

LOS POTENCIALES RINENCEFALICOS PRODUCIDOS POR ESTIMULACION BULBAR¹

DRES. CARLOS ALCOGER-CUARÓN,^{2,3} ROSALINDA GUEVARA-GUZMÁN,³
HÉCTOR ULISES-AGUILAR³

Se estudiaron los efectos de la estimulación eléctrica de la zona correspondiente al llamado centro inspiratorio. Se observaron respuestas en: El bulbo y tubérculo olfatorios, la corteza prepiriforme y los núcleos amigdaloides, con latencias que variaron entre 3.5 mseg. a 9.1 mseg. según la estructura. Los núcleos comprendidos en la vía seguida por los impulsos correspondientes a esta actividad constituyen probablemente un sistema centrífugo, regulador de la actividad olfatoria aferente, sinérgico y en fase con los movimientos ventilatorios pulmonares que determinan el paso del aire por las fosas nasales. La influencia estudiada es, con toda seguridad, el factor determinante de la persistencia de la actividad hipsincrónica en el bulbo olfatorio,¹ cuando se ha suprimido el paso del aire por las fosas nasales, como había sido reportado por nosotros en trabajo previo.² Se verificó la existencia de correlaciones entre: *a*) los núcleos donde registramos la actividad provocada por estimulación eléctrica bulbo-mesencefálica y *b*) los sitios señalados por diversos autores, como asiento de integraciones motivacionales. Hemos tratado igualmente de establecer una posible coincidencia entre las funciones respiratorias, la participación en la conducción específica olfatoria, la integración de las respuestas conductuales y la localización de potenciales provocados, para cada una de las diversas estructurales del sistema límbico. (GAC. MÉD MÉX. 98: 1396 1968).

EL PRESENTE trabajo es el resultado de una serie de experimentos, realizados en el gato, a fin de comprobar

una parte de la hipótesis planteada hace tiempo³ acerca de la regulación de la percepción sensorial, particularmente en lo referente al sistema olfatorio.

El hecho de que persista en el bulbo olfatorio un tipo de actividad eléctrica

¹ Trabajo de sección presentado en la sesión ordinaria del 26 de junio de 1968.

² Académico numerario.

³ Departamento de Fisiología, Facultad de Medicina, Universidad Nacional Autónoma de México.

en forma de descargas, a partir de unos 2 a 3 días después de practicada la traqueotomía (lo que impide la ventilación de la cavidad nasal² (Fig. 1) nos hizo suponer que debiera existir una vía nerviosa que interconectara las estructuras respiratorias del bulbo raquídeo con el bulbo olfatorio, cuyas neuronas, al ser facilitadas por esas vías, descargarían sincrónicamente con cada movimiento respiratorio.

Lo primero era decidir el método que permitiera comprobar la existencia de esa supuesta vía nerviosa, entre la región bulbar, donde se encuentran las neuronas que gobiernan los movimientos respiratorios y las estructuras diencefálicas en las que se localizan integraciones funcionales respiratorias, conductuales y olfatorias.

La identificación de las vías nerviosas que conectan entre sí, dos o más núcleos, dentro del sistema nervioso central, puede realizarse siguiendo varios métodos experimentales.

El primero que se utilizó fue el método de Marchi,⁴ que consiste en la identificación de fibras, alteradas por degeneración anterógrada. Este método permitió a don Santiago Ramón y Cajal⁵ describir casi todas las conexiones nerviosas conocidas y sus estudios siguen siendo aún vigentes; a tal grado, que no hay en la actualidad autoridad en las disciplinas neurológicas (neuroanatomía, neurofisiología, neurología clínica), que no se apoye en los estupendos trabajos de este ilustre aragonés. Sin embargo, dicho método presenta ciertas limitaciones, sobre todo tratándose de vías multisinápticas. En éstas, como

es sabido, la degeneración no progresa más allá de las conexiones sinápticas.

Posteriormente se desarrolló el método de la llamada neuronografía fisiológica,^{6,7} consistente en la aplicación local de pequeños fragmentos de papel filtro empapados en una solución de estricnina, en el sitio donde se supone está la iniciación de la vía, mientras se registra la actividad eléctrica así provocada, en el extremo distal de esa conexión. El mencionado procedimiento permite estudiar vías multisinápticas y tiene la ventaja de indicar el sentido ortodrómico de la conducción nerviosa.

Se desarrolló un tercer método en el que se busca la identificación histológica, en cortes seriados, de las fibras alteradas por efecto de la degeneración retrógrada.⁸

Sin embargo, el procedimiento que en la actualidad está permitiendo analizar anatómicamente y funcionalmente las conexiones neuronales que intervienen en fenómenos de integración central es, sin duda, el método de los "potenciales evocados", o "provocados",⁹ y que consiste en la estimulación, generalmente eléctrica, de un núcleo o trayecto nervioso y en la exploración simultánea de la actividad suscitada, en núcleos más o menos alejados, supuestamente en conexión con la formación estimulada.

En aquellas vías que presentan una o más sinapsis en su trayecto, el procedimiento permite identificar, tanto el sentido ortodrómico de la conducción, como el número aproximado de sinapsis atravesadas por los impulsos, desde el sitio estimulado hasta el lugar de re-

gistro. Debe tomarse en consideración, sin embargo, que existen otros factores en la determinación del período de latencia, o sea el intervalo entre el momento de la estimulación y el de la aparición de la respuesta, tales como el diámetro y la longitud de las fibras.

En un trabajo que se halla en fase de preparación,¹⁰ se postula un concepto acerca de la regulación de la actividad receptora, por medio de mecanismos a los que hemos denominado "parareceptores". Estos serían efectores del sistema nervioso, con una función específica consistente en modificar a nivel del receptor, la señal de entrada a los sistemas aferentes. El receptor y su parareceptor son los dos extremos de un arco reflejo que constituye un sistema de retroactivación ("feed-back").

En el caso particular que ahora nos ocupa, el proceso parareceptor está integrado por una orden originada en los receptores olfatorios, que tiene por efecto la activación del centro respiratorio bulbar; esto da lugar, por una parte, a la contracción de los músculos inspiratorios, mientras que por la otra, provoca los movimientos faciales (ampliación de los orificios nasales por movimiento de las aletas) y, además, origina la influencia nerviosa ya mencionada; ésta opera a nivel de las diferentes proyecciones primarias de la vía olfatoria: corteza prepiriforme, tubérculo olfatorio, área septal.^{11, 12}

Se conocen desde la época de Cajal, varias vías de trayecto eferente, en particular las que proyectan hacia el bulbo olfatorio y hacia la retina; sin embar-

go, aún no han sido esclarecidos ni su origen ni su significación funcional.

Las conclusiones sacadas de investigaciones realizadas por uno de nosotros, en colaboración con Hernández-Peón,¹³ sobre la reacción del despertar en el bulbo olfatorio, implican igualmente, la existencia de comunicaciones entre la sustancia gris del tallo cerebral (la formación reticular) y las estructuras nerviosas del bulbo olfatorio. Esta última influencia tiene un carácter *tónico* y actúa de manera similar a la que opera sobre la corteza cerebral para el mantenimiento de la vigilia; por el contrario, la influencia que hemos estudiado recientemente, motivo de esta contribución, es una influencia *fásica* que debe actuar mediante salvas de impulsos sincrónicos y en fase con los movimientos respiratorios.

MATERIAL Y MÉTODOS

Se utilizaron 83 gatos adultos, con pesos que oscilaban entre 2 y 3 kgs. A todos los animales se les practicó traqueotomía; se indujo la anestesia con pentotal, a dosis de 25 mgs. por kg. de peso, manteniéndose después con cloralosa, a dosis de 40 mgs. como dosis total.

Se utilizaron además tres preparaciones curarizadas; otras tres se prepararon en la forma de "encéphale isolé".

Para estimulación y registro, se emplearon electrodos bipolares de acero inoxidable, con una separación de 0.5 mm. entre sus puntas, con resistencias entre 10 K y 15 K, medidas a través de una solución isotónica de cloruro de sodio. Se estimuló con pulsos rectangulares únicos, de 0.5 msec. de duración

y 1.0 a 1.5 mA. Los electrodos de estimulación se colocaron en un sitio que había sido previamente localizado, al verificar el mapa de la cara dorsal del bulbo raquídeo,¹⁴ en un punto situado a 2 mm. de la línea media y a 1 mm. del óbex en sentido cefálico; se exponía esta región, previa resección de los músculos insertados en el occipital, cortando un fragmento de hueso; se seccionaba la duramadre, y luego se rechazaba el cerebello hacia adelante.

En ocasiones se registró monopolarmente de una de las puntas del electrodo bipolar, contra un electrodo indiferente, conectado al hueso occipital.

La localización de las estructuras elegidas se hizo de acuerdo con el método estereotáxico de Horsley-Clark y se comprobó histológicamente el trayecto dejado por el electrodo.

La actividad eléctrica se registró por medio de un amplificador de C.A., en un osciloscopio de rayos catódicos.

En algunos experimentos se practicaron lesiones circunscritas del sistema nervioso central por coagulación, haciendo pasar una corriente directa de 10 a 15 mA durante 30 a 60 segs.

Para correlacionar el momento de la estimulación, con las fases del ciclo respiratorio, se hacía el registro de éste, con un neumógrafo de impedancia (E & M) y simultáneamente, en otro canal del fisiógrafo, el registro eléctrico de la actividad provocada.

RESULTADOS

Se registraron potenciales rápidos en el bulbo olfatorio; la máxima respuesta parecía coincidir con el final de la inspiración. Los potenciales observados

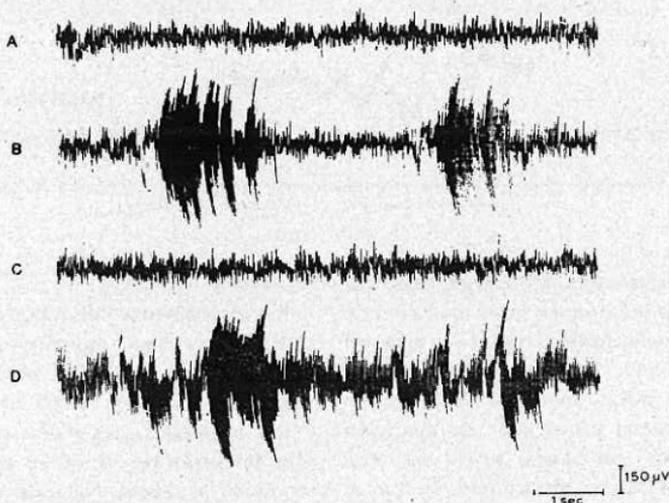


FIG. 1. "Electrobulbo-olfactograma" comparativo, antes (A y B) y después de la traqueotomía (C y D). A y C durante el estado de reposo; B y D en estado de alerta.

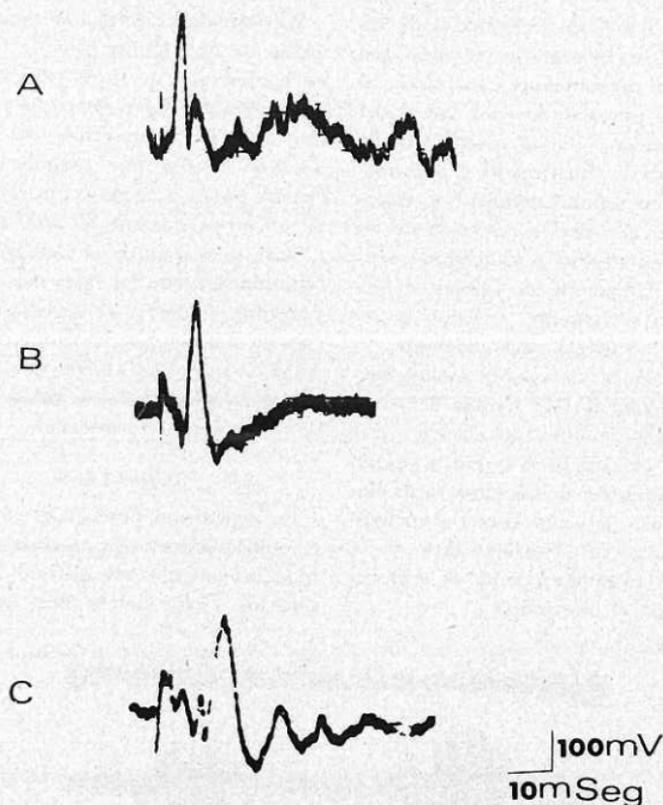


FIG. 2. Potenciales provocados por estimulación en la región del óbex, *a)* Bulbo olfatorio, *b)* Tubérculo olfatorio, *c)* Corteza prepiriforme.

son monofásicos, con latencias de 3.0 a 4.0 msecs. (Fig. 2). En algunas ocasiones pudimos observar la aparición de descargas fusiformes, con frecuencias de 40 a 50 cps. ("husos") y latencias entre 15 y 20 msecs. que aparecían después del potencial provocado. La aparición de "husos" no parece tener una relación directa con el estímulo, ya que se llegaron a obtener husos "espontáneos" y en ocasiones, el potencial provocado

no iba acompañado de esas descargas fusiformes.

En el tubérculo olfatorio se encontraron respuestas monofásicas igualmente rápidas, con una latencia promedio de 3.5 msec. a 4.0 msec.

Las respuestas provocadas en la corteza prepiriforme, como se puede observar en la misma Fig. 2 se caracterizaron por ser monofásicas, en el 90% (en estos últimos el descenso es siempre

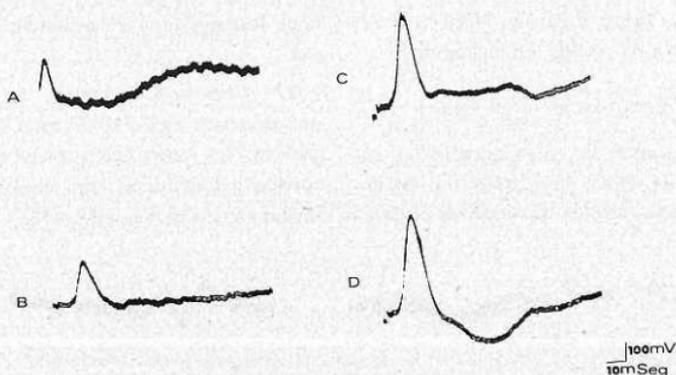


FIG. 3. Efectos de la lesión de la comisura anterior, sobre la actividad provocada en la corteza prepiriforme por estimulación del bulbo raquídeo. A: antes de la lesión. B: 30 seg. C: 60 seg. D: 180 seg.

menos rápido); y bifásicas en el 10% de los casos. Se distinguen varios componentes: una espiga rápida negativa y una positiva también rápida, seguidas de una onda lenta que aparece 35 mseg. después del artefacto de estimulación. Algunas veces se pudo observar que la primera espiga era positiva y la segunda negativa. La latencia de los potenciales varió entre 5.8 y 16.8 mseg. con un promedio de 9.5 mseg.

Siendo el área septal una proyección

de la vía olfatoria, se exploró también, encontrándose potenciales provocados con más de 9.0 mseg. de latencia; observándose en algunas ocasiones, descargas posteriores al potencial. Cuando se modificó la profundidad del electrodo, se encontró que la latencia variaba, llegando a registrarse latencias entre 6.0 y 9.0 mseg.

Exploramos los núcleos basolaterales del complejo amigdalóideo; la actividad provocada, por estimulación del bulbo

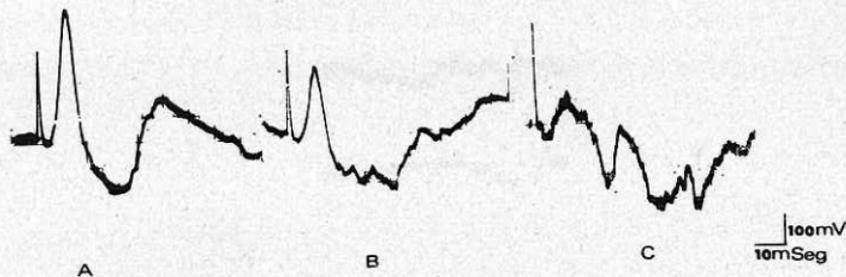


FIG. 4. Efectos de la lesión del tubérculo olfatorio, sobre la actividad provocada en la corteza prepiriforme, por estimulación del bulbo raquídeo. A: antes de la lesión. B: 30 seg. C: 60 seg.

raquídeo, tiene lugar en ellos tras un retardo de 9.0 mseg. en promedio.

EFFECTOS DE LESIONES

Para tratar de correlacionar las interacciones entre las diferentes estructuras rinencefálicas, procedimos a practicar

lesiones en las siguientes estructuras:

a) *Comisura anterior*: se observó un aumento del 240% en la intensidad de los potenciales provocados en corteza prepiriforme, sin cambios en la forma de los potenciales (Fig. 3). Esta

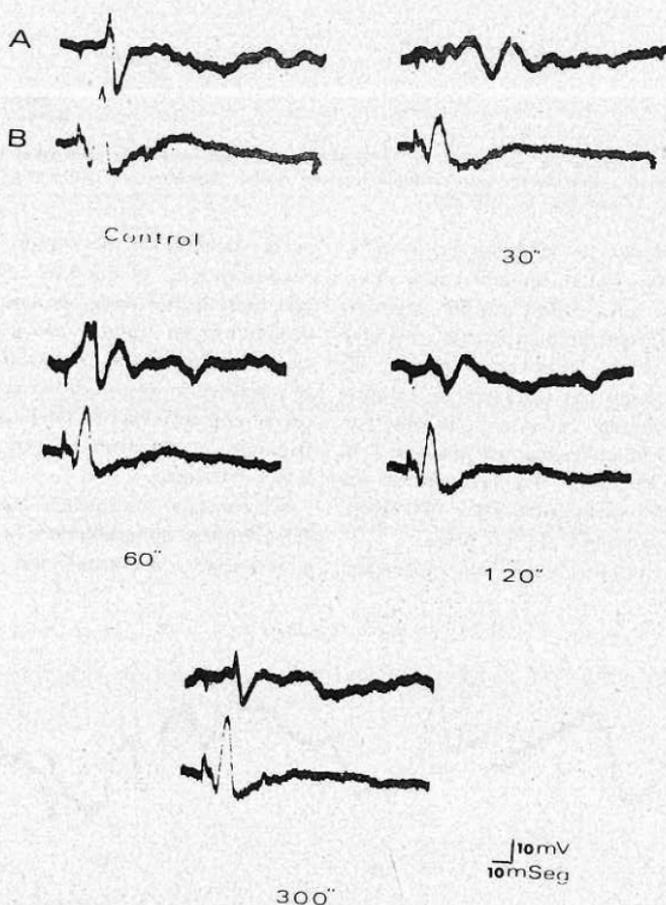


Fig. 5. Efectos de la lesión del pedúnculo mamilar sobre la actividad provocada en A: corteza prepiriforme, B: tubérculo olfatorio.

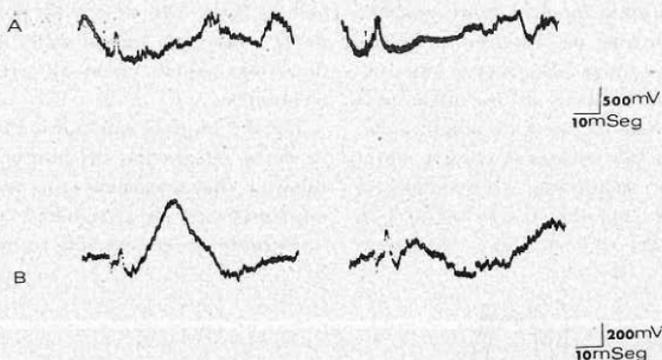


Fig. 6. Efectos de la lesión de la corteza prepiriforme, A: bulbo olfatorio; B: comisura anterior.

misma lesión, por el contrario, ocasionó disminución en el bulbo olfatorio, que se recuperó al cabo de 5 minutos.

b) *Tubérculo olfatorio*: el potencial de la corteza prepiriforme disminuye y cambia de forma, apareciendo una serie de ondas tardías (Fig. 4).

c) *Pedúnculo mamilar*: produce una disminución del potencial provocado en la corteza prepiriforme, que se recupera a los 5 minutos, pero sin alcanzarse ya la intensidad del potencial control (Fig. 5).

d) *Corteza prepiriforme*: se observó que los potenciales del bulbo olfatorio aumentaban en intensidad, lo mismo que la actividad registrada a nivel de la comisura anterior (Fig. 6).

POSTDESCARGAS

La estimulación del bulbo raquídeo, a frecuencia de 50/seg., producía aumento de la actividad espontánea y de la intensidad de las respuestas en la corteza prepiriforme (desincronización) (Fig. 7).

Lo mismo pudo observarse en la comisura anterior, en el bulbo y tubérculo olfatorios.

DISCUSIÓN

Cada vez se conocen más a fondo los procesos integradores de la percepción sensorial. Ahora sabemos que ésta consiste, no sólo en la actividad suscitada por la acción de los agentes es-

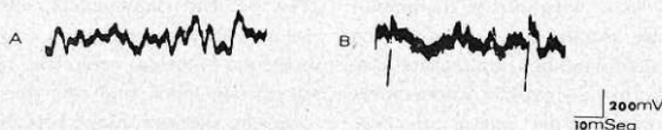


Fig. 7. Registro eléctrico de la corteza prepiriforme, A: Control, B: después de la estimulación interactiva 50 cps. en el bulbo raquídeo.

timulantes sobre los receptores sensoriales, la descarga de impulsos propagados por las fibras sensitivas y, ulteriormente, la activación de las estructuras centrales. Este esquema de organización ilustra tan sólo el aspecto pasivo de la percepción; siendo éste, en realidad, un proceso de exploración que requiere la participación de efectores, principal-

valente a la que se realiza por medio de la visión en los animales de gran desarrollo visual, como los primates y el hombre.

Los mecanismos que postulamos acerca de la integración del husmeo darían lugar a una secuencia que puede ser esquematizada de la siguiente manera:

Durante la respiración tranquila, el

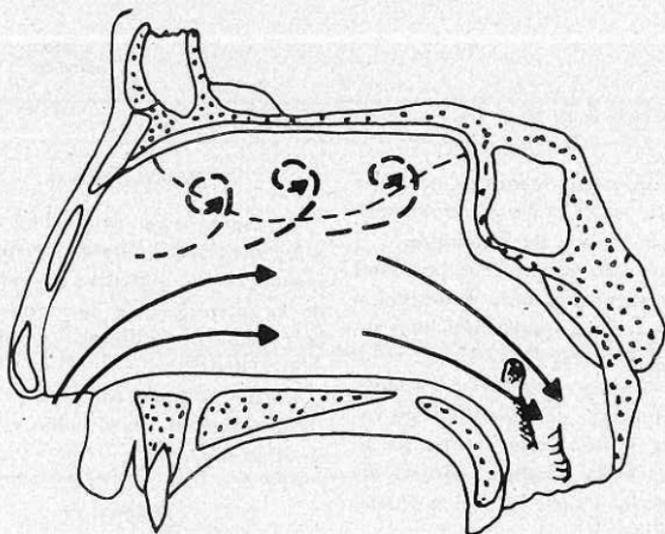


FIG. 8. Flechas llenas, respiración en reposo, flechas punteadas, respiración durante el husmeo.

mente musculares, que regulan y producen una autoestimulación, gobernada por circuitos de retroactivación. Dentro de esta categoría de fenómenos se encuentra situado el husmeo que, en los animales llamados macrosmáticos, tiene un valor de capital importancia para la supervivencia del sujeto, así como para la conservación de la especie. Es, por otra parte, una exploración equi-

aire corriente no llega a ventilar la porción de las fosas nasales en la que se hallan situados los receptores olfatorios (Fig. 8). En consecuencia, sólo por difusión llegan a ponerse en contacto las moléculas olorosas con los receptores específicos; pero una vez que esto ha sucedido, siempre que el olor acompañe a una situación de significación importante para el animal (como el olor a

comida, a humo, o el olor específico del sexo opuesto, del animal depredador, o de la víctima en su caso), la activación aferente, al invadir los núcleos del diencefalo (Fig. 9) facilita los núcleos respiratorios bulbares, lo que tiene como consecuencia la iniciación de los movimientos respiratorios rápidos y superficiales, lo que ocasiona a su vez, remolinos en las fosas nasales, que llevan las partículas olorosas a ponerse en

vación. En este sistema de "feed-back", el diafragma, los músculos intercostales internos y el grupo de músculos que se insertan en la parte superior del tórax, junto con los músculos faciales que mueven a los cartílagos de la nariz y la musculatura lisa de los vasos que irrigan la cavidad nasal, vienen a constituirse en parareceptores, responsables de la regulación aferente olfatoria.

Otro concepto relativamente reciente

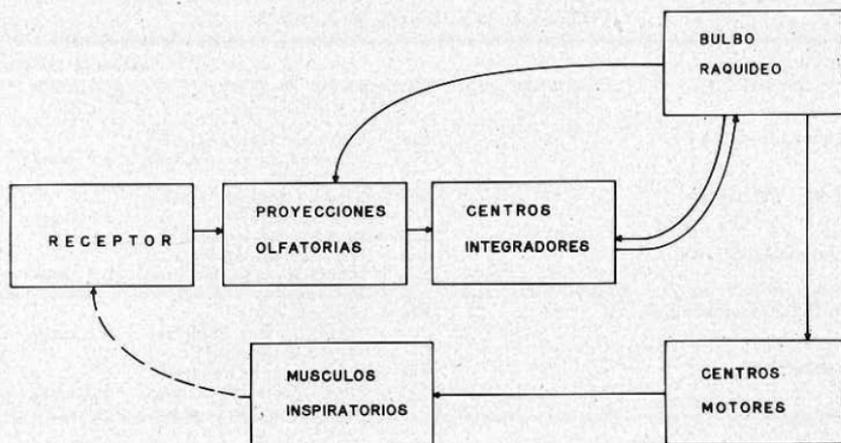


FIG. 9. Explicación en el texto.

contacto con los receptores. Como estos movimientos se acompañan simultáneamente de ampliación de las fosas nasales, por una influencia simpática adrenal,¹⁵ y por movimientos de las aletas nasales, todo ello da por resultado la producción de una corriente aérea dirigida hacia la parte más superior de las fosas nasales, lo que desde luego da lugar a una mayor descarga aferente; con esto se reinicia el ciclo de reactivación.

En el conocimiento de la integración de la percepción sensorial, es el que se refiere a las influencias nerviosas centrífugas, que parecen operar en todas las modalidades sensoriales. Ejemplos de este tipo de regulación los encontramos: *a)* en la influencia, ejercida en el órgano de Corti, por las fibras del haz olivococlear de Rasmussen;¹⁶ *b)* en la facilitación producida por el sistema aferente gama, a nivel de los husos

musculares;^{17, 18 c)} en la modificación de la actividad retiniana por efecto de las influencias nerviosas aferentes, mediadas por las fibras descritas por Cajal y que van mezcladas con las fibras aferentes del nervio óptico;^{19 d)} particularmente, en la modalidad que ahora estudiamos, por medio de fibras, también descritas por Cajal, que van hacia el bulbo olfatorio. Estas fibras

a la facilitación tónica, concomitante a la reacción del despertar.¹³

Revisando cuidadosamente los datos referentes a las localizaciones diencefálicas de los núcleos que intervienen en el husmeo, hemos podido comprobar que corresponden de manera muy exacta, por una parte, a proyecciones de la vía olfatoria; por otra, a los núcleos involucrados en la integración de las

TABLA 1
POTENCIALES RINENCEFALICOS

<i>Estructura</i>	<i>Integración del husmeo</i>	<i>Participación en la conducta motivacional</i>	<i>Latencia de los potenciales evocados</i>
Tubérculo Olfatorio	+	Est = Cambios alimenticios ²⁹ Aumento de la motilidad gástrica. ²⁴	3.5 msec.
Bulbo Olfatorio	+	Est = Ejerce influencia sobre el ciclo ovárico. ³⁰ Les = Produce infertilidad. ²²	3.6 msec.
Proyección Cortical	+	Les = Hipersexualidad. ²⁵ Alteraciones en la reproducción. ³²	6.1 msec.
Núcleos Amigdaloides	+	Est = Hiperfagia. ³¹ Reacción del despertar Hipersexualidad. ³²	9.1 msec.
Región Septal	+	Est = Cambios emocionales ²⁷ Les = Disminución de la reacción de miedo y ansiedad ²⁷ Salvajismo ²⁸	9.0 msec.

Est = Estimulación.
Les = Lesión.

proceden, unas, del bulbo olfatorio contralateral; otras, son de origen desconocido. En todo caso, sabemos que esta innervación eferente produce, por estimulación eléctrica,^{20, 21} una profunda modificación de la respuesta, a nivel de las estructuras del bulbo olfatorio.

Probablemente el papel funcional de la innervación centrífuga sea el de contribuir a la integración del husmeo y

manifestaciones conductuales y motivacionales de la alimentación, de las emociones y de las funciones sexuales (Tabla 1).

Actividad provocada en el bulbo olfatorio

En esta estructura se encuentra la primera sinapsis de la vía aferente específica; su estimulación eléctrica in-

duce cambios en la respiración y su extirpación acarrea serios trastornos en la conducta sexual;²² impide la localización y selección de los alimentos y priva al animal de la posibilidad de detectar oportunamente peligros inminentes, tales como la proximidad de un enemigo o de un incendio.

Estructuras rinencefálicas

Las estructuras hacia las que proyectan las fibras originadas en el bulbo olfatorio

que las fibras provenientes del bulbo raquídeo lleguen simultáneamente al bulbo y tubérculo olfatorios aunque, por ser este último, una estación ulterior en la vía, los efectos iniciados en el bulbo olfatorio se reflejarán después, a nivel de las neuronas situadas en la sustancia perforada anterior.

Proyección cortical de la vía olfatoria

En las cortezas piriforme y prepiriforme, se observan efectos similares so-

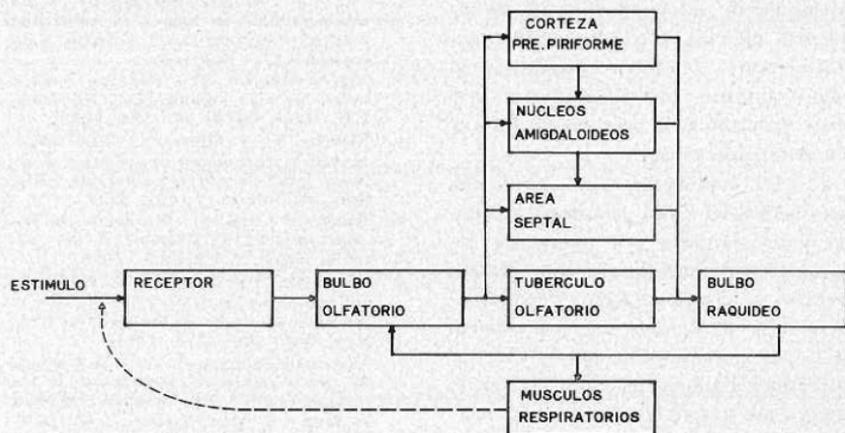


FIG. 10. Esquema de las conexiones entre las estructuras que participan en la integración del husmeo. Se han eliminado numerosas interconexiones que correlacionan a los núcleos entre sí.

fatorio, llamadas proyecciones primarias,^{11, 12, 23} corresponden igualmente a sitios en los que coinciden estas interacciones.

Tubérculo olfatorio

Su estimulación eléctrica induce husmeo,¹¹ y cambios alimenticios.²⁴ La latencia de los potenciales provocados está entre 3.5 y 4.0 mseg. Es posible

bre las respuestas respiratorias. La lesión practicada a nivel de esta región va seguida de hipersexualidad.²⁵ La estimulación eléctrica de la región septal produce reacción del despertar en el bulbo olfatorio¹³ y movimientos respiratorios de husmeo.¹⁶ Es una estructura que ha sido relacionada con diversas respuestas emocionales,^{27, 28} en las que la olfacción juega un papel importante.

En algunos de estos núcleos han sido encontradas ciertas respuestas respiratorias;²⁶ se hallan además, relacionados con la conducta sexual y alimenticia y son a la vez una proyección primaria del sistema olfatorio.

CONCLUSIONES

1) La persistencia de actividad eléctrica hipersincrónica en el bulbo olfatorio, en animales a los que se hace respirar a través de una cánula traqueal, puede ser explicada por la influencia ejercida a través de las conexiones entre el bulbo raquídeo y el bulbo olfatorio, identificadas por nosotros, empleando el método de los potenciales provocados.

2) La exploración que se efectúa por medio del olfato (husmeo) se inicia y se mantiene por medio de conexiones estructuradas en un circuito cerrado de retroactivación "feed-back" en el que participan: a) Los núcleos de la vía aferente olfatoria, b) diversas estructuras límbicas relacionadas con la integración respiratoria y con la integración de las motivaciones alimenticia, sexual y emocional y c) los centros respiratorios. (Fig. 10).

3) La iniciación de la actividad respiratoria en el bulbo raquídeo determina, por una parte, los movimientos ventilatorios pulmonares y por la otra, la producción de órdenes nerviosas enviadas a las diferentes estaciones sinápticas de la vía olfatoria, cuyo resultado es la facilitación de la conducción sensorial específica.

4) Existe una notable coincidencia de funciones en las mismas estructuras

límbicas, relativas a las regulaciones olfatoria, respiratoria y motivacional. Coincide además, la actividad de cada una de estas estructuras, con el hecho de que son, a la vez, una proyección de la vía originada en los centros bulbares que regulan la respiración.

REFERENCIAS

1. Adrian, E. D.: *Olfactory responses in the brain of hedgehog*. J. Physiol. Lond. 100: 459, 1942.
2. Peñaloza-Rojas, J. H. y Alcocer-Cuarón, C.: *The electrical activity of the olfactory bulb in cats with nasal and tracheal breathing*. E. E. G. Clin. Neurophysiol. 22: 468, 1967.
3. Alcocer-Cuarón, C.: *Aspectos funcionales de la organización funcional*. GAC. MÉD. MÉX. 93: 504, 1963.
4. Marchi, V., y Algier, G.: *Sulle degenerazioni discendenti consecutive a lesioni della corteccia cerebrale*. Riv. Sper. di Freniat. 9: 492, 1885.
5. Ramón y Cajal, S.: *Histologie du système nerveux de l'homme et des vertébrés*. Paris, A. Maloine, 1909.
6. Dusser de Barenne, J. G.: *Experimental researches on sensory localization in the cerebral cortex on the monkey*. Proc. Roy. Soc., B96: 272, 1924.
7. Dusser de Barenne, J. G. y McCulloch, W. S.: *Functional organization in the sensory cortex of the monkey*. (Macaca mulatta). J. Neurophysiol. 1: 69, 1938.
8. Nissl, F.: *Über die Veränderungen der Ganglienzellen und Facialiskern des Kaninchens nach Ausreissung der Nerven*. Allg. Ztschr. f. Psychiat. 48: 197, 1892.
9. Gozzano, M.: *The evoked potentials*. E. E. G. Clin. Neurophysiol. (Supp 26) Ed. by W. Cobb y C. Morocutti, 1967.
10. Alcocer-Cuarón, C.: *Los mecanismos parareceptores*. En preparación.
11. Kaada, B. R.: *Somato-motor, autonomic, and electrocorticographic responses to electrical stimulation of the "rhinencephalic" and other structures in primates, cat and dog*. Act. Physiol. Scan., 24: (Suppl. 83) 1, 1951.
12. Fox, C. A., MacKinley, W. A. y Magoun, H. W.: *An oscillographic study of olfactory system of cats*. J. Neurophysiol., 7: 1, 1944.

13. Lavin, A., Alcocer-Cuarón, C. y Hernández-Peón, R.: *Centrifugal arousal in the olfactory bulb*. Science, 129: 332, 1959.
14. Guevara, G. R., Aguilar, B. H. U., Aréchiga, U. H. y Alcocer Cuarón, C.: *VII Congreso Latino Americano de Ciencias Fisiológicas y X Congreso Nacional de Ciencias Fisiológicas*. México, 1967. p. 92.
15. Tucker, D., y Beidler, L. M.: *Autonomic nervous system influence on olfactory receptors*. Am. J. Physiol. 187: 637, 1956.
16. Rasmussen, G. L.: *The olivary peduncle and other fiber projections of the superior olivary complex*. J. Comp. Neurol. 84: 141, 1946.
17. Hunt, C. C., y Kuffler, S. W.: *Further study of efferent-small nerve fibers to mammalian muscle spindles. Multiple spindle innervations and activity during contraction*. J. Physiol. 113: 283, 1951.
18. Kuffler, S. W., Hunt, C. C., y Quilliam, J. P.: *Function of medullated small-nerve fibers in mammalian ventral roots efferent muscle spindle innervation*. J. Neurophysiol. 14: 29, 1951.
19. Polyak, S. S.: *The retina*. Chicago. Unid. Press, Chicago, 1941.
20. Kerr, D. I. B. y Hagbarth, K. E.: *An investigation of olfactory centrifugal fiber system*. J. Neurophysiol. 18: 362, 1955.
21. Orrego, F.: *Cross connections between the olfactory bulbs and the cortical areas in the turtle*. Arch. Ital. de Biol. 100: 1, 1962.
22. Lamond, D. R.: *Infertility associated with extirpation of the olfactory bulbs in female albino mice*. Austr. J. exp. Biol. Med. Sci. 36: 103, 1958.
23. Berry, C. M., Hageman, W. D. y Hinsey, J. C.: *Distribution of potentials following stimulation of olfactory bulb in cat*. J. Neurophysiol. 15: 139, 1952.
24. Fox, C. A.: *Certain basal telencephalic centers in the cat*. J. Comp. Neurol. 72: 1, 1940.
25. Green, J. D. y Shimamoto, T.: *Hippocampal seizures and their propagation*. Arch. Neurol. Psychiat. 7P: 687, 1953.
26. Hernández-Peón, R., Lavin, A., y Alcocer-Cuarón, C.: *Electrical activity of the olfactory bulb during wakefulness and sleep*. E. E. G. clin. Neurophysiol. 12: 41, 1960.
27. Brady, J. V. y Nauta, W. H.: *Subcortical mechanisms in emotional behavior: affective changes following septal forebrain lesions in the albino rat*. J. Comp. Psychol. 46: 339, 1953.
28. King, F. A.: *Effects of amygdaloid lesions upon septal hiperemotionality in the rat*. Science. 128: 655, 1958.
29. Ranson, W. S.: *The anatomy of the nervous system*. Philadelphia, W. B. Saunders. 1920 p. 282.
30. Rosen, S., Shelesnyak, M. C., y Zacharias, L. R.: *Nasogenital relationship. II. Pseudopregnancy following extirpation of the sphenopalatine ganglion in the rat*. Endocrinology 27: 463, 1940.
31. Gastaut, H., Naquet, R., Vigouroux, R., y Corriol., citados por Ruch, T. C. y Patton, H. D.: *Physiology and biophysics*. Philadelphia, W. B. Saunders, 1965.
32. Green, J. D., Clement, C. D. y de Groot, J.: *Rhinencephalic lesions and behavioral in cats*. J. Comp. Neurol. 108: 505, 1957.