

## Santiago Ramón y Cajal e Ivan Petrovich Pavlov: ¿existe complementariedad entre sus teorías?

Jairo A. Rozo, Antonio Rodríguez-Moreno

**Introducción.** Pocos autores han comparado la vida y obra de Cajal y Pavlov, y, cuando lo hacen, se refieren generalmente a su coincidencia en el XIV Congreso Internacional de Medicina que tuvo lugar en Madrid en 1903.

**Objetivo.** Presentar los modelos teóricos de ambos autores para estudiar la posible complementariedad entre sus teorías.

**Desarrollo.** Se presentan las principales características de la teoría neuronal de Cajal, la teoría reticular que le antecedió, los principales resultados de las investigaciones de Cajal y las aportaciones que brindó al concepto de plasticidad. En cuanto a la teoría de los reflejos condicionales de Pavlov, se describen sus principales postulados, las leyes pavlovianas y la tipología del sistema nervioso según Pavlov.

**Conclusiones.** Los niveles de organización en los que trabajan Cajal y Pavlov se pueden entender como complementarios si tenemos en cuenta la propuesta de Henry Wallon o las de marcos epistemológicos como la epistemología estratégica, donde el avance de la ciencia se logra desde estrategias diferentes, pero complementarias, que ayudan a construir modelos teóricos más fuertes.

**Palabras clave.** Epistemología estratégica. Ivan Pavlov. Reflejos condicionales. Santiago Ramón y Cajal. Teoría neuronal. Teoría reticular.

### Introducción

El pasado 17 de octubre de 2014 se cumplían 80 años de la muerte de Santiago Ramón y Cajal (1852-1934), una de las figuras más importantes de la ciencia española y mundial. Asimismo, el 21 de febrero de 2016 se cumplirán los 80 años de la muerte de Ivan Petrovich Pavlov (1849-1936), uno de los investigadores rusos más importantes y de mayor relevancia internacional. Dos figuras de la ciencia que no suelen presentarse juntas, y muy pocos autores han estudiado la relación entre la vida y obra de estos dos investigadores. La mayoría de trabajos se refieren al XIV Congreso Internacional de Medicina que tuvo lugar en Madrid en 1903 [1-3], donde ambos coincidieron, Cajal como organizador y ponente de varias charlas, Pavlov como ponente e invitado internacional que presentó, por primera vez al gran público, sus indagaciones sobre los reflejos condicionales.

Cuando se busca en la bibliografía una comparación de las teorías de los dos autores, sólo se puede encontrar como referencia el trabajo de Wallon *De Ramón y Cajal a Ivan Pavlov*, donde compara y defiende la complementariedad de los postulados teóricos de los dos científicos: 'De esta última concepción dependen las investigaciones de Cajal y Pavlov. Las de Cajal, consagradas exclusivamente a las es-

tructuras de la sustancia nerviosa, la muestran disponible para los circuitos más diversos. Las de Pavlov se atienen al estudio de los enlaces susceptibles de obtenerse, a partir de excitaciones sensoriales cualesquiera. Hay algo de complementario entre sus trabajos, que demuestran, tanto en el plano anatómico como en el plano psicofisiológico, la ausencia de límites en la utilización de las funciones' [4].

Otra referencia es el trabajo de De Castro, *Cajal como maestro* [5], que se centra en comparar específicamente el papel como maestros de Cajal y Pavlov en sus respectivas escuelas.

El objetivo de este trabajo es visibilizar sus modelos teóricos, retomar la propuesta de Wallon y explicar la posible complementariedad entre sus dos niveles de trabajo. Para comenzar, se contextualiza brevemente el origen de sus teorías y se describen de forma resumida sus principales planteamientos.

### Teorías de Cajal y Pavlov

#### Antes de Cajal: la teoría reticular

El sistema nervioso en el siglo XIX seguía siendo uno de los misterios más oscuros e intrincados. Como resalta López-Piñero [6], el punto de partida lo ofre-

Departamento de Fisiología, Anatomía y Biología Celular. Universidad Pablo de Olavide. Sevilla, España.

#### Correspondencia:

Dr. Jairo Alonso Rozo Castillo. Laboratorio de Neurociencia Celular y Plasticidad. Departamento de Fisiología, Anatomía y Biología Celular. Universidad Pablo de Olavide. Ctra. Utrera, km 1. E-41013 Sevilla.

#### Fax:

+ 34 954 349 151.

#### E-mail:

psicorozo@yahoo.es

Aceptado tras revisión externa: 30.03.15.

#### Cómo citar este artículo:

Rozo JA, Rodríguez-Moreno A. Santiago Ramón y Cajal e Ivan Petrovich Pavlov: ¿existe complementariedad entre sus teorías? *Rev Neurol* 2015; 61: 125-36.

© 2015 Revista de Neurología

ció Otto Deiters, cuando presentó la estructura histológica básica del sistema nervioso en 1865, en su monografía titulada *Investigaciones sobre el cerebro y la médula espinal del hombre y los mamíferos* [7]. En ella definía la constitución básica de la célula nerviosa como integrada por un cuerpo celular o soma, que contiene el núcleo, y por dos tipos de expansiones: las protoplasmáticas y las nerviosas. Las prolongaciones protoplasmáticas fueron bautizadas por Wilhelm His como dendritas, y las prolongaciones nerviosas o neuritas más tarde se conocerían como axones o cilindro-ejes [8].

Aunque desde 1841 Kölliker [9] abogaba por la tesis de la independencia de las células nerviosas, según López-Piñero [6], la tesis que tomó más fuerza entre los diferentes investigadores de la época fue la propuesta por Joseph Gerlach en 1871, gracias a sus tinciones de cloruro de oro. Según Gerlach [10], la sustancia gris era una complejísima red integrada por la fusión de las dendritas de las diferentes células, en cuya formación participaban también los cilindro-ejes [6].

Para Cajal, el problema era que la teoría reticular o de red, a fuerza de pretender explicar todo, no explicaba absolutamente nada. Según las propias palabras de Cajal: 'Afirmar que todo se comunica con todo vale tanto como declarar la absoluta incognoscibilidad del órgano del alma' [11].

### Cajal y la teoría neuronal

Gracias a su amigo Luis Simarro, Cajal tuvo acceso en 1887 a los trabajos y escritos de Camilo Golgi y su tinción cromoargéntica, que tal y como la conoció, era poco estable y ofrecía resultados a veces contradictorios. Se trataba de una nueva técnica para la tinción del tejido nervioso que permitía visualizar las neuronas tiñéndolas de negro (*reazione nera* o reacción negra). Simarro, a pesar de ser solamente tres años mayor que Cajal, era una joven figura de la histología en España. Entre 1880-85 había estado en París, junto con Mathias Duval, Louis Antoine Ranvier, Jean Martin Charcot y Valentín Magnan [6]. Simarro le presentó a Cajal unas muy buenas preparaciones con el método cromoargéntico, donde se teñían de modo preciso y selectivo las células nerviosas y sus prolongaciones [11,12].

Cajal, impresionado por la técnica, se dedicó a depurarla, mejorarla y estabilizarla, para que fuera fácilmente reproducible por otros científicos. Se convirtió así en su técnica más utilizada e introdujo la modificación que llamó 'proceder de doble impregnación', con la que logró tinciones muy claras y casi constantes [6,11]. Trabajó durante 15 años en el es-

tudio histológico del bulbo olfatorio, la retina, la médula espinal, el cerebelo, el tronco del encéfalo y la corteza [13].

Estudió sistemáticamente el sistema nervioso no sólo gracias a la técnica de tinción, sino también a su forma de enfrentar el problema de la complejidad del sistema nervioso. Se le ocurrió afrontarlo desde el punto de vista de la anatomía comparada y el desarrollo ontogenético. Si analizaba cortes de embriones (de ave y mamífero), podía ver la evolución del sistema nervioso sin la complejidad inherente al ser adulto. Cajal aplicó esta regla sistemáticamente para comprender la estructura del cerebro de animales superiores. Tales investigaciones embriológicas las realizó ajustándose estrictamente a los supuestos de la morfología darwinista y, concretamente, a la ley de la biogenética de Fritz Müller y Ernst Haeckel, que afirmaba que la ontogenia o desarrollo embrionario individual es una recapitulación de la filogenia o desarrollo evolutivo de la especie [6,11]. Gracias a ello, pudo formular la total autonomía e independencia de las células nerviosas, componentes esenciales del sistema nervioso. Como dice Laín Entralgo, citado por López-Muñoz et al [14], el trabajo de Cajal constituye la reivindicación definitiva de la teoría de la célula, y hace de Schleiden, Schwann, Virchow y Cajal las cuatro figuras principales en la historia de la teoría.

Pero sus resultados y publicaciones resultaban totalmente extraños para los sabios de Europa, que los veían con total escepticismo. Tuvo que presentar directamente sus preparaciones en el Congreso de la Sociedad Anatómica Alemana de Berlín de 1889 y llevar casi de la mano al importante sabio alemán Kölliker para que atendiera a los nuevos descubrimientos: las células nerviosas eran independientes, autónomas y no formaban parte de una difusa red, como decía la teoría reticularista. El apoyo de la gran figura de Kölliker fue el soporte que ayudó a que las ideas y estudios de Cajal se conocieran internacionalmente y fueran acogidos por diferentes sabios entre 1890 y 1891. Entre ellos se pueden destacar los alemanes Wilhelm His y Heinrich Waldeyer, el sueco Gustav Retzius, el húngaro Mihály Lenhossék, el belga Arthur van Gehuchten y el francés Mathias Duval [6].

### Resultados de las investigaciones de Cajal

De sus estudios logró extrapolar, entre 1888 y 1889, algunas leyes morfológicas y de las conexiones de las células nerviosas, que Cajal expresó de la siguiente forma [11]:

- 'Las ramificaciones colaterales o terminales de todo cilindro-eje acaban en la sustancia gris no mediante red difusa, según defendían Gerlach y Golgi con la mayoría de los neurólogos, sino mediante arborizaciones libres, dispuestas en variedad de formas.
- Estas ramificaciones se aplican íntimamente al cuerpo y dendritas de las células nerviosas, y se establece un contacto o articulación entre el protoplasma receptor y los últimos ramúsculos axónicos. De lo anterior se desprenden dos corolarios fisiológicos:
  - a) Puesto que el cuerpo y dendritas de las neuronas se aplican estrechamente a las últimas raicillas de los cilindro-ejes, es preciso admitir que el soma y las expansiones protoplasmáticas participan en la cadena de conducción, contrariamente a la opinión de Golgi, para quien dichos segmentos celulares desempeñarían un papel meramente nutritivo.
  - b) Excluida la continuidad sustancial entre célula y célula, se impone la opinión de que el impulso nervioso se transmite por contacto, como en las articulaciones de los conductores eléctricos, o por una suerte de inducción, como en los carretes de igual nombre.'

En 1891, Cajal desarrolló la parte teórica del principio de la polarización dinámica, donde objetivamente demostró la capacidad de conducción de las dendritas. 'La transmisión de movimiento nervioso se produce siempre desde las ramas protoplasmáticas y cuerpo celular al axón o expansión funcional. Toda neurona posee, pues, un aparato de recepción, el soma y las prolongaciones protoplásmicas, un aparato de emisión, el axón, y un aparato de distribución, la arborización nerviosa terminal' [11]. Sin embargo, tal principio no se aplicaba a todos los casos. En 1897 comprendió que el soma o cuerpo celular no participa siempre en la conducción de los impulsos. La onda aferente se puede propagar directamente desde las dendritas al axón.

Sin lugar a dudas, una de las fortalezas de Cajal fue el desarrollo de técnicas de tinción (método del nitrato de plata reducido, formol-urano, oro sublimado, etc.). Gracias a ellas logró dilucidar las características de las células nerviosas que otros autores consideraban artefactos, producto de la tinción misma. Esto sucedió, por ejemplo, con otro de los descubrimientos de Cajal: las espinas dendríticas.

En 1888, Cajal descubrió y bautizó las espinas dendríticas cuando estudiaba el cerebelo de las aves utilizando el método de Golgi. En 1890 también las describió en la corteza cerebral y empezó a descri-

birlas como una estructura típica que empieza delgada y acaba en forma de bulbo. Aunque muy importantes autores de la época confirmaron el hallazgo, figuras como Kölliker o Golgi creían que eran un artefacto de la técnica cromoargéntica, pues sólo se habían visto con ella. Cajal trabajó entonces con otras técnicas de tinción para demostrar su existencia y encontró, en 1896, que con el azul de metileno también podrían observarse, con lo que eliminó la duda de si eran artefactos o anatómicamente reales [15-17].

No obstante, en este punto, como en el de la autonomía de las neuronas y otras hipótesis, Cajal se adelantó a su tiempo, y hubo que esperar 50 años para el desarrollo de la microscopía electrónica y poder cerrar tal capítulo del conocimiento del sistema nervioso. Ahora sabemos que el número de espinas dendríticas refleja en buena medida el número de aferencias excitadoras que recibe y su capacidad para procesar información, y, por lo tanto, puede tener un papel fundamental en los procesos de aprendizaje y memoria.

Por otro lado, Cajal también aportó importantes datos para explicar la neurogenia, es decir, el estudio de cómo se forman las vías nerviosas. Las neuronas no se conectan al azar, sino que existe un patrón de conexiones que se va moldeando durante el desarrollo embrionario entre las diferentes células. Cajal, con audacia, decidió estudiar la neurogenia en embriones de ave y mamífero, y observó la evolución de la célula nerviosa paso a paso y confirmó el crecimiento del cabo de axón o 'cono de crecimiento', gracias al método de tinción de Golgi.

Para explicar hacia dónde se desplaza el cono de crecimiento, Cajal postuló la teoría neurotrófica, según la cual los conos de crecimiento se orientarían hacia su ubicación exacta atraídos por sustancias específicas. Consideró los factores tróficos como agentes catalíticos para los que las neuronas deben tener receptores específicos y que estimulan el crecimiento y ramificación del protoplasma nervioso. Un concepto absolutamente revolucionario para el año 1892 [11,18].

Además, no se debe olvidar la visión clave de Cajal, que dio prioridad a los estudios comparativos a nivel ontogénico y filogenético. Por ejemplo, para el estudio de los ojos, Cajal logró explicar de forma satisfactoria la percepción de una sola imagen de los objetos situados en el campo de visión común a ambos ojos. Utilizando el método del azul de metileno, añadió numerosos datos sobre la estructura de las vías ópticas y sus centros corticales respectivos en todos los grupos de vertebrados. Luego emprendió la tarea de entender la visión de los vertebrados en los que no hay campo de visión común y, sin embar-

go, hay congruencia de las imágenes parciales formadas por los dos ojos en la visión panorámica, como sucede en peces, anfibios, etc. Finalmente, abordó la visión de los cefalópodos, de los que también descifró el plan estructural de sus ojos [18].

Esta forma tan exhaustiva de abordar el estudio del sistema nervioso le sirvió para reunir un caudal copioso de datos que empezó a recoger para su obra cumbre: *Textura del sistema nervioso del hombre y de los vertebrados*, que escribió entre 1899 y 1904 [19]. Esta colosal obra resulta esencial porque estudia todas las regiones importantes del sistema nervioso de los vertebrados y porque, como resalta Fernández-Santarén [18], no es una simple colección de descripciones morfológicas, sino que trata de afrontar la fisiología de los órganos que estudia e intenta plantear el problema en términos de ontogenia y filogenia.

Como indica DeFelipe [20], Cajal es muy popular por la vivacidad de sus discusiones en apoyo de la teoría neuronal y por ser el científico que más datos aportó para su demostración. Fue tal su preocupación por la defensa de la teoría neuronal, que su última publicación, de 1933, *¿Neuronismo o reticularismo? Las pruebas objetivas de la unidad anatómica de las células nerviosas* [21], pretendía dejar zanjado el debate, las críticas y discusiones sobre la teoría neuronal, teoría que representa los principios fundamentales de la organización y función del sistema nervioso, estableciendo que las neuronas son las unidades anatómicas, fisiológicas, genéticas y metabólicas del sistema nervioso, hecho que estaba en consonancia con la teoría celular de Virchow y el conocimiento de los demás tejidos.

### Aportaciones al concepto de plasticidad

Como refiere Fernández-Santarén, en 1901 Cajal relacionaba los circuitos neuronales como depositarios de la memoria [18]. También planteó la hipótesis de que el aprendizaje está basado en el establecimiento de nuevas vías, gracias a la ramificación y crecimiento de las arborizaciones dendríticas y axónicas. Gracias al ejercicio 'mental', el cerebro de un hombre cultivado tendría muchas más conexiones interneuronales que el de un hombre inculto.

Esto nos lleva directamente al concepto de plasticidad. Al parecer, Cajal utilizó este vocablo en un resumen titulado *Consideraciones generales sobre la morfología de la célula nerviosa*, publicado en las actas del Congreso Internacional Médico de Roma en 1894, donde utilizó las palabras 'dinamismo', 'fuerza de diferenciación interna', 'adaptaciones (de las neuronas) a las condiciones del medio ambiente'

y 'plasticidad', y, como asegura DeFelipe [16], es probable que el término se hiciera popular después de que él lo utilizara. Sin embargo, Stahnisch y Nitsch aseguran que el término lo acuñó un joven neurocientífico rumano, Ion Minea, pupilo del gran neurólogo francorrumano, Gheorghe Marinesco [22].

Cajal, en 1892, expuso su hipótesis sobre la gimnasia cerebral como mecanismo para multiplicar conexiones y mejorar la capacidad cerebral. Desarrolló esta idea basándose en su observación sobre el incremento de la complejidad de las prolongaciones de las células piramidales (células psíquicas o, como poéticamente las llamó, 'mariposas del alma') a lo largo del desarrollo ontogénico y de la escala filogenética. La gimnasia cerebral llevaría al desenvolvimiento de nuevas expansiones corticales, lo que permitiría establecer nuevas y más extensas conexiones interneuronales [16,23].

Según Cajal, la hipótesis de la gimnasia cerebral era posible obviamente desde su certeza en la teoría neuronal que aseguraba la existencia de terminaciones libres de las prolongaciones nerviosas. La teoría reticular planteaba un sistema nervioso rígido e inmutable, un cerebro poco maleable, poco susceptible a la perfección, donde la gimnasia cerebral tendría poco sentido.

Cajal, en su trabajo *Consideraciones generales sobre la morfología de la célula nerviosa* [15], citado por DeFelipe [16], consideró que la dinámica cerebral depende de dos factores. Por un lado, la herencia por la cual recibimos cierto número de neuronas con cierta propensión a asociarse. Por otro lado, la influencia del medio que debilita o refuerza ciertos puntos de asociación heredados y que establecen conexiones enteramente nuevas (mediante el crecimiento progresivo y la ramificación de los árboles dendríticos y axónicos), lo que mejora la organización neuronal.

En la segunda parte de su tomo II del libro *Textura del sistema nervioso del hombre y de los vertebrados* [19], Cajal expuso siete argumentos en apoyo a su hipótesis de la plasticidad:

- 'Durante el desarrollo embrionario, las dendritas y ramificaciones nerviosas se extienden y ramifican progresivamente, y se ponen en contacto con un número cada vez mayor de neuronas.
- Es un hecho también que el ajuste definitivo de estas relaciones no se verifica sino después de algunos tanteos, y se advierte que, antes de que las expansiones lleguen a su destino y creen articulaciones estables, desaparecen numerosas ramas accesorias, especie de asociaciones de ensayo cuya existencia prueba la gran movilidad inicial de las arborizaciones celulares.

- En algunos casos, las expansiones [neuronales] se extravían y contraen conexiones anormales.
- Este movimiento de crecimiento de las expansiones continúa después del nacimiento, y existe una gran diferencia en cuanto a longitud y caudal de ramificaciones neuronales secundarias y terciarias entre el niño recién nacido y el hombre adulto.
- Es también verosímil que semejante desarrollo se perfeccione en ciertos centros a impulsos del ejercicio y, al contrario, se suspenda y aminore en las esferas cerebrales no cultivadas.
- Prueban las experiencias de sección de los nervios que los axones periféricos, tanto sensitivos como motores, son susceptibles de crecer y arborizarse, restaurando sus conexiones con la piel y músculos y organizándose de un modo algo distinto.
- La patología nerviosa conoce infinitos casos de restauración funcional tras graves lesiones de centros corticales diferenciados (restablecimiento de la articulación de la palabra en la afasia motriz [...], etc.). Esta vuelta a la normalidad cuando las fibras nerviosas se han desorganizado sólo se comprende bien admitiendo que en el cerebro, como en los nervios periféricos seccionados, el cabo sano del axón es susceptible de crecer y de emitir colaterales nuevas, las cuales, corriendo a través de las partes enfermas, restablecen la articulación con las neuronas desasociadas. Cuando éstas han sido destruidas, las ramas neoformadas saldrían al encuentro de otras células nerviosas, a quienes imprimirían nuevo carácter funcional' [19].

Para finalizar, se retoman las palabras de Sotelo: 'Cajal logra unificar los tejidos del organismo y prueba que el cerebro está formado, como el resto del cuerpo, por unidades independientes llamadas células. Sus estudios sobre la organización arquitectónica del cerebro y sus previsiones proféticas sobre su función, sus leyes de la polarización dinámica, han constituido la base de la neuroanatomía, neurofisiología, neuropatología y de lo que Cajal llamó «psicología racional». Sobre esta base se apoyan aún todas las ramas, de las moleculares a las conductuales, que forman las neurociencias' [24].

### Pavlov y la teoría de los reflejos condicionales

Para Pavlov, el descubrimiento de los reflejos condicionales fue muy importante en su vida académica y científica. Dedicó 35 años de su vida (desde 1901 hasta 1936) al estudio de las funciones de la corteza

cerebral utilizando el método de los reflejos condicionales.

El punto fundamental de la enseñanza de Pavlov, según Babkin, su discípulo y biógrafo, era que toda la actividad nerviosa de un animal tan sumamente organizado como un perro, incluyendo su 'actividad psíquica', estaba basada en la acción refleja. Así, aun el comportamiento más complicado de un perro no era nada más que una respuesta –efectuada por el sistema nervioso– del animal a ciertos estímulos que actuaban sobre él, tanto dentro como fuera de su cuerpo [25].

Esta propuesta resumía bien la herencia que había recibido Pavlov como hijo de la tradición neurofisiológica rusa. Fue discípulo directo de Ilya Tsiion, fisiólogo brillante, gran cirujano, defensor de la experimentación y, como buen discípulo de Claude Bernard, promovía el estudio de los sistemas del organismo y rechazaba la visión reduccionista de la fisiología de la época [26]. Pero Pavlov también fue influido por Boris Botkin; ideas como el importante papel del sistema nervioso en la actividad normal y patológica, así como el necesario acercamiento de la medicina clínica a la fisiología experimental, son una herencia directa de la ideología de Botkin [27,28]. Finalmente, su idea de la acción refleja la debía al padre de la fisiología rusa, Ivan Sechenov. Cuando Pavlov empezó a estudiar los reflejos condicionales, recordaría el impacto que tuvo la obra de Sechenov (*Los reflejos del cerebro*) [29] en su juventud. La veracidad, novedad y brillante propuesta de Sechenov, de entender pensamientos y emociones de una manera puramente fisiológica, dejaron una huella indeleble en Pavlov [26].

Durante muchos años, Pavlov pensó que la 'psique' o la 'mente' era un problema demasiado complejo para poder abordarlo científicamente; además, no parecía existir una forma de estudiarla objetivamente. Pavlov finalizó su ponencia del XIV Congreso Internacional de Medicina de Madrid con las siguientes palabras: 'Para el naturalista, las probabilidades de llegar a una verdad firme y duradera residen en el método y, desde este punto de vista, obligatorio para él, la concepción del alma, como principio natural, no sólo no le es necesaria, sino que incluso podría llegar a ser perjudicial para su trabajo, limitando inútilmente el arrojío y la profundidad de sus análisis' [30].

Sin embargo, con el paso del tiempo y el descubrimiento de la 'secreción psíquica' en los perros, poco a poco, Pavlov fue cambiando de parecer, y pensó que podía tener un método objetivo para acercarse al complejo fenómeno de la psique [26]. Por ello, Pavlov se distinguió por luchar contra la psi-

cología y los psicólogos de su época, muy influidos por la filosofía, cuando no por ideas vitalistas o dualistas. Pero, asimismo, Pavlov fue uno de los inspiradores del movimiento conductista en Estados Unidos que dominó la psicología durante buena parte del siglo XX, que influyó en su desarrollo bajo el método científico y se alejó de planteamientos mentalistas. La psicología científica debe, por lo tanto, mucho a Pavlov y su estudio del comportamiento a través de los reflejos condicionados.

La idea de Pavlov fue utilizar las glándulas salivales del perro como una ventana para poder observar su cerebro. Si se podía contar el número de las gotas de saliva que producía el perro ante diferentes situaciones, se podrían analizar los complejos e invisibles procesos cuando el animal utiliza sus sentidos para obtener importante información sobre su entorno [31].

Pavlov concluyó que los reflejos incondicionales eran los reflejos innatos que sirven a un objetivo particular y son fundamentales para la supervivencia del organismo. El reflejo salival causa la producción de saliva cuando es necesario manejar una sustancia en la boca del animal. Si es alimento, la saliva ayuda a digerirlo y enviarlo por la vía digestiva. Si es una sustancia potencialmente dañina, la saliva ayuda a proteger la boca del animal. Las glándulas salivales responden con un reflejo, que llamó reflejo incondicional, pues es una respuesta innata que no depende de ninguna condición. El alimento es un estímulo incondicional y la salivación es una respuesta incondicional [31].

Por otro lado, está el reflejo condicional. En el laboratorio, Pavlov y sus practicantes empezaron a observar que los perros solían salivar cuando se acercaba la persona que siempre solía alimentarlos. Para Pavlov, esta persona se había convertido en una señal para el alimento. Es decir, que el reflejo incondicional se asociaba con la imagen visual de la persona, de forma que la persona era un estímulo condicional, el alimento el estímulo incondicional y la salivación ante la persona era la respuesta condicional, con lo que cada reflejo condicional se construye sobre un reflejo incondicional. Aquí la salivación es un reflejo condicional porque éste depende de ciertas condiciones, y cuando éstas cambian, el reflejo también cambia [26,31].

La base de la conducta animal reside, para Pavlov, en el principio darwiniano de interacción entre el organismo y el medio. Para él, la existencia de reflejos incondicionales y condicionales explicaría cómo un animal sobrevive y se acomoda a un entorno cambiante. Los reflejos incondicionales no son suficientes para asegurar el equilibrio y deben

complementarse con reflejos condicionales, ya que el medio exterior, lejos de permanecer constante, se halla en continua variación y es muy diverso [32].

Con su metodología objetiva, Pavlov podía enfrentarse a procesos invisibles y complejos que suceden en el cerebro animal. Pero lo más importante es que, gracias a los miles de datos arrojados por sus colegas y discípulos, pudo observar un modelo básico de respuesta salival de los perros ante diferentes situaciones. Esto le permitió ver patrones y pensar en posibles leyes que manejaran los reflejos condicionales. Si esto era así, Pavlov podría controlar los reflejos condicionales y entender los cambios en el comportamiento [33,34].

Para que se formara el condicionamiento era necesario, en primer lugar, la coincidencia en el tiempo de la acción del estímulo condicional o neutro con el estímulo incondicional; en segundo lugar, era necesario que existiese una prelación, aunque fuera de unos segundos, en la acción del estímulo neutro con respecto al comienzo de la acción del estímulo incondicional; en tercer lugar, cuando se realiza la acción de ambos estímulos, no debe haber otros estímulos extraños que puedan interferir en la asociación; y, en cuarto lugar, el estímulo neutro debe tener menos intensidad biológica que el estímulo incondicional [34].

Para Pavlov, la repetición de estímulos que provoca reflejos condicionales durante un tiempo determinado facilita y termina fijando las respuestas producidas. Esa repetición de estímulos forma un estereotipo de conexiones dinámicas en la corteza cerebral, cuya permanencia requiere cada vez un menor gasto de energía nerviosa. La respuesta estereotipada que se produce por la combinación de reflejos puede llegar a ser difícil de obtener, ya que requiere muchas horas de repeticiones continuas de los estímulos [35].

### Principales postulados de la teoría pavloviana

Según Pavlov, los centros encargados de los reflejos condicionales serían los hemisferios cerebrales, a los que les corresponde la actividad compleja de síntesis y análisis del mundo exterior. Las nuevas conexiones temporales son, en esencia, un proceso de excitación y de síntesis, pero se requiere además un ajuste rápido de los reflejos temporales en concordancia con el medio externo. El análisis y la inhibición permiten corregir los reflejos condicionales [33,34].

Para Daniel Todes, biógrafo de Pavlov, éste construyó su modelo alrededor de tres puntos:

- Cada estímulo ambiental conduce a uno de los procesos básicos nerviosos: excitación o inhibi-

ción. La excitación es el proceso por el cual un estímulo causa un impulso nervioso que produce una respuesta, como mover una parte del cuerpo. La inhibición es el proceso por el cual un estímulo produce un impulso nervioso que bloquea la respuesta, por ejemplo, impidiendo el movimiento de una parte del cuerpo. La fuerza relativa de excitación e inhibición cambia constantemente, en una lucha por el equilibrio que gobierna el comportamiento animal.

- Los procesos nerviosos de excitación e inhibición se extienden y actúan recíprocamente en el cerebro según ciertas leyes básicas.
- Existen diferencias innatas entre los sistemas nerviosos de los diferentes individuos. En algunos, el sistema nervioso tiende a favorecer la excitación; en otros, tiende a la inhibición. Estas diferencias innatas en el equilibrio excitación-inhibición explicaban, para Pavlov, por qué animales diferentes responden de forma diferente a experimentos idénticos [26].

Pavlov planteó además la ley de la irradiación, según la cual, los procesos de excitación y de inhibición, una vez que se desarrollan en los hemisferios, comienzan propagándose por ellos y luego se concentran en el punto de partida. En sus propias palabras: 'Hemos de admitir que los procesos de excitación y de inhibición son dinámicos, que se irradian y se propagan por una parte, y se concentran y quedan encerrados en estrechos límites, por otra' [31].

Otro fenómeno descubierto en el laboratorio de Pavlov es la generalización, en la que los estímulos próximos al estímulo condicional provocaban la salivación con una fuerza proporcional a la semejanza entre ellos [31]. Como la intensidad de la respuesta no era la misma en todos los casos, cabía pensar que los animales discriminaban las diferencias entre los estímulos. Entonces se estudió la discriminación mediante un procedimiento de refuerzo diferencial, que consistía en la presentación alternativa de dos estímulos, uno reforzado y otro sin refuerzo, y se obtenían discriminaciones muy precisas que Pavlov atribuyó a la actividad analizadora de los hemisferios cerebrales.

El procedimiento anterior daba lugar a una inhibición diferencial, en la que el estímulo no reforzado adquiría propiedades inhibitorias que paralizaban los centros próximos al del estímulo reforzado. Según Pavlov, existían dos tipos generales de inhibición. Por un lado, la inhibición externa, que es cuando un agente excitante inesperado o fuerte del ambiente hace que se inhiba el reflejo condicional. Se llama externa porque la inhibición se origina pri-

maria en partes del cerebro distintas de aquellas en las que se inicia el reflejo de respuesta [33]. Por otra parte, la inhibición interna, a diferencia de la anterior, implica el reflejo de respuesta y además se desarrolla lenta y progresivamente. Dentro de ella, estarían la extinción, la inhibición condicionada y la inhibición de demora.

La hipótesis de Pavlov suponía que la excitación repetida entre los dos estímulos va facilitando el camino desde la corteza cerebral al centro del reflejo incondicional, pero, cuando la coordinación se va distanciando, ese camino se obstaculiza y acaba por cerrarse totalmente. Esto se conoce como el fenómeno de la extinción. La extinción depende de muchos factores: tiempo entre las presentaciones no reforzadas, intensidad del estímulo condicional, fuerza del reflejo que se va a extinguir, el sistema nervioso del animal, etc. Además, en el fenómeno de extinción no se destruye totalmente el reflejo condicional, sino que se suspende temporalmente. Tras un breve período de descanso, el reflejo aparecía nuevamente sin necesidad de ser reforzado, aunque esta recuperación espontánea nunca llegaba a los niveles previos a la extinción [31].

Además de la extinción, describió la inhibición de demora, que se conseguía intercalando entre el inicio del estímulo condicional y la presentación del refuerzo un intervalo temporal en el que algunos animales no sólo dejaban de salivar, sino que, además, inhibían todas las conductas y caían en el sueño. Finalmente, la inhibición condicionada es aquella en la que la inhibición se condicionaba a otros estímulos presentando un estímulo condicional junto con otro estímulo indiferente; en condiciones de no refuerzo, la combinación dejaba de provocar la salivación a pesar de que el estímulo condicional conservaba sus propiedades excitadoras cuando actuaba solo [32].

La teoría de Pavlov sobre el funcionamiento de la actividad nerviosa superior obviamente es heredera del nervismo y Pavlov resaltó enormemente la importancia de los hemisferios cerebrales. Para él, la estructura cortical era un área aferente aislada especializada en la recepción, análisis de los estímulos y síntesis de conexiones temporales entre ellos y las respuestas del organismo. Por otra parte, los centros subcorticales eran los responsables de los movimientos y tenían como función (debido a sus células menos sensibles y más primitivas) la regulación y el control de los reflejos incondicionales [32].

El sistema nervioso se entendía como un sistema en equilibrio donde actuaban constantemente dos fuerzas contrarias: la excitación y la inhibición. La excitación era un proceso activo de signo positivo

**Tabla.** Tipología pavloviana comparada con la hipocrática (modificado de [36]).

Intensidad del proceso de excitación	Igualdad o desigualdad en los procesos nerviosos	Movilidad de los procesos	Terminología hipocrática
Fuertes	Equilibrados	Lentos	Flemático
		Rápidos	Sanguíneo
Débiles	Desequilibrados		Colérico
			Melancólico

que ponía en marcha una serie de funciones del organismo. La inhibición también era un proceso activo, pero negativo, de freno o paralización de una función, tal y como podía observarse en la extinción. Esto convertía al sistema nervioso en el escenario de lucha de dos fuerzas de signo contrario en interacción continua [31-33].

Pavlov creía que los reflejos condicionales se establecían en la corteza y obedecían a unas conexiones nerviosas entre los analizadores sensoriales y las proyecciones corticales de los centros de los reflejos innatos, pero sin dar más detalles sobre esa conexión.

### Leyes pavlovianas

La observación concienzuda de los datos arrojados en su laboratorio permitió a Pavlov proponer leyes para la actividad nerviosa superior; así, propuso las leyes de irradiación, concentración e inducción recíproca que regulaban los procesos de excitación e inhibición. La irradiación se producía cuando en un punto determinado de la corteza se generaba un proceso de excitación o inhibición y éste se expandía por las células circundantes tal y como las ondas se expanden por el agua. La irradiación de la excitación explicaba el fenómeno de la generalización. La concentración sucedía tras la primera fase expansiva, donde los procesos nerviosos tendían a volver al punto de partida. Finalmente, en la inducción recíproca, las relaciones entre excitación e inhibición no eran de mutuo antagonismo, sino que se potenciaban mutuamente [32].

En resumen, la teoría pavloviana es una teoría del equilibrio de la energía regulada mediante la inducción, irradiación y concentración, todo ello dentro del marco del determinismo mecanicista y con el fin de explicar desde un punto de vista paramen-

te fisiológico la conducta normal y patológica y las diferentes tipologías de los animales y los hombres.

### Tipos de sistemas nerviosos

Desde 1921 hasta su muerte en 1936, Pavlov desarrolló su teoría de los tipos de sistemas nerviosos y con este criterio clasificó a los perros experimentales. Pavlov entendía por ‘tipo’ un conjunto de propiedades de la actividad nerviosa superior resultado de la combinación de características congénitas y adquiridas. Tres propiedades permitían la clasificación del tipo de sistema nervioso: la fuerza de la excitación y la inhibición en los procesos nerviosos, el equilibrio entre estos dos procesos y la movilidad. La fuerza es la capacidad de resistencia de las neuronas a las tensiones del medio ambiente; el equilibrio significa el carácter equitativo entre la fuerza y la movilidad de la excitación y la inhibición; la movilidad, finalmente, es la propiedad de cambiar entre los procesos de excitación e inhibición frente a las variaciones del medio [31,34].

De acuerdo con su experiencia en esos 15 años, Pavlov dividió a los animales en fuertes y débiles, según la intensidad de sus respuestas, y en equilibrados y no equilibrados, según el parámetro de equilibrio de sus procesos nerviosos (excitación e inhibición). A los fuertes y equilibrados los dividió a su vez en lábiles (poco estables) e inertes (poco modificables) según el parámetro de movilidad. Esta división es similar a la clasificación de los temperamentos de Hipócrates: coléricos (fuertes, pero no equilibrados, ya que la excitación predomina sobre la inhibición), flemáticos (fuertes, bien equilibrados, pero inertes, calmados y lentos), sanguíneos (fuertes, bien equilibrados, lábiles y móviles) y melancólicos (débiles) [31,33,35] (Tabla).

El animal se adecuará al medio si es capaz de resistir los embates inevitables en el curso de su vida, si su sistema nervioso mantiene un equilibrio entre la excitación e inhibición y si es capaz de realizar cambios básicos en sus patrones de conducta ante el medio. Las alteraciones nerviosas serán el resultado de una tensión excesiva que desborda los límites de su capacidad de resistencia, equilibrio o mutabilidad [31,34].

Un accidente empujó las investigaciones de Pavlov hacia un nuevo rumbo. La inundación que provocó el río Neva en San Petersburgo en 1924 indujo un gran estrés en los perros que estuvieron a punto de ahogarse. Desde entonces, el laboratorio empezó a desarrollar una línea de investigación y experimentación terapéutica con perros. Como era de esperar, los anteriores trabajos experimentales lleva-

ron a Pavlov a pensar que podría tener una respuesta para entender e incluso enfrentar el problema de las enfermedades mentales en el hombre.

Pavlov partió de lo que tienen en común los animales y el hombre en relación con los procesos nerviosos superiores, de tal forma que las neurosis humanas pueden analizarse con la ayuda de las neurosis animales, sin que esto suponga una identificación o una reducción. La explicación estaría en la ruptura del equilibrio entre los procesos excitadores e inhibidores [26,34].

Cerca de cumplir 68 años, Pavlov empezó a interesarse por la psiquiatría: estudió las enfermedades mentales y acudió a un hospital psiquiátrico para observar a los enfermos e incluso diagnosticar a algunos pacientes. En sus diferentes trabajos, Pavlov analizó el mecanismo fisiopatológico de la esquizofrenia, de la psicosis maniaco-depresiva, de la psicastenia, de los estados obsesivos, así como de los posibles medicamentos que se pueden utilizar en la práctica clínica [30]. Por ejemplo, Pavlov desarrolló la terapia del sueño tratando de alcanzar el mecanismo natural de la inhibición protectora en la situación más parecida al sueño natural, con la mínima dosis de narcótico.

Para finalizar, se recuerdan las palabras que ofrecía Julio L. Peluffo en el prólogo a la segunda edición de *Los reflejos condicionados aplicados a la psicopatología y psiquiatría*, donde puntualiza: 'La obra escrita de Pavlov es ya patrimonio de la historia, mundialmente valorada como corresponde, su labor ha sido tan fértil como gigantesca; de allí que su lectura sigue siendo obligatoria para iniciarse en los interesantes temas en los que fuera genial creador' [30].

## Conclusiones

### ¿Son complementarios los trabajos de Cajal y Pavlov?

El sistema nervioso no es estático e inmutable, sino altamente modificable y plástico, tal y como lo imaginaron Cajal y Pavlov hace más de un siglo. Es significativo que el trabajo de dos grandes investigadores que recibieron el premio Nobel de Fisiología o Medicina a principios del siglo pasado haya servido de inspiración para el premiado en el siglo XXI, Erick Kandel, quien conjugando metodología y principios teóricos, ha logrado desvelar nuevos fundamentos que explican molecularmente (desde la neuroanatomía a la bioquímica e incluso la genética) fenómenos como el aprendizaje y la memoria [37-42].

Como ya se ha indicado, cuando se analizan los trabajos que se han escrito sobre Cajal y Pavlov, se

observa en primer lugar que no son muchos, y en segundo lugar, que en su mayoría se centran en el XIV Congreso Internacional de Medicina de Madrid en 1903, de gran importancia por su coincidencia física y por las ponencias que presentaron. Pavlov presentó por primera vez al mundo los reflejos condicionales en su trabajo *Psicología y psicopatología experimental en los animales*. Cajal presentó por primera vez y de forma minuciosa la cartografía del tálamo óptico, como estación de paso de las vías sensitivas y las distintas proyecciones de sus circuitos, en la ponencia 'Plan de estructura del tálamo óptico' [2].

Los autores del presente trabajo sólo han encontrado un artículo que se centrara en analizar y comparar las aportaciones teóricas de Cajal y Pavlov. Es un artículo escrito por Henri Wallon en 1963, llamado *De Ramón y Cajal a Pavlov* [4]. En este trabajo, Wallon concluye que las obras de Cajal y Pavlov, aunque con objetos y métodos totalmente diferentes, 'confluyen para hacer posible una psicología que dé cuenta, a la vez, de la constancia y la movilidad de lo real' [4].

Cajal aporta la identificación definitiva de la neurona y su estructura esencial como elementos fundamentales del sistema nervioso, que se convierten en el hogar de la actividad nerviosa y la transmiten a otras células a través de la sinapsis. 'De los trabajos de Cajal se puede deducir que estas conexiones son diversificables y no fijas para siempre. Ellas son entre las neuronas puros contactos, y un contacto se puede modificar de muchas maneras, según las circunstancias y las necesidades... De este modo queda mejor asegurada la flexibilidad de la función...' [4].

Para Wallon, las investigaciones de Pavlov están directamente consagradas a determinar las leyes de formación de tal flexibilidad, de esas asociaciones del fenómeno del aprendizaje. Pavlov no desconoce el papel de la célula nerviosa, a la que reconoce autonomía y el papel de inhibirse para evitar el agotamiento, donde el sueño no sería más que la suma de las inhibiciones que se extienden a todas las células de los grandes hemisferios.

Cajal individualiza las neuronas anatómicamente y Pavlov las individualiza funcionalmente. Desde el punto de vista puramente fisiológico y mecanicista de Pavlov, se observa una teoría tan dinámica como la de Cajal, donde la estructura del sistema nervioso hace posible una diversidad ilimitada de combinaciones posibles. Ese dinamismo se expresa en el reflejo condicional, y Pavlov con su equipo se dedican a descubrir las leyes que lo gobiernan.

Las investigaciones de Cajal se consagraron exclusivamente a las estructuras del sistema nervioso

que muestran la disponibilidad para los circuitos más diversos, mientras que Pavlov se atiene al estudio de los enlaces susceptibles de obtenerse a partir de cualquier excitación sensorial. Para Wallon, 'hay algo de complementario entre sus trabajos, que demuestran, tanto en el plano anatómico como en el plano psicofisiológico, la ausencia de límites en la utilización de las funciones' [4].

Sin duda, sus estudios compartieron algunas ideas comunes. La inspección del organismo como un todo que superaba las restricciones impuestas por la anatomía y fisiología clásica. Ambos autores desarrollaron técnicas nuevas y novedosas para desarrollar sus experimentos. Pavlov desarrolló la fístula permanente que permitía medir la salivación en perros vivos y saludables. Cajal desarrolló nuevos métodos de tinción de neuronas en vivo a partir de la técnica creada por Simarro. Ambos descubrimientos acentuaron la importancia de la contigüidad como una característica funcional del cerebro y, finalmente, como un elemento crucial de sus teorías, ambos trataban de encontrar una unidad elemental que permitiría un estudio objetivo de la actividad 'mental' [3]. Pavlov presentó los reflejos como unidades conductuales básicas, gracias a su teoría de los reflejos condicionales, mientras que Cajal estudió la célula nerviosa como unidad básica del sistema nervioso [13].

Los trabajos de Cajal y Pavlov pueden verse como complementarios desde dos niveles diferentes de conocimiento, uno celular y otro global de organismo completo. De hecho, las estrategias multinivel para aproximarse al conocimiento son de gran actualidad. La 'epistemología estratégica', por ejemplo, es una propuesta que promueve una visión de las disciplinas científicas como estrategias para entender múltiples problemas y no como áreas aisladas con un único objeto de estudio. La realidad es ontológicamente única, pero desde el punto de vista epistemológico ofrece varios niveles que se consideran de manera complementaria, por lo que debe haber apoyo entre las diferentes disciplinas científicas y entre los diferentes modelos explicativos de los complejos fenómenos de estudio [43].

La comprensión de la relación entre cerebro y comportamiento, por ejemplo, puede abordarse y entenderse a partir de dos estrategias: una ascendente (de abajo hacia arriba), que empieza con las propiedades de neuronas individuales y sinapsis, para saltar al final al estudio de la conducta del organismo entero (tradicionalmente propia de la neurociencia); y una estrategia descendente (de arriba hacia abajo), que empieza con el organismo entero para saltar luego a las propiedades de su sistema nervio-

so (tradicionalmente propia de la psicología, aunque en la actualidad es también una estrategia común propia de la biología y la neurociencia) [44].

La epistemología estratégica se basa en la idea inicial de Staddon y Bueno [45], enriquecida con la visión multinivel de Marr [46] y Ruiz-Vargas [47], que permite romper con la clasificación tradicional del conocimiento científico, y observar cómo los niveles y subniveles se organizan alrededor de las siguientes preguntas fundamentales: por qué, para qué, cómo y dónde. Buscar las respuestas a estas preguntas a partir de una visión interdisciplinaria es, posiblemente, la mejor opción para desarrollar modelos dinámicos y explicativos de los diferentes fenómenos de estudio [48]. Desde este punto de vista, las disciplinas científicas se convierten en estrategias para la comprensión de diversos problemas. La realidad es lo suficientemente compleja como para que sea dividida en niveles interrelacionados que corresponden a disciplinas particulares [44]. Un ejemplo de aplicación de la epistemología estratégica se ha dado en la explicación del fenómeno del aprendizaje asociativo [49], del estudio del inconsciente cognitivo [44], así como de la conciencia [48,50].

Se puede considerar que Cajal y Pavlov abordaron el problema desde dos estrategias diferentes. Cajal se concentró en el nivel celular, en la neurona, su estructura y composición interna, mientras que Pavlov se concentró en un nivel molar, el funcionamiento de las redes, del sistema nervioso como tal y su estudio a través de la conducta. Pavlov había heredado de su maestro Tsion la preocupación por no hacer una fisiología reduccionista, sino que, al contrario, abogaba por el estudio de órganos y sistemas complejos, como el sistema nervioso de un organismo vivo que actúa sobre su ambiente.

No obstante, si se considera más de cerca la situación de Cajal, se observa que no se limitó a una perspectiva celular del sistema nervioso, sino que estudió las interconexiones y elaboró interesantes hipótesis del funcionamiento global del sistema, como la plasticidad.

Pavlov no se preocupó mucho por la perspectiva celular en la cual debería sustentar sus hipótesis globales. Desafortunadamente, estos dos científicos no interactuaron de forma directa en su época, estudiando mutuamente sus teorías y experimentos. Aunque sus aportaciones provienen de estrategias diferentes, nunca llegaron a interrelacionar como exigiría la epistemología estratégica. Como resalta Boakes [27], Pavlov no se interesó por los conocimientos de vanguardia sobre la estructura del sistema nervioso y específicamente por las aportaciones de Cajal y su teoría neuronal. Esto le hubiera dado

más fundamento para el desarrollo de sus teorías. Era difícil interpretar las referencias de Pavlov a 'olas' de excitación o inhibición, a sistemas nerviosos 'débiles' o al 'choque de procesos nerviosos antagónicos' bajo el prisma de la teoría neuronal de Cajal y otros autores.

Como subraya López-Piñero, los trabajos de Pavlov pasaron a convertirse en la doctrina 'oficial' del mundo académico norteamericano con la propuesta del conductismo de Watson en 1914, 'planteamiento positivista radical para «liberar» a la psicología de su tradición filosófica, metafísica y dualista. Conviene recordar que Watson no conoció hasta el segundo decenio del siglo xx las investigaciones de Pavlov, aunque no supo asimilar de forma rigurosa las contribuciones neurofisiológicas, igual que hizo después la mayoría de sus seguidores' [51].

Cajal trabajó muy poco el tema de la inhibición en el sistema nervioso, un tema fundamental para Pavlov, sobre el cual pivotan muchas de sus explicaciones para diferentes fenómenos comportamentales, patológicos y no patológicos. Realmente Pavlov trabajó más el ámbito del comportamiento y elucubró su teoría sobre la actividad nerviosa superior, e infirió del comportamiento de los animales posibles principios fisiológicos que los explicaran. Cajal, como histólogo, y desde una perspectiva celular, terminó aportando a la neurofisiología importantes hipótesis de cómo funcionaba el sistema nervioso y como se podía explicar el comportamiento.

Ambos investigadores trabajaron con estrategias diferentes (descendente y ascendente) y en niveles distintos, pero complementarios. Sin embargo, sus teorías no llegaron a ser del todo complementarias, al menos en el momento en que se postularon. Por un lado, no existió interrelación directa entre autores y teorías. Por otro, la teoría de los reflejos condicionales se podría haber complementado con los hallazgos ofrecidos por el nivel celular de la teoría neuronal del funcionamiento del sistema nervioso de Cajal, si no fuera porque la teoría fisiológica de Pavlov que sustentaba los reflejos condicionales (teoría de la actividad nerviosa superior) iba por un camino diferente al de la teoría neuronal. De todas formas, en la actualidad, la complementariedad entre ambas teorías se ha evidenciado de forma directa y experimental, ya que los reflejos condicionados y sus aprendizajes asociados se estudian a nivel molecular y celular, y se conocen relativamente bien los mecanismos involucrados en ellos, que se basan en conocimientos ya puestos de manifiesto por Cajal con su teoría neuronal.

Seguramente, si ambos científicos hubieran conocido sus mutuos trabajos, la historia podría haber

sido diferente y se podría haber avanzado en el conocimiento de las bases biológicas de la conducta en aquellos momentos. Pero, gracias a Kandel [40], después de muchos años, estos niveles de conocimiento diferentes se han podido conjugar. Kandel, como él mismo ha indicado, se inspiró en los protocolos y modelos experimentales diseñados por Pavlov para el diseño que aplicó en *Aplysia*. Por otro lado, retomó la idea inicialmente propuesta por Cajal y desarrollada posteriormente por Jerzy Konorski, discípulo de Pavlov. Para Konorski, un estímulo sensorial produce dos tipos de cambios en el sistema nervioso: primero, la excitabilidad, que aparece después de que en una vía neuronal se genere un potencial de acción en respuesta a un estímulo sensorial; segundo, la plasticidad, que induce transformaciones funcionales permanentes en determinados sistemas de neuronas por obra de estímulos adecuados o su combinación [40].

Basándose en ello, Kandel pudo abordar desde el nivel molecular (neuroanatómico, biofísico, bioquímico e incluso genético) y el nivel molar (comportamental) cómo se desarrolla el proceso de aprendizaje del condicionamiento pavloviano y su almacenamiento en la memoria utilizando como objeto de investigación durante 30 años el caracol marino *Aplysia*, lo que es una buena prueba de la utilidad de la síntesis de los estudios realizados de forma complementaria por Cajal y Pavlov.

#### Bibliografía

1. García-Albea E, García-Albea J. El auge mundial de las neurociencias: XIV Congreso Internacional de Medicina (Madrid, 1903). *Rev Neurol* 2010; 50: 551-7.
2. Campos-Bueno J. Ideas para un siglo: de la teoría de la neurona a los reflejos condicionados. *Revista de Historia de la Psicología* 2003; 25: 725-30.
3. Campos-Bueno J, Martín-Araguz A. Neuron doctrine and conditional reflexes at the XIV International Medical Congress of Madrid of 1903. *Psychologia Latina* 2012; 3: 10-22.
4. Wallon H. De Ramón y Cajal a Ivan Pavlov (la *psychologie dialectique*). *Revista de Psicología General y Aplicada* 1963; 18: 845-8.
5. DeCastro F. Cajal como maestro. *Revista del Instituto de Biología y Sueroterapia IBYS* 1952; mayo-junio: 117-29.
6. López-Piñero JM, ed. Cajal. *Antología*. Barcelona: Península; 1986.
7. Deiters OFK. *Untersucgungen über Gehirn und Rückenmark des Menschen und fer Säugethiere*. Braunschweig: Vieweg; 1865.
8. His W. *Ueber den Aufbau unseres Nervensystems*. *Berl Klin Wochenschr* 1893; 40-41.
9. Kölliker A. *Hanbuch der Gewebelehre des Menschen*. 2 ed. Leipzig: Engelmann; 1852.
10. Gerlach J. *Von dem Rückenmark*. In Stricker S, ed. *Handbuch der Lehre der Gewebe des Menschen und der Thiere's*. Leipzig: W. Engelmann; 1871. p. 665-93.
11. Ramón y Cajal S. *Recuerdos de mi vida: historia de mi labor científica*. Madrid: Alianza; 1981.
12. López-Piñero JM. *Cajal*. Madrid: Debate; 2000.
13. Campos-Bueno J. *Un día en el arco de Santa María*. In Gamundí A, Ferrús A, coords. *Santiago Ramón y Cajal*. Cien

- años después. Palma de Mallorca: Universitat de les Illes Balears/Pirámide; 2006. p. 63-92.
14. López-Muñoz F, Boya J, Álamo C. Neuron theory, the cornerstone of neuroscience, on the centenary of Nobel Prize award to Santiago Ramón y Cajal. *Brain Res Bull* 2006; 70: 391-405.
  15. Ramón y Cajal S. Consideraciones generales sobre la morfología de la célula nerviosa. *Vet España* 1895; 38: 259-260; 273-276; 289-292.
  16. DeFelipe J. Cajal y la neurociencia del siglo XXI. In DeFelipe J, Markram H, Wagensberg J, coords. Paisajes neuronales. Homenaje a Santiago Ramón y Cajal. Madrid: CSIC; 2007. p. 41-97.
  17. Cid F. Breve historia de las ciencias médicas. Barcelona: Espaxs; 1985.
  18. Fernández-Santarén J. Introducción. In Ramón y Cajal S. Recuerdos de mi vida. Barcelona: Crítica; 2006.
  19. Ramón y Cajal S. Histología del sistema nervioso del hombre y los vertebrados. Tomo I. Madrid: Ministerio de Sanidad y Consumo/CSIC; 2007.
  20. DeFelipe J. Cajal y la plasticidad cerebral. In Gamundí A, Ferrús A, coords. Santiago Ramón y Cajal. Cien años después. Palma de Mallorca: Universitat de les Illes Balears/Pirámide; 2006. p. 257-72.
  21. Ramón y Cajal S. ¿Neuronismo o reticularismo? Las pruebas objetivas de la unidad anatómica de las células nerviosas. Madrid: Instituto Cajal; 1952.
  22. Stahnisch FW, Nitsch R. Santiago Ramón y Cajal's concept of neuronal plasticity: the ambiguity lives on. *Trends Neurosci* 2002; 25: 589-91.
  23. DeFelipe J. Cajal y las mariposas del alma: plasticidad cerebral y procesos mentales. In Díez-Torre A. Cajal y la modernidad. Madrid: Ateneo de Madrid; 2008. p. 161-78.
  24. Sotelo C. Cajal y la regeneración en el sistema nervioso. In Díez-Torre A. Cajal y la modernidad. Madrid: Ateneo de Madrid; 2008. p. 201-8.
  25. Babkin BP. Pavlov. A biography. Chicago: University of Chicago Press; 1949.
  26. Todes D. Ivan Pavlov. Exploring the animal machine. New York: Oxford University Press; 2000.
  27. Boakes R. Historia de la psicología animal. De Darwin al conductismo. Madrid: Alianza; 1989.
  28. Asratian EA. I.P. Pavlov, su vida y su obra científica. Moscú: MIR; 1949.
  29. Sechenov IM. Los reflejos cerebrales. Barcelona: Fontanella; 1978.
  30. Pavlov IP. Los reflejos condicionados aplicados a la psicopatología y psiquiatría. Buenos Aires: A. Peña Lillo; 1964.
  31. Pavlov IP. Reflejos condicionados e inhibiciones. Barcelona: Planeta-Agostini; 1993.
  32. Zumalabe JM, González, A. Una aproximación histórico-conceptual a la neurociencia de I.P. Pavlov. *Boletín de Psicología* 2005; 83: 45-67.
  33. Pavlov IP. Los reflejos condicionados. Lecciones sobre la función de los grandes hemisferios. Madrid: Morata; 1997.
  34. Fernández J. La pasión por el cerebro. Madrid: Nivola; 2006.
  35. Rojas JG, Eguibar JR. Pavlov y los reflejos condicionados. Elementos: Ciencia y Cultura 2001; 8: 49-54.
  36. De la Casa LG, Ruiz G, Sánchez N. La orientación psicopatológica en la teoría pavloviana. *Revista de Historia de la Psicología* 1997; 18: 87-96.
  37. Kandel ER. Cellular basis of behavior: an introduction to behavioral neurobiology. San Francisco: W.H. Freeman; 1976.
  38. Kandel ER. Células nerviosas y comportamiento. Selecciones de Scientific American. Psicología Fisiológica. Madrid: H. Blume; 1979.
  39. Kandel ER. Microsistemas de neuronas. *Investigación y Ciencia* 1979; 38: 37-48.
  40. Kandel ER. En busca de la memoria. El nacimiento de una nueva ciencia de la mente. Buenos Aires: Katz; 2007.
  41. Kandel ER, Schwartz JH. Molecular biology of learning: modulation of transmitter release. *Science* 1982; 218: 433-43.
  42. Kandel ER, Hawkins RD. Bases biológicas del aprendizaje y la individualidad. *Investigación y Ciencia* 1992; 194: 49-57.
  43. Rozo JA, Baquero-Venegas HT, Pérez-Acosta AM. Aprendizaje asociativo. Modelos explicativos del condicionamiento clásico. Bogotá: PSICOM Editores y Fundación para el Avance de la Psicología; 2005.
  44. Rozo JA. El inconsciente. En busca de una explicación científica. Bogotá: PSICOM Editores; 2005.
  45. Staddon JER, Bueno JLO. On models, behaviorism and the neural basis of learning. *Psychol Sci* 1991; 2: 3-11.
  46. Marr D. La visión. Madrid: Alianza; 1982.
  47. Ruiz-Vargas JM. La memoria humana: función y estructura. Madrid: Alianza; 1994.
  48. Rozo JA. El problema de la conciencia. El aporte de una visión estratégica en el siglo XXI. *Avances en Psicología Latinoamericana* 2007; 25: 163-78.
  49. Rozo JA, Pérez-Acosta AM, López W. Epistemología estratégica: introducción a un modelo conexionista de aprendizaje asociativo. *Apuntes de Psicología* 1998; 16: 197-210.
  50. Rozo JA, Pérez-Acosta AM. El reto de la conciencia. Respuestas desde la psicología y la neurociencia. Bogotá: PSICOM; 2010.
  51. López-Piñero JM. Ivan Petrovich Pavlov (1849-1936). La fisiología digestiva y los reflejos condicionados. *Mente y Cerebro* 2004; 8: 7-10.

### Santiago Ramon y Cajal and Ivan Petrovich Pavlov: does complementarity exist between their theories?

**Introduction.** Few authors have compared the life and work of Cajal and Pavlov and they refer normally to their coincidence at the XIV Medicine International Congress of Madrid in 1903.

**Aims.** To describe the theoretical models of both authors and to explain the possible complementarities between the works of Cajal and Pavlov.

**Development.** We describe the principal bases of the 'neuron theory' of Cajal, compared to the 'reticulated theory', the principal results of Cajal's investigations and the contributions he made to the concept of plasticity. We describe the 'Pavlov's conditional reflections theory', its principal postulates, pavlovians laws and the typology of the nervous system according to Pavlov.

**Conclusions.** The works of Cajal and Pavlov can be understood as complementary under Wallon's proposal and in the frame of the 'strategic epistemology', where the advance of the science is achieved from different but complementary strategies that help each other to construct stronger theoretical models.

**Key words.** Conditional reflections. Ivan Pavlov. Neuronal theory. Reticulated theory. Santiago Ramón y Cajal. Strategic epistemology.