



R.E.M.E.

(Revista Electrónica de Motivación y Emoción)



ISSN-1138-493X

Depósito legal: M-44928-1997

VOLUMEN: VIII NÚMERO: 20-21

Motivación y biología: desarrollos teóricos

Francesc Palmero

Consolación Gómez

Amparo Carpi

Cristina Guerrero

José Luis Díez**

Universitat Jaume I: Castelló de la Plana

****Hospital Dr. Pesset: Valencia**

La realización del presente trabajo ha sido posible gracias a la ayuda P1-1B2003-24, concedida por la Fundació Caixa Castelló-Bancaixa.

INTRODUCCIÓN.

La evolución de los distintos acercamientos al estudio de la Motivación ha pasado por diversas fases, las cuales, en cierta medida, representaban la orientación dominante en dicha época. La primera aproximación fue biológica, seguida por una preponderancia de los acercamientos conductuales, para culminar, en época reciente, en las modernas orientaciones cognitivistas.

En hecho de que en una determinada etapa se imponga una de las orientaciones o planteamientos teóricos no significa que otras orientaciones no estén presentes. De hecho, lo estuvieron, y siguen estando. Lo que ocurre es que siempre adquiere una mayor repercusión social y científica aquello que coincide con la orientación dominante.

Así, aunque en la actualidad siguen vigentes los tres planteamientos psicológicos, la perspectiva conductual es la que menos atención recibe por parte de los investigadores. Este hecho es fácilmente constatable cuando se analizan los trabajos de los últimos diez años. Una posible explicación la encontramos en el hecho de que gran parte de los planteamientos que sistemáticamente se han propuesto desde la perspectiva conductual en Psicología de la Motivación han sido incluidos en la perspectiva cognitivista. El ejemplo más claro lo observamos en los argumentos basados en el condicionamiento operante y en la motivación de incentivo, que son considerados desde la nueva orientación cognitivista basada en el valor y la expectativa y desde la orientación motivacional basada en la consecución de metas (Deckers, 2001).

Consiguientemente, por lo que respecta a la situación actual en el estudio de la Motivación, son las perspectivas biológica y cognitivista las que acaparan la máxima investigación, siendo, además, las orientaciones que se perfilan como relevantes para el futuro de la Psicología de la Motivación.

En el ámbito biológico, los trabajos actuales se siguen centrando en el descubrimiento de las bases biológicas de la conducta motivada, intentando localizar las estructuras particulares que participan y controlan cada una de las distintas conductas objeto de estudio; es el legado de las primeras teorías del instinto y de la teoría del impulso. Algunas de las orientaciones actuales se refieren a las aportaciones de la nueva Etología, a los trabajos en torno al concepto de activación, y a las bases neurobiológicas de dicho proceso, y a la delimitación de las bases neurobiológicas de los sistemas motivacionales de aproximación y de evitación.

En cuanto a las aportaciones actuales que desde la nueva Etología llegan hasta la Psicología de la Motivación, hay algunas interesantes reseñas aplicadas a la motivación sexual (Bereczkei, Voros, Gal y Bernath, 1997), en las que se analizan las distintas preferencias sexuales en los hombres y en las mujeres a la hora de establecer una relación de pareja. También son importantes los trabajos en el plano de la conducta de agresión (Koolhaas, de Boer y Bohus, 1997), en los que se enfatiza que esta forma de conducta motivada puede ser considerada como un exponente más de las muchas o pocas posibilidades de respuesta que posee un individuo a la hora de enfrentarse a las exigencias de su medio ambiente. La conducta de agresión es otro

procedimiento conductual más para intentar ejercer alguna forma de control sobre el medio ambiente y lograr la adaptación.

En cuanto a los estudios centrados en el concepto de activación, Heilman (2000) es quien mejor está perfilando en la actualidad la existencia y localización de las estructuras neurobiológicas que controlan la activación en el organismo. Mediante la actividad de las estructuras propuestas, que en realidad incluyen tres circuitos, se puede entender cómo un organismo tiene capacidad para autorregular su nivel de activación, merced al control que puede ejercer sobre la cantidad de estimulación que le llega hasta las estructuras corticales. La formación reticular, el tálamo, la propia corteza, junto con estructuras localizadas en el estriado, representan los distintos enclaves necesarios para que funcione de forma homeostática, mediante dos mecanismos de retroacción positiva y uno de retroacción negativa, el sistema de control de la activación.

En cuanto a las aportaciones actuales centradas en la localización del sustrato neurobiológico de los sistemas motivacionales de aproximación y de evitación, son relevantes los clásicos trabajos de Gray (1982, 1991a), que llegan hasta nuestros días con una influencia determinante (Gray, 1999), así como los de Davidson (1992b), autor que, partiendo de una propuesta acerca de la valencia emocional para entender por qué un individuo actúa de un modo o de otro, propone recientemente que, en el ámbito de la Motivación, es imprescindible localizar cuáles son las estructuras neurobiológicas que se encuentran implicadas en la motivación para aproximarse a un objetivo, y en la motivación para alejarse o evitar un determinado objetivo. Ha formulado estos interesantes argumentos con el nombre de *hipótesis basada en la dimensión de aproximación-evitación* (Davidson, 1993, 1999).

En el ámbito cognitivista, los actuales trabajos siguen incluyendo aspectos que tienen en común la argumentación de que los organismos pueden actuar de una forma propositiva para conseguir metas anticipadas previamente. Planteamientos importantes en esta forma de estudiar la Psicología de la Motivación se corresponden con la revisión de la teoría del valor y la expectativa (Graham y Weiner, 1996). Además, las clásicas aportaciones de Atkinson y de McClelland llegan hasta la actualidad con planteamientos prometedores, centrados en la consideración de las metas como motivos en sí mismos (Covington, 2000; Barron y Harackiewicz, 2001). Proponen los autores la existencia de dos tipos de metas, aquellas relacionadas con el propio rendimiento o actuación, y aquellas referidas al aprendizaje propiamente dicho¹. Los resultados heterogéneos mantienen en el punto de mira de los investigadores uno de los temas que parece más prometedor en el futuro inmediato. También la clásica formulación de Maslow, acerca de la jerarquía de los motivos ha sido revisada en la actualidad por algunos autores (Ryan y Deci, 2000; Sheldon, Elliot, Kim y Kasser, 2001), encontrando que, aunque antiguo en su formulación, el argumento de Maslow sigue siendo útil en nuestros días.

¹ Es éste uno de los ámbitos donde se puede apreciar cómo desde la orientación cognitivista se están asumiendo algunas de las propuestas que en su momento fueron importantes en el ámbito de los planteamientos conductuales.

En última instancia, aunque somos conscientes de la imposibilidad de incluir todas las formulaciones teóricas que configuran lo que ha sido el estudio de la Psicología de la Motivación, estimamos que las perspectivas incluidas ofrecen una visión bastante aproximada de lo que ha sido el pasado teórico, y nos permiten entender el presente, ofreciendo, además, una pauta del futuro inmediato. Cada una de estas perspectivas (biológica, conductual, y cognitiva) puede ser diacrónicamente trazada desde el inicio de la Psicología de la Motivación. A este menester dedicaremos las siguientes líneas, analizando, en el presente artículo, las orientaciones biologicistas, y, en el siguiente, las orientaciones cognitivistas.

EL MODELO BIOLÓGICO

Tradicionalmente, las orientaciones biológicas en Psicología de la Motivación se han centrado en el estudio de las bases orgánicas que permiten entender y explicar las distintas conductas motivadas. Como señalan Boring (1950/1983) y Schlesinger (1985), en el S. XVIII, la Fisiología se encuentra bajo el influjo de los planteamientos revolucionarios surgidos en el seno de la Filosofía: Mecanicismo y Vitalismo, fundamentalmente. Será Marie François Xavier Bichat (1771-1802) quien reivindique el método biológico para la Fisiología. A partir de ese momento concreto, y a lo largo de todo el S. XIX, se consiguen múltiples descubrimientos, que redundarán posteriormente en la identificación y consideración de la Psicología en términos de disciplina científica. Las influencias de la Fisiología, y de la Biología en general, han sido importantes en los inicios de la Psicología de la Motivación, llegando hasta nuestros días con gran relevancia, tal como veremos en los puntos sucesivos.

Los primeros desarrollos teóricos

Los planteamientos biologicistas que se han centrado en el estudio de la Motivación tienen sus raíces claramente perfiladas en los trabajos evolucionistas. De hecho, los argumentos evolucionistas adquieren con Charles Darwin (1809-1882) su máxima expresión, quedando reflejados en sus obras: *El Origen de las Especies* (1859) y *Expresión de las Emociones en el Hombre y en los Animales* (1872).

La evolución puede ser definida como el cambio progresivo en los organismos a través del tiempo (Solbrig, 1966). Al respecto, Dawkins (1976) ha planteado que la teoría de la Evolución es realmente otra forma de argumentar que aquellos aspectos o elementos más estables en un organismo son los que tienen mayor probabilidad de permanecer a través del tiempo. En este marco particular, parece evidente que el ambiente juega un papel relevante a la hora de establecer qué sujetos se adaptan y sobreviven. Mediante un proceso, al que Darwin denomina **selección natural**, se puede entender cómo el ambiente influye considerablemente en la evolución y progreso de los cambios genéticos que permiten la mejor adaptación. Aquellos sujetos cuyos genes les permiten interaccionar mejor con su medio ambiente sobreviven y tienen descendencia, mientras que aquellos sujetos con genes inapropiados para adaptarse no sobreviven, con lo que tales genes no se transmiten y desaparecen.

Aunque la teoría de Darwin parece plenamente aceptada, hay que reseñar que en sus inicios tuvo que competir con las dos grandes orientaciones de la época: el creacionismo y el lamarckismo.

El creacionismo es una orientación teológica que defendía que el origen de las especies puede ser explicado a partir de la intervención divina. Esta orientación había permanecido inalterada e inalterable desde los tiempos prehistóricos hasta el S. XVIII, con el nacimiento de ciencias como la geología y la paleontología. La geología puso de relieve que la tierra era mucho más antigua que lo que proclamaba la Biblia. La paleontología demostró que la vida en la Tierra era mucho más antigua que lo que estimaba la Biblia, y que la biodiversidad se había incrementado con el paso del tiempo, aspecto éste contradictorio con los postulados creacionistas.

El lamarckismo es una teoría evolucionista propuesta por el biólogo Jean Baptiste de Monet, caballero de Lamarck (1744-1829), en la que se defiende la existencia de un cambio evolucionista basado en la premisa por él denominada “*Ley del uso y del desuso*”. Según esta teoría, las circunstancias ambientales impulsan a los organismos a alterar sus conductas. Como consecuencia de tales cambios ambientales, aquellas partes, órganos y funciones del organismo que son menos usadas tienden a involucionar o atrofiarse, mientras que aquellas otras que son más usadas tienden a mantenerse y a desarrollarse más. Estos cambios pueden llegar a transmitirse a las nuevas generaciones. Para Lamarck, el ambiente “instruye” a los seres vivos, pues les obliga a realizar enormes esfuerzos adaptativos para sobrevivir. Por esta razón, al lamarckismo se le suele denominar “instruccionismo”. En este marco de referencia, la argumentación de Darwin, basada en la especiación biológica, era elegante, entre otras cosas, por su simplicidad. De forma genérica, Darwin defiende que los descendientes de cualquier ser vivo nunca son completamente idénticos. Cada nuevo organismo es diferente de sus hermanos o hermanas, así como de cualesquiera otros elementos de la misma especie nacidos de padres diferentes. Aunque gran parte de estas diferencias no tienen ninguna consecuencia apreciable, otras diferencias pueden llegar a ser vitales para la adaptación de ciertos organismos, incrementando o reduciendo la probabilidad de sobrevivir, de reproducirse y, consiguientemente, de mantener su dotación genética en el sistema, que, al final, es otra forma de supervivencia más allá de la propia existencia personal e individual.

Pero, como señala Petri (1991), en la base de este complejo principio se encuentra un proceso aleatorio (no podemos seleccionar determinados genes) Es en el momento de la fecundación cuando la carga genética de un espermatozoide y un óvulo se fusionan para dar lugar a un nuevo sujeto. O, lo que es lo mismo, la selección natural es un proceso mecánico que tiene el efecto de alterar las especies a lo largo del tiempo. Como ha señalado recientemente Smith (1996), el principio de la selección natural implica tres claros momentos: la **variación**, que es el punto y momento desde el que se inicia un eventual proceso de cambio en la evolución, la **selección**, considerada como una especie de filtro que favorece a aquellas características que permiten al organismo aprovechar mejor las condiciones del medio ambiente, y la **reproducción**, referida a la transmisión a los descendientes de aquellas características previamente seleccionadas por su bondad adaptativa, con lo cual se produce un nuevo estado de variación.

En esencia, indican Cofer y Appley (1979), los principios de las aportaciones darwinistas se asientan en dos presupuestos: la observación y registro durante mucho tiempo de las diferencias y similitudes existentes entre múltiples especies -producto de los viajes de Darwin en el Beagle-, y el convencimiento de que no todos los sujetos que nacen pueden sobrevivir, debido a diversas razones, entre las que se encuentra, por ejemplo, la falta de alimentos para todos ellos, al menos en el hábitat concreto en el que se desenvuelven -producto de su probable lectura de Malthus (1766-1834).

Como conclusiones, Darwin plantea que, por una parte, parece lógico pensar que no existen especies filogenéticamente independientes de las demás; es decir, en la evolución no cabe la posibilidad de entender las especies como compartimentos estancos: existe una evolución interrelacionada; por otra parte, Darwin va a defender también las ideas de esfuerzo y conflicto, a partir de las cuales se puede entender la enorme actividad y empeño -esfuerzo- de los miembros de cualquier especie para conseguir el alimento con que subsistir, lo cual conlleva intrínsecamente la necesaria lucha y tensión -conflicto- con el medio ambiente, con miembros de distinta especie, e incluso con miembros de la suya propia, debido a la no disponibilidad de alimentos para todos ellos.

No obstante, sin ánimo de restar importancia a los trabajos de Darwin, algunos de los presupuestos por él planteados habían sido ya sugeridos por otros investigadores y teóricos. Concretamente, desde los clásicos Anaximandro (611-545 a.C.) y Empédocles (500-430 a.C.), hasta los relativamente próximos en el tiempo a Darwin, cual es el caso de Erasmo Darwin (1731-1802), de los ya citados Thomas Malthus, Jean-Baptiste de Lamarck y, particularmente, de Herbert Spencer -cuya explicación del evolucionismo en términos de “*cambio de una homogeneidad indefinida e incoherente a una heterogeneidad definida y coherente*” (Spencer, 1855, 1862) es, en nuestra modesta opinión, difícil de superar- y de Alfred Russell Wallace (1823-1913), quien, de forma independiente, presentó las mismas ideas que el propio Darwin en una reunión celebrada en 1858.

En resumen, desde el planteamiento evolucionista, se establece que algunas conductas motivadas son genéticamente determinadas, otras son aprendidas a lo largo de la vida de un sujeto, e, incluso, otras pueden ser entendidas como una combinación de factores genéticos y aprendidos. En cualquiera de los casos, el objetivo perseguido es la adaptación, entendida ésta como una estrategia que incrementa la probabilidad de sobrevivir, incluso más allá de la propia existencia de un individuo: sobrevivir a través de los descendientes. Como propone Alcock (1998), esta adaptación es más flexible, fructífera y, por supuesto, probable en el seno de un grupo. Esto es, la adaptación entendida desde un planteamiento amplio, ya que los beneficios para un individuo particular se incrementan en la medida en la que el grupo al que pertenece es más numeroso.

La influencia teórica de este tipo de razonamientos sigue vigente en la actualidad. Así, por señalar alguna de las aportaciones destacadas, Cziko (1995) propone que las explicaciones van desde los argumentos providencialistas, a través de una suerte de instrucionismo con connotaciones lamarckianas, hasta una selección natural y artificial, que podría ser entendida como una segunda revolución darwinista, susceptible de ser aplicada en múltiples campos y ámbitos de la ciencia actual. Este proceso (providencia-instrucionismo-selección) se ha

repetido en muchos campos de la dinámica vital, incluidos los distintos ámbitos del conocimiento, haciendo que se llegue a defender que los mecanismos darwinistas permiten entender -de una forma *no milagrosa*- los cambios aleatorios y acumulativos que se van produciendo y que dan lugar a la emergencia de algún tipo de complejidad funcional.

El instintivismo

Las conductas genéticamente motivadas han sido conceptualizadas muchas veces como **instintos**. Desde este punto de vista, un instinto puede ser considerado como un conjunto de respuestas genéticamente programadas que ocurre cuando las circunstancias son apropiadas, sin requerir un aprendizaje previo para su ejecución.

La concepción dualista permite establecer una diferencia esencial entre la conducta humana, propiciada por la existencia de un alma racional, y la conducta de los animales inferiores, que no poseen un alma racional. El hecho de que los animales no posean un alma que les impulse a realizar conductas lleva a los estoicos a inventar el concepto de instinto (Wilm, 1925). Sin embargo, parecía evidente que los animales y los seres humanos compartían ciertas conductas. Los intentos para delimitar esta similitud de conductas chocaba frontalmente con la concepción que la religión tenía de la conducta humana. En este sentido, algunos planteamientos, como el de Tomás de Aquino (1224-1274), trataron de ofrecer una explicación que reconciliase las ideas de Aristóteles con el dogma de la Iglesia. Para Tomás de Aquino, los seres humanos tienen una doble naturaleza: física (cuerpo) y no física (alma). Los animales, en cambio, sólo tienen una naturaleza física; su conducta es producto única y exclusivamente de fuerzas físicas, tanto externas como internas, que actúan sobre el organismo. Es una conducta automática o mecánica. No obstante, fue Descartes quien buscó una salida a esta situación dualista no relacionada. Para Descartes, la conducta del cuerpo, por debajo de la acción consciente, puede ser explicada mecánicamente. Las conductas que están relacionadas con aspectos como la moral deben ser explicadas mediante los efectos de la conciencia. De esta forma, se permitía el estudio de las conductas mecánicas (instintivas) en el ser humano, aunque, dicho sea de paso, la Iglesia se reservó para sí la última palabra en temas relacionados con la conciencia y el alma.

El instinto como explicación principal para la conducta motivada de sujetos humanos y de animales inferiores alcanzó su máxima importancia a finales del s. XIX y principios del s. XX. Quizá, como sugiriese en su momento Beach (1955), la importancia conseguida por el concepto **instinto** se debe a que permitía establecer un vínculo de unión entre las especies inferiores y la especie humana. Parece evidente que la unión entre especies era necesaria para entender congruentemente la idea de “Evolución” planteada por Darwin.

La popularidad alcanzada por el concepto “instinto” llevó al intento de explicar todas las conductas como instintivas, con lo cual se cayó en una suerte de “**falacia nominal**”: la simple nominación de una conducta como “instinto x” sólo rotula de un modo particular una conducta, pero no explica dicha conducta.

Entre los acercamientos más importantes en esta orientación cabe citar los trabajos de James (1890) y los de McDougall (1908/1950). En la aproximación de James se pone de relieve que el instinto es sinónimo de reflejo, siendo ambas conductas elicítadas por estímulos

sensoriales, y ocurriendo ciegamente la primera vez. Para James, cada instinto puede ser considerado como un impulso, hecho éste que permite considerar la argumentación del instinto en James dentro de la Psicología de la Motivación, ya que el impulso es considerado como una fuerza que actúa sobre o en el interior del organismo para iniciar una conducta.

La teoría de James explica la variabilidad de los instintos mediante dos grandes principios: por una parte, plantea que el **hábito** (aprendizaje) puede inhibir un instinto, por otra parte, defiende que algunos instintos son transitorios, útiles sólo durante ciertos períodos de tiempo, o en ciertas etapas del desarrollo. Con estos argumentos, James va a considerar la conducta instintiva como algo intermedio entre la conducta refleja y la conducta aprendida. La argumentación de James intenta plantear que mediante la descripción de varios instintos, y mediante la explicación de cómo dichos instintos pueden haber resultado adaptativos a través de la evolución de la especie humana, se está explicando la motivación de la conducta.

La concepción de McDougall (1908/1950) acerca de los instintos es algo diferente a la de James. Probablemente, en opinión de Wagner (1999), la teoría de los instintos dominante en los comienzos del s. XX fue la de McDougall, para quien toda conducta es básicamente instintiva. La tarea de los investigadores tiene que ver con el descubrimiento y clasificación de los diversos instintos (motivos) para conocer y entender la motivación. Para McDougall (1970), los instintos son algo más que meras disposiciones para reaccionar de un modo concreto. De hecho, el instinto, dice McDougall, tiene que ser considerado como una disposición psicológica innata o heredada para percibir y prestar atención a los objetos o estímulos de un determinado tipo, así como para actuar respecto a ellos de un modo determinado, o al menos para experimentar un impulso relacionado con dicha acción. En la segunda parte de la propuesta de McDougall se encuentra la dimensión motivacional de su concepción de instinto. No obstante la reseña a las características innatas del instinto, es posible la modificación de los mismos merced a los efectos de la propia experiencia del individuo, con lo cual, tal como se desprende de lo dicho, cabe la posibilidad de ejercer algún tipo de control respecto a si se ejecutan o no los impulsos para la acción.

Cada instinto está conformado por tres componentes: el cognitivo, el afectivo y el conativo. El componente cognitivo tiene que ver con el conocimiento que el sujeto tiene acerca de un objeto que puede satisfacer el instinto. El componente afectivo es el sentimiento que el objeto produce en el sujeto. El componente conativo representa el esfuerzo del sujeto para aproximarse hacia, o alejarse de, un objeto. Los componentes cognitivo y conativo son susceptibles de ser modificados a partir de las experiencias y del aprendizaje, pero el componente afectivo es inmodificable. Así, según la argumentación de McDougall (1970), cada conducta consta de: a) pensamientos acerca de las metas que satisfarán el motivo, b) emociones subjetivas que se producen a causa de dicha conducta, c) esfuerzo propositivo para alcanzar la meta. La teoría de McDougall presenta el problema de ser muy antropomórfica. Otro problema de la teoría de McDougall (1970), igual que ocurría con la teoría de James, tiene que ver con la dificultad para diferenciar entre instinto y aprendizaje. Algunas de las críticas más contundentes vendrán de la mano de Watson (1914), Kuo (1921, 1922), Tolman (1923) y Hull (1943).

En última instancia, las críticas vertidas sobre el concepto de instinto suponen la práctica desaparición del mismo en la Psicología Americana. Sin embargo, la Psicología

Europea siguió defendiendo teorías en torno al concepto de instinto. Una prueba de ello lo constituyen los planteamientos etológicos que se abordan posteriormente.

La Psicología Animal, la Psicología Comparada y la Sociobiología

La Psicología Animal tiene como objeto el estudio científico del comportamiento de los animales, tanto en sus aspectos innatos como en los adquiridos, poniendo de relieve cómo las múltiples y diversas formas de manifestación conductual cumplen la misión de garantizar una adaptación óptima a su medio ambiente, logrando, en última instancia, la supervivencia del individuo y, por extensión, de la especie.

Por otra parte, cuando el estudio del comportamiento animal se plantea estableciendo cualquier tipo de relación con el comportamiento humano, nos encontramos con la Psicología Comparada. Es por esta razón por la que, como señalan Kolb y Taylor (1990), se podría entender la Psicología Comparada como una parte de la Psicología Animal, dedicada al estudio de la relación existente entre conducta animal y conducta humana². Al respecto, algunos autores (Pisula, 1998) han propuesto que, si bien la Psicología Comparada puede ser considerada como una rama de la Psicología, no tiene muy bien definido su paradigma, ya que con mucha frecuencia los investigadores que estudian la conducta de animales inferiores toman como referencia las aportaciones etológicas, particularmente las de Tinbergen. Sin embargo, no siempre es así, ya que, tal como indica Dewsbury (1994), también hay claras referencias directas de la influencia psicológica, señalando a John B. Watson como uno de los precursores de la Psicología Comparada, incluso de la propia Etología.

En cualquier caso, la moderna Psicología Animal surge basándose en los trabajos evolucionistas que habían criticado la orientación antigua, orientación ésta que se fundamentaba en la concepción de las especies como partes estancas dentro de la Evolución; esto es, una concepción que negaba la existencia de evolución filogenética. En efecto, los trabajos de Lamarck y de Darwin, junto con los del barón Georges Cuvier (1769-1832), representan los exponentes más importantes de esta nueva forma de entender el origen de las especies, la cual culminará con el planteamiento de que el hombre procede, filogenéticamente hablando, de otras especies inferiores. Esta concepción, hasta cierto punto revolucionaria, queda reflejada en las dos obras ya citadas de Darwin, las cuales servirán de base para que, posteriormente, Georges John Romanes (1848-1894) lleve a cabo una serie de investigaciones, que se materializarán con la publicación de sus trabajos: *Inteligencia Animal* (1882) e *Introducción a la Psicología Comparada* (1894), dando el espaldarazo definitivo para el afianzamiento de la nueva disciplina.

No obstante, sin ánimo de restar relevancia a las importantes aportaciones de Darwin y Romanes en este campo, Cooper (1985) ha señalado que se deben tener en cuenta dos aspectos: en primer lugar, Aristóteles había ya dejado constancia de lo relevante que puede llegar a ser

² No obstante, la Psicología Comparada también incluye en sus objetivos la “comparación” de las conductas del ser humano adulto con las del niño, así como con las de pacientes con trastornos neurológicos o psicológicos (Kolb y Taylor, 1990).

una disciplina con estas características; una buena muestra de sus ideas queda expresamente reflejada en los trabajos: *Las Partes de los Animales*, *Los Movimientos de los Animales* y *La Generación de los Animales*; en segundo lugar, Wundt también había publicado un interesante trabajo: *Lecturas sobre Psicología Humana y Animal* (1863), anterior al de Romanes, aunque no sabemos en qué medida Wundt recibió algún tipo de influencia derivada de la obra de Darwin.

En última instancia, tal como ha señalado Carpintero (1978), si bien las aportaciones de Darwin y Romanes favorecen la aparición de la Psicología Comparada, serán los posteriores planteamientos de Conwy Lloyd Morgan (1852-1936) los que ofrezcan una visión sistemática de esta disciplina. Entre sus distintas aportaciones, Morgan (1894) plantea lo que ha venido en denominarse *Principio de parsimonia* -por lo común, también denominado Canon de Lloyd Morgan, cuando se aplica en Psicología Animal-, en virtud del cual se establece que una acción no se debe interpretar como resultado del ejercicio de una facultad psíquica superior si puede interpretarse como el resultado del ejercicio de una actividad psíquica inferior en la escala psicológica (Boring, 1950/1983). En opinión de Costall (1999), el Canon de Morgan intentaba apuntalar una aproximación psicológica al estudio de la conducta de los animales inferiores, proponiendo la utilización de términos como “conducta” y “ensayo-error” para el conocimiento de las distintas manifestaciones comportamentales de dichas especies, términos y expresiones que habían estado restringidas a la psicología humana. Al respecto, y sin ánimo de restar importancia a la aportación de Morgan, Nutin (1982) señala que, aunque se atribuye a Morgan (1894) la paternidad de este principio (de “economía”, “parsimonia” o “canon de Lloyd Morgan”), parece un hecho constatado en la actualidad que James, Thorndike y, probablemente, también Morgan, conocían el trabajo de Wundt (1892), en el que ya se planteaba que no se precisa explicar la conducta del animal apelando a su sagacidad, como lo hace el método anecdótico, pues parece necesario buscar interpretaciones más simples, como, por ejemplo, en términos de instinto y de asociación.

El trabajo de Morgan lo continúa Edward Lee Thorndike (1874-1949), quien, en su obra: *La Inteligencia Animal* (1911), presenta los presupuestos básicos para llevar a cabo la experimentación de modo riguroso, posibilitando la replicación y contraste de los resultados. En este sentido, merecen especial mención sus relevantes trabajos sobre el aprendizaje.

En resumen, los planteamientos y descubrimientos desde la Psicología Animal y la Psicología Comparada pueden ser aplicados a todas las áreas de estudio e investigación de la Psicología, aunque los temas relacionados con el Aprendizaje y la Motivación son los que han acaparado la mayor parte de los trabajos realizados. Particularmente, siguiendo las orientaciones de algunos autores (Numan, 1988; Hayes, 1994), en estas disciplinas se abordan de forma preferencial aspectos que tienen que ver con la impronta, la conducta maternal, la conducta de cortejo y apareamiento, la defensa del territorio, la agresión como método para establecer la jerarquía social, las manifestaciones comunicativas en un grupo, etc.

En este orden de cosas, los estudios del ya citado Thorndike, así como los de Iván Petróvich Pavlov (1849-1936) y Burrus Frederic Skinner (1904-1990), por citar algunos de los más relevantes autores, representan un claro exponente que marcará hitos importantes en el devenir de este tipo de planteamientos. Se ha investigado también el tema de la solución de problemas, pudiéndose citar al respecto los trabajos de Wolfgang Köhler (1887-1967) y E.

Chace Tolman (1886-1959), donde claramente se anticipan postulados básicos de lo que posteriormente será el enfoque cognitivista en Psicología de la Motivación.

La Sociobiología es otra de las disciplinas que, bajo la clara influencia de los planteamientos evolucionistas, intenta ofrecer una visión holista de la conducta. El nacimiento de esta disciplina se puede situar en la obra de Edward O. Wilson: *Sociobiology: The New Synthesis* (1975). En este trabajo, se pone de manifiesto que la Sociobiología tiene como objeto el estudio sistemático de las bases biológicas de todas las conductas sociales. La Psicología de la Motivación ha asumido gran parte de los descubrimientos alcanzados desde esta disciplina. Concretamente, los temas sobre los que preferentemente se ha centrado la Sociobiología giran en torno al sistema jerárquico que se establece en las especies, y, relacionado con ello, la lucha por el territorio que cada especie ha demarcado previamente. También se ha dedicado atención al estudio de la conducta de reproducción en las distintas especies. En definitiva, la Sociobiología se ha venido dedicando a la investigación de todas aquellas conductas que suponen cualquier forma de interacción social.

En última instancia, queremos llamar la atención sobre el hecho de que la Sociobiología, la Psicología Comparada y la Etología, aunque proceden de un mismo planteamiento -las posturas evolucionistas-, inician su andadura con metodología y objeto de estudio distintos. Así, la Psicología Comparada -como ya vimos anteriormente- estudia preferentemente los temas relacionados con el aprendizaje, la Etología se centra fundamentalmente en el estudio de las conductas no aprendidas, y la Sociobiología enfatiza el estudio y conocimiento de las conductas sociales, incluyendo en su estudio la conducta social humana. No obstante, el momento actual esta evidenciando una tendencia cada vez más clara hacia la unificación de ciertos aspectos de cada una de las tres disciplinas. Ésa es, precisamente, la argumentación defendida por Kaye (1997), autor que, desde posturas sociobiológicas, argumenta que la Sociobiología propone explicaciones tendentes a unificar las ciencias naturales y sociales, ya que, con esa fórmula, es mucho más alta la probabilidad de entender la conducta, individual y social en distintos sectores de la escala filogenética. Como quiera que, indica Kaye, la maquinaria física, conductual y mental es bastante parecida entre especies próximas filogenéticamente hablando, es lógico entender el estudio de las conductas con metodología, procedimientos y propuestas teóricas similares.

La influencia etológica

Probablemente, tal como indicaba Jaynes (1969) -citado por Cooper (1985)-, el término “Etología” se debe a Isidore Geoffroy Saint-Hilaire (1805-1861), quien plantea como característica fundamental de esta disciplina la observación naturalista del animal en cuestión. Pero, serán los estadounidenses Charles O. Whitman (1842-1910) y su discípulo Wallace Craig (1918) quienes pongan de manifiesto el nacimiento de esta disciplina. Al mismo tiempo, y de forma independiente, los europeos Jakob von Uexküll (1864-1944), Oskar Heinroth (1871-1945) y Karl von Frisch (1886-1982) planteaban aspectos parecidos. No obstante, será Konrad Zacharias Lorenz³ (1903-1989) quien consiga establecer firmemente la Etología como disciplina

³ Lorenz compartió con Tinbergen y con von Frisch el Premio Nobel de Fisiología y Medicina en 1973 por sus trabajos sobre los instintos.

científica. Posteriormente, Nikolaas Tinbergen (1907-1988) y William H. Thorpe (1902-) desarrollan los planteamientos de Lorenz.

La Etología surge como una reacción a la Psicología Comparada, centrando su campo de trabajo en el concepto de instinto. En este orden de cosas, tal como han señalado algunos autores (Cofer y Appley, 1979), se pueden establecer algunas diferencias entre la Etología y la Psicología Comparada: a) El etólogo es un zoólogo por entrenamiento. Se podría pensar en una estrecha asociación entre las teorías etológicas y los planteamientos de los morfólogos, genetistas, ecólogos y otros especialistas de la biología. b) Los etólogos se dedican más frecuentemente a la observación y estudio de las especies inferiores -insectos, peces, aves-, mientras que en la Psicología Comparada predomina el estudio e investigación con mamíferos. c) La Etología trabaja fundamentalmente en el ambiente natural del animal estudiado, mientras que la Psicología Comparada utiliza preferentemente ambientes pseudonaturales, generalmente contruidos en el laboratorio. No obstante, como señalan algunos autores (Ortega y Acosta, 1983; Owings, Beecher y Thompson, 1997), son más las coincidencias que las diferencias entre ambas disciplinas. En efecto, la Etología y la Psicología Comparada coinciden en el estudio de aspectos concretos, como la impronta, procesos perceptivos, la relación materno-filial, etc.,

La Etología puede ser considerada como una rama de la Biología, relacionada con la evolución, desarrollo y función de la conducta. Por definición, y por los estudios realizados, la corriente etológica se encuentra sólidamente basada en los argumentos darwinistas de la evolución. Aunque la orientación etológica no está limitada al estudio de las conductas instintivas, gran parte de la investigación etológica ha enfatizado el instinto como objeto fundamental de dicha disciplina. Del mismo modo, al menos en sus inicios, la disciplina etológica centró sus estudios en las especies inferiores. Así, Tinbergen (1951) planteaba que la principal cuestión en el ámbito de la Etología tiene que ser: *¿por qué un animal se comporta del modo que lo hace?*. La respuesta que propone Tinbergen es que la conducta de cualquier animal es el resultado de la interacción entre los eventos ambientales y las condiciones internas de dicho animal (que, en cierta medida, es la misma respuesta que se ofrece desde la propia Psicología de la Motivación cuando se formula la pregunta en cuestión). No obstante, los etólogos, de modo sistemático, han enfatizado, por una parte, el estudio de la conducta en ambientes naturales, y, por otra parte, han estudiado minuciosamente el desarrollo de cualquier conducta, atendiendo fundamentalmente a los factores genéticos y filogenéticos.

Como señala Lorenz (1971a, 1971b), el etólogo debe observar detenidamente la conducta del sujeto observado en su medio ambiente natural. Las actividades objeto de estudio son observadas, registradas y contabilizadas, delimitando bajo qué circunstancias se producen cada vez, pues, de este modo, se podrá entender la función de la conducta. El resultado de estas detalladas observaciones conforma lo que se denomina **etograma** (Tinbergen, 1951). Una variación metodológica muy interesante ha sido la que aportaran en su momento el equipo de Blanchard (Blanchard y Blanchard, 1984, 1990), proponiendo la metodología *etoexperimental*, que consiste en la observación de la conducta en cuestión en su ambiente natural, aunque introduciendo ciertas manipulaciones que permiten apreciar las consecuencias conductuales de

las mismas⁴. Es un procedimiento *limpio*, pues elimina la reactividad característica de los individuos cuando se sienten observados, a la vez que permite apresar la auténtica conducta en su ambiente natural.

Entre los aspectos que más atención han llamado en los estudios etológicos, se encuentran los siguientes: **conducta apetitiva y conducta consumatoria**, introducidos por Craig (1918), **estímulos clave**, estudiados seriamente por Rowland (1989a, 1989b, 1989c) y por Mortenson (1975), **patrón de acción fija**, estudiado por Moltz (1965), Hailman (1969), Burghardt (1973) y Baerends y Groothuis (1993), **movimientos de intención**, analizados por Eibl-Eibesfeldt (1972), **conducta conflictiva**, analizada por Hess (1962), y recientemente revisado y ampliado por Beck (2000), **reacción en cadena**, tratada por (Lorenz, 1970) e **impronta**⁵, estudiada por Klopfer (1971), Lorenz (1970, 1971a, 1971b), Sluckin (1973), Figler, Mills y Petri (1974).

Aunque todos los aspectos relacionados con la Etología han sido estudiados con rigor y profundidad, probablemente uno de los que más juego ha proporcionado es el que tiene que ver con la descripción minuciosa de los componentes de la conducta instintiva. Así, como hemos señalado anteriormente, Craig (1918) propone establecer una distinción entre conducta apetitiva y conducta consumatoria, también denominadas fase apetitiva y fase consumatoria, para referirse a los distintos componentes de la conducta instintiva⁶. Por lo que respecta a la fase apetitiva -o de aproximación, o de búsqueda-, tiene que ver con la ejecución de distintas manifestaciones conductuales dirigidas a la obtención de algún objetivo o meta, que es el responsable de la activación de la conducta instintiva. Es una fase de movimientos heterogéneos, variados y no específicos de la especie, pudiéndose apreciar cómo, dependiendo de la experiencia personal de cada individuo, éste realiza aquellos movimientos y estrategias que considera apropiados para conseguir el objetivo. Es decir, cabe la posibilidad de observar que la fase apetitiva es susceptible de ser modificada merced a las influencias del aprendizaje. Por lo que respecta a la fase consumatoria -o de ejecución-, tiene que ver con la realización de ciertas pautas conductuales dirigidas a la materialización real de la conducta instintiva, una vez que se alcanzó el objetivo o meta que desencadenó dicha conducta instintiva. La fase consumatoria implica la ejecución de movimientos homogéneos, específicos de la especie, con lo que, independientemente de las influencias que pueda haber recibido ese individuo desde los ambientes en los que se desarrolló, la fase consumatoria seguirá ejecutándose de forma

⁴ Este tipo de metodología se ha revelado sumamente interesante, ya que combina la elevada validez externa -característica de la investigación que tiene lugar en el ambiente natural de los individuos investigados, con lo cual es posible generalizar los resultados a la población de la que son extraídos dichos individuos-, con una relativamente importante validez interna -a pesar de no realizar la investigación en un ambiente de laboratorio, la existencia de una cierta manipulación sobre algunas variables permite al investigador localizar ciertas relaciones directas causa-efecto.

⁵ El periodo crítico para que se ejecuten las pautas genéticas en algunas especies se ubica entre las 18 y 26 horas tras el nacimiento -fundamentalmente, la “salida del huevo”. En efecto, como señala Dreikurs (2000), se ha podido apreciar que los patos, si siguen durante algún tiempo ubicado en el periodo reseñado a un ser humano o a un objeto inanimado, no llegarán a integrarse perfectamente en su grupo de referencia, pues no ocurrirá el apego social y sexual que les permita mantener relaciones apropiadas con sus congéneres.

⁶ Recientemente, se ha publicado un importante trabajo, editado por Houck y Drickamer (1996), con el título *Foundations of animal behavior: Classic papers with commentaries*, en el que, entre otros trabajos clásicos, se incluye la relevante aportación de Craig, junto con los comentarios de los editores, quienes enfatizan la vigencia de dicha aportación.

invariable. Esto es, la fase apetitiva hace referencia a una activa secuencia de conductas que inician una actividad de *ensayo-error* dirigida hacia una meta particular. Dicha secuencia de ensayo-error puede dar lugar a un patrón de conducta que refleja las influencias del aprendizaje que ha recibido dicho individuo. La fase consumatoria constituye una serie de actos reflejos, que son imprescindibles para que el individuo utilice el estímulo conseguido.

Craig propone un modelo motivacional cíclico que, en cierta medida, representa la base del futuro modelo hidráulico que desarrollará Lorenz (1970, 1981). Así, la fase apetitiva, con la manifestación conductual que conlleva, posee una base fisiológica -generalmente de necesidad. La ausencia del estímulo que satisfaga dicha necesidad hace que el individuo inicie la conducta de búsqueda. Cuando el individuo encuentra el estímulo en cuestión, la fase consumatoria es elicitada, con lo cual se altera el estado fisiológico, en términos de satisfacción de la necesidad. Una vez concluida la fase consumatoria, el individuo experimenta una cierta aversión hacia el estímulo, hecho éste que lleva a una quiescencia fisiológica. Con el tiempo, de nuevo, se iniciará la fase apetitiva como consecuencia de otra alteración fisiológica con connotaciones de necesidad. Y así sucesivamente.

La diferencia establecida por Craig exigía una delimitación conceptual del papel desempeñado por los factores heredados y por los factores aprendidos, ya que podía resultar confusa la idea del instinto en términos de patrón de conducta genéticamente determinado, con connotaciones no aprendidas, junto a la idea de las influencias del aprendizaje con capacidad para modificar la ejecución de una conducta instintiva. Una posibilidad había sido propuesta por James (1890), cuando defiende la transitoriedad de algunos instintos hasta que son sustituidos por hábitos, esto es, conductas más adaptativas y funcionales que los instintos. Sin embargo, la solución elegante propuesta desde la propia Etología pone de relieve la conveniencia de diferenciar entre instinto y conducta instintiva. El instinto se refiere únicamente a la fase consumatoria de una conducta motivada, mientras que la conducta instintiva es un concepto más amplio, incluyendo la fase apetitiva y la fase consumatoria.

Lorenz plantea un modelo, denominado **modelo hidráulico**, para explicar la motivación que, en muchos aspectos, es bastante similar al de Sigmund Freud (1856-1939), aunque, como indicábamos, es muy probable que la fundamentación etológica del modelo de Lorenz se encuentre en los clásicos trabajos de Craig (1918). Ambos autores defienden el concepto de **construcción/acumulación de energía** para explicar la motivación subyacente a la conducta. En el modelo de Lorenz (1970), a medida que se va acumulando la energía en el organismo (energía de acción específica), la probabilidad de que aparezca la conducta, con lo cual se liberaría la energía acumulada, se va incrementando. Lógicamente, a medida que se incrementa la cantidad de energía acumulada, se reduce el umbral de repuesta en el organismo, con lo que un estímulo de menor intensidad puede desencadenar la respuesta. Siguiendo esta idea argumental, el progresivo incremento en la energía acumulada puede propiciar el descenso máximo del umbral (umbral cero), con lo que, incluso, en ausencia de un estímulo, y de forma espontánea, puede aparecer también la conducta del organismo. Se ha producido la **actividad de vacío**. Como claramente se puede observar, en el modelo de Lorenz la conducta instintiva es el resultado de dos variables fundamentales: por una parte, la energía que progresivamente se acumula en el organismo, y, por otra parte, la adecuación del estímulo clave para liberar los mecanismos innatos. En los últimos años se ha revisado minuciosamente este tipo de

argumentos, proponiendo que, para entender la conducta motivada, es necesario considerar la relevancia de dos variables. Por una parte, el nivel de energía, ya que, cuando es elevado, no es necesaria la presencia del estímulo clave específico. Por otra parte, el umbral para la ejecución de la respuesta, ya que, en ocasiones, puede ser reativamente independiente del nivel de energía, y puede dar lugar a la respuesta aunque no se encuentre presente el estímulo clave específico (Hogan, 1997).

Tinbergen (1951, 1996a) plantea un modelo, denominado **modelo jerárquico**, para explicar la conducta motivada que es más detallado que el argumentado por Lorenz. El modelo de Tinbergen propone la existencia de diversos centros conectados entre sí. En esta jerarquía de control, cada centro controla el funcionamiento de los centros que se encuentran por debajo de él, de tal suerte que el centro superior controla el funcionamiento de todos los centros restantes, y el centro inferior controla los movimientos implicados en el patrón de acción fija. Para cada clase general de conducta instintiva existe un sistema jerárquico que controla la ejecución de dicho instinto. Cada uno de los centros en esta jerarquía recibe influencias, no sólo del centro inmediatamente superior y del estímulo clave propiamente dicho, sino también de otros factores, tales como: a) los cambios hormonales, b) la información sensorial interna, c) la actividad del sistema nervioso central. En los últimos años, el trabajo inicial de Tinbergen (1951) ha sido revisado (Houck y Drickamer, 1996; Tinbergen, 1996a), subrayando que la conducta de los individuos de especies inferiores no tiene que ser considerada exclusivamente como simples reflejos, más o menos complejos, sino que hay que incluir también manifestaciones sofisticadas, controladas por centros específicos cerebrales. Todo ello siguiendo una estructuración jerárquica similar a la que propusiera Tinbergen en los cincuenta.

Los modelos de Lorenz y Tinbergen proporcionan ejemplos útiles para entender la conducta instintiva; sin embargo, algunos aspectos han sido criticados. Las críticas fueron planteadas desde dentro de la propia Etología (Hinde, 1966, 1982) y desde fuera de ella (Lehrman, 1970). Más recientemente, el propio Lorenz (1993) ha aportado algunos matices que son de interés. Así, refiriéndose a la clásica dicotomía innato-aprendido, Lorenz sigue manteniendo la importancia de esta herramienta conceptual a la hora de descubrir y constatar la aparición y mantenimiento de las distintas conductas a lo largo del desarrollo, aunque es incorrecto mantener que lo innato y lo aprendido son aspectos mutuamente excluyentes. Existen ciertos componentes de la conducta que se encuentran presentes sin necesidad de una experiencia previa, por lo que, a la hora de intentar descubrir los procesos de desarrollo, lo más científicamente apropiado es estudiar en qué medida los distintos componentes de una conducta particular son innatos. No obstante, también en los últimos años, Lehrman (1996) sigue criticando la formulación de Lorenz, pues considera que cualquier teoría que postule conexiones rígidas entre la genética, las estructuras neurales específicas y la ejecución de cualquier conducta es contraproducente a la hora de estimular la investigación científica del desarrollo de las conductas. También **Tinbergen (1996b)** ha propuesto de forma concisa cuáles tienen que ser los objetivos perseguidos por la Etología. Así, desde esta disciplina, hay que considerar de forma ineludible los siguientes aspectos: a) *la causa de la conducta*, que se refiere a las estructuras fisiológicas subyacentes, en particular el sistema nervioso y el sistema endocrino; b) *la ontogenia o desarrollo*, que se refiere a los procesos de interacción entre la dimensión genética del animal y las influencias del medio ambiente, incluidas las propias experiencias del individuo; c) *el valor de supervivencia o significación funcional*, que se refiere a la noción de

que la conducta, al igual que la morfología y la fisiología, ha sido configurada mediante el proceso de la selección natural; y d) *la evolución*, que se refiere al estudio comparado de los patrones de conducta, es decir, el estudio de patrones similares de conducta en especies filogenéticamente relacionadas.

En cualquiera de los casos, como señalan algunos autores (Cofer y Appley, 1979; Petri, 1991; Franken, 1998), a pesar de las críticas recibidas, la Etología como disciplina ha puesto de relieve su importancia para estudiar la conducta en general, y ha contribuido notablemente al esclarecimiento del hecho de que algunas conductas están genéticamente preprogramadas. Al respecto, algunos autores (Epstein, 1982; Beck, 2000) subrayan las similitudes entre el instinto y la motivación. Así, las similitudes más apreciables entre ambos conceptos serían las siguientes: a) Para explicar la conducta, ambos utilizan mecanismos innatos y mecanismos basados en el aprendizaje. b) Ambos utilizan un esquema secuencial de actividades, en el que existe un primer momento conductual de búsqueda de metas y objetivos, y un segundo momento de ejecución o consumación. El primer momento, o fase de aproximación, es considerablemente variable de un individuo a otro en la misma especie; por contra, el segundo momento, o fase de consumación, es específico de la especie, apreciándose que, en condiciones normales, todos y cada uno de los individuos de una determinada especie ejecutan los mismos movimientos, del mismo modo y en el mismo orden secuencial. c) Ambos son inducidos por un impulso o desequilibrio fisiológico. d) Ambos se fundamentan en la homeostasis.

La activación

En este apartado examinaremos la teoría e investigación que ha intentado explicar la conducta motivada como resultado de los cambios producidos en el nivel de activación. Aunque algún autor (Malmo, 1959), especifica que la activación es un concepto más amplio que la motivación, en este tipo de planteamientos se hace difícil establecer diferencias entre los términos de “*activación*”, “*motivación*” y “*emoción*”. Este hecho nos permite referirnos a los modelos basados en la activación en los ámbitos motivacional y emocional.

Las aportaciones más destacadas en el campo de la activación corresponden a Lindsley, Schreiner, Knowles y Magoun (1950), Duffy (1934, 1962, 1972), Hebb (1949, 1955), Lindsley (1951, 1957), Malmo (1958, 1959) y Lacey (1967). No obstante, los trabajos de Lindsley, Duffy y Lacey los abordaremos en el ámbito de la emoción, por ser éste el proceso específico que más de cerca analizaron dichos autores.

En el plano motivacional, se enfatiza la relevancia de la formación reticular, y, concretamente, del Sistema Activador Reticular Ascendente (SARA), para entender la conducta. Como ya hemos señalado (Palmero y García, 1989; Fernández-Abascal y Palmero, 1995; Palmero, 1996), dos son los grandes principios en los que se basan estos planteamientos: por una parte, los trabajos centrados en la relación entre activación y rendimiento, y, por otra parte, los trabajos que tratan de descubrir las estructuras fisiológicas que participan en la activación.

En cuanto a la relación entre activación y rendimiento, en los trabajos previos de Yerkes y Dodson (1908) ya se había enfatizado que el mejor rendimiento se consigue con niveles medios de activación. Así, cuando el nivel de activación es reducido o inferior al nivel medio, el rendimiento disminuye porque el sujeto no tiene suficiente “energía” para rendir de forma

adecuada; por el contrario, cuando el nivel de activación es excesivamente intenso o superior al nivel medio, el rendimiento también disminuye, porque, en este caso, el sujeto tiene dificultad para canalizar tanta energía como posee (Kerr, 1985). Desde este punto de vista, como señala Malmo (1959), históricamente, las teorías basadas en la consideración de la activación como proceso único y general defienden que los diversos sistemas corporales varían a lo largo de un continuo desde la mínima hasta la máxima intensidad. Para este autor, la Activación posee ciertas características fundamentales: a) no tiene funciones direccionales en la conducta; b) la activación es un concepto mucho más amplio que la motivación; c) no es un estado que pueda inferirse a partir del conocimiento de las condiciones antecedentes por sí solas, porque la activación es el producto de una interacción entre condiciones internas y estímulos exteriores; d) no cuadra muy bien dentro del paradigma E-R; e) es una dimensión cuantificable, y la evidencia indica que las medidas fisiológicas permiten constatar dicha característica.

En cuanto a la constatación de las estructuras fisiológicas implicadas en la activación, los autores encuadrados en Psicología de la Motivación se basan en los trabajos procedentes de la investigación de Bremer (1935) y de Batini, Moruzzi, Palestini, Rossi y Zanchetti (1959), cuando trataban de descubrir el sustrato fisiológico del ciclo sueño-vigilia, y de Moruzzi y Magoun (1949), al estudiar la formación reticular y observar las características activadoras de la misma. Las conclusiones planteadas se refieren a los siguientes aspectos: 1) entre la sección de cerebro aislado de Bremer y la sección mediodontina pretrigeminal de Batini existe una zona en la que se localizan las estructuras cuya actividad está implicada directamente en la producción de vigilia; 2) entre la sección de encéfalo aislado de Bremer y la sección mediodontina pretrigeminal de Batini existe una zona en la que se localizan las estructuras cuya actividad está implicada directamente en la producción de sueño; y 3) la estimulación eléctrica de la formación reticular podía despertar a un sujeto dormido.

Hebb (1955) propone que la respuesta de activación es idéntica al impulso (drive). El impulso es definido como un energizador, pero no como una guía. La función energizadora del impulso deriva de los efectos que la formación reticular tiene sobre la corteza, pero la función informativa y de guía se produce a través de las proyecciones específicas que, a través de los núcleos específicos talámicos, llega hasta las zonas particulares de la corteza implicadas en cada caso. En el planteamiento de Hebb son importantes la función informativa del estímulo y la acción alertadora en la formación reticular. Es decir, información y activación. Cuando la estimulación es reducida, la respuesta no es organizada. Con niveles medios de estimulación, la respuesta es apropiada y organizada. Cuando la estimulación es excesiva, la respuesta también es desorganizada, ya que se produce una excesiva activación de múltiples zonas corticales y aparece el conflicto en la respuesta. En este último caso, el excesivo bombardeo activador desde la formación reticular podría interferir con los ajustes delicados implicados en la función informativa del estímulo, produciendo una “competitividad de respuesta”, con la aparición de respuestas irrelevantes, y disminuyendo la eficacia del sujeto en la tarea importante a la que se está enfrentando.

En cierta medida, Hebb (1949) ya había propuesto un mecanismo que permitiría explicar la disminución en el rendimiento cuando la activación era excesiva. Para ello, se había basado en los trabajos de Lorente de No (1938, 1939). En efecto, **Lorente de No** (1938), discípulo de Ramón y Cajal, a la vez que maestro de Hebb y de Malmo, entre otros, había

propuesto la existencia de “*circuitos reverberantes*”, para referirse a ciertas agrupaciones de neuronas que se activan conjuntamente por efecto de algún estímulo sensorial. Luego, cuando ya se ha consolidado, la agrupación de neuronas posee capacidad para funcionar de forma autónoma, aunque no exista ningún estímulo que elicite su funcionamiento. Esta idea será retomada por Hebb (1949), proponiendo que, cuando llega al cerebro, un estímulo activa múltiples neuronas, de tal suerte que entre ellas se establece una forma de conexión especial con connotaciones duraderas. Cuando se repite esta activación y funcionamiento sinérgico, se establecen las “*asambleas neuronales*”, que no son sino conjuntos de neuronas que se encuentran conectadas funcionalmente, y que dan lugar a que se desencadenen las “*secuencias de fase*”; esto es, el disparo o la activación secuencial y escalonada de las neuronas que conforman la asamblea. Para Hebb (1949), la circulación de los impulsos neurales en una de estas cadenas cerradas de neuronas puede ser facilitada por impulsos procedentes del exterior a través del SARA. Probablemente, a partir del trabajo de Hebb (1955), Lindsley (1957) reformula su anterior planteamiento⁷ (Lindsley, 1951), lo que permite que la nueva aproximación de Lindsley pueda ser considerada en el contexto de los planteamientos en torno a la relación entre activación y rendimiento; es decir, en torno a los planteamientos de la activación óptima.

Según esta nueva argumentación, en la que se trata de hacer congruentes los resultados heterogéneos obtenidos al relacionar la activación y el rendimiento, se propone la existencia de un continuo que se desplaza desde un extremo, en el que se encuentra el estado de sueño profundo, hasta otro extremo, en el que se encuentra el estado de máxima excitación emocional. El determinante del estado momentáneo de activación en un sujeto depende del flujo de estimulación que, a través del SARA, produce una determinada desincronización en la corteza. Así, es fácil entender la relación entre activación y rendimiento, que tendría la conocida forma de U invertida. Es decir, desde el punto de más baja activación hasta el punto óptimo de activación, punto en el que se consigue el máximo rendimiento, a medida que se incrementa la activación lo hace también el rendimiento. Ahora bien, superado ese punto de activación óptima, los progresivos incrementos en el nivel de activación producen, también de forma progresiva, una disminución o empeoramiento del rendimiento.

Malmo (1958, 1959), plantea también una perspectiva de activación para entender la conducta motivada. Para explicar la caída en el rendimiento cuando el nivel de activación sobrepasa el punto óptimo, Malmo (1958) también se basa en los trabajos de Lorente de No (1939), quien había defendido que el incremento en la activación y el incremento en el rendimiento parecen consecuencias lógicas del incremento en la estimulación procedente del exterior. Cuando hay superactivación, dice Lorente de No, una neurona en la cadena cerrada puede fallar en su respuesta porque la repetida actividad a la que se encuentra sometida incrementa el umbral de respuesta, haciendo difícil superarlo. El fallo en una neurona del circuito rompe la secuencia de transmisión y se produce la detención; es decir, aunque haya

⁷ Como veremos en el apartado correspondiente a la Evolución teórica de la Emoción, para Lindsley (1951) el término Activación es sinónimo de desincronización electrocortical, de tal suerte que la ausencia o mínima experiencia emocional se corresponde con los niveles más bajos de activación, mientras que la máxima excitación emocional se corresponde con los más altos niveles de activación. En su formulación, Lindsley pasa por alto la relación entre activación y rendimiento, ya que implícitamente se dejaba entrever que el rendimiento se incrementaba de forma paralela a los incrementos de la activación. Como actualmente conocemos, eso no es así.

mucha activación, el rendimiento disminuye. Este mismo esquema explicativo fue defendido también por Malmo (1958, 1959), quien, en definitiva, propone una aproximación neuropsicológica de la Activación. En esta forma de entender la relación entre Activación y Motivación, Malmo dice que existe un continuo que se extiende desde el sueño profundo, en el extremo del nivel bajo de activación, hasta los estados de máxima excitación y perturbación emocional, en el extremo del nivel más alto de activación. En cualquier punto a lo largo de ese continuo, el nivel de activación depende de la intensidad en la estimulación que llega hasta la corteza a través del SARA. Desde el punto de baja activación, el rendimiento se incrementa monótonicamente a medida que se incrementa el nivel de activación. Así sucede hasta que se alcanza el nivel moderado de activación y el rendimiento es óptimo; pasado ese nivel moderado de activación, los eventuales incrementos del mismo van acompañados de una disminución en el rendimiento; dicha disminución del rendimiento será mayor cuanto mayor sea el incremento de la activación más allá del punto moderado.

También son importantes las aportaciones de Fuster (1958), relacionadas con los mecanismos neurales implicados en la relación entre activación y rendimiento. Fuster había demostrado que los incrementos moderados en la estimulación del SARA mejoraban la ejecución de los sujetos experimentales (monos); sin embargo, cuando la intensidad de la estimulación seguía incrementándose, se observaba cómo el rendimiento comenzaba a empeorar.

Además, según Heckhausen (1991), debería indicarse la importancia que tuvo el descubrimiento de los centros cerebrales de placer o de refuerzo para las teorías de la activación en general. Al respecto, como veremos más adelante en el apartado correspondiente a la evolución de los planteamientos teóricos en Psicología de la Emoción, tal como se aprecia en los trabajos de Olds -discípulo de Hebb- (Olds, 1955, 1969; Olds y Milner, 1954) y de Delgado, Roberts y Miller (1954), los sujetos experimentales (ratas), con electrodos implantados intracerebralmente, mostraban un incremento en su nivel de activación aunque no hubiese una privación previa. En suma, como señala Evans (1989), las teorías que argumentan una relación entre activación y rendimiento representan modelos homeostáticos que intentan explicar el equilibrio general en el sujeto. Cuando la activación se separa del punto óptimo, el sujeto se siente motivado para restablecer el equilibrio. Así, es fácil entender la relación entre activación y rendimiento, que tendría la forma de U invertida. Es decir, desde el punto de más baja activación hasta el punto óptimo de activación con el que se consigue el mejor rendimiento, a medida que se incrementa la activación lo hace también el rendimiento. Ahora bien, superado ese punto de activación óptima, los progresivos incrementos en el nivel de activación producen, también progresivamente, una disminución o empeoramiento del rendimiento.

Los posteriores trabajos de Eysenck (1967, 1976, 1981), Humphreys y Revelle (1984), Swerdlow y Koob (1987), Carlsson (1988), Parkinson (1988), Derryberry y Tucker (1991), Gray (1991a), Revelle y Loftus (1992), Gray y McNaughton (1996), entre otros, basados en los pioneros trabajos anteriores, delimitan en la actualidad la importancia de la Activación en Psicología de la Motivación -y también en Psicología de la Emoción, como más adelante veremos. En este marco de referencia, cobra especial relevancia una de las orientaciones que más frutos está aportando en la actualidad, la que se centra en el estudio del temperamento. Así, como señala Beck (2000), el temperamento se refiere a aquellas tendencias relativamente

estables a la experiencia de ciertos tipos de afecto. Algunos autores han verificado empíricamente que tales tendencias perduran a lo largo del tiempo, de los años, incluso de toda una vida (Goldsmith, 1993), sugiriendo la existencia de una clara base genética con repercusiones en todas las esferas de la dinámica vital de un organismo, incluso, como indican Oatley y Jenkins (1996), en el plano de la emoción. En el campo específico de la Motivación, Deckers (2001) establece que, aunque el temperamento y la personalidad ejercen una clara influencia sobre la motivación de los individuos, parece pertinente delimitar las connotaciones diferenciales de ambos conceptos. Así, el temperamento se refiere a las consistentes diferencias individuales en la emocionalidad, siendo el resultado de las características genéticamente heredadas. Por su parte, la personalidad se refiere a una forma consistente de conducta, que es el resultado de la interacción entre el temperamento y la experiencia social. De una forma más pormenorizada, algunos autores (Strelau, 1987; Gosling y John, 1999) delimitan la existencia de diferencias específicas entre temperamento y personalidad: (1) Los factores heredados y biológicos son más importantes en el temperamento, mientras que los factores sociales, ambientales en general, son más importantes en la personalidad. (2) El temperamento se manifiesta desde los tiempos de la infancia, mientras que la personalidad se desarrolla más tarde. (3) El temperamento es relativamente fijo y difícil de modificar, mientras que la personalidad es susceptible de ser modificada a partir de la experiencia.

La homeostasis

Este tipo de planteamientos ha girado en torno a la localización y conocimiento de los mecanismos del organismo que controlan las conductas motivadas. En este sentido, como plantean algunos autores (Cofer y Appley, 1979; Petri, 1991), este tipo de argumentaciones se fundamenta en la **homeostasis**, concepto introducido en Psicología a partir de los trabajos fisiológicos de Cannon (1932).

En efecto, Walter Cannon (1871-1945) orienta sus trabajos iniciales hacia la naturaleza adaptativa de la respuesta de estrés para dar cumplida cuenta de las amenazas y desafíos al medio ambiente interno de los organismos; esto es, de las amenazas y desafíos a la homeostasis de los organismos. La respuesta de estrés, o *respuesta de lucha-huida*, parecía un mecanismo lógico y efectivo. En algunos de sus más clásicos trabajos (Cannon, 1929, 1935), defiende que la presencia de un estímulo, situación, o agente perturbador en el medio ambiente externo puede provocar, cuando el sujeto percibe esas situaciones como amenazas, desafíos o peligro, una movilización general en el organismo. Esta movilización o activación generalizada tiene como finalidad preparar al organismo para conseguir un objetivo básico: la defensa de su integridad física ante una eventual agresión a su homeostasis o equilibrio interno. Para ello, el organismo desplegará todos sus recursos, ejecutando una de las dos posibilidades de acción adaptativa: luchar o huir. Las consecuencias de cualquiera de estas dos conductas están relacionadas con la desaparición del agente o situación perturbadores. Sin embargo, en la formulación de Cannon no se explica qué ocurre cuando no desaparece el agente perturbador.

Cannon define la homeostasis en términos de estados estables logrados en cualquier momento por los procesos fisiológicos que funcionan en el organismo vivo. Ahora bien, en sentido estricto, el concepto homeostasis no hace referencia a un estado estático, sino más bien lo contrario: equilibrio dinámico, constantemente cambiante. Precisamente, en ese cambio

constante se fundamenta la idea de la Motivación, en tanto que el organismo se encuentra constantemente motivado para mantener la homeostasis. No obstante, a pesar de su relativa recencia, hay antecedentes claros en los trabajos del ya citado Hipócrates, de Spinoza (1632-1677), de Spencer, y, especialmente, de Bernard (1815-1877). En efecto, Bernard acuña la expresión "*medio interno*" para argumentar que los organismos más evolucionados son aquellos capaces de mantener una cierta independencia de las influencias de su medio ambiente externo. Es decir, la integridad de los organismos depende en gran medida de la integridad de su medio ambiente interno; como quiera que las continuas perturbaciones del medio ambiente externo en el que se desenvuelve ese organismo pueden afectar de manera importante a su medio ambiente interno, los organismos más evolucionados se encuentran provistos de un complejo conjunto de sistemas fisiológicos cuya misión es amortiguar los eventuales efectos nocivos del medio ambiente externo sobre el medio ambiente interno. Como puede apreciarse, Bernard (1856) está haciendo referencia implícita al concepto de *homeostasis*, que posteriormente acuñará Cannon.

Por otra parte, no se deben olvidar las importantes relaciones que algunos autores (Spencer, 1855; Child, 1924; Pick, 1954; entre otros) establecen entre homeostasis y evolución, poniendo de relieve cómo existe una clara y directa relación entre mecanismos homeostáticos y localización en la escala filogenética.

Las teorías que han intentado explicar esta regulación homeostática han enfatizado la importancia, bien de mecanismos locales/periféricos, bien de mecanismos centrales. Por lo que respecta a las **teorías locales**, se basan en la idea de que la homeostasis, principio que un organismo debe cumplir, se consigue mediante mecanismos concretos situados fuera del sistema nervioso central. Ejemplos de este tipo de formulación se encuentran en la denominada "Teoría local de la Motivación" de Cannon y Washburn (1912). Por lo que respecta a las **teorías centrales**, enfatizan la idea de que existen zonas cerebrales especializadas que detectan los cambios que se producen en el organismo y, como consecuencia, producen la activación de determinados circuitos para eliminar esos cambios y restaurar el normal equilibrio y el correcto funcionamiento. Estos modelos argumentan que la motivación ocurre como resultado del funcionamiento de los mecanismos cerebrales, y no de los mecanismos periféricos. Por esa razón, tales enfoques reciben el nombre genérico de "Teorías centrales de la Motivación". En este marco de referencia, Habib (1998) ha señalado la importancia que han tenido las teorías centrales para entender la situación actual en el estudio de la motivación. Con este tipo de acercamientos, el procedimiento general ha sido estudiar la neuroanatomía de la motivación en especies inferiores como clave importante para conocer la neuroanatomía de la motivación humana. Así, en la actualidad se ha propuesto la relevancia del sistema límbico, ya que, según el autor, ahí se pueden localizar los desencadenantes de gratificación que activan la conducta motivada. Profundizando en este aspecto particular, algunos autores localizan las bases de la Motivación -también de la Emoción, ya que, para dichos autores, es difícil desvincular la dimensión motivacional de la emocional- en un circuito concreto, que estaría conformado por la amígdala, el prosencéfalo basal y el estriado ventral (McDonald, Shammah-Lagnado, Shi y Davis, 1999; Gray, 1999), aunque en algún trabajo concreto (Harmon-Jones y Allen, 1998) se pone de relieve la importancia de las regiones anteriores de los hemisferios cerebrales para entender esa especial vinculación entre aspectos motivacionales y aspectos emocionales, referidos, en este caso, a las dimensiones de aproximación-evitación y afecto positivo-afecto negativo respectivamente.

Nos parece relevante destacar esa asociación entre Motivación y Emoción para entender la propia conducta motivada. De hecho, como analizaremos en el apartado referido a las orientaciones cognitivas en Psicología de la Emoción, uno de los autores que ha estudiado el proceso emocional durante muchos años (Lang, 1979, 1990) propone en la actualidad un modelo en el que la emoción se encuentra íntimamente conectada con el proceso motivacional más elemental: el de aproximación-evitación/retirada (Lang, Bradley y Cuthbert, 1998a, 1998b; Lang, 2000).

Desde este punto de vista, en el ámbito de la Motivación, lo esencial es descubrir las estructuras biológicas que permiten entender la mayor o menor perfección en la ejecución de las diversas conductas, algunas de las cuales se encuentran directamente relacionadas con la propia supervivencia del individuo. Es, en definitiva, la búsqueda de la asociación entre biología y adaptación. Como ha señalado Wong (1995), desde la simple manifestación de aproximación a un objetivo, hasta la ejecución de complicadas conductas, como las que están relacionadas con la actividad sexual, el descubrimiento de la “*infraestructura*” biológica puede aportar una gran cantidad de información para conocer la dimensión motivacional de tales conductas.

Situación actual

Uno de los objetivos fundamentales de los trabajos actuales en Psicología de la Motivación desde planteamientos biológicos tiene que ver con la localización y el establecimiento de las estructuras biológicas implicadas en el proceso de activación y en los sistemas motivacionales de aproximación y de evitación. No es un objetivo nuevo. De hecho, si queremos entender la relevancia de los trabajos que actualmente se orientan en este sentido, es necesario recordar cómo las iniciales formulaciones localizacionistas, realizadas por Paul Broca (1824-1880) y Carl Wernicke (1848-1905) durante la segunda mitad del s. XIX, sugerían que cada parte concreta del cerebro es la responsable de una función. Este planteamiento estaba inspirado en las ideas de los frenólogos Franz Josef Gall (1758-1828) y Johan Casper Spurzheim (1776-1832), cuya teoría, a grandes rasgos, venía a decir que la configuración craneal externa refleja la forma y dimensión del cerebro, de tal modo que, a partir de las distintas prominencias y/o depresiones físicas que presente la cabeza de un sujeto, se podrán describir las características y peculiaridades propias de dicho sujeto. Posteriormente, los trabajos de Gustav Theodor Fritsch (1838-1927) y de Eduard Hitzig (1838-1907), con la introducción del método de estimulación eléctrica del cerebro, van a conseguir el descubrimiento y la localización de los centros motores en la corteza. Además, en la década siguiente, David Ferrier (1843-1928) descubre la localización de los centros visuales en los lóbulos occipitales. Estas investigaciones sirven para refrendar los planteamientos localizacionistas.

Sin embargo, como hace poco señalaba Loeb (1993), este enfoque sufre la oposición directa e importante de un nuevo planteamiento, esencialmente antilocalizacionista, formulado por Pierre Flourens (1794-1867) en la década 1840-1850, y defendido por Friedrich Leopold Goltz (1834-1902), Karl Spencer Lashley (1890-1958) -cuando trataba de localizar el sustrato nervioso de los procesos de aprendizaje y memoria-, Henry Head (1861-1940) y Kurt Goldstein (1878-1965), entre otros.

Esta nueva forma de entender la relación particular entre la función cerebral y el comportamiento -que, como han señalado Kolb y Whishaw (1996), puede ser denominada Neuropsicología- estaba basada en el método de extirpación de partes cerebrales -conocido también como ablación-, con el propósito de observar qué funciones desaparecen tras la extirpación de algunas zonas. El planteamiento gira en torno a la no existencia de zonas específicas -contrario, pues, a la concepción de Broca-; más bien, el cerebro funciona como un todo. Cuando se produce una lesión cerebral, el daño causado guarda relación con la cantidad de tejido destruido, y no con la localización del mismo. A pesar de ello, no se puede eludir la relación existente entre ciertas estructuras neurales y determinadas funciones; así, el propio Flourens establece diferentes funciones, a saber: para el cerebro -sensorial-, para el cerebelo -motora- y para el bulbo raquídeo -vital.

Para superar los inconvenientes que posee cada uno de los dos planteamientos anteriores, surge un tercer enfoque: la teoría interaccionista, cuyo máximo exponente es John Hughlings-Jackson (1835-1911), quien viene a decir que existe una jerarquización funcional del sistema nervioso ⁸.

Es el modelo de integración, en el cual juega un importante papel el concepto jerárquico de la función cerebral. Jackson considera que el cerebro es una especie de máquina sensoriomotriz. Este modelo contiene numerosas capas jerárquicas funcionalmente ordenadas. No obstante, con frecuencia, Jackson se ha referido a su modelo planteando tres grandes niveles, cada uno de ellos controlando conductas más complejas que el inmediatamente inferior. Los niveles en cuestión, de inferior a superior, son los siguientes: la médula espinal, los ganglios basales y la corteza motora, y la corteza frontal (Kolb y Whishaw, 1996).

Dentro de esta forma de entender la acción del sistema nervioso, merecen una especial consideración los trabajos de Charles Sherrington (1857-1952) y los del ya citado Kurt Lashley (1890-1958). Por lo que respecta al trabajo de Sherrington, con su planteamiento sobre la acción integradora del cerebro, da un gran paso hacia futuras contribuciones. Su obra: *The Integrative Action of the Nervous System* (1906) es un claro antecedente de los planteamientos reflexológicos, al considerar el arco reflejo como la unidad de análisis del sistema nervioso. Por lo que respecta al trabajo de Lashley, se centró en diversos aspectos relacionados con la localización cerebral de funciones y con la inteligencia. El resultado de sus estudios queda reflejado en la obra monográfica: *Brain Mechanisms and Intelligence* (1929), donde pone de manifiesto los principios de *equipotencialidad cerebral* y de *acción de masa*. Estos dos principios planteados por Lashley delimitan el inicio de los estudios centrados en las bases biológicas de la memoria y el aprendizaje, con claras repercusiones en Psicología de la Motivación y Emoción. Por *equipotencialidad cerebral* se entiende el hecho de que todas las neuronas dentro de una región cerebral que intervenga en una modalidad sensorial particular son igualmente capaces de participar en el almacenamiento de un evento sensorial recibido por dicha región. Por *acción de masa* se entiende el hecho de que todo el cerebro participa en cada comportamiento. Por esta razón, la extirpación de cualquier tejido cortical produce, en cada una

⁸ Como ha indicado recientemente Damasio (1999), del mismo modo que Flourens había llegado a admitir la existencia de ciertas zonas “especializadas” en funciones específicas, también Jackson propone que el hemisferio izquierdo es el habitualmente dominante para el lenguaje, mientras que el hemisferio derecho podría ser el dominante para las emociones, al menos en el ser humano.

de las posibles funciones, una deficiencia que es proporcional a la cantidad de tejido extirpado. Es en este sentido, tal como señala Gardner (1987), en el que se puede hablar de los trabajos de Lashley como contrapuestos a los estrictos localizacionistas.

Éstos son los presupuestos en los que se basan las modernas aproximaciones neurobiológicas en Psicología de la Motivación, fundamentalmente las que se centran en localizar el sustrato neurobiológico de los mecanismos homeostáticos que regulan el proceso de activación, y aquellas que tratan de delimitar las estructuras neurobiológicas que controlan los sistemas motivacionales de aproximación y de evitación. Además, también se está observando cómo las aportaciones de lo que se podría denominar “*Nueva Etología*”, o, como señalaba recientemente Bekoff (1995), “*Etología Cognitiva*”, representan una importante fuente de información que contribuye apreciablemente al conocimiento de las conductas motivadas.

Neurobiología de la regulación del proceso de activación

Uno de los ámbitos más productivos en los estudios actuales sobre la Motivación desde un punto de vista biológico tiene que ver con la delimitación neurobiológica de las estructuras que participan en el proceso de activación y su autorregulación homeostática. Concretamente, a partir de las clásicas aportaciones de los teóricos de la activación (Lindsley, 1957; Lacey, 1967), cuando trataban de localizar el sustrato biológico de la homeostasis, se llega hasta nuestros días con trabajos mucho más sofisticados en los que la dimensión neurobiológica se convierte en pieza imprescindible para entender cómo un organismo busca información para incrementar su activación, o ignora información para reducir el nivel de activación. La localización de los circuitos neurobiológicos concretos que permiten este funcionamiento selectivo se ha convertido en el punto clave para comprender la relevancia de la homeostasis, y para perfilar cómo este proceso se relaciona con el funcionamiento adaptativo de cualquier ser vivo.

La activación tiene connotaciones fisiológicas, cognitivas, y conductuales motoras⁹. Las *connotaciones fisiológicas de la activación* se refieren al ajuste interno del organismo en aquellas situaciones en las que tiene que llevar a cabo alguna actividad importante. En cuanto a los componentes fisiológicos, la activación tiene varias definiciones o acepciones. Así, en el ámbito del sistema nervioso central, la activación generalmente se refiere al estado excitatorio de las neuronas, o a la propensión de las neuronas a descargar (disparar) cuando son activadas apropiadamente. Con técnicas de neuroimagen funcional, la activación es medida a partir de los incrementos en la cantidad de flujo sanguíneo. Con registros electrofisiológicos, la activación se encuentra asociada a la desincronización electroencefalográfica. Fuera del sistema nervioso central, la activación fisiológica se encuentra asociada a la actividad del sistema simpático y de ciertas glándulas o vísceras, como el corazón. El nivel de activación del sistema nervioso

⁹ Existen autores (Pribram y McGuiness, 1975; McGuiness y Pribram, 1980) que establecen una distinción entre los procesos de “activación” y de “arousal”. Para estos autores, la activación está positivamente relacionada con los sistemas dopaminérgicos, actuando los sistemas colinérgicos como antagonistas de esta relación; por otra parte, el arousal está positivamente relacionado con los sistemas noradrenérgicos, actuando los sistemas serotoninérgicos como antagonistas de dicha relación. La activación está funcionalmente implicada en la preparación para la acción, teniendo connotaciones de dimensión tónica, mientras que el arousal está funcionalmente implicado con la respuesta puntual del organismo a un estímulo sensorial, teniendo connotaciones de dimensión fásica. Sin embargo, la opinión más generalizada y aceptada considera pertinente utilizar el término “activación” como única expresión de los procesos implicados en la movilización de energía, de cualquier tipo y para cualquier actividad.

autonómico periférico refleja el nivel de activación que se está produciendo en el sistema nervioso central. Para establecer el grado de activación en el sistema autonómico se han utilizado diversos procedimientos psicofisiológicos. Una de las respuestas más utilizadas ha sido la sudoración palmar, considerada como dimensión psicofisiológica que permite detectar, entre otros parámetros, el nivel de conductancia cutánea, la frecuencia y amplitud de las respuestas cutáneas específicas e inespecíficas, etc., índices todos ellos relacionados con el grado de activación simpática. Otra respuesta muy utilizada es la cardiovascular, concretamente medida a través de parámetros como la frecuencia cardíaca, la presión sistólica y la presión diastólica.

Las connotaciones cognitivas de la activación se refieren a todos los procesos que lleva a cabo un individuo desde que detecta la presencia de un estímulo hasta que decide que dicho estímulo es significativo o no para él, decidiendo si trata de conseguirlo, si lo evita, o, simplemente, si lo ignora. Es decir, la activación con connotaciones cognitivas se encuentra vinculada al análisis de la significación del estímulo o situación.

Las connotaciones conductuales motoras de la activación se refieren a la preparación para la acción, con la eventual ejecución de la misma. Cuando el individuo ha decidido que llevará a cabo alguna actividad motora, prepara energéticamente el organismo para emprender dicha actividad.

Recientemente, Heckhausen (2000) acaba de reafirmar cómo los procesos motivacionales pueden ser considerados como el nexo de unión entre el ambiente y el ser humano, considerado éste en el plano de sus necesidades. Así, los procesos motivacionales exigen una capacidad de control que empieza en la dimensión neurobiológica. Es necesaria la existencia de filtros que, selectivamente, permiten una mayor o menor actividad del organismo para que éste se encuentre siempre, o las más de las veces, dentro de los márgenes de confianza que le permiten el mejor rendimiento y el máximo control sobre la situación cambiante.

En este marco de referencia, Schulze (1995) proporciona algunas bases de interés para una teoría general de la motivación, en la que el concepto de homeostasis es fundamental. Así, los mecanismos homeostáticos, dice el autor, son los que señalan qué actividades motivadas se producirán, y, dependiendo de las consecuencias de tales actividades sobre la dimensión hedónica del organismo, así serán las sucesivas actividades. Esto es, la homeostasis se convierte en una suerte de detector del bienestar hedónico, haciendo que el organismo se sienta impulsado hacia la realización de aquellas actividades con las que se asegura la obtención de ese bienestar. Lo necesario, continúa el autor, es localizar las estructuras neurobiológicas que permiten este funcionamiento homeostático de regulación.

Los estudios que tratan de verificar la relevancia de las estructuras neurobiológicas implicadas en la auto-regulación de la activación se han centrado en el circuito tálamo-corteza-estriado-pálido, que, a través de distintos sub-circuitos, puede ser considerado como el eje relevante sobre el que se fundamenta la motivación desde un punto de vista neurobiológico basado en la auto-regulación (Brown y Pluck, 2000). Concretamente, ciertas estructuras del sistema límbico, tales como la corteza del cíngulo, así como el hipotálamo y el estriado y pálido ventrales, parecen encontrarse directamente implicadas en dicho proceso. El funcionamiento de

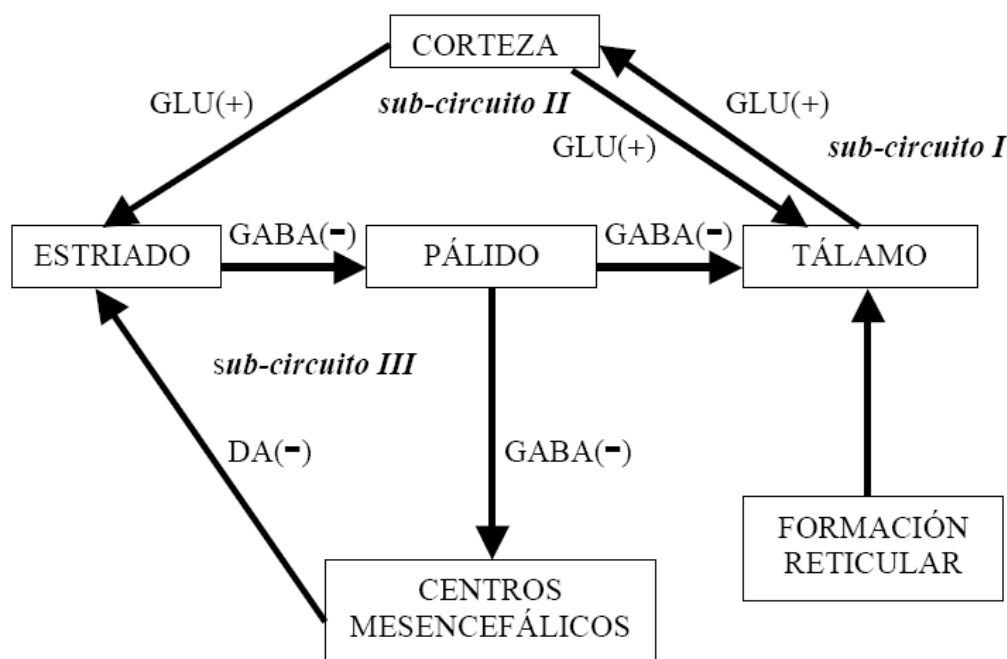
estas estructuras permite entender cómo el organismo se auto-regula en lo referente al nivel de activación (Duffy, 1997).

En opinión de Heilman (2000), la activación ocasionada como consecuencia de algún estímulo o evento que pueda implicar el inicio de un proceso motivacional se encuentra íntimamente unida a la atención, existiendo una estructura reticular-límbica-cortical que puede explicar su funcionamiento. En humanos se ha podido comprobar que las lesiones del lóbulo parietal inferior se encuentran asociadas con desórdenes en la activación y en la atención.

Así pues, el circuito que permite mantener el nivel de activación dentro de unos márgenes de confianza se estructura en tres sub-circuitos: dos de retroacción positiva y uno de retroacción negativa. Como hemos señalado en un trabajo anterior (Fernández-Abascal y Palmero, 1995), sólo el sub-circuito de retroacción negativa permite entender la adaptación y la homeostasis. Así pues, el primero de dichos sub-circuitos (*sub-circuito I*) está formado por la corteza sensorio-motora y los núcleos ventral-anterior y ventral-lateral talámicos. Tiene connotaciones de retroacción positiva, ya que el neurotransmisor implicado en la transmisión de información entre las dos estructuras neuroanatómicas es el glutamato, uno de los principales neurotransmisores activadores. El resultado es que se produce una activación recíproca entre las dos estructuras implicadas. Las características de este sub-circuito no son funcionales ni adaptativas, ya que, si no existiese nada que impidiese su función sostenida, cada vez sería mayor el nivel de activación, llevando al organismo a un estado de actividad y tensión crecientes que acabaría por producir consecuencias letales. El segundo sub-circuito (*sub-circuito II*) está formado por la corteza sensorio-motora, el cuerpo estriado dorsal, el núcleo pálido dorsal y los núcleos ventral-anterior y ventral-lateral talámicos. Aunque más complejo que el sub-circuito I, también tiene connotaciones de retroacción positiva, ya que, como consecuencia de la estimulación que llega desde el tálamo, la corteza envía proyecciones glutamatérgicas (activadoras) sobre el estriado, y la activación de éste se transmite, en forma de inhibición (GABA), hasta el núcleo pálido dorsal, con lo cual este último, que también tiene consecuencias inhibitorias (GABA) sobre los núcleos ventral-anterior y ventral-lateral talámicos, al haber sido inhibido por el estriado, no puede inhibir la afluencia de información sensorial que llega hasta el tálamo. El resultado es que los incrementos en la activación de la corteza sensorio-motora producen efectos retroactivos activadores sobre dicha estructura. Por lo tanto, las características de este sub-circuito tampoco son funcionales ni adaptativas, pues, cuanto mayor es el nivel de activación que experimenta la corteza, mayor será el nivel activacional resultante, creciendo cada vez más a medida que pasa el tiempo, ya que la retroacción positiva va incrementando progresivamente el inicial nivel de activación. El tercer sub-circuito (*sub-circuito III*) está conformado por las mismas estructuras que el sub-circuito II, más ciertos centros mesencefálicos. Tiene connotaciones de retroacción negativa. Así, el funcionamiento es prácticamente igual al del sub-circuito anterior, lo que ocurre es que la inhibición de los efectos inhibidores del núcleo pálido dorsal (producida por el estriado dorsal), se transmite también hasta los centros mesencefálicos. Éstos, al no ser inhibidos por el pálido dorsal, pueden ejercer sus efectos inhibidores (dopamina) sobre el estriado dorsal. El resultado es que la inhibición que la sustancia negra produce sobre el estriado dorsal impide que éste actúe inhibiendo la acción del pálido dorsal, con lo cual este último, al no ser inhibido por el estriado dorsal, puede actuar sobre los núcleos ventral-anterior y ventral-lateral talámicos, inhibiendo la afluencia de información sensorial que llega desde el tálamo hasta la corteza. De

esta forma, la activación de la corteza tiene como resultado la autorregulación del flujo sensorial a través del sub-circuito III. Es decir, cuanto mayor es el nivel de activación en la corteza, mayor es la restricción que se produce en el tálamo. Este sub-circuito sí que tiene connotaciones funcionales y adaptativas, permitiendo que la corteza ejerza una función de regulación y control sobre la estimulación que le llega; es decir, sobre la activación.

En resumen, cuanto mayor es la activación de la corteza sensorio-motora, mayor es el efecto activador que recibe a través de los sub-circuitos I y II, pero el sub-circuito III, que tiene efectos inhibidores sobre la corteza, compensa los excesivos incrementos en la activación y mantiene ésta dentro de los límites apropiados para garantizar el mejor rendimiento del organismo. La siguiente figura ilustra la combinación de los tres sub-circuitos comentados:



Así pues, a partir de este modelo general de auto-regulación homeostática de la activación se han construido argumentos que en la actualidad parecen prometedores, y, en cierta medida, señalan cuál es la tendencia en los próximos años acerca del estudio neurobiológico de la Motivación. Un ejemplo conocido lo encontramos en el argumento de Gray (1971, 1991a, 1999), que abordaremos seguidamente, donde propone la existencia de los sistemas de inhibición conductual, de activación conductual y de lucha-huida, y, en cierta medida, se fundamenta en el funcionamiento de las estructuras a las que nos hemos referido para explicar el sistema de activación conductual. Pero, además, en los últimos años se está poniendo de relieve la importancia de la auto-regulación del proceso de activación para entender dos de los aspectos

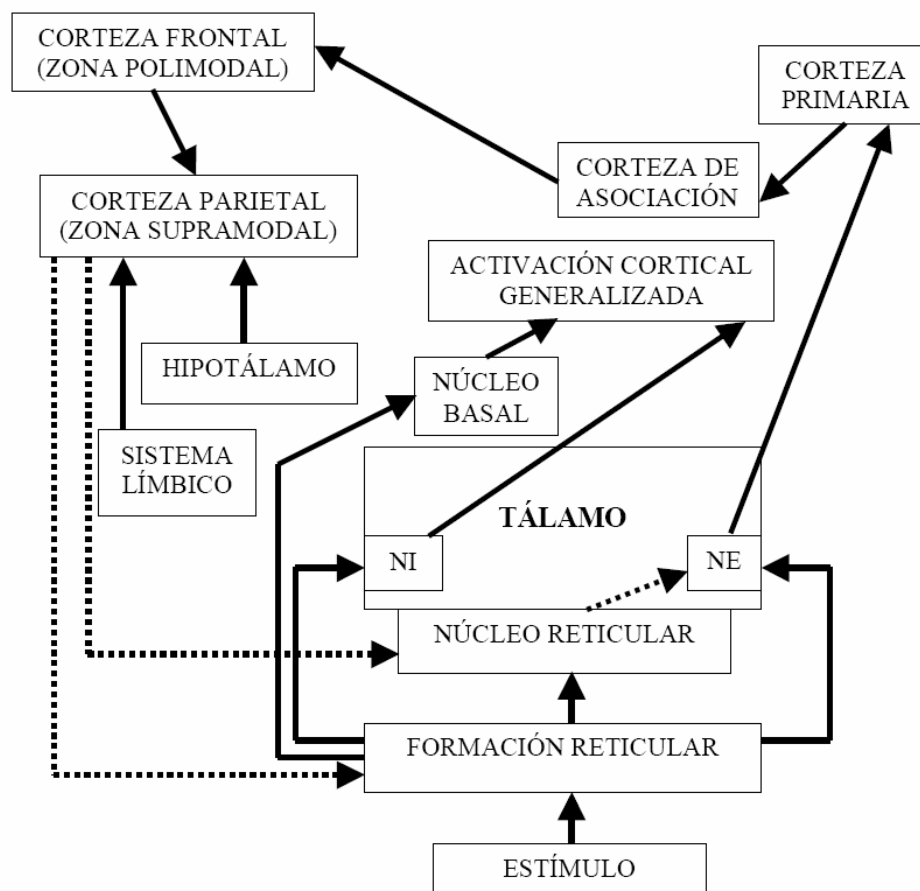
cruciales en el proceso motivacional, a saber: el que se refiere al análisis de la significación del estímulo y el que se refiere a la preparación para la acción.

Por lo que respecta al análisis de la significación del estímulo, son varias las estructuras implicadas. De forma específica, la estimulación sensorial llega hasta los núcleos específicos de relevo en el tálamo, y desde ahí se proyecta hasta la correspondiente corteza sensorial primaria. Cada una de las cortezas sensoriales primarias proyecta hasta la correspondiente corteza de asociación -por ejemplo, cuando la estimulación visual llega hasta la corteza sensorial primaria (área 17 de Brodman), es proyectada hasta la corteza visual de asociación (área 18 de Brodman). Posteriormente, cada una de estas áreas específicas de asociación converge en zonas polimodales, (de varios tipos de estimulación sensorial), tales como la corteza frontal (periarqueado, prearqueado y orbitofrontal). Estas áreas de convergencia polimodal proyectan hasta las zonas supramodales del lóbulo parietal inferior.

Si bien parece claro que la novedad del estímulo depende de la corteza de asociación temporal específica de la modalidad estimular, también es conocido en la actualidad que la significación que ese estímulo posee para un individuo requiere de un conocimiento acerca de lo que implica dicho estímulo, así como del estado motivacional del organismo en ese momento. En este marco de referencia, el estado motivacional de ese organismo depende, al menos, de dos factores: por una parte de las necesidades biológicas inmediatas, y, por otra parte, de las metas a más largo plazo. En cuanto a las necesidades biológicas inmediatas, algunas zonas del sistema límbico, especialmente el giro cingulado, junto con el hipotálamo, controlan y monitorizan el medio ambiente interno, produciendo los estados de necesidad y el impulso asociado. Al respecto, las proyecciones desde estos núcleos hasta las zonas polimodal y supramodal representan el inicio del eventual estado motivacional que experimentará el organismo. Es decir, la información que llega desde las zonas que controlan el medio ambiente interno del organismo hasta las zonas que se encargan de analizar la significación de los estímulos que llegan hasta un individuo puede ser considerada de gran valor, ya que, en cierta medida, es probable que la significación de algunos estímulos varíe dependiendo del estado del medio ambiente interno de ese organismo, esto es, de sus necesidades biológicas. En cuanto a las metas a más largo plazo, se conoce bien que los lóbulos frontales se encuentran implicados de manera fundamental en la planificación de las mismas, así como en la conducta dirigida a la consecución de dichas metas (Stuss y Benson, 1986; Damasio y Anderson, 1993). Las proyecciones desde los lóbulos frontales -el lugar donde se ubica la zona polimodal- hasta la parte inferior del lóbulo parietal -el lugar donde se ubica la zona supramodal- proporciona la información referida a las metas que no se encuentran motivadas por necesidades biológicas inmediatas.

Las estructuras implicadas en el análisis de la significación motivacional de un determinado estímulo configuran un circuito en el que la formación reticular, el tálamo, la corteza sensorial y las zonas polimodal y supramodal desempeñan papeles de relevancia. En este orden de cosas, como ya demostrasen Moruzzi y Magoun (1949), la estimulación de la formación reticular mesencefálica produce activación conductual y fisiológica. Por el contrario, las lesiones bilaterales de la formación reticular mesencefálica producen un estado de coma, mientras que las lesiones unilaterales producen ipsilateralmente un descenso importante en la activación conductual y fisiológica en el hemisferio cerebral implicado. Las zonas corticales polimodal (frontal) y supramodal (parietal) comentadas anteriormente permiten detectar la

significación que tiene para el organismo la estimulación que llega, hecho éste que permite entender la participación de estas zonas en la motivación inmediata y a largo plazo en ese organismo. Pero, además, estas zonas también pueden ejercer un control modulador sobre la activación merced a su influencia directa sobre la formación reticular mesencefálica. Con lo cual se establece un circuito de retroacción negativa entre la formación reticular, el tálamo, la corteza frontal, la corteza parietal y, de nuevo, la formación reticular. Existe, por lo tanto, una influencia mutua entre la formación reticular y la corteza en el plano de la significación motivacional de un estímulo. En la siguiente figura se muestra el circuito resultante.



Por lo que respecta a la influencia de la formación reticular sobre la corteza, ha sido revisada y actualizada recientemente por algunos autores (Fernández-Abascal y Palmero, 1995; Weinberger, 1995; Heilman, 2000), especificando que la misma ocurre a través de tres vías:

(a) Fascículo colinérgico desde la formación reticular hasta el núcleo basal, situado en el prosencéfalo basal, desde donde se proyecta a toda la corteza cerebral. Estas proyecciones colinérgicas parecen ser importantes a la hora de incrementar la sensibilidad neuronal.

(b) Proyecciones directas desde los núcleos inespecíficos talámicos, tales como el paracentral y el lateral central, hasta la corteza en general. Estos núcleos inespecíficos talámicos

también son activados como consecuencia de la activación ejercida sobre la formación reticular mesencefálica.

(c) La activación del núcleo reticular talámico, que proyecta hasta todos los núcleos sensoriales específicos talámicos. Ahora bien, la acción fisiológica del núcleo reticular talámico sobre los núcleos específicos del tálamo es inhibitoria, con lo cual se potencia la acción activadora y alertadora general ejercida por los núcleos inespecíficos sobre la corteza en general.

Por lo que respecta a la influencia y control que ejerce la corteza sobre las estructuras inferiores, entre las que se encuentra la formación reticular, se lleva a cabo a través de dos vías:

(a) Proyección sobre el núcleo reticular del tálamo. Las influencias de esta proyección tienen características inhibitorias.

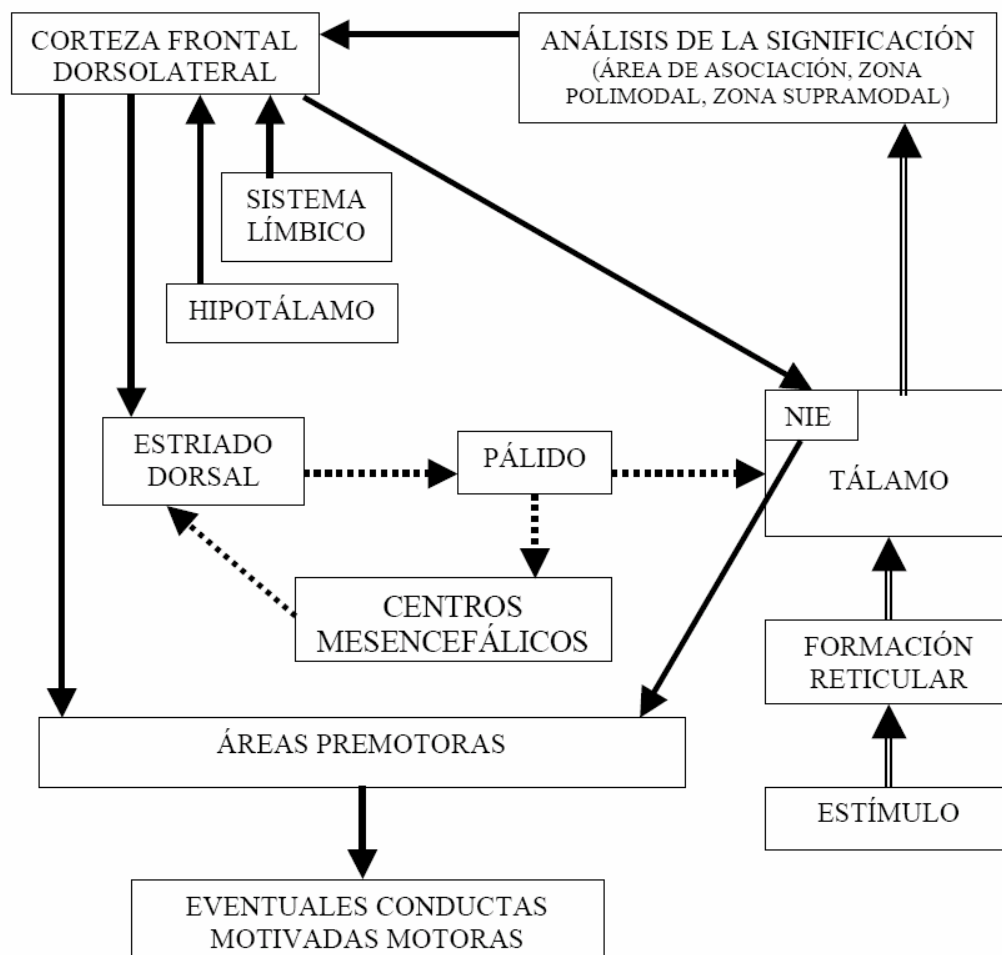
(b) Proyección sobre la propia formación reticular, particularmente sobre las fibras implicadas en la producción de la activación generalizada sobre la corteza debido a su influencia sobre los núcleos inespecíficos talámicos. Las influencias de estas proyecciones también tienen características inhibitorias.

Así pues, una vez que desde las zonas polimodal y supramodal se establece que la estimulación que llega hasta el organismo es significativa, desde dichas zonas corticales surgen proyecciones fugales con carácter inhibitorio, por una parte, hasta el núcleo reticular talámico, para inhibir sus efectos inhibidores sobre los núcleos específicos talámicos, y, por otra parte, hasta la formación reticular mesencefálica, concretamente sobre los mecanismos implicados en la activación generalizada e inespecífica, para inhibir sus efectos activadores sobre los núcleos inespecíficos talámicos. El resultado es evidente: se potencia la estimulación específica desde el tálamo hasta las cortezas sensoriales específicas.

Por lo que respecta a la preparación de la acción, en el plano de la Motivación, en términos generales, la manifestación conductual puede tener connotaciones de aproximación o de evitación. En ambas posibilidades, es conveniente recordar que existe una preparación del organismo para la acción. Como indicaban Pribram y McGuiness (1975), la activación denota la preparación fisiológica de un organismo para responder a un estímulo, dirigiendo la conducta hacia la consecución de un objetivo o hacia la evitación del mismo. Entre las estructuras neurobiológicas implicadas en la preparación conductual se incluyen la corteza cerebral, los ganglios basales y el sistema límbico. Tal como pusieran de relieve Goldberg y Bushnell (1981), y ha podido ser ratificado en otros trabajos (Swerdlow y Koob, 1987; Gray, 1999), una de las estructuras más relevantes en este circuito de control de las conductas motivadas, tanto para la aproximación como para la evitación, es la zona dorsolateral de los lóbulos frontales. Parece justificada su relevancia si pensamos que esta zona del lóbulo frontal recibe proyecciones desde la corteza cingulada y desde otras áreas corticales implicadas en la asociación, así como en el análisis de la significación de los estímulos y situaciones que afectan a un individuo. Por una parte, la información procedente desde la zona del cíngulo, junto con la información que llega desde el hipotálamo, constituyen las variables necesarias para determinar cuál es el estado interno del organismo. Es decir, la zona dorsolateral del lóbulo frontal recibe información relevante relacionada con el estado motivacional del organismo. Por otra parte, la

zona dorsolateral del lóbulo frontal también recibe información referida al resultado de la significación del estímulo, análisis que se ha llevado a cabo a través del circuito reseñado anteriormente. Es decir, la zona dorsolateral del lóbulo frontal recibe la información necesaria acerca del estímulo, especificando, de manera notable, la ubicación espacial del mismo, así como la significación que posee ese evento para el organismo, dependiendo del estado motivacional concreto en el que se encuentre éste en ese momento.

El funcionamiento de las estructuras que conforman este circuito ha sido perfilado en los últimos años por Alexander, DeLong y Strick (1986) y Heilman (2000), entre otros. Así, después del análisis de la significación de un estímulo, conocido también el estado motivacional interno del organismo, la zona dorsolateral del lóbulo frontal envía diversas proyecciones que le permiten ejercer el control sobre la activación motora referida a las conductas motivadas. La siguiente figura ilustra el circuito que permite ejercer ese control.



En primer lugar, surgen proyecciones hacia el estriado dorsal, que, a su vez, repercute sobre el núcleo pálido, y éste transmite sus proyecciones hasta el tálamo, desde donde surgirán

nuevas proyecciones hacia la corteza frontal. Pero, además, tal como señalábamos anteriormente al referirnos al modelo general de auto-regulación de la activación, también desde el pálido surgen proyecciones hacia las estructuras mesencefálicas, desde las cuales se incide de nuevo sobre el estriado, cerrando el mecanismo de auto-regulación con este sub-circuito III. Con este sistema, la zona dorsolateral del lóbulo frontal puede ejercer el control sobre la activación, aspecto fundamental para que la eventual conducta motora posterior se ejecute con precisión.

Por otra parte, en segundo lugar, desde la zona dorsolateral del lóbulo frontal también surgen proyecciones hacia los núcleos inespecíficos talámicos, los cuales, además de mantener un cierto nivel de activación generalizada en la corteza, también ejercen su influencia sobre algunos núcleos motores, colaborando en la ejecución motivacional motora.

En tercer lugar, desde esta zona dorsolateral frontal cortical también surgen proyecciones dirigidas hacia las áreas premotoras, con lo cual el organismo se encuentra en disposición de llevar a cabo alguna actividad motora motivacional, si ése es el resultado de la toma de decisiones realizada.

En última instancia, la zona dorsolateral del lóbulo frontal está en disposición de controlar el grado de activación necesario para llevar a cabo la conducta motivada motora, sea ésta de aproximación o de evitación.

En definitiva, desde un punto de vista neurobiológico, aunque son variadas las aproximaciones que en la actualidad tratan de explicar aspectos relacionados con la Motivación, estimamos que los que más positivamente están incidiendo en el conocimiento de la dimensión procesal son los trabajos que se centran en el análisis que lleva a cabo un individuo para decidir si es relevante o no el estímulo que le afecta, y cómo se prepara el organismo para ejecutar la conducta motora apropiada para aproximarse a ese estímulo, en el caso de que el individuo quiera conseguirlo, o para alejarse de él, en el caso de que el individuo quiera evitarlo.

Neurobiología de la motivación de aproximación y evitación

En los últimos tiempos se está enfatizando la relevancia de los sistemas motivacionales de aproximación y de evitación. Si bien es cierto que dicha distinción es clásica, incluso con connotaciones hedonistas, tal como hemos visto a lo largo del presente apartado correspondiente a la Evolución teórica de la Psicología de la Motivación, en la actualidad se está reforzando la idea en ámbitos de aplicación como el educativo (Elliot y Covington, 2001), o en la conducta prosocial, particularmente en la disposición para prestar y/o pedir ayuda en situaciones de necesidad (Ryan, Pintrich y Midgley, 2001). Ese interés se está materializando también en el plano de la neurobiología, siendo muy relevantes los esfuerzos encaminados a la detección de eventuales diferencias en las estructuras que controlan los sistemas motivacionales de aproximación y de evitación.

Igualmente, la relevancia del estudio de los sistemas motivacionales de aproximación y de evitación ha sido puesta de relieve recientemente por Beck (2000). Así, dice el autor, para establecer que una variable interviniente puede ser denominada motivacional de aproximación o motivacional de evitación, el criterio es el siguiente: “...si existe una diferencia en el nivel de una variable interviniente, y se encuentra relacionada con una diferencia en la preferencia,

persistencia, o vigor de una conducta, podemos afirmar que dicha variable interviniente es motivacional. Dependiendo de la naturaleza de esa diferencia -a más o a menos-, diremos que la variable puede ser clasificada como deseo o aversión” (Beck, 2000, p. 27). En opinión del autor, también parece imprescindible tratar de delimitar cuáles son los mecanismos neurobiológicos implicados en estos dos sistemas motivacionales.

Entre las aportaciones actuales en el campo de la delimitación neurobiológica de aquellas estructuras implicadas en los sistemas motivacionales de aproximación y de evitación se encuentran las ya clásicas de Gray (1971, 1991a), que recientemente ha actualizado el autor (Gray, 1999), o la menos clásica, aunque digna de mención, de Davidson (1993, 1999), sobre asimetría cerebral y emoción, que ha desembocado en la formulación de un modelo conductual amplio con connotaciones motivacionales. El denominador común en ambas formulaciones consiste en el estudio de las bases neurobiológicas de los sistemas motivacionales de aproximación y evitación conductuales. El hecho de que en ambas perspectivas se considere también como variable importante la dimensión afectiva -la ansiedad, en el caso de Gray, y el estilo afectivo, en el caso de Davidson- no invalida en absoluto la relevancia motivacional de sus argumentos. Los dos autores consideran una circunstancia incontrovertible, y es la que se refiere a la interacción entre cognición, motivación y afecto para entender la dinámica conductual de cualquier individuo.

En cuanto a las aportaciones de Gray, como hace poco señalaba Fowles (1994), encuentran su mejor ubicación en la dimensión motivacional, ya que se orientan hacia la distinción entre los sistemas motivacionales apetitivo y aversivo. Gray (1971) se centra en la idea de un sistema general motivacional-afectivo, y aporta una importante perspectiva para entender la biología de los sistemas de aproximación y de evitación. Desde un punto de vista homeostático, Gray (1991a) postula que cada uno de estos dos sistemas responde a un tipo concreto de estímulos con patrones específicos de conducta. Además, cada uno de ellos está mediado por estructuras cerebrales concretas.

En cuanto a las aportaciones de Davidson, la evolución de su atractiva propuesta se basa en un hecho: en distintos trabajos se ha defendido que las zonas anteriores de los hemisferios izquierdo y derecho se relacionan, respectivamente, con la experiencia y expresión de los procesos de aproximación y de evitación. Gran parte de esa evidencia se fundamenta en la existencia de una asimetría de la actividad electroencefalográfica de ritmo alfa. La dirección motivacional ha sido frecuentemente confundida con la valencia afectiva, ya que la motivación referida a la aproximación suele ir acompañada por un afecto de valencia positiva, mientras que la motivación referida a la evitación suele ir acompañada por un afecto de valencia negativa. Así, es conocido el trabajo de Fox y Davidson (1984), en el que se propone que las emociones positivas, mediadas por el hemisferio izquierdo, se encontraban asociadas con la aproximación, mientras que las emociones negativas, mediadas por el hemisferio derecho, se encontraban asociadas con la evitación. Sin embargo, existe algún trabajo (Harmon-Jones y Allen, 1998) en el que se encuentra una importante asociación entre una tendencia motivacional de aproximación con valencia negativa, como en el caso de la ira, y una mayor actividad electroencefalográfica localizada en la zona anterior del hemisferio izquierdo. Este hecho permite sugerir que la asimetría anterior se encuentra más relacionada con las connotaciones motivacionales (aproximación-evitación) que con la valencia afectiva (positiva-negativa). Ése es

el punto de inflexión que se encuentra en el trabajo de Davidson, y que le lleva a reorientar su propuesta hacia el conocimiento de la Motivación en sus dimensiones de aproximación y de evitación. De hecho, como acaba de señalar el propio Davidson (2000), la investigación dirigida a localizar la neurobiología de la emoción no ha podido establecer la existencia de circuitos concretos. Aunque la corteza prefrontal parece jugar un papel destacado, son múltiples las zonas que también se encuentran implicadas. Sin embargo, la situación es diferente en el caso de la Motivación, ya que existe mucha consistencia en los hallazgos referidos a las estructuras neurobiológicas que participan en el control de los sistemas motivacionales de aproximación y de evitación.

En este marco de referencia, Davidson (2000) propone la existencia de dos circuitos básicos, cada uno de ellos relacionado con diferentes formas de motivación. Uno de esos circuitos se corresponde con el sistema motivacional de aproximación, mientras que el otro se corresponde con el sistema motivacional de evitación.

Por lo que respecta al sistema motivacional de aproximación, el punto de referencia es el *sistema motivacional apetitivo o de aproximación*¹⁰. Según Gray (1991a), el modelo es especialmente apropiado para entender la motivación de aproximación en términos generales. Así pues, cuando se detectan señales de recompensa, o las señales de ausencia de castigo, el sistema de activación conductual produce activación cortical e impulsa al sujeto a llevar a cabo una conducta. Los paradigmas referidos a este sistema consisten en la aproximación o en la evitación activa. Al igual que el sistema de inhibición conductual, el sistema de aproximación o de activación conductual produce un importante incremento en la activación generalizada o inespecífica en el organismo. Las estructuras neuroanatómicas que posibilitan el funcionamiento de este sistema, participando en la activación del organismo, son las siguientes: a) estructuras corticales; b) núcleos talámicos; c) ganglios basales; y d) proyecciones dopaminérgicas procedentes del mesencéfalo. El modelo que propone Gray (1971, 1982, 1991a), reseñado también por Swerdlow y Koob (1987) en el ámbito de la psicopatología, tiene connotaciones homeostáticas, pues permite salvaguardar el funcionamiento general del organismo a partir del control sobre la activación, sea ésta sensorial general, o emocional.

Esta pionera aportación de Gray representa uno de los ámbitos en los que más se ha investigado en los últimos años. No es de extrañar que sea así, ya que, en última instancia, la investigación centrada en la motivación de aproximación desde planteamientos neurobiológicos sigue buscando la delimitación minuciosa de los centros y estructuras cerebrales que se encuentran vinculadas a la obtención de placer.

En efecto, desde que Olds y Milner (1954) encontrasen la existencia de ciertos centros cerebrales asociados a la obtención de placer, se han sucedido múltiples trabajos dirigidos a perfilar ese substrato neurobiológico del refuerzo, por lo tanto también de la Motivación. Si en estos primeros trabajos se especulaba con el probable papel que juega el hipotálamo para producir placer cuando es estimulado, hoy parece clara la participación de otras estructuras.

¹⁰ Aunque Gray se refiere al sistema apetitivo en términos de *sistema de aproximación*, es Fowles (1980) quien propone la denominación de *sistema de activación conductual*, para enfatizar el paralelismo con el *sistema de inhibición conductual*.

Así pues, podemos decir que, potencialmente, los refuerzos tienen aspectos relacionados con la información y con la producción de satisfacción. Un refuerzo incrementa la probabilidad de ocurrencia de una conducta porque proporciona información acerca de la calidad de la conducta llevada a cabo. En este caso, el refuerzo sirve para proporcionar dirección a la conducta de un individuo, ya que “*señala*” la actividad concreta que habrá que realizar en sucesivas ocasiones. Un refuerzo también incrementa la probabilidad de ocurrencia de una conducta porque, generalmente, cualquier individuo busca aquellos resultados que le reportan placer o satisfacción. En este caso, el refuerzo posee connotaciones motivacionales, pues proporciona un placer hedónico inmediato, así como una satisfacción más cognitiva y simbólica, referida a la acumulación de aspectos positivos encaminados a la obtención de una mejor consideración y bienestar futuros.

El interés por el descubrimiento de las estructuras neurobiológicas del refuerzo se incrementa con la posibilidad de establecer un mapa de las zonas cerebrales cuya estimulación produce refuerzo o aversión. Estructuras como la amígdala, el septum o la corteza prefrontal, junto con ciertas proyecciones catecolaminérgicas procedentes del troncoencéfalo, se revelaban como las zonas importantes relacionadas con el refuerzo. Posteriormente, se identificó la relevancia del sistema mesolímbico dopaminérgico, ascendente desde el área tegmental ventral, y dirigido hacia el estriado ventral, particularmente hasta el núcleo acúmbeo.

A partir de estos descubrimientos, la investigación neurobiológica actual ha puesto de relieve que el refuerzo puede estar asociado con, al menos, dos sistemas concretos: un sistema meso-cortico-límbico, que implica propiedades motivacionales, y un sistema nigro-estriado, que implica aspectos referidos al aprendizaje y la memoria. Así es. Aunque parece evidente que, en el plano de la Motivación, existen bastantes áreas cerebrales que parecen jugar algún papel relevante en la conducta relacionada con la obtención de placer o de un refuerzo, el principal elemento es el sistema meso-cortico-límbico. Este sistema, con origen en el área tegmental ventral, situada en el mesencéfalo, incluye proyecciones que se dirigen hasta el núcleo acúmbeo -la parte ventral del cuerpo estriado- y hasta la corteza prefrontal medial. El neurotransmisor utilizado en este tipo de proyecciones es la dopamina.

El núcleo acúmbeo se está revelando en la actualidad como una de las estructuras más importantes para entender el sustrato neurobiológico del sistema motivacional de aproximación. Esta estructura recibe importante información desde zonas corticales de relevancia, zonas en las que se han analizado las características sensoriales e informacionales de cualquier estímulo o situación que afecta al individuo. Además, el núcleo acúmbeo recibe también información procedente de la amígdala y del hipocampo. Por otra parte, desde el núcleo acúmbeo surgen proyecciones que, por una parte, retornan a las zonas mesencefálicas, dando lugar a las conductas motoras apropiadas, y, por otra parte, se dirigen hacia el hipotálamo, desde donde se originan las respuestas internas, en los planos fisiológico y autonómico. Por esa razón, como indican Robbins y Everitt (1996), se puede aceptar en la actualidad que, desde el núcleo acúmbeo, se controla la ejecución de las respuestas motoras (a los centros motores mesencefálicos), endocrinas y autonómicas (al hipotálamo). Son argumentos que recientemente han sido puestos a prueba por Schultz (1999), quien acaba de demostrar que la iniciación del movimiento en las conductas motivadas se encuentra estrechamente asociada al funcionamiento de un circuito concreto en el que la corteza dorsolateral frontal y los ganglios basales,

particularmente la parte ventral del estriado -el núcleo acúmbeo-, juegan papeles imprescindibles. Ha podido verificar el autor que las neuronas del núcleo acúmbeo inician su actividad unos pocos segundos inmediatamente antes de que se inicie la conducta motora. Junto a la actividad detectada en la corteza frontal dorsolateral, el funcionamiento del núcleo acúmbeo se revela como el mecanismo relacionado con la conducta motivada en su dimensión motora. Es decir, el funcionamiento de este circuito frontal-basal permite explicar las conductas motoras de intención dirigidas a una meta, sea ésta de aproximación o de evitación. Pero, además, sugiere Schultz (1999), el funcionamiento de este circuito se encontraría también relacionado con el análisis de las expectativas y la detección de recompensas. Como quiera que la recompensa constituye una importante meta de la conducta motivada, la activación de las neuronas del estriado podría reflejar la valoración del resultado antes de que se lleve a cabo la reacción conductual motora. En última instancia, las neuronas del estriado se encuentran implicadas en los componentes individuales de la conducta dirigida a metas. Son resultados consistentes con las sugerencias propuestas, coincidiendo también con un trabajo más amplio llevado a cabo por Haber y McFarland (1999), quienes, revisando diversas investigaciones relacionadas con la neurobiología motivacional, ponen de relieve que el núcleo acúmbeo se encuentra íntimamente unido a las estructuras que participan en el refuerzo y en la motivación, por lo que, como señalan los autores, tiene que formar parte del sistema motivacional de aproximación. El núcleo acúmbeo forma parte de un sistema que recibe aferencias desde la amígdala, el hipocampo y la corteza prefrontal, enviando también proyecciones al pálido ventral y al hipotálamo. Este sistema es el que, muy probablemente, se encuentra relacionado con la motivación de aproximación. En este mismo sentido se manifiestan Hoebel, Rada, Mark y Pothos (1999), quienes formulan una teoría neuroquímica y neuroanatómica para explicar la conducta apetitiva o de aproximación. Lo que les interesa en el presente trabajo es descubrir los mecanismos que inician y detienen una conducta motivada. Los mecanismos relacionados con el control del sistema motivacional de aproximación incluyen entre sus estructuras al área tegmental ventral mesencefálica, el núcleo acúmbeo y la corteza prefrontal. Pero, además, es necesario considerar también la influencia de los factores neuroquímicos, ya que la información que proporcionan los neurotransmisores utilizados por las fibras que configuran estos circuitos puede ayudar a entender por qué un individuo se siente atraído por un objetivo, y trata de acercarse al mismo y conseguirlo, y por qué un individuo ignora o trata de alejarse de otro objetivo. En este orden de cosas, la dopamina liberada por las neuronas mesencefálicas que llegan hasta el núcleo acúmbeo contribuye a la consolidación de las asociaciones entre aspectos cognitivos y conductuales que son gratificantes. Por el contrario, la acetilcolina tiene efectos contrapuestos a los que se observan con la acción de la dopamina. De hecho, en esa misma zona en la que se aprecian los efectos de la dopamina, se ha podido constatar también que la acetilcolina debilita la asociación entre aspectos cognitivos y conductuales, llevando incluso a que se detenga o se suprima la conducta en cuestión. En opinión de los autores, el papel que juega la dopamina en el núcleo acúmbeo tiene que ver con la potenciación de las asociaciones sensoriales-motoras que han sido gratificantes.

Estos descubrimientos perfilan el papel del núcleo acúmbeo en la conducta motivada, llegándose a establecer la existencia de una estrecha relación entre el funcionamiento de dicha estructura y la conducta apetitiva o de aproximación motivacional, mientras que sería más difícil proponer la misma relación para la conducta consumatoria motivacional. De hecho, la actividad de la dopamina en el núcleo acúmbeo se incrementa de forma notable durante la fase

anticipatoria e instrumental dentro del marco general de la conducta motivada, y no cuando el individuo lleva a cabo la parte final de dicha conducta motivada en forma de fase consumatoria. Este matiz diferencial ha podido ser constatado en las conductas motivadas referidas a la búsqueda de agua, de comida, o de sexo (Robbins, Cador, Taylor y Everitt, 1989; Everitt, 1990; Heimer, Zahm y Alheid, 1995; Robbins y Everitt, 1996).

En este mismo marco de referencia, tratando de establecer que, en efecto, el núcleo acúmbeo parece encontrarse relacionado con la conducta apetitiva o de aproximación motivacional, pero no con la conducta consumatoria, Salamone, Cousins y Bucher (1994) han podido demostrar que la supresión de dopamina en el núcleo acúmbeo produce efectos interesantes, tales como la modificación de las respuestas instrumentales dirigidas a la obtención de un alimento que generalmente ha preferido ese individuo por su capacidad de refuerzo, sustituyéndolas por otras conductas instrumentales encaminadas a la consecución de otro alimento menos gratificante pero mucho más fácil de conseguir.

La participación funcional de la dopamina en la motivación de aproximación abre interesantes caminos centrados en la controversia que durante mucho tiempo se ha mantenido respecto a las bases neuroquímicas del refuerzo. Las especulaciones acerca de la implicación de la dopamina y la norepinefrina en la dimensión hedónica del refuerzo podrían comenzar a perfilarse mejor. La hipótesis global acerca del papel de la dopamina del núcleo acúmbeo en la dimensión hedónica del refuerzo puede que no sea del todo correcta. El hecho de que la depleción de dopamina en el núcleo acúmbeo se relacione con el esfuerzo motor referido a la consecución de un objetivo podría sugerir que la dopamina se encuentra relacionada con la dimensión motora de la conducta motivada dirigida a la obtención del refuerzo, y no con la dimensión hedónica propiamente dicha (Cousins y Salamone, 1994). Además, en un trabajo muy interesante (Johnson y Stellar, 1994), quedaba perfectamente delimitado que las lesiones del núcleo acúmbeo no suprimen los efectos de refuerzo tras la estimulación del hipotálamo lateral, hecho éste que redunda en la muy improbable participación del núcleo acúmbeo en la neurobiología del hedonismo o placer asociado al refuerzo.

En suma, está perfectamente delimitada la implicación del núcleo acúmbeo en las respuestas instrumentales que configuran la fase apetitiva o de aproximación en la conducta motivada, mientras que, aunque no se ha podido establecer la misma certeza para la fase consumatoria, no está completamente descartada la posibilidad de que también en esta fase juegue algún papel el núcleo acúmbeo. Por ejemplo, Maldonado-Irizarry, Swanson y Kelley (1995) han propuesto que en el núcleo acúmbeo se podría diferenciar el funcionamiento de una zona superficial y de otra zona más interna o central, de tal suerte que cabría la posibilidad de que distintas partes del núcleo acúmbeo se encontrasen relacionadas con distintas fases de la conducta motivada. Si así fuese, el núcleo acúmbeo podría relacionarse con las respuestas de la fase apetitiva y con las respuestas de la fase consumatoria.

Ése es el objetivo que se propone Kelley (1999) en su investigación. Para establecer la eventual participación diferencial de estas dos zonas del núcleo acúmbeo en el sistema motivacional de aproximación, utilizan la conectividad histoquímica. Los resultados de Kelley permiten proponer que la región central del acúmbeo es la que se encuentra implicada en la fase de aproximación o apetitiva, controlando la manifestación de las múltiples conductas

instrumentales que tienen como objetivo conseguir que el individuo se aproxime al objeto meta, mientras que la región superficial del acúmulo se encuentra más implicada en las manifestaciones conductuales que caracterizan a la fase consumatoria.

Por lo que respecta al sistema motivacional de evitación, es necesario reseñar el *sistema de inhibición conductual*, también propuesto por Gray (1982). Este sistema inhibe la conducta en respuesta a los estímulos condicionados de castigo, a la frustración tras la ausencia de recompensa y a los estímulos nuevos relacionados con el miedo. Así, cuando se detectan señales de (estímulos condicionados asociados a) castigo o ausencia de refuerzo, así como estímulos nuevos, el sistema de inhibición conductual suprime cualquier patrón de conducta en curso, activa la corteza -a través de su influencia activadora sobre el Sistema Activador Reticular Ascendente (SARA)- y dirige la atención hacia los estímulos relevantes. Esto es, además de inhibir la conducta, el sistema de inhibición conductual produce un incremento importante en la activación inespecífica -activación generalizada-, dirige la atención hacia los eventos ambientales¹¹, especialmente los estímulos nuevos, con la finalidad de obtener la mayor información posible, y prepara al organismo para la eventual ejecución de una actividad vigorosa.

En cuanto a los efectos inhibitorios sobre la conducta, los paradigmas prototípicos se refieren a la evitación pasiva y a la extinción. La evitación pasiva se relaciona con la inhibición de la conducta por el sistema de inhibición conductual en respuesta a las señales de castigo, mientras que la extinción se relaciona con la inhibición de la conducta por el sistema de inhibición conductual en respuesta a las señales de frustración por no recompensa. Como se puede apreciar, existe una característica anticipatoria en la actividad del sistema de inhibición conductual: son los estímulos condicionados asociados a las amenazas, incluso a las potenciales amenazas de los estímulos nuevos, los que promueven su activación. En última instancia, el sistema de inhibición conductual es activado por estímulos que también dan lugar a la ocurrencia de la ansiedad, apreciando que la administración de sustancias que reducen la ansiedad también producen una importante disminución en la actividad de dicho sistema. Por esa razón, Gray (1982) propone que el sistema de inhibición conductual constituye el substrato neurofisiológico de la ansiedad.

Las estructuras neuroanatómicas que posibilitan el funcionamiento de este sistema, participando en la activación del organismo son las siguientes: (a) la formación del hipocampo; (b) el área septal; (c) algunas estructuras del circuito de Papez; (d) el hipotálamo; (e) las proyecciones noradrenérgicas y serotoninérgicas ascendentes desde el locus cerúleo y rafe troncoencefálicos respectivamente); y (f) la corteza prefrontal.

Como señala Gray (1999), la característica central del sistema consiste en la función de comparación que en él se realiza. A partir de la información almacenada, el individuo realiza distintas predicciones, las cuales son comparadas con la información que de forma continuada está recibiendo el individuo desde el mundo exterior. Esta función de comparación es fundamental para entender cuál será la conducta resultante en ese individuo. Desde un punto de

¹¹ De hecho, en ocasiones el propio Gray se refiere al sistema de inhibición conductual en términos de sistema relacionado con las conductas de “*parar, mirar y escuchar*”, para enfatizar la redirección atencional hacia los estímulos ambientales.

vista neurobiológico, es correcto hablar de un sistema septo-hipocámpico para entender la inhibición conductual. Así, la función de comparación tiene lugar en el **área subicular**, ubicada en la formación del hipocampo. Esta zona recibe información desde la corteza prefrontal -que prepara los planes, las expectativas y las estimaciones-, desde la corteza entorrinal -que permite el acceso a la información almacenada-, y desde el tálamo -que transmite la información sensorial que llega del exterior. A partir de toda la información disponible, el emparejamiento se realiza entre la información que llega del ambiente y la información que el individuo ya posee. Además, la gran comunicación que mantiene el área subicular con múltiples estructuras importantes, tales como el área del septum y el circuito de Papez, le permiten llevar a cabo la ejecución de las conductas apropiadas, o la inhibición de las mismas. Gray (1991a) ha señalado cuáles son los pasos que tienen lugar para que el área subicular desempeñe la función de comparador: 1) verificación de la información que llega del ambiente; 2) utilización de toda la información que el sujeto tiene almacenada; 3) a partir de toda la información disponible, predice cuál será el siguiente paso en el mundo perceptual o ambiente; 4) compara el estado actual del ambiente con el estado predicho; 5) decide si existe similitud entre ambos estados; 6) si existe similitud, procede a la actuación habitual; 7) si no existe similitud, detiene los actuales programas de acción, aparecen las características conductuales típicas del sistema de inhibición conductual, e intenta conseguir más información para resolver la dificultad que ha interrumpido el programa.

Desde el punto de vista del sistema motivacional de evitación, cuando la función de comparación da como resultado discrepancia o incertidumbre, se produce la activación del sistema de inhibición conductual que, entre otras cosas, da lugar a la experiencia afectiva de ansiedad. Por esa razón, como indicábamos, la disminución o supresión de la ansiedad mediante la administración de fármacos puede ser considerada como un camino apropiado para entender el funcionamiento del sistema de inhibición conductual.

En este orden de cosas, Davidson (1999) propone un procedimiento que puede aportar información para conocer la neurobiología del sistema motivacional de evitación. Concretamente, señala que, utilizando el condicionamiento clásico con connotaciones aversivas, es posible detectar qué zonas cerebrales participan para que ocurra la extinción. Una de las zonas en las que se aprecia una mayor actividad mediante este tipo de procedimientos es la corteza prefrontal, particularmente las zonas orbitofrontal y dorsolateral (Hugdahl, 1998). Son resultados interesantes, teniendo en cuenta que la corteza prefrontal es una de las zonas relevantes también en la propuesta que hace Gray (1999) cuando se refiere al sistema de inhibición conductual.

En definitiva, a partir de los resultados que actualmente se poseen respecto a la neurobiología motivacional, parece bastante consolidada la participación de determinadas estructuras. En cuanto al sistema motivacional de aproximación, las estructuras neurobiológicas se localizan en la corteza prefrontal medial y, de manera especial, en el núcleo acúbeo -en particular, la zona superficial de dicho núcleo parece encontrarse directamente implicada en la convergencia de información motivacionalmente relevante. De hecho las neuronas de esta zona incrementan su tasa de disparo en el momento en el que se produce la expectativa de refuerzo. Por otra parte, entre las estructuras neurobiológicas implicadas en el sistema motivacional de evitación se incluyen diversas zonas, como la amígdala, la región polar del lóbulo temporal y el

hipotálamo, aunque, de forma genérica, la formación del hipocampo y el área septal parecen ser las zonas que tienen una mayor repercusión sobre la inhibición. El neurotransmisor que parece jugar un papel destacado en el funcionamiento de este sistema es el ácido *gamma* aminobutírico (GABA). Sin embargo, no está perfectamente delimitado cómo podría ejercer su función en el sistema de inhibición conductual. El hecho de que las neuronas que poseen receptores para el GABA posean también receptores para las benzodiacepinas hace pensar en la existencia de benzodiacepinas intrínsecamente producidas por el propio organismo. Así, las benzodiacepinas potencian la acción inhibitoria del GABA, ya que, en primer lugar, las benzodiacepinas se fijan a sus receptores específicos, para, en segundo lugar, modificar los receptores específicos del GABA, haciéndolos especialmente sensibles para que el GABA pueda ejercer su efecto inhibitor. No obstante, como indicábamos, el mecanismo exacto de funcionamiento no se conoce a la perfección.

La nueva Etología

La nueva orientación, o reorientación, observada en el campo de la Etología está relacionada con la Etología Humana, con la consiguiente repercusión sobre los nuevos ámbitos de aplicación, así como con la reformulación de ciertas ideas básicas de la clásica orientación etológica. En este marco de referencia, la Etología Humana representa una de las vertientes más interesantes dentro de la Etología actual. El representante por excelencia en esta forma de ver la continuidad interespecífica al estilo del evolucionismo es Eibl-Eibesfeldt. Su obra *Amor y Odio: La Historia Natural de los Patrones de Conducta* (1972) es piedra angular en cuanto a los objetivos y directrices esenciales de la Etología Humana. En el ámbito particular de la conducta de agresión, que es uno de los temas que más ha desarrollado Eibesfeldt, se propone que esta conducta es instintiva, apreciando que, cuando los animales de especies inferiores no pueden llevarla a cabo, se incrementa la probabilidad de que ocurra, incluso aunque no exista un estímulo especialmente apropiado para desencadenar dicha conducta¹². Existe una necesidad innata de manifestar la conducta de agresión. Este carácter innato de la conducta de agresión incluye también a la especie humana, proponiendo que la guerra, como expresión de dicha necesidad innata, es inevitable (Eibl-Eibesfeldt, 1972). En posteriores trabajos de Eibl-Eibesfeldt (1979, 1984) se pone de relieve que, si bien muchos patrones de conducta humana son innatos, parece necesario reformular algunas definiciones y delimitaciones conceptuales. En cualquier caso, la amplia investigación realizada en este tema ha permitido comparar culturas de muy diversa índole y nivel de desarrollo, pudiendo constatar aspectos de sumo interés en temas como la expresión facial (Hager y Ekman, 1979; Kleinke, 1986; Kagen, Reznick y Snidman, 1988; Adler, 1989), o el habla (Lenneberg, 1960, 1967; Marler, 1970; Mattingly, 1972; Liberman y Mattingly, 1989). En cuanto a la modificación de las ideas básicas, como acabamos de comentar, Eibl-Eibesfeldt (1970) ya señalaba que, si bien parece innegable que la conducta se encuentra parcialmente determinada por la genética, probablemente haya que modificar ciertas consideraciones arraigadas, entre ellas la de *instinto*. Así, como recientemente indican algunos autores (American Psychological Society, 1997; Beck, 2000), los psicólogos y biólogos que escriben hoy sobre la conducta aprendida y no aprendida coinciden en esa determinación parcialmente genética de la conducta; sin embargo, apenas utilizan el término *instinto*, a no ser

¹² Como claramente se aprecia, la idea de Eibesfeldt se deriva de la concepción *hidráulica* etológica para explicar cómo el nivel de energía acumulada hace disminuir los umbrales para la ejecución de una conducta.

que lo hagan como una referencia histórica de lo mucho que la Etología ha aportado al conocimiento descriptivo y funcional de la conducta. Parece más pertinente referirse a *una dimensión genética que establece el potencial para las conductas específicas de la especie*. Luego, dependiendo de las condiciones ambientales en las que se desenvuelve cada individuo, ese potencial para una conducta determinada será más o menos probable. En este marco de referencia, creemos que una de las aportaciones más relevantes, por el aperturismo que supuso en su momento a la hora de entender la implicación de los factores genéticos y aprendidos en la conducta de cualquier especie, tiene que ver con lo que Mayr (1974) ha denominado **programas abiertos y cerrados**: los primeros pueden ser modificados por la experiencia, por el aprendizaje, mientras que los segundos (instintos, en la argumentación de Mayr) no pueden ser modificados por la experiencia ni por el aprendizaje. El concepto de **programa** que utiliza Mayr es muy parecido al concepto de **preparación** de Seligman (Seligman, 1970; Seligman y Hager, 1972). Para Seligman, existen (a) **conductas preparadas**, que son, bien las conductas instintivas, bien las conductas que rápida y fácilmente se aprenden; (b) **conductas contrapreparadas**, que son conductas muy difícilmente aprendidas, incluso conductas imposibles de aprender; (c) entre los dos extremos comentados se encuentran las **conductas no preparadas**, que son conductas que implican la asociación entre estímulos del ambiente y respuestas del organismo; estas asociaciones tienden a ser arbitrarias, y el aprendizaje suele ser más lento y costoso que en las conductas preparadas. Las aportaciones de Mayr y de Seligman son relevantes y útiles. En efecto, tal como se aprecia en algunos trabajos actuales (Rozin, Haidt, McCauley e Imada, 1997; Rozin, Haidt y McCauley, 1999), con la utilización de explicaciones similares a las comentadas, es posible entender cómo la emoción de asco es funcional, no sólo en el ámbito biológico, en el cual se localizan sus orígenes (ingestión de alimentos), sino también en la gran diversidad de situaciones sociales, morales, etc., en las que, con bastante frecuencia, ocurre dicha emoción. En este marco de referencia, Ferris y De Vries (1997) han aplicado los nuevos argumentos etológicos -esencialmente el de la preparación- para explicar la conducta agresiva y la conducta de afiliación, enfatizando la relevancia del sustrato neurobiológico, presente también en el ser humano, hecho éste que podría explicar ciertas conductas aparentemente no racionales en la especie humana.

Dentro de esta orientación de la Etología Humana, las conductas que tienen que ver con el sexo y la agresión son las que más atención han acaparado por parte de los investigadores. En el ámbito de la conducta sexual, merece la pena destacar un trabajo llevado a cabo recientemente por Bereczkei, Voros, Gal y Bernath (1997), en el que dichos autores estudian las preferencias sexuales de hombres y mujeres a la hora de elegir pareja. Algunos de los resultados más llamativos son los siguientes: a) las mujeres consideran más que los hombres los ingresos económicos de su potencial pareja; b) las mujeres que ofrecían signos de mayor atracción física eran las más solicitadas por los hombres; c) cuanto mayor era el atractivo, así como la condición física, que las mujeres creían poseer, mayores eran los requisitos que exigían a sus potenciales parejas en los planos financiero y ocupacional; d) recíprocamente, cuanto mayor era el nivel económico y el estatus ocupacional de los hombres, más exigentes eran éstos en cuanto al grado de atracción física en la potencial pareja; e) las mujeres apreciaban considerablemente la implicación y dedicación familiar de su potencial pareja. Como comentan los autores, en cierta medida, no deja de ser una forma diferente de selección "*natural*", en la que cada uno de los

participantes trata de conseguir la mayor probabilidad de adaptación, en forma de reproducción y crianza de los hijos. En el ámbito de la conducta de agresión, Koolhaas, de Boer y Bohus (1997) ponen de relieve que la conducta agresiva puede ser considerada como un exponente más de las muchas o pocas posibilidades de respuesta que posee un individuo a la hora de enfrentarse a las exigencias de su medio ambiente; esto es, la conducta agresiva puede ser considerada como una forma más de control y adaptación al medio. Además, como indica Fridlund (1997), cualquiera de las posibilidades de respuesta de agresión que muestra un individuo para adaptarse al medio ambiente, incluidas las manifestaciones expresivas, puede ser considerada como una estrategia motivacional asociada a determinados estados neuroquímicos cerebrales concretos, así como a determinados sistemas y circuitos neuroanatómicos.

En este marco de referencia, relacionado con la agresión, Schiefenhoevel (1986), uno de los discípulos más directos de Eibl-Eibesfeldt, lleva investigando desde la década de los ochenta la interacción existente entre las dimensiones instintiva y aprendida para explicar esta conducta motivada en la especie humana, poniendo de relieve cómo, por una parte, parece innegable la dimensión genética, y cómo, por otra parte, es imprescindible considerar la dimensión cultural, que ejerce una influencia importante en la ejecución instintiva de una conducta motivada como la agresión. Recientemente, el propio Schiefenhoevel (1997) ha publicado los resultados de una sugerente investigación centrada en la comunicación no verbal. Así, existe una clara similitud en las manifestaciones, gestos y expresiones entre los individuos de distintas especies, lo que hace pensar en una suerte de universalidad gestual, de comunicación no verbal, muchas veces con connotaciones emocionales.

El tema de la interacción entre los aspectos biológicos y culturales ha llevado a que algunos autores (Munro, 1997) sugieran que es la perspectiva más atractiva en el ámbito de la Nueva Etología. En efecto, dice el autor que, desde la orientación psicológica, el estudio de la Motivación se ha llevado a cabo desde las perspectivas biológica, conductual o cognitivista. Desde cualquiera de dichas perspectivas se ha asumido que la orientación más científica es aquella que se fundamenta en parámetros biológicos; esto es, aquella que trata de entender la conducta motivada de un individuo, desde la perspectiva de las necesidades que el organismo requiere satisfacer para sobrevivir. En el otro extremo del hipotético continuo, sigue argumentando Munro, se encuentra la orientación cultural, aquella que propone la imposibilidad de entender la conducta motivada del ser humano sin recurrir a las variables sociales, y fundamentalmente a las variables culturales: la motivación es el resultado de las influencias culturales. En esta segunda perspectiva, el individuo como tal no es importante, ya que lo que cuenta es el grupo en su conjunto, con sus influencias ineludibles sobre todos y cada uno de los miembros que lo conforman. Estas orientaciones teóricas han sido verificadas empíricamente en el campo aplicado, particularmente en el ámbito laboral (Erez, 1997), poniéndose de relieve cómo parece imprescindible considerar los factores culturales para entender la dimensión motivacional de la conducta de los empleados y de los jefes. Incluso, como han señalado recientemente Geary, Hamson, Chen, Liu y Hoard (1998), la influencia cultural es ineludible cuando se quiere entender cómo se producen los sesgos en el funcionamiento cognitivo, referidos éstos a las preferencias motivacionales, a la elección de objetivos atractivos, etc. La interacción entre los factores evolucionistas y los culturales está presente y ejerce su impacto desde los primeros momentos en los que un individuo interactúa con los demás. No obstante, los

efectos de tal influencia comienzan a hacerse patentes cuando ese individuo inicia su formación y aprendizaje en el ámbito escolar.

Creemos que una de las orientaciones que la Etología Humana está promoviendo se refiere a lo que podríamos denominar *reciprocidad de influencias*. Así, es bien conocida la importante aportación procedente de la investigación y el estudio llevados a cabo con sujetos de especies inferiores, tanto en campo abierto como en el laboratorio, para llegar a conocer mejor la conducta humana. Pero, ahora se está produciendo el efecto opuesto; es decir, desde las orientaciones más recientes de la Psicología, básicamente los planteamientos cognitivistas, se está aportando un bagaje importante de recursos para establecer con un mayor o menor grado de certeza la existencia de procesos cognitivos superiores en los individuos de especies inferiores. Es lo que Bekoff (1995) llega a denominar “*Etología Cognitiva*”, que podría ser considerada como la disciplina que, desde planteamientos evolucionistas y comparativos, estudia los procesos de pensamiento, la conciencia, las creencias o la racionalidad de los animales no humanos. Lo que subyace a este tipo de formulaciones es una forma de propositividad en la conducta de los animales inferiores, que, tal como propone Millikan (1997), podría ser de dos tipos: por una parte, propositividad biológica, relacionada con la satisfacción de necesidades biológicas básicas de un modo ciego, instintivo, y, por otra parte, una *propositividad intencional* -permítasenos la expresión-, que implica una actividad cognitiva más elaborada, en la que se incluye la confección de planes, la posesión de un mapa cognitivo, etc. En este mismo sentido se ha pronunciado recientemente Burghardt (1997), quien, en un trabajo significativamente denominado *Amending Tinbergen: A Fifth Aim for Ethology*, propone que se incluya un quinto objetivo básico en la Etología, además de los cuatro propuestos por Tinbergen, que exponíamos anteriormente, a saber: **el conocimiento de las experiencias privadas del sujeto investigado**. Este tipo de propuesta lleva implícita la consideración de la dimensión cognitiva del sujeto que está siendo estudiado, aunque éste pertenezca a una especie inferior. La metodología susceptible de ser utilizada incluye también el antropomorfismo, aunque Burghardt propone una estricta actitud crítica en las interpretaciones. Modestamente, estimamos que este tipo de planteamientos en los que se lleva a cabo una metodología basada en el antropomorfismo puede resultar, como poco, confuso, pudiendo llegar a ser metodológicamente incorrecto si no se explica previamente cuáles son las limitaciones que posee esta metodología, y cuáles las especulaciones que se realizan a partir de los resultados obtenidos. Si asumimos que antropomorfismo es un término referido a la atribución de pensamientos, sentimientos y motivos humanos a individuos de especies no humanas, podemos estar cometiendo un error. Veamos. Si bien no parece haber discusión en cuanto a la existencia de emociones y de motivos en los individuos de muchas especies inferiores, la existencia de pensamiento es un tema lo suficientemente desconocido como para que se pueda realizar dicha atribución. Como mucho, tal como indican algunos autores (Davis, 1997; Zayan y Vauclair, 1998), podríamos hablar de actividad cognitiva, pero no de pensamiento. En un animal de especie inferior, podemos localizar la activación de ciertas zonas corticales cuando trata de solucionar problemas, o cuando se relaciona y se comunica con sus congéneres; pero, cuál sea la representación mental que está teniendo lugar en ese momento, así como el contenido de la actividad cortical, son interrogantes para los que, en este momento, es difícil hallar respuestas apropiadas. En los últimos años, algunos autores (Griffin, 1992; Gould y Gould, 1994) han propuesto un reto sugerente al defender la existencia de una mente en los animales de especies inferiores. La diferencia entre la mente de estos individuos y la mente humana, dicen los autores, es sólo cuestión de complejidad, pero no cabe hablar de diferencias

cualitativas. Es más, el estudio de la mente de los individuos de especies inferiores puede ayudar a comprender de un modo más exhaustivo la mente humana (Gould y Gould, 1994). Además, la constatación de estrategias que van más allá de las conductas orientadas a la supervivencia, la planificación de la caza, la defensa grupal, etc, hacen pensar en la más que probable existencia de una mente, más sencilla si se quiere, pero mente al fin, en estos individuos de especies inferiores (Griffin, 1992).

En suma, la nueva Etología Humana está yendo bastante más allá de lo que divisó Eibl-Eibesfeldt con sus ya clásicas formulaciones, al proponer que la Etología no tiene que hacer ningún tipo de distinción con los sujetos que estudia, pues en todas las especies se pueden aplicar diseños variados para conocer mejor la conducta. En nuestros días, con claras vinculaciones evolucionistas, se defiende que los hallazgos en el conocimiento de la conducta de cualquier especie, aunque no sean completamente extrapolables a otra especie, sí que pueden aportar información relevante. En este sentido, y por citar uno de los ámbitos importantes de investigación, se puede afirmar que la investigación motivacional desde un planteamiento etológico es esencial para entender las dimensiones neurobiológicas de la Motivación en el ser humano (Depue y Collins, 1999). De hecho, la investigación neurobiológica con especies inferiores ha permitido establecer ciertas características comunes en el ámbito de los mamíferos, que, con el tiempo, ha podido ser ratificada en el ser humano. El caso de la participación dopaminérgica, con sus influencias sobre el estriado, es uno de los argumentos que en la actualidad se defienden para entender cómo el ser humano es capaz de regular el nivel de activación implicado en las conductas motivadas. Pero, y estimamos que no menos importante, también es posible considerar la influencia inter específica en sentido inverso. Así, con matices, por supuesto, se puede apreciar en la actualidad cómo los conocimientos de la conducta humana pueden servir de referencia para aproximarnos más al funcionamiento no observable de los individuos de especies inferiores.

CONCLUSIONES

A modo de corolario, nos gustaría establecer algunos aspectos que reflejan los puntos relevantes de lo que ha sido el curso de la orientación biológica en el estudio de la Motivación. Son aspectos que, a nuestro juicio, podrían ser considerados como los hitos que ayuden a perfilar lo que tiene que ser el futuro inmediato en el campo de estudio del proceso que nos ocupa.

Por una parte, consideramos que es imprescindible seguir avanzando en el conocimiento de las estructuras que participan y que permiten el desarrollo de las conductas motivadas, tanto en lo que se refiere a la activación e interés que puede producir un determinado estímulo u objetivo, cuanto en lo referido a la forma mediante la que un individuo trata de conseguir dicho objetivo.

Por otra parte, el conocimiento de los mecanismos biológicos implicados en la motivación se encuentra relacionado con todo lo referente a los sistemas de refuerzo, entendiendo que los individuos siempre experimentan motivación cuando esperan

alcanzar, o luchar para conseguir alcanzar, algún objetivo que incremente su probabilidad de supervivencia, su capacidad de adaptación y su calidad de vida.

Independientemente de las orientaciones que puedan predominar en un momento dado, las investigaciones dirigidas a conseguir un mejor conocimiento de los mecanismos biológicos implicados en la conducta motivada, y, de forma más genérica, en el proceso motivacional, constituyen aspectos de los que no se puede prescindir en una ciencia como la psicológica.

Referencias

- Adler, T. (1989). Shy monkeys are born, not made. *American Psychological Association Monitor*, Agosto, 5.
- Alcock, J. (1998). *Animal Behavior: An Evolutionary Approach (6th ed.)*. Sunderland, MA: Sinauer Associates, Inc.
- Alexander, G.E.; DeLong, M.R. y Strick, P.L. (1986). Parallel organization of functionally segregated circuits linking basal ganglia and cortex. *Annual Review of Neuroscience*, 9, 357-381.
- American Psychological Society (1997). Reducing violence: A research agenda. *Human Capital Initiative, Report 5 (October)*, 4-24.
- Baerends, G.P. y Groothuis, T.G. (1993). The 'fixed action pattern' concept revisited: An ethological commentary on the chapters by Prechtl and Provine. En A.F. Kalverboer y B. Hopkins (eds.): *Motor Development in Early and Later Childhood: Longitudinal Approaches. European Network on Longitudinal Studies on Individual Development (ENLS)* (pp. 74-88). Nueva York: Cambridge University Press.
- Barron, K.E. y Harackiewicz, J.M. (2001). Achievement goals and optimal motivation: Testing multiple goal models. *Journal of Personality and Social Psychology*, 80(5), 706-722.
- Batini, C.; Moruzzi, G.; Palestini, M.; Rossi, G.F. y Zanchetti, A. (1959). Effect of complete pontine transections on the sleep-wakefulness rhythm: The midpontine pretrigeminal preparation. *Archives Italiennes de Biologie*, 97, 1-12.
- Beach, F.A. (1955). The descent of instinct. *Psychological Review*, 62, 401-410.
- Beck, R.C. (2000). *Motivation: Theories and Principles. Fourth Edition*. Englewood Cliffs, Nueva Jersey: Prentice-Hall.
- Bekoff, M. (1995). Cognitive ethology and the explanation of nonhuman animal behavior. En H. Roitblat y J.A. Meyer (eds.): *Comparative Approaches to Cognitive Science. Complex Adaptive Systems* (pp. 119-150). Cambridge, MA: The MIT Press.

- Bereczkei, T.; Voros, S.; Gal, A. y Bernath, L. (1997). Resources, attractiveness, family commitment: Reproductive decisions in human mate choice. *Ethology*, Vol. 103(8), 681-699.
- Bernard, C. (1856). *Leçons de Physiologie Expérimentale Appliquée a la Médecine Faites au College de France*, Vol. 2. París: Bailliere.
- Blanchard, D.C. y Blanchard, R.J. (1984). Affect and aggression: An animal model applied to human behavior. En R.J. Blanchard y D.C. Blanchard (eds.): *Advances in the Study of Aggression* (pp. 1-62). Orlando, FL: Academic Press.
- Blanchard, D.C. y Blanchard, R.J. (1990). Behavioral correlates of chronic dominance-subordination relationships of male rats in a seminatural situation. *Neuroscience and Behavioral Reviews*, 14, 455-462.
- Boring, E.G. (1950/1983). *Historia de la Psicología Experimental*. México: Trillas.
- Bremer, F. (1935). Cerveau isolé et physiologie du sommeil. *Compte Rendu de la Société de Biologie*, 118, 1235-1241.
- Brown, R.G. y Pluck, G. (2000). Negative symptoms: The 'pathology' of motivation and goal-directed behaviour. *Trends in Neurosciences*, 23(9), 412-417.
- Burghardt (1973) Burghardt, G.M. (1973). Instinct and innate behavior: Toward an ethological psychology. En J.A. Nevin (ed.): *The Study of Behavior: Learning, Motivation, Emotion, Instinct*. Glenview, Illinois: Scott, Foresman.
- Burghardt, G.M. (1997). Amending Tinbergen: A fifth aim for ethology. En R.W. Mitchell y N.S. Thompson (eds.): *Anthropomorphism, Anecdotes, and Animals. SUNY series in Philosophy and Biology* (pp. 254-276). Albany, NY: State University of New York Press
- Cannon W.B. y Washburn, A.L. (1912). An explanation of hunger. *American Journal of Physiology*, 29, 444-454.
- Cannon, W.B. (1929). *Bodily Changes in Pain, Hunger, Fear and Rage*. Nueva York: Harper and Row.
- Cannon, W.B. (1932). *The Wisdom of the Body*. Nueva York: W.W. Norton.
- Cannon, W.B. (1935). Stresses and strains of homeostasis. *American Journal of Medical Science*, 189, 1-14.
- Carlsson, A. (1988). The current status of the dopamine hypothesis of schizophrenia. *Neuropsychopharmacology*, 1(3), 179-186.
- Carpintero, H. (1978). *Historia de la Psicología*. Madrid: U.N.E.D.

- Child, C.M. (1924). *Physiological Foundations of Behavior*. Nueva York: Holt.
- Cofer, C.N. y Appley, M.H. (1979). *Psicología de la Motivación*. México: Trillas.
- Cooper, J.B. (1985). Comparative Psychology and Ethology. En G.A. Kimble y K. Schlesinger (eds.): *Topics in the history of Psychology*. Vol. 1 (pp. 1-20). Hillsdale, Nueva Jersey: Lawrence Erlbaum Association.
- Costall, A. (1999). Lloyd Morgan, and the rise and fall of "animal psychology". *Society and Animals*, Vol 6(1), 13-29.
- Cousins, M.S. y Salamone, J.D. (1994). Nucleus accumbens dopamine depletions in rats affect relative response allocation in a novel cost/benefit procedure. *Pharmacology and Biochemistry of Behavior*, 49, 85-91.
- Covington, M.V. (2000). Goal theory, motivation, and school achievement: An integrative review. *Annual Review of Psychology*, 51, 171-200.
- Craig, W.O. (1918). Appetites and aversions as constituents of instincts. *Biological Review*, 34, 91-107.
- Cziko, G. (1995). *Without miracles: Universal selection theory and the second Darwinian revolution*. Cambridge, MA: The MIT Press.
- Darwin, C.R. (1872/1965). *The Expression of the Emotions in Man and Animals*. Chicago: University of Chicago Press.
- Darwin, C.R. (1859). *On the Origin of Species by means of Natural Selection*. Londres: Murray.
- Davidson, R.J. (1992). Anterior cerebral asymmetry and the nature of emotion. *Brain and Cognition*, 6, 245-268.
- Davidson, R.J. (1993). Cerebral asymmetry and emotion: Conceptual and methodological conundrums. *Cognition and Emotion*, 7, 115-138.
- Davidson, R.J. (1999). The functional neuroanatomy of emotion and affective style. *Trends in Cognitive Sciences*, 3, 11-21.
- Davidson, R.J. (2000). The functional neuroanatomy of affective style. En R.D. Lane y L. Nadel (eds.): *Cognitive Neuroscience of Emotion* (pp. 371-388). Nueva York: Oxford University Press.
- Davis, H. (1997). Animal cognition versus animal thinking: The anthropomorphic error. En R.W. Mitchell y N.S. Thompson (eds.): *Anthropomorphism, Anecdotes, and Animals*. SUNY series in Philosophy and Biology (pp. 335-347). Albany, NY: State University of New York Press.

- Dawkins, R. (1976). *El Gen Egoísta*. Barcelona: Salvat.
- Deckers, L. (2001). *Motivation. Biological, Psychological, and Environmental*. Boston: Allyn and Bacon.
- Delgado, J.M.R.; Roberts, W.W. y Miller, N.E. (1954). Learning motivated by electrical stimulation of the brain. *American Journal of Physiology*, 179, 587-593.
- Depue, R.A. y Collins, P.F. (1999). Neurobiology of the structure of personality: Dopamine, facilitation of incentive motivation, and extraversion. *Behavioral and Brain Sciences*, Vol. 22(3), 491-569.
- Derryberry, D. y Tucker, D.M. (1991). The adaptative base of the neural hiererchy: Elementary motivational controls on network function. En R.A. Dienstbier (ed.): *Nebraska Symposium on Motivation 1990* (pp. 289-342). Lincoln: University of Nebraska Press.
- Dewsbury, D.A. (1994). John B. Watson: Profile of a comparative psychologist and protoethologist. En J.T. Todd y E.K. Morris (eds.): *Modern perspectives on John B. Watson and classical behaviorism*. Contributions in psychology, No. 24. (pp. 141-144). Westport, CT: Greenwood.
- Duffy, E. (1934). Emotion: An example of the need for reorientation in psychology. *Psychological Review*, 41, 184-198.
- Duffy, E. (1962). *Activation and Behavior*. Nueva York: Wiley.
- Duffy, E. (1972). Activation. En N.S. Greenfield y R.A. Sternbach (eds.): *Handbook of Psychophysiology* (pp. 577-622). Nueva York: Holt, Rinehart and Winston.
- Duffy, J.D. (1997). The neural substrates of motivation. *Psychiatric Annals*, Vol. 27(1), 24-29.
- Eibl-Eibesfeldt, I. (1970). *Ethology: The Biology of Behavior*. Nueva York: Holt, Rinehart and Winston.
- Eibl-Eibesfeldt, I. (1972). *Love and Hate: The Natural History of Behavior Patterns*. Nueva York: Holt. Rinehart and Winston.
- Eibl-Eibesfeldt, I. (1979). *The Biology of Peace and War*. Nueva York: Viking Press.
- Eibl-Eibesfeldt, I. (1984). *Die Biologie des Menschlichen Verhaltens*. Munich: Grundrib der Humanethologie.
- Elliot, A.J. y Covington, M.V. (2001). Approach and avoidance motivation. *Educational Psychology Review*, 13(2), 73-92.
- Epstein, A.N. (1982). Instinct and motivation as explanations for complex behavior. En D.W. Pfaff (ed.): *The Physiological Mechanisms of Motivation*. Nueva York: Springer-Verlag.

- Erez, M. (1997). A culture-based model of work motivation. En P.C. Earley y M. Erez (eds.): *New Perspectives on International Industrial/Organizational Psychology. The New Lexington Press Management and Organization Sciences Series and New Lexington Press Social and Behavioral Sciences Series* (pp. 193-242). San Francisco, CA: The New Lexington Press/Jossey-Bass Inc, Publishers.
- Evans, P. (1989). *Motivation and Emotion*. Londres: Routledge.
- Everitt, B.J. (1990). Sexual motivation: a neural and behavioral analysis of the mechanisms underlying appetitive copulatory responses of male rats. *Neuroscience Biobehavioral Review*, 14, 217-232.
- Eysenck, H.J. (1967). *The Biological Basis of Personality*. Springfield, Illinois: Thomas.
- Eysenck, H.J. (Ed.) (1976). *The Measurement of Personality*. Baltimore: University Park Press.
- Eysenck, H.J. (Ed.) (1981). *A Model for Personality*. Nueva York: Springer-Verlag.
- Fernández-Abascal, E.G. y Palmero, F. (1995). Activación. En E.G. Fernández-Abascal (ed.): *Manual de Motivación y Emoción* (pp. 57-111). Madrid: Centro de Estudios Ramón Areces.
- Ferris, C.F. y De Vries, G.J. (1997). Ethological models for examining the neurobiology of aggressive and affiliative behaviors. En D.M. Stoff y J. Breiling (eds.): *Handbook of antisocial behavior* (pp. 255-268). Nueva York: John Wiley and Sons.
- Figler, M.H.; Mills, C.J. y Petri, H.L. (1974). Effects of imprinting strength on stimulus generalization in chicks (*Gallus gallus*). *Behavioral Biology*, 12, 541-545.
- Fowles, D.C. (1994). A motivational theory of psychopathology. En W.D. Spaulding (ed.): *Integrative Views of Motivation, Cognition, and Emotion Vol. 41 of the Nebraska Symposium on Motivation* (pp. 181-238). Lincoln: University of Nebraska Press.
- Fox, N.A. y Davidson, R.J. (1984). Hemispheric substrates for affect: A developmental model. En N.A. Fox y R.J. Davidson (eds.): *The Psychobiology of Affective Development* (pp. 353-381). Hillsdale, NJ: Lawrence Erlbaum Associates.
- Franken, R.E. (1998). *Human Motivation*. Pacific Grove, California: Brooks/Cole Publishing Company.
- Fridlund, A.J. (1997). The new ethology of human facial expressions. En J.A. Russell y J.M. Fernández-Dols (eds.): *The Psychology of Facial Expression. Studies in Emotion and Social Interaction, 2nd series* (pp. 103-129). Nueva York: Cambridge University Press

- Fuster, J.M. (1958). Effects of stimulation of brain stem on tachistoscopic perception. *Science*, 127, 150.
- Gardner, H. (1987). *La Nueva Ciencia de la Mente. Historia de la Revolución Cognitiva*. Buenos Aires: Paidós.
- Geary, D.C.; Hamson, C.O.; Chen, G.P.; Liu, F. y Hoard, M.K. (1998). A biocultural model of academic development. En S.G. Paris y H.M. Wellman (eds.): *Global Prospects for Education: Development, Culture, and Schooling* (pp. 13-43). Washington: American Psychological Association.
- Goldberg, M.E. y Bushnell, B.C. (1981). Behavioral enhancement of visual responses in monkey cerebral cortex: II. Modulation in frontal eye fields specifically to related saccades. *Journal of Neurophysiology*, 46, 773-787.
- Goldsmith, H.H. (1993). Temperament: Variability in developing emotion systems. En M. Lewis y J.M. Haviland (eds.): *Handbook of Emotions* (pp. 353-364). Nueva York: The Guilford Press.
- Gosling, S.D. y John, O.P. (1999). Personality dimensions in nonhuman animals: A cross-species review. *Current Directions in Psychological Science*, 8, 69-75.
- Gould, J.L. y Gould, C.G. (1994). *The Animal Mind*. Nueva York: Scientific American Library/Scientific American Books.
- Graham, S. y Weiner, B. (1996). Theories and principles of motivation. En D.C. Berliner y R.C. Calfee (eds.): *Handbook of Educational Psychology* (pp. 63-84). Nueva York: Macmillan Library Reference Usa.
- Gray, J.A. (1971). *The Psychology of Fear and Stress*. Nueva York: McGraw-Hill.
- Gray, J.A. (1982). *The Neuropsychology of Anxiety: An Enquiry into the Functions of the Septohippocampal System*. Oxford: Oxford University Press.
- Gray, J.A. (1991). The neuropsychology of temperament. En J. Strelau y A. Angleitner (eds.): *Explorations in Temperament. International Perspectives on Theory and Measurement* (pp. 87-128). Londres: Plenum Press.
- Gray, J.A. (1999). Cognition, emotion, conscious experience and the brain. En T. Dalgleish y M. Power (eds.): *Handbook of Cognition and Emotion* (pp. 83-102). Chichester: Wiley.
- Gray, J.A. y McNaughton, N. (1996). The neuropsychology of anxiety: Reprise. En D.A. Hope (ed.): *Nebraska Symposium on Motivation, 1995: Perspectives on Anxiety, Panic, and Fear. Current Theory and Research in Motivation, Vol. 43* (pp. 61-134). Lincoln, NE: University of Nebraska Press.
- Griffin, D.R. (1992). *Animal Minds*. Chicago, IL: The University of Chicago Press.

- Haber, S.N. y McFarland, N.R. (1999). The concept of the ventral striatum in nonhuman primates. En J.F. McGinty (ed.): *Advancing from the Ventral Striatum to the Extended Amygdala: Implications for Neuropsychiatry and Drug Use: In Honor of Lennart Heimer. Annals of the New York Academy of Sciences*, Vol. 877 (pp. 33-48). Nueva York: New York Academy of Sciences.
- Habib, M. (1998). Apathie, aboulie, athymhormie: vers une neurologie de la motivation humaine. *Revue de Neuropsychologie*, Vol 8(4), 537-586
- Hager, J.C. y Ekman, P. (1979). Long-distance transmissions of facial affect signals. *Ethology and Sociobiology*, 1, 77-82.
- Hailman, J.P. (1969). How an instinct is learned. *Scientific American*, 221(6), 98-106.
- Harmon-Jones, E. y Allen, J.J.B. (1998). Anger and frontal brain activity: EEG asymmetry consistent with approach motivation despite negative affective valence. *Journal of Personality and Social Psychology*, Vol. 74(5), 1310-1316.
- Hayes, N. (1994). *Principles of Comparative Psychology*. Hillsdale, NJ: Lawrence Erlbaum Associates, Inc.
- Hebb, D.O. (1949). *The Organization of Behavior*. Nueva York: Wiley.
- Hebb, D.O. (1955). Drives and the C.N.S. (Conceptual Nervous System). *Psychological Review*, 62, 243-254.
- Heckhausen, H. (1991). *Motivation and Action*. Berlin: Springer-Verlag.
- Heckhausen, J. (2000). Evolutionary perspectives on human motivation. *American Behavioral Scientist*, 43(6), 1015-1029.
- Heilman, K.M. (2000). Emotional experience: A neurological model. En R.D. Lane y L. Nadel (eds.): *Cognitive Neuroscience of Emotion* (pp. 328-344). Nueva York: Oxford University Press.
- Heimer, L.; Zahm, D.S. y Alheid, G.F. (1995). Basal ganglia. En G. Paxinos (ed.): *The Rat Nervous System* (pp. 579-614). Sydney: Academic Press.
- Hess, E.H. (1962). Ethology: An approach toward the complete analysis of behavior. En R. Brown, E. Galanter, E.H. Hess y G. Mandler (eds.): *New Directions in Psychology*. Nueva York: Holt, Rinehart and Winston.
- Hinde, R.A. (1966). *Animal Behavior*. Nueva York: McGraw-Hill.
- Hinde, R.A. (1982). *Ethology: Its Nature and Relations with others Sciences*. Nueva York: Oxford University Press.

- Hoebel, B.G; Rada, P.V; Mark, G.P. y Pothos, E.N. (1999). Neural systems for reinforcement and inhibition of behavior: Relevance to eating, addiction, and depression. En D. Kahneman y E. Diener (eds.): *Well-Being: The Foundations of Hedonic Psychology* (pp. 558-572). Nueva York: Russell Sage Foundation.
- Hogan, J.A. (1997). Energy models of motivation: A reconsideration. *Applied Animal Behaviour Science*, Vol. 53(1-2), 89-105.
- Houck, L.D. y Drickamer, L.C. (Eds.)(1996). *Foundations of Animal Behavior: Classic Papers with Commentaries*. Chicago, IL: The University of Chicago Press.
- Hugdahl, K. (1998). Cortical control of human classical conditioning: autonomic and positron emission tomography data. *Psychophysiology*, 35, 170-178.
- Hull, C.L. (1943). *Principles of Behavior: An Introduction to Behavior Theory*. Nueva York: Appleton-Century-Crofts.
- Humphreys, M.S. y Revelle, W. (1984). Personality, motivation and performance: A theory of the relationship between individual differences and information processing. *Psychological Review*, 91, 153-184.
- James, W. (1890). *Principles of Psychology*. Nueva York: Holt.
- Cooper, J.B. (1985). Comparative Psychology and Ethology. En G.A. Kimble y K. Schlesinger (eds.): *Topics in the history of Psychology*. Vol. 1 (pp. 1-20). Hillsdale, Nueva Jersey: Lawrence Erlbaum Association.
- Johnson, P.I. y Stellar, J.R. (1994). N-methyl-D-aspartic acid-induced lesions of the nucleus accumbens and/or ventral pallidum fail to attenuate lateral hypothalamic self-stimulation reward, *Brain Research*, 646, 73-84.
- Kagen, J.; Reznick, J.S. y Snidman, N. (1988). Biological bases of childhood shyness. *Science*, 240, 167-171.
- Kaye, H.L. (1997). *The Social Meaning of Modern Biology: From Social Darwinism to Sociobiology*. New Brunswick, NJ: Transaction Publishers.
- Kelley, A.E. (1999). Neural integrative activities of nucleus accumbens subregions in relation to learning and motivation. *Psychobiology*, 27(2), 198-213.
- Kerr, J.H. (1985). The experience of arousal: a new basis for studying arousal effects in sport. *Journal of Sport Sciences*, 3, 169-179.
- Kleinke, C.L. (1986). Gaze and eye contact: A research review. *Psychological Bulletin*, 100, 78-100.
- Klopfer, P.H. (1971). Mother love: What turns it on?. *American Scientist*, 59, 404-407.

- Kolb, B. y Taylor, L. (1990). Neocortical substrates of emotional behavior. En N.L. Stein, B. Leventhal y T. Trabasso (eds.): *Psychological and Biological Approaches to Emotion* (pp. 115-144). Hillsdale, NJ: Erlbaum.
- Kolb, B. y Whishaw, I.Q. (1996). *Fundamentals of Human Neuropsychology 4th. Ed.* Nueva York: W.H. Freeman and Co.
- Koolhaas, J.M.; de Boer, S.F y Bohus, B. (1997). Motivational systems or motivational states: Behavioural and physiological evidence. *Applied Animal Behaviour Science*, 53(1-2), 131-143.
- Kuo, Z.Y. (1921). Giving up instincts in psychology. *Journal of Philosophy*, 17, 645-664.
- Kuo, Z.Y. (1922). How are instincts acquired. *Psychological Review*, 29, 244-265.
- Lacey, J.I. (1967). Somatic response patterning and stress: Some revisions of activation theory. En M.H. Appley y R. Trumbull (eds.): *Psychological Stress: Issues in Research* (pp. 14-42). Nueva York: Appleton-Century-Crofts.
- Lang, P.J. (1979). A bio-informational theory of emotional imagery. *Psychophysiology*, 16, 495-512.
- Lang, P.J. (1990). Cognition in emotion: Concept and action. En C.E. Izard, J. Kagan y R.B. Zajonc (eds.): *Emotions, Cognition, and Behavior* (pp. 192-226). Nueva York: Cambridge University Press.
- Lang, P.J. (2000). Emotion and motivation: Attention, perception, and action. *Journal of Sport and Exercise Psychology*, 22(Suppl), S122-S140.
- Lang, P.J.; Bradley, M.M. y Cuthbert, B.N. (1998a). Emotion and attention: Stop, look, and listen. *Cahiers de Psychologie Cognitive/Current Psychology of Cognition*, 17(4-5), 997-1020.
- Lang, P.J.; Bradley, M.M. y Cuthbert, B.N. (1998b). Emotion, motivation, and anxiety: Brain mechanisms and psychophysiology. *Biological Psychiatry, Dec*; 44(12), 1248-1263.
- Lashley, K.S. (1929). *Brain mechanism and intelligence: A quantitative study of injuries to the brain*. Chicago: Chicago University Press
- Lehrman, D.S. (1970). Semantic and conceptual issues in the nature-nurture problem. En L.R. Aronson, E. Tobach, D.S. Lehrman y J.S. Rosenblatt (eds.): *Development and Evolution of Behavior*. San Francisco: Freeman.
- Lehrman, D.S. (1996). A critique of Konrad Lorenz's theory of instinctive behavior. En L.D. Houck y L.C. Drickamer (eds.): *Foundations of animal behavior: Classic papers with commentaries* (pp. 87-113). Chicago, IL: The University of Chicago Press.

- Lenneberg, E. H. (1960). Language, evolution, and purposive behavior. En S. Diamond (ed.): *Culture in History: Essays in Honor of Paul Radin*. Nueva York: Columbia University Press.
- Lenneberg, E.H. (1967). *Biological Foundations of Language*. Nueva York: Wiley.
- Lieberman, A.M. y Mattingly, I.G. (1989). A specialization for speech perception. *Science*, 243, 489-494.
- Liebermann, M. D. (2000). Intuition: A social cognitive neuroscience approach. *Psychological Bulletin*, 126, 109-137.
- Lindsley, D.B. (1951). Emotion. En S.S. Stevens (ed.): *Handbook of Experimental Psychology* (pp. 473-516). Nueva York: Wiley.
- Lindsley, D.B. (1957). Psychophysiology and motivation. En M.R. Jones (ed.): *Nebraska Symposium on Motivation 1957* (pp. 44-105). Lincoln: University of Nebraska Press.
- Lindsley, D.B.; Schreiner, L.H.; Knowles, W.B. y Magoun, H.W. (1950). Behavioral and EEG changes following chronic brainstem lesions in the cat. *Electroencephalography and Clinical Neurophysiology*, 2, 483-498.
- Loeb, J. (1993). *Comparative Physiology of the Brain and Comparative Psychology*. Londres: Routledge/Thoemmes Press.
- Lorente de No, R. (1938). Analysis of the activity of chains of internuncial neurons. *Journal of Neurophysiology*, 1, 207-270.
- Lorente de No, R. (1939). Transmission of impulses through cranial motor nuclei. *Journal of Neurophysiology*, 2, 402-464.
- Lorenz, K. (1970). The establishment of the instinct concept. En R. Martin (traductor): *Studies in Animal and Human Behavior. Vol. 1*. Cambridge, Massachusetts: Harvard University Press.
- Lorenz, K. (1971a). A scientist's credo. En R. Martin (traductor): *Studies in Animal and Human Behavior. Vol. 2*. Cambridge, Massachusetts: Harvard University Press.
- Lorenz, K. (1971b). Part and parcel in animal and human societies. En R. Martin (traductor): *Studies in Animal and Human Behavior. Vol. 2*. Cambridge, Massachusetts: Harvard University Press.
- Lorenz, K. (1981). *The Foundations of Ethology*. Nueva York: Springer-Verlag.
- Lorenz, K. (1993). Critique of the modern ethologists' attitude. En M.H. Johnson (ed.): *Brain development and cognition: A reader* (pp. 8-18). Malden, MA: Blackwell Publishers Inc.

- Maldonado-Irizarry, C.S.; Swanson, C.J. y Kelley, A.E. (1995). Glutamate receptors in the nucleus accumbens shell control feeding behavior in the lateral hypothalamus. *Journal of Neuroscience*, 15, 6779–6788.
- Malmo, R.B. (1958). Measurement of drive: An unsolved problem in Psychology. En M.R. Jones (ed.): *Nebraska Symposium on Motivation 1958* (pp. 229-265). Lincoln: University of Nebraska Press.
- Malmo, R.B. (1959). Activation: a neuropsychological dimension. *Psychological Review*, 66, 367-386.
- Marler, P. (1970). Birdsong and speech development: Could there be parallels?. *American Scientist*, 58, 669-673.
- Mattingly, I.G. (1972). Speech cues and sign stimuli. *American Scientist*, 60, 327-337.
- Mayr, E. (1974). Behavior programs and evolutionary strategies. *American Scientist*, 62, 650-659.
- McDonald, A.J.; Shammah-Lagnado, S.J.; Shi, C. y Davis, M. (1999). Cortical afferents to the extended amygdala. En J.F. McGinty (ed.): *Advancing from the ventral striatum to the extended amygdala: Implications for neuropsychiatry and drug use: In honor of Lennart Heimer. Annals of the New York Academy of Sciences*, Vol. 877. (pp. 309-338). Nueva York: New York Academy of Sciences.
- McDougall, W. (1908/1950). *An Introduction to Social Psychology*. 30ª. edición. Londres: Methuen.
- McDougall, W. (1970). The nature of instincts and their place in the constitution of the human mind. En W.A. Russell (ed.): *Milestones in Motivation*. Nueva York: Appleton-Century-Crofts.
- Millikan, R.G. (1997). Varieties of purposive behavior. En R.W. Mitchell y N.S. Thompson (eds.): *Anthropomorphism, Anecdotes, and Animals. SUNY series in Philosophy and Biology* (pp. 189-197). Albany, NY: State University of New York Press
- Moltz, H. (1965). Contemporary instinct theory and the fixed action pattern. *Psychological Review*, 72, 27-47.
- Morgan, C.L. (1894). *An Introduction to Comparative Psychology*. Londres: Scribner's.
- Mortenson, F.J. (1975). *Animal Behavior: Theory and Research*. Monterey, California: Brooks/Cole.
- Moruzzi, G. y Magoun, H.W. (1949). Brainstem reticular formation and activation of the EEG. *Electroencephalography and Clinical Neurophysiology*, 1, 455-473.

- Munro, D. (1997). Levels and processes in motivation and culture. En D. Munro, J.E. Schumaker y S.C. Carr (eds.): *Motivation and Culture* (pp. 3-15). Nueva York: Routledge.
- Numan, M. (1988). Neural basis of maternal behavior in the rat. *Psychoneuroendocrinology*, 13, 47-62.
- Nutin, J. (1982). *Teoría de la Motivación Humana*. Barcelona: Paidós.
- Oatley, K. y Jenkins, J.M. (1996). *Understanding Emotions*. Cambridge, MA: Blackwell Publishers.
- Olds, J. (1955). Physiological mechanisms of reward. En M.R. Jones (ed.): *Nebraska Symposium on Motivation* (pp. 73-139). Lincoln: University of Nebraska Press.
- Olds, J. (1969). The central nervous systems and the reinforcement of behavior. *American Psychologist*, 24, 114-132.
- Olds, J. y Milner, P. (1954). Positive reinforcement produced by electrical stimulation of septal area and others regions of rat brain. *Journal of Comparative and Physiological Psychology*, 47, 419-427.
- Ortega, J. y Acosta, J. (1983). Etología, Psicología Comparada o simplemente "Ciencia del comportamiento animal". *Rev. Psicol. Gral. Apl.*, 38, 141-149.
- Owings, D.; Beecher, M. y Thompson, N. (Eds.)(1997). *Perspectives in ethology, Vol. 12: Communication*. Nueva York: Plenum Press.
- Palmero, F. (1996). Aproximación biológica al estudio de la emoción. *Anales de Psicología*, 12, 61-86.
- Palmero, F. y García, A. (1989). Patrón-A de conducta y enfermedad coronaria: Relevancia de los aspectos psicobiológicos. *Análisis y Modificación de Conducta*, 15: 123-151.
- Parkinson, B. (1988). Arousal as a cause of emotion. En H.L. Waquer (ed.): *Social Psychophysiology and Emotion: Theory and Classical Applications* (pp. 85-104). Nueva York: John Wiley and sons.
- Petri, H.L. (1991). *Motivation. Theory, Research, and Applications*. Belmont, California: Wadsworth Publishing Company.
- Pick, J. (1954). The evolution of homeostasis: The phylogenetic development of the regulation of bodily and mental activities by the autonomic nervous system. *Proceedings of the American Philosophical Society*, 98, 298-303.
- Pisula, W. (1998). Integrative levels in comparative psychology. The example of exploratory behavior. *European Psychologist*, Vol 3(1), 62-69.

- Pribram, K.H. y McGuiness, D. (1975). Arousal, activation and effort in the control of attention. *Psychological. Review*, 82, 116-149.
- Revelle, W. y Loftus, D.A. (1992). The implications of arousal effects for the study of affect and memory. En S.A. Christianson (ed.): *The Handbook of Emotion and Memory: Research and Theory* (pp. 113-149). Hillsdale, NJ: Erlbaum.
- Robbins, T.W.; Cador, M.; Taylor, J.R. y Everitt, B.J. (1989). Limbic-striatal interactions in reward-related processes. *Neuroscience Biobehavioral Review*, 13, 155-162.
- Robbins, T.W. y Everitt, B.J. (1996). Neurobehavioural mechanisms of reward and motivation. *Current Opinion in Neurobiology*, 6, 228-236.
- Romanes, G. (1882) *Animal Intelligence*. Londres: Kegan Paul, Trench, Trubner & Co.
- Rowland, W.J. (1989a). The effects of body size, aggression and nuptial coloration on competition for territories in male three-spine sticklebacks (*Gasterosteus aculeatus*). *Animal Behavior*, 37, 282-289.
- Rowland, W.J. (1989b). The ethological basis of mate choice in male three-spine sticklebacks (*Gasterosteus aculeatus*). *Animal Behavior*, 38, 112-120.
- Rowland, W.J. (1989c). Mate choice and the supernormality effects in female three-spine sticklebacks (*Gasterosteus aculeatus*). *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 24, 433-438.
- Rozin, P.; Haidt, J. y McCauley, C.R. (1999). Disgust: The body and soul emotion. En T. Dalgleish y M. Power (eds.): *Handbook of Cognition and Emotion* (pp. 429-445). Chichester: Wiley.
- Rozin, P.; Haidt, J.; McCauley, C.R. e Imada, S. (1997). The cultural evolution of disgust. En H.M. Macbeth (ed.): *Food Preferences and taste: Continuity and Change* (pp. 65-82). Oxford: Berghahn.
- Ryan, R.M. y Deci, E.L. (2000). When rewards compete with nature: The undermining of intrinsic motivation and self-regulation. En C. Sansone y J.M. Harackiewicz (eds.): *Intrinsic and Extrinsic Motivation: The Search for Optimal Motivation and Performance* (pp. 13-54). San Diego, CA: Academic Press.
- Ryan, A.M.; Pintrich, P.R. y Midgley, C. (2001). Avoiding seeking help in the classroom: Who and why? *Educational Psychology Review*, 13(2), 93-114.
- Salamone, J.D.; Cousins, M.S. y Bucher, S (1994). Anhedonia or anergia? Effects of haloperidol and nucleus accumbens dopamine depletion on instrumental response selection in a T-maze cost/benefit procedure. *Behavioral Brain Reserach*, 65, 221-229.

- Schiefenhoevel, W. (1986). La agresión y el control de la agresión: Un ejemplo de Nueva Guinea y algunas consideraciones generales sobre etología humana. En J. Sanmartín, V. Simón y M.L. García-Merita (comps.): *La Sociedad Naturalizada. Genética y Conducta* (pp. 309-327). Valencia: Tirant lo Blanch.
- Schiefenhoevel, W. (1997). Universals in interpersonal interactions. En U.CH. Segerstrale y P. Molnar (eds.): *Nonverbal communication: Where nature meets culture* (pp. 61-85). Hillsdale, NJ: Lawrence Erlbaum Associates, Inc.
- Schlesinger, K. (1985). A brief introduction to a history of Psychology. En G.A. Kimble y K. Schlesinger (eds.): *Topics in the History of Psychology. Vol. 1* (pp. 1-20). Hillsdale, Nueva Jersey: Lawrence Erlbaum Ass.
- Schultz, W. (1999). The primate basal ganglia and the voluntary control of behaviour. En B. Libet y A. Freeman (eds.): *The Volitional Brain: Towards a Neuroscience of Free Will* (pp. 31-45). Thorverton, Inglaterra: Imprint Academic.
- Schulze, G. (1995). Motivation: Homeostatic mechanisms may instigate and shape adaptive behaviors through the generation of hedonic states. En R. Wong (ed): *Biological Perspectives on Motivated Activities* (pp. 265-288). Stamford, CT: Ablex Publishing Corp.
- Seligman, M.E.P. (1970). On the generality of the laws of learning. *Psychological Review*, 77, 406-418.
- Seligman, M.E.P. y Hager, J.L. (1972). *Biological Boundaries of Learning*. Nueva York: Appleton-Century-Crofts.
- Sheldon, K.M.; Elliot, J.E.; Kim, Y. y Kasser, T. (2001). What is satisfying about satisfying events? Testing 10 candidate psychological needs. *Journal of Personality and Social Psychology*, 80(2), 325-339.
- Sherrington, Ch.S. (1906). *The integrative action of nervous system*. New Haven: Yale University Press.
- Simons, R.F.; Detenber, B.H.; Roedema, T.M. y Reiss, J.E. (1999). Emotion processing in three systems: The medium and the message. *Psychophysiology*, Vol 36(5), 619-627.
- Sluckin, W. (1973). *Imprinting and Early Learning*. Chicago: Aldine.
- Smith, D. (1996). Introduction. En R. Langs: *The Evolution of the Emotion-Processing Mind. With an Introduction to Mental Darwinism* (pp. xi-xvi). Londres: International Universities Press.
- Solbrig, O.T. (1966). *Evolution and Systematics*. Nueva York: Macmillan.
- Spencer, H. (1855). *Principles of Psychology*. Londres: Williams and Norgate.

- Spencer, H. (1862). *First Principles*. Londres: Williams and Norgate.
- Strelau, J. (1987). The concept of temperament in personality research. *European Journal of Personality*, 1, 107-117.
- Stuss, D.T. y Benson, D.F. (1986). *The Frontal Lobes*. Nueva York: Raven Press.
- Damasio, A.R. y Anderson, S.W. (1993). The frontal lobes. En K.M. Heilman y E. Valenstein (eds.): *Clinical Neuropsychology* (pp. 409-460). Nueva York: Oxford University Press.
- Swerdlow, N.R. y Koob, G.F. (1987). Dopamine, schizophrenia, mania and depression. Toward a unified hypothesis of cortico-striato-pallido-thalamic function. *Behavioral and Brain Sciences*, 10, 197-245.
- Thorndike, E.L. (1911). *Animal Intelligence*. Nueva York: Macmillan. (Reprinted Bristol:Thoemmes, 1999)
- Tinbergen, N. (1951). *The Study of Instinct*. Nueva York: Oxford University Press.
- Tinbergen, N. (1996a). The hierarchical organization of nervous mechanisms underlying instinctive behaviour. En L.D. Houck y L.C. Drickamer (eds.): *Foundations of animal behavior: Classic papers with commentaries* (pp. 406-413). Chicago, IL: The University of Chicago Press.
- Tinbergen, N. (1996b). On aims and methods of ethology. En L.D. Houck y L.C. Drickamer (eds.): *Foundations of animal behavior: Classic papers with commentaries* (pp. 114-137). Chicago, IL: The University of Chicago Press.
- Tolman, E.C. (1923). The nature of instinct. *Psychological Bulletin*, 20, 200-218.
- Wagner, H. (1999). *The Psychobiology of Human Motivation*. Londres: Routledge.
- Watson, J.B. (1914). *Behavior, an Introduction to Comparative Psychology*. Nueva York: Holt, Rinehart and Winston.
- Weinberger, N.M. (1995). Parallel properties of long-term potentiation and memory. En M.S. Gazzaniga (ed.): *The Cognitive Neuroscience* (pp. 1071-1090). Cambridge, MA: MIT Press.
- Wilm, E.C. (1925). *The Theories of Instinct: A Study of the History of Psychology*. New Haven, Connecticut: Yale University Press.
- Wilson, E.C. (1975). *Sociobiology, the New Synthesis*. Cambridge: Harvard University Press.
- Wong, R. (Ed)(1995). *Biological Perspectives on Motivated Activities*. Stamford, CT: Ablex Publishing Corp.

Wundt, W.M. (1892). *Beiträge zur Theorie der Sinneswarnehmung*. Leipzig: Winter.

Yerkes, R.M. y Dodson, J.D. (1908). The relation of strength of stimulus to rapidity of habit formation. *Journal of Comparative Neurology of Psychology*, 18, 459-482.

Zayan, R. y Vauclair, J. (1998). Categories as paradigms for comparative cognition. *Behavioural Processes*, Vol. 42(2-3), 87-99.