

BASES NEUROFISIOLOGICAS DE LA MOTIVACION

Dr. EDUARDO LAVERDE RUBIO

PLAN

- I INTRODUCCION.
- II DEFINICIONES.
- III VALORACION DE LA MOTIVACION.
- IV NEUROFISIOLOGIA DE LA MOTIVACION.
 - a) Papel del hipotálamo.
 - b) Otros mecanismos centrales.
 - c) Factores sensoriales.
 - d) Factores internos.
 - e) Auto estimulación.
- V DISCUSION.
- VI RESUMEN.

I INTRODUCCIÓN

La presente publicación es el resultado de la revisión bibliográfica de los trabajos experimentales neurofisiológicos realizados en los últimos años sobre diferentes aspectos de la motivación, especialmente los difundidos en habla inglesa.

En los mismos se han utilizado técnicas ya clásicas introducidas a la medicina experimental por autores tales como Pavlov, Sherrington, etc., al lado de las más modernas como la introducción de electrodos subcorticales por medio de aparatos de cirugía estereotáxica, uso de microelectrodos, micropipetas para introducción de pequenísimas cantidades de hormonas al Sistema Nervioso, de aparatos electrónicos muy perfeccionados para estímulo y registro, etc.

A pesar de ser este tema la base de subsiguientes estudios y el más objetivo de todos, sus planteamientos pueden ser criticados desde varios puntos de vista.

Algunos de los hallazgos referidos no han obtenido confirmación por otros investigadores y a veces diferentes autores trabajando sobre el mismo campo, con técnicas similares han obtenido resultados diferentes y aún opuestos.

Se puede objetar además que estos trabajos han sido realizados en condiciones de laboratorio hasta cierto punto artificiales y por lo tanto introducen modificaciones al comportamiento natural de los animales.

Finalmente es más fácil en otros campos de la fisiología hacer la correlación entre hechos experimentales y su aplicación a la clínica, lo cual a menudo es imposible tratándose de psicofisiología o psicología experimental.

Sin embargo, es básico para el psicólogo el conocimiento lo más exacto posible de los mecanismos neurales que intervienen en el comportamiento.

II DEFINICIONES

Motivación: Desde el punto de vista neurofisiológico es un proceso neural que impulsa al organismo hacia alguna acción o finalidad, cuyo logro reduce el impulso. Ej: sed es una motivación que impulsa al animal a beber, y una vez saciado se reduce ésta.

Las acciones resultantes pueden ser divididas en positivas como hambre o conducta sexual o negativas como las que resultan de evitar el dolor. (48)

En términos hedonísticos se ha dicho que la esencia de la motivación es la realización de una experiencia placentera o evitar el displacer.

Necesidad: Déficit fisiológico o alteración en el medio interno que en caso externo puede poner en peligro la vida del organismo. (47).

Impulso: Se refiere a la intensidad de la conducta motivada, es decir al aspecto cuantitativo (cantidad de alimento ingerido, cantidad de trabajo que el animal desarrolla para vencer las barreras que se oponen a la finalidad etc.) o a la frecuencia, velocidad o magnitud de una respuesta instrumental para buscar o evitar la finalidad. (55).

Finalidad: No es fácil definirla, simplificando puede ser algún objeto específico al cual el organismo se acerca o evita selectivamente, actuando bajo un tipo particular de conducta. En algunos casos no hay objeto como en el sueño o la actividad exploratoria o en otros, parte de la finalidad puede ser la estimulación surgida de la ejecución de una respuesta tipo. Experimentalmente se identifica la finalidad ya que cuando se alcanza, hay una reducción de la conducta por saciedad. (55).

Saciedad: Es la reducción de la respuesta motivada después del logro de la finalidad. Subjetivamente es el alivio del dolor o la satisfacción, pérdida de interés o indiferencia. (55).

Conducta motivada:

Incluye tres procesos de conducta: 1) el despertar del impulso; 2) actividad hacia el logro de la finalidad; 3) Saciedad.

Fisiológicamente deben producirse: 1) activación de un mecanismo exitatorio por estados internos o influencias sensoriales aprendidas o innatas; 2) mecanismos de respuesta relacionados con la ejecución específica de conducta; 3) activación de un mecanismo inhibitorio por estados internos o influencias sensoriales aprendidas o innatas.

Desde el punto de vista conductivista el estudio experimental de la motivación comprende: 1) medida del impulso; 2) análisis y medida de la finalidad; 3) especificación de las condiciones bajo las cuales ocurre la saciedad, y medida de esta. (55).

III VALORACIÓN DE LA MOTIVACIÓN:

Existen varios criterios para valorar la motivación, a continuación se expondrán algunos de los más utilizados:

Actividad: La medida más general es la de la actividad corporal que puede ser espontánea o inducida. Para medir la actividad espontánea se utilizan dispositivos electrónicos como células foto eléctricas (52) u otros más sencillos como cajas suspendidas que registran sobre un quimógrafo. (29). La motilidad inducida se puede medir en tambores que giran. (38). Numerosos estudios muestran la relación sistemática entre impulsos y actividad, por ej.: actividad relacionada con ciclo sexual, hambre, sed, luz, temperatura, etc. (57, 11, 56).

Finalidad alcanzada: Se valora la cantidad de logro, por ej.: la cantidad de agua o comida consumidas. Este concepto cambia cuando la conducta no compromete ingesta. La conducta sexual de la rata se valora en términos de latencia, frecuencia y número de coitos, etc. La fuerza de estas respuestas está determinada por la concentración de las hormonas sexuales, lo adecuado del estímulo y las experiencias previas. (6, 7). Cuando se trata de una hembra se determina la aceptación al macho, grado de lordosis o deflección de la cola. En la conducta materna hay que tener en cuenta la frecuencia y persistencia de los cambios de sitio de sus crías con las modificaciones ambientales producidas experimentalmente, la construcción de sus nidos, etc. La intensidad, de estas respuestas está determinada primariamente por el estímulo originado por las crías y secundariamente por hormonas. (9, 32).

Método de Obstrucción:

Aquí el animal motivado debe vencer una barrera que se opone al logro de la finalidad. En el caso de una rata puede ser una obstrucción física como un túnel lleno de arena o salidas bloqueadas por papel o rejillas electrificadas que el animal debe atravesar. (58). En todos estos métodos la frecuencia con la cual se cruza la barrera, la velocidad de la respuesta y el tamaño de la barrera necesario para inhibir la conducta por completo, mide la fuerza del impulso. (55).

Competencia entre impulsos:

El animal debe escoger entre el hambre, la sed y evitar el dolor. Otros animales reciben un choque eléctrico cuando están comiendo y se determina la intensidad del choque necesario para inhibir la alimentación. (36).

En otras pruebas se mide que tan fría debe ser el agua para obligar a una rata a entrar en una rejilla electrificada. (38).

La siguiente experiencia ilustra bien el método de impulsos en conflicto:

Se coloca una rata macho, con electrodos crónicamente implantados en el área premamilar, en una caja que contiene comida, junto a una rata hembra en celo. Cuando la actividad del macho está claramente orientada hacia la hembra se produce estimulación eléctrica a través de los electrodos. La conducta sexual pronto cesa, el macho regresa, olfatea el alimento y cuando lo encuentra lo ingiere. Cuando se suspende la estimulación retoma la conducta sexual. (48).

Aprendizaje y actuación aprendida

La realización de una respuesta aprendida es ampliamente afectada por la motivación en lo que se refiere al período de latencia de la nueva respuesta, al número de errores que hace el animal, etc. La asíntota del aprendizaje está más alta con débil motivación y pobres incentivos que con fuerte motivación e incentivos altamente efectivos. (60). Se ha demostrado que el desempeño está afectado

por el aprendizaje. Pero la rata del aprendizaje no se modifica con variaciones del grado de hambre, la clase de recompensa y la cantidad y número de items de recompensa cuando la cantidad permanece constante. (61, 18, 19, 21).

IV NEUROFISIOLOGIA DE LA MOTIVACIÓN

Papel del hipotálamo en la motivación

a) *Recuento anatomo-funcional*

El hipotálamo se origina a partir de la más rostral de las 3 vesículas primitivas: el prosencéfalo.

Está constituido por aquellas estructuras que situadas en las paredes y piso del tercer ventrículo se extienden desde el quiasma óptico hasta los tubérculos mamilares, dorsalmente limita con el tálamo y subtálamo que, como él, pertenecen al diencefalo. Por su superficie ventral está relacionado con la hipófisis con la cual tiene conexiones nerviosas y vasculares.

La mayor parte del hipotálamo está compuesto por células agrupadas en núcleos no bien sistematizados, sin embargo las siguientes regiones pueden determinarse: 1º) región anterior con los núcleos preópticos, supraóptico y paraventricular; 2) región media que incluye el núcleo del túbér y los núcleos laterales y finalmente; 3º) la región posterior que comprende los núcleos posteriores y los núcleos mamilares.

El hipotálamo tiene gran número de conexiones con otras áreas del sistema nervioso. A él le llegan vías provenientes de: rinencéfalo, médula espinal, tégmen, corteza frontal, globus pallidus, tálamo, etc. Sus vías referentes se proyectan sobre: tálamo, substancia reticular, cíngulo, fascículo longitudinal medio y las ya mencionadas hipotálamo-hipofisarias, etc.

Esta pequeña región del sistema nervioso desempeña importantísimas funciones integradoras como parte del eje medio externo - sistema nervioso - siste-

ma endocrino - medio interno. Mencionaremos los más importantes: termorregulación, regulación hídrica, neurosecreciones de hormonas como A D H y oxitocina que son almacenadas en la neurohipófisis y otras que regulan la producción de hormonas tróficas por parte de la adenohipófisis. Regulación del ingreso alimenticio, de la secreción gástrica y del sistema cardiovascular durante el miedo, la angustia y el ejercicio.

b) *Regulación de la ingestión de agua*

Ciertas lesiones en el hipotálamo causan hiperfagia y sed excesiva. En vista del importante papel que desempeña esta región del diencéfalo en el control de la pérdida de agua, no es de extrañar que también intervenga en su ingreso, tal como ha sido demostrado en los trabajos de Andersson y Mc Cann (2) en cabras con electrodos crónicamente implantados. Estimulando la región entre la columna del fornix y el fascículo mamilotalámico, produjeron ingestión exagerada de líquido hasta el punto de causar sobre hidratación de más del 40% del peso del cuerpo, con dilución del fluido renal y poliuria. Microinyecciones de solución salina hipertónica en las mismas regiones también ocasionaron polidipsia, lo cual sugiere la existencia de neuronas osmo-receptoras en ese sitio.

c) *Regulación del ingreso alimenticio.*

Hetherington y Ranson (27, 28) fueron los primeros en demostrar que animales sometidos a pequeñas lesiones bilaterales de los núcleos ventromediales hipotalámicos se volvieron obesos por aumento de la ingestión de alimentos (a veces hasta tres veces o más), la disminución de la actividad juega un papel secundario.

Se ha postulado que el n. ventromedial está relacionado con la saciedad más que con la iniciación de la alimentación.

Con lesiones bilaterales hipotalámicas se desarrolla anorexia y el animal muere por desnutrición a menos que se le alimente forzadamente (1). Si en lugar

de ser destruída se estimula esta región, el ingreso de alimentos aumenta considerablemente. Por lo tanto se ha llamado centro del hambre.

La manera como estos centros son influenciados no está del todo aclarada, se han propuesto dos teorías: la termostática de Brobeck (12) y la glucoestática de Mayer (35).

Según la primera el aumento de temperatura producido por la acción dinámico-específica de los alimentos activaría el centro de la saciedad y la disminución de la temperatura, estimularía el centro del hambre, según la segunda serían las variaciones de la glucosa circulante las que actuarían de igual manera.

El hambre discriminativa se ve claramente motivada cuando se prueba por el método de los impulsos en conflicto ya citado.

d) *Regulación del sueño:*

Regiones excitatorias e inhibitorias se han encontrado en el hipotálamo en relación con el sueño. Lesiones discretas bilaterales en el hipotálamo posterior en la región de los cuerpos mamilares causan somnolencia, (39, 45) en tanto que las lesiones en la región preóptica condujeron al despertar persistente (39).

e) *Conducta sexual:*

Lesiones bilaterales en la porción ventral del hipotálamo anterior entre el quiasma óptico y el tallo hipofisario produjeron abolición de la conducta sexual en el curi y la rata de ambos sexos, aun después de la inyección de hormonas gonadales. (15, 22). La inyección de pequeñas cantidades de hormonas sexuales en estos mismos sitios produjeron conducta sexual después de un cierto período de latencia (25).

f) *Agresividad:*

Lesiones posteriores hipotalámicas produjeron reducción de las respuestas emocionales y placidez (45). La estimulación de la misma región produce

muchos de los signos de la rabia (26, 46).

g) *Conducta materna:*

Fuerte y persistente conducta materna ha sido producida en ratas hembras y machos con inyecciones de hormonas sexuales respectivas en la región preóptica media. (25).

h) *Conducta motora:*

Reducción de la actividad motora ha sido informada por lesiones cerca del n. ventromedial del hipotálamo de la rata. (27).

Otros mecanismos centrales:

La investigación de otras estructuras centrales fuera del diencefalo ha revelado mucho acerca del papel en la motivación.

La decorticación como fue demostrado por Bard producía "falsa rabia", lo cual indicaba su mecanismo inhibitorio. (3).

Bard y Mountcastle hallaron que la ablación de partes del rinencefalo particularmente de la amígdala produce gran aumento de la ferocidad de los gatos. Removiendo sólo el neocortex se produce extrema placidez. (4).

Ablaciones rinencefálicas según otros investigadores producen en gatos y monos placidez en vez de ferocidad. (31, 49).

Otro número de estudios ha aportado los siguientes datos:

La región septal actúa como inhibitoria (10), existe un mecanismo excitatorio por parte del sistema reticular del tallo cerebral y el n. talámico de la línea media. (30, 33, 34).

Hay una contribución inhibitoria por parte del n. anterior del tálamo (49) y una respuesta emocional reducida después de la cinglectomía. (43, 44).

En cuanto a la conducta sexual se sabe que lesiones neocorticales condu-

cen a una reducción del comportamiento sexual en ratas de ambos sexos. (5) A mayor evolución dentro de la escala filogenética son más afectados los animales. (7, 8).

Hay evidencia de un mecanismo inhibitorio por parte de la amígdala y la corteza piriforme ya que después de lesiones en estas regiones hay intensa conducta sexual con pobre discriminación de los objetos sexuales. (49, 50, 17).

En conducta materna se ha informado que la destrucción de la corteza de la línea media en ratas conduce a reducción de la motivación y a desintegración de la organización de estos tipos de conducta. (53, 54).

Factores Sensoriales

Hay evidencia anatómica y funcional de las aferencias sensoriales que llegan al hipotálamo y más aún de experiencias en las cuales los factores sensoriales juegan papel primordial en la motivación.

La conducta sexual de los mamíferos puede inhibirse por eliminación de 2 o más vías sensoriales. (7).

Factores Internos

Existen múltiples datos en favor de que el hipotálamo actúa como mediador entre el medio interno y la conducta motivada.

Por ejemplo se han hecho experiencias con animales ovariectomizados en los cuales no es posible producir conducta estrual por inyección de hormonas sexuales si el hipotálamo estaba excluido, pero sí en caso de que éste estuviera íntegro (13, 21).

Autoestimulación

Un nuevo aspecto en las experiencias sobre estimulación cerebral se inició en 1956 con la publicación de los trabajos de Olds y Col (40, 41, 42), quienes observaron que bajo condiciones adecua-

das los animales de experimentación se estimulaban a sí mismos en forma continua llegando hasta la extenuación si les daban oportunidad de hacerlo. El aprendizaje de esta conducta puede ser extraordinariamente rápido y una vez establecida es constante pero puede extinguirse durante los primeros estados. También observaron que había variaciones regionales y que en algunos sitios el animal no accionaba el estimulador por segunda vez.

Técnica. — El método de autoestimulación se ha llevado a cabo gracias al uso de la implantación crónica de electrodos desarrollada por Hess (26) y la técnica de la caja de Skinner.

Esta técnica combinada permite la estimulación en el animal sin entorpecer su comportamiento (figura N° 1).

El siguiente paso consistió en medir el reforzamiento en una situación en la cual el animal pudiese estimularse a sí mismo por una simple manipulación y luego contar la frecuencia de estos estímulos.

Localización. — La estimulación eléctrica de la mayor parte del rinencéfalo y de muchas áreas del hipotálamo produjeron respuesta de “recompensa”. La estimulación de pequeñas áreas del diencéfalo: tálamo, hipotálamo, produjeron respuestas de “castigo”.

Estas últimas fueron observadas por primera vez en el gato por Delgado y Col. (20). Las áreas de castigo son más pequeñas que las de placer tal como se ha demostrado en la rata (figura N° 2).

La frecuencia de autoestimulación tiende a disminuir a medida que se va acercando el electrodo a la corteza. Las frecuencias más altas (7.000 por hora) se encuentran cuando el estímulo se aplica en la región del núcleo interpeduncular del tegmentum. En el hipotálamo posterior frente a los tubérculos mamilares se obtienen frecuencias altas (5.000 por hora). Con los electrodos colocados en el hipotálamo anterior las frecuencias varían de 400 a 1.100 por hora, en las regiones preópticas y teleencefálicas varían

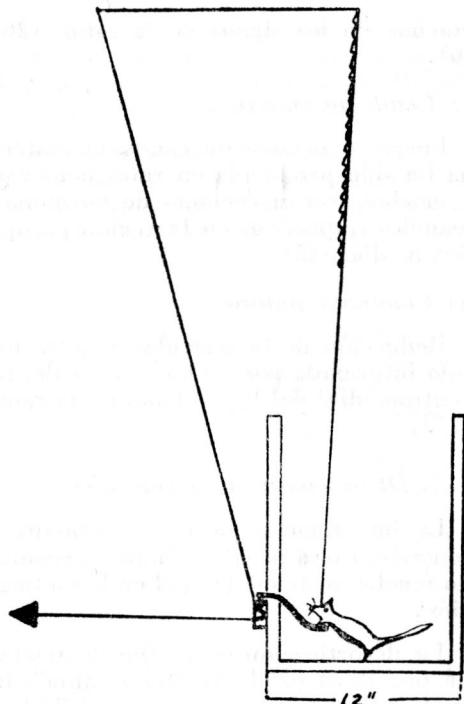


Fig. N° 1. Aparato que permite la autoestimulación. Tomado de: Olds. J. Science, 127: 1958, pág. 316.

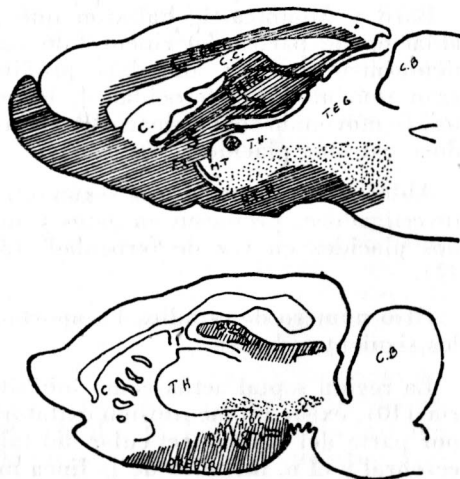


Fig. N° 2. Secciones media y lateral del cerebro de rata, mostrando las áreas de “placer” (rayadas) y “castigo” (punteado). Tomado de Olds. J. Science, 127: 1958, pág. 316.

Convenciones de la Fig. N° 2. — A: tálamo anterior. AM: amígdala. C: n. caudado. CB: cerebelo. CC: cuerpo calloso. C: cort. corteza del cíngulo. FX: fornix. HPC: hipocampo. HTH: hipotálamo. MB: cuerpos mamilares. MT: tracto mamilotálamico. PRE-PYR: corteza prepiriforme. S: área septal. TEG: tegmento. TH: tálamo.

desde muy altas: 3.000 por hora en el área preóptica hasta muy bajas de 200 por hora en el cerebro anterior.

Efecto de los impulsos. — Se realizó una experiencia consistente en medir cómo variaban las frecuencias de autoestimulación en relación al hambre del animal. Se realizaron estimulaciones en las regiones del hipotálamo ventro medial y la región septal. Se dedujo que el hambre ocasionaba un incremento de la frecuencia.

Efectos hormonales. — Con estímulos en el núcleo caudado en ratas machos castradas a quienes se les administraba andrógenos por vía parenteral se pudo observar una relación del “todo o nada”, los animales respondían cuando las cifras de andrógenos eran altas y dejaban de hacerlo cuando eran bajas.

El segundo punto estudiado fue el efecto inverso entre los efectos producidos por el hambre y los andrógenos sobre la autoestimulación. Se observó el siguiente fenómeno: si el hambre aumentaba la respuesta el andrógeno la disminuía y si éste la aumentaba el hambre la disminuía.

También se han llevado a cabo extensos estudios psicofarmacológicos en relación con la autoestimulación pero no es del caso detallarlos acá.

Actualmente es prematuro establecer todo el significado de estos experimentos. Existe mucho interés en algunos aspectos en especial sobre lo que el animal “siente”, estos aspectos subjetivos podrán ser aclarados en experiencias con humanos.

Estos trabajos aportan un nuevo criterio de clasificación de las áreas cerebrales: áreas de recompensa, castigo e indiferentes. Las dos primeras se encuentran en estructuras implicadas en motivación y emoción.

V DISCUSIÓN

Se puede realizar un análisis objetivo de las bases fisiológicas de la conducta

motivada sin necesidad de recurrir a conceptos teleológicos o vitalistas.

Este análisis indica que varios tipos de conducta motivada como hambre, sed, sexo, conducta materna, emoción, sueño, etc., están bajo iguales influencias múltiples: medio ambiente, medio interno y sistema nervioso.

El factor aprendizaje influye a través de la experiencia en el despertar y la saciedad de la conducta motivada y nuevas instrumentaciones y finalidades pueden ser aprendidas en la ejecución de la conducta motivada.

Los diferentes mecanismos que influyen en la motivación sufren modificaciones en el curso de la evolución filogenética, tal como se ve con el impulso sexual el cual a medida que el animal asciende se observa más influenciado por factores sensoriales, aprendizaje e influencias corticales y una disminución de los factores internos.

El análisis conductivista de la motivación se divide en tres aspectos principales:

1º — Impulso, intensidad de la iniciación y mantenimiento de la motivación.

2º — Conducta dirigida a un fin específico, percepción y selección de estímulos ambientales y la ejecución de un tipo de conducta respecto de éstos.

3º — Saciedad, reducción del impulso una vez que la finalidad ha sido suficientemente lograda.

En el presente los métodos de valoración tienen las siguientes limitaciones:

1º — Los diversos métodos no están bien integrados.

2º — Está hipertrofiado el criterio de la medida de la motivación por la cantidad de logro alcanzado.

Fisiológicamente tanto el impulso como la saciedad parecen ser una función de mecanismos excitatorios e inhibitorios cuyo control principal reside en el hipotálamo.

Hay serias limitaciones en las conclusiones que podamos hacer sobre localización: no podemos precisar anatómicamente las estructuras hipotalámicas relacionadas con cambios en las motivaciones, no sabemos si las lesiones o estimulaciones son efectivas porque actúen sobre núcleos, conexiones o ambos a la vez y finalmente no sabemos si un núcleo específico esté relacionado con una o múltiples clases de motivación.

Otros mecanismos centrales no hipotalámicos se han relacionado también en su control excitatorio o inhibitorio de la motivación, aunque hay bastante evidencia como lo demuestran Egger y Flynn (23) en sus trabajos sobre amígdala e hipotálamo, que la primera ejerce sus efectos a través de influencias moduladoras de las respuestas hipotalámicas. Generalizando se puede concluir que la vía final común en la expresión de la motivación sería el hipotálamo.

Las influencias sensoriales y del medio ambiente, también se ejercen por convergencia sobre el hipotálamo.

Estos mecanismos se hacen más complejos porque las influencias de varios factores se superponen y además el aprendizaje modifica la iniciación, expresión y saciedad de la motivación.

En la ejecución de la conducta el hipotálamo actúa como máximo integrador pero hay trabajos que muestran la importancia de la corteza en la organización espacial y temporal de la motivación, así como la influencia de los reflejos medulares y del tallo cerebral.

Después de hacer este recuento se puede concluir finalmente, que en la actualidad queda mucho camino por recorrer en los aspectos experimentales de la motivación, pero la información de que disponemos en la actualidad nos permite ya un conocimiento básico e integral de estos aspectos.

VI RESUMEN

Se inicia este artículo sobre neurofisiología de la motivación con una breve introducción para definir luego los conceptos de: motivación, necesidad, impulso, finalidad, saciedad, conducta motivada. En seguida se enumeran y explican los principales métodos de valoración de la motivación: actividad, finalidad alcanzada, método de obstrucción, competencia entre impulsos y aprendizaje.

Se hace un sucinto recuento anatomofisiológico del hipotálamo para enumerar más tarde las más importantes experiencias que se han llevado a cabo sobre ésta y otras regiones del sistema nervioso para evidenciar los mecanismos excitatorios e inhibitorios que intervienen en diferentes conductas motivadas: hambre, sed, sueño, conducta sexual, materna, motora, y agresividad. Y las influencias que sobre ellas ejercen los factores sensoriales e internos.

Después de tratar el tema de la autoestimulación se hace finalmente una discusión sobre los diferentes aspectos ya mencionados.

BIBLIOGRAFIA

- 1 ANAND, B. P., and BROBECK, J. R.: *Yale J Biol Med.*, 1951, 24: 123 - 140.
- 2 ANDERSSON, BAND McCANN, S. M.: *Acta physiol. Scand.*, 1955, 33: 333 - 346.
- 3 BARD, P. A.: *Res. Nerv. & Ment. Dis. Proc.* 19: 190, 1939.
- 4 BARD, P., and MOUNTCASTLE, V. B.: *A. Res. & Ment. Dis. Proc.* 27: 362, 1947.
- 5 BEACH, F. A.: *J. Comp. Psychol.* 29: 193, 1940.
- 6 BEACH, F. A.: *Psychol Bull.* 39: 200, 1942.
- 7 BEACH, F. A.: *Psychol. Rev.* 27: 240, 1947.
- 8 BEACH, F. A.: *Psychol. Rev.* 54: 297, 1947.
- 9 BEACH, F. A.: In: *Handbook of Experimental Psychology* edited by S. S. Stevens New York: Wiley, 1951, p. 410.
- 10 BRADY, J. V., and NAUTA, W. J. H.: *J. Comp. & Physiol. Psychol* 46: 339, 1953.
- 11 BLOOMFIELD, A., and TAINTER, M. L.: *J. Lab. & Clin. Med.* 28: 1680, 1943.
- 12 BROBECK, J. R.: *Yale J. Biol. Med.*, 1987, 29: 565 - 574.
- 13 BROMILEY, R. B., and BARD, P.: *Am. J. Physiol.* 129: 318, 1940.
- 14 BROOKHART, J. M., and DEY, F. L.: *Am. J. Physiol.* 133: 551, 1941.
- 15 BROOKHART, J. M., DEY, F. L., and RANSON, S. W.: *Proc. Soc. Exper. Biol & Med.* 44: 61, 1940.
- 16 CLARK, G.: *Am. J. Physiol.* 137: 746, 1942.
- 17 CLEMENTE, C. D., GREEN, J. D., and GROOT, J. de: *Anat. Rec.* 127: 279, 1957.
- 18 CRESPI, L. P.: *Am. J. Psychol.* 55: 467, 1942.
- 19 DEESE, J., and CARPENTER, J. A.: *J. Exper. Psychol.* 42: 236, 1951.
- 20 DELGADO, J. M. R., ROBERTS, W. W., and MILLER, N. E.: *Am. J. Physiol.* 179: 587, 1954.
- 21 DEMPSEY, E. W., and RIOCH, D. McK.: *J. Neurophysiol.* 2: 9, 1939.
- 22 DEY, F. L., FISHER, C., BERRY, C. M., and RANSON, S. W.: *Am. J. Physiol.* 129: 39, 1940.
- 23 EGGER, D., FLYNN, J.: *Neurophy Sido* 94. 26: 705, 1963.
- 24 ELLIOTT, M. H.: *Univ. Calif. (Berkeley) Publ. Psychol.* 4: 19, 1928.
- 25 FISHER, A. E.: *Science* 124: 228, 1956.
- 26 HESS, W. R.: *Diencephalon: Autonomic and Extrapiramidal Functions.* New York; Grune, 1954.
- 27 HETHERINGTON, A. W., and RANSON, S. W.: *Am. J. Physiol.* 136: 609, 1942.
- 28 HETHERINGTON, A. W., and RANSON, S. W.: *Anat. Rec.* 1940, 78: 149 -172.
- 29 HUNT, J. McV., and SCHLOSBERG, H.: *J. Comp. Psychol.* 28: 23, 1939.
- 30 JASPER, H. H.: In: *Brain Mechanisms and Consciousness*, edited by J. F. Delafresnaye, Springfield: Thomas, 1954. p. 374.
- 31 KLUVER, H., and BUCY, F. C.: *Am. M. A. Arch. Neurol & Psychiat.* 42: 979, 1939.
- 32 LEBLOND, C. P.: *J. Genet. Psychol.* 57: 327, 1940.
- 33 LINDSLEY, D. B., BOWDEN, J., and MAGOUN, H. W.: *Electroencephalog. & Clin. Neurophysiol.* 1: 475, 1949.
- 34 MAGOUN, H. W.: In: *Brain mecanism and Consciousnes*, edited by J. F. Delafresnaye. Springfield. Thomas, 1954. p. 1.
- 35 MAYER, J.: *Physiol. Rev.* 1953, 33: 472 - 508.
- 36 MILLER, N. E.: *J. Personality* 20: 82, 1951.
- 37 MILLER, N. E.: *Ann New York Acad. Sc.* 65: 318, 1956.
- 38 MUNN, N. L.: *Handbook of Psychological Research on the rat.* Boston: Houghton, 1950. p. 52, 85.
- 39 NAUTA, W. J. H.: *J. Neurophysiol.* 9: 285, 1946.
- 40 OLDS, J.: *Science*, 1948, 127: 315.
- 41 OLDS, J.: *J. Comp. Physiol. Psychol.* 1954, 47: 419.
- 42 OLDS, J.: *J. Comp., and Physiol. Psychol.* 49: 281, 1956.
- 43 PRIBRAM, K. H., and FULTON, J. F.: *Brain* 77: 34, 1954.
- 44 PRIBRAM, K. H., and WEISKRANTZ.: *J. Comp. & Physiol. Psychol.* 50: 4, 1957.
- 45 RANSON, S. W.: *A. M. A. Arch. Neurol & Psychiat.* 41: i, 1939.

- 46 RANSON, S. W., KABAT, H., and MARGOUN, H. W.: A. M. A. Arch. Neurol & Psychiat. 33: 467, 1935.
- 47 RICHTER, C. P.: J. Comp. & Physiol. Psychol. 40: 129, 1947.
- 48 RUCH, T.: En: Medical Physiology and Biophysics. Saunders, Philadelphia 1960. p. 483.
- 49 SCHREINER, L., and KLING, A.: J. Neurophysiol. 16: 643, 1953.
- 50 SCHREINER, L., and KLING, A.: A. M. A. Arch. Neurol & Psychiat. 72: 180, 1954.
- 51 SCHREINER, L.: D. M. C. K. Rioch, C. Pechtel, J. H. Masserman, J. Neurofisiol. 16: 234, 1953.
- 52 SIEGEL, P. S.: J. Psychol. 21: 227, 1946.
- 53 STAMM, J. S.: J. Comp & Physiol. Psychol. 47: 21, 1954.
- 54 STAMM, J. S.: J. Comp & Physiol. Psychol. 48: 347, 1955.
- 55 STELLAR, E.: In: Handbook of Physiology, Neurophysiology Vol. III, American Physiological Society - Washington, 1960 - p. 1501.
- 56 WALD, G., and JACKSON, B.: Proc. Nat. Acad. Sc., Washington 30: 255, 1944.
- 57 WANG, G. H.: Comp. Psychol. Monogr. 2: N° 6, 1923.
- 58 WARDEN, C. J.: Animal Motivation Studies: The Albinorat. New York: Columbia, 1931.
- 59 WHEATLEY, M. D.: A. M. A. Arch. Neurol, & Psychiat. 52: 296, 1944.
- 60 WOODWORTH, R. S., and SCHLOSBERG, H.: Experimental Psychology. New York: Holt, 1954. p. 664.
- 61 ZEAMAN, D. J.: Exper Psychol. 39: 466, 1949.