



Atención y Asignación del Valor Incentivo a los Estímulos Sexualmente Relevantes

Marisela Hernández González¹ y Miguel Ángel Guevara Pérez^{1,2}

¹Laboratorio de Neurofisiología de la Conducta Reproductiva. Instituto de Neurociencias, CUCBA, Universidad de Guadalajara. Guadalajara, Jalisco, México

²Grupo de Bioseñales y Colaborador del Laboratorio de Neurofisiología de la Conducta Reproductiva. Instituto de Neurociencias, CUCBA, Universidad de Guadalajara. Guadalajara, Jalisco, México

Nota de Autor

Marisela Hernández González  <https://orcid.org/0000-0002-2356-9561>

Miguel Ángel Guevara Pérez  <https://orcid.org/0000-0001-6828-6170>

Agradecimientos al Programa de Fortalecimiento a la Investigación de la Universidad de Guadalajara por su apoyo en varios de los resultados que se mencionan en este trabajo fueron. Agradecemos la colaboración de la Dra. Claudia del Carmen Amezcua Gutiérrez y de los distintos alumnos de Licenciatura, Maestría y Doctorado del Laboratorio de Neurofisiología de la Conducta Reproductiva que colaboraron en los diferentes experimentos.

Correspondencia relacionada a este artículo deberá dirigirse a Marisela Hernández González. Instituto de Neurociencias, CUCBA, Universidad de Guadalajara. Francisco de Quevedo #180, Col. Arcos Vallarta, CP 44130. Guadalajara, Jalisco, México. Teléfono: (+52) 33 37771150, ext. 33360. Correo electrónico: marisela.hgonzalez@academicos.udg.mx

Resumen

La atracción sexual resulta de procesos de atención y asignación del valor incentivo a los estímulos con significado sexual. La atención es una función cognitiva que permite enfocar de forma activa o pasiva, voluntaria o involuntaria, el interés de la persona hacia un estímulo, el cual debe ser detectado y procesado para asignarle un valor incentivo. Para cada individuo y en una situación ambiental particular, los estímulos tienen un valor incentivo específico. Un incentivo es “aquello que mueve o incita a desear o a hacer algo”. Los incentivos positivos son aquellos que inducen el acercamiento de un individuo ya que, al obtenerlos, interaccionar con ellos o consumirlos, generan un estado afectivo placentero. Los estímulos de relevancia sexual son, en la mayoría de los casos, incentivos positivos que inducen la cercanía de una potencial pareja. No obstante, dependiendo del contexto ambiental, social o cultural, es probable que tales estímulos induzcan también conductas de evitación o rechazo, lo cual resultará de procesos de control inhibitorio. La asignación del valor incentivo de los estímulos requiere del funcionamiento de distintas áreas subcorticales y corticales implicadas en los procesos de atención, motivación, recompensa e inhibición. En esta revisión se abordan los distintos procesos cognitivos y motivacionales implicados en la atracción sexual, así como las bases neurales de la atención y asignación del valor incentivo sexual; se mencionan algunos trabajos que han mostrado cuales son los estímulos incentivos de relevancia sexual y los cambios cerebrales asociados, tanto en ratas como en humanos.

Palabras clave: atención, valor incentivo, atracción sexual, deseo, motivación sexual, estímulos sexuales

Attention and Assigning of Incentive Value to Sexually Relevant Stimuli

Abstract

Sexual attraction results from processes of attention and assigning of incentive value to stimuli that have sexual meaning. Attention is a cognitive function that allows individuals to focus – actively or passively, voluntarily or involuntarily– on a stimulus that must be detected and then processed in order to assign it an incentive value. Stimuli have a specific incentive value for each individual and under specific environmental conditions. An incentive is defined as “that which moves or incites one to desire or do something”. Positive incentives are those that induce an individual to approach since obtaining, interacting with, or consuming them, generates a pleasant affective state. In most cases, sexually-relevant stimuli are positive incentives that induce individuals to approach a potential sexual partner. In certain environmental, social, or cultural contexts, however, these stimuli may also induce avoidance or rejection behaviors that reveal the effects of processes of inhibitory control. Assigning incentive value to stimuli requires the functioning of various cortical and subcortical areas that participate in the processes of attention, motivation, reward, and inhibition. In this review, we address the different cognitive and motivational processes involved in sexual attraction, and the neural bases of attention and the assigning of sexual incentive value. Some of the studies cited identify the key sexually-relevant incentive stimuli and the brain changes associated with them, in both rats and humans.

Keywords: attention, incentive value, sexual attraction, desire, sexual motivation, sexual stimuli

Atención y Asignación del Valor Incentivo a los Estímulos Sexualmente Relevantes

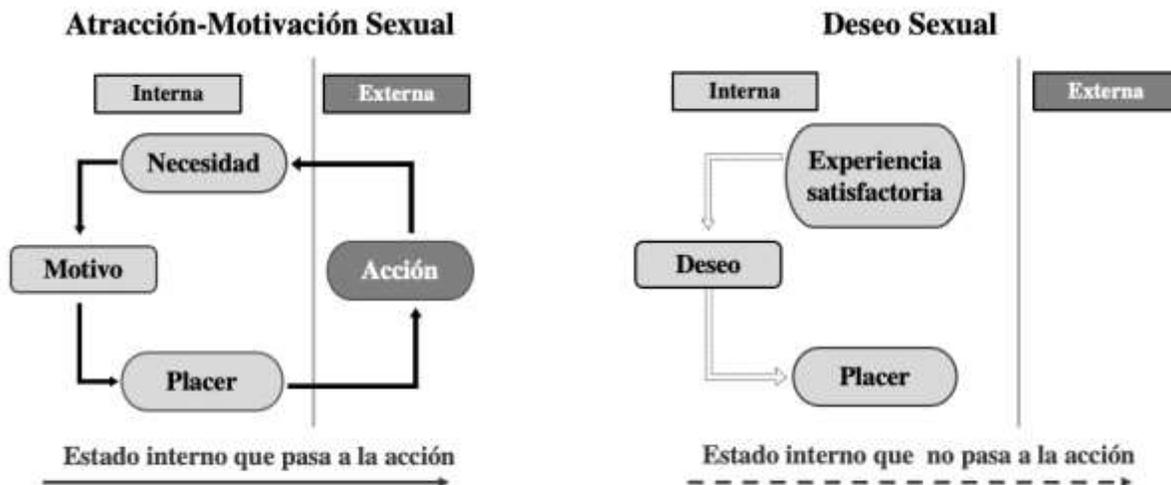
La interacción social de los individuos como resultado de los procesos de afiliación ha permitido la sobrevivencia de la especie y del propio individuo. La atracción sexual es un tipo de interacción social que resulta del impulso de tener relaciones sexuales con una potencial pareja. Tal impulso de tener relaciones sexuales o motivación sexual resulta de diversos procesos cognitivos, como la detección y atención a estímulos con significado sexual, así como de la adecuada asignación del valor incentivo de los mismos. La corteza prefrontal, al constituir el área cortical de mayor procesamiento de las funciones cognitivas, se encarga de regular y planear las conductas basadas en motivaciones, siendo estas últimas coordinadas por el sistema dopaminérgico mesocorticolímbico que está constituido por la inervación dopaminérgica desde el área tegmental ventral hacia estructuras como la amígdala, el septum, el núcleo accumbens y la corteza frontal. Si bien una gran cantidad de estudios en animales (sobre todo en ratas) han permitido conocer cuáles son los estímulos que inducen mayor atracción sexual y las bases neurales de la misma, a la fecha se cuenta también con diversas investigaciones electroencefalográficas y de imagenología en humanos, las cuales reportan una sustancial diferencia en los tipos de estímulos para cada especie, pero no así en los sustratos neurales implicados. Por tanto, a continuación, se revisan de forma breve los procesos cognitivos de atención y asignación del valor incentivo y los sustratos neurales implicados en la inducción de la atracción y motivación sexual; asimismo, se describen los estímulos de mayor relevancia sexual y los cambios cerebrales a nivel funcional que provocan, y que han sido reportados, tanto en ratas como en humanos.

La Atracción Sexual

La afiliación es una necesidad de ciertos organismos para garantizar la supervivencia de la especie y del propio individuo. Esta acción de adherirse o sumarse a una asociación o agrupación está relacionada con la atracción. El diccionario de la Real Academia de la Lengua Española define atracción como "acción de atraer", "fuerza o capacidad para atraer", "persona o cosa que produce atracción". Si bien la necesidad de afiliación es la que lleva a establecer relaciones entre los organismos, el deseo sexual (originado del impulso de tener relaciones sexuales), es el que resulta de los procesos de atracción sexual. En repetidas ocasiones la atracción sexual es confundida con el deseo e incluso, ha sido considerado como un sinónimo. Sin embargo, hay una gran diferencia entre ambos conceptos; el deseo, definido como "la excitación relativa al placer del acto sexual", apela a las ganas de tener relaciones sexuales sin llegar a la acción o ejecución sexual (Ágmo et al., 2004; González-Pimentel y Hernández-González, 2002), mientras que la atracción sexual es algo que llama la atención por una o varias personas, ya sea por cuestiones físicas o de personalidad y en relación estrecha con la orientación sexual del individuo. La atracción puede ser a las cualidades físicas, a los rasgos de una persona o a ciertas cualidades según sea el contexto, por tanto, el atractivo sexual de una persona o cualquier individuo, es en mayor grado, una medida subjetiva de la percepción, es decir, de la detección y procesamiento de los estímulos con significado sexual (Ágmo y Snoeren, 2017) que, si es calificado de forma positiva, inducirá la motivación sexual, las conductas de aproximación y, si las circunstancias se prestan, a la ejecución de la conducta sexual (ver Figura 1).

Figura 1

Esquema representativo de los procesos que se propone acontecen en la atracción-motivación sexual y el estado de deseo sexual



La atracción sexual depende en gran medida de la “relevancia” o “saliencia” de los estímulos con significado sexual. La **saliencia** del estímulo es “la destacabilidad del mismo”, es decir, la capacidad que posee para “llamar la atención” de un sujeto. Haciendo una mención más neurofisiológica, se considera que la saliencia es “la capacidad de relacionar las funciones cerebrales de integración que permite hacer una selección entre los diferentes estímulos que se reciben para centrar la atención en la información que más interesa y dejar los demás estímulos amortiguados o anulados” (Berridge, 2012).

Para que un individuo logre determinar tal relevancia o saliencia de un estímulo, es necesario un adecuado procesamiento (a nivel cerebral) de los estímulos incentivos sexuales procedentes de la potencial pareja sexual, requiriendo para ello de un importante proceso cognitivo, la atención.

Atención

La atención es definida como la focalización selectiva hacia un determinado estímulo, filtrando, desechando e inhibiendo la información no deseada (Gazzaniga et al., 1998). Según William James (James, 1890) la atención es un proceso cognitivo a través del cual “la mente toma posesión, de forma vivida y clara, de uno de los diversos objetos o trenes de pensamiento que aparecen simultáneamente. La focalización y concentración de la conciencia son su esencia, e Implica la retirada del pensamiento de varias cosas para tratar efectivamente otras”. Para hablar más a detalle de la atención, es primero necesario entender qué es un estímulo. Un estímulo es definido como “un agente físico, químico, mecánico, etc., que desencadena una reacción funcional en un organismo” (Kandel et al., 2021).

Al ser catalogada la atención como un proceso cognitivo, es efectivamente en el cerebro donde reside el sustrato neurofisiológico responsable de la misma y, por ende, es en los

mamíferos donde se han realizado la mayoría de estudios concernientes a este aspecto. Con base en las demandas ambientales y necesidades evolutivas, los mamíferos han presentado una gran variabilidad en el desarrollo y agudeza de los receptores sensoriales, de ahí que, por ejemplo, para los roedores sea el olfato el sentido más relevante para su sobrevivencia, mientras que, para los humanos, lo sea la vista.

Saliencia Incentiva

Un estímulo en un ambiente y momento determinado puede ser de gran impacto y relevancia para un organismo, en tanto que en otro momento o para otro organismo, ese mismo estímulo, con las mismas características físicas, es totalmente irrelevante. Pareciera que es precisamente la información relacionada al estímulo (su contexto, las asociaciones y recuerdos relacionados al mismo) lo que marca la diferencia. Es entonces cuando podemos hablar de la *saliencia incentiva*, la cual es considerada por Berridge (2012) como un proceso cognitivo que confiere un atributo de "deseo" o "querer" (wanting), e incluye un estímulo recompensante y por ende un componente motivacional. El "deseo o querer" de la saliencia incentiva difiere del "gusto o agrado" (liking), ya que este último se refiere al placer que se obtiene inmediatamente de la adquisición o consumo de un estímulo gratificante o recompensante (Berridge, 2012; Berridge y Kringelbach, 2015), transformándolo de una mera experiencia sensorial en algo que llama la atención, induce el acercamiento y su búsqueda.

Para cada individuo y en una situación ambiental particular, los estímulos tienen un *valor incentivo específico*, así, los *estímulos con valor de incentivo positivo* son aquellos que inducen conductas de acercamiento ya que al obtenerlos, interaccionar con ellos o consumirlos, inducen un estado afectivo placentero; los *estímulos con valor de incentivo negativo* son los que inducen conductas de retiro o evitación, en virtud de que al interaccionar con ellos, obtenerlos o consumirlos, inducen un estado afectivo displacentero, en tanto que los *estímulos con valor neutro* no ejercen ningún efecto sobre la conducta del organismo. Así, los *estímulos con valencia incentiva positiva* tienen tres propiedades esenciales: (1) son atrayentes o atractivos, ya que provocan conductas de aproximación hacia ellos; (2) son deseados, y por tanto los organismos trabajarán (gastarán energía) para obtenerlos y (3) pueden estimular la ejecución de conductas instrumentales para obtener la recompensa asociada. Siendo la **recompensa** la propiedad atractiva y motivacional de un estímulo que induce conductas apetitivas -también definidas como conductas de aproximación- y consumatorias (Schultz, 2015).

Saliencia Motivacional

Un concepto relacionado a la saliencia incentiva es la denominada "saliencia motivacional", la cual es un proceso cognitivo y una forma de atención que motiva o impulsa el comportamiento de un individuo para acercarse o alejarse de un objeto particular, evento percibido o resultado. Este proceso cognitivo regula la intensidad de los comportamientos que facilitan el logro de una meta, la cantidad de tiempo y energía que un individuo está dispuesto a gastar para alcanzar una meta, y la cantidad de riesgo que un individuo está dispuesto a aceptar mientras trabaja para lograr un objetivo particular (Puglisi-Allegra y Ventura, 2012). Así, la saliencia motivacional se compone de dos procesos que son definidos por sus efectos atractivos o aversivos sobre la conducta de un individuo relativa a un estímulo particular: *saliencia incentiva* y *saliencia aversiva* (Puglisi-Allegra y Ventura, 2012). La saliencia incentiva es la forma atractiva

de la saliencia motivacional que causa conducta de aproximación y se asocia con reforzamiento operante, resultados deseables y estímulos placenteros (Schultz, 2006; 2015). La saliencia aversiva es la forma aversiva o de rechazo de la saliencia motivacional que causa conductas de evitación y es asociada con castigo operante, resultados indeseables y estímulos displacenteros.

Detección y Percepción de los Estímulos

La perspectiva del cognitivismo plantea que un estímulo es "información que entra al cerebro del organismo mediante los receptores sensoriales, considerando que, entre el estímulo y la respuesta del organismo, se encuentra un proceso mental" (García Visbal, 2012), por tanto, en este punto, trataremos de explicar a qué se refiere tal "proceso mental". Como bien menciona Gazzaniga (1998) en su libro *Cuestiones de la Mente* "todas las funciones psicológicas emergen del procesamiento cerebral. Sin la actividad cerebral específica no hay memoria, no hay emociones, no hay mente". A la fecha, existe una extensa cantidad de estudios donde se describen cuáles son las estructuras cerebrales implicadas en la detección y procesamiento de los estímulos, así como los mecanismos neuroquímicos y hormonales implicados en la funcionalidad de tales estructuras cerebrales para que se lleve a cabo la adecuada asignación del valor incentivo de los estímulos sensoriales; sin embargo, antes de hacer una revisión de las estructuras y sistemas cerebrales implicados en el procesamiento de los estímulos con relevancia sexual, daremos una breve explicación de los procesos neurofisiológicos que anteceden a la asignación del valor incentivo de tales estímulos.

La fisiología sensorial se ocupa de estudiar los mecanismos por los cuales los organismos "detectan" los diferentes estímulos externos e internos. Tal detección es llevada a cabo a través de los receptores sensoriales, que son las puertas de entrada de la información contenida en cada tipo de estímulo (tacto, sonido, luz, dolor, sabor, etc.). Tales receptores sensoriales son terminales nerviosas cuya función primordial es fungir como estructuras de transducción, que permiten la conversión de la energía de los estímulos (luminosa, química, mecánica, etc.) en señales nerviosas que llevan codificada la información y las características propias de cada estímulo (Kandel et al., 2021). La especificidad de los receptores sensoriales a un estímulo particular es determinada por las características neuroanatómicas del receptor, de manera que el "estímulo apropiado" para un receptor es el que presenta el umbral más bajo con capacidad excitatoria y, por ende, a este estímulo se le denomina como "adecuado o específico" (implica la mínima intensidad necesaria para que pueda ser detectado) (Kandel et al., 2021; Sampieri-Cabrera y Melchor, 2022).

Tales receptores localizados en diferentes partes del cuerpo, posterior a la detección de un estímulo particular y transducción de este en señales neurales (potenciales de acción), éstas viajarán a través y a lo largo de una vía constituida por una serie de neuronas y relevos sinápticos para llegar a estructuras subcorticales y áreas corticales específicas. Tal proceso que ocurre posterior a la transducción del estímulo hasta llegar a estructuras cerebrales superiores es denominado "percepción", en el cual, la información sensorial se integra con información previamente adquirida, por lo que se añaden elementos subjetivos que pueden matizar la sensación (la cual es definida como "aquella impresión que percibe un ser vivo cuando uno de sus órganos receptores es estimulado") (Kandel et al., 2021). Es aquí que cabe hacer una distinción entre los términos sensación y percepción. Mientras el primero se refiere a la activación de los receptores sensoriales y su procesamiento a nivel del sistema nervioso al codificar los

impulsos nerviosos procedentes de los órganos sensoriales, el segundo se refiere a un proceso psicológico de integración en la que a nivel cerebral se interpretan las sensaciones que se reciben a través de los sentidos para formar una impresión inconsciente o consciente de la realidad física de su entorno (Leonardo-Oviedo, 2004).

La percepción también es definida como un proceso cognitivo a través del cual los organismos son capaces de comprender su entorno y actuar en consecuencia a los impulsos que reciben; es decir, es un proceso de integración o procesamiento neural para organizar los estímulos internos y externos, "darles un sentido" y asignarles un valor incentivo. Tratando de explicar más este punto, podemos decir que la percepción implica la integración de las características físicas del estímulo (color, tamaño, despliegue conductual) con los aspectos externos (como el ambiente o la ubicación espacial) (Ojeda et al., 2002). El aprendizaje perceptivo, definido como la adquisición de conocimiento acerca de las características generales y detalles más finos de los estímulos, induce un cambio en la forma en que dichos estímulos son percibidos, permitiendo la identificación de estos. El aprendizaje perceptivo tiene lugar durante la experiencia que ha tenido un individuo con cierto estímulo, lo que permite identificar ese estímulo en particular de entre otros diversos estímulos (Fuster, 2017; Rodríguez y Alonso, 2006).

La "Asignación del Valor Incentivo"

Bajo estas definiciones, es que el término "asignación del valor incentivo" que hemos venido utilizando a lo largo de nuestro texto, puede ser explicado. Es comprensible que cuando un individuo es expuesto a un determinado estímulo por primera vez, la información de tal estímulo es totalmente novedosa. La detección de ese estímulo (por ejemplo, olfatorio) será asociado a las características del objeto u organismo que lo emite, de manera que, en una segunda exposición, el individuo asociará ese olor con el organismo u objeto emisor. Para que ocurra esa asociación estímulo-organismo emisor, necesariamente tuvo que ocurrir un procesamiento de la información olfatoria de manera que esta información olfatoria fue integrada con información visual, auditiva, táctil e inclusive del entorno ambiental formando en el sujeto una representación mental con características propias, que probablemente le permitieron al organismo "asignar un valor" de incentivo positivo, de incentivo negativo o de incentivo neutro. En el caso de la conducta sexual, si en la primera interacción con una rata hembra receptiva, la rata macho logra copular hasta la eyaculación, la detección y percepción del estímulo olfatorio se asociará con el estado placentero posteyaculatorio, convirtiendo por ende, a este estímulo olfatorio, en un *incentivo sexual* positivo o atrayente sexual que inducirá, en ocasiones posteriores a la primera interacción, una más rápida y focalizada conducta de atención, sobreactivación e hiperactividad en sus intentos para lograr iniciar y mantener la cópula con la hembra.

La Motivación Sexual

Habiendo ya planteado tales definiciones y haber entendido los conceptos, es ahora importante hablar de la **motivación sexual**. Según Ágmo (1999) la motivación sexual es el conjunto de procesos que hacen que un organismo busque contacto sexual con otro organismo de la misma especie y generalmente del sexo opuesto; 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. Tal conducta de aproximación o acercamiento se presenta en respuesta a la detección de estímulos incentivos positivos con significado sexual, es decir, *incentivos o atrayentes sexuales* (Le Moëne y Ágmo, 2018). En humanos, las razones que le impulsan a hacer esa búsqueda y esforzarse por lograr esa meta pueden ser diversas (reproducirse, placer, hasta la obtención de algún beneficio), sin embargo, en otros mamíferos no humanos, como los roedores, está bien demostrado que la principal motivación es la búsqueda de placer.

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 neural y hormonal adecuado y 2) que se lleve a cabo un adecuado procesamiento de los estímulos incentivos procedentes de la potencial pareja sexual (Hernández-González y Guevera, 2009; Hernández-González et al., 2008). 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 (caricias, besos, estimulación corporal y genital, etc.) que redundarán en un estado de excitación o “arousal sexual” asociado al proceso de erección peneana en el hombre y lubricación vaginal en la mujer.

Si bien a través de los años, el término arousal o excitación sexual ha sido utilizado indistintamente como sinónimo de motivación sexual, éstos son términos semi-independientes que pueden ocurrir en algunos momentos de forma independiente y en otros de forma simultánea. El término arousal fue primeramente propuesto por Moruzzi y Magoun (1949) para describir un estado neurofisiológico central donde la sobreexcitación de las neuronas de la formación reticular del tallo cerebral se asociaba con un estado de alerta y sobreactivación conductual. Pfaff y Ágmo (2002) proponen el término excitación o arousal puramente a nivel conductual y describen que un animal o ser humano está excitado cuando está: más alerta a todos los tipos de estímulos sensoriales, más activo conductualmente y más reactivo emocionalmente. Bajo esta concepción, entonces, el arousal sexual no es más que un tipo específico de arousal 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, desde un punto de vista más neurofisiológico, esta concepción de arousal o excitación sexual ha sido cada vez más objetiva y es por ello por lo que varios científicos han restringido tal término a la respuesta objetiva de la erección peneana en el sexo masculino y a la lubricación vaginal en el sexo femenino (Sachs, 2000, 2007), lo cual está muy lejos de la concepción que se le ha dado durante mucho tiempo, relacionándolo sobre todo con procesos psicológicos motivo-emocionales

Sustratos Neurales de la Atención, Asignación del Valor Incentivo y Motivación Sexual

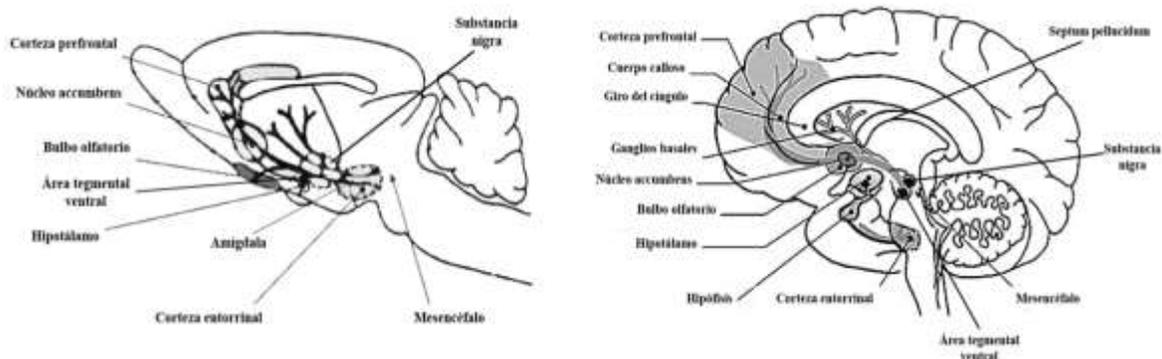
Como fue mencionado en secciones previas, los incentivos o atrayentes sexuales son estímulos que desencadenan respuestas asociadas a cambios a nivel del funcionamiento de diversos órganos (genitales), sistemas (respiratorio, cardiovascular, dérmico, hormonal) y estructuras cerebrales (excitación neuronal, niveles de neurotransmisores), así como cambios a

nivel cognitivo (atención, inhibición, planeación, etc.) y emocional (placer, agrado) (Mas, 1999; Schimmack y Derryberry, 2005).

Gracias a numerosos estudios de investigación básica en modelos animales y usando varias técnicas invasivas de lesión o estimulación eléctrica o química, manipulaciones farmacológicas, técnicas de marcaje neuronal e inclusive de imagenología, es que se han logrado conocer las bases neurales de la motivación y arousal sexual. Como se describió previamente, ambos procesos representan una experiencia multidimensional disparada por estímulos exógenos y/o endógenos en los cuales diversas áreas del cerebro juegan un papel crítico en la asignación del valor incentivo y la atención, así como en la inhibición o facilitación de la acción subsecuente. Así, se ha demostrado que el área preóptica medial (APOm) y el núcleo ventromedial del hipotálamo tienen un papel esencial en la inducción no sólo de las conductas de aproximación a la potencial pareja sino también de la ejecución copulatoria tanto en machos como en hembras (Antonio-Cabrera y Paredes, 2014; Meisel y Sachs, 1994; Paredes, 2003; Pfaff y Ágmo, 2002, 2010; Pfau, 2009) Evidencias adicionales reportan la participación de diversas estructuras que forman parte del denominado sistema recompensante y en específico, del **sistema dopaminérgico mesocorticolímbico** (SDMC), constituido por la inervación dopaminérgica que va desde el área tegmental ventral (ATV), hasta diversas estructuras límbicas como el bulbo olfatorio, la amígdala (Amy), el septum, el núcleo de la base de la stria terminalis, y el núcleo accumbens (NAcc), entre otros (Figura 2) (para una revisión ver Berridge y Kringelbach, 2015; Hernández-González y Guevara, 2009; Hull y Domínguez, 2007; 2015; Le Moëne y Agmo, 2018).

Figura 2

Representación del sistema dopaminérgico mesocorticolímbico en la rata (izquierda) y en el humano (derecha)



Nota. Nótese en tono gris la proyección dopaminérgica desde el área tegmental ventral a las diferentes estructuras límbicas y a la corteza prefrontal.

En este punto es importante recordar que la detección y procesamiento de los estímulos incentivos sexuales requiere de diferentes procesos cognitivos, incluyendo además de la atención, procesos de memoria, modulación afectiva, detección de prominencia e inhibición, entre otros (León-Carrión et al., 2007a; Rolls, 2000, 2004). Para que ocurran los procesos cognitivos mencionados, no basta con la participación de las estructuras subcorticales

mencionadas, sino que se requiere de la participación de las áreas corticales secundarias. Este aspecto fue indicado desde el estudio pionero de Beach (Beach, 1940), en el que mostró que si bien lesiones pequeñas que abarcaban máximo un 19% de la corteza no afectaron la interacción sexual de ratas macho, lesiones que incluyeron una mayor superficie cortical, afectaron sobre todo la temporalidad y organización secuencial de la cópula, obteniendo alteraciones más severas después de lesiones bilaterales, concluyendo que las lesiones corticales reducen la responsividad de la rata macho a los estímulos sexuales y por tanto la capacidad de alcanzar un nivel de motivación sexual, sin afectar los patrones copulatorios propiamente dichos (Beach, 1940). Posterior a ese estudio, y después de un largo periodo en el que se hizo caso omiso del papel de la corteza en la conducta sexual de la rata, fue que se retomaron nuevos trabajos para reconocer que la manifestación de la conducta sexual requiere por igual de procesos motivacionales y cognitivos. Así, en un interesante trabajo realizado por Ågmo et al. (1995) evaluaron el papel de la corteza prefrontal (CPF) en la conducta sexual. Mediante una técnica de termocoagulación, extrajeron el área cingulada o corteza prefrontal medial en ratas macho y encontraron que, una semana después de tal lesión específica, las ratas macho presentaron latencias de monta e intromisión extremadamente largas (de hasta más de 60 min), aunque sus parámetros copulatorios (número de montas e intromisiones, así como la tasa de intromisión) no fueron afectados, indicando el importante papel de la corteza prefrontal en el inicio de la interacción copulatoria, la cual, sugirieron, participa en el adecuado procesamiento y asignación del valor incentivo de los estímulos emitidos por la pareja sexual (la hembra receptiva).

Otra estructura de gran relevancia para la atracción sexual es el núcleo accumbens (NAcc), cuya lesión en ratas incrementa la latencia y disminuye la frecuencia de conductas de aproximación y toques de nariz que ratas macho ejecutan para tratar de tener contacto con una hembra receptiva que les es inaccesible por estar separados por una pared de acrílico transparente con orificios (en una caja de motivación incentivada) (Liu et al., 1997). Asimismo, en ratas, la participación del bulbo olfatorio (Cain y Paxinos, 1974; Edwards et al., 1990) y de la amígdala basolateral (Hernández-González et al., 2014) en el procesamiento y asignación del valor incentivo de los estímulos con significado sexual ha sido mostrada con estudios de lesión.

Respecto a los humanos, primero es importante considerar la gran dificultad que ha implicado medir la atracción-motivación sexual en vista de que, si consideramos de manera estricta la definición de motivación como "aquello que impulsa a los individuos a buscar y acercarse a una meta", la gran variabilidad de factores ambientales, sociales y culturales entre individuos ha obstaculizado tal estudio, es por ello que para medir la motivación sexual humana, en la mayoría de trabajos se ha optado por medir la excitación sexual como un índice indirecto de motivación sexual. Si tomamos en cuenta la propuesta de Ågmo y Laan (2022), donde se indica que "la motivación sexual efectiva es siempre una combinación de excitación sexual y excitación general", entonces tal medición de excitación sexual es fundamentada.

Los primeros conocimientos de las estructuras implicadas en la conducta sexual de humanos datan del estudio pionero de Klüver y Bucy (1939), quienes al lesionar de manera bilateral los lóbulos temporales (incluyendo parte de la amígdala), observaron un evidente cuadro de hipersexualidad indiscriminada en monos. Sin embargo, a la fecha, usando diferentes modalidades de estímulos con significado sexual (principalmente visuales), se ha mostrado que la activación o arousal sexual (autoreportada o medida de forma objetiva con aparatos que miden la circunferencia o nivel de flujo sanguíneo peneano y/o la lubricación vaginal) se asocia con la

funcionalidad o activación de regiones cerebrales tanto subcorticales (ínsula, claustrum, cuerpo estriado, tálamo, amígdala, hipotálamo) (Arnou et al., 2002; Bocher et al., 2001; Redouté et al., 2000; Stoléro et al., 1999; 2012), como corticales (cortezas occipital, temporal, parietal and frontal, incluyendo las regiones orbitofrontal y del cíngulo anterior) (Bocher et al., 2001; León-Carrión et al., 2007a, 2007b).

La participación de las estructuras cerebrales mencionadas resulta de la interacción de diferentes hormonas y neurotransmisores que actúan sobre receptores neuronales específicos aumentando, de esta manera, la sensibilidad a los estímulos de relevancia incentiva, lo cual da una clara evidencia de que para que un organismo detecte y procese un estímulo como sexualmente relevante, es necesario que presente un medio fisiológico interno particular (esto es, adecuados niveles de hormonas y neurotransmisores)¹.

El concepto de hormona, a la fecha es entendido como una sustancia que es secretada en estructuras especializadas llamadas glándulas, y que luego de ser excretada se incorpora de inmediato al torrente sanguíneo para ejercer su efecto en órganos blanco que pueden estar localizados cerca, o a grandes distancias de su sitio de origen. En tanto que el concepto de neurotransmisor es entendido como aquella sustancia que es sintetizada en una neurona y que luego de ser liberada de la neurona presináptica, se une a receptores específicos localizados en la membrana de la neurona postsináptica, ejerciendo sobre esta última efectos excitatorios, inhibitorios o moduladores. En la inducción y mantenimiento de la motivación sexual participan de manera orquestada, con una exquisita fineza y regulación secuencial y temporal, tanto las hormonas como los neurotransmisores, es así que a nivel cerebral es en donde ocurre la interacción neuro-hormonal adecuada para que se activen las estructuras del SDMC y se genere y mantenga la motivación sexual, generalmente en respuesta a la detección y procesamiento de los estímulos con significado sexual.

Es en este contexto, que los andrógenos y estrógenos juegan un papel fundamental, así como los sistemas dopaminérgico y serotoninérgico parecen tener un papel crucial en diversos aspectos de la respuesta sexual, aunque otros sistemas de neurotransmisión pueden también contribuir, tales como los sistemas adrenérgico, colinérgico y opioidérgico, entre otros¹.

Estímulos de Saliencia Incentiva en la Conducta Sexual

El interés y activación generado en los individuos por la detección de los estímulos sexualmente relevantes o atrayentes sexuales, como incentivos positivos, inducirán en ellos la conducta de aproximación, o motivación sexual incentiva (Le Moëne y Ågmo, 2018). Es en base a lo anterior que Ågmo ha sugerido que "la intensidad de las conductas de aproximación sexual son un exquisito indicador de la intensidad de la motivación sexual" (Ågmo, 2014; Ågmo et al., 2004).

La manifestación de la búsqueda como resultado de la atracción sexual generada por la detección de estímulos sexualmente relevantes entre mamíferos no humanos, en mucho, se reduce a la evaluación de las conductas de acercamiento o bien, a las conductas de riesgo y gasto de energía excesiva que el individuo es capaz de realizar con el único fin de lograr la interacción sexual con otro individuo, generalmente de la misma especie y del sexo opuesto. En

¹ Una descripción detallada de la regulación hormonal y neuroquímica implicada en la motivación y ejecución sexual está más allá del objetivo de este capítulo. A los interesados en estos tópicos se recomiendan las siguientes revisiones: Calabrò et al., 2019; Hull y Domínguez, 2015; Le Moëne y Ågmo, 2017).

cambio, en los seres humanos, los estímulos que activan el impulso o motivación sexual son infinitos y la respuesta sexual no es puramente fisiológica. La respuesta sexual humana involucra en la mayoría de las veces un contenido erótico-emocional que se manifiesta como resultado de una fantasía, de algo que se ve (imagen), se escucha (palabras) o que se siente agradable en la piel (caricias) (González-Pimentel y Hernández-González, 2002).

Aunque de manera experimental los incentivos sexuales pueden presentarse de forma aislada, tanto en animales como en humanos, comúnmente éstos se presentan de manera conjunta. Efectivamente, cuando una rata macho está frente a una hembra receptiva, los estímulos atrayentes que le llamarán la atención son los despliegues conductuales (visión), los olores (olfación) y las vocalizaciones emitidas por ella (audición), y solamente si se logra el contacto corporal, la puede sentir (tacto) e incluso probar el sabor de sus genitales (gusto). Además, señales o estímulos neutros de cualquier modalidad sensorial pueden convertirse en incentivos sexuales si fueron previamente asociados con alguna actividad de recompensa sexual y por tanto inducir conductas de aproximación (Le Moëne y Ågmo, 2018).

Numerosos trabajos se han realizado con el fin de determinar cuáles son los estímulos de mayor relevancia sexual y por ende, los más efectivos para inducir la atracción sexual. Así, en los siguientes apartados presentamos una revisión de lo que actualmente se conoce acerca de este tema.

Se ha descrito que la manifestación de la conducta sexual es multisensorial, y que, dependiendo de la especie, la eficiencia de los estímulos para inducir relevancia atencional y por ende motivación sexual en un individuo es diferente. Por ejemplo, en la rata, que es un organismo que podría decirse es 100% olfato, obviamente el estímulo sensorial más eficaz para inducir la motivación sexual y por ende la aproximación a la potencial pareja es este tipo de estímulo, seguido por la información visual y la información auditiva representada principalmente por las vocalizaciones ultrasónicas (inaudibles para el humano, >20 kHz) que el macho emite en presencia de hembras receptivas (Barfield y Thomas, 1986; Brudzynski, 2005; McIntosh y Barfield, 1980), aunque de esta última modalidad se ha reportado que tiene un papel casi irrelevante como incentivo sexual (Snoeren y Ågmo, 2013, 2014a, b).

En Roedores

La Modalidad Olfatoria.

Ratas macho anósmicas por lesión del bulbo olfatorio presentan una menor motivación y ejecución sexual (Heimer y Larsson, 1967; Kippin et al., 2003), al igual que los hámsteres macho (Murphy y Schneider, 1970); similares resultados han sido obtenidos después de la destrucción del epitelio olfatorio principal con sulfato de zinc en ratones hembra en los que disminuyó no solo el índice de receptividad (respuesta de lordosis), sino también las conductas de aproximación e investigación olfatoria de la orina de ratones macho intactos o castrados, confirmando que tal estructura está involucrada en la detección y procesamiento de los olores que permiten localizar e identificar el sexo y estado endocrino de conoespecíficos (Keller, Douhard et al., 2006; Keller, Pierman et al., 2006). Estudios diversos demuestran que la principal afección posterior a la lesión del bulbo olfatorio es el mucho menor número de sujetos que copulan hasta alcanzar la eyaculación, ya sea por su incapacidad para iniciar la interacción copulatoria (Edwards et al., 1990; Larsson, 1975) o para mantenerla hasta eyacular (Meisel et al., 1980). En algunos sujetos tal lesión olfatoria ejerce efectos menores, como un aumento en la latencia para alcanzar la

intromisión (Cain y Paxinos, 1974), y no mostrar preferencia por hembras en estro respecto a hembras en diestro, indicando con ello, una posible reducción del arousal o excitación sexual (Edwards et al., 1990). La relevancia de la información olfatoria en la regulación de la conducta sexual ha sido mostrada más recientemente con técnicas más avanzadas indicando que en ratas hembra que controlan la temporalidad de la interacción copulatoria (paced-mating), ocurre neurogénesis del epitelio granular del bulbo olfatorio accesorio a diferencia de ratas hembra que no se les permitió regular la cópula (Corona et al., 2011), corroborando que esta estructura participa en la detección de olores no volátiles tales como las señales quimiosensoriales sexualmente relevantes emitidas por ratas macho. En efecto, usando la técnica de inmunoreactividad-Fos (Fos-IR) como índice de activación neuronal, se demostró que aun cuando ratas macho copuladoras, no copuladoras y ratas macho sin experiencia sexual presentaron un incremento de tal índice en las células mitrales del bulbo olfatorio accesorio después de que fueron expuestos a olfatear aserrín sucio de ratas en estro, únicamente los machos copuladores presentaron un mayor Fos-IR en todas las estructuras de la vía de proyección vomeronasal. Considerando que los machos no copuladores muestran una similar preferencia por acercarse y permanecer cerca de una hembra en estro o una rata macho, los autores propusieron que la ausencia de interacción copulatoria en tales sujetos resulta de la menor motivación sexual como consecuencia de una alteración en la actividad neuronal de la vía vomeronasal, incidiendo en un inadecuado procesamiento de los olores de hembras en estro (Portillo y Paredes, 2004). Los estudios anteriores ponen de manifiesto la importancia de la información olfatoria como estímulo sexual incentivo para inducir los estados de motivación y activación sexual en roedores.

La Modalidad Auditiva.

A la fecha, existe una gran cantidad de información en la literatura científica acerca de las múltiples versiones de vocalizaciones que los roedores emiten en el contexto social, las cuales van desde el rango audible hasta el no audible para el humano. En la rata se han descrito tres tipos de vocalizaciones ultrasónicas (superior a 20 KHz) y un tipo de vocalización sónica, audible al humano, inferior a los 20 KHz (Blanchard et al., 1986, 1991; Brudzynski, 2005; Brudzynski et al., 1993). Existe también una amplia descripción respecto a las edades y situaciones en las cuales son emitidas tales vocalizaciones, por ejemplo, las ratas crías, emiten vocalizaciones de alrededor de los 40 kHz al estar separadas de la madre (Brudzynski et al., 1999). En el caso de las ratas adultas, se han reportado dos tipos distintos: uno de 50 kHz y otro de 22 kHz. El primero se ha registrado durante interacciones sociales con específicas no agresivas, tales como el juego (Blanchard et al., 1993; Knutson et al., 1998), en tanto que el de 22 kHz es emitido durante conductas de defensa o sumisión (Lore et al., 1976; Portavella et al., 1993; Thomas et al., 1983), ante la presencia de un depredador (Blanchard et al., 1991), en situaciones de angustia física o incluso con el solo contacto de la mano del experimentador (Brudzynski y Ociepa, 1992). Ambos tipos de vocalizaciones ultrasónicas han sido registradas tanto durante la eyaculación (Barfield y Geyer 1972; Barfield y Thomas, 1986), como durante el periodo posteyaculatorio del macho (McIntosh y Barfield, 1980). Sin embargo, a pesar de la relevancia que la información auditiva tiene para la interacción social y reconocimiento de especie de los roedores (Barfield y Geyer, 1972; Portfors, 2007), se tiene poco conocimiento acerca de su función comunicativa en el contexto de la conducta sexual. Si bien algunos estudios han sugerido que las vocalizaciones

ultrasónicas participan en la modulación de la interacción copulatoria (Barfield y Thomas, 1986), son ya varios reportes los que muestran el casi irrelevante papel de tales vocalizaciones como incentivo sexual para inducir las conductas de aproximación a una potencial pareja sexual. En efecto, en una serie de exquisitos trabajos realizados por el grupo de Ågmo y colaboradores (Le Moëne y Ågmo, 2018), usando el paradigma de motivación sexual incentiva así como un ambiente seminatural, con una diversidad de manipulaciones experimentales (como exposición de ratas macho con y sin experiencia sexual a grabaciones de vocalizaciones ultrasónicas emitidas por hembras antes de la cópula o usando hembras desvocalizadas) (Snoeren y Ågmo, 2013), así como exposición de ratas hembra a grabaciones de vocalizaciones ultrasónicas emitidas por machos antes de la cópula, o usando machos desvocalizados (Soeren y Ågmo, 2014a,b) se obtuvo clara evidencia de la muy poca o prácticamente nula eficiencia de las vocalizaciones ultrasónicas como estímulos incentivos sexuales. Si bien se ha reportado en varios trabajos que las vocalizaciones ultrasónicas tienen muy poco valor incentivo para inducir conductas de aproximación en ratas macho, a la fecha sólo existe un estudio en donde se reporta que las vocalizaciones de la rata macho audibles al ser humano (<20 kHz) afectan el funcionamiento cerebral de ratas hembra en proestro-estro pero no de aquellas que están en diestro (Hernández-González et al., 2013). Si esta diferente funcionalidad cerebral pudiera ser un índice de la adecuada asignación del valor incentivo de las vocalizaciones audibles emitidas por el macho y por ende de la inducción de motivación sexual en las ratas en proestro-estro, queda por ser determinado.

La Modalidad Visual.

Respecto a otras modalidades sensoriales implicadas en la identificación de una potencial pareja sexual y la conducta de aproximación, tales como la visión, a la fecha se conocen muy pocos estudios, y los que hay, indican su contribución en otras especies como las aves, en que el macho despliega toda una serie de actos motores de cortejo y, además, presentan un claro dimorfismo sexual en los colores de su plumaje que permiten una adecuada discriminación visual (Johnson et al., 2000). Tales fenómenos de discriminación visual también han sido descritos en otras especies como los monos (Bielert y Van der Walt, 1982; Fujita, 1993; Gesquiere et al., 2007), así como en humanos (Golde et al., 2000; Julien y Over, 1988). Sin embargo, a pesar de que esos hallazgos pudieran considerarse como indicadores de que la visión juega un papel importante para la identificación del sexo de una potencial pareja, estos no demuestran que tales estímulos visuales sean suficientes para inducir las conductas de aproximación o motivación sexual en ratas, ya que en dos trabajos de hace varios años, se mostró que las ratas macho son capaces de aproximarse a hembras receptivas aún en completa ausencia de luz (Hetta y Meyerson, 1978; Meyerson y Lindström, 1973), indicando la no relevancia de la información visual para inducir la motivación sexual en roedores.

Con el objeto de determinar el papel de las diferentes modalidades sensoriales en el despliegue de las conductas de aproximación de una rata macho hacia una rata hembra, Ågmo y Snoeren, en un excelente trabajo reportado en 2017, mostraron que, una combinación de al menos dos modalidades sensoriales (siendo una de ellas el olfato), es necesaria para inducir las conductas de aproximación y preferencia por la pareja sexual (una hembra receptiva). Esta misma propuesta, en el sentido de que la combinación de diferentes modalidades sensoriales es

más eficaz para inducir las conductas de aproximación a una pareja (motivación sexual), es también aplicable a otros mamíferos incluyendo los seres humanos.

En Humanos

En uno de los pocos trabajos donde se evaluó el valor sexual incentivo de distintas modalidades sensoriales en hombres y mujeres, Herz y Cahill (1997) reportaron que, para los hombres, la información visual y olfatoria son igualmente importantes para ser atraídos y seleccionar una pareja, mientras que para las mujeres el estímulo más importante fue el olfato, seguido de la vista y el sonido de la voz. En este mismo trabajo reportan interesantes resultados respecto a cómo el valor incentivo de los estímulos es diferente en el contexto de la conducta sexual; los hombres mencionaron que ya durante la interacción copulatoria, para ellos los estímulos más incentivos fueron la vista y el tacto, seguido de los sonidos sexuales y las representaciones mentales o fantasías sexuales (imaginación), pasando a segundo término el olfato; en tanto que para las mujeres el estímulo más relevante fue el tacto seguido por la vista, los sonidos sexuales, los olores no corporales (perfumes) y las fantasías de personas o escenarios sexuales. Los olores corporales fueron calificados como los menos sexualmente incentivos respecto a todas las demás modalidades sensoriales y, por lo tanto, como los más eficaces para afectar negativamente el deseo o interés sexual de las mujeres, demostrando que el interés sexual femenino es más afectado por el olor corporal que cualquier otro estímulo sensorial durante la interacción sexual, sin embargo, cuando no están en el contexto copulatorio, tanto los hombres como las mujeres reportaron que los estímulos visuales y las fantasías fueron los más incentivos para inducir en ellos interés o atracción a la pareja sexual. Existen interesantes trabajos que han mostrado, incluso, que las fantasías o representaciones mentales de estimulación sexual son tan eficientes para inducir motivación y excitación sexual, que, en mujeres, inducen la ocurrencia de orgasmos conductuales (Loewenstein, 1978; Whipple et al., 1992) y cambios en los niveles de hormonas, similares a los ocasionados por orgasmos resultantes de coito o masturbación (Exton et al., 1999, 2001; Whipple et al., 1992).

Estos resultados muestran que además de los estímulos externos (principalmente visión, y en menor grado el olfato y la audición), el humano recurre a fantasías sexuales y coinciden con la propuesta de Birnbaum et al. (2019), enfatizando que las fantasías juegan un importante papel para la inducción de la excitación y deseo sexual tanto en hombres como en mujeres, propiciando las conductas de aproximación y, por ende, si las circunstancias son propicias, la interacción sexual.

Algunos otros trabajos también han demostrado la relevancia de los estímulos visuales y auditivos para inducir motivación o excitación sexual (sexual arousal) sin tener contacto directo con la potencial pareja, indicando que la exposición a tales estímulos, ya sea solos o en forma simultánea, son suficientes para provocar respuestas genitales tanto en hombres como en mujeres (Gaither y Plaud, 1997; McConaghy, 1974), aunque no se puede decir lo mismo de los olores, los cuales, ya sea corporales o esencias perfumadas, carecen de tal eficacia como incentivo sexual, a excepción de que éstos sean asociados a algún otro factor de relevancia sexual, como ha sido mostrado tanto en ratas (Kippin et al., 2003; Kvitvik et al., 2010) como en humanos (Hoffmann, 2017). En efecto, estudios de condicionamiento sexual a olores neutros tanto en humanos (Hirsch y Gruss 1999; Hirsch et al., 1998), como en ratas macho (Kippin et al., 2003; Kvitvik et al., 2010), después de las sesiones de condicionamiento, son capaces de inducir

motivación sexual e inclusive, respuestas genitales. A pesar de lo anteriormente descrito, resulta interesante mencionar también dos controversiales trabajos realizados por Hirsch y Gruss, 1999; Hirsch et al., 1998), quienes evaluaron la eficacia de 30 olores diferentes para inducir activación sexual, representada por un incremento del flujo sanguíneo peneano (medido con un pletismógrafo) en hombres cuya edad varió desde los 18 hasta los 60 años, y por el flujo sanguíneo vaginal en mujeres de 31.8 años promedio. ¡Los resultados mostraron que fueron principalmente los olores combinados a comida los que indujeron la mayor respuesta penenana!, por ejemplo, lavanda con olor a pastel de calabaza indujo una respuesta peneana de un 40%, regaliz negro con olor a donas, aumentó el flujo sanguíneo peneano en un 31,5 %, siendo el arándano el menos estimulante, aumentando el flujo sanguíneo del pene sólo en un 2 %. En el caso de las mujeres, se obtuvieron resultados similares, tal que la combinación de olores a dulce y pepino (13 %) así como de calabaza y lavanda (11 %) fueron los que provocaron la mayor respuesta vaginal. Dada la dificultad de interpretar estos resultados, la discusión se limitó a proponer que los olores usados en el experimento, y sobre todo las combinaciones de ellos, podrían haber inducido una respuesta condicionada pavloviana, de manera que tales aromas probablemente les recordaron a sus parejas sexuales o a sus comidas favoritas. Ya que a los participantes no se les preguntó si habían tenido tal recuerdo o asociación, estos resultados deben considerarse con cierta reserva. Por otro lado, si bien de manera experimental no se ha demostrado un papel importante del olfato para inducir conductas de aproximación a una potencial pareja en humanos, Sergeant et al. (2005), publicaron un estudio realizado en una muestra de 151 hombres y 289 mujeres, quienes por autoreporte, indicaron que el olfato es una de las modalidades sensoriales más importantes para la selección de una potencial pareja sexual (Sergeant et al., 2005, 2007).

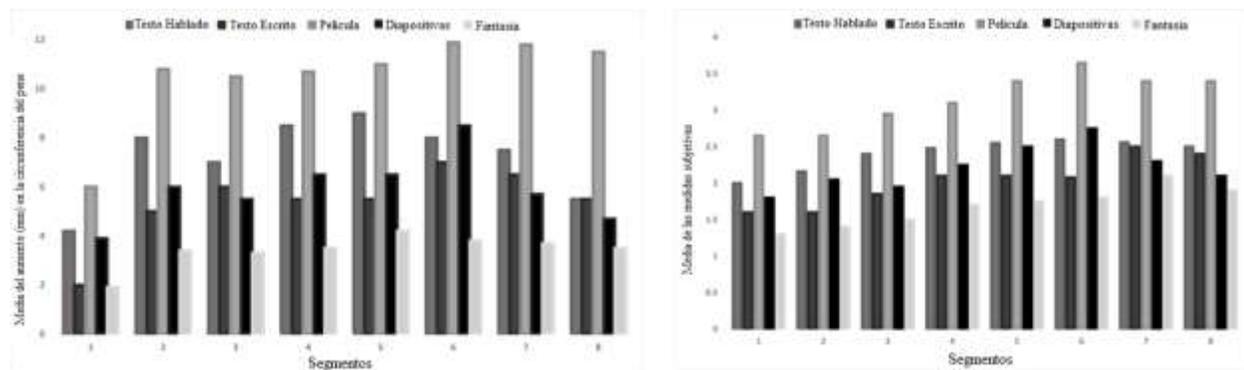
Es debido a resultados como los anteriormente descritos que, a la fecha, la gran mayoría de trabajos experimentales en los que se pretende inducir un estado de activación sexual tanto en hombres como en mujeres, se usan estímulos visuales con contenido erótico o sexual, en una gran diversidad de modalidades, por ejemplo, videos con y sin sonido, imágenes fijas o diapositivas, así como fotografías, todos ellos ya sea en blanco y negro o a color (Abel y Blanchard, 1976; Detenber et al., 1998; High et al., 1979). Al revisar la literatura, es evidente el amplio uso de material visual al que se ha recurrido en la investigación para inducir, de forma experimental, estados de activación sexual en humanos, resaltando sobre todo el empleo de películas y videos desde los años 70's (Abel, Barlow et al., 1975; Abel y Blanchard, 1976; Abel, Blanchard et al., 1975; Freund et al., 1974; Kolářský y Madlafousek, 1972; McConaghy, 1974) hasta las fechas más actuales (Amezcu-Gutiérrez et al., 2017; 2021; Extón et al., 2000; Hernández-González et al., 2013; León-Carrión et al., 2006, 2007a,b; Redouté et al., 2005; Stolerú et al., 2012).

Otras modalidades de estimulación erótica o con contenido sexual incluyen la audición o lectura de textos eróticos. En el trabajo reportado por Julien y Over (1988), se reporta un interesante trabajo donde evaluaron, en hombres jóvenes, la eficacia de 5 diferentes modalidades de estimulación erótica las cuales describían la misma secuencia de interacción sexual en forma de películas y diapositivas a color, texto hablado (narraciones), texto escrito y fantasía. Los resultados mostraron que la observación de la película fue la que indujo mayores niveles de activación fisiológica (mediante el registro de tumescencia peneana) y subjetiva (indicando el nivel de activación que experimentaron en una línea continua, cuyos extremos

marcaban desde "no sexualmente excitante" a "excesivamente excitante), en tanto que las fantasías fueron las menos eficaces para inducir tal activación. Las modalidades en diapositivas, así como de texto hablado y escrito sólo indujeron niveles intermedios de ambos tipos de activación (Figura 3).

Figura 3

Comparación de la eficacia de 5 modalidades de estimulación erótica (películas y diapositivas a color, texto hablado, texto escrito y fantasía) para inducir arousal o activación sexual fisiológica y subjetiva en hombres jóvenes.



Nota. A la izquierda) aparecen las medias de la tumescencia peneana (en mm) y a la derecha, las medias del reporte subjetivo

El nivel de activación sexual inducido en mujeres por la lectura de un texto erótico también ha sido evaluado de manera subjetiva mediante una escala tipo Likert, constituida por una serie de 5 dibujos de rostros sonrientes en diferentes intensidades. En este estudio (Guevara et al., 2018), se les explicó a las mujeres que la intensidad de la sonrisa representaba el nivel de lubricación vaginal que experimentaron durante la lectura de un texto erótico, donde 1 equivalía a no lubricación y 9 a mayor lubricación. Las mujeres adultas reportaron una valencia agradable y un moderado nivel de excitación sexual a comparación de la lectura de un texto neutro.

Independientemente de las manipulaciones y circunstancias utilizadas en los distintos experimentos, lo que sí queda claro es que la estimulación visual en los humanos, a diferencia de lo que ocurre en los roedores, es totalmente eficiente para inducir activación sexual asociada a respuestas genitales de erección y lubricación vaginal y, por tanto, si se dan las circunstancias, a conductas de aproximación a la potencial pareja sexual.

Estudios Asociados a la Activación Sexual en Ratas

Estudios de Actividad Electroencefalográfica

Uno de los primeros estudios donde evaluaron la actividad EEG de la corteza parietal y del hipocampo fue el efectuado por Kurtz y Adler (1973), donde reportaron la prevalencia de frecuencias lentas en el rango de theta (de 4 a 7 Hz) durante el periodo refractario posteyaculatorio, asociado al estado placentero. Este mismo patrón EEG también ha sido reportado en otros diversos trabajos durante las conductas de aproximación de ratas macho hacia hembras receptoras en un laberinto T, lo cual se asoció con ritmos EEG del rango de theta

en la corteza prefrontal y con una mayor motivación sexual (ya que los machos presentaron menores latencias y tiempo para llegar a la caja meta donde se encontraba la hembra receptiva) (Hernández-González et al., 2007). La actividad EEG de otras estructuras cerebrales que forman parte del SDMC como la amígdala, el núcleo accumbens (NAcc) y el área tegmental ventral (ATV) (Cortes et al., 2019; Guevara et al., 2008) además de otras regiones corticales como la corteza parietal, también ha sido registrada durante la motivación sexual incentivada de ratas macho. En tales trabajos se ha encontrado de forma consistente una prevalencia de frecuencias lentas en el rango de theta durante los estados sexualmente motivados. Ejemplo de ello es el trabajo de Hernández-González et al., (2022) que mostró una mayor potencia absoluta de los 7 a 12 Hz en áreas parietales de ambos hemisferios mientras el macho permanecía cerca de una hembra receptiva. Además de lo anterior, es interesante que en relación con el estado sexualmente motivado de ratas macho se ha encontrado un diferente grado de acoplamiento electroencefalográfico o correlación EEG entre las distintas estructuras del SDMC (Domínguez-Estrada, 2019; Guevara et al., 2008; Hernández-Arteaga et al., 2020) así como en ratas hembra (Hernández-González et al., 2009, 2016).

Estudios de Imagenología

Usando la técnica de RMf en ratas macho adultas a las cuales se les indujo disfunción eréctil no orgánica posterior a estrés crónico, Chen et al. (2018) encontraron que algunas regiones cerebrales que controlan el arousal sexual o erección peneana fueron anormalmente activadas o inhibidas; estructuras como la amígdala, el tálamo dorsal, el hipotálamo, el caudado putamen y áreas corticales como la ínsula, cíngulo, y prefrontal. La actividad aberrante durante el estado de reposo que se midió con RMf en la corteza insular y cingulada de ratas con disfunción eréctil no orgánica es similar a la reportada por Cera, Delli Pizzi et al. (2012), Cera, Di Pierro et al. (2012) y, Zhao et al. (2015), quienes también reportaron en humanos una aberrante funcionalidad de la "red cerebral de saliencia" sugiriendo un decremento del arousal sexual. Los cambios de actividad funcional en las áreas insulares y cinguladas de la rata indican un mecanismo central similar a aquel de pacientes humanos con disfunción eréctil. También usando la RMf incrementada por manganeso Aguilar-Moreno et al. (2022) reportaron en ratas hembra la activación de diferentes regiones cerebrales después de la conducta sexual, incluyendo el bulbo olfatorio, el núcleo de la base de la stria terminalis, la amígdala, el área preóptica medial, el núcleo accumbens, el estriado y el hipocampo. Tales estructuras constituyen a dos circuitos neurales; el circuito de recompensa mesolímbico y el circuito socio-sexual; el primero constituido por el ATV que inerva regiones límbicas como el núcleo accumbens, y el segundo por regiones como el bulbo olfatorio, la amígdala, el núcleo de la base de la stria terminalis y el área preóptica medial junto con el hipotálamo ventromedial (O'Connell y Hofmann, 2011, 2012). Resultados similares fueron reportados específicamente en la vía olfatoria por Pautler y Koretsky (2002).

Otro interesante estudio más reciente del mismo grupo de trabajo Gaytán-Tocavén et al., (2023) reportó también mediante RMf-manganeso que tanto la motivación sexual incentivada como la preferencia de pareja en ratas macho se asoció con una evidente activación de los dos circuitos neurales antes mencionados. En ese trabajo, al igual que el previo, muestran que la experiencia sexual juega un papel importante ya que conforme se va adquiriendo más experiencia, diferentes estructuras cerebrales son activadas. Al ir adquiriendo experiencia sexual se observó una mayor activación del bulbo olfatorio en el grupo de motivación sexual incentivada, en tanto que en el grupo

de preferencia de pareja esta mayor activación se encontró en la corteza y estructuras subcorticales, indicando que aún con experiencia sexual la activación del circuito de recompensa requiere la activación del circuito socio-sexual.

Estudios Asociados a la Activación Sexual en Humanos

Si bien una gran cantidad de información acerca de las estructuras neurales implicadas en la inducción y mantenimiento de la motivación sexual se ha obtenido usando modelos animales, en el caso de los humanos, tal estudio se ha visto restringido por las obvias limitaciones éticas que deben predominar en este tipo de investigaciones y por ello, sólo se tienen estudios utilizando técnicas no invasivas, como las técnicas de imagenología y las de registro de actividad electroencefalográfica, así como evaluaciones indirectas de las que se intuye la participación de estructuras y áreas corticales cerebrales, tales como las tareas de Wisconsin, Torres de Hanoi, Torres de Londres, Cubos de Corsi, entre otras. Algunas de estas tareas han sido utilizadas para determinar qué tanto la activación sexual inducida por la observación de estímulos con contenido sexual afecta procesos cognitivos como la memoria y la toma de decisiones (Ruiz-Díaz et al., 2012).

Muchos años han pasado desde los estudios iniciales en los que se comparó la eficacia de diferentes modalidades de estimulación sexual y su asociación a las respuestas subjetivas y genitales manifestadas en humanos. En los años 70's, por ejemplo, High et al. (1979) evaluaron la eficacia de observar videos con contenido sexual en color o en blanco y negro para inducir un estado de activación sexual utilizando como parámetro los cambios de la circunferencia peneana con un transductor de caucho y mercurio. Participaron 8 sujetos jóvenes que durante 13 minutos observaron los videos (en color o en blanco y negro) de forma contrabalanceada para evitar la habituación. El video presentaba a una pareja heterosexual en interacción de sexo explícito y encontraron que independientemente a las propiedades cromáticas del estímulo, todos los sujetos presentaron el mismo grado de erección peneana, sin encontrarse diferencias en la intensidad o patrón de respuesta peneana durante la presentación de ambos videos. Estos resultados demostraron que las propiedades cromáticas del estímulo visual no afectan la intensidad de la activación sexual generada en los hombres jóvenes.

En los últimos años, para el estudio de las áreas cerebrales implicadas en la inducción y mantenimiento de la motivación sexual, la estimulación visual sigue siendo la más ampliamente usada a nivel experimental; y considerando que tal tipo de estimulación lleva implícito un componente hedónico y recompensante (Gola et al., 2016), ahora se aplican metodologías ya más sofisticadas con el fin de relacionar la activación sexual inducida visualmente. con el funcionamiento cerebral y con el reporte subjetivo de placer experimentado por los participantes, pasando desde las técnicas electroencefalográficas hasta las avanzadas técnicas de imagenología (para una revisión, ver Gola et al., 2016; como ejemplos ver también Amezcua-Gutiérrez et al., 2017; Hernández-González et al., 2013; Ruiz-Díaz et al., 2012; Stolerú et al., 1999, 2012).

La descripción detallada de los diferentes estudios en los que utilizan los estímulos visuales como inductores de activación sexual en humanos está más allá de los límites de este texto, sin embargo, mencionaremos algunos de los trabajos donde se reporta la asociación entre la activación sexual inducida por observar estímulos con contenido sexual y la actividad cerebral.

Estudios de Actividad Electroencefalográfica

Con el fin de evaluar la respuesta electroencefalográfica durante la activación sexual en hombres con y sin disfunción sexual, Cohen et al. (1985) utilizaron videos eróticos (interacción sexual explícita) y videos neutros (interacción social) en dos modalidades: visual (videos de parejas heterosexuales en interacción sexual explícita) y auditiva (grabaciones narrativas de interacción sexual) los cuales fueron presentados a los participantes de forma contrabalanceada y simultáneamente realizaron el registro de EEG y tumescencia peneana (midiendo los cambios de la circunferencia peneana). Se confirmó que los estímulos sexuales en modalidad visual son los que indujeron una mayor tumescencia peneana en los hombres sin disfunción sexual, la cual se asoció a una mayor activación (mayor potencia EEG) del hemisferio derecho, en tanto que los participantes con disfunción sexual mostraron una menor tumescencia peneana ante la observación de los videos eróticos y una mayor activación del hemisferio izquierdo ante los estímulos eróticos auditivos, indicando la existencia de diferentes mecanismos de lateralidad cerebral en la inducción y mantenimiento de la activación sexual en hombres sanos y con disfunción sexual.

En otro trabajo realizado por Dimpfel et al. (2003), también usando estímulos visuales (de comedia, animales, escenas eróticas y escenas sexuales), evaluaron si existían diferencias en la actividad EEG cortical entre hombres y mujeres al observar los diferentes estímulos. Encontraron que las mujeres presentaron un decremento de la potencia de las frecuencias rápidas (bandas alfa y beta) en las cortezas temporales, así como una mayor potencia de frecuencias lentas (delta y theta) en áreas frontales durante la observación de los videos eróticos y sexuales. Considerando que el decremento de alfa es un índice de atención (Andreassi, 2000) y que el aumento de las frecuencias lentas en áreas frontales se asocia al procesamiento cognitivo-emocional de los estímulos con relevancia sexual así como a estados placenteros (Sammler et al., 2007) o estados emocionales positivos (Aftanas y Golocheikine, 2001), los autores sugirieron que este patrón EEG es asociado a la mayor atención y agrado que los participantes experimentaron al ver esos estímulos con contenido sexual

En un trabajo reportado en el 2013 por Hernández-González et al., se investigó si la activación sexual subjetiva inducida por observar fotografías a color con contenido sexual afectaba el grado de acoplamiento electroencefalográfico entre áreas corticales. Las fotografías con contenido sexual mostraban desde mujeres en ropa interior hasta parejas en acto sexual explícito, mientras que las de contenido neutro mostraban personas totalmente vestidas y parejas platicando o caminando. Mientras observaban las fotografías, se registró la actividad electroencefalográfica en áreas prefrontales, parietales y temporales durante 5 minutos y al finalizar el registro EEG, los participantes contestaron dos escalas: la de activación sexual [escala tipo lickert que representaba las imágenes de penes que progresivamente pasaban de flacidez total (0) a erección evidente (10)] ya usada en otros estudios (Ruíz Díaz et al., 2012), y la escala de autoevaluación de Manikin (Bradley y Lang, 1994), logrando con ello obtener una medida subjetiva del grado de activación sexual, así como del estado de placer y activación general que les indujo la observación de las fotografías. Todos los participantes calificaron las fotografías con contenido sexual como agradables y activadoras, y reportaron un nivel moderado de activación sexual. Respecto a la actividad cerebral, se encontró que sólo durante la observación de fotografías con contenido sexual el grado de acoplamiento o sincronización EEG entre las áreas prefronto-parietales (del hemisferio derecho) y prefronto-temporales (del hemisferio izquierdo)

disminuyó, respecto a durante la observación del video neutro, mostrando que durante el estado de activación sexual las áreas corticales prefrontales y posteriores funcionan de forma independiente, lo cual probablemente, favorece el estado de arousal sexual. Dada la supresión o menor influencia de la corteza prefrontal (cognitiva y fría) sobre el funcionamiento de las áreas temporales y parietales (más emocional), sería más factible la inducción y mantenimiento del estado de activación sexual.

Estudios de Imagenología

Mediante la técnica de Tomografía por emisión de Positrones (TEP), Stolerú et al. (1999), evaluaron en hombres jóvenes las regiones cerebrales cuya activación se correlacionaba con la excitación sexual. Participaron ocho hombres heterosexuales de 20 a 45 años, sanos, diestros sin disfunciones sexuales y que reportaron generalmente o siempre presentar activación sexual ante videos sexualmente explícitos. Los participantes pasaron por tres condiciones experimentales. 1) condición de activación sexual, en la que los participantes vieron dos fragmentos de película sexualmente explícitas (S1 y S2); 2) condición neutra (N), en la que a los participantes se les presentaron dos fragmentos de películas documentales geográficas (N1 y N2) y; 3) condición en donde se presentaron fragmentos de películas humorísticas (H1 y H2). Ante dichas condiciones, se realizaron 4 mediciones: TEP, evaluación subjetiva mediante una escala tipo Likert, medición de la tumescencia peneana por medio de un pletismógrafo peneano y los niveles de testosterona en sangre. Los resultados mostraron que ante la estimulación visual erótica se presenta un triple patrón de activación: la activación bilateral de la corteza temporal inferior (un área de asociación visual); la activación de la ínsula derecha y corteza frontal inferior derecha, (áreas relacionadas con el procesamiento de estados motivacionales) y la activación de la corteza del cíngulo anterior izquierda (área involucrada en el control de funciones autonómicas y neuroendocrinas). La activación de algunas de estas áreas se correlacionó positivamente con los niveles de testosterona en plasma. Respecto a la interacción entre los puntajes de activación sexual reportada por los sujetos en las diferentes condiciones (S vs. N y N vs. S) y las mediciones de flujo sanguíneo cerebral regional, no se encontraron interacciones significativas. Sin embargo, ante la condición de activación sexual, si se obtuvo una interacción positiva entre la tumescencia peneana y la activación de giro occipital inferior derecho.

En otro estudio realizado por Karama et al. (2002) con el fin de comparar el sustrato neural subyacente a la excitación sexual entre hombres y mujeres jóvenes, utilizaron la técnica de resonancia magnética funcional (RMf) en una muestra de 20 hombres y 20 mujeres sanos, diestros con un promedio de edad de entre 24 y 25 años. Se pidió a los sujetos que evitaran contacto sexual durante al menos 24 horas antes del registro. A las mujeres se les registró en el período ovulatorio (menos de 11 días o más de 17 días después del comienzo de su última menstruación). La actividad cerebral se midió durante dos condiciones experimentales: Condición 'erótica' (E), que consistió en la observación de fragmentos de películas con contenido erótico por 179 seg., y una condición emocionalmente 'neutra' (N), observando por 179 seg. fragmentos de una película neutral (individuos interactuando socialmente y rostros neutros). Ambas condiciones fueron presentadas en orden contrabalanceado y estaban separadas por un período de descanso de 25,6 segundos, durante el cual los participantes veían una pantalla en blanco. Al final del registro se pidió a cada sujeto que calificara el nivel de activación sexual percibido en una escala que va de 0 (más bajo) a 8 (más alto). Los resultados mostraron que el

nivel de activación sexual reportado fue significativamente mayor en sujetos masculinos que femeninos. Ante la observación de fragmentos de películas eróticas en comparación de fragmentos de películas neutrales, en ambos sexos, se encontró un aumento del flujo sanguíneo y mayor activación de la corteza del cíngulo anterior, prefrontal medial, orbitofrontal y occipito-temporal, así como de la ínsula, amígdala y cuerpo estriado ventral. Sólo para el grupo de sujetos masculinos hubo evidencia de una activación significativa del tálamo y el hipotálamo. Dicha activación hipotalámica se correlacionó positivamente con los niveles informados de activación sexual.

Como último ejemplo, es interesante mencionar el trabajo realizado por León-Carrión et al. (2007a). El objetivo de este estudio de espectroscopia funcional del Infrarrojo cercano (fNIRs) fue explorar la participación de la corteza prefrontal dorsolateral en el procesamiento de películas con contenido erótico y películas no sexuales. Participaron 15 hombres y 15 mujeres de 19 a 51 años (media 25.84, DS 7.62). De cada participante se midieron los cambios en las concentraciones prefrontales de hemoglobina oxigenada (oxiHb) ante la observación de dos videos, uno con contenido sexualmente explícito (escena de orgía Romana de la película Calígula) y otro video Neutral (escena de la película Long Shadow) el cual fue presentado siempre primero. La medición se realizó en dos momentos: período de percepción directa del estímulo (período "on") y después del cese del estímulo (período "off"). Su hipótesis fue que un estímulo sexual produciría la activación de CPFDL durante el período "on", y que esta activación continuaría en el período "off". La visualización del estímulo no sexual no produjo activación en la corteza prefrontal dorsolateral, mientras que la exposición al estímulo erótico si produjo un incremento en la activación, que fue aún más pronunciada después del cese del estímulo. También reportan diferencias de género en el momento y la intensidad de la activación de tal corteza en respuesta a un estímulo visual sexualmente explícito. Los hombres presentaron una mayor activación sexual y más rápida cuando se exponen a estímulos eróticos que las mujeres. Los autores concluyeron que la corteza prefrontal dorsolateral participa activamente en el mantenimiento de la representación de información sexual en la memoria de trabajo modulada por la activación subjetiva, y que la valoración cognitiva-emocional del estímulo sexual (valencia) juega un papel secundario en esta regulación.

En el 2012, Cera, Di Pierro et al., usando la técnica de RMf y registro de tumescencia peneana, mostraron el fundamental papel que juega el lóbulo parietal superior izquierdo en los procesos de inhibición sexual en pacientes con disfunción eréctil psicogénica mientras observaban videos con contenido erótico.

Conclusión

La atracción sexual es una respuesta de los organismos a la detección de estímulos con significado sexual, y si bien se pudiera pensar que este aspecto es trivial, en realidad sin él, sería imposible la manifestación de la conducta sexual. La atracción sexual requiere de diversos procesos cognitivos, de los cuales sobresale la atención, la cual permitirá que en el individuo se genere el interés por acercarse a los estímulos incentivos de relevancia sexual. Para que ocurra la conducta de aproximación a la potencial pareja sexual que emite tales estímulos, es necesario que se lleve a cabo un adecuado procesamiento de tales estímulos y, por ende, se les asigne un valor incentivo positivo que a su vez generará el estado de motivación sexual. El procesamiento y asignación del valor incentivo de los estímulos, tanto en roedores como en humanos, resulta

del funcionamiento coordinado de estructuras cerebrales subcorticales como el área preóptica medial, el hipotálamo, y áreas del sistema dopaminérgico mesocorticolímbico, así como de áreas corticales, de las cuales se remarca el papel de la corteza prefrontal por su crucial implicación en los procesos cognitivos. Aunque existe una gran diferencia en la eficacia de los estímulos de relevancia sexual para inducir la atracción sexual entre roedores y humanos, se sabe que la ocurrencia simultánea de varios estímulos con contenido sexual es la forma más eficiente de inducir motivación y activación sexual en ambas especies. Ya que los términos de atracción sexual y estado motivacional son conceptos abstractos, éstos deben ser adaptados a la realidad a través de sus manifestaciones conductuales, las cuales, claramente, son diferentes en roedores y humanos, aunque los procesos y sustratos neurofisiológicos que los sustentan son probablemente muy similares.

Referencias

- Abel, G. G., Barlow, D. H., Blanchard, E. B., y Mavissakalian, M. (1975b). Measurement of sexual arousal in male homosexuals: Effects of instructions and stimulus modality. *Archives of Sexual Behavior*, 4(6), 623-629. <https://doi.org/10.1007/BF01544270>
- Abel, G. G., y Blanchard, E. B. (1976). The measurement and generation of sexual arousal in male sexual deviates. En M. Hersen, R. M. Eisler, y P. M. Miller (Eds.), *Progress in behavior modification* (Vol. 2, pp. 99-136). Elsevier. <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-535602-2.50010-0>
- Abel, G. G., Blanchard, E. B., Barlow, D. H., y Mavissakalian, M. (1975a). Identifying specific erotic cues in sexual deviations by audiotaped descriptions. *Journal of Applied Behavior Analysis*, 8(3), 247-260. <https://doi.org/10.1901/jaba.1975.8-247>
- Aftanas, L. I., y Golocheikine, S. A. (2001). Human anterior and frontal midline theta and lower alpha reflect emotionally positive state and internalized attention: High resolution EEG investigation of meditation. *Neuroscience Letters*, 310(1), 57-60. [https://doi.org/10.1016/S0304-3940\(01\)02094-8](https://doi.org/10.1016/S0304-3940(01)02094-8)
- Ågmo A., y Snoeren E. M. S. (2017). A cooperative function for multisensory stimuli in the induction of approach behavior of a potential mate. *PLoS One*, 12(3), e0174339. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0174339>
- Ågmo, A. (1999). Sexual motivation. An inquiry into events determining the occurrence of sexual behavior. *Behavioural Brain Research* 105 (1), 129-150. [https://doi.org/10.1016/S0166-4328\(99\)00088-1](https://doi.org/10.1016/S0166-4328(99)00088-1)
- Ågmo, A. (2014). Animal models of female sexual dysfunction: Basic considerations on drugs, arousal, motivation and behavior. *Pharmacology Biochemistry and Behavior*, 121, 3-15. <https://doi.org/10.1016/j.pbb.2013.10.003>
- Ågmo, A., y Laan, E. (2022). Sexual incentive motivation, sexual behavior, and general arousal: Do rats and humans tell the same story? *Neuroscience & Biobehavioral Reviews*, 135, 104595. <https://doi.org/10.1016/j.neubiorev.2022.104595>
- Ågmo, A., Turi, A. L., Ellingsen, E., y Kaspersen, H. (2004). Preclinical models of sexual desire: Conceptual and behavioral analyses. *Pharmacology Biochemistry and Behavior*, 78(3), 379-404. <https://doi.org/10.1016/j.pbb.2004.04.013>
- Ågmo, A., Villalpando, A., Picker, Z., y Fernández, H. (1995). Lesions of the medial prefrontal cortex and sexual behavior in the male rat. *Brain Research*, 696(1-2), 177-186. [https://doi.org/10.1016/0006-8993\(95\)00852-H](https://doi.org/10.1016/0006-8993(95)00852-H)
- Aguilar-Moreno, A., Ortiz, J., Concha, L., Alcauter, S., y Paredes, R. G. (2022). Brain circuits activated by female sexual behavior evaluated by manganese enhanced magnetic resonance imaging. *PLoS One*, 17(8), e0272271. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0272271>
- Amezcu-Gutiérrez, C., Hernández-González, M., Guasti, A. F., Aguilar, M. A. C., y Guevara, M. A. (2021). Observing erotic videos with heterosexual content induces different cerebral responses in homosexual and heterosexual men. *Journal of Homosexuality*, 68(1), 138-156. <https://doi.org/10.1080/00918369.2019.1648079>
- Amezcu-Gutiérrez, C., Ruiz-Díaz, M., Hernández-González, M., Guevara, M. A., Ågmo, A., y Sanz-Martin, A. (2017). Effect of sexual arousal on cortical coupling during performance

- of the Tower of Hanoi task in young men. *The Journal of Sex Research*, 54(3), 398-408. <https://doi.org/10.1080/00224499.2015.1130211>
- Andreassi, J. L. (2000). *Psychophysiology. Human behavior and physiological response*. Lawrence Erlbaum Associates.
- Antonio-Cabrera, E., y Paredes, R. G. (2014). Testosterone or oestradiol implants in the medial preoptic area induce mating in noncopulating male rats. *Journal of Neuroendocrinology*, 26(7), 448-458. <https://doi.org/10.1111/jne.12164>
- Arnow, B. A., Desmond, J. E., Banner, L. L., Glover, G. H., Solomon, A., Polan, M. L., Lue, T. F., y Atlas, S. W. (2002). Brain activation and sexual arousal in healthy, heterosexual males. *Brain*, 125(5), 1014-1023. <https://doi.org/10.1093/brain/awf108>
- Barfield, R. J., y Geyer, L. A. (1972). Sexual behavior: ultrasonic postejaculatory song of the male rat. *Science*, 176(4041), 1349-1350. <https://doi.org/10.1126/science.176.4041.1349>
- Barfield, R. J., y Thomas, D. A. (1986). The role of ultrasonic vocalizations in the regulation of reproduction in rats^a. *Annals of the New York Academy of Sciences*, 474(1), 33-43. <https://doi.org/10.1111/j.1749-6632.1986.tb27996.x>
- Beach, F. A. (1940). Effects of cortical lesions upon the copulatory behavior of male rats. *Journal of Comparative Psychology*, 29(2), 193-245. <https://doi.org/10.1037/h0058820>
- Berridge, K. C. (2012). From prediction error to incentive salience: Mesolimbic computation of reward motivation. *European Journal of Neuroscience*, 35(7), 1124-1143. <https://doi.org/10.1111/j.1460-9568.2012.07990.x>
- Berridge, K. C., y Kringelbach, M. L. (2015). Pleasure systems in the brain. *Neuron*, 86(3), 646-664. <http://doi.org/10.1016/j.neuron.2015.02.018>
- Bielert, C., y Van der Walt, L. A. (1982). Male chacma baboon (*Papio ursinus*) sexual arousal: Mediation by visual cues from female conspecifics. *Psychoneuroendocrinology*, 7(1), 31-48. [https://doi.org/10.1016/0306-4530\(82\)90053-1](https://doi.org/10.1016/0306-4530(82)90053-1)
- Birnbaum, G. E., Kanat-Maymon, Y., Mizrahi, M., Recanati, M., y Orr, R. (2019). What fantasies can do to your relationship: The effects of sexual fantasies on couple interactions. *Personality and Social Psychology Bulletin*, 45(3), 461-476. <https://doi.org/10.1177/0146167218789611>
- Blanchard, R. J., Blanchard, D. C., Agullana, R., y Weiss, S. M. (1991). Twenty-two kHz alarm cries to presentation of a predator, by laboratory rats living in visible burrow systems. *Physiology & Behavior*, 50(5), 967-972. [https://doi.org/10.1016/0031-9384\(91\)90423-L](https://doi.org/10.1016/0031-9384(91)90423-L)
- Blanchard, R. J., Flannelly, K. J., y Blanchard, D. C. (1986). Defensive behaviors of laboratory and wild *rattus norvegicus*. *Journal of Comparative Psychology*, 100(2), 101-107. <https://doi.org/10.1037/0735-7036.100.2.101>
- Blanchard, R. J., Yudko, E. B., Blanchard, D. C., y Taukulis, H. K. (1993). High-frequency (35-70 kHz) ultrasonic vocalizations in rats confronted with anesthetized conspecifics: Effects of gepirone, ethanol, and diazepam. *Pharmacology Biochemistry and Behavior*, 44(2), 313-319. [https://doi.org/10.1016/0091-3057\(93\)90467-8](https://doi.org/10.1016/0091-3057(93)90467-8)
- Bocher, M., Chisin, R., Parag, Y., Freedman, N., Weil, Y. M., Lester, H., Mishani, E., y Bonne, O. (2001). Cerebral activation associated with sexual arousal in response to a pornographic clip: A 15O-H₂O PET study in heterosexual men. *Neuroimage*, 14(1), 105-117. <https://doi.org/10.1006/nimg.2001.0794>

- Bradley, M. M., y Lang, P. J. (1994). Measuring emotion: The self-assessment manikin and the semantic differential. *Journal of Behavior Therapy and Experimental Psychiatry*, 25(1), 49-59. [https://doi.org/10.1016/0005-7916\(94\)90063-9](https://doi.org/10.1016/0005-7916(94)90063-9)
- Brudzynski, S. M. (2005). Principles of rat communication: Quantitative parameters of ultrasonic calls in rats. *Behavior Genetics*, 35, 85-92. <https://doi.org/10.1007/s10519-004-0858-3>
- Brudzynski, S. M., Bihari, F., Ociepa, D., y Fu, X. W. (1993). Analysis of 22 kHz ultrasonic vocalization in laboratory rats: Long and short calls. *Physiology & Behavior*, 54(2), 215-221. [https://doi.org/10.1016/0031-9384\(93\)90102-L](https://doi.org/10.1016/0031-9384(93)90102-L)
- Brudzynski, S. M., Kehoe, P., y Callahan, M. (1999). Sonographic structure of isolation-induced ultrasonic calls of rat pups. *Developmental Psychobiology: The Journal of the International Society for Developmental Psychobiology*, 34(3), 195-204. [https://doi.org/10.1002/\(SICI\)1098-2302\(199904\)34:3<195::AID-DEV4>3.0.CO;2-S](https://doi.org/10.1002/(SICI)1098-2302(199904)34:3<195::AID-DEV4>3.0.CO;2-S)
- Brudzynski, S. M., y Ociepa, D. (1992). Ultrasonic vocalization of laboratory rats in response to handling and touch. *Physiology & Behavior*, 52(4), 655-660. [https://doi.org/10.1016/0031-9384\(92\)90393-G](https://doi.org/10.1016/0031-9384(92)90393-G)
- Cain, D. P., y Paxinos, G. (1974). Olfactory bulbectomy and mucosal damage: Effects on copulation, irritability, and interspecific aggression in male rats. *Journal of Comparative and Physiological Psychology*, 86(2), 202-212. <https://doi.org/10.1037/h0035932>
- Calabrò, R. S., Cacciola, A., Bruschetta, D., Milardi, D., Quattrini, F., Sciarrone, F., La Rosa, G., Bramanti, P., y Anastasi, G. (2019). Neuroanatomy and function of human sexual behavior: A neglected or unknown issue? *Brain and Behavior*, 9(12), e01389. <https://doi.org/10.1002/brb3.1389>
- Cera, N., Delli Pizzi, S., Di Pierro, E. D., Gambi, F., Tartaro, A., Vicentini, C., Paradiso-Galatioto, G., y Ferretti, A. (2012b). Macrostructural alterations of subcortical grey matter in psychogenic erectile dysfunction. *PLoS One*, 7(6), e39118. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0039118>
- Cera, N., Di Pierro, E. D., Sepede, G., Gambi, F., Perrucci, M. G., Merla, A., Tartaro, A., Del Gratta, C., Galatioto-Paradiso, G., Vicentini, C., Romani, G., y Ferretti, A. (2012a). The role of left superior parietal lobe in male sexual behavior: Dynamics of distinct components revealed by fMRI. *The Journal of Sexual Medicine*, 9(6), 1602-1612. <https://doi.org/10.1111/j.1743-6109.2012.02719.x>
- Chen, G., Yang, B., Chen, J., Zhu, L., Jiang, H., Yu, W., Zang, F., Chen, Y., y Dai, Y. (2018). Changes in male rat sexual behavior and brain activity revealed by functional magnetic resonance imaging in response to chronic mild stress. *The Journal of Sexual Medicine*, 15(2), 136-147. <https://doi.org/10.1016/j.jsxm.2017.11.221>
- Cohen, A. S., Rosen, R. C., y Goldstein, L. (1985). EEG hemispheric asymmetry during sexual arousal: psychophysiological patterns in responsive, unresponsive, and dysfunctional men. *Journal of Abnormal Psychology*, 94(4), 580. <https://doi.org/10.1037/0021-843X.94.4.580>
- Corona, R., Larriva-Sahd, J., y Paredes, R. G. (2011). Paced-mating increases the number of adult new born cells in the internal cellular (granular) layer of the accessory olfactory bulb. *PLoS One*, 6(5), e19380. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0019380>
- Cortes, P. M., Hernández-Arteaga, E., Sotelo-Tapia, C., Guevara, M. A., Medina, A. C., y Hernández-González, M. (2019). Effects of inactivation of the ventral tegmental area on

- prefronto-accumbens activity and sexual motivation in male rats. *Physiology & Behavior*, 209, 112593. <https://doi.org/10.1016/j.physbeh.2019.112593>
- Detenber, B. H., Simons, R. F., y Bennett Jr., G. G. (1998). Roll 'em!: The effects of picture motion on emotional responses. *Journal of Broadcasting & Electronic Media*, 42(1), 113-127. <https://doi.org/10.1080/08838159809364437>
- Dimpfel, W., Wedekind, W., y Keplinger, I. (2003). Gender difference in electrical brain activity during presentation of various film excerpts with different emotional content. *European Journal of Medical Research*, 8(5), 192-198.
- Domínguez-Estrada, C.A. (2019). *Correlación electroencefalográfica prefronto-parietal durante la motivación sexual en ratas macho*. [Tesis de Licenciatura en Biología no publicada]. Universidad de Guadalajara.
- Edwards, D. A., Griffis, K. T., y Tardivel, C. (1990). Olfactory bulb removal: Effects on sexual behavior and partner-preference in male rats. *Physiology & Behavior*, 48(3), 447-450. [https://doi.org/10.1016/0031-9384\(90\)90342-2](https://doi.org/10.1016/0031-9384(90)90342-2)
- Exton, M. S., Bindert, A., Kruger, T., Scheller, F., Hartmann, U., y Schedlowski, M. (1999). Cardiovascular and endocrine alterations after masturbation-induced orgasm in women. *Psychosomatic Medicine*, 61(3), 280-289. <https://doi.org/10.1097/00006842-199905000-00005>
- Exton, M. S., Krüger, T. H., Koch, M., Paulson, E., Knapp, W., Hartmann, U., y Schedlowski, M. (2001). Coitus-induced orgasm stimulates prolactin secretion in healthy subjects. *Psychoneuroendocrinology*, 26(3), 287-294. [https://doi.org/10.1016/S0306-4530\(00\)00053-6](https://doi.org/10.1016/S0306-4530(00)00053-6)
- Exton, N. G., Truong, T. C., Exton, M. S., Wingenfeld, S. A., Leygraf, N., Saller, B., Hartmann, U., y Schedlowski, M. (2000). Neuroendocrine response to film-induced sexual arousal in men and women. *Psychoneuroendocrinology*, 25(2), 187-199. [https://doi.org/10.1016/S0306-4530\(99\)00049-9](https://doi.org/10.1016/S0306-4530(99)00049-9)
- Freund, K., Langevin, R., y Zajac, Y. (1974). A note on erotic arousal value of moving and stationary human forms. *Behaviour Research and Therapy*, 12(2), 117-119. [https://doi.org/10.1016/0005-7967\(74\)90100-4](https://doi.org/10.1016/0005-7967(74)90100-4)
- Fujita, K. (1993). Development of visual preference for closely related species by infant and juvenile macaques with restricted social experience. *Primates*, 34, 141-150. <https://doi.org/10.1007/BF02381385>
- Fuster, J. M. (2017). Prefrontal cortex in decision-making: The perception–action cycle. En J-C. Dreher, y L. Tremblay (Eds.), *Decision neuroscience* (pp. 95-105). Academic Press. <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-805308-9.00008-7>
- Gaither, G. A., y Plaud, J. J. (1997). The effects of secondary stimulus characteristics on men's sexual arousal. *Journal of Sex Research*, 34(3), 231-236. <https://doi.org/10.1080/00224499709551890>
- García Visbal, C. (2012). *La dialéctica de los estímulos*. Editorial Universitaria de la Costa EDUCOSTA.
- Gaytán-Tocavén, L., Aguilar-Moreno, A., Ortiz, J., Alcauter, S., Antonio-Cabrera, E., y Paredes, R. G. (2023). Identification of neural circuits controlling male sexual behavior and sexual motivation by manganese-enhanced magnetic resonance imaging. *Frontiers in Behavioral Neuroscience*, 17, 1301406. <https://doi.org/10.3389/fnbeh.2023.1301406>

- Gazzaniga, M. S. (1998). *Cuestiones de la mente: Cómo interactúan la mente y el cerebro para crear nuestra vida consciente*. Herder.
- Gazzaniga, M. S., Ivry, R. B., y Mangun, G. R. (1998). Attention and selective perception. En M. S. Gazzaniga, R. B. Ivry, y G. R. Mangun (Eds.), *Cognitive neuroscience. The biology of the mind* (pp. 207-245). WW Norton & Company.
- Gesquiere, L. R., Wango, E. O., Alberts, S. C., y Altmann, J. (2007). Mechanisms of sexual selection: Sexual swellings and estrogen concentrations as fertility indicators and cues for male consort decisions in wild baboons. *Hormones and Behavior*, 51(1), 114-125. <https://doi.org/10.1016/j.yhbeh.2006.08.010>
- Gola, M., Wordecha, M., Marchewka, A., y Sescousse, G. (2016). Visual sexual stimuli—Cue or reward? A perspective for interpreting brain imaging findings on human sexual behaviors. *Frontiers in Human Neuroscience*, 10, 402. <https://doi.org/10.3389/fnhum.2016.00402>
- Golde, J. A., Strassberg, D. S., y Turner, C. M. (2000). Psychophysiological assessment of erectile response and its suppression as a function of stimulus media and previous experience with plethysmography. *Journal of Sex Research*, 37(1), 53-59. <https://doi.org/10.1080/00224490009552020>
- González-Pimentel, R., y Hernández-González, M. (2002). Aspectos motivacionales de la conducta sexual. En M. Hernández-González (Coord.), *Motivación animal y humana* (pp. 127-151). El Manual Moderno.
- Guevara, M. A., Gómez-Navarro, C., Amezcua-Gutiérrez, C., Hernández-González, M., y Ágmo, A. (2018). Electroencephalographic correlates of sexual arousal induced by sexually-explicit reading in human females. *Journal of Behavioral and Brain Science*, 8(11), 599-614. <https://doi.org/10.4236/jbbs.2018.811037>
- Guevara, M. A., Martínez-Pelayo, M., Silva, M. A., Bonilla-Jaime, H., y Hernández-González, M. (2008). Electrophysiological correlates of the mesoaccumbens system during male rat sexual behaviour. *Physiology & Behavior*, 95(4), 545-552. <https://doi.org/10.1016/j.physbeh.2008.07.025>
- Heimer, L., y Larsson, K. (1967). Mating behavior of male rats after olfactory bulb lesions. *Physiology & Behavior*, 2(2), 207-209. [https://doi.org/10.1016/0031-9384\(67\)90035-2](https://doi.org/10.1016/0031-9384(67)90035-2)
- Hernández-Arteaga, E., Hernández-González, M., Bonilla-Jaime, H., Guevara, M. A., y Ágmo, A. (2020). Pubertal stress decreases sexual motivation and suppresses the relation between cerebral theta rhythms and testosterone levels in adult male rats. *Brain Research*, 1745, 146937. <https://doi.org/10.1016/j.brainres.2020.146937>
- Hernández-González, M., Abascal, D. R. C. G., Guevara, M. A., Orozco, R. A. R., Almanza-Sepúlveda, M. L., y Mancilla, L. E. F. (2013). Prefrontal and accumbal electric activity during auditory stimulation in virgin female rats: Changes related to the estrous cycle. *Journal of Behavioral and Brain Science*, 3, 454-462. <https://doi.org/10.4236/jbbs.2013.36047>
- Hernández-González, M., Aguirre, F. A. R., Quirarte, G. L., y Magallanes, P. H. (2014). Basolateral amygdala inactivation reduces sexual motivation in male rats during performance of a T-maze task with a sexual reward. *Journal of Behavioral and Brain Science*, 4, 223-233. <https://doi.org/10.4236/jbbs.2014.45024>

- Hernández-González, M., Domínguez-Estrada, C. A., Hernández-Arteaga, E., Arteaga-Silva, M., y Guevara, M. Á. (2022). Male rats exhibit higher prefrontal-parietal EEG synchronization during the sexually-motivated state. *Physiology & Behavior*, 256, 113937. <https://doi.org/10.1016/j.physbeh.2022.113937>
- Hernández-González, M., y Guevara, M. A. (2009). Participation of the prefrontal cortex in the processing of sexual and maternal incentives. En L. LoGrasso, y G. Morretti (Eds.), *Prefrontal cortex: Roles, interventions and traumas* (pp. 1-42). Nova Science Publishers.
- Hernández-González, M., Guevara, M. A., y Ágmo, A. (2008). Motivational influences on the degree and direction of sexual attraction. *Annals of the New York Academy of Sciences*, 1129(1), 61-87. <https://doi.org/10.1196/annals.1417.010>
- 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. *Physiology & Behavior*, 90(2-3), 450-458. <https://doi.org/10.1016/j.physbeh.2006.10.006>
- Hernández-González, M., Reynoso-Orozco, O., Guevara, M.A., Chapa García Abascal, D. R., Ágmo, A. (2016). Electroencephalographic coupling in the amygdala and prefrontal cortex in relation to the estrous cycle and duration of vaginocervical stimulation in the rat. *Brain Research*, 1652, 81-88. <https://doi.org/10.1016/j.brainres.2016.09.033>
- Herz, R. S., y Cahill, E. D. (1997). Differential use of sensory information in sexual behavior as a function of gender. *Human Nature*, 8, 275-286. <https://doi.org/10.1007/BF02912495>
- Hetta, J., Meyerson, B. J. (1978). Sexual motivation in the male rat: a methodological study of sex-specific orientation and the effects of gonadal hormones. *Acta Physiologica Scandinavica. Supplementum*, 453, 1-67.
- High, R. W., Rubin, H. B., y Henson, D. (1979). Color as a variable in making an erotic film more arousing. *Archives of Sexual Behavior*, 8, 263-267. <https://doi.org/10.1007/BF01541242>
- Hirsch, A., y Gruss, J. (1999). Human male sexual response to olfactory stimuli. *Journal of Neurological and Orthopaedic Medicine and Surgery*, 19, 14-19.
- Hirsch, A. R., Schroder, M., Gruss, J., Bermele, C., y Zagorski, D. (1998). Scentsational sex olfactory stimuli and sexual response in the human female. *International Journal of Aromatherapy*, 9(2), 75-81. [https://doi.org/10.1016/S0962-4562\(98\)80023-4](https://doi.org/10.1016/S0962-4562(98)80023-4)
- Hoffmann, H. (2017). Situating human sexual conditioning. *Archives of Sexual Behavior*, 46, 2213-2229. <https://doi.org/10.1007/s10508-017-1030-5>
- Hull, E. M., y Dominguez, J. M. (2007). Sexual behavior in male rodents. *Hormones and Behavior*, 52(1), 45-55. <https://doi.org/10.1016/j.yhbeh.2007.03.030>
- Hull, E. M., y Dominguez, J. M. (2015). Male sexual behavior. En T. M. Plant, y A. J. Zeleznik (Eds.), *Knobil and Neill's, physiology of reproduction* (4a. ed., pp. 2211-2286). Academic Press.
- James, W. (1890). *The principles of psychology*. Henry Holt and Company. <https://doi.org/10.1037/10538-000>
- Johnson, K. P., McKinney, F., Wilson, R., y Sorenson, M. D. (2000). The evolution of postcopulatory displays in dabbling ducks (Anatini): A phylogenetic perspective. *Animal Behaviour*, 59(5), 953-963. <https://doi.org/10.1006/anbe.1999.1399>
- Julien, E., y Over, R. (1988). Male sexual arousal across five modes of erotic stimulation. *Archives of Sexual Behavior*, 17, 131-143. <https://doi.org/10.1007/BF01542663>

- Kandel, E. R., Koester, J. D., Mackm, S. H., y Siegelbaum, S. (2021). *Principles of neural science*. (6a. ed.). McGraw-hill.
- Karama, S., Lecours, A. R., Leroux, J. M., Bourgouin, P., Beaudoin, G., Joubert, S., y Beaugard, M. (2002). Areas of brain activation in males and females during viewing of erotic film excerpts. *Human Brain Mapping*, 16(1), 1-13. <https://doi.org/10.1002/hbm.10014>
- Keller, M., Douhard, Q., Baum, M. J., y Bakker, J. (2006). Destruction of the main olfactory epithelium reduces female sexual behavior and olfactory investigation in female mice. *Chemical Senses*, 31(4), 315-323. <https://doi.org/10.1093/chemse/bjj035>
- Keller, M., Pierman, S., Douhard, Q., Baum, M. J., y Bakker, J. (2006). The vomeronasal organ is required for the expression of lordosis behaviour, but not sex discrimination in female mice. *European Journal of Neuroscience*, 23(2), 521-530. <https://doi.org/10.1111/j.1460-9568.2005.04589.x>
- Kippin, T. E., Cain, S. W., y Pfau, J. G. (2003). Estrous odors and sexually conditioned neutral odors activate separate neural pathways in the male rat. *Neuroscience*, 117(4), 971-979. [https://doi.org/10.1016/S0306-4522\(02\)00972-7](https://doi.org/10.1016/S0306-4522(02)00972-7)
- Klüver, H., y Bucy, P. C. (1939). Preliminary analysis of functions of the temporal lobes in monkeys. *Archives of Neurology & Psychiatry*, 42(6), 979-1000. <https://doi.org/10.1001/archneurpsyc.1939.02270240017001>
- Knutson, B., Burgdorf, J., y Panksepp, J. (1998). Anticipation of play elicits high-frequency ultrasonic vocalizations in young rats. *Journal of Comparative Psychology*, 112(1), 65-73. <https://doi.org/10.1037/0735-7036.112.1.65>
- Kolářský, A., y Madlafousek, J. (1972). Female behavior and sexual arousal in heterosexual male deviant offenders: An experimental study. *The Journal of Nervous and Mental Disease*, 155(2), 110-118. <https://doi.org/10.1097/00005053-197208000-00005>
- Kurtz, R. G., y Adler, N. T. (1973). Electrophysiological correlates of copulatory behavior in the male rat: evidence for a sexual inhibitory process. *Journal of Comparative and Physiological Psychology*, 84(2), 225. <https://doi.org/10.1037/h0035265>
- Kvitvik, I. L., Berg, K. M., y Ågmo, A. (2010). A neutral odor may become a sexual incentive through classical conditioning in male rats. *Learning and Motivation*, 41(1), 1-21. <https://doi.org/10.1016/j.lmot.2009.06.003>
- Larsson, K. (1975). Sexual impairment of inexperienced male rats following pre-and postpuberal olfactory bulbectomy. *Physiology & Behavior*, 14(2), 195-199. [https://doi.org/10.1016/0031-9384\(75\)90165-1](https://doi.org/10.1016/0031-9384(75)90165-1)
- Le Moëne, O., y Ågmo, A. (2018). The neuroendocrinology of sexual attraction. *Frontiers in Neuroendocrinology*, 51, 46-67. <https://doi.org/10.1016/j.yfrne.2017.12.006>
- León-Carrión, J., Damas, J., Izzetoglu, K., Pourrezai, K., Martín-Rodríguez, J. F., Barroso y Martín, J. M., y Dominguez-Morales, M. R. (2006). Differential time course and intensity of PFC activation for men and women in response to emotional stimuli: a functional near-infrared spectroscopy (fNIRS) study. *Neuroscience Letters*, 403(1-2), 90-95. <https://doi.org/10.1016/j.neulet.2006.04.050>
- León-Carrión, J., Martín-Rodríguez, J. F., Damas-López, J., Pourrezai, K., Izzetoglu, K., Barroso y Martín, J. M. B., y Dominguez-Morales, M. R. (2007a). Does dorsolateral prefrontal cortex (DLPFC) activation return to baseline when sexual stimuli cease?: The role of

- DLPFC in visual sexual stimulation. *Neuroscience Letters*, 416(1), 55-60. <https://doi.org/10.1016/j.neulet.2007.01.058>
- León-Carrión, J., Martín-Rodríguez, J. F., Damas-López, J., Pourrezai, K., Izzetoglu, K., Barroso y Martín, J. M. B., y Domínguez-Morales, M. R. (2007b). A lasting post-stimulus activation on dorsolateral prefrontal cortex is produced when processing valence and arousal in visual affective stimuli. *Neuroscience Letters*, 422(3), 147-152. <https://doi.org/10.1016/j.neulet.2007.04.087>
- Leonardo-Oviedo, G. (2004). La definición del concepto de percepción en psicología con base en la teoría Gestalt. *Revista de Estudios Sociales*, 18, 89-96. <https://journals.openedition.org/revestudsoc/24808>
- Liu, Y. C., Salamone, J. D., y Sachs, B. D. (1997). Lesions in medial preoptic area and bed nucleus of stria terminalis: Differential effects on copulatory behavior and noncontact erection in male rats. *Journal of Neuroscience*, 17(13), 5245-5253. <https://doi.org/10.1523/JNEUROSCI.17-13-05245.1997>
- Loewenstein, S. (1978). An overview of some aspects of female sexuality. *Social Casework*, 59(2), 106-115. <https://doi.org/10.1177/104438947805900206>
- Lore, R., Flannelly, K., y Farina, P. (1976). Ultrasounds produced by rats accompany decreases in intraspecific fighting. *Aggressive Behavior*, 2(3), 175-181. [https://doi.org/10.1002/1098-2337\(1976\)2:3<175::AID-AB2480020302>3.0.CO;2-7](https://doi.org/10.1002/1098-2337(1976)2:3<175::AID-AB2480020302>3.0.CO;2-7)
- Mas, M. (1999). La experiencia emocional de la sexualidad: Una perspectiva psicofisiológica. *Arbor*, 162(640), 451-471. <https://doi.org/10.3989/arbor.1999.i640.1655>
- McConaghy, N. (1974). Penile volume responses to moving and still pictures of male and female nudes. *Archives of Sexual Behavior*, 3(6), 565-570. <https://doi.org/10.1007/BF01541138>
- McIntosh, T. K., y Barfield, R. J. (1980). The temporal patterning of 40–60 kHz ultrasonic vocalizations and copulation in the rat (*Rattus norvegicus*). *Behavioral and Neural Biology*, 29(3), 349-358. [https://doi.org/10.1016/S0163-1047\(80\)90259-9](https://doi.org/10.1016/S0163-1047(80)90259-9)
- Meisel, R. I., y Sachs, B. D. (1994). The physiology of male sexual behavior. En E. M. Knobil, y J. D. Nelly (Eds.), *The physiology of reproduction* (2a. ed., pp. 3-105). Raven Press.
- Meisel, R. L., Lumia, A. R., y Sachs, B. D. (1980). Effects of olfactory bulb removal and flank shock on copulation in male rats. *Physiology & Behavior*, 25(3), 383-387. [https://doi.org/10.1016/0031-9384\(80\)90277-2](https://doi.org/10.1016/0031-9384(80)90277-2)
- Meyerson, B. J., y Lindström, L. H. (1973). Sexual motivation in the female rat. A methodological study applied to the investigation of the effect of estradiol benzoate. *Acta Physiologica Scandinavica. Supplementum*, 389, 1-80.
- Moruzzi, G., y Magoun, H. W. (1949). Brain stem reticular formation and activation of the EEG. *Electroencephalography and Clinical Neurophysiology*, 1(1-4), 455-473.
- Murphy, M. R., y Schneider, G. E. (1970). Olfactory bulb removal eliminates mating behavior in the male golden hamster. *Science*, 167(3916), 302-304. <https://doi.org/10.1126/science.167.3916.302>
- O'Connell, L. A., y Hofmann, H. A. (2011). The vertebrate mesolimbic reward system and social behavior network: a comparative synthesis. *Journal of Comparative Neurology*, 519(18), 3599-3639. <https://doi.org/10.1002/cne.22735>
- O'Connell, L. A., y Hofmann, H. A. (2012). Evolution of a vertebrate social decision-making network. *Science*, 336(6085), 1154-1157. <https://doi.org/10.1126/science.1218889>

- Ojeda, N., Ortuño, F., López, P., Arbizu, J., Martí-Climent, J., y Cervera-Enguix, S. (2002). Bases neuroanatómicas de la atención mediante PET-15O: El papel de la corteza prefrontal y parietal en los procesos voluntarios. *Revista de Neurología*, 35(6), 501-507. <https://doi.org/10.33588/rn.3506.2002158>
- Paredes, R. G. (2003). Medial preoptic area/anterior hypothalamus and sexual motivation. *Scandinavian Journal of Psychology*, 44(3), 203-212. <https://doi.org/10.1111/1467-9450.00337>
- Pautler, R. G., y Koretsky, A. P. (2002). Tracing odor-induced activation in the olfactory bulbs of mice using manganese-enhanced magnetic resonance imaging. *Neuroimage*, 16(2), 441-448. <https://doi.org/10.1006/nimg.2002.1075>
- Pfaff, D. W., y Ågmo, A. (2002). Reproductive motivation. En H. Pashler, y R. Gallistel (Eds.), *Steven's handbook of experimental psychology: Learning, motivation, and emotion* (3a. ed., pp. 709–736). John Wiley & Sons, Inc. <https://doi.org/10.1002/0471214426.pas0317>
- Pfaff, D., y Ågmo, A. (2010). Hormonal contributions to arousal and motivation. En G. Koob, M. L. Moal, y R. F. Thompson (Eds.), *Encyclopedia of behavioral neuroscience* (pp. 45-48). Elsevier.
- Pfaus, J. G. (2009). Pathways of sexual desire. *The Journal of Sexual Medicine*, 6(6), 1506-1533. <https://doi.org/10.1111/j.1743-6109.2009.01309.x>
- Portavella, M., Depaulis, A., y Vergnes, M. (1993). 22–28 kHz ultrasonic vocalizations associated with defensive reactions in male rats do not result from fear or aversion. *Psychopharmacology*, 111, 190-194. <https://doi.org/10.1007/BF02245522>
- Portfors, C. V. (2007). Types and functions of ultrasonic vocalizations in laboratory rats and mice. *Journal of the American Association for Laboratory Animal Science*, 46(1), 28-34.
- Portillo, W., y Paredes, R. G. (2004). Sexual incentive motivation, olfactory preference, and activation of the vomeronasal projection pathway by sexually relevant cues in non-copulating and naive male rats. *Hormones and Behavior*, 46(3), 330-340. <https://doi.org/10.1016/j.yhbeh.2004.03.001>
- Puglisi-Allegra, S., y Ventura, R. (2012). Prefrontal/accumbal catecholamine system processes high motivational salience. *Frontiers in Behavioral Neuroscience*, 6, 31. <https://doi.org/10.3389/fnbeh.2012.00031>
- Redouté, J., Stoléru, S., Grégoire, M. C., Costes, N., Cinotti, L., Lavenne, F., Le Bars, D., Forest, M., y Pujol, J. F. (2000). Brain processing of visual sexual stimuli in human males. *Human Brain Mapping*, 11(3), 162-177. [https://doi.org/10.1002/1097-0193\(200011\)11:3<162::AID-HBM30>3.0.CO;2-A](https://doi.org/10.1002/1097-0193(200011)11:3<162::AID-HBM30>3.0.CO;2-A)
- Redouté, J., Stoléru, S., Pugeat, M., Costes, N., Lavenne, F., Le Bars, D., Dechaud, H., Cinotti, L., y Pujol, J. F. (2005). Brain processing of visual sexual stimuli in treated and untreated hypogonadal patients. *Psychoneuroendocrinology*, 30(5), 461-482. <https://doi.org/10.1016/j.psyneuen.2004.12.003>
- Rodríguez, G., y Alonso, G. (2006). Aprendizaje perceptivo. En O. Pineño, M. A. Vadillo, y H. Matute (Eds.), *Psicología del aprendizaje* (pp. 103-119). Abecedario.
- Rolls, E. T. (2000). The orbitofrontal cortex and reward. *Cerebral Cortex*, 10(3), 284-294. <https://doi.org/10.1093/cercor/10.3.284>
- Rolls, E. T. (2004). The functions of the orbitofrontal cortex. *Brain and Cognition*, 55(1), 11-29. [https://doi.org/10.1016/S0278-2626\(03\)00277-X](https://doi.org/10.1016/S0278-2626(03)00277-X)

- Ruiz-Díaz, M., Hernández-González, M., Guevara, M. A., Amezcua-Gutiérrez, C., y Ágmo, A. (2012). Prefrontal EEG correlation during tower of Hanoi and WCST performance: Effect of emotional visual stimuli. *The Journal of Sexual Medicine*, 9(10), 2631-2640. <https://doi.org/10.1111/j.1743-6109.2012.02782.x>
- Sachs, B. D. (2000). Contextual approaches to the physiology and classification of erectile function, erectile dysfunction, and sexual arousal. *Neuroscience & Biobehavioral Reviews*, 24(5), 541-560. [https://doi.org/10.1016/S0149-7634\(00\)00022-1](https://doi.org/10.1016/S0149-7634(00)00022-1)
- Sachs, B. D. (2007). A contextual definition of male sexual arousal. *Hormones and Behavior*, 51(5), 569-578. <https://doi.org/10.1016/j.yhbeh.2007.03.011>
- Sammler, D., Grigutsch, M., Fritz, T., y Koelsch, S. (2007). Music and emotion: Electrophysiological correlates of the processing of pleasant and unpleasant music. *Psychophysiology*, 44(2), 293-304. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8986.2007.00497.x>
- Sampieri-Cabrera, R., y Melchor, V. S. R. H. (2022). *Alexánderson. Fisiología celular y neurofisiología*. El Manual Moderno.
- Schimmack, U., y Derryberry, D. E. (2005). Attentional interference effects of emotional pictures: Threat, negativity, or arousal? *Emotion*, 5(1), 55-66. <https://doi.org/10.1037/1528-3542.5.1.55>
- Schultz, W. (2006). Behavioral theories and the neurophysiology of reward. *Annual Review of Psychology*, 57, 87-115. <https://doi.org/10.1146/annurev.psych.56.091103.070229>
- Schultz, W. (2015). Neuronal reward and decision signals: From theories to data. *Physiological Reviews*, 95(3), 853-951. <https://doi.org/10.1152/physrev.00023.2014>
- Sergeant, M. J., Davies, M. N., Dickins, T. E., y Griffiths, M. D. (2005). The self-reported importance of olfaction during human mate choice. *Sexualities, Evolution & Gender*, 7(3), 199-213. <https://doi.org/10.1080/14616660500173685>
- Sergeant, M. J., Dickins, T. E., Davies, M. N., y Griffiths, M. D. (2007). Women's hedonic ratings of body odor of heterosexual and homosexual men. *Archives of Sexual behavior*, 36, 395-401. <https://doi.org/10.1007/s10508-006-9126-3>
- Snoeren, E., y Ágmo, A. (2013). Female ultrasonic vocalizations have no incentive value for male rats. *Behavioral Neuroscience*, 127(3), 439-450. <https://doi.org/10.1037/a0032027>
- Snoeren, E., y Ágmo, A. (2014a). The incentive value of males' 50-kHz ultrasonic vocalizations for female rats (*Rattus norvegicus*). *Journal of Comparative Psychology*, 128(1), 40-55. <https://doi.org/10.1037/a0033204>
- Snoeren, E., y Ágmo, A. (2014b). The role of odors and ultrasonic vocalizations in female rat (*Rattus norvegicus*) partner choice. *Journal of Comparative Psychology*, 128(4), 367-377. <https://doi.org/10.1037/a0036541>
- Stoléru, S., Fontelle, V., Cornélis, C., Joyal, C., y Moulrier, V. (2012). Functional neuroimaging studies of sexual arousal and orgasm in healthy men and women: A review and meta-analysis. *Neuroscience & Biobehavioral Reviews*, 36(6), 1481-1509. <https://doi.org/10.1016/j.neubiorev.2012.03.006>
- Stoléru, S., Gregoire, M. C., Gerard, D., Decety, J., Lafarge, E., Cinotti, L., Lavenne, F., Le Bars, D., Vernet-Maury, E., Rada, H., Collet, C., Mazoyer, B., Forest, M., Magnin, F., Spira, A., y Comar, D. (1999). Neuroanatomical correlates of visually evoked sexual arousal in

- human males. *Archives of Sexual Behavior*, 28, 1-21.
<https://doi.org/10.1023/a:1018733420467>
- Thomas, D. A., Takahashi, L. K., y Barfield, R. J. (1983). Analysis of ultrasonic vocalizations emitted by intruders during aggressive encounters among rats (*Rattus norvegicus*). *Journal of Comparative Psychology*, 97(3), 201-206.
<https://doi.org/10.1037/0735-7036.97.3.201>
- Whipple, B., Ogden, G., y Komisaruk, B. R. (1992). Physiological correlates of imagery-induced orgasm in women. *Archives of Sexual Behavior*, 21, 121-133.
<https://doi.org/10.1007/bf01542589>
- Zhao, L., Guan, M., Zhu, X., Karama, S., Khundrakpam, B., Wang, M., Dong, M., Qin, W., Tian, J., Evans, A., y Shi, D. (2015). Aberrant topological patterns of structural cortical networks in psychogenic erectile dysfunction. *Frontiers in Human Neuroscience*, 9, 675.
<https://doi.org/10.3389/fnhum.2015.00675>