

Psicofisiología del desencadenamiento y habituación del reflejo de orientación

POR

JOSE MARIA MARTINEZ SELVA

Las vías y centros nerviosos que rigen la aparición y posterior habituación del Reflejo de Orientación han sido objeto de estudio detallado por parte de los investigadores de las bases psicofisiológicas de la atención, la memoria y el aprendizaje. En este trabajo se ofrece una síntesis de las conclusiones más importantes y de los datos neurofisiológicos más evidentes sin detenernos en el comentario de investigaciones básicas particulares.

Como se sabe, el Reflejo de Orientación es una reacción atencional que se desencadena en el ser humano ante la aparición de estímulos nuevos o significativos. Es inespecífico respecto a la modalidad sensorial afectada y presenta habituación, o desaparición progresiva, si la situación que lo origina se repite. Más que una reacción simple es, en realidad, un complejo sistema de actividad vegetativa, muscular, sensorial y cortical perfectamente detectable (SOKOLOV, 1960; 1963).

Las principales estructurales del Sistema Nervioso Central implicadas en el desencadenamiento del Reflejo de Orientación son tres:

- a) Los Sistemas Reticulares Activadores Ascendentes y Descendentes del Tronco Cerebral y Diencefalo.
- b) La Corteza Cerebral, especialmente las subdivisiones frontal y prefrontal.
- c) Determinadas estructuras límbicas como son la formación hipocámpica, el complejo amigdalino y los cuerpos mamilares.

La Formación Reticular, descrita histológicamente por Santiago Ramón y Cajal (RAMÓN Y CAJAL, 1972), posee un carácter activador y movilizador del comportamiento (FRENCH, 1979), siendo al mismo tiempo un importante centro integrador de la información ascendente y descendente. Su puesta en marcha tiene un efecto tónico sobre la corteza cerebral y sobre el resto del organismo. La estimulación eléctrica, en diversos puntos de la misma, produce los mismos efectos electroencefalográficos, respuestas autonómicas de tipo simpático y reacciones conductuales de alerta, atención y exploración, observables, semejantes al Reflejo de Orientación que aparece tras la presentación de un estímulo natural (RAZRAN, 1961; BRAZIER, 1976). La activación cortical, reflejada por una amplia desincronización electroencefalográfica, se distribuye a lo largo y ancho de toda la corteza.

Las respuestas autonómicas, de tipo metabólico y endocrino, tienen su base en la estrecha relación existente entre ciertas zonas de esta formación (parte bulbar) y el mesencéfalo. (LURIA, 1973), con el hipotálamo posterior, reguladores ambos de la división simpática del Sistema Nervioso Vegetativo. Esta relación entre los núcleos hipotalámicos y la Formación Reticular explica el disparo de actividad y funciones vegetativas que se hallan normalmente bajo control hipotalámico tras la estimulación de la Formación Reticular; un ejemplo sería la dilatación de los vasos sanguíneos cerebrales y la constricción de los de las extremidades, función ésta regulada por el hipotálamo en conexión con los centros vasculares radicados en el bulbo raquídeo.

La excitación de algunas de las zonas de este sistema activador demuestra que posee un efecto facilitador sobre los centros motores inferiores. Es sabido que una de las funciones principales del Sistema Reticular Activador Descendente es mantener un nivel óptimo de tono muscular, efecto que se consigue a través del sistema gamma (PÉREZ Y PÉREZ, 1978). Esto aclara uno de los componentes de este reflejo anteriormente estudiado, cual es el aumento observado en el tono muscular y, consecuentemente, en la actividad electromiográfica.

Otro de los efectos de la activación del Sistema Reticular Descendente es el fenómeno de la facilitación sensorial, aspecto éste también descrito anteriormente, y presente en el desencadenamiento de la respuesta que estudiamos.

Se piensa, además, que en la misma Formación Reticular radica un centro inhibitorio que permitiría la atención selectiva hacia un estímulo mientras la información irrelevante es bloqueada o reducida a nivel periférico. No obstante, los datos que apoyaban la hipótesis según la

cual los centros inhibidores reticulares eran responsables de la atención selectiva han sido puestos en duda reiteradas veces (1).

Las bases de la atención focalizada han sido buscadas con mayor fortuna, hasta ahora, en las porciones superiores talámicas (núcleos intralaminares y núcleos de la línea media, denominados también núcleos talámicos inespecíficos) de la propia Formación Reticular. En efecto, parece demostrado que el Sistema Reticular Talámico es el responsable de la Respuesta de Orientación localizada que sigue a la respuesta generalizada provocada por la Formación Reticular Mesencefálica. En este segundo paso puede comprobarse sobre el registro que casi sin excepciones (2), la desincronización electroencefalográfica se circunscribe al área de proyección primaria del aparato sensorial afectado y la sincronización vuelve al resto de la corteza. El mecanismo responsable de provocar esta respuesta localizada debe ser capaz de distribuir la activación de una forma casi tan específica y discreta como las propias vías sensoriales y motoras. El Sistema Reticular Talámico es una porción más altamente especializada de la Formación Reticular Ascendente. Parece estar muy relacionado con las vías ascendentes y descendentes de las regiones corticales específicas, sobreimponiéndose a los sistemas de proyección directa y permitiendo de este modo efectos locales sobre áreas cerebrales específicas. Este sistema está organizado topográficamente y de ahí viene su capacidad de centrar la atención en segmentos pequeños del campo sensorial.

Otra de las estructuras neurológicas responsable del disparo del Reflejo de Orientación es la corteza cerebral. El cortex cerebral funciona como mecanismo analizador de la novedad o significación de los estímulos enviando en consecuencia impulsos excitadores o inhibidores a la Formación Reticular. La corteza actúa de este modo como reguladora de los mecanismos de activación inespecífica.

Cuando la corteza se halla en estado de inhibición (durante el sueño, por ejemplo) este control activo de las estructuras subcorticales se excluye o disminuye, y, por lo tanto, los impulsos pueden alcanzar la Formación Reticular en estos estados de conciencia. Según el modelo

(1) Puede verse una amplia revisión crítica en MORRELL (1961), y en MAC Kworth (1969), tanto en lo que respecta a los problemas metodológicos como en cuanto a lo que concierne a la validez de los resultados experimentales clásicos de Hernández-Peón, Scherrer, Jouvét, ... etc.

(2) En el caso de estímulos auditivos puede comprobarse que la desincronización propia del área de proyección visual (zonas occipitales) permanece durante muchas exposiciones junto con la desincronización auditiva (temporal) y puede no habituarse. MORRELL (1961) atribuye el fenómeno a la importancia del sistema visual en el hombre, siendo las razones de esta no habituación de tipo eminentemente filogenético.

teórico de SOKOLOV (1960), en este caso no se produciría la habituación. Sin embargo, las leyes que rigen el desencadenamiento y la habituación de esta respuesta durante el sueño están lejos de ser bien conocidas. Hay que tener en cuenta que uno de los problemas metodológicos más importantes con que se encuentran los investigadores al estudiar al sujeto durante el sueño es distinguir, de una manera precisa, el Reflejo de Orientación en sus componentes vegetativos de las fluctuaciones autonómicas espontáneas que se dan durante el sueño.

Los distintos componentes muestran patrones de reacción distintos a los que se dan durante la vigilia. Se ha hallado que la respuesta cardíaca de pulso es máxima y que, en cambio, la respuesta eléctrica de la piel es mínima. Ciertos estímulos que no evocan el reflejo durante el estado de vigilia sí lo hacen durante el sueño. Ciertas respuestas de orientación ante determinados estímulos se recuperan, pero la magnitud de la nueva respuesta depende del estadio del sueño en el que se encuentre el sujeto. Además, la magnitud de la recuperación depende del sistema de respuesta medido.

En general, hay bastantes datos que indican que este reflejo no se habitúa durante el sueño, pero la cuestión no está del todo clara (JOHNSON 1975). Algunos autores (MCDONALD y CARPENTIER 1975) hallan habituación pero observan que la deshabitación es mucho mayor. En ocasiones los datos se contradicen no sólo dependiendo de los sistemas de respuesta elegidos, sino del criterio que se tome como medida de la Respuesta de Orientación dentro de cada componente. JOHNSON y LUBIN (1972) encuentran que el componente cardíaco no se habitúa en sujetos dormidos, siendo, además, de mayor intensidad durante el sueño. Es posible que estímulos por debajo del umbral sensorial de vigilia eliciten respuestas de orientación, especialmente electroencefalográficas y cardíacas, mientras, como se ha dicho antes, las electrodérmicas son más difíciles de hallar. En cuanto a los cambios que se dan dentro de los mismos componentes, baste señalar que la Respuesta de Orientación Respiratoria es difásica, con una breve deceleración a la que sigue una aceleración (JOHNSON y LUBIN, 1967; 1972).

Un dato importante que demuestra el hecho de que la corteza cerebral interviene directamente en la decisión de si se desencadena o no el Reflejo de Orientación es que muchas discriminaciones entre estímulos, significativos o no, novedosos o familiares, son extremadamente sutiles y no pueden realizarse en centros subcorticales. Sólo animales con una corteza muy desarrollada pueden aprender discriminaciones complejas entre estímulos y series de estímulos. Estas discrimi-

minaciones se pierden tras una lesión cortical. Datos clínicos indican que la corteza prefrontal (neocortex) toma parte en la regulación de los procesos de activación del Reflejo de Orientación, garantizando su discriminación y selección. Las lesiones de los lóbulos frontales del cerebro conducen a un trastorno de las formas superiores de regulación de este reflejo (LURIA y HOMSKAYA, 1970). No hay que olvidar que su regulación por medio del lenguaje es una de sus principales características en el hombre, lo cual sólo puede realizarse en condiciones de funcionamiento normal del cerebro.

La importancia de los lóbulos frontales es más clara si tenemos en cuenta sus relaciones anatómicas con el resto de las estructuras de los hemisferios cerebrales y con el tronco del cerebro, Sistema Límbico y Formación Reticular del Mesencéfalo. La mayoría de las fibras corticoreticulares se originan en las secciones frontales del cerebro y en las zonas premotoras y motoras de la corteza. La estimulación eléctrica de las zonas de donde parten las fibras da origen a respuestas de la Formación Reticular del Mesencéfalo y a una consiguiente desincronización electroencefalográfica. Son también importantes las conexiones bilaterales de la corteza orbital prefrontal con los núcleos talámicos inespecíficos; también existen conexiones entre la corteza orbital, el núcleo talámico dorsomedial y el complejo amigdalino. La corteza prefrontal es, además, un modulador cortical del Sistema Límbico (LURIA, 1973; LURIA y HOMSKAYA, 1970).

La corteza cerebral desempeña un papel muy importante en el proceso inhibitorio de la Respuesta de Orientación. Este influjo puede ir por vías eferentes extrarreticulares o por la propia Formación Reticular. La decorticalización impide o limita mucho la habituación en el animal experimental, y si tal decorticalización es parcial, aquélla se retrasa de acuerdo con la extensión e importancia de la misma. La rápida habituación de este reflejo en animales filogenéticamente superiores con mayor cantidad de corteza cerebral, confirma lo anterior.

Para concluir esta rápida ojeada a las bases neurofisiológicas de esta reacción, dirigiremos nuestra atención a un amplio conjunto de estructuras cerebrales subcorticales: el Sistema Límbico. Numerosos estudios prueban que varias porciones del Sistema Límbico —particularmente el Hipocampo— están implicadas en la conducta de atención y, consecuentemente, en la Respuesta de Orientación. Parece estar demostrado que el hipocampo, estructura ligada muy directamente a los procesos mnésicos, ejerce un efecto inhibitorio tónico, sostenido, sobre la Formación Reticular.

El Hipocampo desempeña un papel muy importante en la aparición de la «inhibición», tanto inespecífica (como pueda ser en el caso del Reflejo de Orientación) como específica: desaparición de respuestas aprendidas (o extinción) ante estímulos específicos (DOUGLAS, 1975). ISAACSON (1972) propuso un mecanismo de funcionamiento del Sistema Límbico que puede explicar la actividad hipocámpica y sus perturbaciones como en el caso de pacientes con síndrome hipocámpico que tienen problemas en la formación de nuevas huellas mnésicas. En este esquema el Hipocampo actuaría normalmente inhibiendo la actividad ergotrópica hipotalámica en condiciones de incertidumbre ambiental, como es el caso de la novedad.

La función general del Hipocampo es inhibitoria, desempeñando un papel muy importante en la extinción de Respuestas Condicionadas (ISAACSON, 1974). Este autor observa en animales con lesión hipocámpica los siguientes fenómenos:

- a) son más reactivos que los animales normales ante la estimulación repentina, acentuándose sus niveles motrices en ciertas situaciones típicas;
- b) la habituación de las reacciones ante estímulos nuevos es mucho más lenta;
- c) no poseen una buena ejecución bajo programas RDB, que requieren una discriminación especial del tiempo que transcurre entre las respuestas (3).

VINOGRADOVA (1975 a) afirma que la lesión de esta estructura trastorna la habituación de este reflejo y que formas complejas de nuevas Respuestas Condicionadas se establecen en este caso con gran dificultad, además de volverse prácticamente imposibles cambios posteriores en aprendizajes previamente establecidos.

Uno de los datos más característicos de la función hipocámpica es que su lesión en el ser humano lleva a la pérdida de la formación de nuevas huellas mnésicas. Este síndrome amnésico no se asocia con pérdidas en la atención, habilidades motoras, inteligencia, razonamiento ni percepción, pero sí con la formación de nuevos datos memorísticos:

(3) En el programa de refuerzo RDB (refuerzo diferencial de tasas bajas) se recompensa la ocurrencia de una respuesta sólo cuando va separada de la anterior ocurrencia de respuesta por un intervalo de tiempo determinado. La ejecución RDB presenta una estabilidad muy elevada y requiere un nivel apropiado de discriminación temporal. Son por otro lado numerosos los estudios que relacionan la actividad hipocámpica con la estimación de intervalos temporales. Un interesante estudio de LEVINE (1975) propone una relación directa entre el efecto en la estimación temporal de los niveles en sangre de las hormonas de la corteza suprarrenal y el Hipocampo como lugar del cerebro receptor de estas hormonas.

«la llamada amnesia anterógrada». Más acerca de su papel en la formación de nuevos datos memorísticos puede verse en una interesante investigación de THOMPSON (1976) (4).

Con los estímulos ya habituados la activación eléctrica del Hipocampo provoca un aumento de sus efectos inhibitorios sobre la Formación Reticular. Cuando se presentan estímulos nuevos y significativos, el Hipocampo presenta la actividad eléctrica lenta theta y una liberación del Sistema Reticular Activador Ascendente que pone en marcha el despertar general del organismo (5). Queda sin explicar la actividad rápida del Hipocampo y del resto del cerebro en la reacción de sobresalto.

Se ha sugerido que ciertos tipos de actividad rítmica lenta en el Hipocampo pueden estar relacionados directamente con los estados de activación tanto específica como inespecífica anteriormente señalados. Se ha propuesto que la activación del Hipocampo facilita la acción de células inhibitorias, mientras que la de la amígdala conduce a una facilitación de la entrada de la información sensorial (GRASTYAN, 1961; THOMPSON y BETTINGER, 1970; YUKIE, NAKAHARA e IWAHARA, 1976). El complejo amigdalino interviene directamente en la organización de la expresión emocional y su papel en el comportamiento es más complejo, relacionado con el refuerzo y conducta emocional en general.

Según trabajos recientes (SOKOLOV, 1975; VINOGRADOVA, 1975 *a*) y 1975 *b*), el Hipocampo obtiene información a partir de otras estructuras, ya que no tiene conexiones directas con los sistemas sensoriales espe-

(4) THOMPSON (1976), sin poner en cuestión el papel de esta estructura en el almacenamiento de la memoria, la señala como elemento determinante en la formación de la huella mnésica o «engrama», en el sentido clásico que en Psicología posee dicho término. El Hipocampo aparece como la estructura que más rápidamente reconoce la relación de contingencia entre Estímulo Incondicionado y Estímulo Condicionado en un experimento dentro del paradigma clásico.

(5) No está todavía del todo clara la significación de los ritmos lentos hipocámpicos. Existen dos teorías explicativas, la de GRASTYAN y la de ADEY. Para una revisión crítica puede consultarse ISAACSON y PRIBRAM (1975), si bien la mayoría de los datos disponibles apoyan la de GRASTYAN. Este autor (GRASTYAN, 1961) observó que los estímulos que producen una Respuesta de Orientación asociada con desincronización neocortical provocaban una oscilación rítmica de 5 a 7 ciclos por segundo en el Hipocampo. Con la presentación de un estímulo totalmente nuevo la actividad eléctrica del Hipocampo exhibe el mismo patrón desincronizado que el Neocortex. Sólo tras unas breves presentaciones del estímulo aparecen los potenciales más lentos. El patrón de activación hipocámpico (ritmos lentos) refleja la Respuesta de Orientación, pero ésta es parte de una respuesta condicionada. El ritmo lento sería entonces una muestra de inhibición condicionada. La activación del circuito hipocámpico inhibitorio de la Formación Reticular permite la estabilización de las respuestas condicionadas, impidiendo la aparición de nuevas respuestas de orientación. Para BENNET (1975), la presencia del ritmo theta indicaría un nivel óptimo de actividad cerebral. Una breve exposición de las ideas de ADEY puede verse en ADEY, DUNLOP y HENDRIX (1979).

cíficos. Las señales llegan al Hipocampo a través de las conexiones septohipocámpicas desde los sistemas inespecíficos y a través de las vías temporo-amónicas desde el rinencéfalo donde deben converger las áreas secundarias del neocortex. Los estímulos evocan respuestas tónicas en el Hipocampo de larga duración y se supone que esta activación se debe a circuitos reverberantes. Todo el Sistema Límbico estaría atravesado por estos circuitos. El paso repetido de la misma información sensorial facilita el procesamiento y la codificación o registro. Además, se formaría una señal controladora dirigida a mecanismos eferentes. En este marco general se supone que las neuronas hipocámpicas configuran un sistema comparador de señales que llegan de dos fuentes:

- a) siguiendo la vía desde los centros sensoriales, Sistemas Inespecíficos de Activación, Septum y Fimbria;
- b) desde las áreas corticales secundarias, Neocortex y Sistema Temporoamónico.

En relación con esta segunda vía, que transmite información mnésica, ya almacenada, hay que destacar la relación directa entre la corteza cerebral como mecanismo básico del análisis de los estímulos y el Hipocampo como sistema detector de novedad.

Un estímulo nuevo (sin correspondencia con los modelos ya formados) aumenta las descargas de las neuronas activadoras (neuronas A) del Hipocampo (VINOGRADOVA, 1975 *a*) y 1975 *b*). Debido a las acciones de las neuronas inhibitoras hipocámpicas, durante las primeras aplicaciones de los estímulos, desciende el nivel eferente de esta estructura eliminándose la influencia sobre la Formación Reticular y apareciendo un Reflejo de Orientación, la cual provoca una mayor afluencia sensorial por medio de los mecanismos ya vistos y permitiendo así un mejor registro en la memoria.

Durante el desarrollo de este reflejo la actividad hipocámpica permanece disminuida (ritmo theta). Se detecta una predominancia notable de Potenciales Postsinápticos Inhibidores debidos a la inhibición recurrente de las neuronas piramidales por el sistema de células en cesto. La larga duración, por otro lado, de la activación reticular contribuye a la retención de la huella del estímulo y forma la base para el desarrollo de una fijación estable de la huella mnésica en otras estructuras, que se supone son las áreas secundarias del Neocortex.

Formado el modelo o huella mnésica del estímulo, surge la «coincidencia» de señales que llegan desde dos lugares distintos. Se desarrolla entonces el cese de actividad de las neuronas inhibitoras hipocámpicas, bloqueándose consecuentemente la actividad de la Formación Reticular

y apareciendo en el Hipocampo descargas de alta frecuencia. Un cambio en la señal provoca la aparición de una «discoincidencia» que lleva al desarrollo de una nueva reacción de novedad, debida a la supresión de la regulación tónica del Hipocampo sobre la Formación Reticular.

En el Hipocampo no hay almacenamiento de la información y hay indicios de que no está implicado en la memoria a corto plazo. Veíamos antes que al dañarse el Hipocampo se perturbaba la formación de nuevas huellas memorísticas. En este caso, lo que ocurre es:

- a) no hay paso de la huella a corto plazo a la memoria a largo plazo;
- b) aumentan las interferencias y su influencia negativa en el estadio que precede a la consolidación de la huella.

Puede ser que el Hipocampo, al prolongar la acción de una señal dada opera como un mecanismo intensificador de los procesos dinámicos que preceden al registro de la información y que aseguran la eliminación de señales nuevas que pudieran interferir el proceso anterior por medio del mecanismo del bloqueo del Reflejo de Orientación.

Por otro lado, la estimulación monótona provoca un declive en el estado funcional de la corteza que se manifiesta en un enlentecimiento de las frecuencias electroencefalográficas. En este sentido, se supone que las neuronas activadoras del Hipocampo están conectadas predominantemente con la Formación Reticular del Mesencéfalo, mientras que las neuronas inhibitoras están conectadas más bien con el sistema reticular talámico, acerca de cuyas propiedades sincronizadoras ya hemos hablado anteriormente.

Recientemente SOLOMON (1979) ha aportado interesantes datos acerca de las complejas funciones hipocámpicas. Según este autor, esta estructura parece directamente implicada en el establecimiento de una relación entre distintos tipos de estímulos. Que el establecimiento de la relación sea entre estímulos de una clase u otra depende del animal que se investigue, del tipo de estímulos disponibles, y del tipo de tarea que el sujeto deba realizar.

Como conclusión general diremos que es la interrelación entre los centros y sistemas anteriormente señalados la que constituye el sustrato fisiológico sobre el que se desarrolla este reflejo del modo siguiente:

- a) En su desencadenamiento, la acción conjugada de la corteza cerebral y de la Formación Reticular del Mesencéfalo.
- b) En su inhibición, la acción de la corteza cerebral y la puesta en

marcha de los complejos mecanismos límbicos, particularmente hipocámpicos (6).

RESUMEN

Este artículo examina brevemente los datos experimentales acerca de las bases psicofisiológicas de la aparición y habituación del Reflejo de Orientación. Se concluye que es posible atribuir el disparo de dicha reacción a la actividad combinada de la corteza cerebral y de la Formación Reticular Mesencefálica, y la habituación del mismo a la acción inhibitoria de la propia corteza junto con estructuras límbicas, especialmente la formación hipocámpica. El papel de esta última estructura se comenta con cierto detalle.

(6) La Amígdala desempeña también un importante papel en el desarrollo de este reflejo. BAGSHAW, KIMBLE y PRIBRAM (1965) encontraron que la amigdalectomía en monos llevaba a trastornos de aparición y habituación del componente psicogalvánico de este reflejo. El dato es importante, ya que el papel del complejo amigdalino ha sido reivindicado repetidas veces como importante en el proceso de identificación de estímulos biológicamente importantes o determinantes para la supervivencia de la especie.

BIBLIOGRAFIA

- ADEY, W. R.; DUNLOP, C. W. y HENDRIX, C. E., «Ondas Lentas Hipocámpicas: Distribución y Relación de Fase en el Curso de un Aprendizaje de Aproximación». En GRINBERG, J. (dir.), *Bases Psicofisiológicas de la Memoria y el Aprendizaje*, Trillas, México, 1979 (vol. I, cap. 12, págs. 92-119. Publicación original de 1960).
- BAGSHAW, M. M.; KIMBLE, D. P. & PRIBRAM, K. H., «The GSR of monkeys during orienting and habituation and after ablation of the amygdala, hippocampus and inferotemporal cortex», *Neuropsychology*, 1965, 3, 111-119.
- BENNET, T. L., «Hippocampal Electrical Activity and Attention», In ISAACSON, R. L. & PRIBRAM, K. H. (eds.), *The Hippocampus: II*, Plenum Press, New York, 1975, (cap. 2, págs. 71-99).
- BRAZIER, M.A.B., *Actividad Eléctrica del Sistema Nervioso Central*, Elicien, Barcelona, 1976.
- DOUGLAS, R. J.: «The Development of Hippocampal Function: Implications for Theory and for Therapy». In ISAACSON, R. L. & PRIBRAM, K. H. (eds.), *The Hippocampus: II*, Plenum Press, New York, 1975 (cap. 11, págs. 327-361).
- FRENCH, J. D., «La Formación Reticular». En THOMPSON, R. F. (dir.), *Psicología Fisiológica*, Blume, Madrid, 1979 (cap. 11, págs. 98-104. Publicación original de 1957).
- GRASTYAN, E., «The Significance of the Earliest Manifestation of Conditioning in the Mechanisms of Learning». In FESSARD, A. et al. (eds.), *Brain Mechanisms and Learning*, Blackwell, Oxford, 1961 (págs. 243-254).
- ISAACSON, R. L., «Neural Systems of the Limbic Brain and Behavioural Inhibition». In BOAKES, R. A. and HALLIDAY, M. S. (eds.), *Inhibition and Learning*, Academic Press, London, 1972 (cap. 19, págs. 497-528).
- ISAACSON, R. L., *The Limbic System*, Plenum Press, New York, 1974.
- ISAACSON, R. L. and PRIBRAM, K. H. (eds.), *The Hippocampus. II*, Plenum Press, New York, 1975.
- JOHNSON, L. C., «Sleep». In VENABLES, P. H. and CHRISTIE, M. J. (eds.), *Research in Psychophysiology*, John Wiley, London, 1975 (cap. 6, págs. 125-152).
- JOHNSON, L. C. and LUBIN, A., «The orienting reflex during waking and sleep». *Electroencephalography and Clinical Neurophysiology*, 1967, 22, 11-21.
- JOHNSON, L. C. and LUBIN, A., «On Planning Psychophysiological Experiments: Design, measurement and analysis». In GREENFIELD, N. S. & STERNBACH, R. A. (eds.), *Handbook of Psychophysiology*, Holt, Rinehart & Winston, New York, 1972 (págs., 125-158).
- LEVINE, S., «Hormonas y Comportamiento». En ATKINSON, R. C. (dir.), *Psicología Contemporánea*, Blume, Madrid, 1975.
- LURIA, A. R., *The Working Brain*, Penguin, Harmondsworth, 1973.
- LURIA, A. R. and HOMSKAYA, E. D., «Frontal Lobes and the Regulation of Arousal Processes». In MOSTOFSKY, D. J. (ed.), *Attention: Contemporary Theory and Analysis*, Appleton, New York, 1970 (págs. 303-330).
- MACKWORTH, J., *Vigilance and Habituation*, Penguin, Harmondsworth, 1969.
- MCDONALD, D. G. and CARPENTIER, F. A.: «Habituation of the orienting reflex in sleep», *Psychophysiology*, 1975, 13, 618-623.
- MORRELL, F., «Electrophysiological contributions to the neural basis of learning», *Physiological Review*, 1961, 41, 443-494.
- PÉREZ y PÉREZ, D., *Fundamentos Neurológicos de la Conducta*, Del Castillo, Madrid, 1978.

- RAMÓN Y CAJAL, S., *Hystologie du Système Nerveux de l'Homme et des Vertébrés*, C.S.I.C., Madrid, 1972.
- RAZRAN, G. H. S., «The observable unconscious and the inferable conscious in current Soviet psychophysiology: interoceptive conditioning, semantic conditioning and the orienting reflex», *Psychological Review*, 1961, 68, 81-147.
- SOKOLOV E. N., «Neuronal Models and the Orienting Reflex». In BRAZIER, M. A. B. (ed.), *The Central Nervous System and Behavior*, J. Macy Foundation, 1960. (Reproducido en PRIBRAM, K. H. (ed.), *Brain and Behaviour*, Penguin, Harmondsworth, 1969).
- SOKOLOV, E. N., *Perception and the Conditioned Reflex*, Pergamon Press, Oxford, 1963.
- SOKOLOV, E. N., «The Neuronal Mechanisms of the Orienting Reflex». In SOKOLOV, E. N. & VINOGRADOVA, O. E. (ed.), *Neuronal Mechanisms of the Orienting Reflex*, L.E.A., Hillsdale, 1975 (cap. 16, págs. 217-238).
- SOLOMON, P. R., «Temporal versus spatial information processing theories of hippocampal function», *Psychological Bulletin*, 1979, 86, 1272-1278.
- THOMPSON, R. F., «The search for the engram», *American Psychologist*, 1976, 31, 209-227.
- THOMPSON, R. F. and BETTINGER, J., «Neural Substrates of Attention». In MOSTOFKY, D. J. (ed.), *Attention: Contemporary Theory and Analysis*. Appleton, New York, 1970 (págs. 367-402).
- VINOGRADOVA, O. S., «Functional Organization of the Limbic System in the Process of Registration of Information». In ISAACSON, R. L. & PRIBRAM, K. H. (eds.), *The Hippocampus: II*. Plenum Press, New York, 1975 (a) (cap. 11, págs. 128-154).
- VINOGRADOVA, O. S., «The Hippocampus and the Orienting Reflex». In SOKOLOV, E. N. & VINOGRADOVA, O. S. (eds.), *Neuronal Mechanisms of the Orienting Reflex*, L.E.A., Hillsdale, 1975 (b) (cap. 11, págs. 128-154).
- YUKIE, M.; NAWAHARA, D. and IWAHARA, S., «Habituation of some arousal responses to auditory stimulation in cats with special reference to hippocampal electrical activity», *Japanese Psychological Research*, 1976, 18, 155-162.