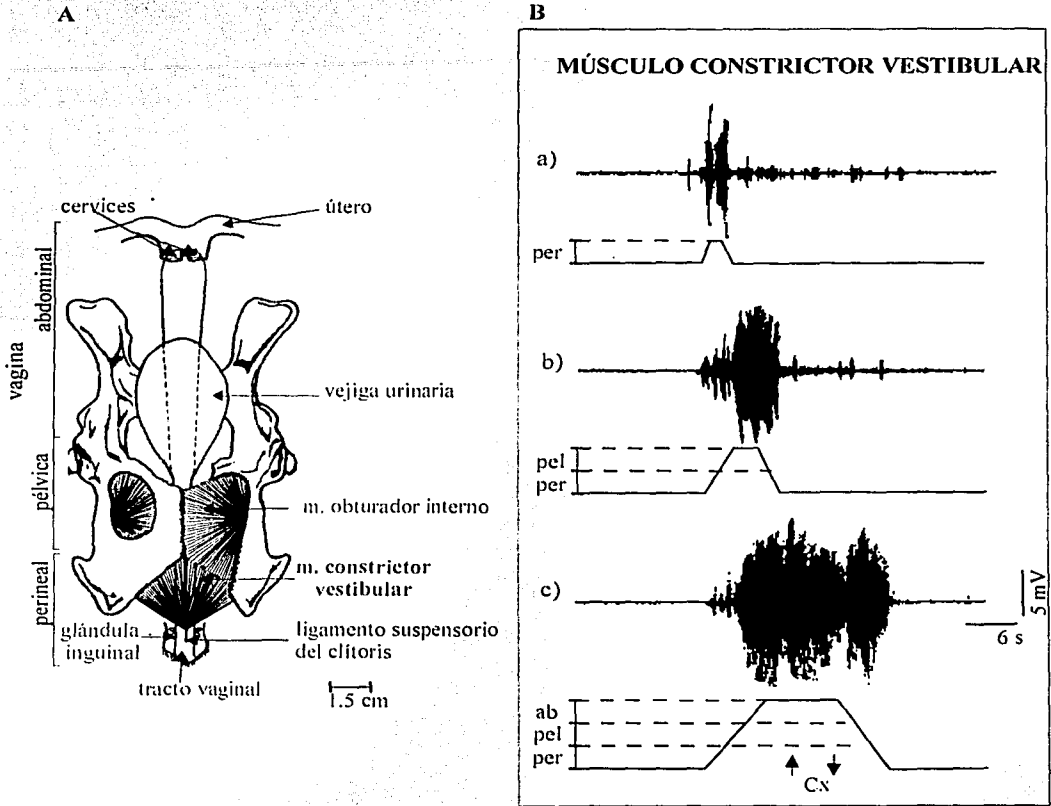


Figura 18. Actividad EMG refleja del músculo constrictor vestibular en la coneja. A muestra las regiones vaginales estimuladas y la localización del músculo registrado. B los EMGs registrados en un polígrafo antes, durante y después del estimulación mecánica, aplicada con un émbolo de 0.5 mm de diámetro, de cada una de las regiones del tracto vaginal; a) perineal, b) pélvica, c) abdominal, que incluyó el tocar el cérvix (Cx). La línea debajo de cada EMG representa la duración del estímulo y la región vaginal que se estimuló (per = perineal, pel = pélvica, ab = abdominal). Note que las respuestas EMGs corresponden a la duración del estímulo.

Músculo perineal bulboglandular. La estimulación de la vagina perineal y de la vagina pélvica indujo clara respuesta EMG durante el periodo de estimulación, postestimulación se presentó postdescarga de menor amplitud y larga duración, 25 ± 2.8 s y 150 ± 4.5 s, respectivamente (Fig. 19B, a y b). Durante la estimulación de la vagina abdominal, hasta el cérvix, sólo se observó clara actividad EMG cuando el émbolo estaba siendo introducido, esto es cuando estimuló la región perineal y pélvica. La actividad decreció conforme el émbolo estimuló la vagina abdominal y desapareció cuando se alcanzó a tocar el cérvix. Cuando el émbolo fue retirado hubo una latencia de 35 ± 2.1 s para que iniciara una postdescarga de 55 ± 4.09 s de duración (Fig. 19B, c).

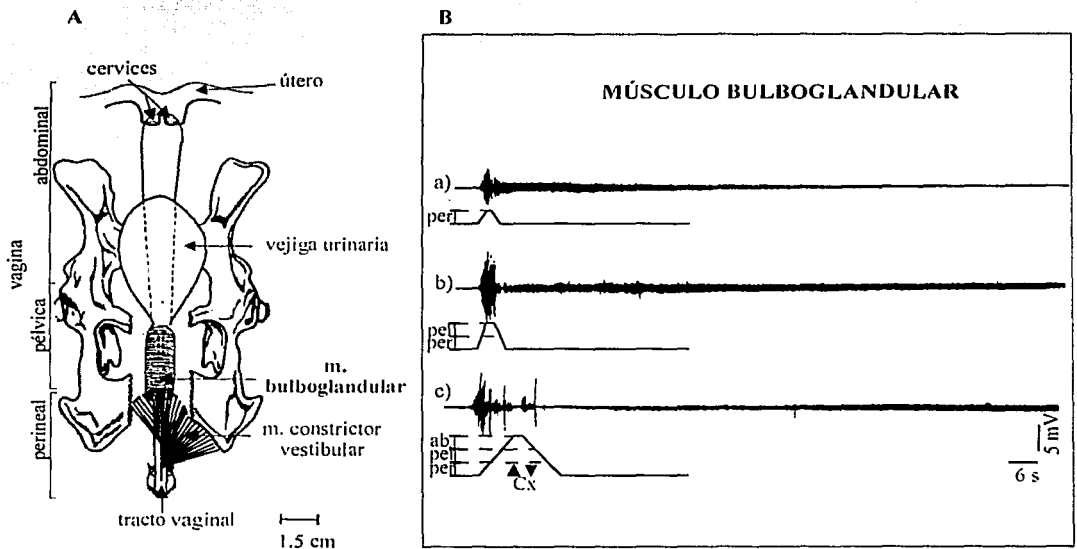


Figura 19. Actividad EMG refleja del músculo bulboglandular en la coneja. A muestra las regiones vaginales estimuladas y la localización del músculo registrado, B los EMGs registrados en un polígrafo antes, durante y después de la estimulación mecánica, aplicada con un émbolo de 0.5 mm de diámetro, de cada una de las regiones del tracto vaginal; a) perineal, b) pélvica, c) abdominal, que incluyó el tocar el cérvix (Cx). La línea debajo de cada EMG representa la duración del estímulo y la región vaginal que se estimuló (per = perineal, pel = pélvica, ab = abdominal). Note que la estimulación vaginal induce postdescargas de larga duración y la estimulación del cérvix deprime la actividad EMG.

Músculo perineal constrictor vulvar. La estimulación de cada una de las tres regiones de la vagina indujo actividad EMG. Cuando se estimuló la región perineal, pélvica o abdominal se observó clara respuesta EMG durante el desplazamiento del émbolo, cuando éste alcanzó a tocar la vagina perineal o la vagina pélvica y quedó estático la actividad cesó por momentos, observándose durante la estimulación trenes de respuesta EMG de la misma amplitud (Fig. 20B, a y b). En contraste, cuando el émbolo se desplazó hasta la vagina abdominal se observó clara respuesta EMG pero la amplitud decreció mientras se tocaba el cérvix y se reestableció cuando el

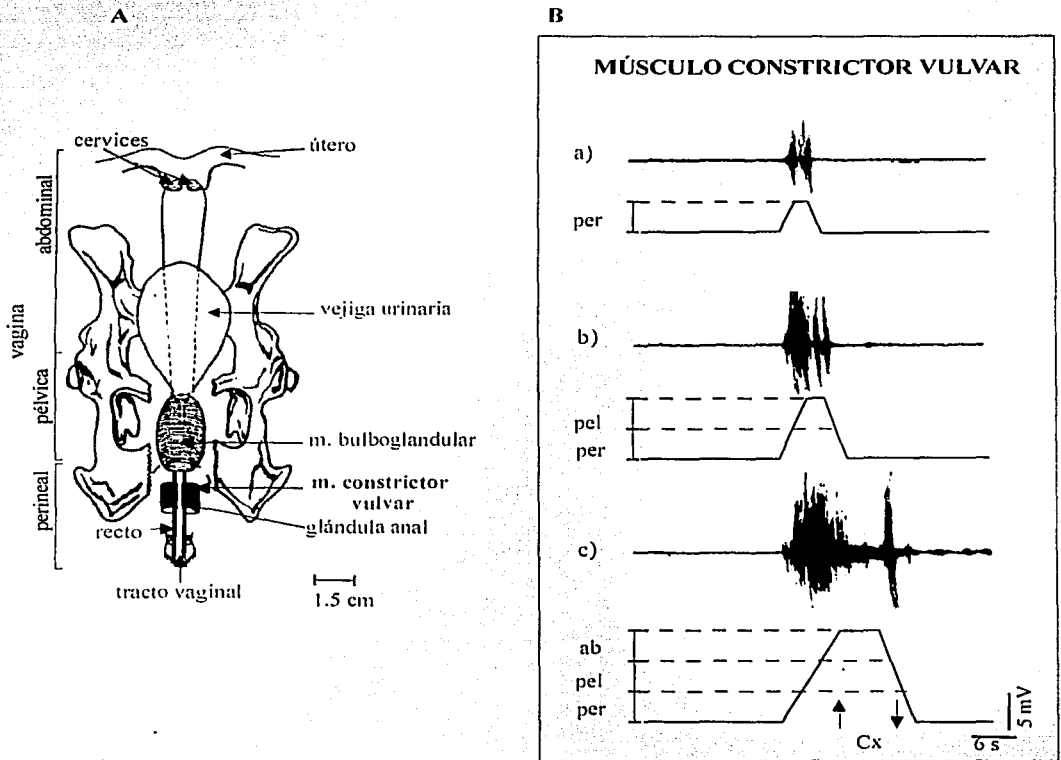


Figura 20. Actividad EMG refleja del músculo constrictor vulvar en la coneja. A muestra las regiones vaginales estimuladas y la localización del músculo registrado, B los EMGs registrados en un polígrafo antes, durante y después de la estimulación mecánica con un émbolo de 0.5 mm de diámetro de cada una de las regiones del tracto vaginal; a) perineal, b) pélvica, c) abdominal que incluyó el tocar el cérvix (Cx). La línea debajo de cada EMG representa la duración del estímulo y la región que se estimuló (per = perineal, pel = pélvica, ab = abdominal). Note que la estimulación vaginal induce actividad EMG pero no postdescarga.

émbolo estaba siendo retirado (Fig. 20B, c). No hubo postdescarga después de cada estimulación.

Músculo pélvico obturador interno. La estimulación de la vagina perineal y pélvica indujo actividad EMG durante la estimulación, aunque de menor amplitud cuando se alcanzó a tocar la vagina pélvica (Fig. 21B, a y b). Postestimulación de la vagina perineal y de la vagina pélvica se presentó actividad EMG de 12 ± 2.8 s y de 23 ± 3.1 s respectivamente. Durante la estimulación de la vagina abdominal y del cérvix no hubo actividad EMG refleja pero sí al terminar la estimulación, presentándose postdescarga de 55 ± 6.3 s de duración (Fig. 21B, c).

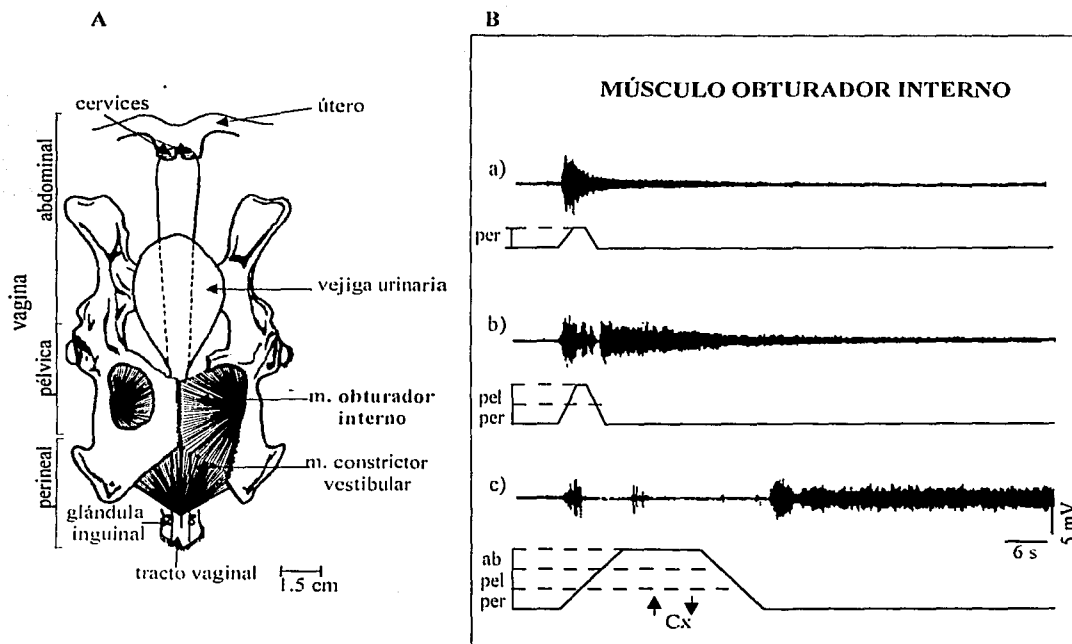


Figura 21. Actividad EMG refleja del músculo obturador interno en la coneja. A muestra las regiones vaginales estimuladas y la localización del músculo registrado; B los EMGs registrados en un polígrafo antes, durante y después de la estimulación mecánica, aplicada con un émbolo de 0.5 mm de diámetro, de cada una de las regiones del tracto vaginal; a) perineal, b) pélvica, c) abdominal, que incluyó el tocar el cérvix (Cx). La línea debajo de cada EMG representa la duración del estímulo y la región vaginal que se estimuló (per = perineal, pel = pélvica, ab = abdominal). Note que la estimulación del cérvix no induce actividad EMG y que la postdescarga del músculo es de larga duración.

Músculo pélvico pubococcígeo. En contraste a la estimulación cervical, de la vagina pélvica o de la abdominal, la estimulación -previa a la estimulación de las regiones antes mencionadas- de la vagina perineal induce clara respuesta EMG. Postestimulación de la vagina pélvica o abdominal, durante el retiro del émbolo la estimulación de la vagina perineal indujo respuesta EMG de menor amplitud y corta duración (3 ± 0.8 s) a la registrada durante la inserción del mismo (Fig. 22B, a, b y c). No hubo postdescargas.

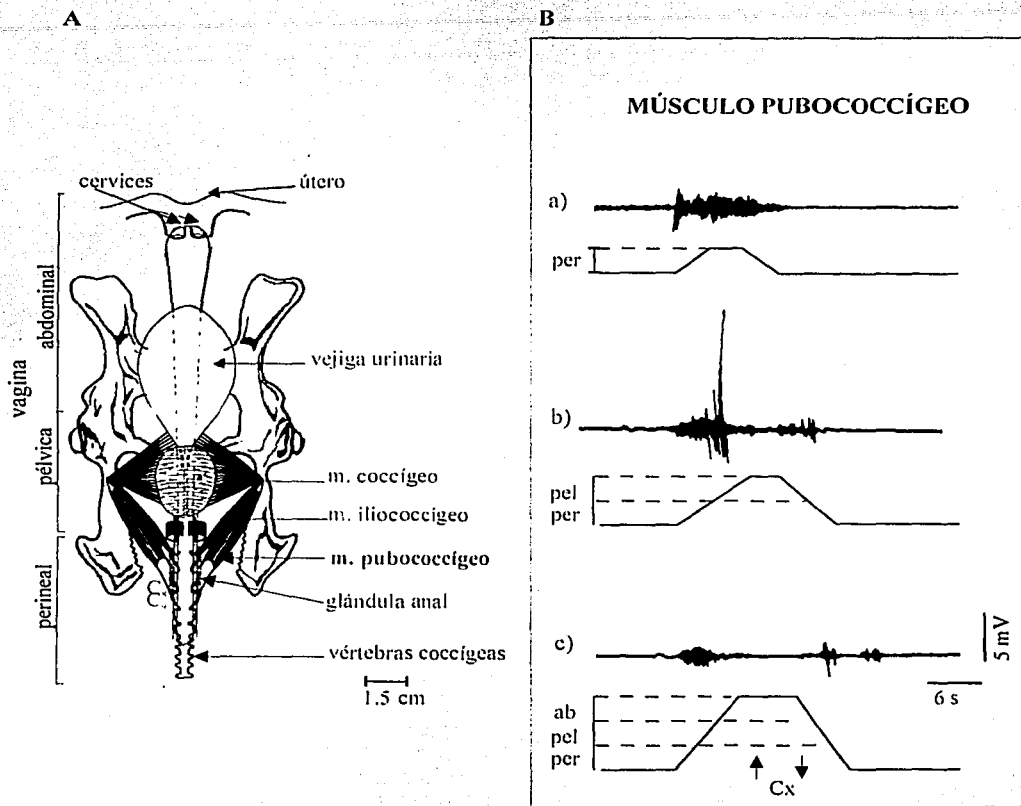


Figura 22. Actividad EMG refleja del músculo pubococcígeo en la coneja. A muestra las regiones vaginales estimuladas y la localización del músculo registrado, B los EMGs registrados en un polígrafo antes, durante y después de la estimulación mecánica, aplicada con un émbolo de 0.5 mm de diámetro, de cada una de las regiones del tracto vaginal; a) perineal, b) pélvica, c) abdominal- que incluyó el tocar el cervix (Cx). La línea debajo de cada EMG representa la duración del estímulo y la región vaginal que se estimuló (per = perineal, pel = pélvica, ab = abdominal). Note que sólo se induce actividad EMG con la estimulación de la vagina perineal.

Músculo pélvico iliococcígeo. Cuando se estimuló la vagina perineal o la pélvica se observó clara actividad EMG (Fig. 23B a, b). La actividad EMG postestimulación de la vagina pélvica duró 5 ± 0.15 s. La estimulación de la vagina abdominal y la cervical no indujeron actividad EMG. Postestimulación cervical se observó un tren de actividad EMG con intervalos de alrededor de 3 s y duración de 10 ± 1.5 s (Fig. 23B, c).

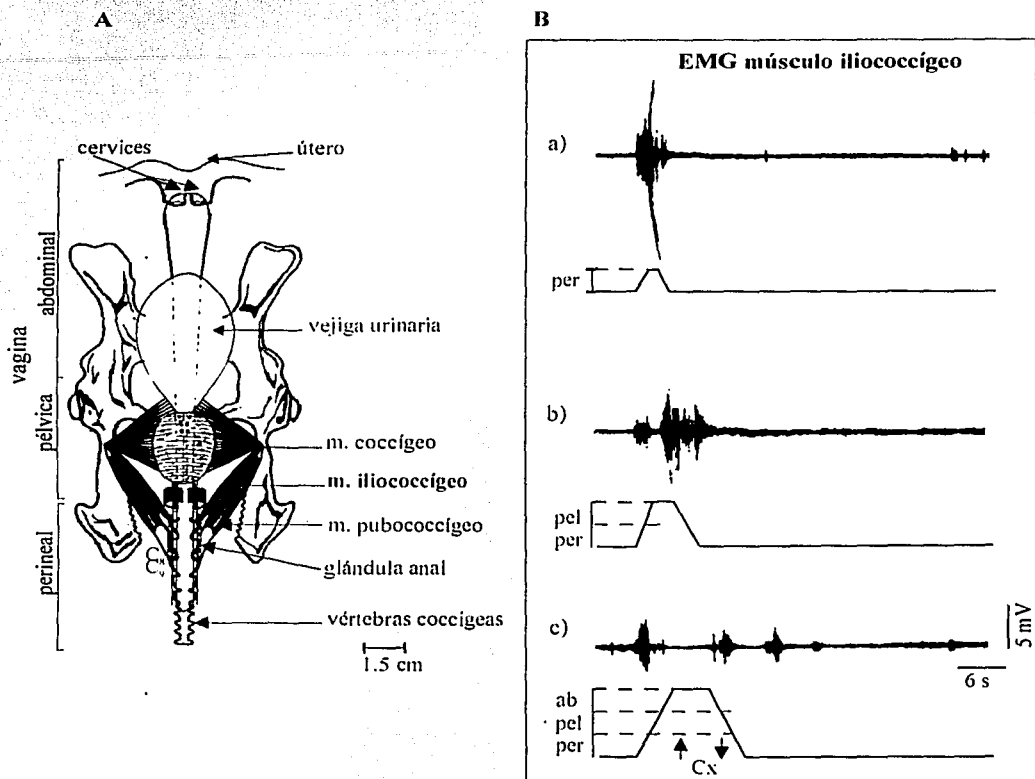
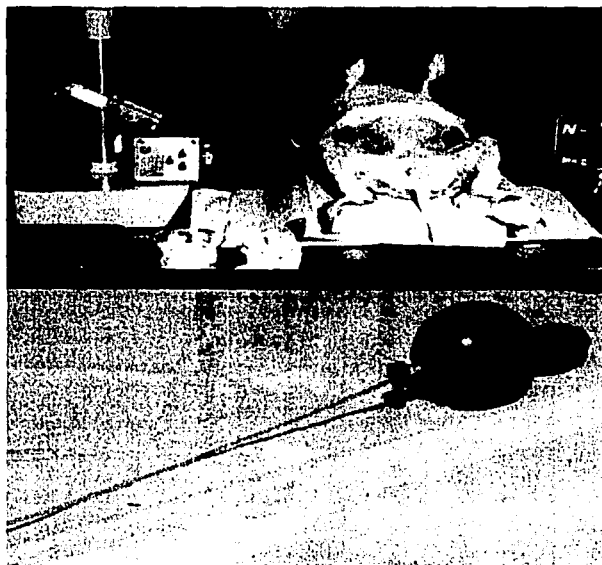


Figura 23. Actividad EMG refleja del músculo iliococcígeo en la coneja. A muestra las regiones vaginales estimuladas y la localización del músculo registrado, B los EMGs registrados en un polígrafo antes, durante y después de la estimulación mecánica, aplicada con un émbolo de 0.5 mm de diámetro, de cada una de las regiones del tracto vaginal; a) perineal, b) pélvica, c) abdominal, que incluyó el tocar el cérvix (Cx). La línea debajo de cada EMG representa la duración del estímulo y la región vaginal que se estimuló (per = perineal, pel = pélvica, ab = abdominal). Nóte que la actividad EMG de la posdescarga es sistemática.

Experimento 6. Distensión vaginal

Animales. Para describir la actividad EMG inducida por la distensión de cada región del tracto vagina se usaron 12 conejas anestesiadas con uretano (1.5 g/Kg).

Método. Distensión Vaginal. Las conejas fueron colocadas en posición supina. Un globo desinflado fue unido a un catéter y éste a una jeringa. El globo fue introducido a la vagina abdominal, cerca de los cérvices. Cinco o diez minutos después, a través de la jeringa, el globo fue inflado con 30 cm de aire (Fig 24) y alcanzó el tamaño aproximado de una cría de 2.5 cm de diámetro y 5 cm de largo. El globo inflado fue desplazado a lo largo del tracto vaginal hasta su expulsión. Para precisar el sitio vaginal específico que induce una respuesta EMG, en otros registros, el globo desinflado fue colocado en cada una de las regiones del tracto vaginal (perineal, pélvica y abdominal), inflado y desinflado sin desplazarlo por el tracto vaginal.



TESIS CON
FALLA DE ORIGEN

Figura 24. Distensión vaginal en la coneja. Se muestra a una hembra anestesiada colocada en posición supina y a un globo inflado al tamaño aproximado de una cría. El globo desinflado fue introducido a la vagina abdominal, inflado y desplazado por el tracto vaginal hasta su expulsión (para simular la estimulación mecánica de la cría durante su expulsión en el parto). Simultáneamente se registraron EMGs de los músculos pélvicos y perineales.

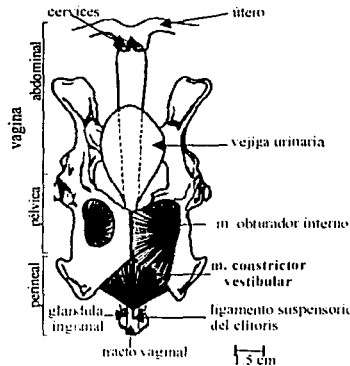
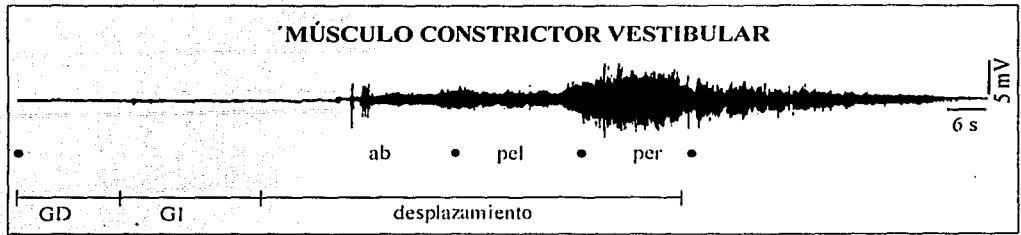
Registros EMG. Se localizó cada uno de los músculos y con el método descrito en el experimento anterior se registró la actividad EMG. El registro de la actividad de cada músculo se inició 2-3 min antes de la introducción del globo y se terminó 5 min después de que el globo fue expulsado o desinflado. Cada estímulo se aplicó al menos dos veces en cada región vaginal con intervalo inter-estímulo de 2-3 min. Si el músculo presentaba postdescarga se esperaba 2-3 min después de que la actividad cesara.

Resultados. En cada hembra se registró la actividad EMG de dos músculos. Así, por cada músculo se obtuvieron electromiogramas de al menos de 3 conejas.

En general, durante la manipulación para introducir el globo desinflado al tracto vaginal todos los músculos mostraron actividad EMG. Cuando ésta cesó el globo fue inflado y desplazado lentamente a lo largo de la vagina para su expulsión. Se encontró gran resistencia al pasar por la cavidad pélvica. Cuando el globo se infló en esa región (vagina pélvica) se observó clara contracción abdominal evaluada visualmente. La respuesta EMG de los músculos disminuyó después de estimulaciones mecánicas repetidas (alrededor de ocho distensiones) del tracto vaginal. Algunas veces se presentó sangrado vaginal cuando el globo fue sacado. Si había sangrado vaginal ya no se registraban EMGs debido a que se podrían haber dañado los receptores de estiramiento del tracto vaginal o al efecto que pudieran tener los mecanismos nociceptivos sobre la contracción muscular.

A continuación se describirá la respuesta promedio de las 3 conejas \pm EEM. Dado que en todas las conejas los resultados fueron consistentes por lo que en las figuras se muestra el registro típico de un animal

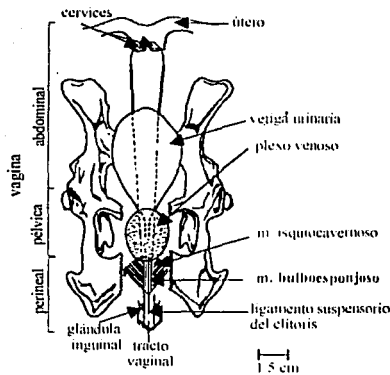
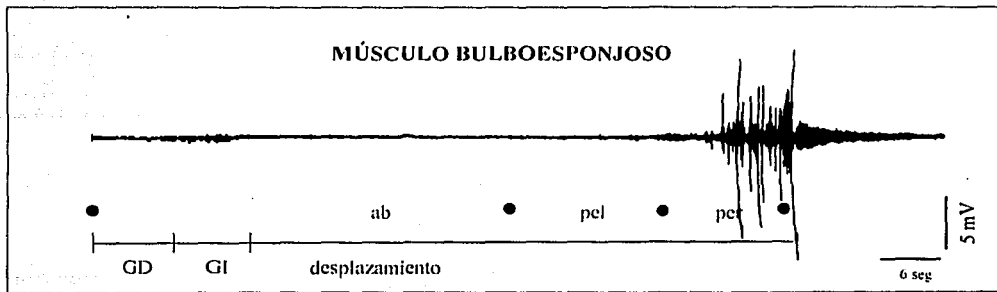
Músculo perineal constrictor vestibular. La distensión de la vagina abdominal cercana a los cervixes no indujo respuesta EMG. Durante el desplazamiento del globo inflado la actividad EMG refleja se inició cuando el globo distendió la región caudal de la vagina abdominal, se mantuvo durante la distensión de la vagina pélvica y la amplitud de la respuesta se incrementó cuando se distendió la vagina perineal. Postestimulación, esto es cuando el globo ya había sido expulsado, se observó actividad EMG con una duración promedio de 20 ± 2.8 s. Cuando el globo fue inflado y desinflado en cada una de las regiones del tracto vaginal la actividad EMG apareció cuando se distendió la vagina pélvica o la vagina perineal y desapareció 9 ± 2.1 s después que la estimulación había cesado (Fig. 25).



TESIS CON
FALLA DE ORIGEN

Figura 25. Actividad EMG refleja del músculo constrictor vestibular en la coneja. Arriba se muestra el EMG registrado en un polígrafo antes, durante y después de la distensión de cada una de las regiones del tracto vaginal. La línea debajo de cada EMG representa la duración de la estimulación; GD = globo desinflado, GI = globo inflado. Los círculos llenos delimitan cada región vaginal; per = vagina perineal, pel = vagina pélvica, ab = vagina abdominal. Abajo se observan las regiones vaginales distendidas con el globo inflado y la ubicación del músculo registrado. Note que el músculo responde claramente a la estimulación de la vagina pélvica y vagina perineal y presenta postdescarga.

Músculo perineal bulboesponjoso. La distensión de la vagina abdominal o pélvica no produjo actividad EMG refleja. En contraste, la distensión de la vagina perineal desencadenó una respuesta EMG que se mantuvo durante 10 ± 1.5 s postestimulación (Fig. 26). El inflado o desinflado del globo en cada una de las regiones del tracto vaginal produjo resultados similares al obtenido cuando el globo inflado fue desplazado, para su expulsión, por el tracto vaginal.

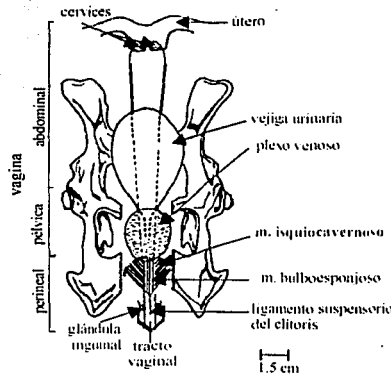
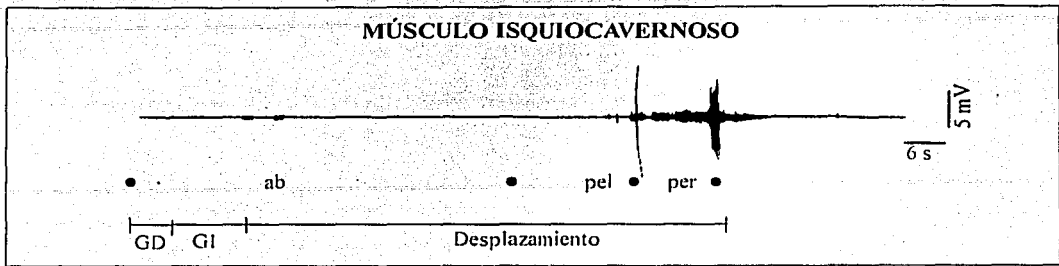


TESIS CON
FALLA DE ORIGEN

Figura 26. Actividad EMG refleja del músculo bulboespongioso en la coneja. Arriba se muestra el EMG registrado en un polígrafo antes, durante y después de la distensión de cada una de las regiones del tracto vaginal. La línea debajo de cada EMG representa la duración del estímulo; GD = globo desinflado, GI = globo inflado. Los círculos llenos delimitan las regiones del tracto vaginal; per = vagina perineal, pel = vagina pélvica, ab = vagina abdominal. Abajo se dibujó el tracto vaginal y se indica la ubicación del músculo registrado. Nóte que el músculo sólo responde a la distensión de la vagina perineal y presenta postdescarga.

Músculo perineal isquiocavernoso. Similar al músculo anterior, la distensión de la vagina abdominal o pélvica no indujo actividad EMG refleja. Se observó respuesta EMG cuando el globo distendió la vagina perineal y postestimulación de esta región del tracto vaginal (Fig. 27). La duración promedio de la postdescarga fue 5 ± 1.4 s., El inflado y desinflado del globo en cada

región vaginal también mostró que el músculo responde específicamente a la distensión de la vagina perineal.

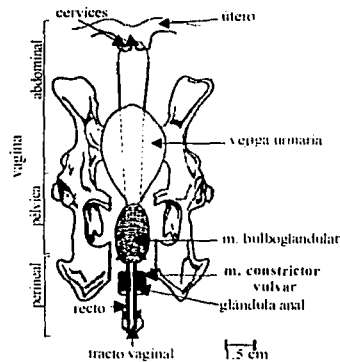
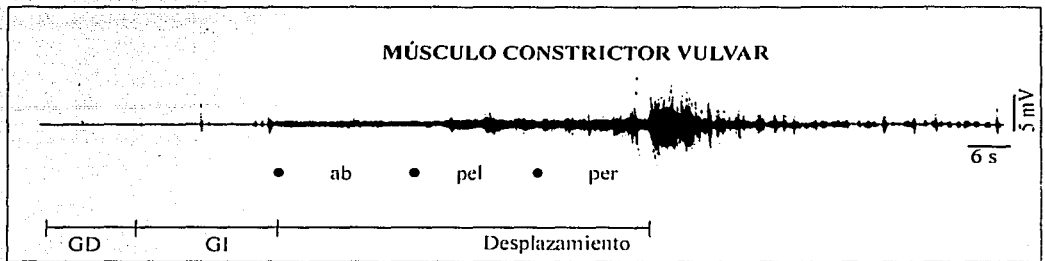


TESIS CON
FALLA DE ORIGEN

Figura 27. Actividad EMG refleja del músculo isquiocavernoso en la coneja. Arriba se muestra el EMG registrado en un polígrafo antes, durante y después de la distensión de cada una de las regiones del tracto vaginal; GD = globo desinflado, GI = globo inflado. La línea debajo de cada EMG representa la duración del estímulo y los círculos llenos las regiones del tracto vaginal; per = vagina perineal, pel = vagina pélvica, ab = vagina abdominal. Abajo las regiones vaginales distendidas con el globo inflado y la ubicación del músculo registrado. Note que sólo se presenta actividad EMG en respuesta a la distensión de la vagina perineal.

Músculo perineal constrictor vulvar. Al inflar el globo en la vagina abdominal no hubo respuesta EMG sin embargo, al iniciar el desplazamiento apareció actividad EMG de baja amplitud que se mantuvo conforme el globo fue distendiendo la vagina pélvica y la perineal hasta su expulsión. Al cesar la estimulación se observó una postdescarga con duración promedio de 40 ± 5.1 s (Fig. 28). Durante los primeros 8 ± 0.9 s la amplitud de la postdescarga fue de mayor

amplitud a la que se obtuvo durante la estimulación vaginal. Al inflar y desinflar el globo en cada región del tracto vaginal se obtuvo actividad EMG cuando se distendió la vagina pélvica o la vagina perineal. Después de cada estimulación hubo postdescarga de 35 ± 3.2 s.

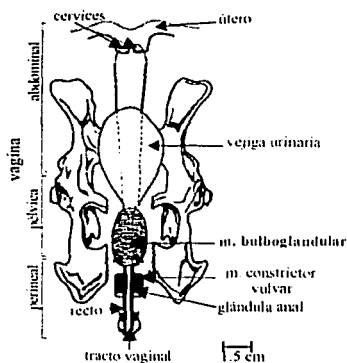
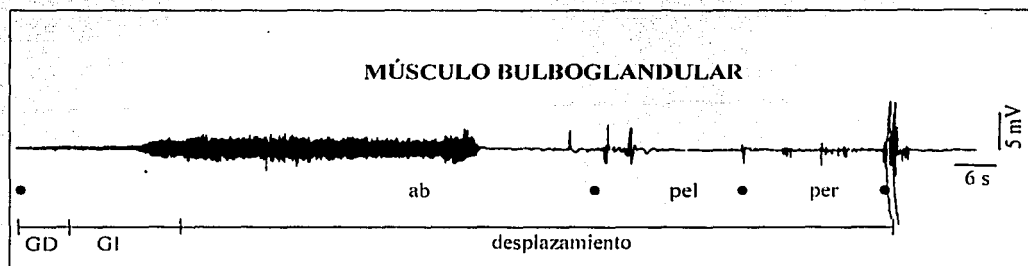


TESIS CON
FALLA DE ORIGEN

Figura 28. Actividad EMG refleja del músculo constrictor vulvar en la coneja. Arriba se muestra el EMG registrado en un polígrafo antes, durante y después de la distensión de cada una de las regiones del tracto vaginal; GD = globo desinflado, GI = globo inflado. La línea debajo de cada EMG representa la duración del estímulo y los círculos llenos delimitan las regiones del tracto vaginal; per = vagina perineal, pel = vagina pélvica, ab = vagina abdominal. Abajo se dibujó el tracto vaginal y se indica la ubicación del músculo registrado. Note que el músculo respondió a la estimulación de las tres regiones del tracto vaginal, además presentó postdescarga.

Músculo perineal bulboglandular. La distensión de la vagina abdominal, al inflar el globo, produjo actividad EMG refleja que se mantuvo mientras el globo fue desplazado en esa región, cuando el globo distendió la vagina pélvica la actividad EMG desapareció. Una respuesta de corta duración, 1.5 ± 0.8 s apareció cuando el globo estaba siendo expulsado. Después de 9 ± 1.5

s se presentó una postdescarga de 29 ± 3.2 s de duración (Fig. 29). El inflado y desinflado del globo en cada región vaginal mostró que la distensión de la vagina abdominal o perineal activa al músculo no siendo el caso con la distensión de la vagina pélvica.

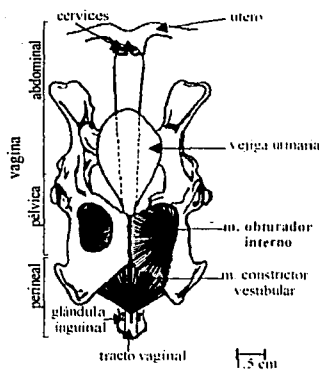
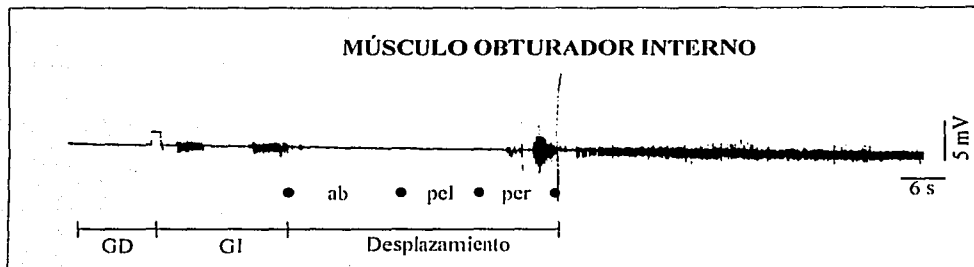


TESIS CON
FALLA DE ORIGEN

Figura 29. Actividad EMG refleja del músculo bulbospongiosus en la coneja. Arriba se muestra el EMG registrado en un polígrafo antes, durante y después de la distensión de cada una de las regiones del tracto vagina; GD = globo desinflado, GI = globo inflado. La línea debajo de cada EMG representa la duración del estímulo y los círculos llenos delimitan las regiones del tracto vaginal; per = vagina perineal, pel = vagina pélvica, ab = vagina abdominal. Abajo se muestra un dibujo con las regiones vaginales estimuladas y la localización del músculo registrado. Note que la distensión vaginal sin desplazamiento induce clara respuesta EMG.

Músculo pélvico obturador interno. Al inflar el globo en la vagina abdominal se obtuvo actividad EMG de corta duración que desapareció cuando el globo fue desplazado por la vagina pélvica. La distensión de la vagina abdominal produjo respuesta EMG y postdescarga de larga duración, 65 ± 5.1 s en promedio (Fig. 30). El inflado y desinflado del globo en cada región

vaginal mostró que, en contraste a la respuesta a la distensión de la vagina abdominal, cuando se estimula la vagina perineal sin distensión previa de la vagina pélvica o abdominal la actividad EMG es de mayor amplitud y persiste mientras se mantiene el estímulo. Postestimulación la respuesta dura en promedio 73 ± 7.2 s

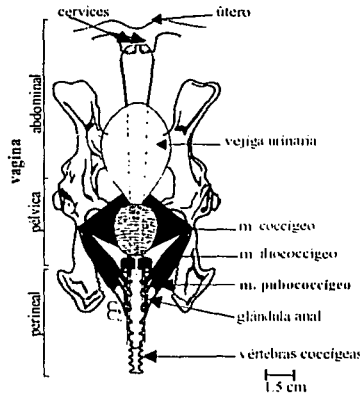
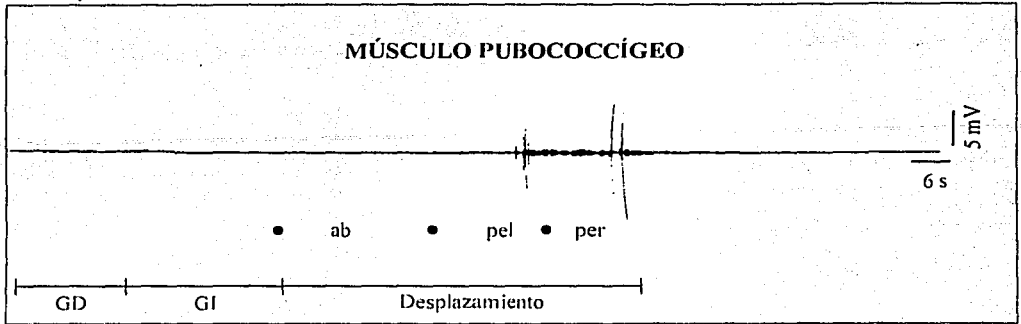


TESIS CON FALLA DE ORIGEN

Figura 30. Actividad EMG refleja del músculo obturador interno en la coneja. Arriba se muestra el EMG registrado en un polígrafo antes, durante y después de la distensión de cada una de las regiones del tracto vagina; GD = globo desinflado, GI = globo inflado. La línea debajo del EMG representa la duración del estímulo y los círculos llenos delimitan las regiones del tracto vaginal; per = vagina perineal, pel = vagina pélvica, ab = vagina abdominal. El dibujo muestra las regiones vaginales estimuladas y la localización del músculo registrado. Note que la postdescarga es de larga duración.

Músculo pélvico pubococcígeo. Al inflar el globo en la vagina abdominal no se obtuvo actividad EMG sin embargo, cuando se distendió la porción caudal de la vagina pélvica se inició

un tren de respuesta EMG de baja amplitud que se mantuvo durante la distensión de la vagina perineal (Fig. 31). Postestimulación hubo actividad EMG de 6 ± 1.3 s.

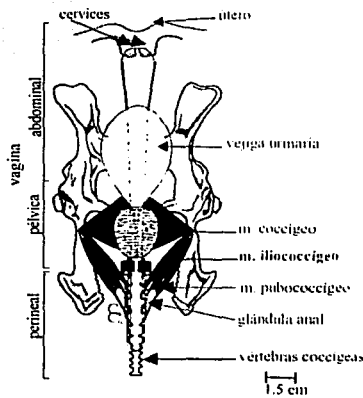
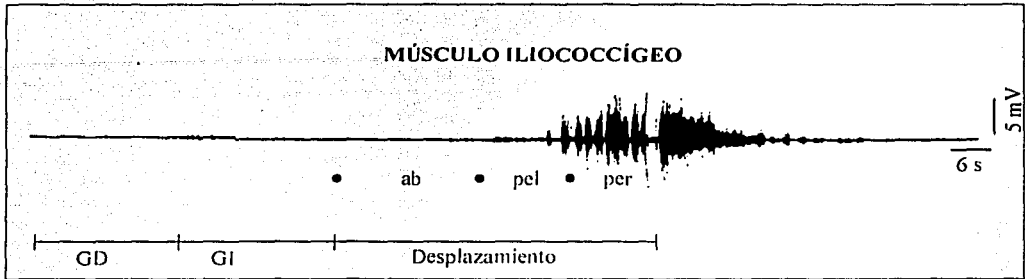


TESIS CON
FALLA DE ORIGEN

Figura 31. Actividad EMG refleja del músculo pubococcygeo en la coneja. Arriba se muestra el EMG registrado en un polígrafo antes, durante y después de la distensión vaginal en cada una de las regiones del tracto vaginal GD = globo desinflado, GI = globo inflado. La línea debajo del EMG representa la duración del estímulo y los círculos llenos delimitan la región vaginal que se estimuló; per = vagina perineal, pel = vagina pélvica, ab = vagina abdominal. Abajo las regiones vaginales estimuladas y la ubicación del músculo registrado. Note que la respuesta a la estimulación de la vaginal es de baja amplitud.

Músculo pélvico iliococcygeo. Al inflar el globo en la vagina abdominal no se obtuvo actividad EMG. Cuando el globo distendió la vagina pélvica apareció un tren de respuesta EMG

que se mantuvo durante la distensión de la vagina perineal, hasta que el globo fue expulsado. En adición, se observó una postdescarga de 20 ± 3.5 s de duración (Fig. 32). Al inflar y desinflar el globo en cada región vaginal se obtuvieron resultados similares al observado durante el desplazamiento del globo inflado.



TESIS CON
FALLA DE ORIGEN

Figura 32. Actividad EMG refleja del músculo iliococcygeo en la coneja. Arriba se muestra el EMG registrado en un polígrafo antes, durante y después de la distensión de cada una de las regiones del tracto vaginal; GD = globo desinflado, GI = globo inflado. La línea debajo del EMG representa la duración del estímulo y los círculos llenos la región vaginal que se estimuló; per = vagina perineal, pel = vagina pélvica, ab = vagina abdominal. Abajo, las regiones vaginales estimuladas y la ubicación del músculo registrado. Nóte que la estimulación de la vagina pélvica y perineal induce un tren de actividad EMG.

1.3 Discusión

El interés de esta etapa del estudio fue completar la descripción anatómica e inervación de la musculatura pélvica y perineal de la coneja, así como el de conocer si en hembras no gestantes esta musculatura presenta actividad refleja en respuesta a la estimulación mecánica del tracto reproductivo.

La descripción anatómica de los músculos pélvicos y perineales de la coneja y su inervación completó de manera importante el estudio previo realizado en nuestro laboratorio (Martínez-Gómez et al., 1997).

Tomando en conjunto los resultados anatómicos observamos que la musculatura pélvica y perineal adyacente al tracto vaginal de la coneja se encuentra bien desarrollada, a diferencia de otras hembras de laboratorio como la gata o la rata adulta (Breedlove y Arnold, 1981), especies en las que los músculos perineales son vestigiales. La musculatura perineal característica de la coneja puede ser una especialización anatómica relacionada con la funcionalidad de la vagina perineal, porción que protruye desde la cavidad pélvica. En esta región se encuentran el clítoris y varias glándulas odoríferas, como son las inguinales, las prepuciales y las anales. Considerando que estas glándulas han sido involucradas en la comunicación química, lo que implica el marcaje "voluntario" de objetos para indicar el estado reproductivo de la hembra, la jerarquía y/o el territorio (Mykytowycz, 1964; Bell, 1980; Mykytowycz et al, 1984), es probable que la contracción de la musculatura estriada perineal participe en la deposición específica de sus feromonas. Más aún, se ha propuesto que la orina depositada voluntariamente también tiene la función de comunicación química y que las hembras marcan con ella la entrada de la madriguera para evitar que otras hembras se acerquen al nido (Mykytowycz, 1974). Dado que la uretra desemboca en la vagina pélvica, es probable que la contracción de la musculatura pélvica y perineal controle la cantidad de orina emitida durante la micción, funcionando como un esfínter externo, de tal forma que la evacuación de orina durante el marcaje se depositaría en volúmenes pequeños, contrario a la gran cantidad de la orina evacuada durante la micción. Estos patrones de micción han sido observados en conejas mencionando que la forma usual de evacuar un gran volumen de orina es en chorro y la pequeña cantidad de orina emitida en rocío sólo se presenta durante el apareamiento (Bell, 1980).

Con respecto a la función reproductiva, dado que toda la musculatura pélvica y perineal de la coneja se contrae al estimular mecánicamente la vagina perineal, es probable que esta contracción refleja se desencadene durante la cópula de tal manera que se incremente la presión

intavaginal lo que aumentaría la estimulación del pene y facilitaría la eyaculación de éste. Tal proceso sería de gran relevancia dado que en esta especie la cópula es extremadamente breve y en una sola monta e intromisión que dura menos de 5 s se presenta la eyaculación (Contreras y Beyer, 1979). La existencia de varios músculos perineales que se activan durante la estimulación de la vagina perineal probablemente funcionen como una válvula de seguridad para la reproducción de la hembra, de tal manera que la contracción de los músculos agonistas generen mayor fuerza y presión, por lo tanto mayor estimulación sobre el pene induciendo la eyaculación. Además, si alguno de estos músculos dejara de funcionar la actividad de los otros compensaría tal pérdida así que durante la breve cópula el pene siguiese recibiendo suficiente estimulación para terminar con la serie eyaculatoria.

Por otra parte, se observó que la mayoría de los músculos perineales y pélvicos se caracterizaron por presentar respuestas prolongadas y posteriores a la estimulación, lo que sugiere que la excitabilidad neuronal prolongada podría mantenerse mediante la activación de circuitos reverberantes a nivel de la médula espinal (Hultborn y Wigström, 1980, citado por Kiehn, 1990) o mediante un proceso de biestabilidad, propiedad neuronal intrínseca que produce una activación prolongada de la motoneurona después de una breve excitación monosináptica de un pulso despolarizante intracelular en presencia de serotonina o de la activación del sistema serotoninérgico descendente en animales descerebrados (Houngaard et al., 1984; 1988, Crone et al, 1988). Semejante respuesta de larga duración ha sido observada en músculos pélvicos de la rata en respuesta a la estimulación vaginal (Martínez-Gómez et al., 1992) y en músculos extensores de las extremidades posteriores de la gata, también después de la estimulación vaginal (Cueva Rolón et al., 1993). Se ha sugerido que estas respuestas características se presentan durante el apareamiento (Cueva Rolón et al., 1993). En la cópula de la coneja, la contracción muscular posterior a la estimulación vaginal podría permitir el cierre vaginal y evitar la salida del semen. En el parto, facilitaría la expulsión de los fluidos vaginales (sangre, moco, líquido amniótico) después de la salida de la cría.

Con respecto a la actividad refleja, los resultados aquí descritos son similares a eventos observados en la mujer y en la rata. En la mujer, los músculos perineales bulboesponjoso e isquiocavernoso se contraen en respuesta a la estimulación vaginal (Shafik, 1993). Se ha propuesto que este reflejo vaginocavernoso se podría activar durante el parto sirviendo de escalón a la cría (Shafik, 1993). En la rata, la estimulación de la piel perigenital y de la región caudal de la vagina induce actividad refleja en músculos pélvicos como son el pubococcígeo e iliococcígeo,

pero tal respuesta se inhibe con la estimulación cervical (Martínez-Gómez, et al, 1992). De manera similar en este estudio la estimulación de las regiones del tracto genital indujo respuesta diferencial de los músculos estriados pélvicos y perineales. La estimulación mecánica de la vagina perineal activa a todos los músculos pélvicos y perineales. La estimulación de la vagina pélvica y abdominal activa sólo a algunos músculos perineales, mientras que la estimulación cervical parece ser más bien inhibitoria, especialmente para la mayoría de los músculos pélvicos. Así entonces, el tracto vaginal tiene regiones cuya estimulación promueve respuestas fisiológicamente diferentes, sugiriendo una complicada y fina regulación neural de dicha musculatura durante los procesos reproductivos. La respuesta diferencial podría generarse mediante una desigual distribución de los mecanorreceptores a lo largo del tracto vaginal.

La respuesta diferencial de la musculatura pélvica y perineal previa y posterior a la manipulación cervical sugiere que el orden de estimulación de las regiones del tracto vaginal es un importante regulador de la actividad EMG durante procesos fisiológicos como el parto, en el que la estimulación cervical y distensión de la vagina abdominal inhibirían la actividad de los músculos pélvicos y perineales. Tal efecto inhibitorio visceral sobre el reflejo somático disminuiría la presión intravaginal facilitando el paso de las crías por el canal vaginal, pero una vez que las crías se encontraran en la vagina perineal, la activación refleja de esta musculatura terminaría de expulsar a la cría. Con respecto a esta propuesta, es primero necesario determinar si en la hembra gestante existe tal actividad EMG refleja en músculos estriados en respuesta a la estimulación mecánica del tracto vaginal, específicamente a la distensión vaginal que se produce durante el desplazamiento de la cría.

Finalmente, considerando que la coneja presenta músculos pélvicos y perineales bien desarrollados y que la actividad refleja desencadenada en respuesta a la estimulación genital parece ser similar en diferentes especies de mamíferos, es un buen modelo para conocer la función de esta musculatura en los procesos reproductivos femeninos, como el parto.

ETAPA 2: ACTIVIDAD EMG REFLEJA DURANTE EL PARTO

Experimento 7. EMG en el parto inducido

Animales. Se usaron 20 conejas (12 primíparas y 8 multíparas) gestantes a término (30-31 días de gestación) con 5 o más crías expulsadas durante el parto inducido y 4 hembras no gestantes de 24 a 48 h postparto. Las hembras se mantuvieron en un bioterio con ciclo luz-oscuridad 16/8. Los animales gestantes se mantuvieron con agua y alimento *ad libitum*, a las hembras no gestantes se les racionó el alimento a 200 g diarios y agua *ad libitum*.

Métodos

En las hembras gestantes se registró la actividad EMG de los músculos pélvicos y perineales durante el parto inducido con oxitocina (OT). Para ello las conejas fueron anestesiadas con uretano (1.5 g/kg) o con pentobarbital sódico (30 mg/kg) y colocadas en posición supina. (Fig. 33). La piel de las regiones abdominal, pélvica y perineal, incluyendo la cola, fue rasurada y



Figura 33. Registro EMG durante el parto inducido. Se muestra a una coneja anestesiada en posición supina durante el parto inducido con OT (2.5-5 UI). Simultáneamente se registró el EMG del músculo perineal bulboesponjoso, que inició antes de la inyección de OT y terminó 15 min después de la expulsión de las crías. Se ha rasurado la piel de las regiones abdominal, pélvica y perineal y los electrodos han sido colocados en el músculo bulboesponjoso, que se encuentra en la vagina perineal. Una cría ya ha sido expulsada y otra está retenida en la entrada vaginal.

la actividad EMG registrada mediante electrodos bipolares de acero inoxidable (0.1 mm dia). Estos fueron insertados en el músculo a analizar y conectados a un amplificador Grass 7P511 y a un polígrafo Grass 79E. La OT fue aplicada im (2.5 a 5 UI de Syntocinon, NOVARTIS BIOCIENTÍAS) en los músculos de la pierna; gracilis y semimembranoso y se esperó la expulsión de las crías.

El registro EMG se inició antes de la inyección de OT, se continuó durante el desarrollo del parto y se terminó 15 min después de que no hubiera expulsiones de crías o placentas. Durante el parto se anotó en el registro EMG el momento preciso de ocurrencia de eventos como: expulsión de sangre, inicio de contracción uterina, contracción abdominal, expulsión de cría o de placenta y micción. La actividad EMG de cada músculo pélvico o perineal fue registrada al menos en dos animales.

Como control del posible efecto de la OT exógena sobre la actividad EMG, en las hembras no gestantes se inyectó la dosis de OT que se usó para la inducción del parto (2.5 a 5 UI de Syntocinon, NOVARTIS BIOCIENTÍAS) y se registró la actividad EMG de los músculos perineales bulboesponjoso e isquiocavernoso antes de la inyección de OT y durante la distensión con un globo de las regiones del tracto vaginal. La distensión vaginal se realizó de 5 a 10 min después de la aplicación de la OT. La metodología de la distensión vaginal ha sido descrita en el experimento anterior y la actividad EMG del músculo bulboesponjoso y del isquiocavernoso fue registrado en cuatro animales, dos para cada músculo.

Resultados

La piel abdominal rasurada permitió observar claramente a través de la pared abdominal las contracciones uterinas y las abdominales.

De 36 hembras anestesiadas con uretano (19 primíparas y 17 múltiparas) sólo 16 (44 %; 6 múltiparas y 10 primíparas) iniciaron el parto y expulsaron la mayoría de sus crías. Al día siguiente del parto inducido seis hembras expulsaron en su jaula dos o tres crías muertas. De las 20 hembras restantes (primíparas), en once se observó entre 7 y 15 min después de la aplicación de OT, sangrado, contracción uterina, débiles contracciones abdominales, pero sólo se expulsaron de dos a cuatro crías vivas. Después de 60 min de la inyección de oxitocina se les realizó una cesárea para sacar los productos (entre siete y once fetos por hembra). Las crías fueron desplazadas por el cérvix hasta la vagina abdominal, donde se realizó una incisión. Durante este procedimiento se observó que los cervices ofrecen muy poca resistencia al paso del feto. Así, la

principal barrera anatómica para la expulsión de los fetos parece ser la cavidad pélvica. Cuando un feto fue desplazado hasta la vagina pélvica, la distensión de esta vagina indujo el reflejo de contracción abdominal.

En las otras nueve conejas, después de la inyección de OT no se observó nada que indicara inició de parto. Las hembras fueron suturadas de la piel perineal que se había abierto para realizar el registro EMG y colocadas en sus jaulas con un nido de madera, al día siguiente se encontró en cada nido entre siete y once crías muertas, sólo en dos nidos se encontraron también dos crías vivas.

Cuando se anestesió con pentobarbital sódico a seis hembras, cuatro conejas (dos primíparas y dos multiparas) expulsaron la mayoría de las crías, en la jaula de una de ellas se encontró una cría muerta al día siguiente de la inducción del parto. En las dos hembras restantes (dos primíparas) se observaron contracciones uterinas y sangrado pero las crías no fueron expulsadas. Así, el 67 % de los partos fueron inducidos. Durante las contracciones abdominales previas a la expulsión de cada cría se observó arqueamiento de la espalda.

A continuación se realizará una breve descripción de las características temporales, las características de los nacimientos y la actividad EMG registrada durante los partos inducidos. Se mencionarán los rangos de la duración de los eventos. Conejas que no expulsaron más de cinco crías no han sido consideradas, por ello sólo se incluyeron a las 20 conejas mencionadas en los métodos. La duración de los partos de las hembras anestesiadas con uretano o con pentobarbital sódico se comparó con una t de student.

Características temporales

De tres a ocho min posterior a la aplicación de la OT se iniciaron las contracciones uterinas, movimientos ondulatorios que inician en la porción rostral de los úteros y terminan en la línea media de la región caudal del abdomen, donde inicia la sínfisis pubica. Sin una cuantificación formal de este evento, la contracción abdominal de las hembras anestesiadas con uretano fue de mucho mayor intensidad que la observada en las hembras anestesiadas con uretano. En ambos casos, después de 5-10 min de contracciones uterinas se observaron movimientos de la vulva (se asume que se debe a la contracción de los músculos perineales) y dos a tres min después se iniciaron las contracciones abdominales. Después de alrededor de 1 min de débiles contracciones abdominales se presentaron dos a tres fuertes contracciones abdominales que culminaron en la expulsión de la cría primera. Así entonces, la primera cría fue expulsada

alrededor de 15 min después de la inyección de la OT. En el 90 % de los partos, la primera cría fue retenida en la entrada vaginal por más de 20 segundos. Cuando las extremidades posteriores o anteriores de una cría eran apenas visibles en la entrada vaginal y la contracción abdominal que le precedía era débil y cesaba, la cría era regresada a la cavidad pélvica. Aunque ésto se observó sólo en 5 crías da idea de la importancia de la amplitud de las contracciones abdominales en la expulsión de las crías. En el 80 % de los partos la penúltima y/o la última cría también fue retenida. En el 50 % de los partos se observaron una o dos crías con retención vaginal cuando se habían expulsado alrededor de la mitad de las crías.

En el 70 % de los partos se observó micción con escaso sangrado cuando se iniciaron los movimientos de la vulva, esto es, la orina evacuada era sanguinolenta y contenía un fluido viscoso que podría ser líquido amniótico. En el 30 % no hubo sangrado hasta que la primera cría fue expulsada. El rango de la duración del parto fue de 12 a 58 min. En partos con duración de más de 40 min, todas las crías nacieron muertas. La duración del parto en hembras anestesiadas con uretano fue de 31.71 ± 4.5 min, significativamente mayor al registrado en las hembras anestesiadas con pentobarbital sódico en las que fue de 16 ± 1.9 min ($p < 0.05$).

Características de los nacimientos

Se observaron 154 nacimientos, con un promedio de 8 ± 0.38 crías por camada. Dos hembras expulsaron dos fetos poco desarrollados (midieron entre 1.5 y 3 cm de longitud). El 51% de las crías nacieron sin placenta, el 32 % en posición craneal, el 68% en posición caudal, y el 80% de ellas vivas. Todas las crías nacieron inactivas e incluso el 20% de ellas tardaron alrededor de 5 s en respirar. El 70% de las crías con retención vaginal de larga duración (> 1 min) nacieron en posición caudal.

Actividad EMG de los músculos pélvicos y perineales durante el parto

Aunque se relizaron registros independientes se puede observar que los musculos pélvicos no se activaron en masa. Más bien, con excepción del iliococcigeo, los pélvicos se inactivaron durante la segunda etapa del parto, esto es durante la expulsión de las crías. Con respecto a los músculos perineales, la mayoría de ellos se activó antes de la expulsión de las crías, dependiendo del músculo, la actividad EMG pudo detectarse como actividad basal antes de la aplicación de OT, persistir durante todo el parto, ser breve mientras se expulsa la cría A continuación se describe brevemente la secuencia de la actividad EMG a lo largo del parto.

El registro de los músculos se inició antes de aplicar la OT. Este EMG indicó la actividad basal del músculo. Músculos como el iliococcígeo, el constrictor vestibular y el obturador interno indicaron su actividad basal a través del sonido pero no fue detectado por el polígrafo. Los músculos que presentaron clara actividad basal fueron el pélvico pubococcígeo y el perineal bulboglandular, aunque su actividad durante el parto fue diferente. La actividad EMG de ambos músculos persistió durante la aplicación de OT y alrededor de 8 min posterior a la misma, después la actividad del músculo pélvico pubococcígeo empezó a disminuir de amplitud, cuando se inició el movimiento de la vulva y desapareció cuando aparecieron las contracciones abdominales, 30 s antes de que la primera cría fuera expulsada (Fig. 34A, B). Independientemente de que el nacimiento de las crías fuera rápido ($>$ de 5 s, tres) o con retención vaginal (dos, alrededor de 20 s), el músculo no presentó actividad EMG durante la expulsión de las crías, (Fig. 34C, D) ni después del parto. No hubo postdescargas.

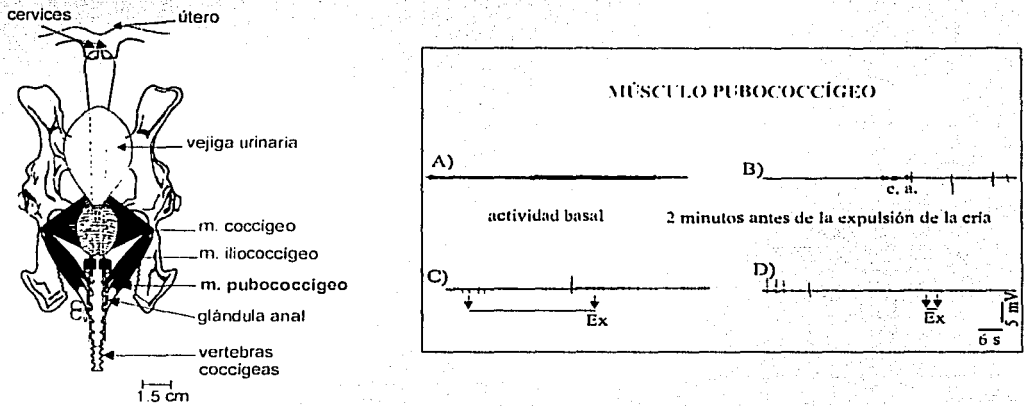


Figura 34. Actividad EMG refleja del músculo pubococcígeo durante el parto inducido con oxitocina en una coneja gestante a término. A la izquierda se muestra el tracto genital el músculo registrado. A la derecha los EMGs registrados: A) Actividad basal antes de la aplicación de OT, B) después de la OT, 2 min antes de la expulsión de la 1ª cría, C) durante la expulsión de la 1ª cría, D) durante una expulsión rápida -las crías permanecieron en la entrada vaginal menos de 5 segundos. Las líneas debajo de los EMGs representan el tiempo que las crías fueron retenidas en la entrada vaginal - la primera flecha indica cuando la cría arribó a la vagina perineal y la segunda cuando terminó de ser expulsada (Ex) : c.a. = contracción abdominal. Note que aún cuando el músculo presenta clara actividad EMG basal, ésta desaparece durante la expulsión de las crías.

En contraste al pubococcígeo, el músculo perineal bulboglandular respondió durante las expulsiones de las crías. La actividad EMG se incrementó de amplitud alrededor de 9 min después de la aplicación de OT, dos min antes de la expulsión de la primera cría (Fig. 35A, B). Se observó actividad EMG de mayor amplitud durante los nacimientos con retención vaginal (alrededor de 10 s, Fig. 35 C). Después de que la segunda cría fue expulsada la actividad cesó y se observó respuesta de corta duración y baja amplitud mientras las crías estaban siendo expulsadas rápidamente ($>$ de 5 s) (Fig. 35 D). Cuando la retención vaginal duró más de 15 seg la respuesta muscular inició cuando la cría entró a la vagina perineal, se mantuvo alrededor de 15 s, desapareció y reapareció (con menor amplitud) cuando la cría estaba siendo expulsada. No hubo postdescargas.

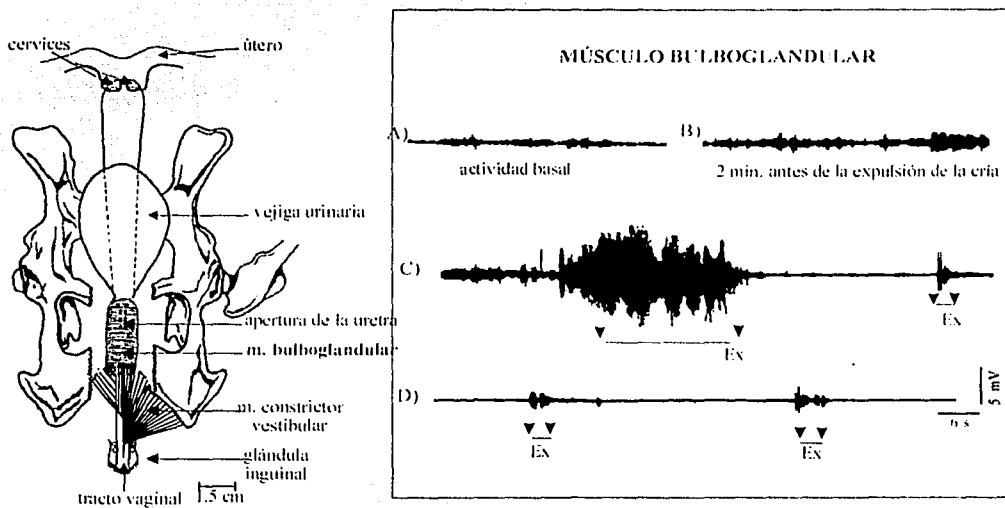


Figura 35. Actividad EMG refleja del músculo bulboglandular durante el parto inducido con oxitocina en una coneja gestante a término. A la izquierda se muestra el tracto genital y la ubicación del músculo registrado. A la derecha los EMGs registrados: A) Actividad basal antes de la aplicación de OT, B) después de la OT, 2 min antes de la expulsión de la 1ª cría, C) durante la expulsión de la 1ª y la 2ª cría, D) durante dos expulsiones rápidas – las crías fueron retenidas en la entrada vaginal durante menos de 5 segundos. Las líneas debajo de los EMGs representan el tiempo que las crías fueron retenidas en la entrada vaginal – la primera flecha indica cuando la cría arribó a la vagina perineal y la segunda cuando terminó de ser expulsada (Ex). Note que el músculo presenta actividad EMG basal que se incrementa cuando las crías son expulsadas con retención vaginal.

Los músculos perineales constrictor vestibular, isquiocavernoso y constrictor vulvar no presentaron actividad basal y se activaron entre 5 y 8 min después de la aplicación de OT, cuando se observaron fuertes contracciones uterinas pero antes de que hubiese sangrado y movimiento vulvar. El músculo perineal constrictor vestibular presentó actividad EMG de baja amplitud durante el parto (Fig. 36B). Las respuestas de mayor amplitud se presentaron cuando la cría arribó a la vagina perineal (Fig. 36C, D). Si la cría presentaba retención vaginal prolongaba la actividad EMG cesaba y se reanudaba cuando la cría estaba siendo expulsada (Fig. 36 C). La respuesta EMG fue de corta duración cuando la cría fue expulsada sin retención vaginal (> 5s; Fig. 34D). Después del parto no hubo postdescarga.

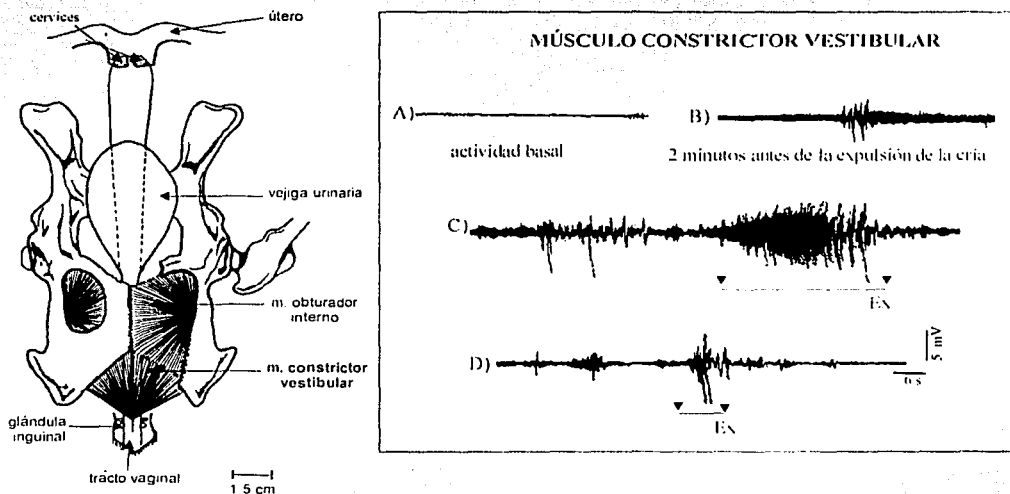


Figura 36. Actividad EMG refleja del músculo constrictor vestibular durante el parto inducido con oxitocina en una coneja gestante a término. A la izquierda se muestra el tracto genital y el músculo registrado. A la derecha los EMGs registrados: A) Actividad basal antes de la aplicación de OT, B) Después de la OT, 2 min antes de la expulsión de la 1ª cría, C) durante la expulsión de la 1ª cría, D) durante una expulsión rápida –las crías fueron retenidas en la entrada vaginal durante menos de 5 segundos. Las líneas debajo de los EMGs representan el tiempo que las crías fueron retenidas en la entrada vaginal – la primera flecha indica cuando la cría arribó a la vagina perineal y la segunda cuando terminó de ser expulsada (Ex). Note que el músculo se activa antes de que la cría sea expulsada y que cuando la cría es retenida en la entrada vaginal la amplitud de la respuesta se incrementa.

La actividad EMG del músculo perineal isquiocavernoso que se inició posterior a la inyección de OT fue de baja amplitud y persistió durante el parto (Fig. 37). Cuando se iniciaron las contracciones abdominales la amplitud se incrementó observándose trenes de actividad EMG de corta duración (Fig. 37B). Cuando la primera cría arribó a la vagina perineal y quedó retenida durante más de 50 s la actividad EMG se incrementó durante 20 s (Fig. 37C). Cuando las crías fueron expulsadas sin retención vaginal la actividad EMG fue de corta duración (< a 5 s; Fig. 37D). Durante la expulsión de dos fetos inmaduros no se observó respuesta EMG. En resumen este músculo presenta actividad tónica durante todo el parto y actividad fásica de mayor amplitud durante la expulsión de las crías.

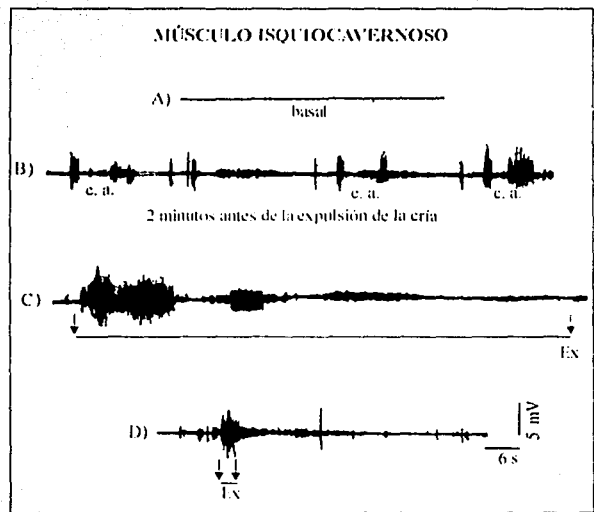
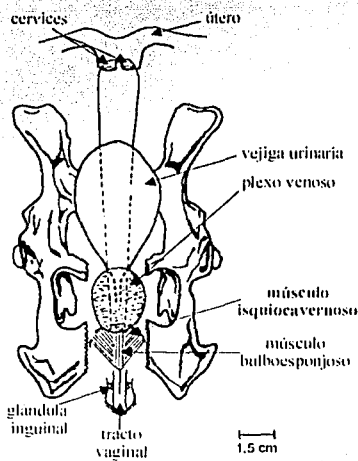


Figura 37. Actividad EMG refleja del músculo isquiocavernoso durante el parto inducido con oxitocina en una coneja gestante a término. A la izquierda se muestra el tracto genital y la localización del músculo registrado. A la derecha los EMGs: A) Actividad basal antes de la aplicación de OT, B) después de la OT, 2 min antes de la expulsión de la 1ª cría, C) durante la expulsión de la 1ª cría, D) durante una expulsión rápida –las crías fueron retenidas en la entrada vaginal durante menos de 5 segundos. Las líneas debajo de los EMGs representan el tiempo que las crías fueron retenidas en la entrada vaginal – la primera flecha indica cuando la cría arribó a la vagina perineal y la segunda cuando terminó de ser expulsada (Ex), c.a. = contracción abdominal. Note que el músculo presenta actividad EMG durante el parto cuya amplitud se incrementa durante la expulsión de las crías.

El músculo perineal constrictor vulvar se activó cuando se iniciaron las contracciones abdominales, observándose un tren de respuestas EMG de corta duración (Fig. 38 B). La respuesta EMG tuvo mayor duración cuando la cría arribó a la entrada vaginal y quedó retenida (entre 15 y 80 s, Fig. 38C), o después de la expulsión de cada cría. El músculo se caracteriza por presentar actividad Emg de gran amplitud previo a la expulsión de las crías, durante la contracción abdominal y por presentar postdescarga de 6 a 26 s de duración (Fig. 38C, D). Durante las expulsiones rápidas no hubo respuesta EMG.

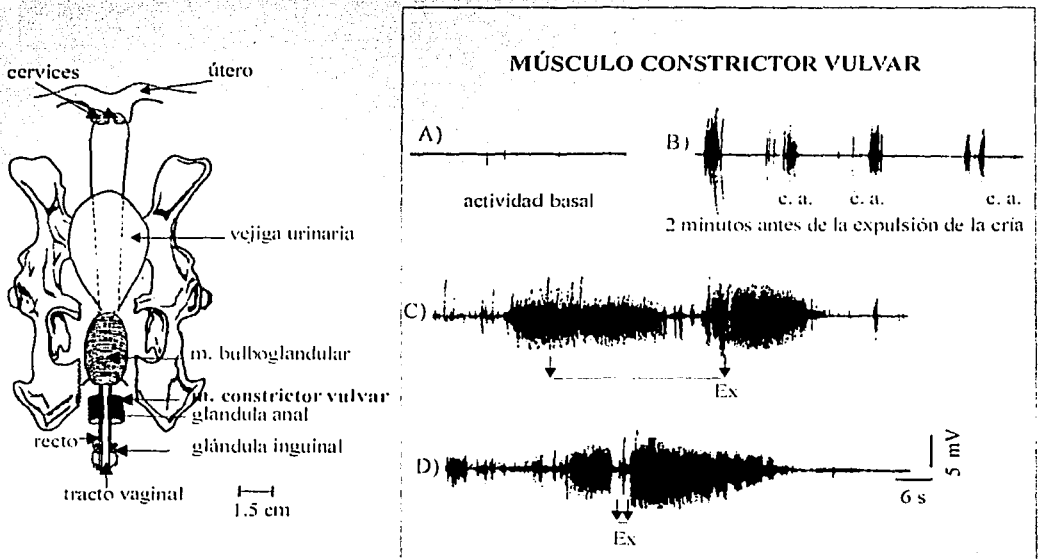


Figura 38. Actividad EMG refleja del músculo constrictor vulvar durante el parto inducido con oxitocina en una coneja gestante a término. A la izquierda se muestra el tracto genital y el músculo registrado. A la derecha los EMGs: A) Actividad basal antes de la aplicación de OT. B) después de la OT, 2 min antes de la expulsión de 1ª cría, C) durante la expulsión de la 1ª cría, D) durante una expulsión rápida –las crías fueron retenidas en la entrada vaginal durante menos de 5 segundos. Las líneas debajo de los EMGs representan el tiempo que las crías fueron retenidas en la entrada vaginal – la primera flecha indica cuando la cría arribó a la vagina perineal y la segunda cuando terminó de ser expulsada (Ex). c. a. = contracción abdominal. Note la sistemática actividad EMG durante la contracción abdominal y el incremento de la duración de la respuesta durante la retención de la cría y la postdescarga.

De manera similar a los músculos perineales descritos, el pélvico iliococcígeo se activó antes de la expulsión de la primera cría. La actividad EMG inició con la contracción de la vulva o el sangrado. Durante las contracciones abdominales se presentaron trenes de actividad EMG cuya amplitud se incrementó entre 20 y 30 s antes de la expulsión de la primera cría (Fig. 39B). Si la cría era retenida en la entrada vaginal (112 s, Fig. 39C) se presentaban trenes de actividad EMG. Si la cría era expulsada rápidamente se presentaba actividad EMG de corta duración. Inmediatamente después de la expulsión de cada cría se observó una postdescarga con duración de 20 a 150 s. La expulsión de dos placentas sin cría también se acompañaron de actividad EMG.

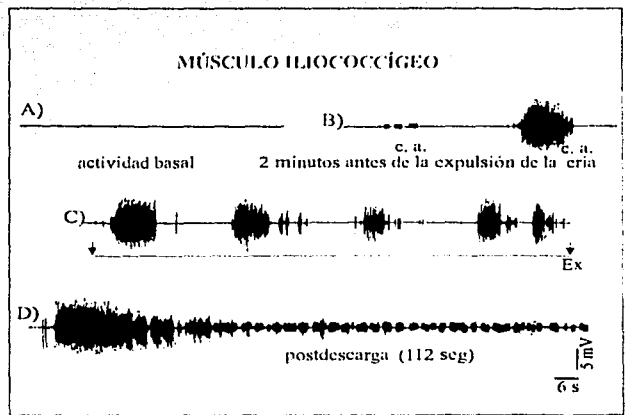
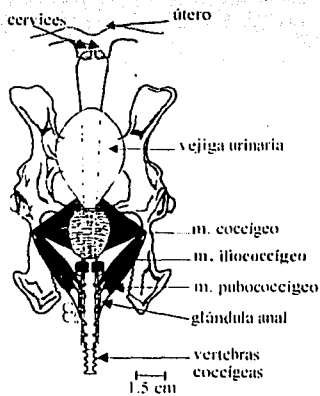


Figura 39. Actividad EMG refleja del músculo iliococcígeo durante el parto inducido con oxitocina en una coneja gestante a término. A la izquierda se muestra el tracto genital y el músculo registrado. A la derecha los EMGs: A) Actividad basal antes de la aplicación de OT, B) después de la OT, 2 min antes de la expulsión de la 1ª cría, C) durante la expulsión de la 1ª cría, D) durante una expulsión rápida –las crías fueron retenidas en la entrada vaginal durante menos de 5 segundos. Las líneas debajo de los EMGs representan el tiempo que las crías fueron retenidas en la entrada vaginal – la primera flecha indica cuando la cría arribó a la vagina perineal y la segunda cuando terminó de ser expulsada (Ex.), c. a. = contracción abdominal. Note que el músculo responde en trenes de actividad EMG y que presenta postdescarga de larga duración después de la expulsión de cada cría.

El músculo pélvico obturador interno también respondió con trenes de actividad EMG durante las contracciones abdominales (Fig. 40B), sin embargo, en contraste al pélvico iliococcígeo y similar al pélvico pubococcígeo la respuesta cesó alrededor de 15 s antes de que se expulsara la primera cría y ya no se observó durante el parto. Así entonces, durante la expulsión de las crías -con retención o sin retención vaginal- no hubo respuesta EMG alguna, sin embargo, entre 2 y 4 min después de la expulsión de la última cría se inició una postdescarga de larga duración (entre 250 y 400 s, Fig. 40C,D).

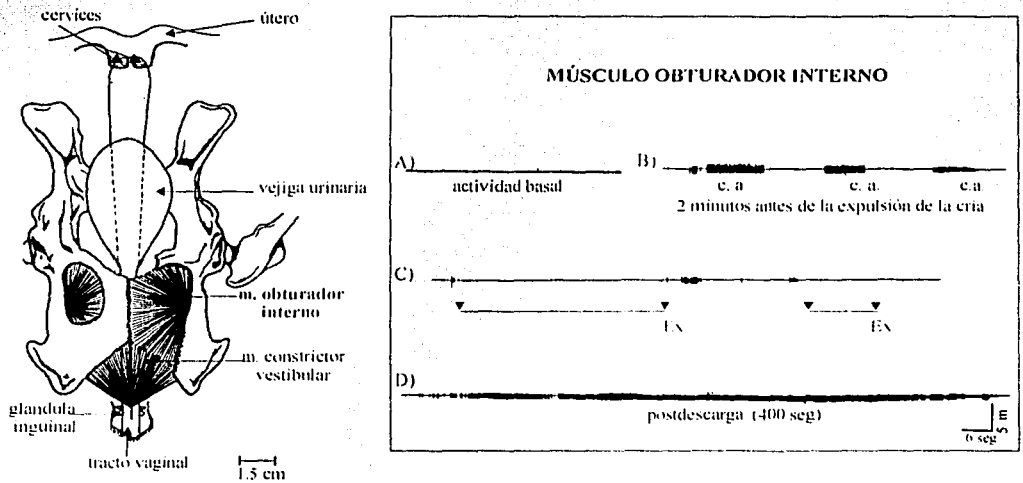


Figura 40. Actividad EMG refleja del músculo obturador interno durante el parto inducido con oxitocina en una coneja gestante a término. A la izquierda se muestra el tracto genital y el músculo registrado. A la derecha los EMGs: A) Actividad basal antes de la aplicación de OT, B) después de la OT, 2 min antes de la expulsión de la cría, C) durante la expulsión de la 1ª cría, D) durante una expulsión rápida -las crías fueron retenidas en la entrada vaginal durante menos de 5 segundos. Las líneas debajo de los EMGs representan el tiempo que las crías fueron retenidas en la entrada vaginal - la primera flecha indica cuando la cría arribó a la vagina perineal y la segunda cuando terminó de ser expulsada (Ex), c. a. contracción abdominal. Note que no hay actividad EMG durante la expulsión de las crías y que la postdescarga que se presenta después del parto es de larga duración.

El único músculo que sólo respondió cuando la cría se encontraba en la estrada vaginal fue el perineal bulboesponjoso. Así, cuando la cría arribó a la entrada vaginal y quedó retenida

(alrededor de 80 s, Fig. 35 C) hubo actividad EMG durante los primeros 15 s, entonces cesó y reapareció con menor duración cuando estaba siendo expulsada (Fig. 41C). Los nacimientos rápidos se acompañaron de actividad EMG de corta duración (1 a 3 s, Fig. 41D). No se observó postdescarga después de la expulsión de las crías o del parto (Fig. 41).

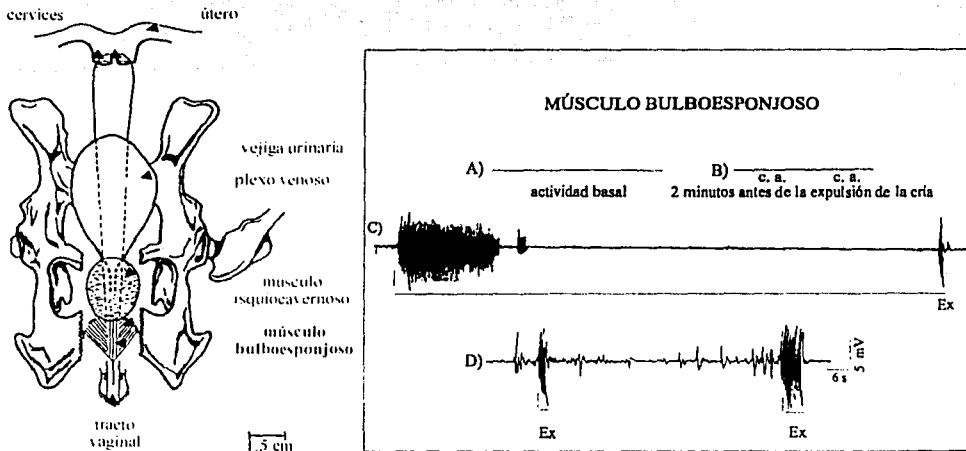


Figura 41. Actividad EMG refleja del músculo bulboesponjoso durante el parto inducido con oxitocina en una coneja gestante a término. A la izquierda se muestra el tracto genital y la ubicación del músculo registrado. A la derecha los EMGs: A) Actividad basal antes de la aplicación de OT, B) después de la OT, 2 min antes de la expulsión de la 1ª cría, C) durante la expulsión de la 1ª cría, D) durante una expulsión rápida – las crías fueron retenidas en la entrada vaginal durante menos de 5 segundos. Las líneas debajo de los EMGs representan el tiempo que las crías fueron retenidas en la entrada vaginal – la primera flecha indica cuando la cría arribó a la vagina perineal y la segunda cuando terminó de ser expulsada (Ex), c. a. = contracción abdominal. Note que el músculo sólo se activó cuando la cría estaba siendo expulsada.

Con respecto al grupo de las hembras no gestantes, la aplicación de la OT no indujo respuesta EMG en ningún músculo pélvico o perineal. La actividad EMG de estos músculos en respuesta a la distensión de las regiones del tracto vaginal, fue similar a la que se ha descrito para cada músculo en el experimento 6.

Discusión

En la coneja gestante a término y anestesiada la eficacia de la OT para inducir el parto parece depender del anestésico que se usa. Así, probablemente el pentobarbital sódico permitió la expulsión de las crías en la mayoría de las hembras al no inhibir totalmente la actividad de la musculatura uterina y de la musculatura estriada ya que la contracción abdominal previa a la expulsión de cada cría fue clara y fuerte. Esto es congruente con estudios en los que el parto fue inducido en el 80% de hembras despiertas y de hembras anestesiadas con pentobarbital sódico en las que se observó similar duración de parto (entre 7 y 20 min, Cross, 1958). El alargamiento del parto y del intervalo entre los nacimientos en animales anestesiados con uretano puede ser por el efecto de éste sobre la actividad uterina ya que si las crías no son desplazadas hasta la cavidad pélvica no se desencadena el reflejo de expulsión del feto, indispensable para la expulsión de la cría. Al respecto, se ha mostrado que el uretano, a una concentración de anestésico puede afectar múltiples sistemas de neurotransmisores (Hara y Harris, 2002). Las retenciones vaginales de larga duración (más de un minuto) podrían ser consecuencia de la inactividad de la cría por el anestésico que se transmite a través de la placenta y probablemente también a la posición de la hembra ya que en los partos de de las hembras despiertas no se presenta (Hudson et al., 1999).

La actividad EMG refleja de la musculatura estriada pélvica y perineal observada durante el parto inducido es inducida por la estimulación mecánica de las regiones del tracto reproductivo conforme las crías pasan por el canal de nacimiento para su expulsión. Si bien no fue posible saber con certeza que región del tracto reproductivo induce la actividad de cada músculo, se logró un acercamiento al relacionar el inicio o fin de la actividad EMG y la distensión de las regiones vaginales específicas de la hembra no gestante postparto. Así, al parecer la distensión del cérvix inhibe la actividad de la mayoría de los músculos pélvicos y la distensión de la vagina pélvica inicia la contracción de los músculos estriados perineales (movimiento vulvar) y abdominales y la distensión de la vagina protruida activa o incrementa la amplitud de la actividad EMG de los músculos que la rodean. El hecho de que la expulsión de una placenta no induce actividad EMG en el músculo perineal bulboesponjoso pero si en el músculo iliooccígeo sugiere que el umbral de respuesta de los músculos a la distensión de la vagina varía, siendo necesario mayor distensión vaginal para activar al bulboesponjoso.

Estos datos indican que los músculos estriados de las regiones pélvica y perineal no se comportan como una masa unitaria como se había propuesto (Porter, 1962; Wendell-Smith y

Wilson, 1977; Dickinson, 1978), sino que existe una fina regulación que permite una activación refleja diferencial y secuencial importante para la expulsión de las crías.

La respuesta EMG tónica que aparece en algunos músculos perineales después de la aplicación de OT, que se mantiene durante todo el parto y que no se observa en las hembras no gestantes inyectadas con OT sugiere que tal actividad EMG es inducida y mantenida por la estimulación mecánica del canal de nacimiento y no por la acción de esta hormona sobre la actividad de la musculatura estriada. Aunque también existe la posibilidad de que sea consecuencia de la acción de esta hormona sobre las motoneuronas, ya que se sabe que se libera en la médula espinal en respuesta a la estimulación vaginocervical (Sansone y Komisaruk, 2001). Las hormonas esteroides también podrían ejercer efecto facilitador de la actividad EMG, actuando directamente en la musculatura estriada, hecho que aunque es controversial, se apoya en que en mujer músculos estriados perineales presentan receptores a esteroides (Smith et al, 1990). Esta regulación hormonal podría explicar la diferencia en algunas respuestas EMG de los músculos a la estimulación mecánica de las regiones del tracto vaginal y del cérvix (Tabla 2). Los registros también sugieren que los músculos perineales se componen de fibras rápidas y lentas, las primeras altamente resistentes a la fatiga y que se mantienen activas tónicamente durante todo el parto. Las segundas, que ejercen mayor fuerza se activan solamente durante la expulsión de las crías.

Finalmente, es importante considerar que la postura de la coneja durante el parto es inusual y que es probable que la actividad de músculos pélvicos como el obturador interno y el pubococcígeo, que permanecieron apagados durante todo el parto, sea diferente en el parto de la hembra despierta ya que estos músculos se activan durante la estimulación perigenital - la hembra despierta lame su región perigenital durante el parto- y su contracción regula el movimiento de la cola y de la pierna. Así entonces, sería importante conocer si los músculos permanecen "apagados" por una fuerte inhibición cervical o si se "apagan" y se "encienden" a lo largo del parto. Si esto último sucediera, empujaría a la cría una vez que ésta se encuentra en la cavidad pélvica, ayudando a su expulsión. Así, para una mayor información de la participación de los músculos estriados pélvicos y perineales durante el parto, son necesarios estudios que involucren el registro de la actividad EMG de tales músculos en el parto de animales despiertos y/o el análisis conductual de animales denervados de músculos específicos.

Tabla 2 Resumen de la respuesta EMG a la estimulación del tracto vaginal

Músculos	Vagina Perineal	Vagina Pélvica	Vagina Abdominal	Cérvix	Postdescarga	Estímulo
Isquiocavernoso	+	-	-	-	+	E
	+	-	-	-	+	G
	+	+	+	+	+	P
Bulboesponjoso	+	-	-	-	+	E
	+	-	-	-	+	G
	+	-	-	-	-	P
Constrictor Vestibular	-	+	+	+	-	E
	+	+	+	-	+	G
	+	+	+	+	+	P
Constrictor Vulvar	+	+	+	-	+	E
	+	+	+	-	+	G
	+	+	-	-	+	P
Bulboglándular	+	+	+	-	+	E
	+	-	+	-	-	G
	+	+	+	+	-	P
Obturador Interno	+	+	-	-	+	E
	-	-	-	-	+	G
	-	-	-	-	+	P
Pubococcígeo	+	-	-	-	-	E
	+	+	-	-	-	G
	-	-	-	-	-	P
Iliococcígeo	+	+	-	-	+	E
	+	+	-	-	+	G
	+	+	-	-	+	P

+ = actividad EMG, -- = no actividad, E = émbolo, G = globo, P = parto, * después del parto

ETAPA 3: PARTICIPACIÓN DE LA MUSCULATURA PERINEAL EN EL PARTO DE LA CONEJA

Experimento 8. Análisis conductual del parto en conejas intactas y denervadas de músculos perineales.

Animales. Se usaron 26 conejas gestantes distribuidas en los siguientes cuatro grupos: intactas (In, 6 primíparas y 6 múltiparas), testigo (Te, 6 primíparas) y neurectomizadas de los músculos perineales bulboesponjoso e isquiocavernoso (Nx, 8 primíparas). Las hembras fueron alojadas en un bioterio con un ciclo de 16 h de luz y 8 h de oscuridad, agua y alimento *ad libitum*.

Método. Las hembras fueron apareadas entre las 16:00 y 18:00 h. El día de apareamiento fue considerado como día 0 de gestación. En el día 20 de gestación las hembras Te y Nx fueron sometidas a cirugía previa aplicación im del anéستico pentobarbital sódico (30 mg/k). Se realizó una incisión longitudinal en la piel de la vagina perineal y se localizaron los nervios de los músculos bulboesponjoso e isquiocavernoso. Por su ubicación, para localizar a los nervios no se necesitó remover el hueso pélvico. En las hembras Nx los nervios fueron seccionados bilateralmente (5 mm). En las hembras Te los nervios fueron localizados pero no seccionados. En ambos grupos la piel fue suturada y se le aplicó cicatrizante (Matacresa en aerosol, Pfizer, SA). Después de 3 h de recuperación las hembras fueron regresadas a su jaula.

En el día 30 de gestación las hembras fueron transferidas a una jaula de observación colocada en un cuarto separado. Esta consistió de una jaula de alambre con el piso removido y colocado sobre un estante de madera con base de vidrio transparente. El estante tenía un espejo, montado abajo del vidrio en un ángulo de 45°, de manera que se podía observar el vientre de la hembra (Fig. 42). La jaula contenía agua y comida así como un compartimento de vidrio (30 x 40 x 15 cm) para el nido. Se colocó una cámara de video frente al espejo y la conducta de la hembra fue monitoreada desde el laboratorio.

Durante la fase de oscuridad las hembras fueron observadas bajo luz roja y si iniciaba el parto se encendía la luz blanca. El piso de la jaula fue continuamente limpiado de la orina y de las heces fecales. Para tener una buena visibilidad fue removido el pelo que la hembra se arrancó para construir su nido. Después del parto, cuando la hembra se alejó de su camada por más de diez minutos fue regresada a su jaula junto con sus crías. Estas fueron colocadas en una caja de madera y cubiertas con el pelo que la coneja se arrancó antes del parto.

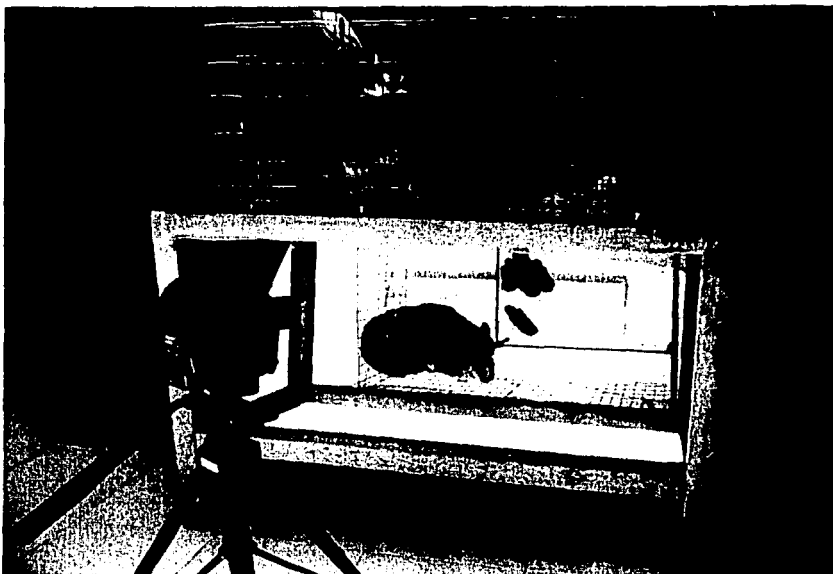


Figura 42. Jaula de observación del parto en la coneja. La jaula se encuentra sobre un estante de madera con base de vidrio que sirve de piso al animal. Abajo se encuentra un espejo a 45° que permite una clara visión de la región ventral de la hembra. La caja de vidrio transparente dentro de la jaula es el nido y ahí nacieron las crías. El parto fue grabado mediante un circuito cerrado de televisión.

Se analizaron las grabaciones del parto y se cuantificaron los siguientes parámetros. 1) Características temporales; *duración de la gestación*, definida como el tiempo (h) transcurrido desde la hora del apareamiento hasta la aparición de sangre u otro fluido vaginal, *latencia al nacimiento de la primera cría*, definida como el tiempo (min) desde la aparición del fluido vaginal hasta la aparición de la primera cría en la entrada vaginal, *duración del parto*, definido como el tiempo (min) desde la expulsión de la primera cría hasta la expulsión de la última placenta e *intervalo entre nacimientos*, definido como el tiempo promedio (s) transcurrido entre la expulsión de una cría a otra. 2) Características de los nacimientos; *número de crías vivas y crías muertas*, *número de nacimientos con retención vaginal*, definido como el número de crías que permanecieron por más de 5 s en la vagina perineal, *duración de la retención vaginal*, definida como el tiempo en minutos desde que la cría es visible en la entrada vaginal hasta que es

completamente expulsada y *número de nacimientos con placenta*, definido como el número de crías que son expulsadas simultáneamente con su placenta.

Análisis estadístico. Los parámetros registrados en las hembras primíparas, multíparas, testigo y neurectomizadas fueron comparadas con un ANOVA para datos no paramétricos (Kruskal Wallis), como prueba *post hoc* la comparación múltiple de Dunnet. Cuando se compararon dos grupos se usó la U de Mann-Whitney o la t de student. Las pruebas estadísticas fueron de dos colas y como nivel de significancia se consideró el valor alfa de 0.05. Las correlaciones se realizaron con el coeficiente de correlación de rangos de Spearman. Se usó el programa de cómputo GB-STAT versión 6.0.

Resultados. En general la visibilidad del parto fue buena y se pudo observar claramente el nacimiento de cada una de las crías, incluyendo su posición y el tiempo de retención vaginal (Fig. 43).



Fig. 43. Registro del parto de la coneja. En la pantalla de la televisión se muestra a una coneja expulsando una cría. La vista de la región ventral a través del espejo permitió observar con claridad las características de los nacimientos de las crías. En esta imagen la cría está naciendo en posición caudal (salieron primero las extremidades posteriores) y con retención vaginal ya que la cabeza quedó atorada en la entrada vagina durante 30 s.

Los nacimientos se presentaron con poco sangrado (entre 5 y 10 ml) y las condiciones de observación no afectaron la conducta de las hembras, ya que no difirió de reportes previos (Cross, 1958; Carter et al., 1971), así, tanto las hembras controles como las neurectomizadas ejecutaron conductas maternas relacionadas con la construcción del nido como el rascado y arrancado de pelo y durante la lactancia todas las conejas amamantaron a sus crías.

Características temporales. En las hembras In, Te y Nx la duración de la gestación fue de alrededor de 31 días (Tabla 3). El 72 % de los partos iniciaron a diferentes horas de la fase de luz. El 28 % restante en la fase de oscuridad no fueron distócicos. Aunque fue difícil identificar el inicio de la primera fase del parto, indicado por la aparición de sangre o fluido vaginal, en los cuatro casos observados (uno en cada grupo) la latencia a la primera cría fue muy corta, de 2.5 a 5 min.

Tabla 3. Características temporales del parto de la coneja

Condición	Duración de la gestación (día)	Latencia a la primera cría (min)	Duración del parto (min)	Intervalo entre nacimientos (s)
Primípara n = 6	31.75 ± 0.42	(~5.0)	10.1 ± 2.3	79 ± 18
Múltipara n = 6	31.52 ± 0.31	(~5.0)	8.6 ± 0.17	62 ± 11
Testigo n = 6	31.5 ± 0.25	(~3.5)	8.0 ± 1.8	53 ± 11
Neurectomizadas BSM-ISM n = 8	31.8 ± 0.32	(~2.5)	10.8 ± 1.2	90 ± 15

Los valores son medias ± E. E. M

En todas las hembras la duración del parto también fue breve siendo en las primíparas el promedio de 10.1 min, 8.6 min en las múltiparas, 8.0 min en las Te y 10.8 en las hembras neurectomizadas. Al realizar un ANOVA no hubo diferencia estadísticamente significativa ($P = 0.57$, Tabla 3). Para valorar si había un efecto de la experiencia se compararon los grupos de primíparas vs múltiparas, tampoco se encontró diferencia significativa ($U = 24$, $p = 0.39$). El rango de variación en la duración del parto entre hembras del mismo grupo fue considerable, en las In primíparas hubo partos desde 3 hasta 22 min y en las In múltiparas desde 4 hasta 16 min. Pensando en que este amplio rango en la duración del parto podía deberse a un diferente número de crías por camada se realizó un análisis de correlación (Fig. 44).

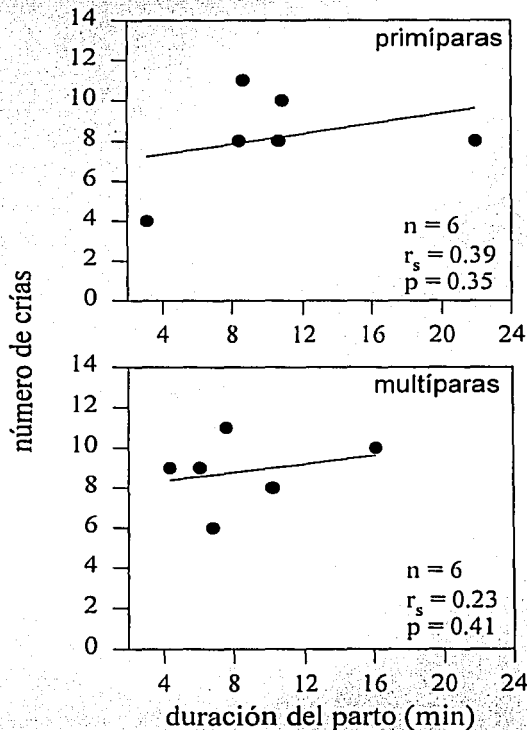


Figura 44. Correlación entre la duración del parto y el número de crías por camada de la coneja. Se muestran conejas intactas; primíparas y múltiparas. Note que la correlación de Spearman muestra que no existe correlación entre las dos variables en ninguno de los dos grupos; primíparas $r_s = 0.3$, múltipara $r_s = 0.23$.

No hubo tal correlación entre la duración del parto y el número de crías por camada en ningún grupo: primíparas $r_s = 0.39$, $p = 0.35$, $n = 6$; múltiparas, $r_s = 0.23$, $p = 0.41$, $n = 6$; testigo, $r_s = 0.61$, $p = 0.17$, $n = 6$; neurectomizadas, $r_s = 0.28$, $p = 0.43$, $n = 8$ (Figs. 44, 45).

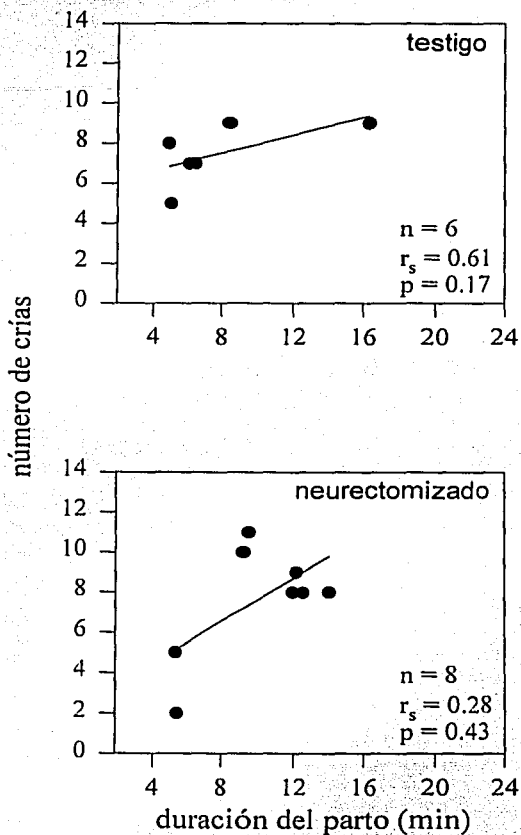


Figura 45. Correlación entre la duración del parto y el número de crías por camada de la coneja. A las hembras de ambos grupos se les realizó una cirugía en el día 20 de gestación para localizar los nervios de los músculos bulboesponjoso e isquiocavernoso, sólo a las hembras del grupo neuroctomizado se les seccionó bilateralmente 5 mm de los nervios. Note que de acuerdo a la correlación de Spearman en ningún grupo hubo correlación entre las dos variables; testigo $r_s = 0.61$; neurectomizada $r_s = 0.28$.

En las hembras In y Te hubo una correlación negativa entre la duración del parto y el número de crías muertas, los partos largos se correlacionan con mayor número de crías muertas ($r_s = 0.72$, $p = 0.02$, $n = 18$). En las hembras Nx no se obtuvo tal correlación ($r_s = 0.56$, $p = 0.15$, $n = 8$), a pesar de que en este grupo el porcentaje de nacimientos con retención vaginal y crías muertas fue mayor, 53 y 15% respectivamente, que en las In (véase Fig. 46).

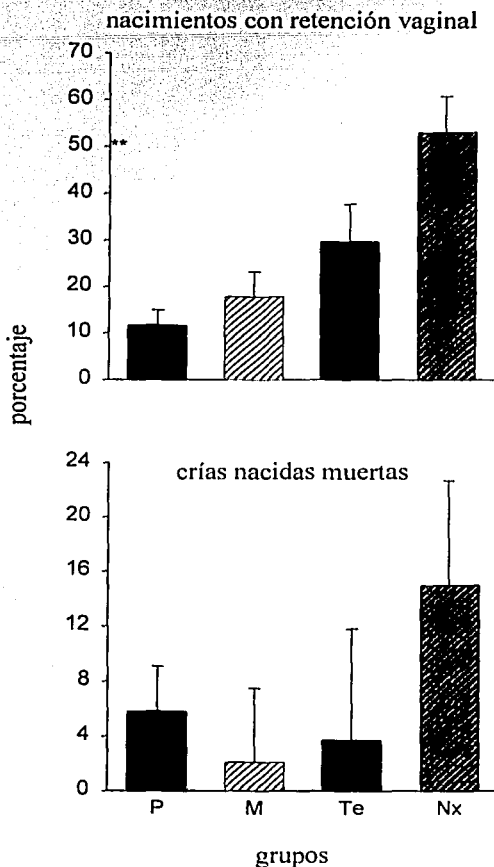


Figura 46. Porcentaje de nacimientos con retención vaginal y de crías muertas en el parto de la coneja. Las hembras neurectomizadas bilateralmente de los músculos bulboespongioso e isquiocavernoso (Nx) presentan mayor porcentaje de retención vaginal y de crías muertas que las hembras intactas primíparas (P), intactas multiparas (M) o testigo (Te). Note que la frecuencia de nacimientos con retención vaginal también es mayor en el grupo Nx (** $p = 0.006$).

El intervalo entre los nacimientos en las hembras In y Te fue entre 50 y 80 s, mientras que en las hembras Nx este parámetro fue de 90 s en promedio. El ANOVA mostró que entre los grupos tampoco hay diferencia significativa en tal parámetro ($p = 0.14$, tabla 3).

Características de los nacimientos. La hembra a menudo guardó la misma postura entre los nacimientos: cabeza baja entre las patas delanteras, lamido vigoroso de su región genital o a las crías mientras que la siguiente cría estaba siendo expelida. Los resultados de los parámetros analizados se resumen en la tabla 4.

Tabla 4. Características de los nacimientos de la coneja

Condición	No. total de nacimientos y (%) de crías vivas	Posición de la cría al nacimiento (%)	No. y (%) de nacimientos con retención vaginal	Frecuencia de nacimientos con retención vaginal	Duración de la retención vaginal por cría (s)
Primípara N = 6	49 (93)	Cr = 57 Ca = 43	9 (18)	1 ± 0.15	15.3 ± 4.4
Múltipara n = 6	53 (98)	Cr = 42 Ca = 58	13 (24)	1.5 ± 0.5	14 ± 1.8
Testigo n = 6	45 (96)	Cr = 47 Ca = 53	17 (38)	2 ± 0.8	22.4 ± 4.0
Neurectomizadas n = 8	61 (84)	Cr = 56 Ca = 44	40 (66)	4 ** ± 0.7	24 ± 3.6

Los valores son medias ± E. E. M., Cr = craneal, Ca = caudal,

** $p < 0.01$, en todos los grupos se eliminó a la primera cría expulsada (ver Figs 47,48).

En las hembras In ni antes del parto ni durante los nacimientos se observaron a simple vista contracciones uterinas o abdominales claras, aunque si se observaron tirones de los flancos o del vientre, lo que podría sugerir una mayor actividad tanto de la musculatura lisa como la estriada abdominal. En contraste, en las hembras Nx hubo claras contracciones abdominales y conducta de "pujo" durante los nacimientos con retención vaginal.

Se observó que en el 60 % de los partos de las hembras In primíparas la primera cría nació con retención vaginal. En las múltiparas y en las Te la retención vaginal de la primera cría se redujo a tan sólo el 50 % de los partos. Mientras que en las Nx se incrementó al 100 por ciento. El porcentaje total de nacimientos con retención vaginal fue de 18, 24, 38 y 66 % para las hembras primíparas, múltiparas, testigo y neurectomizadas, respectivamente (Tabla 4). Independientemente de que la cría naciera con o sin retención vaginal, fueron muy activas, incluso si parte del cuerpo de la cría estaba atorada en la vagina, el movimiento brusco (sacudida) de la misma cría ayudaba a su completa expulsión del tracto vaginal. Las crías expulsadas se dirigieron al vientre de la madre y succionaron los pezones. Dado que en todos los grupos, un alto porcentaje del nacimiento de la primera cría presentó retención vaginal, para determinar mediante un ANOVA si la frecuencia de retención vaginal difiere entre grupos, la primera cría no fue considerada. Hubo un incremento estadísticamente significativo en el grupo NX ($F= 7.83$, $p= 0.006$; Fig. 46). De hecho, las crías que presentaron retención vaginal durante más de 25 s estuvieron inactivas y no trataron de succionar el pezón. En este mismo grupo los intervalos promedio entre los nacimientos y el número de crías muertas también tuvieron tendencia a incrementarse, aunque no fue estadísticamente significativo ($Kw= 3.4$, $p = 0.3$; Fig. 46). Al graficar la distribución de los nacimientos en cada parto, en las hembras primíparas se observaron intervalos largos entre el nacimiento de la primera o la penúltima al nacimiento de la siguiente. En contraste en las hembras múltiparas no aparecieron latencias largas y los intervalos entre los nacimientos son más homogéneos a lo largo del parto (Fig. 47). En las hembras Te la mayoría de las hembras presentaron distribuciones con las características descritas en las múltiparas y en las Nx los intervalos se incrementaron y fueron irregulares, esto es los intervalos largos no solamente se presentaron al inicio y al final sino que también a la mitad del parto (Fig. 48). Para realizar el análisis estadístico de la distribución de los nacimientos se ajustó la duración de cada parto y el número total de crías al 100 % y se dividieron en rangos de 10 %. A pesar de que entre las hembras primíparas y múltiparas no hubo diferencia significativa en el ANOVA se observaron diferentes perfiles de distribución de los nacimientos. En las primíparas se observó un bajo índice

de nacimientos en 20, 70, 80 y 90 % de la duración del parto, mientras que alrededor del 30 y 60 % nacieron la mitad de las crías de la camada (Fig. 49). En las múltiparas estas diferencias en la distribución de los nacimientos a lo largo del parto no fueron tan pronunciadas, aunque también se observó un pico en el intervalo de 40 % (Fig. 49).

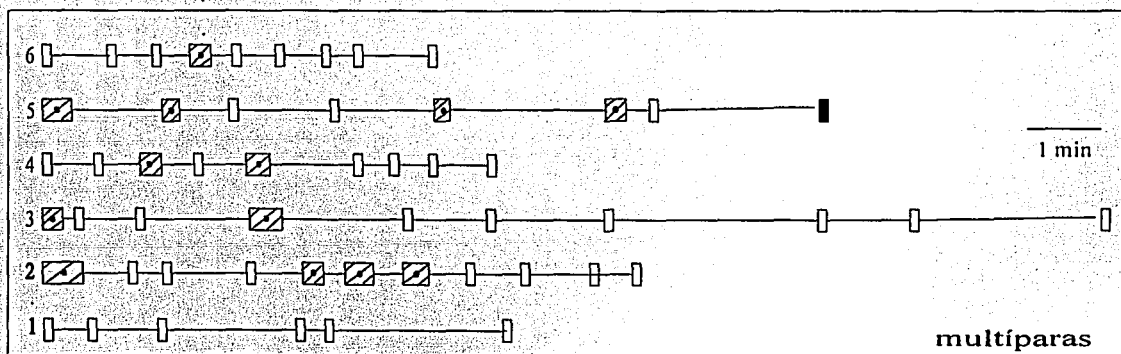
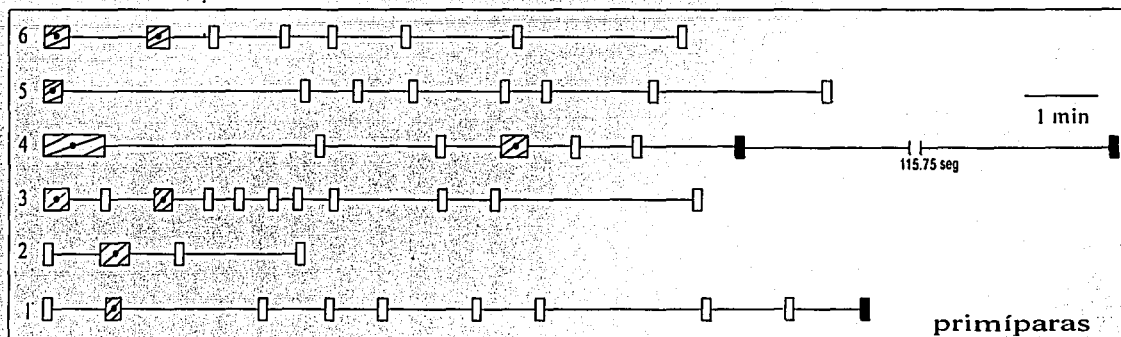


Figura 47. Distribución de nacimientos en el parto de la coneja. Cada línea con sus rectángulos muestran los intervalos de tiempo entre los nacimientos (rectángulos) en un parto completo. Al lado izquierdo se indica el número de la hembra. Cada rectángulo rayado indica retención vaginal de la cría y los rectángulos de color negro indican crías muertas. Note que la hembra 3 primípara tuvo un parto largo con las dos últimas crías muertas.

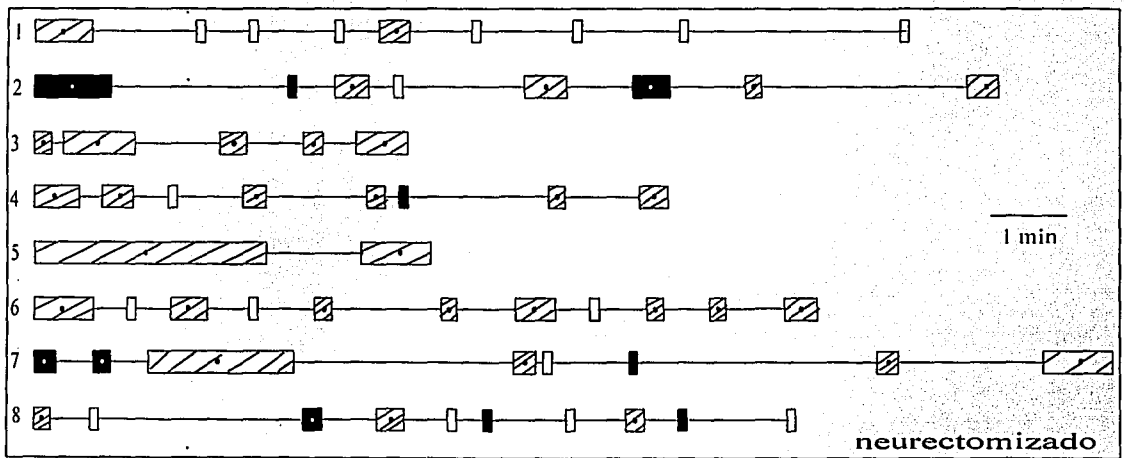
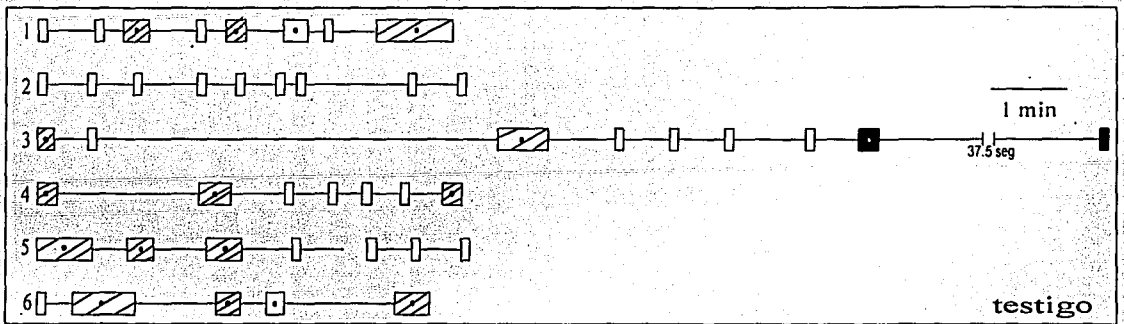


Figura 48. Distribución de nacimientos en el parto de la coneja. Cada línea con sus rectángulos muestran los intervalos de tiempo entre los nacimientos (rectángulos) en un parto completo. Al lado izquierdo se indica el número del individuo. Cada rectángulo rayado indica un nacimiento con retención y cada rectángulo en color negro cría muerta. Note que la hembra 3 testigo tuvo un parto largo con las dos últimas crías muertas. El número y la distribución de las crías muertas aumenta en las hembras neurectomizadas.

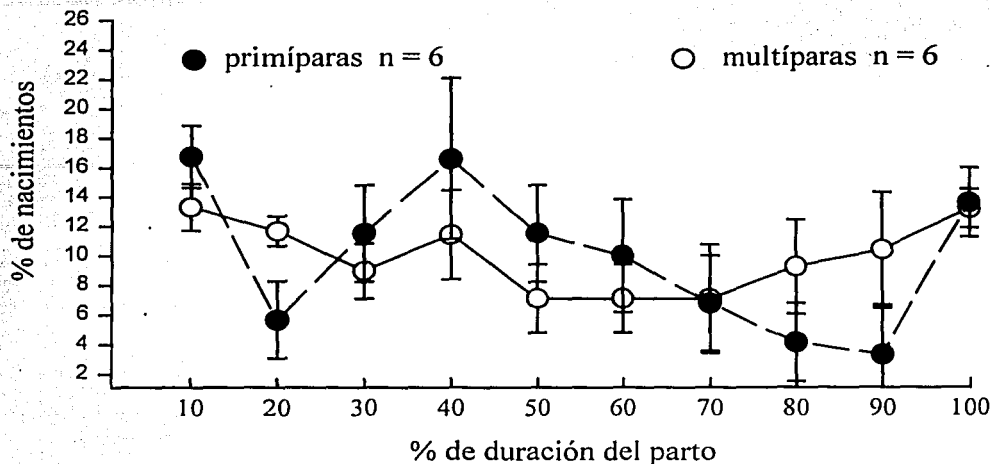


Figura 49. Distribución de nacimientos en el parto de la coneja. Para la comparación entre los grupos (primíparas y múltiparas) la duración total de parto en min y el número de crías de cada parto todos se estandarizaron a 100 por ciento y se dividieron en 10 intervalos. Se graficaron las medias \pm EE de los porcentajes de nacimientos durante cada 10 por ciento de la duración de cada parto.

En las hembras Te se observa un perfil similar a las hembras primíparas, pero el pico se corre al 50 %. En las hembras Nx se observan tres picos, a los 35, 60 y 80 % (Fig. 50). Entonces existen tres periodos con bajos porcentajes de nacimientos, dos muy muy pronunciadas que son similares a los observados en las hembras primíparas y testigo (20 y 90 %) y una a la mitad del parto (Fig. 52).

En todos los grupos hubo un número similar de nacimientos en posición craneal o caudal (Tabla 4).

TESIS CON
FALLA DE ORIGEN

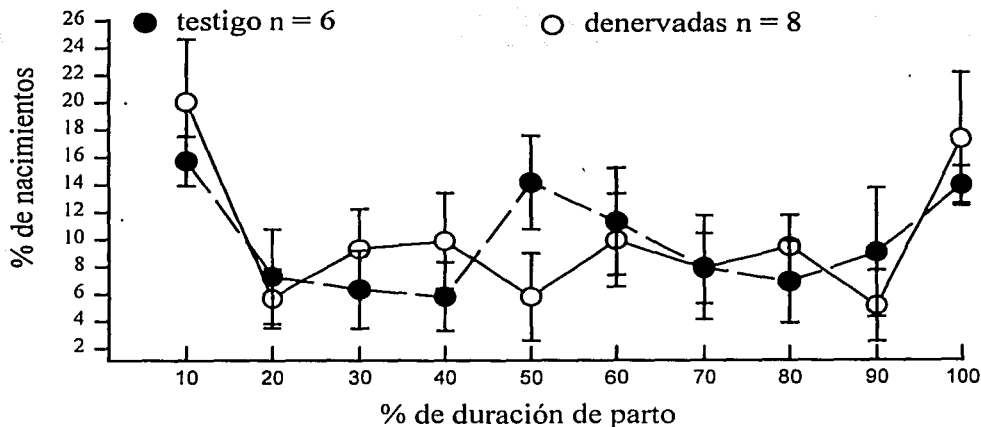


Figura 50. Distribución de nacimientos en el parto de la coneja. Para la comparación entre las testigo y neurectomizadas (denervadas de los músculos bulboesponjoso e isquiocavernoso) la duración total de parto en min y el número de crías de cada parto todos se estandarizaron a 100 por ciento y se dividieron en 10 intervalos. Se muestran las medias \pm EE de los porcentajes de nacimientos durante cada 10 por ciento de cada parto. No hay diferencias significativas (ANOVA).

Discusión

Aún cuando en la sección previa se mostró que durante el parto inducido de la coneja anestesiada los músculos pélvicos y perineales se activan diferencialmente, con esos datos no era posible saber con certeza si la actividad EMG también se presentaba durante el parto de la coneja despierta y si era relevante para la organización temporal del parto. Así entonces, era necesario considerar las limitaciones metodológicas del estudio, las dos más obvias fueron la posición supina de la coneja durante el registro EMG y el efecto del anestésico, y realizar un estudio conductual que mostrara la participación de la musculatura estriada pélvica y perineal en el parto de la coneja despierta. Así, en esta etapa se analizó la participación de los músculos bulboesponjoso e isquiocavernoso en el desarrollo temporal del parto de la coneja despierta.

Como hemos podido confirmar, durante el parto normalmente la hembra adopta una postura de perro sentado con la cabeza baja (Franklin y Winstone, 1954; Hudson et al, 1999). Tal postura podría contribuir a ejercer presión abdominal sobre el útero y así facilitar la expulsión de las crías. Es importante mencionar que la sola descripción del parto en las conejas intactas despiertas es relevante ya que a pesar de que la coneja ha sido un importante modelo de estudio de la fisiología reproductiva del parto, especialmente de la actividad uterina (Fuchs, 1964; Carter et al., 1971; Fuchs y Dawood, 1980; Maggi et al., 1991), no se ha realizado una descripción precisa y detallada del desarrollo temporal del parto. En este estudio confirmamos que el parto de la coneja es peculiar ya que es breve en comparación con otras especies (Franklin y Winstone, 1954; Cross, 1958; Carter, et al., 1971). Esta peculiaridad del parto de la coneja no depende del número de crías que se expulsan por camada ni de la experiencia previa ya que el rango de la duración del parto fue similar en hembras primíparas como múltiparas. El "sistema de expulsión de las crías" es muy eficiente ya que una vez que inicia el parto las crías son expulsadas en intervalos cortos, probablemente la cría colabora en su desplazamiento por el tracto reproductivo ya que a pesar de ser animales altriciales nacen muy activas y sin membranas fetales, a diferencia de otros animales altriciales recién nacidos como las ratas, que son inactivas y normalmente requieren de la conducta de lamido de la madre para que les retire las membranas fetales y puedan respirar (Fleming, 1986). La relativa facilidad y la rapidez de los nacimientos parece ser muy importante ya que partos de larga duración se correlacionan con una mayor frecuencia de crías muertas. En este aspecto, la actividad EMG refleja diferencial y secuencial de la musculatura estriada pélvica y perineal puede ser determinante para que las crías de las conejas nazcan vivas (Hudson et al., 1999). El hecho de que la mayoría de los parámetros registrados en

el parto de las conejas denervadas de los músculos perineales bulboesponjoso e isquiocavernoso no difieran de los registrados en animales controles sugiere que en las hembras Nx no había alteración en los mecanismos de regulación del parto en regiones diferentes a donde se eliminó la acción de estos músculos. Así entonces, la denervación de los músculos perineales ejerce un efecto puntual en la vagina perineal, lugar donde se encuentra la entrada vaginal, lo que podría explicar el incremento en la frecuencia de retención vaginal. Sin embargo, dado que las crías que fueron retenidas no siempre nacieron muertas y las retenciones vaginales no fueron de duración tal larga como para que la cría retenida en la entrada vaginal se muriera, el incremento en el porcentaje de crías muertas en estas hembras Nx sugiere que podría haber alguna alteración en algún otro mecanismo fisiológico, como por ejemplo en la actividad uterina. La distensión de larga duración de la vagina perineal generada por la retención de la cría en la entrada vaginal podría, vía el nervio hipogástrico, incrementar reflejamente la amplitud y duración de las contracciones uterinas como un proceso compensatorio que permitiera la expulsión de la cría, tal actividad incrementada disminuiría la circulación sanguínea y generaría hipoxia, además de desprender algunas placentas, conduciendo así a la muerte de algunas crías. Todo ello, aunado al hecho de que durante las contracciones la placenta se podría desprender del útero y el cordón umbilical romperse durante el desplazamiento de la cría por la larga vagina (Fuchs y Dawood, 1980), podría ser la causa del incremento de crías muertas. Así, las crías que se encuentran en el útero y son precedidas por una retención vaginal podrían ser las más afectadas y morir antes de ser expulsadas. En rata se ha mostrado que la estimulación de este nervio incrementa la actividad uterina y disminuye la irrigación sanguínea del útero (Sato et al, 1996).

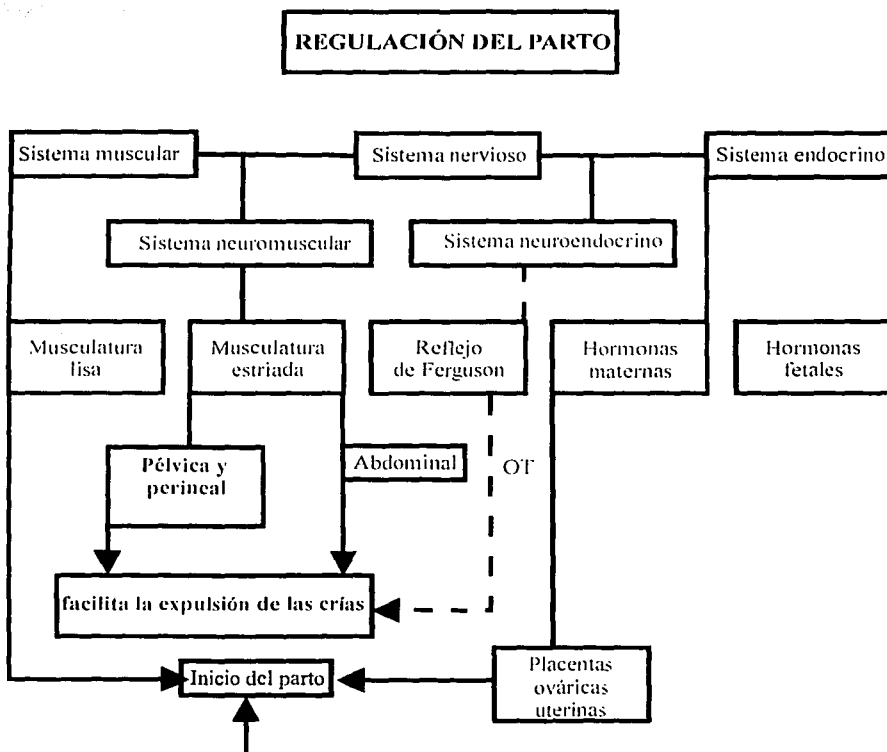
Aún cuando las características de los partos varían entre las especies, especialmente entre hembras politocas y monotocas, el hecho de que la carencia de la actividad de la musculatura estriada perineal incremente la frecuencia de retención vaginal y se correlacione con un mayor número de crías muertas podría ser relevante en medicina ya que uno de los métodos ampliamente usados para evitar el dolor del parto de la mujer es la analgesia epidural (Schabel y Poppers, 1997). Los anestésicos se aplican en la región lumbosacra y si bien se inhiben las aferencias de las vísceras reproductivas, evitando el dolor se ha propuesto también se inhibe la activación de reflejos musculares pélvicos y perineales incrementando la duración del segundo estado del parto, esto es la fase de expulsión (Schabel y Poppers, 1997). Es probable que esta carencia de reflejos motores, entre ellos el vaginocavernoso puedan inducir retención vaginal que pudiera tener severas consecuencias en la salud del neonato.

En el caso de los gazapos el efecto de la retención vaginal es la inactividad inmediata o la muerte. Aunque parece ser menos dramático aún la inactividad es muy perjudicial para los gazapos, dadas las características de la conducta maternal, ya que en condiciones naturales y de laboratorio, la hembra regresará a amamantarlos hasta el día siguiente, lo que denota la importancia de la primera succión durante el parto para un óptimo crecimiento y sobrevivencia a la fuerte competencia entre hermanos de la camada por los pezones durante las visitas de la madre para su alimentación (Hudson y Distel 1990; Hudson et al. 1999; Coreaud et al. 2000).

El parto excepcionalmente rápido es probablemente una característica conductual seleccionada evolutivamente ya que en condiciones naturales los conejos son animales con muchos depredadores. Su principal protección es una madriguera comunal, en la que existen muchas entradas que les ofrece la posibilidad de escapar. Las crías pequeñas son incapaces de escapar, posible razón por la cual la hembra construye una madriguera separada en la que tiene el parto y la única entrada es cerrada después del parto (Kraft 1979) y de cada periodo de amamantamiento. Para disminuir el riesgo de que los depredadores localicen la entrada de la madriguera y el nido, es importante que el tiempo que la hembra permanece dentro de ella sea mínimo (Hudson y Distel 1989). Así, es también posible que por ello en la coneja se hayan desarrollado especializaciones anatómicas y fisiológicas que permitan un parto breve y algunas de estas especializaciones anatómicas podrían ser una cavidad pélvica (Naaktgeboren y Slijper 1970; Carter et al. 1971) y cervices amplios que permiten que el paso de las crías sea relativamente fácil, una musculatura vaginal fuerte y compleja que permite un rápido tránsito y expulsión de las crías (Cross 1958; Naaktgeboren y Slijper, 1970; Naaktgeboren, 1971; Carter et al. 1971), así como una fuerte musculatura estriada pélvica y perineal (Martínez-Gómez et al. 1997) cuya activación diferencial coordina la expulsión de la cría a través de la larga vagina. La contracción de los músculos perineales facilitaría la expulsión de la cría cuando ésta se encuentre en la vagina perineal.

MODELO DEL TRABAJO DE PARTO DE LA CONEJA

Como ya se ha mencionado en la introducción, el parto es un proceso complejo cuyo desarrollo involucra a vísceras, glándulas, músculos, tendones y huesos de las regiones: abdominal, pélvica y perineal. Por tanto, la regulación del parto involucra a los tres grandes sistemas: nervioso, endócrino y muscular. Con respecto a éste último en el esquema de la figura 1 de la introducción existía la duda de si la musculatura pélvica y perineal participa en la regulación del parto. Ahora se puede decir que al menos en la coneja esta musculatura determina algunas características de los nacimientos de los gazapos. Por tanto el esquema queda de la siguiente manera.



TESIS CON
FALLA DE ORIGEN

Así mismo, con la literatura y con los hallazgos de la presente tesis se propone que el parto se inicia y desarrolla de la siguiente manera (Fig. 53).

1. Cambios en la concentración de hormonas (y sus receptores) maternas -como una disminución de progesterona, aumento de estrógenos, de oxitocina y de prostaglandinas- y fetales -como los corticosteroides-, lo que inicia la actividad uterina.
2. Incremento de la frecuencia y amplitud de las contracciones uterinas y como consecuencia el desplazamiento de los fetos hacia el cérvix, ejerciendo presión sobre esta estructura distendiéndolo.
3. Dilatación cervical. El estiramiento de los mecanorreceptores del cérvix induce retroalimentación positiva sobre las neuronas autonómicas del músculo liso, incrementando reflejamente la contracción de esta musculatura uterina, aumentando la presión uterina (como se ha propuesto en mujer; Shafik, 1994; Guyton y Hall, 2000) lo que empuja al feto hacia la vagina superior. Esta aferencia (A, vía el nervio hipogástrico y probablemente también el vago) también induce la relajación de los músculo pélvicos, lo que disminuiría la presión intravaginal, evitando una fuerza contracorriente, permitiendo así que la cría entre a la cavidad pélvica.
4. Contracción vaginal que inicia en la región adyacente al cérvix, desplazando a la cría de la vagina abdominal hasta la vagina pélvica, donde queda atorada. Las contracciones vaginales se presentan con regularidad y recorren toda la vagina. Es probable que durante este proceso se libere el fluido amniótico y se desprendan las membranas fetales. La contracción de la musculatura vaginal estaría regulada por la vasopresina, más que por la oxitocina ya que en la vagina de la coneja en el día 29 de gestación se incrementan los receptores a la vasopresina (Maggi et al., 1988).
5. La entrada de la cría a la cavidad pélvica distiende esta región vaginal, lo que induce la actividad tónica de algunos músculos perineales. Esta aferencia B también iniciaría la contracción refleja de la musculatura abdominal y el reflejo de Ferguson, esto es, el reflejo neuroendócrino de liberación de oxitocina. Algunos músculos pélvicos, como el iliococcígeo, también serían activados.
6. La contracción abdominal incrementa la presión intravaginal y vence la resistencia de los huesos pélvicos empujando al feto a la vagina perineal. La oxitocina liberada

ejerce su acción activadora sobre la musculatura uterina, desplazando a los fetos restantes al canal de nacimiento.

7. La distensión de la vagina perineal (Aferencia C) iniciaría la actividad de la musculatura perineal, evitando que la cría quede retenida en esta última porción de la vagina, facilitando su expulsión (Fig. 53).

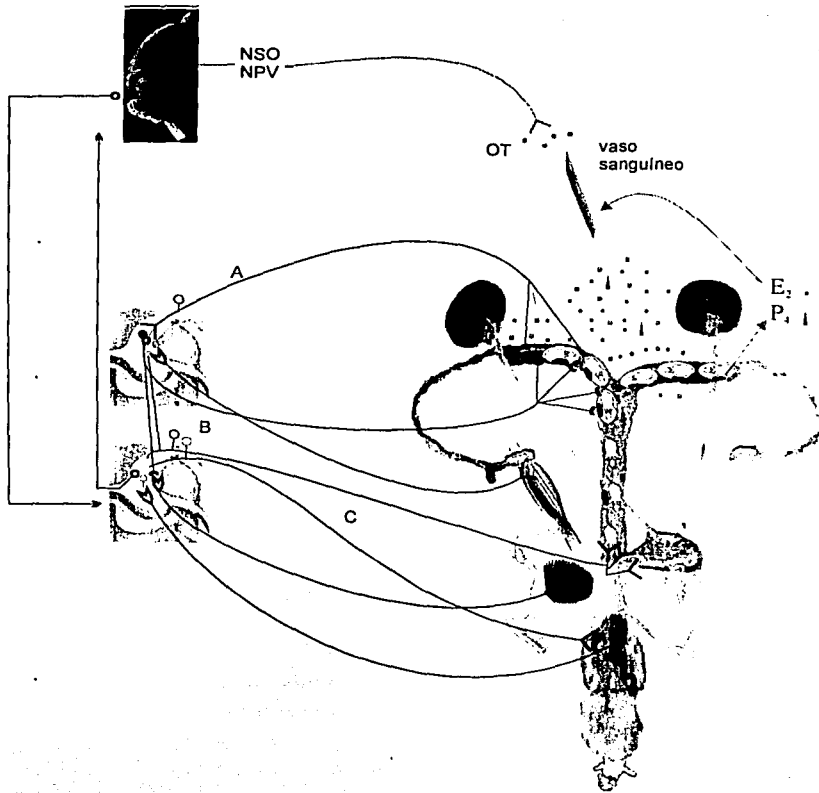


Figura 53. Actividad refleja desencadenada durante el parto de la coneja. Se muestra el tracto reproductivo y los fetos durante su desplazamiento, así como las aferencias y la integración de la información en la médula espinal lumbo-sacra. A, B y C = aferencias. Note que la información aferente induce actividad motora autónoma al útero, al tracto vaginal, a los músculos estriados abdominales, a los músculos estriados pélvicos y a los músculos estriados perineales.

CONCLUSIONES DEL ESTUDIO

1. La musculatura estriada pélvica y perineal adyacente al tracto reproductivo de la coneja adulta está bien desarrollada.
2. La estimulación mecánica del tracto reproductivo produce actividad refleja de la musculatura pélvica y perineal, lo que aumenta la presión intravaginal.
3. El largo tracto reproductivo de la coneja presenta regiones fisiológicamente diferentes, cada región activa o inhibe diferencialmente a los músculos estriados pélvicos y perineales.
4. Los reflejos visceros-somáticos mencionados se presentan tanto en hembras intactas como en hembras gestantes.
5. La dirección en que se estimula el tracto vaginal afecta la actividad EMG de los músculos. Si se estimula primero el cérvix y la vagina abdominal se inhibe la actividad de los músculos pélvicos.
6. La estimulación cervical inhibe la actividad de los músculos pélvicos que cubren la cavidad pélvica.
7. La estimulación de la vagina pélvica induce el reflejo de expulsión del feto y de algunos músculos perineales.
8. La estimulación de la vagina perineal induce activación refleja de la musculatura perineal.
9. El parto de la coneja intacta es breve con un bajo índice de nacimientos con retención vaginal.
10. La denervación de los músculos bulboesponjoso e isquiocavernoso incrementa el índice de nacimientos con retención vaginal y el número de crías muertas.
11. la musculatura perineal si participa en el parto de la coneja.

BIBLIOGRAFÍA

- Alexandrova M, Soloff M (1980) Oxytocin receptors and parturition in the guinea pig. *Biol Reprod* 22: 1106-1111
- Anthony RV (1999) Relaxin mammalian. En: Knobil E, Neill JD (eds) Encyclopedia of Reproduction. Academic Press, San Diégo, pp 215-223
- Anaya A, Ninomiya JG (1994) The effects of oxytocin and acetylcholine on the uterine smooth muscle fibers of pregnant rats at term with pelvic neurectomy. *Proc West Pharmacol Soc* 37: 11-12
- Baljet B, Drukker J (1980) The extrinsic innervation of the pelvic organs in the female rat. *Acta Anat* 107: 241-247
- Barone R, Pavaux PC, Cuq P (1973) Atlas d'anatomie du lapin. Masson and Co, Paris Francia
- Bell DJ (1980) Social olfaction in lagomorphs. *Symp Zool Soc Lond* 45: 141-164
- Bensch C, Barbe L, Rodríguez F, Faure JM (1970) Observations on ovulation induced in female rabbits by electric stimulations. *Ann Endocrinol* 31:557-556
- Berkley KJ; Robbins A, Sato Y (1988) Afferent fibers supplying the uterus in the rat. *J Neurophysiol* 59 (1): 142-163
- Berkley KJ, Robbins A, Sato Y (1993) Functional differences between afferent fibers in the hypogastric and pelvic nerves innervating female reproductive organs in the rat. *J Neurophysiol* 69 (2): 533-544
- Bonica JJ (1960) An atlas on mechanisms and pathways of pain in labor. "What's New" 217:16
- Bouvier M (1991) Physiology of fecal continence and defecation. *Arch Ont Physiol Biochim Biophys* 99: 53-63
- Breedlove SM, Arnold AP (1981) Sexually dimorphic motor nucleus in the rat lumbar spinal cord: response to adult hormone manipulation, absence in androgen insensitive rats. *Brain Res* 225: 297-307
- Brooks AN, Challis JRG (1988) Regulation of the hypothalamic-pituitary-adrenal axis at birth. *Can J Physiol Pharmacol* 66: 1106-1112
- Burden HW, Price GT, Renegar RH, Hodson CA (1990) Effects of peripheral nerve lesions during pregnancy on parturition in rats. *Anat Embryol* 182: 499-501
- Carter AM, Naaktgeboren C, Van Zon-van, Wagtenonk AM (1971) Parturition in the rabbit: spontaneous uterine activity during late pregnancy, parturition and the postpartum period and its relation to normal behaviour. *Europ J Obstet Gynec* 2: 37-68

- Chwalisz K (1994) The use of progesterone antagonists for cervical ripening and as an adjunct to labor and delivery. *Hum Reprod* 9: 131-161
- Contreras JL, Beyer C (1979) A polygraphic analysis of mounting and ejaculation in the New Zealand white rabbit. *Physiol Behav* 23:939-943
- Coureaud G, Schaal B, Coudert P, Rideaud P, Fortun-Lamothe L, Hudson R, Orgeur P (2000) Immediate postnatal sucking in the rabbit: Its influence on pup survival and growth. *Reprod Nutr Dev* 40: 19-32
- Crone C, Hultborn H, Kiehn O, Mazieres L, Wigstrom H (1988) Maintained changes in motoneuronal excitability by short-lasting synaptic inputs in the decerebrate cat. *J Physiol* 405: 321-343
- Cross BA (1958) On the mechanism of labour in the rabbit. *J Endocrinol* 16: 261-276
- Cueva-Rolón R, Muñoz-Martínez E J, Delgado-Lezama R, Raya JG, González-Santos G (1993) Sustained activation of the triceps surae muscles produced by mechanical stimulation of the genital tract of the female cat. *Brain Res* 600: 33-38
- De Alba J (1993) Reproducción Animal. La prensa Mexicana, México DF.
- Dickinson VA (1978) Maintenance of anal continence: a review of pelvic floor physiology. *Gut* 19: 1163-1174
- Ducsay CA (1996) Rhythms and parturition. *Endocrinol* 5: 37-43
- Eldridge RK, Fields PA (1986) Rabbit placental relaxin: ultrastructural localization in secretory granules of the syncytiotrophoblast using rabbit placental relaxin antiserum. *Endocrinol* 119: 1606
- Fang X, Wong S, Mitchell BF (1996) Relationships among sex steroids, oxytocin, and their receptors in the rat uterus during late gestation and at parturition. *Endocrinol* 137: 3213-3219
- Ferguson JKW (1941) A study of the motility of the intact uterus at term. *Surg Gynecol Obstet* 73: 359-366
- Fernández-Tresguerres JA (1992) Fisiología Humana. Mc Graw Hill, Madrid
- Fleming A (1986) Psychobiology of rat maternal behavior: how and where hormones act to promote maternal behavior at parturition. En. Komisaruk BR, Siegel HI, Cheng MF, Feder HH (Eds) Reproduction a Behavioral and Neuroendocrine Perspective. Ann NY Acad Sci, New York , pp 216-225

- Fradson RD (1988) Anatomía y Fisiología de los Animales Domésticos. Interamericana McGraw-Hill, Madrid
- Franklin KJ, Winstone NE (1954) Further notes on parturition in the rabbit. *J Physiol* 125: 43-50.
- Fuchs AR (1964) Oxytocin and the onset of labour in rabbits. *J Endocrinol* 30: 217-224
- Fuchs AR, Dawood MY (1980) Oxytocin release and uterine activation during parturition in rabbits. *Endocrinol* 107: 1117-1126
- Fuchs F, Periyasamy S, Alexandrova M, Soloff MS (1983) Correlation between oxytocin receptor concentration and responsiveness to oxytocin in pregnant rat myometrium: effects of ovarian steroids. *Endocrinol* 113: 742-749
- Ganong WF (1992) Fisiología Médica. Editorial el Manual Moderno SA, México
- Garfield RE, Kannan MS, Daniel EE (1980) Gap junction formation in myometrium: control by estrogen, progesterone and prostaglandins. *Am J Physiol* 238: 81-89
- Gerhardt U (1909) Anatomie Des Kaninchens. Verlag Von Dr Werner Klinkhardt, Leipsing
- González-Mariscal G, Díaz-Sánchez V, Melo AI, Beyer C, Rosenblatt JS (1994) Maternal behavior in New Zealand white rabbits: quantification of somatic events, motor patterns and steroid levels. *Physiol Behav* 55: 1081-1089
- Guevara R, Kendrick KM (1998) Papel del óxido nítrico en la formación de la memoria olfatoria. En: Martínez-Gómez, M. y Velázquez-Moctezuma, J. Bases neurobiológicas y ecológicas de la conducta. México. UAM-UAT-UNAM. Pp 437-448
- Guyton AC, Hall JE (2000) Medical Physiology. WB Saunders Company, Philadelphia
- Hafez ESE (1987) Reproduction in farm animals. Lea y Febiger, Philadelphia
- Hara K, Harris RA (2002) The anesthetic mechanism of urethane: the effects on neurotransmitter-gated ion channels. *Anesth Analg* 94: 313-318
- Higuichi T, Honda K, Negoro H, Wakabayashi K (1985) Release of oxytocin during suckling and parturition in the rat. *J Endocrinol* 105: 339-346
- Higuchi T, Uchide K, Honda K, Negoro H (1987) Pelvic neurectomy abolishes the fetus-expulsion reflex and induces dystocia in the rat. *Exp Neurol* 96: 443-455
- Hollinshead WH, Rosse C (1985) Textbook of Anatomy. Harper and Row, New York
- Holloway Jr WR, Dollinger MJ, Denenberg VH (1980) Parturition in the rat: description and assessment. En: Bell RW, Smotherman WP (eds) Maternal Influences and Early Behavior. SP Medical and Scientific Books, New York pp 1-26

- Hounsgaard J, Hultborn H, Jespersen B, Kiehn O (1984) Intrinsic membrane properties causing a bistable behaviour of alpha-motoneurons. *Exp Brain Res* 55:391-394
- Hounsgaard J, Hultborn H, Jespersen B, Kiehn O (1988) Bistability of alpha motoneurons in the decerebrate cat and in the acute spinal cat after intravenous 5-hydroxytryptophan. *J Physiol* 405: 345-367
- Hudson R, Distel H (1989) The temporal pattern of suckling in rabbit pups: a model of circadian synchrony between mother and young. En: Reppert SM (Ed) *Development of Circadian Rhythmicity and Photoperiodism in Mammals*. Perinatology Press, Boston pp: 83-102
- Hudson R, Distel H (1990) Sensitivity of female rabbits to changes in photoperiod as measured by pheromone emission. *J Comp Physiol A* 167: 225-230
- Hudson R, Müller A, Kennedy G A (1995) Parturition in the rabbit is compromised by daytime nursing: the role of oxytocin. *Biol Reprod* 53: 519-524
- Hudson R, Cruz Y, Lucio RA, Ninomiya J, Martínez-Gómez M (1999) Temporal and behavioral patterning of parturition in rabbits and rats. *Physiol Behav* 66: 599-604
- Jainudeen MR, Hafez ESE (1993) Gestation, prenatal physiology and parturition. En: Hafez ESE (Ed) *Reproduction in farm animals*. Lea y Febiger, Philadelphia pp 213-236
- Kandel ER (2000) *Principles of neural science*. Elsevier Science Publishing, Co. New York
- Kiehn O (1990) Monoaminergic Regulation of Plateau Potentials in vertebrate Motoneurons. Basic Mechanism and possible functional role. Trykt I C.Th Thomsens Bogtrykkeri A/S, Kobenhavn
- Kraft R (1979) Vergleichende Verhaltensstudien an wild – und Haus- Kaninchen. I. Das Verhaltensinventar von wild – und Hauskaninchen. *Z Tierzuchtg Zuchtungsbiol* 95: 140-162
- Langley JN, Anderson HK (1896) The innervation of the pelvic and adjoining viscera. *J Physiol* 19: 372-408
- Liggins GC (1988) Endocrinology of parturition. Novy JM and Resko JA (Ed) *Fetal Endocrinology*. Academic Press, New York, pp 211-237
- Lin AS, Carrier S, Morgan DM, Lue TF (1998) Effect of simulated birth trauma on the urinary continence mechanism in the rat. *Urol* 52: 143-151
- Maggi M, Peri A, Giannini S, Fantoni G, Guardabasso V, Serio M (1991) Oxytocin and V1 vasopressin receptors in rabbit endometrium during pregnancy *J Reprod Fert* 91: 575-581
- Maggi M, Genazzani D, Giannini S, Torrisi C, Baldi E, Di Tomasso M, Munson PJ, Rodbaed D, Serio M (1988) Vasopressin and oxytocin receptors in vagina, myometrium and oviduct of rabbits. *Endocrinol* 122: 2970-2980

- Martínez-Gómez M (1996) Actividad reproductiva de la rata hembra: Análisis anatómico, electrofisiológico y conductual del área pélvica. *Tesis Doctorado en Ciencias Fisiológicas UNAM*
- Martínez-Gómez M, Chirino R, Beyer C, Komisaruk BR, Pacheco P (1992) Visceral and postural reflexes evoked by genital stimulation in urethane-anesthetized female rats. *Brain Res* 575: 279-284
- Martínez-Gómez M, Lucio RA, Carro M, Pacheco P, Hudson R (1997) Striated muscles and scent glands associated with the vaginal tract of the rabbit. *Anat Rec* 247: 486-495
- Martínez-Gómez M, Cruz Y, Pacheco P, Aguilar-Roblero R, Hudson R (1998) Bilateral section of the viscerocutaneous but not of the somato-motor branch of the pelvic nerve disrupts parturition in the rat. *Physiol Behav* 63: 929-932
- McKenna KE, Nadelhaft I (1986) Organization of the pudendal nerve of the male and female rat. *J Comp Neurol* 248: 532-549
- McKenna KE (1999) Orgasm. En: Knobil E; Neill JD (eds) *Encyclopedia of Reproduction*. Academic Press San Diego pp 528-530
- Mercado-Simmen RC, Goodwin B, Ueno MS, Yamamoto SY, Bryant-Greenwood GD (1982) Relaxin receptor in the myometrium and cervix of the pig. *Biol Reprod* 26: 120-128
- Milewich L, Gant NF, Schwarz BE, Chen GT, MacDonal PC (1977) Initiation of human parturition: metabolism of progesterone by fetal membranes of early and late human gestation. *Obstet Gynecol* 50: 45-48
- Miller JB (1999) Rabbits. En: Knobil E; Neill JD (eds) *Encyclopedia of reproduction*. Academic Press, San Diego pp 173-180
- Mykytowycz R (1964) Territoriality in rabbit populations. *Aus Nat His* 14: 326-329
- Mykytowycz R (1974) Odour in the spacing behavior in mammals En: Birch MC (Ed) *Pheromones*, North-Holland, Amsterdam
- Mykytowycz R, Goodrich BS, Hesterman ER (1984) Methodology employed in the studies of odour signals in wild rabbit *Oryctolagus cuniculus*. *Acta Zool Fennica* 171: 71-75
- Naaktgeboren C, Slijper EJ (1970) *Biologie Der Geburt: Eine Einführung in die vergleichende Gebuertskunde*. Berlin Paul Parey.
- Naaktgeboren C (1971) *Oryctolagus cuniculus (Leporidae) Geburt* Film 1479, *Encyclopaedia cinematographica*. Göttingen Inst. Wissenschaftlichen Film.

- Nagasawa H, Yanai R (1972) Changes in serum prolactin levels shortly before and after parturition in rats. *Endocrinol* 19: 139-143
- Nance DW, Burns J, Klein CM, Burden HW (1988) Afferent fibers in the reproductive system and pelvic viscera of female rats: anterograde tracing and immunocytochemical studies. *Brain Res Bull* 21: 701-709
- Nathanielsz PW, Smith GCS (1999) Labor and delivery human. In: En: Knobil R, Neill DJ (Eds) *Encyclopedia of Reproduction*. Academic Press, San Diego pp 943-948
- Nilsson, L. (1990). *Nacer. La gran aventura*. Salvat Editores, S.A. España
- Pacheco P, Martínez-Gómez M, Whipple B, Beyer C, Komisaruk BR (1989) Somato-motor components of the pelvic and pudendal nerves of the female rat. *Brain Res* 490: 85-94
- Piper JM, Bolling DR, Newton ER (1991) The second stage of labor: factors influencing duration. *Am J Obstet Gynecol* 165
- Poindron P (1991) El control fisiológico de la conducta materna al momento del parto en ovinos y caprinos. En: Velázquez-Moctezuma J (Ed) *Biología de la Reproducción II*. UNAM-PUIS, México pp 301-323
- Popesko P (1979) Atlas der topographischen anatomie der Hawstiere: III Becken und Gliedmassen. Ferdinand Enke Verlag, Stuttgart
- Porter NH (1962) A physiological study of the pelvic floor in rectal prolapse. *Ann R Coll Surg Engl* 31: 379-404
- Porter DG, Schofield BM (1966) Intra-uterine pressure changes during pregnancy and parturition in rabbits. *J Endocrinol* 36: 291-299
- Porter DG (1993) Parturition. En: King GL (ed) *Reproduction in domesticated animals*. Elsevier, Oxford pp 271-313
- Reimers TJ, Dziuk PJ, Sprecher DJ, Webel SK, Harmon BG (1973) Transuterine embryonal migration in shep, anteroposterior orientation of pig and sheep fetuses and presentation of piglets at birth. *J Anim Sci* 37: 1212-1217
- Reiner P, Woolsey J, Adler N, Morrison A (1981) A gross anatomical study of the peripheral nerves associated with reproductive function in the female albino rat. En: Adler NT (Ed) *Neurobiology of Reproduction*. Plenum Press, New York pp 545-549
- Robertson SS; Johnson SL, Bacher LF, Wood JR, Wong CH, Robinson SR, Smotherman WP, Nathanielsz PW (1996) Contractile activity of the uterus prior to labor alters the temporal

- organization of spontaneous motor activity in the fetal sheep. *Dev Psychobiol* 29(8): 667-683
- Romero R, Brody DT, Oyarzun E, Mazor M, Wu YK, Hobbins JC, Durum SK (1989) Infection and labor. *Am J Obstet Gynecol* 160: 1117-1123
- Saade VJGR, Garfield RE (1999) Uterine Contraction. En: Knobil E, Neill JD (Eds) *Encyclopedia of Reproduction*. Academic Press, San Diego pp 932-941
- Salas M, Torrero M, Pulido S, Pérez H (1991) Acciones neurotrópicas de las hormonas tiroideas durante la ontogenia cerebral. En: Salas M (Ed) *Ontogenia neural: aspectos comparativos y mecanismos de regulación*. Coordinación de la Investigación Científica, UNAM, SMCF, México Pp 177-194
- Saltiel A (1991) Parto. En: Galina C, Saltiel A, Valencia J, Becerril J, Bustamante G, Calderón A, Duchateau A, Fernández S, Olguin A, Páramo R, Zaeco L (Eds) *Reproducción de Animales Domésticos*. Noriega Limusa pp143-152
- Sansone GR, Komisaruk BR (2001) Evidence that oxytocin is an endogenous stimulator of autonomic sympathetic preganglionics: the pupillary dilatation response to vaginocervical stimulation in the rat. *Brain Res* 898: 265-271
- Sato Y, Hotta H, Nakayama H, Suzuki H (1996) Sympathetic and parasympathetic regulation of the uterine blood flow and contraction in the rat. *J Autonomic Nervous system* 59: 151-158
- Schabel JE, Poppers PJ (1997) Lumbar epidural analgesia for labor and vaginal delivery. *Gynecol Obstet Invest* 44: 73-81
- Shafik A (1993) Vaginocavernosus reflex. *Gynecol Obstet Invest* 35: 114-117
- Shafik A (1994) Vagino-levator-reflex: the description of a reflex and its role in the sexual performance. *Eur J Obstet Gynecol Reprod Biol* 60: 161-164
- Shafik A (1999) Levator ani muscle: new physioanatomical aspects and role in the micturition mechanism. *World J Urol* 17: 266-273
- Smith P, Heimer G, Norgren A, Ulmsten U (1990) Steroid hormone receptors in pelvic muscles and ligaments in women. *Gynecol Obstet Invest* 30: 27-30
- Valladares RR, Camba A, Castillo P, Tirado VM (1982) *Anatomofisiología para auxiliar al veterinario*. Pueblo y Fundación, La Habana Cuba. pp 152-158
- Vera PL, Haase EB, Schramm LP (1997) Origins of the sympathetic innervation of the cervical end of the uterus in the rat. *Brain Res* 747: 140-143

Wendell-Smith CP, Wilson PM (1977) Musculature of pelvic floor. En : Philipp EE, Barnes J, Newton M (Eds) Scientific Foundations of Obstetrics and Gynecology. Helnemann, London pp 78-84

Wilson PM (1973) Understanding the pelvic floor. *SA Medical J* 47: 1150-1167

Wilson DB, Wilson WJ (1978) Human Anatomy. Oxford University Press, New York

Wilson-Pauwels AOCA, Stewart PA, Akensson E.J. (1997) Autonomic nerves. Decker Inc, Hamilton BC

Young JS, Blair JM (1974) Perinatal calf losses in a beef herd. *Australian Vet J* 50: 338-344

Zarrow MX, Denenberg VH, Anderson CO (1965) Rabbit frequency of suckling in the pup. *Science*: 150: 1835-1836

APÉNDICE

Temporal and Behavioral Patterning of Parturition in Rabbits and Rats

ROBYN HUDSON,*† YOLANDA CRUZ,‡ ROSA ANGELICA LUCIO,‡ JESUS NINOMIYA,‡
AND MARGARITA MARTÍNEZ-GÓMEZ*‡

**Instituto de Investigaciones Biomédicas, Universidad Nacional Autónoma de México, Mexico D.F., Mexico;*
†*Institut für Medizinische Psychologie, Ludwig-Maximilians Universität, München, Germany; and*
‡*Centro de Investigaciones Fisiológicas, Universidad Autónoma de Tlaxcala, Tlaxcala Mexico*

Received 8 December 1997; Accepted 24 November 1998

HUDSON, R., Y. CRUZ, R. A. LUCIO, J. NINOMIYA AND M. MARTÍNEZ-GÓMEZ. *Temporal and behavioral patterning of parturition in rabbits and rats.* *PHYSIOL BEHAV* 66(4) 599-604, 1999.—Although the rabbit (*Oryctolagus cuniculus*) continues to play an important role in the study of parturitional processes, a detailed behavioral description of birth in this species, necessary for accurately assessing the effects of experimental manipulation, is lacking. It is the aim of this report to provide such a description and to compare it with corresponding behavior in the better-studied rat. Ten pregnant chinchilla-breed rabbits and 10 pregnant Wistar rats were placed in glass-bottomed observation cages 2 days before term, and their behavior recorded on closed-circuit video, viewing the animals from below. All aspects of parturition were accomplished much faster in rabbits than rats; latency to birth of first pup, rate of delivery, duration of vaginal retention, time spent by mothers eating placentas, and in licking and nursing pups. In contrast to rat pups, rabbits were usually born separated from the placenta and already free from membranes. They were much more active, and well able to cast off any remaining membranes, suckle, and survive, whether directly attended to by the mother or not. We conclude that the tight temporal organization of events in the rabbit provides an unusually sensitive assay for investigating mechanisms underlying mammalian parturition. © 1999 Elsevier Science Inc.

Parturition Behavior Rabbit Rat

IN mammals, the physiological processes underlying parturition are incompletely understood, and continue to be the subject of intense and increasingly reductionist investigation (5,32). However, at whatever level such research is carried out, the interpretation of findings ultimately depends on a sound and detailed knowledge of the behavioral end points.

Two laboratory species often used in reproductive research are the European rabbit (*Oryctolagus cuniculus*) and the rat (*Rattus norvegicus*). This is fortunate, because they demonstrate very different patterns of behavior at parturition, providing interesting comparative opportunities and a reminder of the diversity of mammalian behavior even in matters as fundamental as birth. However, whereas behavior at parturition has been described in great detail for the rat (13), equivalent information is not available for the rabbit, although scattered reports from field studies and from several classical physiological investigations provide important information.

In the rabbit, gestation normally lasts 30-32 days (4,9,19, 35,36). Under natural conditions does give birth in a specially

constructed maternal nest of grass and fur located in a nursery burrow dug shortly before parturition for this purpose (1,2,7,24,26,31). In the field (personal observation) and laboratory (4,9,11,14,34), parturition is rapid, with the birth of up to 15 pups usually accomplished in 10-15 min. Within minutes of the arrival of the last pup, does abruptly leave the nest, close the entrance of the burrow, and under both natural and laboratory conditions only return to nurse briefly once each day [(1,7,14,20,21,25,26,31,37,39); reviewed in (16)].

Although several physiological studies and at least one film (29) provide important information on behavior at parturition in the rabbit, these descriptions have been based on observations of anesthetized animals (6,8), conscious but restrained animals (29,33), animals in which parturition was induced (6,35), or in which recording devices had been inserted into the uterus, sometimes after removing one or all of the fetuses (9,11,33). Furthermore, the natural posture of the doe, combined with the rapid course of parturition, normally makes detailed observation of delivery difficult (6,29).

†To whom requests for reprints should be addressed. E-mail: rhudson@servidor.unam.mx

For future investigations of the physiological mechanisms underlying parturition in the rabbit it clearly would be useful to have a detailed, baseline description of does' behavior free from such interference. It is the aim of the present study to provide such a description, and to compare it with equivalent behavior in the better-studied rat. For this, parturition in specially handled and habituated females was observed after placing them in glass-bottomed delivery cages and filming parturition from below.

METHODS

Animals were maintained and observations carried out at the Centro de Investigaciones Fisiológicas, Tlaxcala.

Rabbits

We observed the birth of one litter from each of 10 5–12 month-old chinchilla breed does weighing between 3.45 and 4.80 kg at the time of mating. Five had produced one to two previous litters, and five had produced none. Does were kept individually in 90 × 60 × 40 (height)-cm wire cages, under fluorescent lights and on a 16/8 h light/dark schedule (lights on at 0600 h) approximately corresponding to conditions at the height of the summer breeding season for this species in Europe (17). Room temperature varied from 18–24°C and food (Purina rabbit chow) and water were available continuously.

Mating took place from 1600–1800 h, and this was counted as Day 0. Does were placed individually in a 1 m-diameter wire mesh arena with a sexually experienced buck until two ejaculatory sequences had been performed. They were returned to their home cages, and on Day 29 of gestation were transferred to an observation cage located in a separate room; a standard home cage with the floor removed placed on a glass-topped stand fitted with a mirror mounted below the cage at an angle of 45° so that the doe could be viewed from below. The cage contained food, water and a 30 × 40 × 15 (height)-cm glass nest compartment. From gestational Day 30, the behavior of the doe was recorded continuously from a separate room using closed circuit video with the camera mounted in front of the mirror. During the dark phase animals were observed under red light and under dim white light if parturition occurred during this time. The cage was regularly wiped clean of urine and feces, and most of the fur plucked out by does for nest building was removed to ensure good visibility.

After parturition, when does moved away from their pups for longer than 5 min, they were returned to their home cage, together with a nest box containing the young.

Rats

Similarly, we observed the birth of one litter from each of 10 3–4-month-old, primiparous Wistar strain rats weighing between 250 and 300 g at the time of mating. They were kept in groups of five in 50 × 40 × 20 (height)-cm Plexiglas cages, under fluorescent lights, and on a 12/12 h light/dark schedule (lights on at 2200 h). Room temperature varied from 20–26°C, and food (Purina rat chow) and water were available continuously.

Mating took place from 1600–1800 h, and this was counted as Day 0. Females were placed individually in a 60 cm-diameter acrylic arena with a sexually experienced male until two ejaculatory sequences had been performed and then returned to their home cages. On Day 14 of gestation they were transferred to individual cages, and on Day 20 to an observation cage located in a separate room; a standard Plexiglas home cage without bedding but with food and water, placed on the same stand and monitored using the same closed circuit video system as for the rabbits.

After parturition, dams were returned to their home cage together with their pups if they moved away from them for longer than 5 min, or after 45 min.

Behavioral Measures

For each mother–litter unit the following parameters were scored: 1) temporal characteristics of parturition (cf. Table 1); length of gestation defined as time in hours from mating to the first appearance of vaginal blood or other fluid; duration of the initial phase of parturition defined as time in minutes from appearance of vaginal fluid to appearance of the first pup in the vaginal entrance; duration of parturition defined as time in minutes from expulsion of the first pup to expulsion of the last placenta, duration of each delivery defined as time in minutes between expulsion of one pup and the next, and number of live- and still-born pups. 2) Characteristics of delivery (cf. Table 2); number of pups born in an anterior or posterior position, frequency, and duration of vaginal retention defined as a pup visible in the vaginal entrance for >5 s before expulsion, and number of births occurring together with the placenta. 3) Behavior of mothers during parturition (cf. Table 3); number of placentas ingested, frequency, and duration of licking pups, and number of mothers nursing. 4) Behavior of mothers immediately postpartum (cf. Table 4); latency in min to leave the litter following expulsion of the last placenta, frequency, and duration of licking pups, and number of mothers nursing.

TABLE 1
TEMPORAL CHARACTERISTICS OF PARTURITION

Species	Length of Gestation (Day)	Latency to First Pup (min)	Duration of Parturition (min)	Delivery Time per Pup (min)	Total No. of Births and (%) Live
Rabbit <i>n</i> = 10	31.7 ± 0.14	(~5.0)	10.6 ± 2.13	1.2 ± 0.21	88 (86.4)*
Rat <i>n</i> = 10	22.2 ± 0.10	131.1 ± 28.93	64.8 ± 6.34	6.8 ± .45	99 (100)

Unless otherwise indicated, values are means ± SE.

*12 still births in four litters.

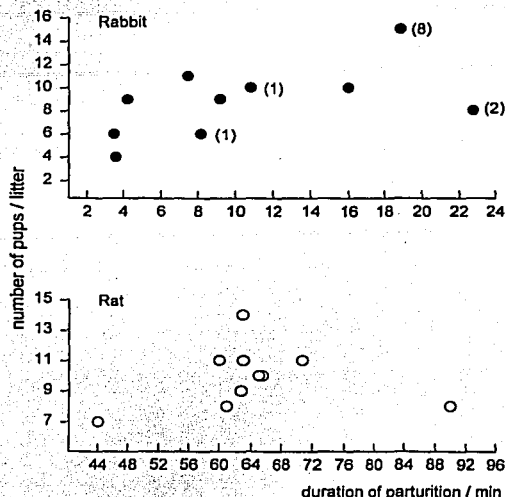


FIG. 1. Duration of parturition from birth of first pup to delivery of last pup or placenta for 10 litters of rabbits and 10 litters of rats. Numbers in parentheses refer to number of still-births.

Statistical Analysis

Statistical tests were two-tailed, an alpha value of 0.05 was taken as the level of significance, and all correlations were performed using the Spearman rank correlation coefficient.

RESULTS

All animals gave birth standing, with the anogenital area, and in some cases much of the ventrum, pressed close to the floor. Visibility of parturition was good in both species and the birth of each pup, including the time it was retained in the vaginal entrance and its delivery position, could be clearly identified. In rabbits, birth was accompanied by little or no blood or other fluid, and in both rabbits and rats fluids were rapidly licked up. Animals did not appear disturbed by the observation conditions, and their behavior accorded well with previous reports (4,6,10,12,13); all rabbits plucked out fur and engaged in nest building hours or sometimes just minutes before parturition; no female demonstrated cannibalism or obviously pathological behavior; and all successfully raised their litters when returned to their home cages at the end of observation. Although the pattern of behavior at parturition was broadly similar in the two species, temporal characteristics were very different, with every aspect performed more rapidly in the rabbit than in the rat, and regardless of does' parity. In fact, no differences were observed on any measure between primi- and multiparous does.

Temporal Characteristics

In both species the length of gestation was within the normal range; 31-32 days for rabbits, and 21-22 days for rats (Table 1). Although there was a tendency for larger litters to be born earlier, this was not significant for either species ($r_s =$

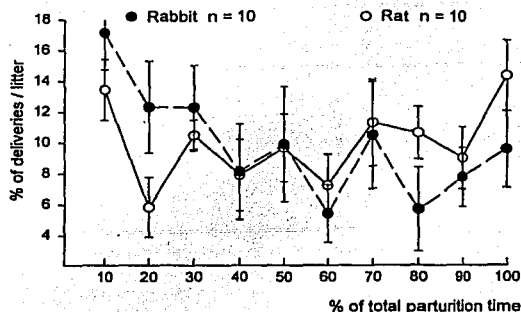


FIG. 2. Rate of delivery for 10 litters of rabbits and 10 litters of rats. For comparability, scores have been standardized by plotting the percentage of pups born per litter during each 10% time bin of the total parturition time. Means \pm SE are given.

$-0.22, p = 0.53, n = 10; r_s = -0.24, p = 0.51, n = 10$, respectively). The majority of animals (rabbits = 8, rats = 9) gave birth during the light phase. The two rabbits and one rat giving birth in the dark had no obvious birth difficulties.

As shown in Fig. 1 and Table 1, parturition was accomplished in approximately one-fifth the time in the rabbits than it was in the rats; in more than half the cases in <10 min. This was true for mean delivery time per pup, and although it was sometimes difficult to identify the start of parturition as defined by vaginal bleeding in the rabbits, in those cases where this was observed, delivery of the first pup followed within about 5 min and, thus, much faster than for the rats. However, whereas 12 still-births (14%) from four litters were recorded for the rabbits, none was recorded for the rats.

As shown in Fig. 2, there was no significant difference between the two species in the distribution of deliveries across parturition. Although there was a tendency for deliveries to proceed faster at the start and towards the end of parturition, overall, the rates were rather constant [ANOVA, $F(1, 19) = 1.14, p = 0.30$]. There was no significant relationship between number of young and duration of parturition for either the rabbits ($r_s = 0.54, p = 0.11, n = 10$) or rats ($r_s = 0.16, p = 0.65, n = 10$; Fig. 1), although for the rabbits there was a significant correlation between duration of parturition and outcome; longer parturition times correlated significantly with number of still-births ($r_s = 0.70, p = 0.02, n = 10$; Fig. 1).

Characteristics of Delivery

Before each delivery, rats showed the conspicuous abdominal straining movements well described elsewhere (10,12,13). This was not the case for the rabbits. Although twitching of the flanks or ventrum was frequently seen, marked straining movements were rare and does often kept the same posture between deliveries, head down between their hind legs vigorously licking the genital region or a recently born pup while the next was rapidly expelled.

As shown in Table 2, almost equal numbers of rabbit pups were born in an anterior or posterior position, with still-births equally distributed across the two positions. Although almost a third of rat pups were also born in a posterior position, anterior deliveries were significantly more common (Sign test, $p = 0.004, n = 9$). Whereas deliveries in the rats were always char-

TABLE 2
CHARACTERISTICS OF DELIVERY

Species	Delivery Position of Pup (%)	No. and (%) of Deliveries With Vaginal Retention	Duration of Vaginal Retention (s)	No. and (%) of Births With Placenta
Rabbit n = 10	*A = 50.5 P = 49.5	22 (25)	11.9 ± 1.8	38 (43.2)
Rat n = 10	*A = 67.3 P = 32.7	99 (100)	77.9 ± 3.9	73 (74)

Unless otherwise indicated, values are means ± SE.
*A = anterior, P = posterior.

acterized by vaginal retention, this was only the case for a quarter of rabbit deliveries, which then lasted less than one-sixth the time. Furthermore, rat dams frequently appeared to assist in delivering pups or placentas retained in the vaginal entrance by pulling at them with their mouth, a behavior never observed in the rabbits. Whereas almost three-quarters of rat pups were born together with and still attached to the placenta, this was only the case for about a third of rabbit births. Moreover, whereas rat pups were born enclosed within the amniotic membranes from which they were rapidly freed by the mother, this was not the case for the rabbits. In the few cases where membranes were still present at birth, pups were able to free themselves quickly and survive whether attended to by the mother or not.

Behavior During Parturition

All mothers of both species licked pups during parturition, licked up blood and birth fluids from the cage floor, and ate most of the placentas (Table 3). However, whereas rat dams licked all pups thoroughly, freeing them from membranes, manipulating, and cleaning them, rabbit does licked pups in a cursory and seemingly random manner, frequently failing to attend some individuals at all. In fact, does appeared to concentrate on avidly consuming placentas and licking up birth fluids, with licking of pups seemingly incidental to these activities rather than specifically directed at cleaning or stimulating the pups. Whether licked or not, most rabbit pups were extremely active, crawling around beneath the mother, often vocalizing and often searching vigorously for nipples within seconds of birth. Indeed, in 7 of the 10 observations, one or more pups succeeded in attaching to nipples and obtaining milk (clearly visible through the skin of their distended bellies) while parturition was still in progress, something never in observed in the rats (Table 3).

Behavior Postpartum

As shown in Table 4, whereas rabbit does spent on average only about 10 min with their litters postpartum, all rat dams spent the full 45 min allotted for observation licking, manipulating, and crouching over their pups nursing. Rabbit does spent most of the time postpartum continuing to lick up birth fluids, eating remaining placentas, licking pups, and in four cases also nursed briefly for 2-3 min. All then abruptly moved away from their litters and remained at a distance cleaning their ventrum, genital region, and paws of birth fluids.

DISCUSSION

The results of this study suggest that in the rabbit behavior at parturition differs in five main respects from that in the rat, and indeed, from that in many other small, litter-bearing mammals (30). Every aspect of parturition was accomplished several times faster in the rabbits than rats, even in the case of primiparous animals. The apparent lack of effect of experience on the parameters measured here is consistent with previous reports that behavior at partum, including nest building and nursing, does not differ between primiparous and multiparous does (7,19). In the rabbit, speed of delivery may be important because even slight delays well within the normal range for the rat were associated with a significant increase in the number of still-births. Parturition seemed to be accomplished with relative ease, with fewer and less obvious straining movements than characterized delivery in the rats. Does directed relatively little care to their young either during or immediately after parturition and left them within a few minutes of the birth of the last pup. And finally, the newborn rabbits were much more active than the rat pups, and well able to free themselves from membranes, move around, and suckle within seconds of delivery without direct maternal assistance.

Nor do these findings appear to have been an artefact of the artificial observation conditions. None of the females

TABLE 3
BEHAVIOR OF DAMS DURING PARTURITION

Species	No. and (%) of Placentas Ingested	No. and (%) Dams Licking Pups	No. Licking Events	Total Duration of Licking (min)	No. and (%) Dams Nursing
Rabbit n = 10	65 (73.9)	10 (100)	15 ± 2.0	3.7 ± 0.68	7 (70)
Rat n = 10	97 (98)	10 (100)	37 ± 2.85	13.5 ± 0.94	0

Unless otherwise indicated, values are means ± SE.

TABLE 4
BEHAVIOR OF DAMS IMMEDIATELY POSTPARTUM

Species	Time Spent With Litter (min)	No. and (%) Dams Licking Pups	No. Licking Events	Total Duration of Licking (min)	No. and (%) Dams Nursing
Rabbit $n = 10$	10.2 \pm 4.38	6 (60)	11 \pm 3	6.2 \pm 2.12	4 (40)
Rat $n = 10$	>45	10 (100)	20 \pm 3	2.6 \pm 0.47	10 (100)

Unless otherwise indicated, values are means \pm SE.

showed obviously pathological behavior either during or after the experiment. Most animals gave birth in the light phase, as is the rule in primarily nocturnal animals (22,30), and delivery times were within the normal ranges for the two species (3,4,6,9,10,12,13,19,28,34). All aspects of parturition and of postpartum behavior in the rats accord well with previous descriptions, including such detail as slightly higher delivery rates at the start and end of parturition (10,12,13,28).

In the rabbits, observations were also consistent with previous reports; sudden onset of parturition (9,11,33,34), rapid expulsion of pups (4,6), relatively large number of still-births (11,35), considerable number of posterior deliveries (4,6,29), lack of conspicuous abdominal straining movements in some individuals (4,6), avid placentophagia (6,29), frequent birth of pups separated from placenta and membranes (4,6,8), vigorous activity of pups and ability of them to suckle almost immediately (6,8), and brief postpartum maternal care ending with the abrupt departure of the doe (29).

Several specializations probably contribute to keeping the time the doe must spend in the nest at parturition to a minimum. A wide pelvic opening relative to the size of the young and compared to other mammals, including the rat, allows relatively easy passage of the pups (4,30), and the complex and strong vaginal musculature (27) then operates to ensure their rapid transit and expulsion (4,6,29). Rapid delivery appears critical because even brief delays are associated with still-births, which evidence from previous studies suggests, may result from such delay (9,19,33,34). The vagina of the

rabbit is unusually long, about 15–20 cm (8,9,27), and thus, considerably longer than the fetus or the umbilical cord, which usually ruptures before the pup is expelled (4,8). This early separation from the maternal system means that pups can easily suffocate unless rapidly expelled (6,9,11,19).

Once born, the highly active pups need little or no immediate care from the mother to survive. Amniotic membranes do not need to be removed by her, and aided by a nipple-search pheromone on the doe's ventrum (15,18,23), pups are able to rapidly locate nipples and suckle. By crawling through the nest of grass and fur, even unlicked pups rapidly become cleaned and dry [personal observation; (14)], and the fur plucked out by the doe keeps them well insulated without being brooded (38).

In conclusion, the rabbit not only provides a useful reminder of the variety of behavior shown by mammals at parturition (30), but the fine temporal organization of events enabling this particular strategy provides an unusually sensitive assay for investigating mechanisms underlying mammalian parturition more generally (19).

ACKNOWLEDGEMENTS

Support from CONACyT Grant 4012P-N9608 (to M.M.-G.) and PAPIT Grant IN209597 (to R.H.) is gratefully acknowledged, and we thank María Teresa Martínez Merlos and Margarita Juárez for excellent technical assistance.

REFERENCES

- Broekhuizen, S.; Mukder, J. L.: Differences and similarities in nursing behaviour of hares and rabbits. *Acta Zool. Fennica* 174:61–63; 1983.
- Broekhuizen, S.; Bouman, E.; Went, W.: Variations in timing of nursing in the brown hare (*Lepus europaeus*) and the European rabbit (*Oryctolagus cuniculus*). *Mammal. Rev.* 16:139–144; 1986.
- Burden, H. W.; Price, G. T.; Renegar, R. H.; Hodson, C. A.: Effects of peripheral nerve lesions during pregnancy on parturition in rats. *Anat. Embryol.* 182:499–501; 1990.
- Carter, A. M.; Naaktgeboren, C.; van Zon-van Wagtenoek, A. M.: Parturition in the rabbit: Spontaneous uterine activity during late pregnancy, parturition and the post partum period and its relation to normal behaviour. *Eur. J. Obstet. Gynecol.* 2:37–68; 1971.
- Challis, J. R. G.; Lye, S. J.: Parturition. In: Knobil, E.; Neill, J. D., eds. *The physiology of reproduction*, 2nd ed. New York: Raven Press; 1994:985–1031.
- Cross, B. A.: On the mechanisms of labour in the rabbit. *J. Endocrinol.* 16:261–276; 1958.
- Deusch, J.: Nest building behaviour of domestic rabbits under semi-natural conditions. *Br. J. Anim. Behav.* 5:53–54; 1957.
- Franklin, K. J.; Winstone, N. E.: Further notes on parturition in the rabbit. *J. Physiol. (Lond.)* 125:43–50; 1954.
- Fuchs, A.-R.: Oxytocin and the onset of labour in rabbits. *J. Endocrinol.* 30:217–224; 1964.
- Fuchs, A.-R.: Uterine activity in late pregnancy and during parturition in the rat. *Biol. Reprod.* 1:344–353; 1969.
- Fuchs, A.-R.; Dawood, Y.: Oxytocin release and uterine activation during parturition in rabbits. *Endocrinology* 107:1117–1126; 1980.
- Higuchi, T.; Uchida, K.; Honda, K.; Negoro, H.: Pelvic neurectomy abolishes the fetus-expulsion reflex and induces dystocia in the rat. *Exp. Neurol.* 96:443–455; 1987.
- Holloway, W. R., Jr.; Dollinger, M. J.; Denenberg, V. H.: Parturition in the rat: Description and assessment. In: Bell, R. W.; Smotherman, W. P., eds. *Maternal influences and early behavior*. New York: SP Medical and Scientific Books; 1980:1–26.
- Hudson, R.; Distel, H.: The pattern of behaviour of rabbit pups in the nest. *Behaviour* 79:255–271; 1982.
- Hudson, R.; Distel, H.: Nipple location by newborn rabbits: Behavioural evidence for pheromonal guidance. *Behaviour* 85:260–275; 1983.
- Hudson, R.; Distel, H.: The temporal pattern of suckling in rabbit pups: A model of circadian synchrony between mother and young. In: Reppert, S. M., ed. *Development of circadian rhythmicity and photoperiodism in mammals*. Boston: Perinatology Press; 1989:83–102.
- Hudson, R.; Distel, H.: Sensitivity of female rabbits to changes in photoperiod as measured by pheromone emission. *J. Comp. Physiol. A* 167:225–230; 1990.

102

TESIS CON
FALLA DE ORIGEN

18. Hudson, R.; Distel, H.: On the nature and action of the rabbit nipple-search pheromone: A review. In: Apfelbach, R.; Müller-Schwarze, D.; Reuter, K.; Weiler, E., eds. Chemical signals in vertebrates VII. Oxford: Elsevier; 1995:223-232.
19. Hudson, R.; Müller, A.; Kennedy, G. A.: Parturition in the rabbit is compromised by daytime nursing: The role of oxytocin. Biol. Reprod. 53:519-524; 1995.
20. Jilge, B.: The ontogeny of circadian rhythms in the rabbit. J. Biol. Rhythms 8:247-260; 1993.
21. Jilge, B.: Ontogeny of the rabbit's circadian rhythms without an external zeitgeber. Physiol. Behav. 58:131-140; 1995.
22. Kaiser, I. H.; Halberg, F.: Circadian periodic aspects of birth. Ann. NY Acad. Sci. 98:1056-1068; 1962.
23. Keil, W.; v. Stralendorff, F.; Hudson, R.: A behavioral bioassay for analysis of rabbit nipple-search pheromone. Physiol. Behav. 47:525-529; 1990.
24. Kraft, R.: Vergleichende Verhaltensstudien an Wild- und Hauskaninchen. I. Das Verhaltensinventar von Wild- und Hauskaninchen. Z. Tierzücht. Züchtungsbiol. 95:140-162; 1979.
25. Lincoln, D. W.: Suckling: A time-constant in the nursing behavior of the rabbit. Physiol. Behav. 13:711-714; 1974.
26. Lloyd, H. G.; McCowan, D.: Some observations on the breeding burrows of the wild rabbit, *Oryctolagus cuniculus*, on the island of Skokholm. J. Zool. (Lond.) 156:540-549; 1968.
27. Martínez-Gómez, M.; Lucio, R. A.; Carro, M.; Pacheco, P.; Hudson, R.: Striated muscles and scent glands associated with the vaginal tract of the rabbit. Anat. Rec. 247:486-495; 1997.
28. Martínez-Gómez, M.; Cruz, Y.; Pacheco, P.; Aguilar-Roblero, R.; Hudson, R.: The sensory but not muscular pelvic nerve branch is necessary for parturition in rat. Physiol. Behav. 63:929-932; 1998.
29. Naaktgeboren, C.: *Oryctolagus cuniculus* (Leporidae) Geburt. Film E 1479, Encyclopaedia cinematographica. Göttingen: Inst. Wissenschaftlichen Film; 1971.
30. Naaktgeboren, C.; Slipper, E. J.: Biologie der Geburt: Eine Einführung in die vergleichende Geburtkunde. Berlin: Paul Parey; 1970.
31. Niethammer, G.: Ergebnisse von Markierungsversuchen an Wildkaninchen. Z. Morphol. Ökol. Tiere 33:297-312; 1937.
32. Porter, D. G.: Parturition. In: King, G. L., ed. Reproduction in domesticated animals. Oxford: Elsevier; 1993:271-313.
33. Porter, D. G.; Schofield, B. M.: Intra-uterine pressure changes during pregnancy and parturition in rabbits. J. Endocrinol. 36:291-299; 1966.
34. Schofield, B.: Parturition in the rabbit. J. Endocrinol. 43:673-674; 1969.
35. Shanklin, D. R.: Oxytocin induction in pregnant rabbits. Am. J. Obstet. Gynecol. 94:242-248; 1966.
36. Vaida, M.: Trächtigkeitdauer der Kaninchen. Wiener Tierärztl. Monatsschrift 49:331-332; 1962.
37. Venge, O.: The influence of nursing behaviour and milk production on early growth in rabbits. Anim. Behav. 11:500-506; 1963.
38. Worden, A. N.; Leahy, J. S.: The behaviour of rabbits. In: Hafez, E. S. E., ed. The behaviour of domestic animals. London: Bailliere, Tindall and Cox; 1962:397-414.
39. Zarrow, M. X.; Denenberg, V. M.; Anderson, C. O.: Rabbit: Frequency of suckling in the pup. Science 150:1835-1836; 1965.

TESIS CON
FALLA DE ORIGEN



Anatomical and physiological characteristics of perineal muscles in the female rabbit

Yolanda Cruz^a, Robyn Hudson^b, Pablo Pacheco^{b,c}, Rosa Angélica Lucio^a,
Margarita Martínez-Gómez^{a,b,*}

^aCentro de Investigaciones Fisiológicas, Universidad Autónoma de Tlaxcala, Tlaxcala 90000, México

^bInstituto de Investigaciones Biomédicas, UNAM, México D.F., México

^cInstituto de Neurootología, Universidad Veracruzana, Xalapa, Veracruz, México

Received 20 April 2001; received in revised form 14 August 2001; accepted 12 September 2001

Abstract

Little information is available on the participation of the perineal striated muscles in female reproductive processes. Here, we describe the gross anatomy and innervation of two striated perineal muscles in the female rabbit, the bulbospongiosus (BSM) and ischioavernosus (ISM), and analyze their reflex electromyographic (EMG) activity in response to stimulation of the perigenital skin and vaginal tract. Twenty-four mature chinchilla-breed rabbit does were used: 12 to describe the anatomy and innervation of the muscles, 9 to determine reflex EMG activity of the muscles in response to stimulation of the perigenital skin and specific levels of the vaginal tract and 3 to analyze the effect of contraction of the muscles on intravaginal pressure. Both muscles were well developed, with their fibers originating at the ischiadic arch and inserting onto the ligamentum suspensorium clitoridis. Branches of the clitoral and perineal nerves innervated the BSM and ISM, respectively. Bilateral electrical stimulation of these nerves provoked retraction of the clitoral sheath and an increase in intravaginal pressure at the level of the perineal vagina. Whereas neither muscle responded to stimulation of the perigenital skin, both were reflexively activated during mechanical stimulation of the inner walls of the perineal vagina. Prolonged cervical stimulation inhibited this reflex. Thus, in reproductive processes such as copulation and/or parturition, the contraction of these muscles may be induced during stimulation of the perineal vagina. © 2002 Elsevier Science Inc. All rights reserved.

Keywords: Bulbospongiosus muscle; Ischioavernosus muscle; Vaginal stimulation; Female rabbit; Clitoral nerve; Perineal nerve

1. Introduction

In female mammals, studies of the pelvic and perineal structures supporting reproductive function have generally emphasized the role of smooth muscle, with much less attention paid to striated muscles. In attempting to rectify this imbalance, the bulbospongiosus (BSM) and ischioavernosus (ISM) muscles provide a useful starting point. Anatomically, they are closely associated with the reproductive tract, some comparative information is available on their anatomy and function, and their superficial location makes manipulation and recording relatively easy [17,29,30,35,37,50].

In humans, the BSM and ISM are present in both men and women and are innervated by the pudendal nerve [18,45,47,49,50]. In men, the two muscles are involved in erection and the BSM helps in the expulsion of urine and semen from the urethra [2,26,45,47,50]. In women, these muscles—sometimes referred to as the cavernosus muscles—are associated with the erectile bodies of the external genitalia that surround the vaginal opening, and vaginal distension results in their reflex contraction [40]. This response has been termed the vaginocavernosus reflex and has been suggested to participate in erection of the clitoris and to support the head of the fetus during delivery and thus help prevent vaginal and perineal tearing [40]. In addition, it has been suggested that training the BSM might help in the control of incontinence in women, particularly common following damage incurred during childbirth [5,7,9,14,39,44,46].

Despite these reports, we still know relatively little about the participation of the BSM and ISM in female

* Corresponding author. Centro de Investigaciones Fisiológicas, Universidad Autónoma de Tlaxcala, AP No. 264, Tlaxcala, Tlax 90000, México. Tel/fax: +52-246-215-57.

E-mail address: marmag@garza.uatx.mx (M. Martínez-Gómez).

reproductive processes. One reason for this has probably been that in the rat—the most common laboratory mammal in the study of reproductive biology—the BSM does not exist in the adult female and the ISM is so fine as to be only identifiable electrophysiologically [30,35]. In the female rabbit (*Oryctolagus cuniculus*), however, the two muscles are conspicuous and easily differentiated [29]. Located immediately dorsal to the superficially lying constrictor vestibuli (Fig. 1), they are identifiable as separate sheets of fibers, the more medial forming the BSM and the dorsolateral the ISM. According to previous anatomical studies, both are innervated by branches of the S2 spinal nerve after its anastomotic connection with spinal nerves S1 and S3 (lumbosacral plexus) [25,29], although electrophysiological confirmation of this is still needed.

Given this anatomy, the rabbit provides a good opportunity to investigate the participation of the BSM and ISM in female reproductive processes. Although species differences in the anatomical arrangement of these muscles make direct across-species comparisons difficult, a better knowledge of these muscles in the rabbit should add to an understanding of their function among female mammals more generally, including in women. Thus, in a first step, it was the aim of the present study to describe the anatomy and innervation of the BSM and ISM and to analyze their

reflex activity in virgin rabbits in response to stimulation of the perigenital skin and vaginocervical tract and, the effect of their activation on intravaginal pressure.

2. Experiment 1: gross anatomy and innervation of BSM and ISM

2.1. Animals

Twelve females were used to study the anatomical distribution and innervation of the BSM and ISM, combining gross anatomical with electrophysiological methods.

Animals were housed in individual stainless steel cages in the Tlaxcala colony and kept at 20 ± 2 °C under artificial longday conditions (L/D 16:8; lights on at 06:00 h) in order to maintain them in constant estrus [19]. They were provided daily with pelleted food (Purina rabbit chow, México) and continuous access to water. During all experiments, does were anesthetized with an intraperitoneal injection of urethane (1.5 g/kg). When necessary, additional doses were applied.

2.2. Methods

2.2.1. Gross anatomy

Nine females were fixed in a dorsal supine position. In three, a longitudinal midline incision was made in the skin at the perineal vagina, from the clitoris to the ischiadic arch, and the anatomy of the BSM and ISM was studied. In a further six animals, a longitudinal abdominal and pelvic midline incision was made and part of the pelvic bone was removed to localize the nerves innervating each muscle. To facilitate bilateral transection of the nerves innervating the BSM and ISM, the main pathways of the nerves were followed from the muscles to the vertebral column. Anatomical drawings were made using a Nikon surgical microscope.

2.2.2. Electrical stimulation

Three additional females were used to check the accuracy of the nerve dissections. Each nerve identified by gross anatomy was bilaterally transected, the ends below the cuts mounted on bipolar silver chloride electrodes and during stimulation the presence of muscle contractions observed. For this, the electrodes were connected to a Grass SIU-5 stimulus isolation unit activated by a Grass S48 stimulator and square pulses of 0.1–0.2 ms duration and variable voltage and rate were applied.

2.3. Results

2.3.1. Gross anatomy

In this breed of rabbit, the vagina is about 18 cm long, with an approximately 3 cm portion protruding caudally beyond the pelvic cavity. This, where the BSM and ISM

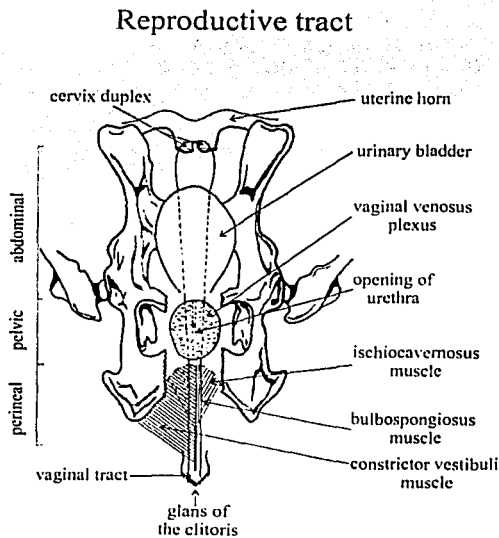


Fig. 1. Ventral view of the vaginal tract of an adult female rabbit. On the left, the three levels into which the vagina was divided for stimulation are indicated. Part of the pelvic bone has been removed but the curve of the ischiadic arch from which the BSM and ISM originate is indicated by a broken line.

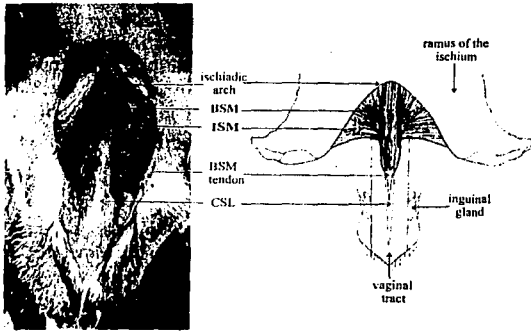


Fig. 2. Anatomy of the BSM and ISM in the female rabbit. The drawing and the photograph show how the bilateral BSM originates at the ischiadic arch and runs caudally along the ventral surface of the perineal vagina to insert onto the LSC. The LSC originates at the ramus of the ischium and runs medially to join at the middle of the ventral wall of the perineal vagina and then runs to the clitoris. The bilateral ISM is located more dorsally, with its fibers originating at the ramus of the ischium of the pelvic bone and running obliquely in a caudomedial direction to insert along the branches of the LSC before they join. The photograph shows the localization of BSM and ISM and their relation to the LSC and perineal vagina. Note that in both the photograph and drawing, the constrictor vestibuli muscles covering the BSM and ISM have been removed.

are located, we call the perineal vagina and distinguish two further levels in the remaining length, a pelvic portion approximately 4 cm long lying within the pelvic cavity and closely associated with the ventrally located venous plexus, urethral opening and vestibular glands, and an abdominal portion associated with the urinary bladder and extending to the cervixes (Fig. 1). Several striated muscles are located beneath the ventral skin of the perineal vagina. Immediately below the skin, the paired, thin, single-layered constrictor vestibuli covering the ventral wall of the perineal vagina can be seen and beneath this are the BSM and ISM (Fig. 1).

2.3.2. BSM

After exposing the BSM, fine dissection at the midline indicated that although it appears to be a single muscle, it is in fact bilateral and consists of two separate parts. The fibers originate from the external face of the pubic bone at the ischiadic arch and run caudally along the vaginal midline to insert (at the level of the inguinal glands) via a tendon onto a fibrous and tendinous mass, the ligamentum suspensorium clitoridis (LSC; Fig. 2). Each muscle is approximately 17 mm long, 3 mm wide and 3 mm thick and composed of three to four layers of fibers.

The LSC originates bilaterally at the external face of the ischiadic arch at the border of the ramus of the ischium. The two branches run caudomedially to join at the midline of the ventral wall of the perineal vagina and continue caudally to the clitoris (Fig. 2).

2.3.3. ISM

The clearly bilateral ISM is located more dorsally. It originates at the internal face of the ischiadic arch at the ramus of the ischium and was observed to run obliquely and rostrocaudally, inserting along the branches of LSC before they join (Fig. 2). Each muscle is composed of two to three layers of fibers and is approximately 3 mm thick. Near its origin, the ventral surface of the muscle is covered by an aponeurosis.

2.3.4. Innervation BSM

Close to the origin of the BSM, two veins approximately 2 mm in diameter were seen. These, together with the clitoral nerve (Cln), were observed to run caudally between the BSM and ISM, with the Cln innervating the vaginal wall and the clitoris. A branch of this nerve located 5 mm caudal to the pubis was found to innervate the BSM (Fig. 3). This branch, which we call the BSM nerve (BSMn), was approximately 10 mm long.

2.3.5. ISM

At the ventral surface of the ISM, a branch of the perineal nerve (Pn) was identified as innervating the ISM. This branch, which we call the ISM nerve (ISMn), was approximately 20 mm long and was observed to run caudally together with a thin blood vessel and enter the

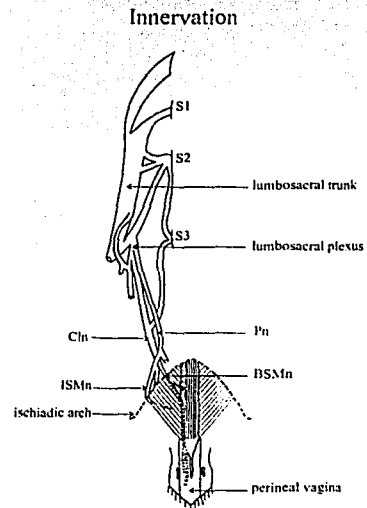


Fig. 3. Innervation of the BSM and ISM in the female rabbit. Whereas the BSMn is a branch of the Cln, the ISMn is a branch of the Pn. Note that both nerves arise from the lumbosacral plexus. For better visualization of the relevant nerves, the drawing is not to scale and many additional branches have been omitted.

middle region of the muscle. The ClN and Pn are branches of the lumbosacral plexus (Fig. 3).

2.3.6. Electrical stimulation

After sectioning, unilateral stimulation of the distal portion of the BSMn or ISMn provoked ipsilateral contraction of the corresponding muscles. This procedure confirmed the existence of two BSM, one right and one left. Bilateral stimulation of the BSMn or ISMn also provoked retraction of the clitoral sheath.

3. Experiment 2: reflex electromyographic (EMG) activity

3.1. Animals

Nine females were used to investigate whether reflex EMG activity of the BSM or ISM could be induced by stimulation applied to the perigenital skin or to different levels of the vaginocervical tract. The animals were housed, maintained and anesthetized as described in Experiment 1.

3.2. Methods

3.2.1. EMG recording

EMGs were recorded through a pair of stainless-steel wires 0.1 mm in diameter and insulated except for 1 mm at the tip. Electrical activity was amplified by a Grass 7P511 wide band AC preamplifier connected to a Grass 79E polygraph. Muscle activity was also monitored using a sound unit connected in parallel to the preamplifier.

3.2.2. Stimulation

3.2.2.1. Perigenital skin. Mechanical stimulation of the skin surrounding the vaginal entrance, including between the vaginal orifice and anus and covering the perineal vagina and inguinal skin, was performed by brushing with a cotton bud, by pulling gently on the skin with forceps, by pushing a cotton bud gently against the skin or by gently squeezing the perineal vagina between thumb and forefinger.

3.2.2.2. Vaginal tract. Stimulation of the vagina was performed with a glass rod 0.5 cm in diameter and coated with mineral oil. This was touched to the clitoris and introduced to each level of the vagina—perineal, pelvic and abdominal including to the cervixes (see Fig. 1)—and then withdrawn. A possible inhibitory effect of vaginocervical stimulation on the activity of BSM or ISM was also analyzed. Reflex activity in the two muscles was elicited by squeezing the perineal vagina between thumb and forefinger while stimulating the pelvic or abdominal vagina with the rod. In some animals, vaginal stimulation was also

performed after inserting a plastic cylinder 0.7 cm in diameter and 3 cm in length into the perineal vagina, or 15 min after applying a local anesthetic to the mucosa of the perineal vagina. The first method was used to prevent the rod touching the internal walls of the perineal vagina during stimulation of the pelvic or abdominal levels and the second to confirm that activity of the muscles is induced by mechanoreceptors located in the walls of the perineal vagina.

The activity of each muscle was recorded in each doe 2–3 min before, during and 2–5 min after stimulation. Each stimulus was administered to the perigenital skin and at each level of the vagina at least twice, with the level and type of stimulation applied in random order. An interstimulus interval of 2–3 min was used, or if the muscle responded with afterdischarge or inhibition, an interval of 5–10 min after the afterdischarge or inhibition had ceased.

3.3. Results

3.3.1. Perigenital stimulation of the skin

Mechanical stimulation applied to the perigenital skin by brushing, by gently pressing with the cotton bud or by traction with forceps failed to induce a response in either muscle. However, gently squeezing the perineal vagina elicited reflex EMG activity in both muscles. Fig. 4 shows an example of the activity obtained while recording from the BSM. Activity was characterized by a tonic response corresponding to the duration of the stimulus.

3.3.2. Stimulation of the vaginal tract

Introducing the rod into the vaginal tract elicited reflex EMG activity in both the BSM and ISM consisting of phasic, tonic and afterdischarge responses. When the rod was inserted and immediately withdrawn from the perineal

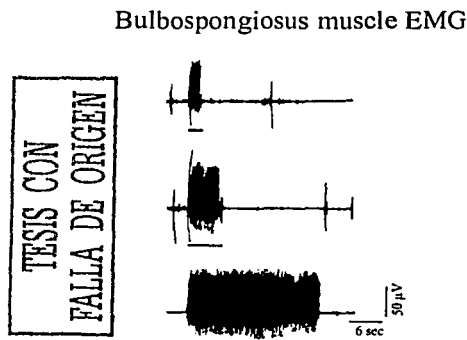


Fig. 4. Reflex EMG activity of the BSM in a female rabbit in response to squeezing the perineal vagina. A similar pattern of activation was observed in the ISM. Polygraph recordings of EMGs are shown and the line beneath each record indicates the period of stimulation. Note that EMG responses correspond to stimulus duration.

vagina, the reflex response was characterized by an EMG with high amplitude and short duration followed by an afterdischarge (Fig. 5A). As the rod was inserted to the level of the pelvic vagina, the first part of the reflex EMG response was similar to that obtained during stimulation of the perineal vagina, with stimulation of the pelvic vagina itself failing to elicit EMG activity but inducing clear abdominal contractions. A second EMG response was obtained while withdrawing the rod, followed by afterdischarge (Fig. 5B). When the rod was inserted to the level of the abdominal vagina, including touching the cervix, both muscles responded while the rod was being introduced and as the rod was withdrawn. No EMG activity was observed when touching the cervix or while withdrawing

the rod after prolonged cervical stimulation (Fig. 5C,D). When the abdominal or cervical stimulation was applied for more than 10 s, the first part of the reflex EMG response was observed but the responses obtained while withdrawing the rod or the afterdischarge seen in the previous recordings was no longer evident (Fig. 5D). This suggests an inhibitory effect on the two muscles of long abdominal and cervical stimulation. When reflex activity was elicited by squeezing the perineal vagina (as in Fig. 4) and simultaneously applying cervical stimulation, the EMG response of the BSM and ISM decreased after 5 s. After this stimulation, squeezing failed to induce any response about 5 min. ISM activity was also reduced but did not disappear. The same procedure but stimulating the abdominal vagina had an inhibitory effect of short duration (30–40 s).

In general, the EMG responses of the ISM to all forms of stimulation were similar to the BSM but with longer afterdischarges. Frequent vaginal stimulation resulted in a decrease in the amplitude of the EMG response.

Given that reflex EMG responses appeared to be produced principally by stimulation of the perineal vagina, a plastic cylinder was inserted into this protruded portion and then stimulation applied. Before introducing the cylinder, stimulation applied with the rod to the perineal, pelvic and abdominal vagina induced EMG activity as described above. In addition, alternately pressing the rod continuously against the internal dorsal, lateral or ventral walls of the perineal vagina elicited reflex EMG responses and most strongly when the tip reached the ventral wall about 2 cm from the vaginal entrance (just rostral to the body of the clitoris). When the rod was touched to the glans of the clitoris, weak responses were seen. After introducing the cylinder, stimulation applied to the pelvic or abdominal vagina failed to induce an EMG response in either muscle. With respect to the effect of applying lidocaine to the mucosa of the perineal vagina, before its application, stimulation with the rod at all levels of the vagina induced EMG activity. Fifteen minutes after applying the anesthetic, stimulation with the rod failed to elicit BSM EMG activity at any vaginal level although weak ISM responses were observed.

Bulbospongiosus muscle EMG

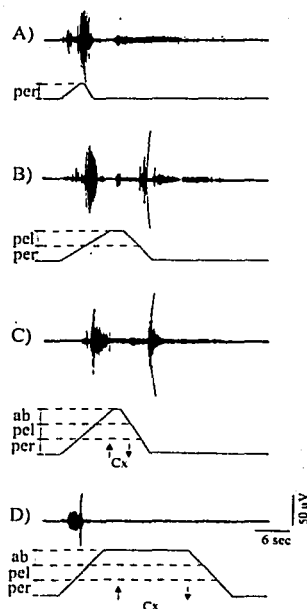


Fig. 5. Reflex EMG activity of the BSM in a female rabbit in response to stimulation of the vaginal tract with a glass rod. Essentially, the same pattern of activation was observed in the ISM. EMGs were recorded on a polygraph before, during and after vaginal stimulation were applied to three levels of the vagina: (A) perineal, (B) pelvic and (C and D) abdominal, including brief (C) or prolonged touching of the cervix (Cx; D). The profile below each EMG represents the type of stimulation: before introducing the rod, the sloping line as the rod was introduced, the plateau when the rod reached each level of the vagina (per=perineal, pel=pelvic, ab=abdominal) and the descending line as the rod was being withdrawn. Note that except for (D), the muscle showed an afterdischarge following removal of the rod.

4. Experiment 3: recording of intravaginal pressure

4.1. Animals

Three females were used to investigate if contraction of the BSM or ISM induces changes in intravaginal pressure. The animals were housed, maintained and anesthetized as described in Experiment 1.

4.2. Methods

Intravaginal pressure was measured using a balloon attached by a catheter to a Grass PT300 pressure trans-

ducer and connected to a Grass 7P1 DC driver amplifier. The noninflated balloon was inserted to each vaginal level and inflated via a syringe to a diameter of 2–3 cm. The distal ends of the transected BSMn or ISMn were bilaterally stimulated using bipolar silver chloride electrodes connected to a Grass SIU-5 stimulus isolation unit activated by a Grass S48 stimulator and applying square pulses of 0.1–0.2 ms duration and variable voltage and rate. The CIn innervating the perineal vagina was transected to avoid the induction of reflex activity in other striated muscles.

4.3. Results

Bilateral activation of either muscle by stimulation of the corresponding nerves produced an increase in intravaginal pressure when the balloon was positioned in the perineal vagina. This resulted in the balloon being pushed to the vaginal entrance and expelled, making it necessary for recording to retain the balloon by closing the entrance of the vagina with forceps. When different rates of stimulation (5, 10, 25, 50 and 100 Hz) were applied, intravaginal pressure increased in direct relation. Fig. 6 shows a recording of the change in intravaginal pressure in the perineal vagina during BSMn stimulation.

Stimulation of the BSMn or ISMn at the same rates as for the perineal vagina but with the balloon positioned at the level of the pelvic or abdominal vagina failed to produce any increase in pressure.

5. General discussion

The present results show that, in the female rabbit, the BSM and ISM are well developed and that their fibers originate at the border of the ischiadic arch and insert onto

the LSC. These muscles partly cover the lateral and ventral walls of the perineal vagina, and although they do not insert directly onto the vaginal wall, their contraction retracts the clitoral sheath and increases intravaginal pressure in the perineal vagina. Both muscles contract reflexively in response to mechanical stimulation of the walls of the perineal vagina—the vaginocavernosus reflex. This reflex EMG activity was tonic when elicited by squeezing the perineal vagina but phasic during stimulation with the rod, possibly because of adaptation or, given the 1–2 cm diameter of the vagina, because the rod did not exert sufficient tonic pressure on the vagina wall. The reflex could be repeatedly and reliably elicited and the specificity of the response demonstrate by its abolition after anesthetizing the mucosa of the perineal vagina. Whereas prolonged cervical stimulation inhibited this reflex, long stimulation of the abdominal vagina seemed to have little effect. This pattern of perineal muscle activity is somewhat similar to the pattern seen in some of the pelvic muscle responses in the rat where EMG activity of the ilio- and pubococcygeous muscles is inhibited by cervical stimulation [28]. In contrast, abdominal contraction induced by pelvic vagina stimulation was a surprise given that in other species, such as the rat, this is induced by cervical stimulation [15].

These observations strongly suggest that, in the rabbit, the BSM and ISM participate in reproductive processes such as copulation and/or parturition. During copulation, pressure applied to the perineal vagina by reflex contraction of these two muscles may pressure the penis, helping to ensure the fast ejaculation characteristic of the rabbit [33,36,43] and in milking semen from the penis. During the fast parturition typical of the rabbit [20], pressure by the fetus at the level of the cervix and abdominal vagina may inhibit activation of the BSM and ISM as the pup enters the pelvic cavity, preventing an increase in vaginal pressure and inducing abdominal contractions so as to promote the passage of the pup through this region. Once the pup reaches the perineal vagina, distention of the vagina wall at this level triggers the vaginocavernosus reflex, helping expel the pup. This is probably important since retention of pups in the vagina is associated with a high percentage of still births [12,20]. In addition, given that in female rabbits the urethra opens into the pelvic vagina and that they demonstrate three distinct types of urination—the usual squat form, squirting and spraying [3], it is possible (as has been suggested in women) [39] that, in the rabbit, the BSM and ISM are involved in the regulation of micturition.

In humans and rats, pelvic floor muscles are involved in the control of urine continence and their dysfunction results in urinary incontinence [5,22,27,41]. This appears to be associated with aging and multiple births [1,7,22,27,32,38,42] and several studies support the usefulness of Kegel exercises [21] in which voluntary contraction and relaxation of the pelvic floor increases the strength and

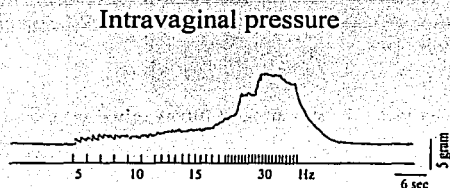


Fig. 6. Increase in intravaginal pressure in a female rabbit during contraction of the BSM. A similar pattern of intravaginal pressure was observed during activation of the ISM. Pressure was recorded using an inflated balloon inserted into the perineal vagina and connected to a pressure transducer and this to a driver amplifier. Recordings were made during bilateral electrical stimulation of the distal portion of the transected BSMn at ascending rates of 5, 10, 20 and 30 Hz indicated by the comb of vertical lines beneath the recording. Clear contraction of the BSM was observed. A similar pattern of intravaginal pressure was observed during activation of the ISM.

lurance of pelvic floor muscles, reducing urinary stress incontinence [22,48]. Recently, it has been reported that training women to voluntarily contract the BSM might strengthen it and also help in the control of urinary incontinence [39] although more studies are needed.

In the female rabbit, the BSM and ISM are innervated by two branches of the Cln and Pn, respectively. These two nerves arise from the lumbosacral plexus, which in turn originates from spinal nerve S2 and has anastomotic connections with S1 and S3. Although the present description of the origin of innervation is consistent with previous reports [25,29], our findings differ from the report that the two muscles are innervated by one nerve, the genitoanal [25], and are consistent with our previous suggestion that they are innervated by separate nerves [9], Cln and Pn.

The reflex activation of the BSM and ISM induced by stimulation of the perineal vagina seen in the present study seems to correspond to the vaginocavernosus reflex described in women, including in the decline in response with frequent stimulation [40]. Although in the rabbit the response of the BSM and ISM to stimulation of the glans of the clitoris was weak, it may be similar to the response in men where stimulation of its homologue, the glans of the penis, induces the so-called bulbocavernosus reflex [50]. The finding that stimulation of the ventral wall of the perineal vagina elicits reflex responding in these muscles particularly strongly suggests that the mechanoreceptors are not equally distributed along the vaginal tract. This is consistent with findings on vaginal innervation in women, where nerve fibers are reported to be considerably more numerous in the anterior than in the posterior wall [16]. In addition, the fact that the BSM and ISM are activated by stimulation applied specifically to the perineal vagina and inhibited by stimulation of the cervix and abdominal vagina suggests a convergence of sensory information from these two regions onto the BSM and ISM motoneurons.

Traditionally, investigation of the role of vaginocervical stimulation in regulating reproductive events has focused on relatively long-term neuroendocrine reflexes [6,10,11,23]. However, a variety of findings demonstrate that close attention also needs to be paid to the role of short-term, reflexive activation of abdominal, pelvic and perineal striated musculature in reproductive (and not only eliminative) processes [8,13,15,24,28,31,34,35,40]. One well-studied example is the leg extension and lordosis facilitation provoked by vaginocervical stimulation in rats [24,34]. Another example appears to be the vaginocavernosus reflex in the rabbit. The more accurate information provided by the present study on the innervation of the BSM and ISM could now enable us to examine the contribution of these muscles to vaginal function more directly by investigating the effects of denervating either or both muscles on fertility, parturition and patterns of urination in conscious, freely behaving does.

Acknowledgments

Support from CONACyT grants 118080 (to Y.C.) and 4012P-N9608 (to M.M.-G.) is gratefully acknowledged. We also thank Carolina Rojas Castañedo and Alejandro Díaz Xochicale for excellent technical assistance.

References

- [1] Allen RE, Hosker GL, Smith ARB, Warrel DW. Pelvic floor damage and childbirth: a neurophysiological study. *Br J Obstet Gynaecol* 1990;97:770–9.
- [2] Ballard DJ. Treatment of erectile dysfunction: can pelvic muscle exercises improve sexual function? *J Wound Ostomy Continence Nurs* 1997;5:255–64.
- [3] Bell DJ. Social olfaction in lagomorphs. *Symp Zool Soc London* 1980;45:141–64.
- [4] Bors E, Blinn KA. Bulbocavernosus reflex. *J Urol* 1959;82:128–30.
- [5] Bump RC, Hurt WG, Fantl JA, Wyman JF. Assessment of Kegel pelvic muscle exercise performance after brief verbal instruction. *Am J Obstet Gynecol* 1991;165:322–9.
- [6] Carlson RR, De Feo VJ. Role of the pelvic nerve vs. the abdominal sympathetic nerves in the reproductive function of the female rat. *Endocrinology* 1965;77:1014–22.
- [7] Chiarelli P, Brown W, McElduff P. Leaking urine: prevalence and associated factors in Australian women. *NeuroUrol Urodyn* 1999;18:567–77.
- [8] Cueva-Rolón R, Muñoz-Martínez EJ, Delgado-Lezama R, Raya JG, González-Santos G. Sustained activation of the triceps surae muscles produced by mechanical stimulation of the genital tract of the female cat. *Brain Res* 1993;600:33–8.
- [9] Devillers P, Mauroy B. Rehabilitation of female urinary incontinence. Techniques and indications. *Prog Urol* 1997;7:683–93.
- [10] Erskine MS. Prolactin release after mating and genitosensory stimulation in females. *Endocrine Rev* 1995;16:508–28.
- [11] Ferguson JW. A study of the motility of the intact uterus at term. *Surg Gynecol Obstet* 1941;73:359–66.
- [12] Fuchs AR, Dawood MY. Oxytocin release and uterine activation during parturition in rabbits. *Endocrinology* 1980;107:1117–26.
- [13] Gillan P, Brindley GS. Vaginal and pelvic floor responses to sexual stimulation. *Psychophysiology* 1979;16:471–81.
- [14] Groutz A, Gordon D, Keidar R, Lessing JB, Wolman I, Menachem PD, Chen B. Stress urinary incontinence: prevalence among nulliparous compared with primiparous and grand multiparous menopausal women. *NeuroUrol Urodyn* 1999;18:419–25.
- [15] Higuchi T, Uchida K, Honda K, Negoro H. Pelvic neurectomy abolishes the fetus-expulsion reflex and induces dystocia in the rat. *Exp Neurol* 1987;96:443–55.
- [16] Hilliges M, Falconer C, Ekman-Ordeberg G, Johansson O. Innervation of the human vaginal mucosa as revealed by PGP 9.5 immunohistochemistry. *Acta Anat* 1995;153:119–26.
- [17] Holmes GM, Chapple WD, Leipheimer RE, Sachs BD. Electromyographic analysis of male rat perineal muscles during copulation and reflexive erections. *Physiol Behav* 1991;49:1235–46.
- [18] Hollinshead WH, Rosse C. *Textbook of anatomy* New York: Harper and Row, 1985.
- [19] Hudson R, Distel H. Sensitivity of female rabbits to changes in photoperiod as measured by pheromone emission. *J Comp Physiol*, A 1990; 167:225–30.
- [20] Hudson R, Cruz Y, Lucio RA, Ninomiya J, Martínez-Gómez M. Temporal and behavioral patterning of parturition in rabbits and rats. *Physiol Behav* 1999;66:599–604.
- [21] Kegel AH. Physiologic therapy for urinary stress incontinence. *JAMA*, *J Am Med Assoc* 1951;146:915–7.

110

TESIS CON
FALLA DE ORIGEN

- [22] Kolcaba K, Dowd T. Kegel exercises. *Am J Neurol* 2000;100:59.
- [23] Kollar EJ. Reproduction in the female rat after pelvic nerve neurectomy. *Anat Rec* 1953;115:641–58.
- [24] Komisaruk BR, Diakow C. Lordosis reflex intensity in rats in relation to the estrous cycle, ovariectomy, estrogen administration and mating behavior. *Endocrinology* 1973;93:32–41.
- [25] Langley JN, Anderson HK. The innervation of the pelvic and adjoining viscera. *J Physiol* 1896;19:372–408.
- [26] Lavoisier P, Proulx J, Courtois F. Reflex contractions of the ischio-cavernosus muscles following electrical and pressure stimulations. *J Urol* 1988;139:396–9.
- [27] Lin AS, Carrier S, Morgan DM, Lue TF. Effect of simulated birth trauma on the urinary continence mechanism in the rat. *Urology* 1998;52:143–51.
- [28] Martínez-Gómez M, Chirino R, Beyer C, Komisaruk BR, Pacheco P. Visceral and postural reflexes evoked by genital stimulation in urethane-anesthetized female rats. *Brain Res* 1992;575:279–84.
- [29] Martínez-Gómez M, Lucio RA, Carro M, Pacheco P, Hudson R. Striated muscles and scent glands associated with the vaginal tract of the rabbit. *Anat Rec* 1997;247:486–95.
- [30] McKenna KE, Nadelhaft I. The organization of the pudendal nerve in the male and female rat. *J Comp Neurol* 1986;248:532–49.
- [31] McKenna KE. Orgasm. In: Knobil E, Neill JD, editors. *Encyclopedia of reproduction*. 1st ed. vol. 4. San Diego: Academic Press, 1999. pp. 528–30.
- [32] Meyer S, Schreyer A, De Grandi P, Hohlfeld P. The effects of birth on urinary continence mechanisms and other pelvic-floor characteristics. *Obstet Gynecol* 1998;92:613–8.
- [33] Miller JB. Rabbits. In: Knobil E, Neill JD, editors. *Encyclopedia of reproduction*. 1st ed. vol. 4. San Diego: Academic Press, 1999. pp. 173–80.
- [34] Naggar AN, Komisaruk BR. Facilitation of tonic immobility by stimulation of the vaginal cervix in the rat. *Physiol Behav* 1977;19:441–4.
- [35] Pacheco P, Martínez-Gómez M, Whipple B, Beyer C, Komisaruk BR. Somato-motor components of the pelvic and pudendal nerves of the female rat. *Brain Res* 1989;490:85–94.
- [36] Ramírez VD, Lin Soufi W. The neuroendocrine control of the rabbit ovarian cycle. In: Knobil E, Neill JD, editors. *The physiology of reproduction*. 2nd ed. vol. 1. New York: Raven Press, 1994. pp. 585–611.
- [37] Sachs BD. Role of striated penile muscles in penile reflexes, copulation and induction of pregnancy in the rat. *J Reprod Fertil* 1982;66:433–43.
- [38] Sampsel CM, Miller JM, Mims BL, Delancey JOL, Ashton-Miller JA, Antonakos CL. Effect of pelvic muscle exercise on transient incontinence during pregnancy and after birth. *Obstet Gynecol* 1998;91:406–12.
- [39] Sampsel CM. Behavioral intervention for urinary incontinence in women: evidence for practice. *J Midwifery Women's Health* 2000;45:94–103.
- [40] Shafik A. Vagino-cavernosus reflex. *Gynecol Obstet Invest* 1993;35:114–7.
- [41] Shafik A. Levator ani muscle: new physioanatomical aspects and role in the micturition mechanism. *World J Urol* 1999;17:266–73.
- [42] Snooks SJ, Badenoch DF, Tiptaft RC, Swash M. Perineal nerve damage in genuine stress urinary incontinence. *Br J Urol* 1985;57:422–6.
- [43] Soto MA, Reynoso M, Beyer C. Sexual dimorphism in the motor mounting pattern of the New Zealand white rabbit: steroid regulation in vigor and rhythmicity of pelvic thrusting. *Horm Behav* 1984;18:225–34.
- [44] Sultan AH, Stanton SL. Preserving the pelvic floor and perineum during childbirth—elective caesarian section? *Br J Obstet Gynaecol* 1996;103:731–4.
- [45] Wespes E, Nogueira MC, Herbaut AG, Caufriez M, Schulman CC. Role of the bulbocavernosus muscles on the mechanism of human erection. *Eur Urol* 1990;18:45–8.
- [46] Wilson PM. Understanding the pelvic floor. *SA Med J* 1973;47:1150–67.
- [47] Wilson DB, Wilson WJ. *Human anatomy*. New York: Oxford Univ. Press, 1978.
- [48] Workman DE, Cassisi JE, Dougherty MC. Validation of surface EMG as a measure of intravaginal and intra-abdominal activity: implications for biofeedback-assisted Kegel exercises. *Psychophysiology* 1993;30:120–5.
- [49] Yang CC, Bradley WE. Peripheral distribution of the human dorsal nerve of the penis. *J Urol* 1998;159:1912–7.
- [50] Yang CC, Bradley WE. Somatic innervation of the human bulbocavernosus muscle. *Clin Neurophysiol* 1999;110:412–8.