

Índice

Capítulo 1. Introducción a la Psicología Fisiológica	11
1. Las líneas de pensamiento científico que conforman la psicología fisiológica actual	13
2. Repensar la Psicología Fisiológica	16
3. Los determinantes de la conducta	18
4. Las técnicas de investigación en psicología fisiológica	19
5. Gestión de la información en psicología fisiológica	23
5.1. Necesidad de una buena gestión de la información en Psicología Fisiológica	23
5.2. Las bases de datos más importantes para el estudio de la Psicología Fisiológica	24
Bibliografía	25
 Capítulo 2. Dormir y soñar	 27
1. Los registros electroencefalográficos durante la vigilia	29
2. EEG durante el sueño	30
3. Las diferencias entre las fases REM y NREM de sueño	32
4. ¿Por qué se tiene sueño, y para qué se duerme?	34
4.1. Efectos de la privación de sueño	34
4.1.1. La privación total de sueño durante períodos largos en ratas tiene efectos muy graves	34
4.1.2. Los efectos de la privación total de sueño en humanos	37
4.1.3. Los efectos de la restricción de sueño en humanos	39
5. El modelo de dos procesos de la regulación del sueño	40
5.1. La adenosina es uno de los sustratos fisiológicos del proceso homeostático que impulsa el sueño ..	42
5.2. El núcleo supraquiasmático dirige el proceso circadiano del ciclo sueño-vigilia	45
5.2.1. La secreción nocturna de melatonina está gobernada por el NSQ y contribuye a sincronizar el reloj circadiano	49
6. El circuito neural del ciclo sueño-vigilia	50
6.1. En la zona subparaventricular se distribuye el output del NSQ	52
6.2. El núcleo dorsomedial del hipotálamo contribuye a sincronizar el ciclo de sueño-vigilia con los períodos de alimentación, y distribuye el output circadiano entre un centro hipotalámico de la vigilia y otro del sueño	52
6.3. La actividad de las neuronas orexinérgicas del hipotálamo lateral impulsa el despertar	54
6.4. Los núcleos troncoencefálicos y diencefálicos que sintetizan aminas y acetilcolina, y el núcleo parabraquial, que sintetiza glutamato, impulsan la vigilia	57
6.5. El núcleo ventrolateral del área preóptica (VLPO) promueve el sueño	57
6.6. El modelo de biestable o <i>flip-flop</i> entre la vigilia y el sueño	59
6.7. El SLD del puente promueve el sueño REM (REM-on) y la SGPAvl del mesencéfalo lo previene (REM-off)	60
7. Fisiología y función de los sueños	63
7.1. Los sueños se generan por la actividad REM-on en el tronco del encefalo, el tálamo, la corteza cerebral y el sistema límbico, mientras otras regiones cerebrales se desactivan y se inhibe la musculatura voluntaria	65
7.2. ¿Qué impulsa los sueños?	66
7.2.1. La teoría psicodinámica de Freud	66

7.2.2. La teoría de activación-síntesis de Hobson y McCarley y sus desarrollos	67
7.2.3. Los modelos neurocognitivos de los sueños	68
8. Trastornos del sueño	70
8.1. El insomnio	70
8.2. Las apneas del sueño	71
8.3. La narcolepsia con cataplexia	71
8.4. Los trastornos del sueño por alteraciones del ritmo circadiano	72
8.5. Las parasomnias de la fase NREM: sonambulismo y terrores nocturnos, y de la fase REM: trastorno conductual del sueño REM y pesadillas nocturnas	73
Bibliografía	74

Capítulo 3. Conductas reproductoras 83

1. Dimorfismo sexual	85
1.1. Qué es el dimorfismo sexual	85
1.2. Observación y medida de las conductas reproductoras en el laboratorio	85
1.2.1. Conducta sexual	85
1.2.2. Conducta parental	87
2. Diferenciación y desarrollo sexual dimorfo del sistema reproductor	89
2.1. La diferenciación del testículo y el ovario	90
2.2. Diferenciación de los órganos sexuales internos	93
2.3. Diferenciación de los genitales externos	94
3. Dimorfismo sexual en el cerebro	96
3.1. Mecanismos evolutivos, genéticos y epigenéticos del dimorfismo sexual y la conducta sexual	96
3.2. Características del dimorfismo sexual en el cerebro	98
3.3. Control hormonal del dimorfismo sexual en el cerebro	101
3.4. Dimorfismo sexual en el cerebro humano	106
4. Trastornos de la diferenciación sexual del sistema reproductor y su repercusión en el cerebro y la conducta sexual	107
4.1. Clasificación de los Trastornos del Desarrollo Sexual	107
4.2. Diferencias en los cromosomas sexuales	107
4.2.1. Mujeres XO (Síndrome de Turner) (ST)	107
4.2.2. Hombres XXY (Síndrome de Klinefelter) (SK)	109
4.3. Trastornos relacionados con los receptores o el metabolismo de los andrógenos en hombres XY y mujeres XX	109
4.3.1. Síndrome de insensibilidad a los andrógenos (SIA)	109
4.3.2. Síndrome de hiperplasia adrenal congénita (HAC)	110
4.4. Disruptores endocrinos	111
4.5. Qué nos enseñan los trastornos del desarrollo sexual	112
5. Pubertad y desarrollo sexual	113
5.1. Caracterización e inicio de la pubertad	113
5.2. Control genético y endocrino del desarrollo en la pubertad	113
5.3. Cambios cerebrales durante la adolescencia	116
6. Control neurohormonal de la conducta sexual de la hembra	117
6.1. La hembra muestra el reflejo de lordosis poco después de nacer	118
6.2. Control hormonal de la conducta sexual de la hembra	118
6.2.1. Activación hormonal de la conducta sexual de la hembra	118
6.2.2. Función organizadora de las hormonas durante la gestación y la época perinatal	124
6.3. Control neural de la conducta sexual de la hembra	125
6.3.1. Control neural de la lordosis en la rata	125
7. Control neurohormonal de la conducta sexual del macho	129
7.1. Mecanismos básicos de la erección y la eyaculación	129
7.2. Control hormonal de la conducta sexual del macho	131

7.3. Control neural de la conducta sexual del macho	133
7.4. El periodo refractario posteyaculación del macho	136
8. La activación cerebral durante la excitación sexual y el orgasmo	137
8.1. La activación sexual en el hombre y la mujer	139
8.1.1. La activación sexual en el hombre	139
8.1.2. La activación sexual en la mujer	139
8.2. Regiones cerebrales relacionadas con el orgasmo	140
9. Identidad de género y orientación sexual	142
9.1. Identidad de género	142
9.2. Variables genéticas	144
9.2.1. Estudios genéticos clásicos	144
9.2.2. Estudios moleculares	144
9.3. Fenotipos cerebrales asociados a la identidad de género	145
9.3.1. Estudios <i>post mortem</i>	146
9.3.2. Estudios de neuroimagen	147
10. Orientación sexual	149
10.1. Estudios genéticos	150
10.1.1. Estudios con gemelos	150
10.1.2. Estudios moleculares	150
10.2. Influencia de las variables hormonales	151
10.3. Variables epigenéticas	152
10.4. Fenotipos cerebrales asociados con la orientación sexual	152
10.4.1. Estudios <i>post mortem</i>	152
10.4.2. Estudios de neuroimagen	152
10.4.2.1. Resonancia magnética estructural	
10.4.2.2. Resonancia magnética funcional	
10.4.2.3. Tomografía por Emisión de Positrones	
10.5. Modelos animales de la orientación sexual	155
11. Conducta parental	156
11.1. Control hormonal de la conducta maternal	156
11.1.1. Estudios en roedores	156
11.1.2. Estudios en primates y humanos	157
11.2. Mecanismos cerebrales de la conducta maternal	160
11.2.1. Información sensorial	160
11.2.2. Mecanismos cerebrales	161
11.3. Conducta paternal	163
11.4. Efectos de la calidad de las conductas parentales sobre la descendencia	164
Bibliografía	165
Capítulo 4. Conducta de ingesta	177
1. Introducción	179
2. Homeostasis: el equilibrio del medio interno	180
3. Características generales del metabolismo y aporte de energía al organismo	182
4. Control neuroendocrino de la conducta de ingesta	187
4.1. Señales periféricas que determinan el comienzo de la ingesta	187
4.1.1. Factores ambientales y sociales	187
4.1.2. Factores sensoriales: El olor y el sabor de los alimentos	189
4.1.3. Factores digestivos I: componentes básicos de los nutrientes, la glucosa y los lípidos	190
4.1.4. Factores digestivos II: péptidos gastrointestinales	192
4.2. Señales periféricas que determinan la finalización de la ingesta	193
4.3. Señales centrales que controlan el inicio de la ingesta	198

4.3.1. Vías de transmisión de las señales de inicio de la ingesta: Vía de acción de la leptina y la insulina. Vía de acción de la grelina	199
4.4. Señales centrales que controlan el cese de la ingesta	201
4.5. Integración de las señales de inicio y cese de la ingesta en el ARC	203
4.6. Participación del NTS en la regulación de la ingesta	205
4.7. Contribución del circuito de recompensa en el control de la alimentación	207
4.8. Integración de las señales energéticas y de recompensa	213
4.9. Sistemas de neurotransmisión implicados en la ingesta	214
5. Programación del circuito de la ingesta	214
6. Trastornos alimentarios	216
6.1. Por exceso: obesidad	216
6.1.1. El Síndrome Metabólico, la insulinoresistencia y el fenotipo ahorrador	218
6.1.2. Obesidad y circuito de recompensa	220
6.1.3. Factores genéticos que pueden contribuir al desarrollo de la obesidad	224
6.1.4. Factores de desarrollo que podrían determinar la aparición de la obesidad	225
6.1.5. Tratamiento de la obesidad	228
6.2. Por restricción de ingesta: Anorexia y Bulimia	230
6.2.1. Anorexia nerviosa	230
6.2.2. Bulimia nerviosa	236
Bibliografía	238

Capítulo 5. Psicobiología de las emociones 249

1. Acercándonos al universo de las emociones	252
1.1. ¿Cómo comienzan a producirse las emociones?	253
1.2. ¿Por qué tenemos emociones?	254
1.3. El desajuste emocional	255
1.4. ¿Las emociones son específicas y universales?	255
1.5. ¿La expresión emocional está culturalmente determinada en humanos?	255
1.6. ¿Cuántas emociones básicas existen?	257
1.7. La experiencia emocional. Aportaciones de Schachter y Singer y de Arnold	257
1.8. ¿Se puede controlar la expresión emocional?	258
1.9. Lateralización de la expresión emocional	259
1.10. Aportaciones de la teoría de la retroalimentación facial de las emociones	259
2. Primeros estudios psicobiológicos de las emociones	261
2.1. Las aportaciones de James y Lange	261
2.2. Las aportaciones de Cannon y Bard	262
2.3. ¿Qué es antes?	265
2.4. Aportaciones de Selye	265
2.5. El descubrimiento del sistema límbico: La hipótesis de que podría haber “un sistema» en el encéfalo que constituya el sustrato neural de las emociones	267
3. Neuroanatomía de la emoción	271
3.1. Estructura del sistema nervioso	274
3.2. Estructuras cerebrales implicadas en el procesamiento de la emoción	274
3.2.1. Estructuras subcorticales: Tálamo, hipotálamo y amígdala	276
3.2.2. Estructuras Corticales	278
3.3. Propuesta de un modelo de funcionamiento de la corteza prefrontal en el procesamiento emocional	285
4. Cuerpo y emoción	288
4.1. Hipótesis del marcador somático	290
4.2. La Neurociencia del Cuerpo	291
4.3. Todo está conectado	295

5. La Autorregulación emocional	297
5.1. El mensaje de las emociones	297
5.2. La potencia sanadora de las emociones	299
5.3. La función de la conexión en la autorregulación emocional. La teoría polivagal	301
5.4. Autorregulación emocional y co-regulación	302
5.5. Autorregulación y desarrollo de la Corteza Prefrontal	302
5.6. Efectos top-down y bottom-up	303
5.7. Regulación de las emociones: los beneficios del mindfulness	303
6. Psicobiología y tratamiento del Trauma	304
6.1. Consecuencias psicobiológicas del trauma	306
6.2. Tratamientos neurobiológicos del trauma	307
Bibliografía	313

Capítulo 6. Comunicación humana 321

1. Introducción	323
2. Lenguaje humano y hominización	324
2.1. Definición y componentes del lenguaje	324
2.2. Cuando y cómo aparece el lenguaje	325
2.3. ¿Existe un gen del lenguaje?	327
3. Lateralización cerebral en el lenguaje	331
3.1. Asimetrías morfológicas relacionadas con el lenguaje	332
3.2. Asimetrías funcionales	335
3.3. ¿Qué hace el hemisferio derecho con respecto al lenguaje?	338
4. Procesamiento cerebral del lenguaje oral: bases neurales	339
4.1. Datos provenientes de pacientes con Afasia	340
4.1.1. Primeros modelos	341
4.1.2. Modelo de procesamiento del lenguaje de Wernicke-Geschwind	342
4.2. Modelos actuales del procesamiento del lenguaje	344
4.2.1. Modelo de doble ruta de Hickok y Poeppel (2007)	345
4.2.1.1. La corriente dorsal	345
4.2.1.2. La ruta ventral	346
4.2.1.3. Función de las estructuras subcorticales en el lenguaje	348
5. Procesamiento del lenguaje escrito	350
5.1. Definición y componentes del lenguaje escrito	350
5.2. Tipos y modelos de lectura	351
5.2.1. Modelo doble vía de Coltheart y cols., (2001)	352
5.2.2. Modelo del triángulo	353
5.3. Procesamiento cerebral del lenguaje escrito: bases neurológicas de la lectura	353
5.3.1. Datos obtenidos con los estudios de neuroimagen	354
6. Dislexia	356
6.1. Dislexias adquiridas	356
6.1.1. Dislexias periféricas	356
6.1.2. Dislexias centrales	356
6.2. Dislexia del desarrollo	358
6.2.1. ¿Cuál es el origen de la dislexia del desarrollo?	358
6.3. Alteraciones cerebrales relacionadas con la dislexia	361
6.3.1. Datos anatómicos	361
6.3.2. Datos funcionales	361
Bibliografía	364

Capítulo 7. Neurobiología del aprendizaje y la memoria	371
1. Introducción	373
2. Teorías sobre las estructuras y funcionamiento de la Memoria	374
2.1. Modelo multialmacén de Atkinson y Shiffrin	374
2.1.1. Distintos casos clínicos de amnesia	376
2.2. Memoria operativa o de trabajo	378
2.2.1. El Modelo Multicomponente de la Memoria de Trabajo	378
2.2.2. Modelo Jerárquico de la Memoria de Trabajo de Cowan	379
2.2.3. Estructuras cerebrales implicadas en la memoria de trabajo	380
2.2.4. Mecanismos neurales de la memoria de trabajo.	381
2.3. Taxonomía de la memoria a largo plazo	384
3. Bases neurales del aprendizaje y la memoria	384
3.1. Plasticidad sináptica: potenciación a corto plazo, potenciación a largo plazo y depresión a largo plazo	386
3.2. Plasticidad sináptica a corto plazo	386
3.2.1. Potenciación a corto plazo	390
3.3. Plasticidad sináptica a largo plazo	390
3.3.1. Potenciación a largo plazo y depresión a largo plazo	391
3.3.2. Modulación de los receptores NMDA por los astrocitos	395
3.3.3. El óxido nítrico: un mensajero retrógrado	397
3.3.4. Propiedades de la Potenciación a largo plazo	398
4. Tipos de aprendizaje y memoria	399
4.1. Aprendizaje y Memoria implícita	399
4.1.1. Habitación	399
4.1.2. Sensibilización	402
4.1.3. Aprendizaje motor y memoria procedimental	403
4.1.4. Facilitación o Priming	407
4.1.5. Condicionamiento clásico	408
4.1.5.1. Condicionamiento del miedo	408
4.1.5.2. Condicionamiento operante	416
4.2. Memoria declarativa: memoria episódica y semántica	417
4.2.1. El lóbulo temporal medial	418
4.2.1.1. La neurona de Jennifer Aniston	420
4.2.2. Memoria semántica	420
4.2.3. Memoria espacial, células de lugar, y células en rejilla	422
4.2.3.1. Aprendizaje espacial y cambios morfológicos del Hipocampo – El estudio de los taxistas en Londres	423
4.2.4. Neurogénesis	424
4.3. El Engrama	424
4.3.1. Consolidación de la memoria declarativa	425
4.3.2. Teorías de la consolidación	426
4.3.2.1. Teoría de Consolidación Estándar	426
4.3.2.2. Teoría del Índice	426
4.3.2.3. Teoría de Huellas Múltiples	426
4.3.2.4. Teoría de Sistemas de Aprendizaje Complementarios	427
4.4. Memorias transgeneracionales	428
Bibliografía	429

Capítulo 1

Introducción

Antonio Guillamón

Paloma Collado

La Psicología Fisiológica tiene como objeto el estudio de los mecanismos cerebrales que gobiernan la conducta y la cognición en cualquier momento del ciclo vital del organismo. Desde su nacimiento en el último tercio del siglo XIX hasta nuestros días, su objeto de estudio se ha mantenido constante, pero el avance tecnológico y la influencia de distintas corrientes de pensamiento a lo largo de estos años han modulado la forma de abordar el estudio del cerebro en relación con la conducta. En la actualidad el cerebro se investiga tanto como variable independiente como dependiente, empleando técnicas provenientes de muy diversas disciplinas, principalmente la neurociencia, pero también la física, la química, la tecnología o la informática, para lograr avances en la comprensión del funcionamiento cerebral y la explicación de la conducta.

1. LAS LÍNEAS DE PENSAMIENTO CIENTÍFICO QUE CONFORMAN LA PSICOLOGÍA FISIOLÓGICA

La Psicología Fisiológica (PF) tiene como objeto el estudio de los mecanismos cerebrales que gobiernan la conducta en cualquier momento del ciclo vital del organismo. Por tanto, no es un mero nexo de unión entre la fisiología y la psicología, sino una forma de entender la conducta y la psicología que hunde sus raíces en el método científico y la biología.

Aunque la PF siempre se concibió en el marco de las ciencias naturales, la forma de abordar su objeto de estudio ha cambiado a lo largo de casi un siglo y medio influenciado por las corrientes epistemológicas en Psicología y por los avances de la Neurociencia.

Señalar el origen del término PF es sencillo. Sin embargo, trazar su recorrido desde los comienzos hasta la actualidad es más complejo. Esto se debe a que desde mediados del pasado siglo la PF está inextricablemente unida a la Neurociencia. Es más, la misma Neurociencia, que emerge como campo unitario de especialidades como neurofisiología, neuroquímica, neuroanatomía, etcétera, dedicadas a la investigación sobre el sistema nervioso, ha incorporado la conducta como objeto último de su estudio. Esta evolución de la Neurociencia sitúa a la Psicología Fisiológica en el centro de aquella porque la PF llevaba decenios indagando sobre el control cerebral de los procesos psicológicos, es decir, de cómo en el cerebro están organizados los mecanismos que resultan en la percepción, las conductas motivadas, la emoción, el aprendizaje y la cognición, y de cómo estos procesos psicológicos, a su vez, afectan y modifican aquellos me-

canismos cerebrales. Por eso, al trazar este breve recorrido histórico de la PF hay que recordar de forma ineludible etapas de integración y hallazgos que también están en el origen de la Neurociencia. En grandes líneas, se pueden distinguir tres etapas en la evolución de la PF: a) los orígenes históricos; b) el cambio de enfoque debido a la influencia del conductismo y el neoconductismo y, c) la inmersión en la Neurociencia. Curiosamente en la primera etapa se fija el objeto de estudio en la mente, en la segunda el objeto de estudio cambiará a la conducta observable y, en la tercera, utilizando criterios objetivos y científicos, recuperará el estudio de la mente.

Los orígenes históricos

El origen de la Psicología Fisiológica tiene lugar en el último tercio del siglo XIX y coincide con los primeros pasos de la psicología científica. Todo ello ocurre en un clima intelectual en el que las ideas mecanicistas influyen en médicos y fisiólogos y estos las aplican a la clínica y al conocimiento del funcionamiento de los sistemas corporales, entre los que se incluye el sistema nervioso. Estos focos de pensamiento se localizan fundamentalmente en Alemania, Reino Unido y Francia. Es en este contexto como surge la Psicología Fisiológica.

Para un mejor encuadre del recorrido de la PF, hay que destacar que, a partir de mediados del siglo XIX, se aprecia la existencia de dos corrientes de pensamiento que se han perpetuado desde entonces. Las corrientes reduccionista y holista. El reduccionismo pretende alcanzar la explicación a partir del estudio de las partes. En este sentido los trabajos de **Santiago Ramón y Cajal** (1852-1934) son paradigmáticos al

señalar a la neurona como la unidad fundamental del sistema nervioso y los de **Charles Sherrington** (1857-1952) al definir la sinapsis como zona de comunicación de las neuronas. De aquí arrancará el recorrido reduccionista de la Neurociencia hasta nuestros días. Por el contrario, la línea holística, aborda la explicación de la conducta a través del estudio del organismo en su conjunto. Sus exponentes destacados por aquella época fueron **Paul Broca** (1824-1880) y **Carl Wernicke** (1848-1905) al localizar las regiones de la corteza cerebral ligadas a la producción y comprensión del habla.

Es dentro de la corriente holística donde surge el término Psicología Fisiológica que se debe a **Wilhelm Maximilian Wundt** (1832-1920). Wundt, que es considerado el padre de la psicología experimental, tenía una sólida formación en fisiología y evolucionó hacia la psicología. En los dos volúmenes de sus *Principios de Psicología Fisiológica* (1873-1874) deja claro que el rigor de la fisiología puede ser utilizado en el dominio de la experiencia subjetiva y, por tanto, el método de las ciencias naturales puede ser aplicado por la psicología.

Según Wundt, la psicología debía dirigirse a investigar los procesos conscientes en su propio contexto por medio de la experimentación y la introspección, o mejor, la auto-observación controlada. Wundt enfocó sus investigaciones al estudio de la sensación y la percepción. Para él las sensaciones y el sistema somatosensorial eran cruciales para su proyecto de PF porque pensaba que las sensaciones son los puntos de contacto entre lo físico y lo psicológico.

Sin embargo, con el descrédito de la introspección como método científico y el surgimiento de la psicología conductista, la Psicología Fisiológica giró hacia derroteros diferentes a los defendidos por el fundador de la psicología experimental.

La influencia de la psicología conductista y neoconductista y los laboratorios de fisiología

El segundo periodo está marcado por dos grandes líneas conceptuales provenientes de la psicología y la fisiología. La vía de la psicología está definida por dos hechos: la introducción del conductismo que señala que solo la conducta observable y medible puede ser objeto de estudio de la psicología, y la evolución de esta corriente hacia el neoconductismo y el cognitivismo. Por su parte, la fisiología aportó el estudio de las funciones cerebrales y las técnicas precisas para relacionar cerebro y conducta.

Al primer conductismo y, posteriormente, al más radical, no le interesaba el estudio del cerebro, sino examinar cómo los estímulos externos controlaban la probabilidad de determinadas conductas. Sin embargo, dentro del conductismo, es la línea abierta por **Clark Leonard Hull** (1884-1952) en sus *Principles of Behavior* (1943) la que da acceso a la fisiología en el estudio de la conducta. La teoría matemático-deductiva construida por Hull, al considerar la importancia del «drive», la necesidad, la privación, la conducta motivada dirigida a una meta y la emoción, condujo el estudio de la conducta hacia la morfología y la fisiología del sistema nervioso. De aquí partirá el interés por la participación de la corteza cerebral y las estructuras subcorticales en las conductas emocionales y motivadas.

El interés de la PF por la cognición recorre un hilo que parte del pensamiento de **Edward Chace Tolman** (1886-1959) sobre conducta propositiva y mapas cognitivos, se vincula al estudio del cerebro con **Donald O. Hebb** (1904-1985), que mostró el camino para relacionar patrones de actividad neuronal con procesos superiores de representación y procesamiento de la información, y se completa, entre otros, con **John O'Keefe**, **May Britt Moser** y **Edvard Moser**, premios Nobel de medicina o fisiología en 2014, al demostrar la implicación del hipocampo en la generación de mapas cognitivos. Este recorrido enfoca de nuevo a la PF hacia el estudio de la mente.

El primer fisiólogo que hay que citar, y sin duda el de mayor influencia para la psicología, es **Iván Petróvich Pavlov** (1849-1936). Su descubrimiento y estudio minucioso del reflejo condicionado establece el primer puente entre fisiología y conducta. Pavlov se consideraba fisiólogo y a su investigación la consideraba el estudio de la «fisiología de la actividad nerviosa superior». Pavlov situó en la corteza cerebral las relaciones temporales entre los estímulos incondicionados y condicionados, la extinción de los reflejos condicionados y los procesos de inhibición. A partir del estudio de los reflejos condicionados, Pavlov dio también los primeros pasos científicos en el estudio de las bases biológicas de la personalidad y el estudio experimental de las neurosis.

Con relación al estudio de las funciones cerebrales, lo primero que se abordó fueron las funciones motoras de la corteza. Hacia 1870, **Gustav Theodor Fritsch** (1838-1927) y **Eduard Hitzig** (1839-1907) emplearon corrientes eléctricas débiles para estimular la corteza cerebral de perros y descubrieron que estos movían

determinados músculos de las extremidades según la localización de la estimulación, y cuando estimulaban áreas corticales próximas se afectaban los músculos adyacentes. En la misma década, el neurólogo **David Ferrier** (1843-1928), que trabajaba con perros y monos y empleaba técnicas de lesión y estimulación de la corteza cerebral, demostró que las neuronas de la corteza motora, cuya excitación determina la contracción de los músculos del cuerpo, se encuentran topográficamente organizadas formando una especie de mapa de dicha musculatura. Más tarde, **Clinton Woolsey** (1904-1993) y **Philip Bard** (1898-1977), a finales de los años treinta y principio de los cuarenta del pasado siglo, estimulando en la piel y recogiendo la actividad eléctrica en distintas regiones de la corteza cerebral, proporcionaron el primer mapa cortical de localización somatotópica de la sensibilidad cutánea en el gato y el mono, que el neurocirujano **Wilder Penfield** (1891-1976) completaría en humanos.

El interés por las funciones conductuales de las estructuras subcorticales también presenta una estrategia holística. Su origen es posible que se sitúe en los intentos de falsación experimental de la teoría de las emociones de **William James** (1842-1910), que establecía que las respuestas fisiológicas y conductuales preceden a la experiencia subjetiva. Aunque el artículo de James en la revista *Mind* era puramente teórico, señalaba que la percepción de los cambios viscerales era un aspecto importante en la emoción. Fue **Walter Cannon** (1871-1945) quien comunicó que la separación sensorial y motora entre las vísceras y el sistema nervioso central no alteraba la conducta emocional. Además, como observó que animales decorticados eran capaces de manifestar respuestas emocionales, propuso que, al organizarse la respuesta en la corteza cerebral, se producía una activación de procesos en el tálamo que añadían la cualidad emocional. **Philip Bard** (1898-1977), años más tarde, realizó experimentos de decorticación y de secciones que separaban el tálamo del hipotálamo o el hipotálamo del mesencéfalo, y observó que los gatos eran capaces de manifestar respuestas emocionales cuando las secciones conservaban el hipotálamo y la región dorsal del tálamo. Todo ello condujo a la búsqueda de las regiones del cerebro relacionadas con el control de la emoción y la motivación. Que el hipotálamo participa en la regulación de las respuestas viscerales (presión arterial, frecuencia cardíaca, motilidad intestinal, piloerección, etc.) relacionadas con la emoción fue demostrado por **Stephen**

Walter Ranson (1880-1942), que estimuló eléctricamente el hipotálamo de gatos anestesiados y observó las respuestas vegetativas. También por esa época, **Walter Hess** (1881-1973), estimulando eléctricamente el hipotálamo de animales sin anestesiar, confirmó las respuestas del sistema nervioso autónomo descritas por Ranson y describió reacciones defensivas en los gatos. De alguna forma el hipotálamo se convirtió en el foco de la investigación cuando, además de su participación en la regulación de las emociones, fue asociado con la motivación por comer (**Hetherington y Ranson**, 1940) y con la conducta sexual de la rata macho (**Heimer y Larsson**, 1967).

Es difícil decidir si la investigación de la PF en la segunda época se realiza en laboratorios de fisiología o de psicología. Sea como quiera, se caracteriza por los siguientes aspectos: la utilización de animales como modelos para el estudio de los procesos psicológicos, el empleo de las técnicas de lesión y estimulación eléctrica intracraneal, la recogida de señales eléctricas del cerebro, la administración de sustancias farmacológicas y las intervenciones endocrinas. Con los años, como se comprobará a lo largo del texto, todas estas técnicas se han ampliado y sofisticado adquiriendo cada vez más precisión.

Es claro que, en épocas pasadas, la utilización de las citadas técnicas impedía trabajar con sujetos humanos, y este aspecto ha contribuido a que hasta hace poco tiempo la PF estuviese constreñida a producir modelos animales explicativos u orientativos de la conducta humana. En la actualidad, el desarrollo de las técnicas de estimulación transcraneal en humanos y las de neuroimagen funcional permiten abordar los procesos psicológicos en nuestra especie. Esto no quiere decir que se haya producido un salto desde los modelos animales a la especie humana. Más bien se están integrando los conocimientos, y los investigadores en psicología fisiológica se mueven cada vez con más facilidad utilizando estas dos estrategias.

La Psicología Fisiológica en el núcleo de la Neurociencia o el paso del reduccionismo al holismo

La tercera etapa está señalada por el nacimiento de la Society for Neuroscience, fundada por el neurofisiólogo norteamericano **Ralph W. Gerard** (1900-1974) en 1969. Esta sociedad ha conseguido aglutinar todas las ramas y especialidades para «el avance en el entendimiento del cerebro y el sistema nervioso».

El acceso de la PF al núcleo de la Neurociencia está marcado por la publicación de dos libros. En primer lugar, la publicación de *The Neurophysiological Basis of Mind - Principles of Neurobiology* (1953), de **John Eccles** (1903-1997), donde el título ya señala la intención del autor de proporcionar una relación entre mente y cerebro. Treinta años más tarde se publica la primera edición de *Principles of Neural Science* de **Eric Kandel** (1929) y **James Schwartz** (1933-2006). En este libro sus autores señalan que el objetivo de la Neurociencia es «entender la mente», cómo percibimos, nos movemos, pensamos y recordamos. De una manera explícita se está señalando que la Neurociencia asume el objetivo de la Psicología Fisiológica, que no es otro que explicar cómo el cerebro controla la conducta y, más recientemente, la actividad mental. Esta tercera etapa en la que nos encontramos asume los objetivos de las dos primeras. Se vuelve a estudiar en humanos lo «psíquico», la mente, y se continúa produciendo hipótesis, modelos y explicaciones con animales utilizando las técnicas de laboratorio. En definitiva, la PF acerca las corrientes de pensamiento reduccionista y holista.

2. REPENSAR LA PSICOLOGÍA FISIOLÓGICA

El recorrido conceptual del apartado anterior nos sitúa en un punto en el que la combinación de reduccionismo y holismo parecía proporcionar una madurez definitiva a nuestra materia. Pero la ciencia avanza en muchos campos y esto afecta a la PF. En diversos ámbitos científicos, desde finales del pasado siglo se han producido una serie de descubrimientos y replanteamientos conceptuales que configuran la PF en los decenios venideros.

Al tiempo que se consolidaba la PF, en el pasado siglo tomaba cuerpo lo que se conoce como Teoría o Síntesis Moderna de la Evolución. **Theodosius Dobzhansky** (1900-1975) en *Genetics and the origin of species* (1937) puso en relación la selección natural darwiniana con la genética y definió la evolución como un cambio en la composición genética de las poblaciones. Lo importante en la evolución de una población, por tanto, son los cambios genotípicos y, al producirse estos en un ambiente cambiante, los genomas seleccionados están permanentemente ajustando la población. Con este paso comienza lo que conocemos como la Síntesis Moderna de la evolución, en la que los genes, la «programación» genética, determina el fenotipo. Y la conducta es un fenotipo del organismo.

En las relaciones genotipo-fenotipo, la Síntesis Moderna se vio apoyada por los avances en la genética molecular. Es a partir de los años cincuenta cuando se establece el llamado Dogma Central de la biología. Esto es, la síntesis de las proteínas estructurales y funcionales de los organismos sigue una secuencia de información unidireccional: el ADN produce el ARN y el ARN produce las proteínas, pero no al revés (Crick, 1958, 1970).

Si tomamos la Síntesis Moderna y el Dogma Central, el fenotipo de un organismo es una consecuencia pasiva de la acción del ambiente sobre los genes. ¿Qué ha sucedido desde entonces? Que se han producido hallazgos que afectan aspectos sustanciales de ambas teorías. La teoría de la Síntesis Moderna se enfocaba de forma casi exclusiva en los genes como unidades básicas de la herencia y agentes de cambio y de variación. Además, separaba herencia y desarrollo, y consideraba que las condiciones ambientales funcionan únicamente como agentes externos de selección. La consideración de la plasticidad durante el desarrollo como una variable importante en la evolución, una reevaluación de la función del ambiente y los hallazgos de la epigenética han transformado el paisaje biológico en el que se desenvolvía la PF el pasado siglo (Moczek, 2015a).

Por su parte, el Dogma Central de la biología solo abordaba a los genes, al ADN, como agentes codificantes de proteínas. Pero solo una parte de los genes codifican proteínas. El ADN no codificante, que se había considerado «ADN basura», ha pasado a ser una pieza clave en la transcripción y el funcionamiento celular. A esto se suman los estudios más recientes sobre qué permite y cómo se inhibe la expresión genética como veremos más adelante. Además, desde la perspectiva de la evolución, los biólogos están enzarzados en si el dogma central puede sustentar o no la herencia de los caracteres adquiridos.

La biología asume que las variaciones fenotípicas no están de forma inflexible predeterminadas por el genoma, sino que son el producto de la interacción entre el genoma y el ambiente. Esto supone una completa separación de las funciones del genoma y las del ambiente. Sin embargo, más recientemente, se ha visto que la relación entre genes y ambiente no es de una simple interacción sino de interdependencia, ambos son causa y efecto. Cualquier proceso que se produce en la célula va a afectar al ambiente celular interno y externo, produciendo cambios concretos que afectarán a los procesos que tendrán lugar posteriormente (figura 1) (Moczek, 2015b). Esta interdependencia de genes y

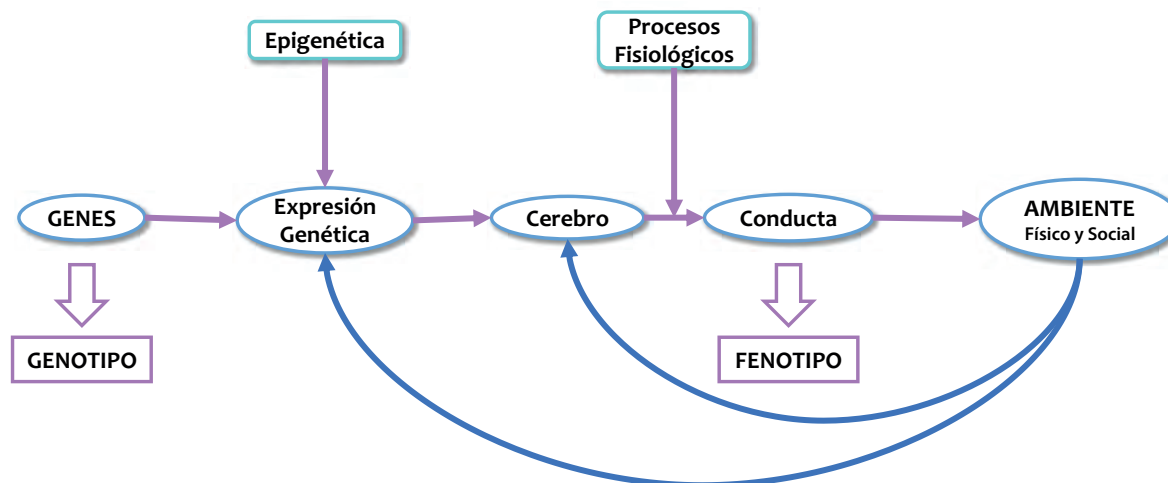


Figura 1. La conducta, que es un fenotipo, y ambiente interaccionan y se retroalimentan continuamente modificando la expresión genética y dando lugar al epigenoma y una cascada de cambios en el transcriptoma → proteoma → metaboloma. El ambiente puede incidir en todos los niveles. Como sistema, el cerebro, y en sentido extenso todo el Sistema Nervioso, ve afectado su funcionamiento. El cerebro, a su vez al emitir la conducta modifica el ambiente. El esquema representa una foto del cerebro y la conducta en un momento dado en el tiempo. Sin embargo, una comprensión cabal del funcionamiento requiere tener en cuenta los cambios temporales entre genes y conducta, es decir el desarrollo. Además, desde un punto de vista evolutivo, es imprescindible considerar los efectos que el ambiente ejerce sobre los genes seleccionando a los individuos que mejor se adaptan al entorno.

ambiente es posible por los mecanismos epigenéticos. Estos mecanismos establecen la relación entre genes y ambiente, entre el genotipo y el fenotipo. Y, precisamente, lo que hay entre genotipo y fenotipo es la plasticidad del desarrollo a lo largo del ciclo vital.

Que la plasticidad durante el desarrollo es una piedra angular para comprender la conducta está bien asentado por las investigaciones que demuestran que las experiencias tempranas afectan de forma permanente a la fisiología y la conducta. Hoy, el estudio de la plasticidad del desarrollo se entiende mejor a la luz del conocimiento proveniente de la epigenética. La epigenética aborda los mecanismos que regulan la expresión genética sin modificar la secuencia de nucleótidos del ADN en la que se encuentra codificado un gen. En breves palabras, modificar la transcripción sin alterar la secuencia en los genes. Los mecanismos epigenéticos más estudiados son la metilación del ADN, la modificación de las histonas, el imprinting parental y la posición de los nucleosomas y los micro ARN. Estos mecanismos suelen ser interactivos.

El ambiente interno (por ejemplo, las hormonas) y el externo (estímulos del ambiente) pueden producir cambios epigenéticos en el genoma, es decir, determinar qué genes se expresan y cuales se inhiben. Esto crea un epigenoma en cada individuo. El epigenoma

puede ser reversible o tener efectos heredables transgeneracionales vía no-genómica, lo que abre una posibilidad para explicar la herencia lamarckiana de los caracteres adquiridos.

Estos procesos moleculares de la epigenética, que tienen repercusión en la conducta, se producen en todos los sistemas del organismo. Por ejemplo, sabemos que el ambiente sensorial experimentado en las primeras etapas del desarrollo determinará el grado de diferenciación cerebral que, a su vez, determina la percepción del individuo en el futuro. También, se conoce que la formación y diferenciación del sistema digestivo depende del tipo de alimentación, lo que condicionará la relación futura del organismo en desarrollo y la respuesta a posibles dietas.

¿Cómo afecta todo lo que venimos comentando a la Psicología Fisiológica? Nuestra materia estudia las bases cerebrales de la conducta, y la conducta es un fenotipo. Por tanto, todo lo que afecta al fenotipo incide de lleno en la estructura conceptual de la PF. Por una parte, la constatación de la interdependencia entre genes y ambiente y, de otra, la plasticidad durante el desarrollo entre el genotipo y el fenotipo confieren a la conducta unas funciones dinámicas que antes no eran tenidas en cuenta, y abre la puerta a una PF más enraizada en el entramado ecológico/evolutivo.

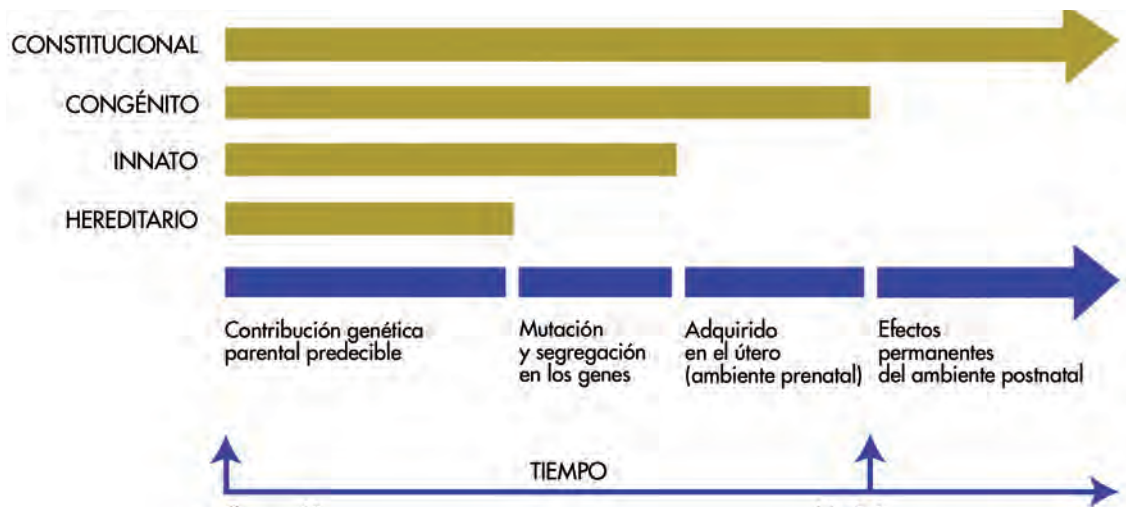


Figura 2. Representación esquemática de la contribución genética y ambiental en la génesis de la conducta, sobre una contribución genética de los padres que es predecible. Desde la fertilización hasta el nacimiento, la mutación y segregación de genes y el ambiente del embrión en el útero pueden modificar el desarrollo de éste. A partir del nacimiento es el ambiente postnatal lo que continúa moldeando la conducta sobre los pasos anteriores. Cuando se habla de ambiente nos referimos a todo lo que puede afectar al sujeto antes y después del nacimiento. Antes del nacimiento la conducta de la madre es decisiva. Después del nacimiento el sujeto vive en continua interacción con el ambiente. Ver Gray (1971).

3. LOS DETERMINANTES DE LA CONDUCTA

¿De dónde procede la conducta?, ¿cuáles son sus antecedentes? **Ernst Mayr** (1904-2005) señalaba que el estudio de la conducta conduce a dos clases de preguntas, las dirigidas a las causas próximas y las que se interesan en las causas últimas. Las primeras se preocupan de *cómo* se produce una conducta y orientan la investigación hacia los mecanismos fisiológicos. Las segundas indagan en el *por qué* y llevan al estudio de la evolución de la conducta. Entender el cómo y el porqué es imprescindible para explicar la conducta. La explicación fisiológica debe ser completada por la explicación evolucionista.

En un primer momento pudiera parecer que la PF está enfocada únicamente hacia las causas próximas, a la fisiología de la conducta. Sin embargo no es así, porque la PF, cuando indaga los mecanismos cerebrales que gobiernan cualquier conducta emocional, motivada o cognitiva, siempre debe tener en cuenta que hay una serie de antecedentes filogenéticos, genético, epigenéticos y de desarrollo, y que la conducta observada ocurre en un momento dado de las oscilaciones de los biorritmos y de ciclo vital del organismo. En PF esta secuencia se ha de tener en cuenta permanentemente.

Los antecedentes filogenéticos de la conducta se fundamentan en la evolución y hacen referencia a que los mecanismos cerebrales y del sistema nervioso que

gobiernan la conducta han sido decantados por la selección natural. Por tanto, la relación evolutiva entre las especies fundamenta que la PF pueda utilizar cualquier especie animal en el estudio de la conducta y la utilización de modelos animales para aproximarse a la conducta de nuestra especie. Por ejemplo, los mecanismos neuronales implicados en aprendizajes simples como la habituación, la sensibilización y el condicionamiento clásico fueron estudiados por Eric Kandel, premio Nobel de medicina el año 2000, en la *aplysia*, una especie de molusco gasterópodo alejada en la escala filogenética de los vertebrados empleados en los modelos experimentales más habituales. Filogenia y genoma están íntimamente relacionados, y la conservación de los mismos genes en especies diversas facilita que se pueda trabajar con diferentes modelos animales.

Una conducta particular no la controla el programa genético como tal, sino un programa epigenético que es consecuencia del programa genético más la experiencia adquirida por el organismo desde su concepción. Por tanto, factores hereditarios, innatos, congénitos y constitucionales determinan en último término la conducta (figura 2). Las proteínas codificadas en los genes actúan en momentos diferentes del desarrollo y a distintos niveles estructurales y fisiológicos sobre el cerebro que recibe información y la procesa. La epigenética, como hemos visto, estudia los efectos del medio ambiente y de la conducta de un

organismo capaces de modificar la actividad de sus genes que, sin alterar la secuencia del ADN, pueden mantenerse en el tiempo e incluso transmitirse por herencia a la siguiente generación.

Aunque la observación directa parece que lo contradice, los organismos presentan cambios morfológicos y fisiológicos continuos. Estos cambios son de dos tipos. Unos ocurren a lo largo de toda la vida y nos referimos a ellos como cambios debidos al desarrollo. Por ejemplo, el grosor de la corteza cerebral humana disminuye con la edad a partir de la pubertad, reflejando modificaciones morfológicas. Otros cambios, sin embargo, se presentan como oscilaciones diarias, mensuales, estacionales o anuales, y son los biorritmos. Es más, este discurrir en el tiempo de los organismos presenta formas peculiares para los machos y las hembras. Por todos estos motivos, cuando la PF estudia una conducta, ha de tener en cuenta el desarrollo y los biorritmos. La edad, la hora de la recogida de los datos, el sexo de los individuos, la época del año son, por tanto, datos esenciales en la investigación.

Mutación genética: Alteración de la secuencia de nucleótidos del ADN.

Segregación: Separación de los cromosomas homólogos y su distribución aleatoria en los diferentes gametos en la meiosis.

4. LAS TÉCNICAS Y LA ESTRATEGIA DE INVESTIGACIÓN EN LA PSICOLOGÍA FISIOLÓGICA

Antes se ha visto que la Neurociencia y la PF están íntimamente relacionadas. De todas formas, el objeto tradicional de estudio de la primera es la morfología y el funcionamiento del sistema nervioso. Por su parte, el objeto de estudio de la PF es la conducta. Es aquí donde se produce la coincidencia al incluir la Neurociencia, también como objeto de estudio, la mente y la conducta. En consecuencia, todas las técnicas que se utilizan en la Neurociencia, y las distintas especialidades de la misma (neuroanatomía, neurofisiología, neuroquímica, neurofarmacología, neuroendocrinología, neuroinmunología, etcétera) son susceptibles de ser utilizadas por la PF. De hecho, cuando a estas especialidades de la Neurociencia les interesa aclarar aspectos neuroquímicos, neuroendocrinos, neurofarmacológicos o neuroinmunológicos de la conducta aparecen otras especialidades: las «psico», psicofarmacología, psico-neuroendocrinología, psicoimmunología, etcétera. La

PF no es una «psico» más, ni es la «psico» que le correspondería a la neurofisiología. La PF es el núcleo central de los estudios de la conducta puesto que aborda la explicación neurobiológica de todos los procesos emocionales, motivacionales y cognitivos, lo que hace de ella una disciplina molar mientras que todas las «neuro» de la Neurociencia son reduccionistas y, por tanto, moleculares.

El planteamiento anterior permite ver lo extenso y complejo que es tratar de las técnicas en PF. Incluso abordarlas por las especialidades de la Neurociencia requeriría varios volúmenes. Por tanto, en primer lugar, lo que importa al estudioso de la PF es conocer la estrategia global de los diseños experimentales. Esta estrategia de la PF es muy sencilla, el cerebro puede ser, según el diseño, variable independiente o dependiente con respecto a la conducta. A lo largo del texto, el lector debe distinguir qué experimentos de PF se ubican en una de estas dos categorías.

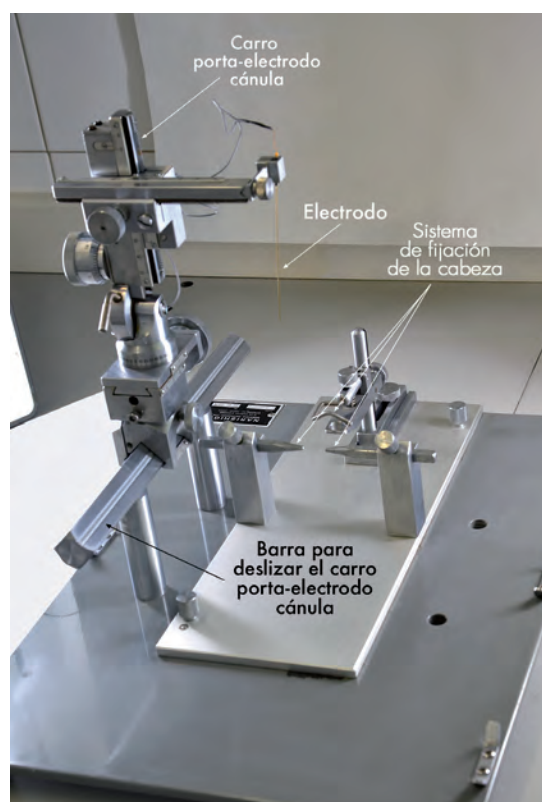


Figura 3. Aparato de estereotaxis para roedores. Obsérvese el sistema de fijación de la cabeza y la barra para deslizar el carro que porta los electrodos que se puede mover siguiendo el eje rostro caudal (coordenada z). El carro está preparado para desplazar el electrodo lateralmente (coordenada x) y bajarlo hasta alcanzar la estructura (eje dorso-ventral, coordenada y).

El segundo objeto de esta sección es subrayar que el avance tecnológico, y la combinación de conocimientos de las más variadas especialidades de todos los campos del conocimiento, es lo que se empieza a notar en la actualidad y va a dirigir la génesis de nuevas técnicas en el futuro.

Aunque el tema de las técnicas es complejo, la mayoría de ellas se pueden agrupar en una de estas cuatro clases: lesión, estimulación, registro eléctrico y cuantificación de sustancias (neurotransmisores, hormonas, moléculas de cualquier tipo, etcétera). La utilización de las dos primeras se remonta al siglo XIX, las dos siguientes se comienzan a utilizar a partir del primer tercio del siglo pasado. Puede llamar la atención que la clase de técnicas no haya variado a lo largo de más de cien años. Sin embargo, lo que sí se ha modificado es la precisión de todas ellas debido a la incorporación de hallazgos y desarrollos tecnológicos de los campos de la física, la química, la ingeniería y, más recientemente la informática. Generalmente estos adelantos han estado dirigidos a la mejora del diagnóstico y tratamiento de enfermedades cerebrales y también han sido útiles para la investigación en PF.

Un ejemplo ilustrativo de cómo un avance instrumental modifica el panorama de la investigación e inicia una cadena de acontecimientos que genera nuevos equipos, y el desarrollo de nuevas técnicas, se puede apreciar en el aparato de estereotaxis. Hasta principios del siglo XX las lesiones cerebrales se realizaban abriendo toda la bóveda craneal y actuando directamente sobre el cerebro para lesionar tejido, la mayoría de las veces utilizando un sistema de succión del tejido cerebral por medio de la creación de vacío. En 1903 Robert H. Clarke comenzó a colaborar con el neurocirujano Victor Horsley (1857-1906), ambos del University College de Londres, y desarrollaron un aparato que denominaron «instrumento estereotáxico rectilíneo» (conocido como aparato de Horsley-Clarke o aparato de estereotaxis) que describieron en 1908. Este aparato cambió por completo la forma de acceso al cerebro porque permite acceder de forma precisa a cualquier estructura cerebral, es mínimamente invasivo y no es necesario levantar toda la bóveda craneal para acceder al cerebro porque con un torno se realizan agujeros por los que se introducen los electrodos de lesión o de estimulación o las pipetas. El aparato de estereotaxia (figura 3) fue el instrumento que revolucionó la investigación en la Psicología Fisiológica y, en la clínica, las intervenciones en Neurocirugía.

La cirugía estereotáctica precisa de dos elementos: el aparato estereotáxico y el atlas estereotáxico. El aparato estereotáxico está concebido para fijar la cabeza del animal o la persona y poder intervenir sobre el cerebro basándose en las tres dimensiones del espacio (los ejes x, y, z) que proporcionan la posición de cualquier estructura con respecto a un eje lateral (x), dorso-ventral (y) y rostro-caudal (z). Los atlas de estereotaxis ofrecen imágenes seriadas del cerebro con las coordenadas de cada estructura. Con una mínima acción invasiva, bajo anestesia general, se puede acceder a cualquier estructura cerebral para producir lesiones, administrar sustancias, recoger la actividad eléctrica, la producción de neurotransmisores o cualquier metabolito que interese estudiar. Como es lógico, los aparatos de estereotaxis se fabrican para cada especie porque el tamaño y la forma de la cabeza son diferentes.

En la experimentación animal, después de realizar la lesión o estimular eléctrica o farmacológicamente el cerebro se eutanasia al animal, se extrae el cerebro, y con técnicas histológicas se localiza la señal que deja la posición del electrodo, o la pipeta, para saber si la posición de estos era correcta.

El desarrollo técnico de la cirugía estereotáctica ha estado ligado a la neurocirugía y a la necesidad absoluta de precisión para alcanzar cualquier región del cerebro humano. A partir de los principios del aparato de Horsley-Clarke, Spigel y Wycis desarrollaron un nuevo instrumento para la especie humana a finales de los años cuarenta del siglo pasado. Desde esa época se produce una convergencia entre la radiología y la estereotaxia, a la que más recientemente se ha agregado la informática. El paso definitivo en la estereotaxia se debe a la colaboración de Trent Well (ingeniero biomédico), Russell Brown (médico y matemático) y Theodore Roberts (neurocirujano) que crearon el sistema estereotáxico BRW que, inicialmente, utilizaba la tomografía axial computarizada (TAC) para guiar la cirugía estereotáctica. Como las imágenes obtenidas por TAC, resonancia magnética (RM) o tomografía por emisión de positrones (TEP) son bidimensionales, para que puedan guiar un sistema estereotáxico es preciso convertirlas a un sistema tridimensional. La aportación de Brown consistió en diseñar un dispositivo, denominado localizador N (por su forma), que realiza la conversión.

La cirugía estereotáctica en humanos se utiliza para muchos fines (biopsias, extirpar tumores primarios o metástasis, tratamiento de malformaciones arterio-

venosas, etcétera). Posteriormente, estos pacientes pueden ser estudiados para comprobar si los procesos conductuales están afectados después de la lesión. Que la lesión sea precisa no solo es necesario para el tratamiento sino también es muy importante para interpretar los resultados conductuales en estudios en los que en humanos el cerebro es la variable independiente. Gracias a todos estos desarrollos, en las últimas décadas, se pudo abordar el estudio de las funciones cognitivas.

Se ha visto cómo el avance tecnológico de la radiología, la informática y la neuroimagen mejoran el diseño de aparatos e instrumentos utilizados para el tratamiento de enfermedades y la investigación del cerebro. La misma capacidad de invención la observamos con respecto a las técnicas de lesión que se utilizan por medio de la cirugía estereotáxica. Los primeros estudios realizados en animales utilizaban la electricidad para lesionar distintas regiones cerebrales y fueron eficaces para determinar qué estructuras podrían estar involucradas en el control de determinados comportamientos. Sin embargo, estos primeros ensayos tenían limitaciones considerables y, en ocasiones, llevaron a conclusiones que posteriormente tuvieron que ser matizadas y completadas. Cuando se introdujo la radiofrecuencia para producir la lesión mejoró el control del tamaño de la misma. No obstante, la destrucción de una estructura cerebral provoca también la desaparición de las fibras de paso y, en ocasiones, de grupos celulares próximos. Desarrollos posteriores permitieron ir refinando las técnicas, lo que tuvo como consecuencia que el nivel de detalle del funcionamiento cerebral fuera cada vez más preciso. Así, la utilización de sustancias químicas neurotóxicas, como el ácido iboténico, aplicadas al tejido cerebral dañan selectivamente determinadas neuronas sin afectar las fibras de paso, lo que permite extraer conclusiones más fiables sobre los efectos de las lesiones. El empleo de neurotoxinas que destruyen de forma selectiva células que expresan algún tipo de neurotransmisor también ha supuesto un avance en el campo de las técnicas de lesión. Por ejemplo, utilizando el aparato estereotáxico se puede infundir 6-hidroxi-dopamina en la sustancia negra y conseguir la destrucción de las vías dopaminérgicas. Otro avance en las técnicas de lesión consistió en producir «lesiones transitorias» inyectando pequeñas cantidades de alguna sustancia anestésica en alguna región del cerebro que se pretendía inhibir temporalmente.

Más recientemente se ha empezado a desarrollar la quimiogenética (Roth, 2016), una biotecnología con un enorme potencial en la investigación y en la clínica.

Parece claro, por lo expuesto hasta ahora, que cuando se plantea un experimento en el ámbito de la PF el investigador tiene a su disposición una gran variedad de técnicas entre las cuales puede elegir la más adecuada para el estudio que vaya a realizar y que, aunque puede encontrarse con limitaciones para estudiar un proceso concreto, los avances tecnológicos van poco a poco incrementando la precisión y la cantidad de técnicas con las que poder seguir desentrañando el funcionamiento del cerebro y la expresión de las conductas.

No cabe duda de que, a la hora de diseñar un experimento, la relevancia de la hipótesis y la claridad con la que esta se plantea son determinantes en el éxito del estudio, pero no lo es menos la elección de la técnica porque de ella dependerá en gran medida que la pregunta planteada en la hipótesis tenga una respuesta clara y precisa. Conocer las características de cada técnica y los principios en los que se basa para, en cada caso, utilizar la más idónea va a contribuir de forma determinante a que los resultados del estudio sean concluyentes y certeros. No es de extrañar, por tanto, que la importancia de las técnicas haya sido reconocida por la comunidad científica y puesta al nivel de los propios descubrimientos, lo cual se ve reflejado, por ejemplo, en los galardonados con el premio Nobel.

A principios del siglo XX, el Premio Nobel de Fisiología o Medicina concedido conjuntamente en 1906 a Santiago Ramón y Cajal y a Camillo Golgi, supuso un reconocimiento a la importancia del descubrimiento de la unidad funcional del sistema nervioso y de la técnica que permitió tal hallazgo. La modificación que propuso Golgi al método utilizado hasta entonces para la visualización a través del microscopio de las neuronas del sistema nervioso consistía en introducir el tejido, debidamente tratado para su observación, en una solución de nitrato de plata. Este simple cambio le proporcionó a Santiago Ramón y Cajal la técnica de investigación adecuada mediante la cual aplicar su brillante estrategia: utilizar tejido nervioso embrionario que es el ideal para la aplicación de la técnica y estudiar varias especies. Todo ello le permitió realizar el descubrimiento más significativo en la historia del estudio del sistema nervioso.

Desde el ámbito de la física, dos científicos, Felix Bloch y Edward Mills Purcell, descubrieron que cuando a una materia determinada situada en un campo mag-