

2004 A – 2008 B

300380261

UNIVERSIDAD DE GUADALAJARA

CENTRO UNIVERSITARIO DE CIENCIAS BIOLÓGICAS Y AGROPECUARIAS



ACTIVIDAD ELÉCTRICA DE LA CORTEZA PREFRONTAL MEDIAL EN
RELACIÓN A LAS ERECCIONES PENEANAS PSICOGÉNICAS (EPPs) EN
RATAS.

TRABAJO DE TITULACIÓN EN LA MODALIDAD DE

TESIS

PARA OBTENER EL TÍTULO DE LICENCIADO EN BIOLOGÍA

PRESENTA

RICARDO ALONSO ROMERO OROZCO

Guadalajara, Jal, Diciembre de 2009.



Universidad de Guadalajara
Centro Universitario de Ciencias Biológicas y Agropecuarias

Coordinación de carrera de Licenciado en Biología

C. Ricardo Alonso Romero Orozco

PRESENTE

Manifetamos a usted que con esta fecha ha sido aprobado su tema de titulación en la modalidad de: **TESIS E INFORMES** opción **TESIS** con el título: **“Actividad eléctrica de la corteza prefrontal en relación a las erecciones peneanas psicogénicas (EPPs) en ratas”** para obtener la Licenciatura en Biología.

Al mismo tiempo le informamos que ha sido aceptado como Director de dicho trabajo al **Dra. Marisela Hernández González**.

Sin más por el momento, reciba un cordial saludo.

ATENTAMENTE
“PIENSA Y TRABAJA”,

“2009, Año del Bicentenario de Charles Darwin”
Las Agujas, Zapopan, Jal., 25 de agosto de 2009

COMITE DE
TITULACION




DRA. GEORGINA ADRIANA QUIROZ ROCHA
PRESIDENTE DEL COMITÉ DE TITULACIÓN


BIOL. MARGARITA MORA NÚÑEZ
SECRETARIO DEL COMITÉ DE TITULACIÓN

Dra. Georgina Adriana Quiroz Rocha.
 Presidente del Comité de Titulación.
 Licenciatura en Biología.
 CUCBA.
 Presente

Nos permitimos informar a usted que habiendo revisado el trabajo de titulación, modalidad **TESIS E INFORMES**, opción **TESIS** con el título: "**Actividad eléctrica de la corteza prefrontal medial en relación a las erecciones peneanas psicogénicas (EPPs) en ratas**" que realizó el/la pasante **Ricardo Alonso Romero Orozco** con número de código **300380261** consideramos que ha quedado debidamente concluido, por lo que ponemos a su consideración el escrito final para autorizar su impresión.

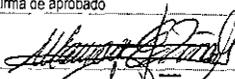
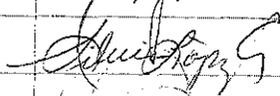
Sin otro particular quedamos de usted con un cordial saludo.

Atentamente
 Comité tutorial
 Guadalajara Jal 09 De Noviembre de 2009.


 Dra. Marisela Hernández González
 Profesor investigador titular B
 Directora de tesis

COMITE D
 TITULACION



Nombre completo de los Sinodales asignados por el Comité de Titulación	Firma de aprobado	Fecha de aprobación
Dra. Mónica Ureña		9/Nov/09
Dra. Graciela Gudíño		9/Nov/09
Dra. Silvia Josefina López Supl.		9/Nov/09
Dra. Claudia Amezcua del Carmen		9/Nov/2009

-foBo

 8/Dic/09

AGRADECIMIENTOS

Agradezco al CONACYT (proyecto 97738) por apoyar la realización de esta tesis además de apoyarme en mi desarrollo académico y brindarme las herramientas necesarias.

También a mi universidad por haberme dado el espacio y los conocimientos necesarios para mí desarrollo personal y académico.

A mis profesores por haberme transmitido su conocimiento y por siempre haber estado a la disposición de cualquier duda o necesidad.

A mi familia ya que ellos son el gran motor en mi vida dándome su apoyo incondicional y consejos, a mi madre por siempre impulsar mi desarrollo y alentar siempre la búsqueda de superación en todos los aspectos de mi vida, a mi padre por haberme enseñado valores y destrezas que guían mi vida.

A mis hermanos Rogelio, Rubén y Mercedes por darme la alegría de tenerlos en la vida así como compartir día a día la felicidad y las experiencias, que me hacen sentir bien aun en los momentos mas difíciles.

A la Dra. Marisela Hernández por su invaluable apoyo incondicional así como la orientación y guía en mi desarrollo.

Al Dr. Miguel Ángel Guevara por apoyarme siempre y brindarme el conocimiento y habilidades necesarias en mi formación.

A mi Sinodales Dra. Mónica Ureña, Dra. Graciela Gudiño y la Dra. Silvia Josefina López y la Dra. Claudia Amezcua por su tiempo y esfuerzo así como su conocimiento y consejos que me brindaron en la revisión de la tesis.

A Leopoldo Mancilla por haberme enseñado las técnicas de implante.

A Koral Rivera por las largas sesiones que me brindó para enseñarme la adecuada realización de registros de conducta.

A mis compañeros de laboratorio y amigos Claudia Amezcua, Mayra, Marina, Ross, Blanca, Lucia y Diego por estar en todo momento ayudándome y siempre resolviendo mis dudas e inquietudes ya que todos y cada uno de ellos me enseñaron muchas cosas que estaré eternamente agradecido.

A Don Ricardo por estar siempre al pendiente de mis sujetos de estudio.

A Manuel el veterinario por el cuidado y atención del bioterio.

A Erika e Irene del laboratorio de Neurobiología del CUCBA por el apoyo en los cortes histológicos.

A todos mis sujetos de estudio.

A todos mis amigos que me brindaron su apoyo incondicional.

DEDICATORIA

Dedico mi tesis a mi familia, ya que ellos son las personas que quiero y admiro y que siempre están en todo momento de mi vida conmigo.

RESUMEN

La motivación sexual, definida como todos aquellos procesos y actos que ejecuta el sujeto para tener contacto con la potencial pareja sexual, así como la activación sexual, cuyo principal indicador es la erección peneana en el macho, requieren de la adecuada detección y procesamiento de estímulos sensoriales internos y/o externos con significado sexual. Se ha sugerido que la corteza prefrontal juega un importante papel en el procesamiento y asignación de valor incentivo de tales estímulos, por lo que el objetivo de este estudio fue investigar, mediante el registro electroencefalográfico, si una de las regiones prefrontales de la rata macho (la medial) muestra una funcionalidad característica en relación a los estados de motivación y activación sexual de ratas macho. Trece ratas macho sexualmente expertas fueron implantadas bilateralmente y a permanencia en la corteza prefrontal medial y, después de 8-10 días de recuperación postquirúrgica, se registró el EEG durante el estado vigilia-quieto sin motivación sexual; el estado vigilia-quieto con motivación sexual (inmediatamente después de una o dos intromisiones con una hembra receptiva); acicalamiento genital con motivación sexual y estado de activación sexual (ocurrencia de erecciones peneanas psicogénicas, en presencia de una hembra receptiva inaccesible). Sólo las ratas macho sexualmente motivadas, presentaron en el estado vigilia quieto, una mayor potencia absoluta (PA) a los 9, 11 y 18 Hz en la CPF medial izquierda y derecha. Durante la ocurrencia de erecciones peneanas psicogénicas, la CPFmedial presentó una mayor PA a los 11 y 17 Hz, aunado a una menor PA y correlación de frecuencias rápidas (24-28 Hz) respecto a la conducta de acicalamiento genital, acto motor similar y de postura equivalente a aquella de las erecciones peneanas psicogénicas. Estos datos sugieren que la funcionalidad electroencefalográfica de la CPFm, es sensible a los diferentes estados de motivación y activación sexual que experimenta la rata macho en condiciones ex cópula.

Índice	
ABREVIATURAS	1
INTRODUCCIÓN	2
ANTECEDENTES	3
CONDUCTA SEXUAL	3
<i>Aspectos motivacionales de la conducta sexual</i>	4
Arousal y Motivación Sexual	4
<i>Aspectos consumatorios o de Ejecución sexual</i>	7
Erección peneana	9
Regulación hormonal de la erección peneana	14
Regulación neural de la erección penenana	15
LA CORTEZA PREFRONTAL	17
PLANTEAMIENTO DEL PROBLEMA	21
OBJETIVOS	23
HIPÓTESIS	23
METODOLOGÍA	24
SUJETOS	24
IMPLANTE INTRACEREBRAL DE ELECTRODOS	24
REGISTRO DE ERECCIONES PENEANAS PSICOGÉNICAS.	26
REGISTRO DE LA ACTIVIDAD ELECTROENCEFALOGRÁFICA	28
ANÁLISIS EEG	29
ANÁLISIS HISTOLÓGICO	29
ANÁLISIS ESTADÍSTICO	30
RESULTADOS	31
DISCUSIÓN	39
CONCLUSIONES	45
APÉNDICE	46
ELECTROENCEFALOGRAMA (EEG)	46
REFERENCIAS	49

ABREVIATURAS

Acicalamiento genital	AG
Área insular agranular medial	IAD
Área insular agranular ventral	IAV
Área preóptica medial	APOm
Área tegmental ventral	ATV
Áreas Frontales	Fr1, Fr2, Fr3
Corteza prefrontal	CPF
Corteza prefrontal medial	CPFm
Corteza prefrontal Orbital	CPFo
Cortezas prefrontales	CPFs
Dopamina	DA
Erecciones peneanas espontaneas	EPE
Erecciones peneanas Psicogénicas	EPPs
Erecciones peneanas reflejas	EPR
Infralímbica	IL
Lateral orbital	OL
Núcleo <i>Accumbens</i>	Acc
Núcleo paragigantocelularis	NPGi
Núcleo paraventricular	NPV
Orbital medial	OM
Orbital ventral	OV
Orbital ventrolateral	OVL
Potencia absoluta	PA
Potencia relativa	PR
Prelímbica	PI

INTRODUCCIÓN

En la historia evolutiva, los organismos han desarrollado mecanismos para su supervivencia y adaptación que coordinan procesos fundamentales a nivel sensorial y procesos motores específicos que permiten la ejecución de conductas voluntarias dirigidas a una meta. Esta habilidad de control a nivel sensorial y motor, involucra la participación de diversas áreas y estructuras cerebrales, entre las cuales destaca la corteza prefrontal (CPF). La corteza prefrontal es la región más anterior de la corteza que envía y recibe densas proyecciones desde el tálamo mediodorsal del tálamo. Se ha sugerido que la corteza prefrontal juega un papel clave en procesos motivacionales y emocionales que llevan a la expresión de diversas conductas típicas de la especie, organizando secuencias motoras espaciotemporales específicas para la realización exitosa de dichas conductas y a la vez procesando los estímulos sensoriales captados por los órganos de los sentidos, a los que asigna un significado cualitativo y/o cuantitativo (valor incentivo). Varias evidencias experimentales han mostrado que la CPF presenta especialización subregional, donde la corteza prefrontal medial (CPFm) y la corteza prefrontal orbital (CPFo) parecen jugar diferentes papeles en las funciones cognitivas y motivo-emocionales. Ya que la conducta sexual es una conducta motivada que resulta del procesamiento de estímulos externos y/o internos con significado sexual, en este estudio se investigó, mediante el registro electroencefalográfico, si una de las regiones prefrontales de la rata macho (la medial) muestra una funcionalidad característica en relación a uno de los principales indicadores de arousal sexual, la erección peneana psicogénica, la cual requiere, para su inducción, del adecuado procesamiento y asignación del valor incentivo de los estímulos emitidos por la rata hembra.

ANTECEDENTES

CONDUCTA SEXUAL

Desde el punto de vista biológico, la conducta sexual masculina se define como todas las acciones y procesos necesarios y suficientes para que el macho logre llevar los gametos masculinos (espermatozoides) a los óvulos. Este tipo de conducta es en la mayoría de las especies una conducta estereotipada, sin embargo existen excepciones, tal es el caso del humano que no tiene una secuencia de actos motores ni una postura establecida y definida, sino que puede variar según la preferencia de los individuos (Rivera-Sánchez, 2007).

La conducta sexual, igual que otras conductas como la alimentación, la bebida, la construcción de nido y la agresión predatoria, entre otras, es una conducta motivada típica de la especie, ya que está dirigida en tiempo y espacio a una meta específica (que en este caso, sería la pareja sexual) (Hull y col.1991). Esta conducta ha sido objeto de estudio de numerosos trabajos, utilizándola como modelo para investigar los diferentes procesos neurales, fisiológicos, endocrinos y socioambientales, de cuya adecuada integración depende su exitosa manifestación.

En la rata macho, la conducta sexual consta de dos fases:

Una fase apetitiva que implica los aspectos motivacionales, como las actitudes de cortejo (conductas de orientación, olfateo y persecución de la hembra). En el humano, esta fase implica el deseo, interés y actos motores que el individuo efectúa para lograr hacer contacto con una pareja potencial.

Una fase consumatoria o de ejecución, que implica los actos motores característicos de la interacción copulatoria; en el caso de la rata macho son la monta (M), la intromisión (I) y la eyaculación (E) (Meisel y Sachs, 1994; Everitt, 1990).

ASPECTOS MOTIVACIONALES DE LA CONDUCTA SEXUAL

Arousal y Motivación Sexual

En la rata macho, la fase apetitiva de la conducta sexual se caracteriza por la ocurrencia de conductas que ejecuta para lograr la interacción copulatoria, tales como las conductas de aproximación, de orientación, de investigación olfatoria y gustativa de la región anogenital de la hembra y la investigación de la orina (Dewsbury, 1979; Meisel y Sachs, 1994). Tanto el macho como la hembra pueden emitir vocalizaciones ultrasónicas durante este periodo, las cuales, probablemente, aumentan la excitación sexual de la pareja y de sí mismos (Dewsbury, 1979; Meisel y Sachs, 1994).

Es importante destacar que en el macho solo se produce el interés por la hembra, si ésta se encuentra en la fase de proestro de su ciclo estral (fase de calor o aceptación de los intentos copulatorios del macho), durante el cual la rata hembra muestra la mayor *atractividad* (fuerza de los estímulos propios de la hembra para atraer a un macho), *proceptividad* (brincos rápidos con las patas traseras rígidas "darting"; orejeo y brincos entrecortados que incitan al macho de manera provocativa, para que realice el patrón consumatorio) y *receptividad* (postura de lordosis, con arqueamiento de la espalda y presentación del orificio vaginal para que el macho pueda lograr la inserción peneana).

Durante mucho tiempo se consideró que la conducta sexual era una conducta motivada multisensorial, esto es, que requería, para su adecuada manifestación, de la detección y procesamiento de todos los tipos de información sensorial. Sin embargo, actualmente se tienen evidencias recientes que muestran que efectivamente, ciertos sentidos son más importantes que otros. Por ejemplo, en la rata, se ha mostrado que la estimulación olfatoria y somatosensorial son las más importantes (Meisel y Sachs, 1994).

Para que los sujetos se vean motivados a buscar la interacción sexual con una potencial pareja sexual, se requiere de dos aspectos importantes: 1) que el sujeto presente un medio hormonal interno adecuado y 2) que se lleve a cabo un adecuado procesamiento de los estímulos incentivos (relevantes) procedentes de la potencial pareja sexual. Si las dos condiciones se cumplen, entonces es posible que en los sujetos se genere un "estado motivado" que los inducirá a realizar una serie de actos para lograr la interacción sexual. Como resultado de lo anterior, si el sujeto logra hacer contacto físico con la pareja sexual, entonces será posible que empiece a realizar una serie de actos propios de la interacción sexual (estimulación perigenital durante montas) que redundarán en un estado de activación o "arousal" sexual asociado al proceso de erección peneana.

El arousal sexual, al igual que otros constructos psicológicos, es un término ampliamente utilizado, pero cuya definición objetiva ha sido difícil de establecer. A través de los años, el término arousal o activación sexual ha sido utilizado indistintamente como sinónimo de motivación sexual, aún cuando ambos términos han tenido una resistencia a la definición específica.

La motivación sexual se ha definido como el conjunto de procesos que hacen que un organismo busque contacto sexual con otro organismo de la misma especie y generalmente del sexo opuesto (Ågmo, 1999), es un término que se refiere al ímpetu que surge de la estimulación interna y/o externa para buscar o crear la ocasión de establecer la interacción sexual y es medida por la disposición de los organismos para trabajar (gastar energía) y tener acceso a la potencial pareja sexual.

Por otro lado, el término arousal fue primeramente descrito por Moruzzi y Magoun (1949) para referirse a un estado fisiológico central de sobreactivación. Pfaff (2006) describe que un animal o ser humano se encuentra activado sexualmente cuando está: más alerta a todos los tipos de estímulos sensoriales, más activo conductualmente y más reactivo emocionalmente.

Bajo esta descripción, entonces, el arousal sexual no es más que un tipo específico de sobreactivación en el que el sujeto está más alerta a los estímulos con significado sexual, presenta más despliegues motores y conductuales (para lograr la interacción sexual), y está más reactivo a las emociones (sexualmente hedónicas y/o afectivas). Sin embargo, esta descripción de arousal sexual está muy lejos de la concepción que se ha dado durante mucho tiempo relacionándolo sobre todo con procesos motivo-emocionales y (en el caso de los machos) de manera muy particular, con la erección penenana (Sachs, 2007).

El arousal o activación sexual y la motivación sexual son dos términos semi-independientes, ya que pueden ocurrir en algunos momentos de forma independiente y en otros de forma simultánea.

Para que se genere la motivación sexual es necesaria la influencia de hormonas gonadales sobre las estructuras que conforman el circuito neural involucrado en la detección de estímulos sensoriales. Sin embargo, la simple detección de estímulos, con significado sexual, no es suficiente; es necesario además que haya un procesamiento adecuado de tales estímulos que permitan la adecuada asignación del valor incentivo, así como su percepción como recompensante. Los organismos son capaces de detectar que los estímulos provenientes de una potencial pareja sexual difieren de todos los demás estímulos existentes, como puede ser el olor del sexo opuesto, de tal forma que machos y hembras de diversas especies responden con acercamientos a los estímulos de relevancia sexual emitidos por los miembros del sexo opuesto (Hernández-González y Guevara, 2009).

La estimulación somatosensorial sobre todo proveniente de la región genital es la que principalmente genera, de manera más rápida, un estado de activación sexual, la cual ocurrirá generalmente, después de que se haya hecho el contacto físico con la pareja sexual. Sin embargo, antes de que ocurra el contacto físico y para que se induzca el estado motivado de los sujetos, son otros los estímulos sensoriales que jugarán el papel más importante, y estos son detectados a

distancia. En el caso de la rata, es la estimulación olfatoria la que juega un papel primordial en la inducción de este estado de motivación y arousal sexual. Un ejemplo claro de inducción de arousal sexual por estímulos percibidos a distancia es la inducción de erecciones peneanas psicogénicas (EPP) en la rata macho, las cuales son inducidas por la detección y percepción de las señales olfatorias, auditivas y visuales que el macho percibe de la rata hembra receptiva, sin que tenga acceso físico a ella (Sachs y Barfield, 1976; Sachs y Liu, 1998).

Estas erecciones de la rata macho que pueden ocurrir en respuesta a estímulos emitidos por la hembra, sin contacto físico, serían equivalentes a aquellas erecciones que ocurren en humanos como resultado de pensamientos con contenido sexual así como de ver o escuchar estímulos con significado erótico o sexual (Sachs, 2007).

ASPECTOS CONSUMATORIOS O DE EJECUCIÓN SEXUAL

La conducta copulatoria de la rata macho es innata y está compuesta por patrones motores estereotipados que consisten en montas e intromisiones repetidas que culminan en la eyaculación (Meisel y Sachs, 1994) (Figura 1).

La monta se puede identificar cuando el macho con las patas delanteras trepa sobre la grupa de la hembra sujetando sus flancos traseros y ejecutando movimientos pélvicos rítmicos y alternantes sin llegar a conseguir la inserción del pene en la vagina, la cual dura aproximadamente de 2 a 3 segundos.

La intromisión se refiere a la inserción del pene en la vagina durante la monta y se asocia con un movimiento pélvico profundo hacia adelante seguido por una desmonta brusca seguida de dos o tres pasos hacia atrás (Baum 1992; Nelson, 1996).

La eyaculación se asocia con un movimiento pélvico vigoroso, cuando el macho eyacula levanta sus patas delanteras y ocurre una desmonta lenta (Nelson, 1996). En cuanto el macho eyacula este entra en un periodo al que se le ha denominado *periodo refractario*, en el cual el macho no es sensible ni responde a ningún estímulo que le propicie la hembra; este periodo dura aproximadamente de 5 a 10 minutos (Meisel y Sachs, 1994).

Durante la ejecución copulatoria de la rata macho, aparte de los actos motores gruesos característicos (M, I y E), es fundamental la ocurrencia del proceso de erección peneana, elemento motor fino, crucial para la respuesta de inserción vaginal, emisión y eyaculación.

MONTA



INTROMISION



EYACULACION



Figura 1. Esquema que muestra las posturas que adoptan las ratas macho y hembra durante los actos motores característicos de la interacción sexual. Tomado de Guevara y Hernández-González (2006).

Erección peneana

La erección peneana se define como la extensión del glande por fuera del prepucio como resultado de la rigidez o tumescencia del pene, la cual resulta de una serie de procesos vasculares, neurales, endocrinos y paracrinicos que se desatan en respuesta a la estimulación de diferentes modalidades sensoriales y es fundamental en la conducta sexual masculina para llevar a cabo la emisión seminal y la eyaculación (Moore y Rogers, 1984; Moore, 1986; Benson, 1988; Hernández- González, 2000).

La erección es claramente dependiente de eventos vasculares, ya que la entrada masiva de sangre al pene juega un papel primordial en este mecanismo (Benson, 1988).

En el humano, el tejido eréctil consta de tres partes: dos cuerpos cavernosos y el cuerpo esponjoso, el cual contiene la uretra. Anatómicamente el tejido eréctil de los cuerpos cavernosos y esponjosos está compuesto por numerosos espacios cavernosos separados por trabéculas, las trabéculas están compuestas por fibroblastos, colágeno y fibras elásticas, además de gran cantidad de músculo liso (Mckenna y Nadelhaft, 1986).

Durante la excitación sexual, hay un aumento significativo de la presión arterial así como de la frecuencia cardíaca; la sangre fluye en mayor cantidad a los cuerpos cavernosos y ese flujo presiona la vena que drena la salida de la sangre, de tal manera que ésta se mantiene en los cuerpos cavernosos que se hinchan debido a la presión (Benson, 1988).

Además de las estructuras antes mencionadas, en la rata existen ciertas diferencias ya que en estos roedores el músculo estriado juega un papel muy importante en la erección. Dentro de los músculos estriados que participan en la erección se encuentran el isquiocavernoso y bulboesponjoso así como el *levator ani*, que se inserta en el bulbo y rodea al recto. Tales músculos estriados están inervados por la rama motora del nervio pudendo (Mckenna y Nadelhaft, 1986). La remoción del músculo isquiocavernoso en ratas afecta las intromisiones, debido a que el pene no alcanza la rigidez suficiente para ejecutar adecuadamente esta conducta, mientras que la remoción del bulboesponjoso afecta las erecciones intensas, de tal forma que se altera el depósito del tapón seminal que se expulsa durante la eyaculación, el músculo *levator ani* actúa en conjunto con el músculo bulboesponjoso para aumentar la erección (Sachs, 1982) (Figs. 2 y 3).

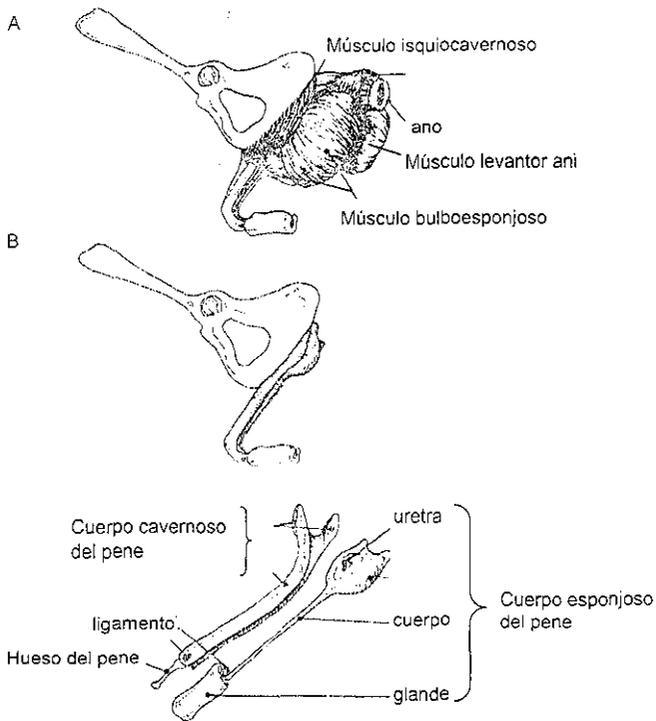


Figura 2. Anatomía básica de los músculos estriados y cuerpos eréctiles del pene de la rata. A. vista lateral incluyendo músculos; B. vista lateral con los músculos removidos. Tomado de Meisel y Sachs (1994).

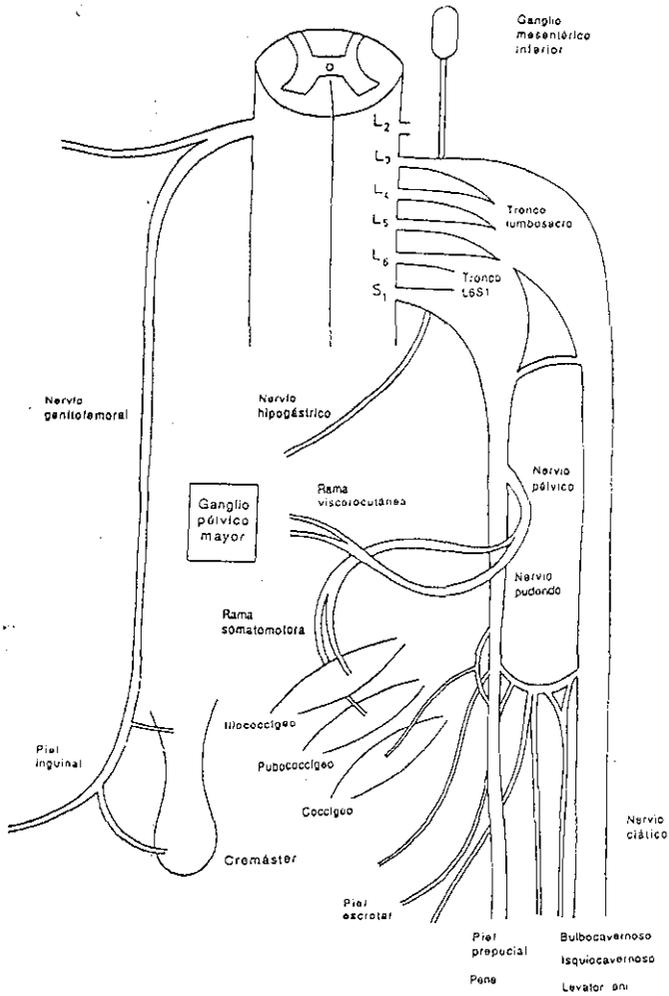


Figura 3. Esquema que muestra el origen y proyección de los nervios pélvico, pudendo e hipogástrico que constituyen la innervación principal al pene de la rata. Tomado de Pacheco y col., 1989.

Fuera del contexto de la cópula y de manera experimental, se han descrito en la rata tres diferentes tipos de erecciones: las erecciones peneanas espontáneas (EPE), las erecciones sin contacto, también denominadas erecciones peneanas psicogénicas (EPPs) y las erecciones peneanas reflejas (EPR). Las EPE son aquellas que ocurren en ratas hospedadas en aislamiento o en grupo y que se observan en ausencia de cualquier estímulo incentivo proveniente de una hembra, ya sea visual, olfativo o auditivo (Holmerg y col., 1985; Heaton y Varrin, 1991; Meisel y Sachs, 1994). Estas ocurren principalmente alrededor de la pubertad y son muy poco frecuentes en ratas adultas (Hernández-González, 2000).

Las EPR ocurren en respuesta a la estimulación mecánica directa sobre el prepucio. Estas han sido descritas sobre todo en condiciones experimentales, en las que la rata es colocada en posición supina para, mediante el uso de un cotonete, de unas pinzas o directamente con los dedos del experimentador, retraer el prepucio para mantener el glande en el exterior y así inducir la erección y reflejos peneanos de latigqueo y de formación de copa (Hart, 1968).

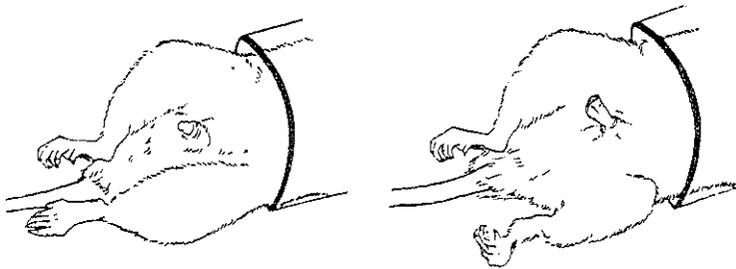


Figura 4. Esquema que muestra la posición supina en la cual se coloca a la rata para la inducción de erecciones peneanas reflejas (EPR) Tomado de Hart (1968).

Las EPPs se presentan cuando el macho puede ver, escuchar y olfatear a una hembra receptiva, pero no tiene acceso a ella (Sachs y Barfield, 1976; Sachs y Liu, 1998).

Los diferentes tipos de erección peneana, generados ya sea de forma espontánea (EPE) o experimental (EPPS y EPR) han sido ampliamente utilizados para estudiar las bases neurofisiológicas y hormonales que las regulan (Holmerg y col., 1985; Heaton y Varrin, 1991; Meisel y Sachs, 1994; Hernández-González, 2000; Sachs y Liu, 1998; Sachs y Barfield, 1976).

Regulación hormonal de la erección peneana

Además de una adecuada regulación neural, se tiene otro factor que es relevante para que se lleve a cabo la erección y la conducta sexual propiamente dicha, que es la acción de las hormonas gonadales sobre estructuras neurales y órganos periféricos específicos. Durante mucho tiempo se pensó que era la testosterona, el principal andrógeno secretado por los testículos, la principal responsable de la generación de la erección peneana, sin embargo, a la fecha se sabe que también otros metabolitos de la testosterona pueden participar de forma importante en la inducción de las erecciones tanto in copula como ex cópula.

Por ejemplo, la conducta copulatoria de ratas macho, incluyendo erecciones *in copula*, pueden ser mantenidas por grandes dosis de estradiol pero no por dihidrotestosterona (Meisel y col., 1984; Meisel y Sachs, 1994). Contrariamente, las erecciones reflejas son sensibles a la dihidrotestosterona, pero no al estradiol (Hart, 1979; Meisel y col., 1984). Se ha reportado que la testosterona y dihidrotestosterona en dosis similares, son capaces de mantener la erección en ratas (Gray y col., 1980; Meisel y col., 1984). El estradiol parece no tener efecto directo en las erecciones reflejas de ratas (Gray y col., 1980; Meisel y col., 1984), sin embargo, otros estudios reportan que machos castrados y tratados con estradiol, recuperan la capacidad de generar erecciones ex cópula.

Por ejemplo, en un trabajo realizado por Manzo y col., (1999) castraron ratas macho Wistar sexualmente expertos y observaron que las erecciones psicogénicas o sin contacto no se presentaban, mientras que los machos castrados y posteriormente tratados con propionato de testosterona, dihidrotestosterona o dihidrotestosterona más benzoato de estradiol, desplegaban erecciones psicogénicas similares a las presentadas antes de ser castrados a partir del día seis después de la administración hormonal.

Las respuestas sexuales particulares también varían en su relativa sensibilidad a cambios en los niveles de estas hormonas. Por ejemplo, la respuesta eréctil del hombre a estímulos visuales eróticos es menos dependiente de los niveles de testosterona plasmática que las erecciones durante la interacción sexual o durante el sueño (o tumescencia peneana nocturna) (Kwan y col., 1983; Carani y col., 1992).

Regulación neural de la erección penénea

Se ha descrito que existe un “*sistema espinal generador*”, que controla la erección y que puede ser activado por los nervios aferentes del pene, el pélvico y posiblemente el hipogástrico; éste sistema es a su vez controlado por el cerebro, que ejerce una función tanto inhibitoria como excitadora sobre su actividad. Las estructuras anatómicas o las redes involucradas en la mediación de la EP incluyen la corteza prefrontal, hipocampo, hipotálamo, amígdala, mesencéfalo, puente y médula espinal. Los sitios supraespinales que proyectan directamente al generador espinal incluyen el núcleo paraventricular (NPV), el APOm, el *locus coeruleus*, el núcleo *paragigantocelularis* (NPGi), la formación reticular parapiramidal, el *rafé magnus*, el *rafé palidus* y el grupo celular adrenérgico A5 (Swanson y col., 1987; Marson y Mckenna, 1990) (fig. 5). Mediante la investigación en modelos animales en monos y ratas se ha podido observar que la estimulación del NPV provoca un incremento en la presión del pene como en la erección y habiendo una lesión en éste las erecciones son suprimidas, por lo que se ha sugerido que el NPV es un centro de reflejo supraespinal proeréctil.

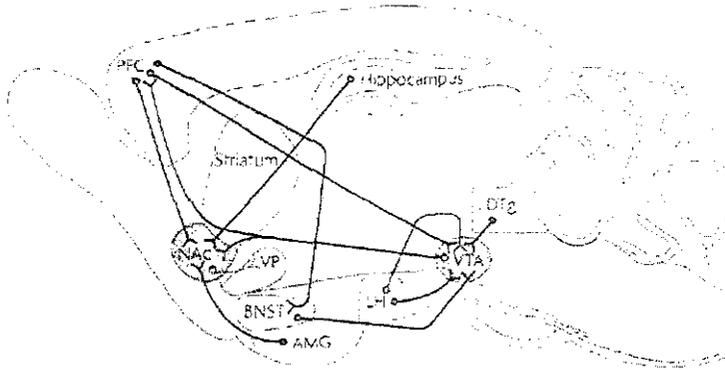


Figura 5. Esquema simplificado donde se representan algunas de las principales estructuras que intervienen en la erección peneana en ratas. PFC (corteza prefrontal), VTA (área tegmental ventral), Hipocampus, AMG (Amígdala), NAc (Núcleo Accumbens), VP (pálido ventral), BNST (Núcleo de la base de la stria terminalis), LH (Hipotálamo lateral), LDTg (tegmento laterodorsal).

Al APOm se le asigna el papel de centro integrador que colecta información desde una variedad de orígenes y redistribuye esta información a estructuras hipotalámicas y del tallo cerebral más directamente conectadas a los núcleos espinales que controlan la erección, esto es, el NPV y el NPGi. Tanto al APOm como a la amígdala medial se les considera como estructuras activadoras de la erección peneana (Meisel y col. 1984; Kondo, 1992., Kondo y col. 1997) en lo que refiere al NPGi se le ha asignado un papel preponderantemente inhibitorio sobre la función eréctil, esto es, tiene una función inhibitoria sobre los sistemas espinales proeréctiles con el fin de permitir la erección peneana (Marson y Mckenna 1990).

Entre los neurotransmisores involucrados en el control supraespinal de la erección se encuentran la dopamina (DA), serotonina, oxitocina, glutamato y otros neuropéptidos y hormonas.

Una gran cantidad de evidencias experimentales sugieren un papel crucial de la DA en la regulación de la función eréctil tanto en animales como en humanos (Melis y Argiolas, 1999; Van Furth y col. 1995). Incrementos en la actividad de los sistemas DA centrales se correlacionan con actividad sexual (Pfaus y col. 1990). La DA en particular, tiene una actividad localizada en el NPV y APOm, provocando una activación de las vías oxitocinérgicas que proyectan hacia el generador espinal de la erección. También se ha reportado que en ratas, la inyección de oxitocina, glutamato o agonistas dopaminérgicos provoca episodios de erección peneana.

LA CORTEZA PREFRONTAL

Históricamente, la corteza prefrontal ha sido definida como la región cortical que recibe proyecciones desde el núcleo mediodorsal del tálamo (Rose y Woolsey, 1948). En humanos, primates y ratas la corteza prefrontal es una región funcionalmente heterogénea que juega un papel muy importante en una gran cantidad de procesos cognitivos y motivo-emocionales.

La corteza prefrontal de la rata se divide en 5 áreas principales: **área del cíngulo anterior** (Cg1, Cg2 y Cg3) o **prelímbica** (PL); **infralímbica** (IL), **orbital lateral** (OL), **orbital ventrolateral** (OVL), **orbital ventral** (OV) y **orbital medial** (OM), **área insular agranular ventral** (IAV) y **dorsal** (IAD) y **áreas frontales** (Fr1, Fr2, Fr3) (Kolb, 1990) (Fig. 6).

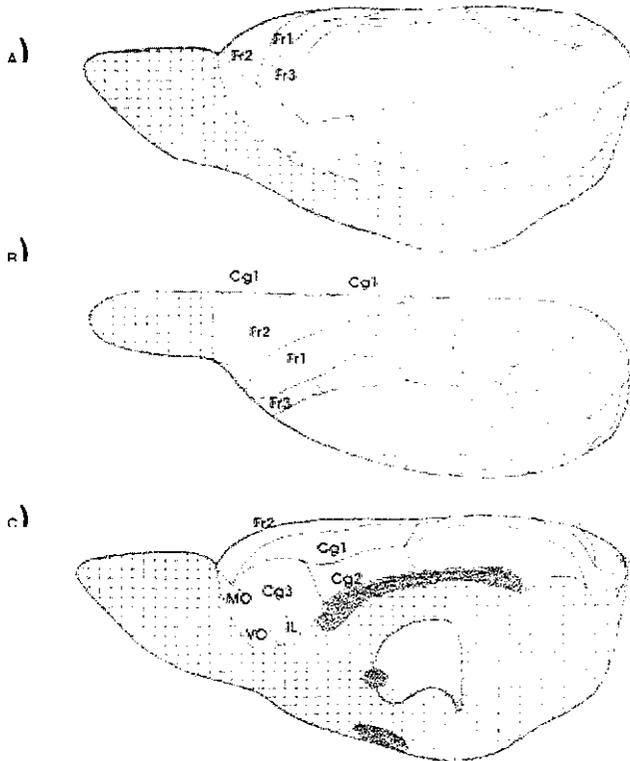


Figura 6. Esquema de las áreas corticales de la rata: A); vista lateral (áreas frontales Fr1, Fr2, Fr3). B); vista dorsal (Cg1, Fr1, Fr2, Fr3). C); vista medial (Cg1, Cg2, Cg3, Fr2, MO, VO, IL) tomado de (Kolb, 1990).

Estudios anatomofuncionales han mostrado que la corteza prefrontal de la rata está constituida de tres subregiones funcionalmente distintas, (1) región prefrontal medial (CPFm), que incluye a las áreas Cg1, Cg2, Cg3, prelímbica e infralímbica; (2) región prefrontal orbital (CPFo), incluyendo a las áreas orbitales ventral, lateral, ventrolateral y medial, así como a las áreas insulo-agranulares; y (3) región equivalente al campo frontal de los ojos en primates (Fr2) (Kolb, 1990; Uylings y Van Eden, 1990).

Recientes investigaciones han revelado que la rata sirve como un excelente modelo animal para el estudio de las funciones prefrontales (Kesner, 2000; Brown y Bowman, 2002; Uylings y col., 2003), y varios trabajos han mostrado el diferente funcionamiento de las subregiones de la CPF durante ciertas funciones y/o conductas motivadas. La CPFm está involucrada en funciones tales como el orden temporal de eventos secuenciales, tareas de memoria, procesamiento cognitivo de más alto orden, y procesamiento de información relevante, como control de la atención, razonamiento y toma de decisiones; en tanto que la CPFo participa en los procesos de discriminación olfatoria en ratas, perros, monos y humanos, pero sin un decremento en el umbral de detección, de ahí que juega un papel relevante en los procesos motivo-emocionales de las conductas dirigidas a una meta y en las conductas guiadas para la obtención de una recompensa (Kolb, 1990; Uylings y Van Eden, 1990., Uylings y col., 2003; Yonemori, y col., 2000).

La conducta sexual es una conducta motivada cuya ejecución depende de la generación previa de un estado sexualmente motivado. Varios estudios han mostrado la participación de la corteza prefrontal en los aspectos motivacionales y de ejecución motora de la conducta sexual (Ágmo y col., 1995; Hernández-González y col., 1998; Kolb, 1984; Fernández-Guasti y col., 1994; Lubar y col., 1973; Michal, 1973) y también existen evidencias de que la corteza prefrontal participa en el procesamiento de los estímulos incentivos de la potencial pareja para generar el arousal y motivación sexual (Hernández-González y Guevara, 2009).

Bunnell y col. (1966) mostraron en hámsteres que la ablación de la corteza cingulada incrementaba el umbral para alcanzar el arousal o activación sexual y resultados similares fueron reportados en ratas por Soulairac y Soulairac (1972). Estos fueron los primeros intentos por investigar el posible papel de la corteza prefrontal en la conducta sexual. Desde entonces, otros estudios han sido realizados para determinar el papel exacto que esta región cortical juega en la conducta sexual. Estudios tales como los realizados por Lubar y col. (1973), Michal (1973) y Kolb (1984, 1990) han demostrado que lesiones en esta área cortical alteran la organización secuencial, procesamiento sensorial y memoria de conductas motivadas tales como la interacción sexual. Además, lesiones prefrontales en ratas machos prolongan las latencias de intromisión y eyaculación, así como la duración del intervalo posteyaculatorio, provocando que tengan una menor probabilidad de que manifiesten una interacción sexual exitosa (Fernández-Guasti y col., 1994). Ágmo y colaboradores (1995) hicieron un interesante estudio en el cual realizaron extensas ablaciones de la corteza prefrontal medial y dorsal, lo cual indujo un incremento del tiempo requerido para iniciar la ejecución copulatoria (dos horas o más) en machos que estuvieron en continuo contacto a hembras receptivas. Sin embargo, tan pronto iniciaron la copuía, los animales lesionados la ejecutaron de manera completamente normal, sugiriendo que probablemente esta alteración resultó de la dificultad que tuvieron los machos para identificar a la hembra como un incentivo sexual.

Estudios realizados en nuestro laboratorio han mostrado que la funcionalidad electroencefalográfica de la corteza prefrontal medial y de la corteza prefrontal orbital de ratas macho sexualmente motivadas (por su cercanía a una hembra receptiva) es muy diferente de aquella actividad prefrontal que muestran los machos que no están sexualmente motivados (Hernández-González y col., 2007) y que la correlación electroencefalográfica entre las cortezas prefrontales y entre el núcleo accumbens es mayor en los machos sexualmente motivados respecto a los no motivados (Guevara y col., 2008).

PLANTEAMIENTO DEL PROBLEMA

La CPF juega un papel clave en procesos motivacionales y emocionales que llevan a la expresión de diversas conductas típicas indispensables para la supervivencia del organismo. Participa básicamente organizando secuencias motoras espaciotemporales muy específicas y a la vez procesando los estímulos sensoriales captados por los órganos de los sentidos, a los que asigna un valor o un significado cualitativo.

Varios trabajos han dado evidencia de que la CPF está constituida por dos principales subregiones: la corteza prefrontal medial (CPFm) y la corteza prefrontal orbital (CPFo), las cuales parecen ser funcional y anatómicamente distintas entre sí. Se ha sugerido que CPFmedial es la subregión prefrontal homóloga funcional de la corteza prefrontal dorsolateral de humanos y monos cuyo principal papel radica en el procesamiento de alto orden de las señales sensoriales. La conducta sexual es catalogada como una conducta motivada dependiente en gran medida de los estímulos sobre todo olfatorios y somatosensoriales en la rata. Para que la conducta reproductiva se lleve a cabo con éxito, es necesaria la presencia de los estímulos sensoriales provenientes de la hembra, de tal forma que en respuesta a estos estímulos el macho despliega una serie de respuestas de orientación, búsqueda, y acercamiento a la hembra, conductas apetitivas indicadoras de la presencia de un estado de motivación sexual el cual, se ha sugerido, resulta del procesamiento sensorial a nivel de la corteza prefrontal medial y orbital. Por otro lado, el estado de arousal o activación sexual masculina, ha sido asociado básicamente con la presencia de erección peneana, la cual ha sido usada como el indicador fisiológico más evidente y confiable de la activación sexual.

En el contexto de la interacción sexual de la rata macho, la erección peneana se presenta después de que ocurre el contacto físico entre la pareja, sin embargo, existen modelos experimentales de erección peneana ex-cópula en los cuales, por la sola percepción de estímulos provenientes de la hembra receptiva, se induce la erección peneana aún sin tener contacto físico, dando evidencia de que el sistema nervioso del macho es capaz de percibir y procesar las señales

remotas emitidas por la hembra, les asigna un valor incentivo relevante y por tanto, se induce el estado de arousal o activación sexual acompañado de los procesos de erección peneana.

En el estudio de la conducta sexual, tanto a nivel clínico como de investigación básica, los términos de motivación y activación sexual generalmente han sido utilizados como sinónimos, sin embargo, se ha propuesto que estos son dos eventos independientes aunque íntimamente correlacionados. Por lo anterior, dada la propuesta de que la CPF medial juega un papel importante en el procesamiento de alto orden de las señales sensoriales, así como en la asignación del valor incentivo de los mismos, y considerando la distinción entre motivación y activación sexual, el objetivo de este estudio fue investigar si los estados de motivación y activación sexual de la rata macho se correlacionan con cambios EEG característicos de la corteza prefrontal medial.

El determinar un diferente funcionamiento prefrontal medial en relación a los estados de motivación (estado de alerta del macho en presencia de hembra receptiva inaccesible) y activación sexual (ocurrencia de erección peneana en presencia de hembra receptiva inaccesible) dará evidencia electroencefalográfica de la distinción entre estos dos procesos de la interacción sexual en la rata macho.

OBJETIVOS

Caracterizar el patrón electroencefalográfico de la corteza prefrontal medial en ratas macho sexualmente motivadas y en ratas macho sin motivación sexual durante el estado vigilia-quieto.

Caracterizar el patrón electroencefalográfico de la corteza prefrontal medial en ratas macho sexualmente motivadas durante el acicalamiento genital y durante el estado de activación sexual.

HIPÓTESIS

La actividad electroencefalográfica de la corteza prefrontal medial de ratas macho presentará una mayor potencia absoluta durante el estado sexualmente motivado respecto al no motivado.

La actividad electroencefalográfica de la corteza prefrontal medial de ratas macho durante el estado de activación sexual, esto es, en relación a la ocurrencia de erecciones peneanas psicogénicas, presentará una menor PA y menor correlación interprefrontal respecto al acicalamiento genital sexualmente motivado.

METODOLOGÍA

SUJETOS

Se utilizaron 15 ratas macho de la cepa Long Evans que fueron procreadas y mantenidas en el bioterio del Instituto de Neurociencias de la Universidad de Guadalajara. Después del destete, los machos se hospedaron en cajas medianas con una cama de aserrín, tres machos por caja. Todos los sujetos se mantuvieron bajo un ciclo de luz-oscuridad invertido (12 h luz/ 12 h oscuridad) a una temperatura de $24 \pm 2^\circ \text{C}$. con alimentación y agua *ad libitum*.

Cuando alcanzaron la edad de 3-4 meses (300 - 500 g. de peso), fueron sometidos a 3 pruebas de interacción sexual. Para las pruebas de conducta sexual se utilizaron hembras receptivas (en su fase de estro de su ciclo estral) de la misma cepa, que fueron tratadas con benzoato de estradiol ($5 \mu\text{g}/0.05 \text{ ml}$) de manera subcutánea cada tercer día. Los machos se consideraron sexualmente expertos cuando completaron dos sesiones copulatorias en las que lograron la eyaculación antes de los 15 minutos.

IMPLANTE INTRACEREBRAL DE ELECTRODOS

Todos los machos sexualmente expertos, fueron implantados a permanencia en la CPFm bilateralmente. Para la cirugía estereotáxica, a cada uno de los sujetos se les aplicó un pre anestésico, que fue una dosis de sulfato de atropina (2 mg/Kg) para bloquear los efectos depresores de los barbitúricos en el corazón, después fueron anestesiados con pentobarbital sódico (35mg/Kg vía intraperitoneal) y montados a un aparato estereotáxico (Kopf. USA). Los electrodos fueron implantados de manera bilateral en el área Prelímbica de la CPFm (3.2 mm anterior a bregma, 0.6 mm lateral a la línea media y 4.2 mm por debajo de la duramadre, con la barra de incisivos colocada en 3.3 mm) según las coordenadas

estereotáticas del atlas de Paxinos y Watson (1997). Los electrodos fueron elaborados con alambre de acero inoxidable (200 μm de diámetro) aislados en casi toda su longitud a excepción de la punta. Se colocaron además dos tornillos de acero inoxidable, uno en la parte más anterior del cráneo que sirvió como electrodo de referencia y otro en la parte más posterior del cráneo que sirvió como electrodo de tierra (Fig. 7). Las salidas de los electrodos se soldaron a un conector hembra en miniatura que se fijó al cráneo con cemento dental. Cada rata implantada fue mantenida en el bioterio del Instituto de Neurociencias, en cajas individuales de acrílico transparente (15 x 15 x 30 cm) con una cama de aserrín y agua y comida *ad-libitum*.

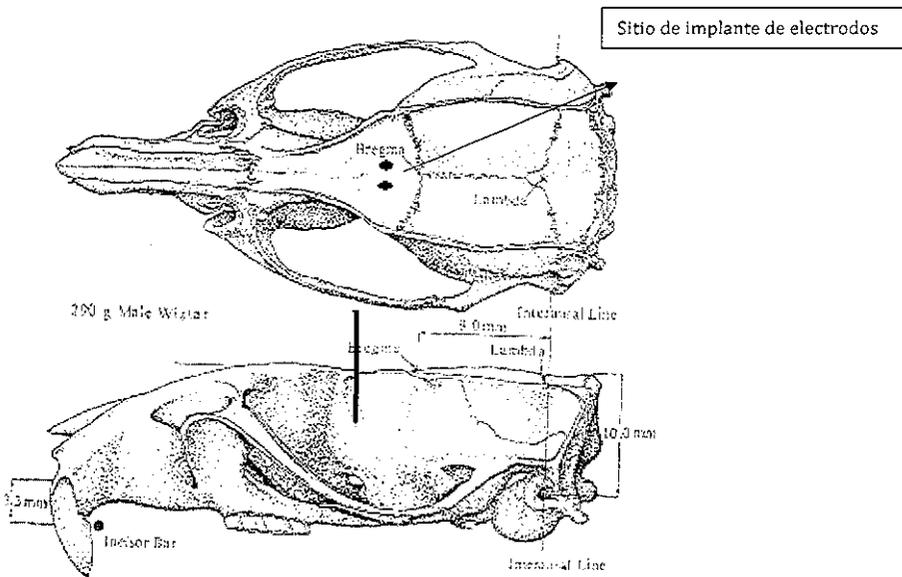


Figura 7. Cisuras craneales de referencia utilizadas para el implante de electrodos. Modificado de Paxinos y Watson, 1997.

REGISTRO DE ERECCIONES PENEANAS PSICOGÉNICAS.

Para el registro de las erecciones peneanas psicogénicas, se utilizó una caja de acrílico transparente dividida por la mitad con una rejilla de acrílico transparente que poseía orificios de 2 mm de diámetro. En uno de los compartimentos se colocó el macho mientras que en el otro lado se colocó a una hembra receptiva, de tal forma que el macho podía ver, escuchar y oler a la hembra, pero no tenía acceso a ella. El fondo de la caja de observación era de vidrio transparente y en la parte inferior había un espejo inclinado en un ángulo de 45°, que permitía observar adecuadamente la parte ventral de los sujetos, facilitando la observación y filmación de las EPPs (Fig. 8).



Figura 8. Caja de registro para la observación y filmación de las erecciones peneanas psicogénicas.

Antes de cada registro electroencefalográfico, cada sujeto fue colocado en una caja de observación y durante el estado vigilia-quieto, se registraron segmentos de EEG que fueron considerados como registro basal. Posterior a ello, se introdujo una hembra receptiva y se le permitió tener una o dos intromisiones para inducir el estado de motivación sexual e inmediatamente después se pasó al macho a uno de los compartimentos de la caja de registro de EPPs (donde ya se encontraba una hembra receptiva en el otro compartimiento) para capturar segmentos de EEG durante este estado sexualmente motivado. A partir de este momento, se registró la conducta y la actividad eléctrica cerebral del macho por un periodo de 15 minutos a partir de que ocurrió la primera erección o se dio por terminado el registro si el sujeto no presentó erección en los 20 minutos posteriores de que se introdujo la hembra a la caja de registro de EPPs (Sachs 1997). Todo el registro se filmó con una cámara SONY modelo DCR-SR82 para su posterior análisis.

Los parámetros conductuales a medir en los registros de erecciones peneanas psicogénicas fueron:

Latencia de la primera erección (Tiempo a partir de que se introduce la hembra receptiva hasta que ocurre la primera erección)

Frecuencia de erecciones (Número de erecciones durante los 15 min de registro)

REGISTRO DE LA ACTIVIDAD ELECTROENCEFALOGRÁFICA

Después de un periodo de recuperación postquirúrgico (8-10 días), 2 a 3 días antes del experimento, las ratas fueron llevadas al cuarto de registro sonoamortiguado, semioscuro y a temperatura ambiente donde se conectaron al polígrafo para su adaptación durante 20-30 min. Durante los registros electroencefalográficos las salidas de todos los electrodos fueron conectadas a los dispositivos de entrada de un polígrafo (Grass 7B), conectado a su vez a una computadora. Los filtros del polígrafo se colocaron entre 1-30 Hz y se capturaron las señales a una frecuencia de muestreo de 1024 Hz. Las señales EEG una vez amplificadas y filtradas, pasaron a un convertidor analógico digital que funcionó como interfase hacia la computadora, en la cual, mediante programas computacionales elaborados *ex-profeso*, se efectuó la captura simultánea del EEG de la CPFm derecha e izquierda. La captura en línea de las señales EEG se efectuó mediante un programa llamado Captusen (Guevara y col. 1999), el cual permitió que se capturaran a voluntad segmentos de EEG durante las siguientes condiciones: a) *condición basal* (vigilia-quieto, antes de la introducción de la hembra receptiva y por tanto, sin motivación sexual); b) vigilia-quieto con hembra receptiva (después de las intromisiones y por tanto, sexualmente motivado); c) durante el acicalamiento genital y d) durante las *erecciones peneanas psicogénicas* (vigilia-quieto en presencia de hembra y con despliegue de erección peneana).

ANÁLISIS EEG

Sólo se incluyó en el análisis la actividad EEG de aquellas ratas cuyos segmentos de EEG no presentaron artefactos por ruido o movimiento. Mediante un programa elaborado *ex-profeso*, se aplicó la Transformada Rápida de Fourier para calcular la potencia absoluta (PA) de las diferentes frecuencias registradas que fueron de 4 a 30 Hz. Se calculó también la correlación interprefrontal mediante el coeficiente de correlación producto/momento de Pearson. Se compararon los valores de PA y correlación de todas las frecuencias entre condiciones de interés. Con el fin de comparar conductas con un patrón motor y despliegue postural similar, se comparó la condición *vigilia-quieto en ausencia de hembra* (sin motivación sexual) contra *vigilia-quieto en presencia de hembra* (sexualmente motivado); en un segundo análisis se compararon las conductas de equivalencia motora y postural, *acicalamiento genital* contra *erección peneana psicogénica* (ambos en presencia de hembra receptiva y por tanto sexualmente motivados).

ANÁLISIS HISTOLÓGICO

La localización de la punta de electrodos en las estructuras cerebrales de interés se verificó de la siguiente manera. Cada sujeto recibió una dosis letal de pentobarbital y se perfundió por vía intracardiaca con una solución de formalina al 10%. Veinticuatro horas más tarde se extrajeron los cerebros y permanecieron al menos por 40 h en la misma solución. Posteriormente se incluyeron en parafina y se hicieron los cortes coronales de 40 μm de grosor en un microtomo. Los cortes se colocaron en portaobjetos y fueron teñidos con violeta de cresilo para la obtención de fotografías amplificadas y posterior comparación anatómica tomando como base el atlas de Paxinos y Watson (1997).

ANÁLISIS ESTADÍSTICO

Para determinar las diferencias entre condiciones de interés, los valores de PA y correlación de las diferentes frecuencias fueron comparados mediante la aplicación de la prueba t de Student. Las diferencias se consideraron significativas cuando se alcanzó un valor de $p < 0.05$.

RESULTADOS

Solo en 13 ratas macho fue adecuada la localización bilateral de la punta de los electrodos en la corteza prefrontal medial derecha e izquierda, en un margen de coordenadas estereotáxicas de 3.2 mm anterior a bregma según atlas de Paxinos y Watson (1997).



Figura 9. Fotografía de cortes coronales (50 μ m) de un cerebro de rata macho. Obsérvese la trayectoria de los electrodos, la punta de los cuales se localizó bilateralmente en la zona de interés. (corteza prefrontal medial).

Las estadísticas descriptivas de los datos conductuales mostraron que todas las ratas macho sexualmente motivadas, es decir, que lograron tener 1-2 intromisiones previas al registro, presentaron en promedio 3.38 erecciones peneanas psicogénicas durante los 15 min de registro, con una latencia promedio a la primera erección de 158 segundos. La frecuencia promedio de episodios de acalamiento genital fue similar a aquella de las EPPs (3.30 erecciones/15 min), aunque éstas iniciaron poco después de presentarse las EPPs (Tabla 1).

Tabla 1. Media \pm E.S de la latencia (s) y frecuencia de erecciones penianas psicogénicas y episodios de acicalamiento genital que presentaron las ratas macho sexualmente motivadas durante los 15 minutos de registro.

Parámetro	Media	E. S	n
Latencia AG	249.231	52.114	13
Latencia EPPs	158.923	56.135	13
Frecuencia AG	3.308	0.485	13
Frecuencia EPPs	3.385	0.675	13

El análisis estadístico reflejó diferencias significativas en la PA entre las condiciones vigilia-quieto sin motivación sexual y en ausencia de hembra contra vigilia-quieto sexualmente motivado en presencia de hembra. En la corteza prefrontal izquierda, se observó una mayor PA a los 9 Hz ($t = -2.38$, $p < 0.04$) y una menor PA a los 18 Hz ($t = 2.88$; $p = 0.02$) (Fig. 10), mientras que en la corteza prefrontal derecha, un incremento similar de la PA fue encontrado en las frecuencias de 9 ($t = -2.26$; $p = 0.03$) y 11 Hz ($t = -2.52$; $p = 0.02$) durante el estado vigilia-quieto con motivación sexual y en presencia de hembra receptiva respecto a la condición sin motivación sexual y en ausencia de hembra (Fig. 11).

En la comparación acicalamiento genital respecto a EPPs, se encontraron cambios significativos en un mayor número de frecuencias. Durante la manifestación de EPPs, la corteza prefrontal izquierda presentó un decremento de la PA de las frecuencias de 4 ($t = -2.98$; $p = 0.01$), 26 ($t = -2.79$; $p = 0.01$) y 27 Hz ($t = -2.68$; $p = 0.02$), además de un aumento de la PA en los 11 ($t = 2.47$; $p = 0.03$) respecto a la condición de similar patrón motor y despliegue corporal de acicalamiento genital (Fig. 12). Cambios similares fueron observados en la corteza prefrontal derecha, donde un decremento de la PA en los 4 ($t = 2.53$; $p = 0.02$), 26 ($t = -2.56$; $p = 0.02$) y 27 Hz ($t = -3.20$; $p = 0.009$), así como un incremento en los 11 Hz ($t = 2.72$; $p = 0.02$) y 17 Hz ($t = 2.53$; $p = 0.04$) fue encontrado durante la ocurrencia de EPPs (Fig. 13).

Similarmente, la correlación entre la corteza prefrontal izquierda y derecha presentó un decremento en las frecuencias rápidas de 24 ($t = -2.91$; $p = 0.01$), 27 ($t = -2.38$; $p = 0.03$) y 28 Hz ($t = -2.03$; $p = 0.05$) específicamente durante la ocurrencia de las EPPs respecto a la condición de acicalamiento genital (Fig. 14).

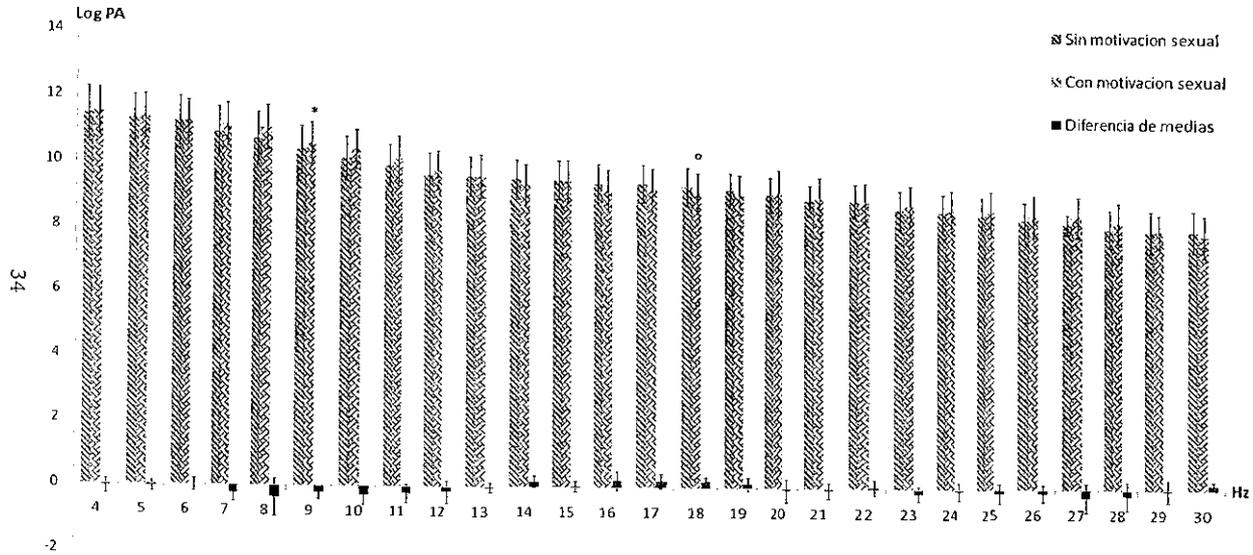


Figura 10. Media \pm 2 E.S. y diferencia de medias de la potencia absoluta (PA, en logaritmos) del rango de frecuencias electroencefalográficas en la corteza prefrontal izquierda de ratas macho sexualmente motivadas (Con hembra) y sin motivación sexual (sin hembra).

* $p < 0.05$ significativamente mayor con respecto a machos sin motivación sexual.

° $p < 0.05$ significativamente menor con respecto a machos sin motivación sexual.

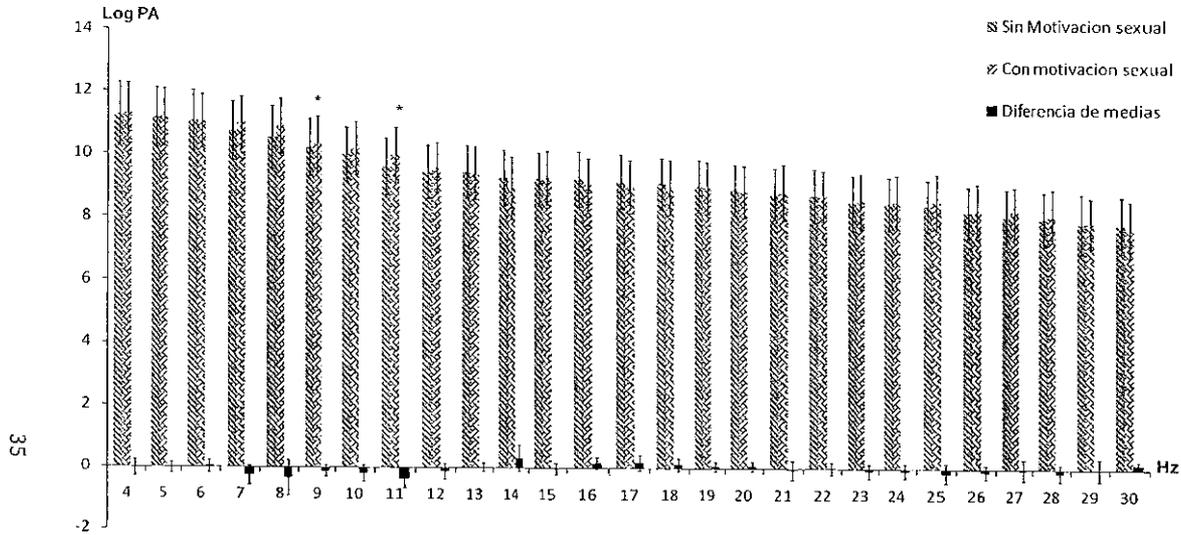


Fig. 11. Media \pm 2 E.S. y diferencia de medias de la potencia absoluta (PA, en logaritmos) del rango de frecuencias electroencefalográficas en la corteza prefrontal derecha de ratas macho sexualmente motivadas (con hembra) y sin motivación sexual (sin hembra).

* $p < 0.05$ significativamente mayor respecto a machos sin motivación sexual.

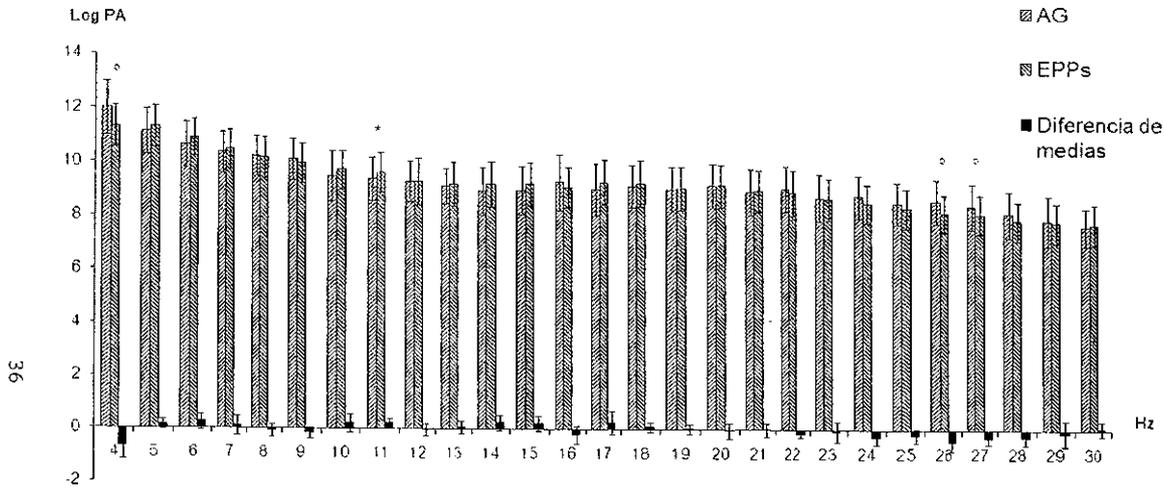


Figura 12. Media \pm 2 E.S. y diferencia de medias de la potencia absoluta (PA, en logaritmos) del rango de frecuencias electroencefalográficas en la corteza prefrontal izquierda de ratas macho durante la conducta de acicalamiento genital (AG) y erecciones peneanas psicogénicas (EPPs).

^o $p < 0.05$ significativamente menor respecto a AG.

^{*} $p < 0.05$ significativamente mayor respecto a AG.

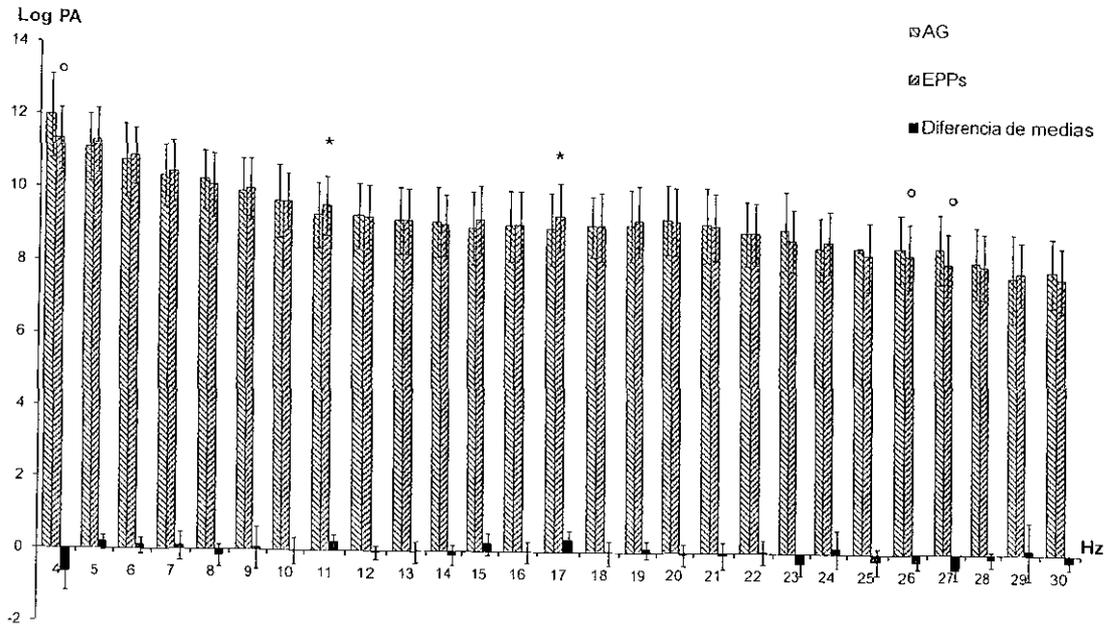


Fig. 13. Media \pm 2 E.S. y diferencia de medias de la potencia absoluta (PA, en logaritmos) del rango de frecuencias electroencefalográficas en la corteza prefrontal derecha de ratas macho durante la conducta de acicalamiento genital (AG) y erecciones peneanas psicogénicas (EPPs).

$^{\circ}$ $p < 0.05$ significativamente menor respecto a AG

* $p < 0.05$ significativamente mayor respecto a AG.

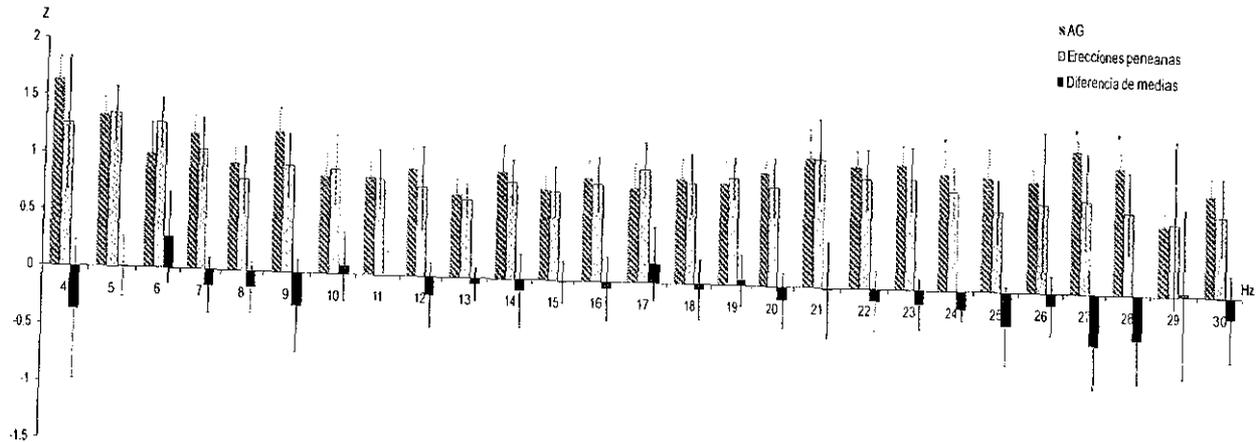


Fig.ura 14. Media \pm 2 E.S. y diferencia de medias de la correlación (en valores z) electroencefalográfica entre la CPFm derecha y la CPFm izquierda de ratas macho durante la conducta de acicalamiento genital (AG) y erecciones peneanas psicogénicas (EPPs)

* $p < 0.05$ significativamente mayor respecto a erecciones peneanas.

DISCUSIÓN

Los resultados de este trabajo muestran que efectivamente, la exposición a una hembra receptiva sin tener acceso a ella induce la ocurrencia de erecciones peneanas psicogénicas en ratas macho sexualmente expertas. Estos datos coinciden con los anteriormente reportados por Sachs y col. (1994) quienes mencionan que las erecciones peneanas psicogénicas son más frecuentes y fáciles de inducir después de que las ratas macho logran tener la respuesta de intromisión antes de someterlos a la prueba de registro de EPPs (Sachs, 1997; Manzo y col., 1999).

Se ha descrito que las erecciones peneanas psicogénicas (EPPs) o también denominadas "erecciones sin contacto" ocurren como una respuesta a la percepción y procesamiento adecuado de los estímulos incentivos emitidos por la hembra, sobre todo los olores volátiles (Sachs, 1997) y vocalizaciones ultrasónicas que son detectados por el macho a distancia, es decir, sin que haya un contacto físico directo entre la hembra y el macho. Estas erecciones sin contacto son indicadoras de arousal o activación sexual (Sachs, 2007) y son análogas a las erecciones psicogénicas del humano que son inducidas en respuesta a estimulación visual erótica (Sachs, 1995a, 1995b).

A la fecha, se sabe que las EPPs dependen de una regulación hormonal bien definida, donde tanto andrógenos como estrógenos afectan la funcionalidad de estructuras tanto a nivel central como periférico. Respecto a las estructuras neurales implicadas en la regulación de tales erecciones se sabe que dependen de la adecuada funcionalidad de regiones periféricas (Edwards y Davis, 1997; Cruz y col., 1999; Sachs y Liu, 1998) y centrales (Kondo y col. 1997; Liu y col. 1997, 1997b; Liu y col. 1998). Entre las últimas, son particularmente importantes la amígdala medial y el núcleo de la base de la *stría terminalis*, cuya lesión altera severamente la inducción de las EPPs (Kondo y col., 1997; Liu y col., 1997), así como la conducta copulatoria (Meisel y Sachs, 1994). En contraste, el área preóptica medial, la cual es esencial para la copulación, es aparentemente no necesaria para la expresión de tales erecciones sin contacto (Liu y col., 1997).

Respecto a las estructuras neurales implicadas en el procesamiento de los estímulos incentivos, hay estudios que apoyan la participación del *núcleo Accumbens* (Acc) en el arousal sexual y por ende, en la regulación de las EPPs. Por ejemplo, la lesión del Acc con 6-hidroxidopamina o por radiofrecuencia reduce la incidencia de erecciones sin contacto y alarga la latencia de ocurrencia de la primera erección (Liu y col., 1998), apoyando la hipótesis de que el Acc y su innervación dopaminérgica participan en la respuesta a las señales remotas emitidas por la hembra en estro. Asimismo, se ha mostrado que el grado de acoplamiento funcional entre las estructuras del sistema *mesoaccumbens* (Acc y área tegmental ventral) cambia en relación a las condiciones de arousal sexual en la rata macho. La correlación interaccumbens (4-7 Hz) e intertegmental (4-7 y 13-21 Hz) disminuye drásticamente mientras el macho permanece cerca de la hembra receptiva inaccesible, en tanto que durante la condición post-intromisión la correlación interaccumbens de la banda de 8-12 Hz así como la correlación intrahemisférica de las frecuencias lentas (entre el Acc y el ATV) en ambos hemisferios aumenta (Guevara y col., 2008).

La corteza prefrontal (CPF) tiene un papel crítico en la asignación del valor incentivo, así como en la motivación y orden temporal de eventos (Fuster, 1997; Goldman-Rakic, 1996). Diferentes estudios de neurocirugía han demostrado que la corteza prefrontal está involucrada en el control inhibitorio de la conducta sexual humana, mientras que en animales, las técnicas de lesión, electroencefalográficas, de c-fos y de imagenología, han permitido obtener datos importantes del funcionamiento prefrontal en relación a estados de activación y motivación sexual. Por ejemplo, Bunnell, Friel y Flesher (1966) reportaron un mayor umbral para alcanzar la activación sexual en hámsteres lesionados de la corteza cingulada y retrosplenial; además, se ha mostrado también un importante retraso en el inicio de la interacción sexual de ratas macho con lesión de la corteza prefrontal medial y dorsal a pesar de estar en continua presencia de hembras receptivas (Ágmo, 1995). Se tienen también evidencias electroencefalográficas de que la funcionalidad de la corteza prefrontal es diferente dependiendo del estado

sexualmente motivado de los sujetos. Por ejemplo, se mostró que la corteza prefrontal medial de los machos sexualmente motivados presentó un incremento de la potencia relativa de la banda de 6-7 Hz y un decremento de la banda de 8-11 Hz durante el estado basal de vigilia-quieto, durante la marcha en un laberinto T y durante la permanencia cerca de la hembra receptiva al final de dicho laberinto respecto a cuando estuvieron cerca de la hembra no receptiva; asimismo, sólo la correlación interprefrontal medial de los machos sexualmente motivados fue mayor respecto a los no motivados durante la marcha y durante su permanencia cerca de la hembra receptiva respecto a los machos que no estaban motivados sexualmente (Hernández-González y col., 2007).

Después de establecer un patrón motor y postural equivalente entre las conductas comparadas, nosotros intentamos caracterizar el funcionamiento de la corteza prefrontal ante las condiciones no sexualmente motivadas (en ausencia de hembra receptiva y antes de las conductas de intromisión) y sexualmente motivadas (cerca de hembra receptiva y después de 1 o 2 intromisiones) ambas en estado de vigilia quieto, así como durante acicalamiento genital y durante la ocurrencia de EPPs, las cuales presentan una postura y componente motor similar.

Se encontró que sólo los machos sexualmente motivados en presencia de la hembra receptiva y en vigilia-quieto se caracterizaron por mostrar, tanto en la corteza prefrontal medial izquierda como derecha, una mayor PA en las frecuencias de 9 y 11 Hz, frecuencias que caen en el rango de la banda theta. Vanderwolf (1969) ha mostrado que tales frecuencias lentas desde 7 hasta 12-18 Hz aparecen mientras los sujetos ejecutan movimientos de cabeza o ligeros cambios de postura y se han asociado con situaciones de alerta o activación general. Es probable que este incremento característico en la PA de las frecuencias mencionadas se asocie con el procesamiento de la información somatosensorial peneana relacionada a la inserción peneana que ocurrió durante las respuestas de intromisión previas, así como con la condición de motivación sexual que presenta el macho ante la percepción de los estímulos emitidos por la hembra inaccesible.

Uno de los resultados más interesantes de este trabajo, fue que al comparar la funcionalidad de la CPF medial de la conducta de acicalamiento genital respecto a la de EPPs, se encontró que durante ésta última condición, la actividad EEG de ambas cortezas prefrontales (derecha e izquierda) se caracterizó por mostrar una mayor PA de los 11, y 17-18 Hz, además de una disminución en la PA de las frecuencias rápidas (26-27 Hz), disminución en la potencia que se asoció con un decremento de la correlación interprefrontal en las frecuencias rápidas (24-28 Hz). Es probable que esta mayor PA de las frecuencias de 11, 17 y 18 Hz aunado a la menor PA y correlación interprefrontal de las frecuencias rápidas durante las EPPs se asocie con el estado de activación sexual del macho que presenta ante la detección de los estímulos remotos de la hembra y la ocurrencia de la erección. Esta baja correlación durante la condición de EPPs refleja una alta diferenciación funcional, es decir, que las CPFs de cada hemisferio están funcionando independientemente sin que esto indique un menor grado de participación de estas estructuras. Esto simplemente refleja una funcionalidad característica y distinta en relación al estado de activación sexual que existe mientras el macho experimenta la erección sin contacto.

Otros estudios han considerado el término "correlación entre estructuras" como un índice de la conexión funcional entre dos estructuras manifestada por una alta o baja sincronización de actividad en un rango de frecuencias determinado (Shaw, 1984; Lopes da Silva, 1991). Si tomamos en cuenta esta consideración, entonces es posible sugerir que las conexiones funcionales entre la CPFm izquierda y la CPFm derecha cambiaron drásticamente en relación a las condiciones de mayor motivación (vigilia-quieto cerca de hembra y después de intromisión) y activación sexual (ocurrencia de EPPs en presencia de hembra). En la primera condición, en la cual los machos fueron expuestos a la presencia de una hembra colocada detrás de una rejilla, ellos percibían los estímulos olfatorios, auditivos y visuales emitidos, que, como se ha demostrado, induce en los machos erecciones sin contacto (Sachs y Barfield, 1976; Sachs, 1997; Sachs y Liu, 1998). En tanto que durante las EPPs propiamente dichas, el sujeto alcanzó la manifestación objetiva

de la mayor activación sexual que, en este contexto, representaría el componente consumatorio de la interacción ex.cópula (Sachs, 2007).

Así, estos resultados muestran que durante la condición de EPPs disminuyó la PA de las frecuencias rápidas y que el patrón de correlación entre las cortezas prefrontomediales derecha e izquierda fue completamente diferente al observado durante la condición de acicalamiento genital, en la cual el macho presenta un componente motor y postural similar y también está sexualmente motivado pero no manifiesta erección peneana. Este resultado es particularmente interesante debido a que estos diferentes patrones de correlación electroencefalográfica podrían estar indicando que, aunque el macho experimenta un estado sexualmente activado en ambas condiciones, estos estados de activación son diferentes. Durante el estado de vigilia-quieto (inmediatamente después de la intromisión) y durante el acicalamiento genital en presencia de la hembra el macho sólo está sexualmente motivado (en respuesta a los estímulos incentivos emitidos por la hembra inaccesible) en tanto que durante la EPPs está sexualmente activado, (Sachs, 2007). Resultados similares han sido reportados en otros estudios, los cuales han mostrado que las conexiones entre las estructuras cerebrales implicadas en los componentes motivo-emocionales (amígdala basolateral, *subiculum ventral*, *núcleo accumbens* y *área subpálida*) cambian dependiendo del contexto emocional/motivacional de la tarea conductual que ejecuta la rata (Korzeniewska y col., 1997).

Estos datos indican que el registro de la actividad EEG es una herramienta sensible para estudiar la funcionalidad y correlación de la CPFm durante diferentes condiciones de motivación y activación sexual en ratas macho y apoyan la propuesta de otros estudios que sugieren que la CPF, junto con el Acc, amígdala y área tegmental ventral (Everitt y Stacey, 1987; Hurtazo y col., 2003; Paredes y col., 1998; Baum, 1992; Wood, 1998; Kollack-Walker y Neuman, 1995; Liu y col., 1998; Guevara y col., 2008) participan en los procesos de activación sexual, es decir, en el procesamiento de estímulos remotos emitidos por una hembra en estro y en el estado sexualmente activado que se alcanza con la manifestación de las EPPs. Estos datos sugieren que la funcionalidad electroencefalográfica de la CPFm, es sensible a los diferentes estados de motivación y activación sexual que experimenta la rata macho en condiciones ex cópula.

CONCLUSIONES

Durante el estado vigilia-quieto, la corteza prefrontal medial de las ratas macho sexualmente motivadas presentó un patrón electroencefalográfico caracterizado por una mayor PA de los 9 y 11 Hz respecto a los machos sin motivación sexual.

Durante el estado sexualmente activado, evidenciado por la presencia de EPP's, la corteza prefrontal medial de las ratas machos presentó un aumento de la PA en las frecuencias de 11 y 17 Hz, aunado a una menor correlación de frecuencias rápidas (24-28 Hz)

Estos resultados dan evidencia electroencefalográfica de que en la rata macho, el estado de motivación sexual es distinto de aquel de activación sexual, procesos que frecuentemente han sido usados como sinónimos tanto en la investigación básica como en la práctica clínica.

APENDICE

ELECTROENCEFALOGRAMA (EEG)

El electroencefalograma se define como una mezcla de fluctuaciones de voltaje sinusoidales y rítmicas generadas por el cerebro. Representa la actividad sináptica de las neuronas, así como la actividad eléctrica glial y de las fibras de paso del área registrada.

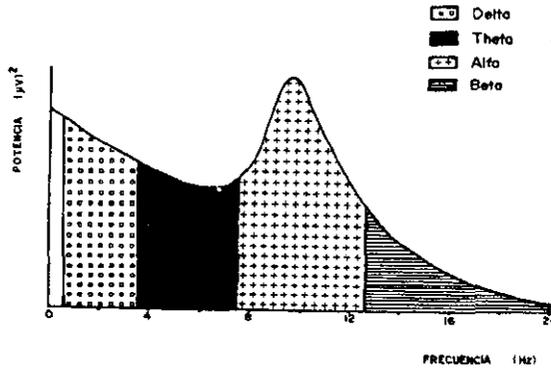
El registro de la actividad electroencefalográfica es una herramienta que nos permite examinar la funcionalidad cerebral en relación a diferentes estados fisiológicos, manipulaciones hormonales y farmacológicas. La importancia de esta herramienta radica en dos aspectos: Su alta resolución temporal, que permite obtener registros desde milisegundos hasta horas o días, y su flexibilidad, que puede permitir el registro de sujetos en libre movimiento.

El análisis cuantitativo del EEG consiste en una digitalización de la señal análoga tradicional, de tal manera que mediante programas computacionales específicos es posible obtener información de los ritmos que constituyen al EEG. Los rangos del EEG en el humano son convencionalmente divididos en cuatro bandas de frecuencia designadas de la siguiente manera: Delta (0-4 Hz), Theta (4-8 Hz), Alpha (8-13 Hz), Beta (más de 13 Hz), y Gamma (14-50 Hz), en tanto que en la rata, la división tradicional es: Delta (0-4 Hz), Theta (4-12 Hz) y frecuencias rápidas (12-30 Hz) (Vanderwolf, 1969).

La aplicación del procedimiento de la Transformada de Fourier permite obtener valores de amplitud de los componentes de frecuencia de las señales bioeléctricas de interés, los cuales se pueden agrupar en bandas de frecuencia particulares,

En base al análisis de la señal EEG, éste puede proporcionarnos datos de tres parámetros: la potencia Absoluta (PA), la potencia relativa (PR) y la correlación. En el análisis de banda ancha, se define la potencia absoluta de una banda como el área comprendida entre la curva del espectro de potencia y el eje de las X en el rango de frecuencias de la banda en cuestión (Figura 7).

ESPECTRO DE POTENCIA



Espectro de Frecuencias: La Potencia Absoluta es el área bajo la curva, por ejemplo la PA de Theta es el valor neto de toda el área sombreada (Harmony y col., 1992).

La potencia relativa es una medida porcentual. La PR en una banda dada es la proporción de PA en esa banda respecto a la PA total.

El coeficiente de correlación producto-momento de Pearson es uno de los índices matemáticos, con mayor potencia estadística, para encontrar posibles relaciones entre las variables de estudio. Este tipo de análisis se ha aplicado para el estudio de las señales bioeléctricas cerebrales. La correlación, entre señales bioeléctricas cerebrales, es una medida de la semejanza de morfología y polaridad entre los puntos que conforman a dos señales registradas simultáneamente en diferentes zonas cerebrales sin tomar en cuenta la amplitud. Una correlación de 1 indica la máxima correlación positiva, de 0 la mínima y -1 la máxima negativa (Guevara y col., 1995; Guevara y Hernández-González, 2006).

Un alto grado de correlación indica una relación lineal alta entre la actividad eléctrica de las dos regiones analizadas, debido a la semejanza morfológica, a la fase y al acoplamiento temporal o la sincronía de la actividad que pudiera existir entre ellas, lo que a su vez indica un estado funcional semejante, el cual puede ser consecuencia de una organización parecida entre las redes neuronales, a interconexiones entre ellas, actuando simultáneamente. Estos análisis, por tanto, permiten conocer el grado de diferenciación funcional entre las regiones analizadas (Guevara y col., 1995; Guevara y Hernández-González, 2006).

REFERENCIAS

- Ágmo, A. (1999). Sexual motivation – an inquiry into events determining the occurrence of sexual behavior. *Behav Brain Res*, 105,129-150.
- Ágmo, A., Villalpando, A., Picker, Z. y Fernández, H. (1995). Lesions of the medial prefrontal cortex and sexual behavior in the male rat. *Brain Res*, 696, 177-186.
- Baum M.J. (1992). Neuroendocrinology of sexual behavior in the male. En: Behavioral Endocrinology. Eds. Becker J.B., Breedlove S.M. y Crews D. Ed. Bradford Book. Massachussets.
- Benson G.S. (1988). Male sexual function: erection, emission and ejaculation. En Knobil E.M. y Neill J (ed) The physiology of reproduction. Raven Press, Ltd, New York pp. 1121-1136.
- Brown, V.J. y Bowman, E.M. (2002). Rodent models of prefrontal cortical function. *TRENDS, Neurosci.* 25,40-343.
- Bunnel, B.N., Friel, J. y Flesher, C.K. (1966). Effects of median cortical lesions on the sexual behavior of the male hamster. *J Comp Physiol-Psychol*, 61, 492-495.
- Carani, C., Brancoft, J., Grabata, A., Del Rio, g. y Marrama, P. (1992). Testosterone and erectile function, nocturnal penile tumescense and rigidity, and erectile response to visual erotic stimuli in hypogonadal and eugonadal men. *Pshyconeuroendocrin.* 17, 647-654.
- Cruz, M.R., Liu, Y. Manzo, J., Pacheco, P. y Sachs, B.D. (1999). Peripheral nerves mediating penile erection in the rat. *J Auton Nerv Syst.* 76:15-27
- Dewsbury D.A. (1979). Description of sexual behavior in research on hormone-behavior interactions en: Beyer C. ed, Endocrine control of sexual behavior. Raven Press, New York 3-33.

- Edwards, D.A. y Davis, A.B. (1997). Differentiation of the olfactory bulbs of male rats reduces erection to remote cues from females. *Physiol Behav.* 62 ,145-9.
- Everitt, B.J. (1990). Sexual motivation: a neural and behavioral analysis of the mechanisms underlying appetitive and copulatory responses of male rats. *Neurosci Biobehav Rev.* 14, 214-232.
- Everitt, B.J. y Stacey, P. (1987). Studies of instrumental behavior with sexual reinforcement in male rats (*Rattus norvegicus*): II. Effects of preoptic area lesions, castration, and testosterone. *J Comp Psychol*, 101, 407-419.
- Fernández-Guasti, A.; Omana-Zapata, I.; Luján, M. y Condés-Lara, M. (1994). Actions of sciatic nerve ligature on sexual behavior of sexually experienced and inexperienced male rats: effects of frontal pole decortication. *Physiol. Behav.* 55, 577-581.
- Fuster, J. M. (1997). The prefrontal cortex. Anatomy, physiology, and neuropsychology of the frontal lobe. Ed. Lippincott-Raven. U.S.A.
- Goldman-Rakic, P.S. (1996). Memory: recording experiences in cells and circuits: diversity in memory research. *Proc Natl Acad Sci USA.* 24, 13435-13437.
- Granon S. y Poucet B.(2000). Involvement of the rat prefrontal cortex in cognitive functions: A central role for the prelimbic area. *Psychobiology.* 28, 229-237.
- Gray, G.D., Smith, E.R. y Davinson, J.M. (1980). Hormonal regulation of penile erection in castrated male rats. *Physiology and Behavior* 24, 463-468.
- Guevara, M.A. y Hernández-González, M. (2006). Registro y análisis automatizado de señales bioeléctricas cerebrales durante la ejecución sexual. Universidad de Guadalajara. México
- Guevara, M.A., Martínez-Pelayo, M., Arteaga-Silva, M., Bonilla-Jaime, H. y Hernández-González, M. (2008). Electrophysiological correlates of the mesoaccumbens system during male rat sexual behaviour. *Physiol Behav*, 95, 545-552.

- Harmony, T., Marosi, E., Becker, J., Reyes, A., Rodríguez, M., Bernal, J., Hinojosa, G. y Fernández, T. (1992). Correlación entre el análisis de frecuencias del EEG y el rendimiento en pruebas de atención selectiva y memoria en niños. *Revista latina de pensamiento y lenguaje*. 1, 96-103.
- Hart B.L. (1968). Sexual reflexes and mating behavior in the male rat. *J Comp Physiol*. 65, 453-460.
- Hart, B.L. (1979). Activation of sexual reflexes of male rats by dihydrotestosterone but not estrogen. *Physiol. Behav.* 23, 107-109.
- Heaton J.P. y Varrin, S. (1991). The impact of alcohol ingestion on erections in rats as measured by a novel bio-assay, *J. Urol* 145, 192-194
- Hernandez-Gonzalez, M. (2000). Prepubertal genital grooming and penile erection in relation to sexual behavior of rats, *Physiology and Behavior* 71, 51-56.
- Hernández-González, M. y Guevara, M.A. (2009). Participation of the prefrontal cortex in the processing of sexual and maternal incentives. En: *Prefrontal cortex: Roles, Interventions and Traumas*. LoGrasso L. y Morretti G. (Eds.) Nova Science Publishers. ISBN: 978-1-60692-415-0.
- Hernández-González, M., Guevara, M.A., Cervantes, M., Morali G. y Corsi-Cabrera, M. (1998). Characteristic frequency bands of the cortico-frontal EEG during the sexual interaction of the male rat as a result of factorial analysis. *Physiology*. 92, 43-50.
- Hernández-González, M., Navarro-Meza, M., Prieto-Beracochea, C.A. y Guevara, M.A. (2008). Electrical activity of prefrontal cortex and ventral tegmental area during rat maternal behavior. *Behav proces*. 70, 132-143.
- Hernández-González, M., Prieto-Beracochea, C.A., Navarro-Meza, M., Ramos-Guevara, J.P., Reyes-Cortes, R. y Guevara, M.A. (2005). Prefrontal and tegmental electrical activity during olfactory stimulation in virgin and lactating rats. *Phisiol Behav*. 83, 749-758.

- Hernández-González, M., Prieto-Beracochea, C.A., Arteaga-Silva, M. y Guevara, M.A. (2007). Different functionality of the medial and orbital prefrontal cortex during a sexually motivated task in rats. *Physiol Behav.* 90, 450-458.
- Holmberg B., Urbá-Homgren R., Trucios N., Zermeño M. y Eguíbar J. R. (1985). Association of spontaneous and dopaminergic-induced yawning and penile erections in the rat. *Physiol Behav.* 22, 31-35.
- Hull E.M. (2006). Neurobiology of male sexual behavior, en Knobil and Neill's Physiology of reproduction. Ed. Neill J.D. 1729-1824.
- Hull E.M., Weber M.S., Eaton R.C., Markowsky V.P., Lumley L.A. y Moses J. (1991). Dopamine receptors in the ventral tegmental area affect motor, but not motivational or reflexive components of copulation in male rats, *Brain Res.* 554, 72-76.
- Hurtazo, H.A., Paredes, R.G. y Ágmo, A. (2003). Inactivation of the medial preoptic area/anterior hypothalamus (MPOA/AH) reduce sexual incentive motivation in male rats. *Soc. Neurosci. Abstr.* 404,6.
- Kesner, R.P.(2000). Subregional analysis of mnemonic functions of the prefrontal cortex in the rat. *Psychobiology.* 28, 219-228
- Kolb, B. (1984). Functions of the frontal cortex of the rat. A comparative review. *Brain Res Rev*, 8, 65-98.
- Kolb, B.(1990). Prefrontal cortex. In: Kolb, B.; Tees, R.C., eds. *The Cerebral Cortex of the Rat*. Cambridge, MA: The MIT Press, p437-58.
- Kollack-Walker, S. y Newman, S.W. (1995). Mating and agonist behavior produce different patterns of Fos immunolabeling in the male Syrian hamster brain. *Neuroscience.* 66, 721-736.
- Kondo, Y. (1992). Lesions of the medial amygdale produce severe impairment of copulatory behavior in sexually inexperienced male rats, *Physiol Behav.* 51, 939-943.
- Kondo, Y., Sachs, B.D. y Sakuma Y. (1997). Importance of the medial amygdale in rat penile erection evoked by remote stimuli from estrous females, *Behavi Brain Res.* 88,153-160.

- Korzeniewska A., Kasicki S., y Zagrodzka J. (1997). Electrophysiological correlates of the limbic-motor interactions in various behavioral states in rats. *Behav Brain Res.* 87, 69-83.
- Kwan, M., Greenleaf, W. Mann, J., Crapp, L. y Davidson J. (1983). The nature of androgen action on male sexuality: a combined laboratory-self-report study on hypogonadal men. *J Clin Endocrinol Metab.* 57, 557-562.
- Liu Y., Sachs B. y Salamone J. (1998). Sexual behavior in male rats after radiofrequency or dopamine-depleting lesions in nucleus accumbens. *Pharmacol Biochem Behav.* 60, 585-592.
- Liu, Y.C., Salamone, J.D. y Sachs, B.D.(1997a). Impaired sexual response after lesions of the paraventricular nucleus of the hypothalamus in male rats. *Behav Neurosci.* 111, 1361-1367.
- Liu, Y.C., Salamone, J.D., Sachs, B.D. y Yamanachi, K. (1997). Effects of P-Chloro-Phenilalanine on reflexive and noncontact penile erections in male rats. *Physiol. Behav.* 61, 1165-168.
- Liu, Y.C., Salamone, J.D. y Sachs, B.D. (1997b). Lesion in medial preoptic area And bed nucleus of stria terminalis : Differential effects on copulatory behavior and noncontact erection in male rats. *Physiol. Behav.* 61, 165-188.
- Lopes da Silva F. (1991). Neural mechanisms underlying brain waves: from neural membranes to networks. *Electrenceph Clin Neurophysiol;* 79, 81-93.
- Lubar, J.F., Herrman, T.J., Moore, D.R. y Shouse, M.N.(1973). Effect of septal and frontal ablations on species typical behavior in the rat. *J. Comp. Physiol. Psychol.* 83, 260-270.
- Manzo D.J., Hernández A. M. y Pacheco C.P. (2002). Conducta sexual masculina. En: Motivación y conducta: sus bases biológicas Eds. Briones E.C. y Aguilar R.R. Ed. Manual Moderno. México D.F. 255-267.
- Manzo, J., Cruz, M., Pacheco, P. y Sachs, B. (1999) Regulation of noncontact erections in rats by gonadal esterooids. *Horm behav.* 35, 264-270.
- Marson, L., y Mckenna K. E. (1990). The identification of a brainstem site controlling spinal sexual reflexes in male rats. *Brain Res.* 515, 303-308.

- McKenna, K., y Nadelhaft I. (1986). The organization of the pudendal nerve in the male and female rat, *J Comp Neurol* 248, 532-549.
- Meisel, R. I., O'Hanlon, J.K. y Sachs B.D. (1984). Differential maintenance of penile responses and copulatory behavior by gonadal hormones in castrated rats, *Hormon Behav.* 18, 56-64.
- Meisel, R. I., y Sachs B. D. (1994). The physiology of male sexual behavior. En: Knobil E.M. y Nelly J.D. (ed) *The physiology of reproduction* Taven Press Ltd, Nueva York, 2da edición 3-105.
- Melis, M., y Argiolas R. (1999). Dopamine and sexual behavior, *Neuroscience and Biobehav Revi.* 19, 19-3.
- Michal, E.K. (1973). Effects of limbic lesions on behavior sequences and courtship behavior of male rats (*Rattus norvergicus*). *Behavior.* 44, 264-285.
- Moore C.L. (1986). A hormonal basis for sex differences in the self-grooming of rats, *Hormo Behav* 20, 155-165.
- Moore C.L. y Rogers S.A. (1984). Contribution of self-grooming to onset the puberty in male rats. *Dev Psychobiol.* 17, 243-253.
- Moruzzi, G. y Magoun W. (1949). Brain stem reticular formation and activation of EEG. *Electroencephalogram Clin Neurophysiol .* 4, 455-473.
- Nelson R.J. (1996). Psicoendocrinología. Las bases hormonales de la conducta. *Ariel Psicología* 209-214.
- Pacheco, P., Martinez-Gomez, M., Whipple, B., Beyer, C. y Komisaruk, B. (1989). Somato-motor component of the pelvic and pudendal nerves of the female rats. *Brain Res.* 490: 85-94.
- Paredes, .R.G. y Baum, M.J. (1995). Altered sexual partner preference in male ferrets given excitotoxic lesions of the preoptic area anterior hypothalamus. *J Neurosci.* 15, 6630.
- Paredes, R.G., Tzschentke, T. y Nakach, N. (1998). Lesions of the medial preoptic area/anterior hypothalamus (MPOA/AH) modify partner preference in male rats. *Brain Res.* 813, 1-8.
- Paxinos, G. y Watson, C. (1997). *The rat brain in stereotaxic coordinates.* Academic Press, New York.

- Pfaff, D. (2006). *Brain arousal and information theory. Neural and genetic mechanisms*. Harvard University Press.
- Pfaff, D. y Ågmo, A. (2002). Reproductive motivation. En R Gakkistel., H Pashler, (eds). *Steven's Handbook of Experimental Psychology, Learning, Motivation and Emotion*. Wiley, (chapter 17).
- Pfaus J.G., Kippin T.E. y Coria-Avila G. (2003) What can animal models tell us about human sexual response?. *Annual review of sex research*. 14, 1-63.
- Pfaus, J. G., Damsma, G., Nomikos, G., Wenkstern, D. G., Blaha, C. D. Philips, A. G. y Fibiger, H. C. (1990). Sexual behavior enhances central dopamine transmission in the male rat. *Brain Res*. 530, 345-348.
- Rivera-Sánchez, K.E., Hernández-González, M. y Guevara, M.A. (2005). Los efectos del alcohol sobre la motivación y ejecución sexual. En *Aproximaciones al estudio de la motivación y ejecución sexual*. ed. Universidad de Guanajuato, primera edición, Mexico. Pp. 109-124.
- Rose, J.E. y Woolsey, C.N. (1948). The orbitofrontal cortex and its connections with the mediodorsal nucleus in rabbit, sheep and cat. *Res Publ Assn Nerv Dis*, 27, 210-232.
- Sachs, B.D. (1978). Conceptual and neural mechanism of masculine copulatory behavior, en *sex and behavior status and prospectus* McGill T.E., Dewsbury D.A., Sachs B.D.eds. 267-295.
- Sachs, B.D. (1982). Role of striated penile muscles in penile reflexes, copulation and induction of pregnancy in the rat. *J. Reprod Ferti*. 66, 433-443.
- Sachs, B.D. (1995a). Context-sensitive variation in the regulation of erection. En J. Bancroft (Ed). *The Pharmacology of sexual function and dysfunction*. 97-108.
- Sachs, B.D. (1995b). Placing erection in context: the reflexogenic-psychogenic dichotomy reconsidered. *Neurosci. Biobehav*. 19, 211-224.
- Sachs, B.D. (1997). Erection evoked in male rats by airborne scent from estrous females, *Physiol Behav* 62(4), 921-924.
- Sachs, B.D. y Barfield, R.J. (1976). Functional analysis of masculine copulatory behavior in the rat. en *Hinde R.A., Shaw E., Beer C. Advances in the study of behavior*.ed. Rossenblatt. Academic press. 91-154.

- Sachs, B.D.(2007). A contextual definition of male sexual arousal . *Hormo Behav.* 5, 569-578.
- Sachs, B.D., Akasofu, K., Citron, J.H., Daniels, S.B. y Natoli, J.H. (1994). Noncontact stimulation from estrous females evokes penile erection in rats. *Physiol Behav.* 55 , 1073-9.
- Sachs, B.D., y Liu Y. (1998). Mounting and brief noncontact exposures of males to receptive females facilitate reflexive erection in rats, even after hypogastric nerve section, *Physiol Behav* 65(3), 413-421.
- Shaw, J.C.(1984). Correlation and coherence analysis of the EEG. A tutorial review *Int J Psychophysiol*; 1, 255-66.
- Soulairac, A. y Soulairac, M.L. (1972). Action des substances neurostimulantes sur le comportement sexual du rat mâle après lésions du cortex cérébral. *J Physiol*, 65, Suppl. 3, 504.
- Swanson, L. W., Mogenson, G. J., Simerly, R. B., y Wu, M. (1987). Anatomical and electrophysiological evidence for a projection from the medial preoptic area to the 'mesencephalic locomotor regions' in the rat, *Brain Res*, 405, 108-122.
- Uylings, H.B.M. y Van Eden, C.G.(1990). Qualitative and quantitative comparison of the prefrontal cortex in rat and in primates, including humans. En, Uylings, H.B.M.; Van Eden, C.G.; De Bruin, J.P.C.; Corner, M.A.; Feenstra, M.P.G., eds. The prefrontal cortex: its structure, function and pathology. *Prog Brain Res.* 85, 31-62.
- Uylings, H.B.M., Groenewegen, H.J. y Kolb, B.(2003). Do rats have a prefrontal cortex? *Behav. Brain. Res.*146, 3-17.
- Van Furth, W. R., Wolterink G., y Van Ree J. M. (1995). Regulation of masculine sexual behavior: involvement of brain opioids and dopamine, *Brain Res Revi*, 21,162-184.
- Vanderwolf, C.H. (1969). Hippocampal electrical activity and voluntary movement in the rat. *Electroenceph. Clin. Neurophysiol.* 26, 407-418.

Wood, R.I. (1998). Integration of chemosensory and hormonal input in the male Syrian hamster brain. *Ann NY Acad Sci*, 855, 362-372.

Yonemori, M., Nishijo, H., Uwano, T., Tamura, R., Furuta, I., Kawasaki, M., Takashima, Y. y Ono, T.(2000). Orbital cortex neuronal responses during an odor-based conditioned associative task in rats. *Neuroscience*. 95, 691-703.

BIBLIOTECA CIVICA