

RESEÑAS

NEUROCIENCIA COGNITIVA DE COMPORTAMIENTO SOCIAL HUMANO

Ralph Adolfo

Somos una especie intensamente social: se ha argumentado que nuestra naturaleza social define lo que nos hace humanos, lo que nos hace conscientes o lo que nos dio nuestros grandes cerebros. Como nuevo campo, las ciencias sociales del cerebro están investigando los fundamentos neuronales del comportamiento social y han producido un banquete de datos que son a la vez tentadores y profundamente desconcertantes. Estamos encontrando nuevos vínculos entre emoción y razón, entre acción y percepción, y entre representaciones de otras personas y de nosotros mismos. No menos importantes son los vínculos que también se están estableciendo entre disciplinas para comprender el comportamiento social, a medida que neurocientíficos, psicólogos sociales, antropólogos, etólogos y filósofos forjan nuevas colaboraciones.

NEUROCIENCIA COGNITIVA

COGNITIVAMENTE IMPENETRABLE
Procesos que no están influenciados
estratégicamente por la cognición.
No se les puede influir a voluntad
y su participación está fuera de
nuestro control.

AUTORREGULACIÓN
La capacidad de controlar el
propio comportamiento con esfuerzo
y, a menudo, en oposición al impulso
emocional (por ejemplo, controlar
un arrebato de ira). La
autorregulación, más destacada
en los seres humanos adultos,
depende de regiones de la corteza prefrontal.

Ha surgido un nuevo campo para investigar la neurociencia cognitiva del comportamiento social, cuya popularidad está atestiguada por congresos recientes, números especiales de revistas^{1,2} y libros^{3,4}. Pero los fundamentos teóricos de este nuevo campo derivan de una difícil unión de dos enfoques diferentes del comportamiento social: la sociobiología y la psicología evolutiva, por un lado, y la psicología social, por el otro. El primer enfoque trata el estudio del comportamiento social como un tema de etología, que continúa con los estudios del comportamiento motivado en otros animales. El segundo enfoque a menudo ha enfatizado la singularidad del comportamiento humano y la singularidad de la persona individual, su entorno y su entorno social.

Estos dos énfasis diferentes no tienen por qué entrar en conflicto entre sí. De hecho, la neurociencia podría ofrecer una reconciliación entre los enfoques biológicos y psicológicos del comportamiento social al darse cuenta de que su regulación neuronal refleja mecanismos innatos, automáticos y COGNITIVAMENTE IMPENETRABLES, así como aspectos adquiridos, contextuales y volitivos que incluyen la AUTORREGULACIÓN. Compartimos la primera categoría de rasgos con otras especies, y podríamos distinguirlas de ellas en parte por la elaboración de la segunda categoría de rasgos. En cierto modo, el reconocimiento de tal arquitectura simplemente proporciona detalles de la forma en que la cognición social es compleja; es compleja porque es

no es monolítico, sino que consta de varias vías de procesamiento de información que pueden seleccionarse de diversas formas según las circunstancias. La tarea que enfrenta un enfoque neurocientífico de la cognición social es especificar esas vías, las condiciones bajo las cuales participan, cómo interactúan y cómo deben coordinarse en última instancia para regular el comportamiento social de una manera adaptativa.

Cognición social y emoción ¿Qué es la cognición social? Si lo social es ubicuo, nos enfrentamos al problema de incluir todos los aspectos de la cognición como sociales. Si es especial, tenemos que explicar por qué y cómo (RECUADRO 1). En la práctica, la ciencia social del cerebro ha creado un dominio restringido de la cognición. La mayor parte de los estudios enfatizan los factores motivacionales y emocionales. Mientras que otros aspectos de la cognición (como el lenguaje, por ejemplo) contribuyen sustancialmente a la regulación del comportamiento social, la intuición ha sido que la emoción ocupa una posición privilegiada. Esta intuición tiene su base en nuestras observaciones de otras especies y de bebés humanos, cuyo comportamiento social parece estar estrechamente ligado a la emoción, un acoplamiento que está fuertemente regulado en los adultos. Pero la intuición también tiene una explicación funcional. Se puede pensar en las emociones como estados que coordinan la homeostasis en un entorno complejo y dinámico; en la medida en que

Departamento de Neurología,
Universidad de Iowa,
200 Hawkins Drive, Iowa City,
Iowa 52242, EE. UU.
correo electrónico: ralph-adolphs@uiowa.edu
doi:10.1038/nm1056

RESEÑAS

EMOCIONES MORALES

Culpabilidad, vergüenza, bochorno, celos, orgullo y otros estados que dependen de un contexto social. Surgen más tarde en el desarrollo y la evolución que las emociones básicas (felicidad, miedo, ira, disgusto, tristeza) y requieren una representación ampliada de uno mismo como situado dentro de una sociedad. Funcionan para regular comportamientos sociales, a menudo en beneficio de los intereses a largo plazo de un grupo social y no de los intereses a corto plazo de una persona individual.

MÓDULOS

Componentes funcionales y/o anatómicos que están relativamente especializados para procesar sólo ciertos tipos de información.

Originalmente se pensó que los módulos eran cognitivamente impenetrables e informativos encapsulados (con acceso restringido solo a cierta información). Aunque la mayoría de la gente no ve los módulos en términos tan estrictos, hay evidencia de procesamiento de dominio específico que está especializado en categorías ecológicas específicas (como rostros y violaciones de contratos sociales), aunque existe debate sobre este tema.

POTENCIALES RELACIONADOS CON EL EVENTO (ERP).

Potenciales eléctricos que se generan en el cerebro como consecuencia de la activación sincronizada de redes neuronales por estímulos externos. Estos potenciales evocados se registran en el cuero cabelludo y consisten en secuencias de ondas o "componentes" sincronizadas con precisión.

MAGNETOENCEFALOGRAFÍA (MEG).

Una técnica no invasiva que permite la detección de los campos magnéticos cambiantes asociados con la actividad cerebral, similar a la detección de campos eléctricos cambiantes medidos por los ERP.

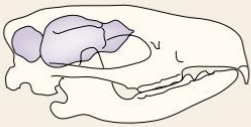
CATEGORIZACIÓN

Las categorías de estímulo funcionan para agrupar estímulos ante los cuales se debe montar una respuesta conductual similar. La categorización genérica y burda (por ejemplo, un perro como animal) es superior; La categorización subordinada incluye categorías de nivel básico (un perro como perro) y únicas (un perro como su propia mascota).

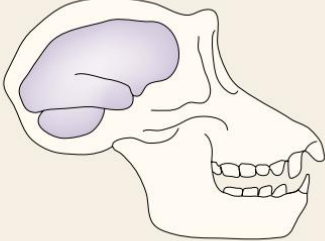
Caja 1 | ¿Nuestros cerebros están especializados para la cognición social?

Los cerebros y los comportamientos sociales varían entre diferentes mamíferos. especies. Los insectívoros primitivos (por ejemplo, los erizos) ya muestran comportamientos maternos estrictamente regulados que les permiten prolongar su vida. desarrollo de su descendencia; los primates no humanos (por ejemplo, los chimpancés) viven en sociedades extensas de unas pocas docenas de sujetos; y los humanos modernos han creado sociedades que abarcan millones de personas que interactúan. No hay duda de que los humanos son sumamente hábiles en la interacción social a gran escala, pero sigue siendo un enigma cuál es la mejor manera de explicar tales habilidades. Según una hipótesis¹⁴⁹, la competencia por las habilidades sociales condujo a la evolución de mecanismos cognitivos para burlar a los demás¹⁵⁰, e impulsó la expansión del cerebro humano y tal vez la elaboración de ciertas funciones neuronales. sistemas¹⁵¹. En apoyo de esta idea, existe una correlación entre especies de primates entre el tamaño de su grupo social y el volumen relativo de la neocorteza¹⁴⁹.

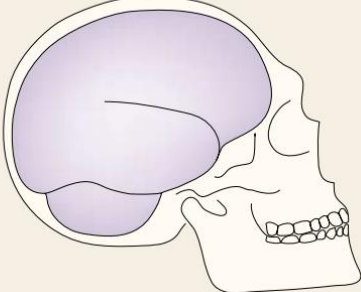
Erizo



Chimpancé



Humano



Cortesía de Laura Roberts



El entorno es social, las emociones participarán en la regulación del comportamiento social. De hecho, una clase de emociones (las llamadas EMOCIONES sociales o MORALES) sirven específicamente en esta capacidad y probablemente guían la ayuda altruista⁵ y el castigo⁶ .

Por lo tanto, la mayoría de las estructuras que han demostrado ser importantes en el procesamiento de las emociones también lo son para el comportamiento social. Estos incluyen: primero, regiones específicas en cortezas sensoriales de orden superior; en segundo lugar, la amígdala, el cuerpo estriado ventral y la corteza orbitofrontal; y tercero, regiones corticales adicionales, como la corteza prefrontal izquierda, la parietal derecha y la corteza cingulada anterior y posterior. Es posible relacionar estos tres conjuntos de regiones con tres conjuntos diferentes de procesos. Las cortezas sensoriales de orden superior participan en la representación perceptiva de los estímulos y sus características constituyentes. La amígdala, el cuerpo estriado y la corteza orbitofrontal median una asociación de esta representación perceptual con la respuesta emocional, el procesamiento cognitivo y la motivación conductual. Las regiones corticales superiores participan entonces en la construcción de un modelo interno del entorno social, que implica la representación de otras personas, sus relaciones sociales con uno mismo y el valor de las acciones propias en el contexto de un grupo social. Hasta cierto punto, estos tres conjuntos de procesos se complementan entre sí, aunque sus interacciones son complejas (FIG. 1). Para fines organizativos, las secciones siguientes consideran estas estructuras neuronales aproximadamente en el mismo orden que el anterior.

Percepción de señales sociales Para investigar la cognición social se dispone de una gran variedad de estímulos (FIG. 2). Muchos estudios recientes sobre este tema han comenzado, por así decirlo, en el extremo de la entrada: mostrando imágenes de relevancia social para los sujetos (a menudo en condiciones de visualización pasiva) y asociando diferencias en el contenido social de los estímulos con diferencias en el sistema nervioso. estructuras que participan en su procesamiento. Este trabajo, principalmente estudios de imágenes funcionales, ha encontrado covarianzas entre las dimensiones del estímulo y las estructuras cerebrales. Sin embargo, es importante tener en cuenta que también se necesitan estudios de lesiones para dilucidar mejor el papel causal de una estructura determinada en un sistema neuronal (es decir, para confirmar que su papel es esencial). Estos datos sobre las lesiones a menudo faltan en esta etapa. También es importante señalar que varias de las estructuras que aparecen en esta sección reaparecerán más adelante, reflejando sus roles en la implementación de varios procesos s

Las investigaciones se han centrado en la modalidad visual en primates, aunque algunos estudios también han examinado otras modalidades sensoriales (RECUADRO 2). Las señales visuales sociales incluyen información sobre la cara (como su expresión y la dirección de la mirada), así como sobre la postura y el movimiento del cuerpo. Aunque las expresiones faciales prototípicas señalan de manera confiable las llamadas emociones básicas como el miedo o la felicidad, los espectadores humanos también son sorprendentemente expertos en hacer juicios confiables sobre la información social a partir de estímulos empobrecidos, como cambios leves en la expresión facial⁷ o unos pocos segundos de

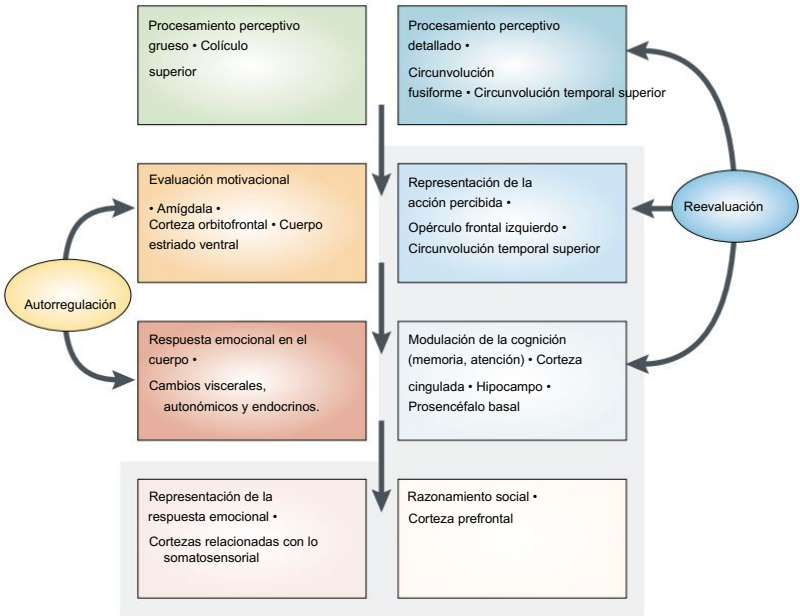


Figura 1 | Procesos y estructuras cerebrales que intervienen en la cognición social. Es posible asignar conjuntos de estructuras neuronales a diversas etapas del procesamiento de la información, como sostengo en esta revisión. Sin embargo, el flujo de información social desafía cualquier esquema simple por al menos dos razones: es multidireccional y recursivo. Un único proceso se implementa mediante un conjunto flexible de estructuras, y una única estructura participa en varios procesos, a menudo durante distintos períodos de tiempo. Las rutas de procesamiento difieren en términos de su automatización, penetrabilidad cognitiva, detalle de las representaciones que involucran y velocidad de procesamiento. Las estructuras esbozadas en esta figura comparten algunas características centrales de un sistema de procesamiento de información social: selectividad (hacen distinciones entre diferentes tipos de información), categorización y generalización, e incorporación de experiencias pasadas. Varios de los componentes de la cognición social (dentro de la región sombreada en gris) contribuyen al conocimiento social. La reevaluación y la autorregulación son modos particulares de modulación de la retroalimentación mediante los cuales la evaluación y la respuesta emocional a los estímulos sociales pueden verse influenciadas volutivamente.

Interacciones interpersonales de cuerpo completo⁸. No sólo somos sumamente sensibles a las señales sociales en sí mismas, sino que también lo somos a los detalles del contexto en el que ocurren.

Las regiones de cortezas sensoriales no primarias podrían estar relativamente especializadas para procesar ciertos atributos de estímulos socialmente relevantes. La mejor evidencia proviene del estudio de los rostros, para los cuales las cortezas visuales de orden superior pueden considerarse como un conjunto de MÓDULOS que procesan atributos distintos, como lo confirman varios estudios de lesiones, registros intracraneales y del cuero cabelludo, e imágenes funcionales. Los resultados apuntan a un papel de la circunvolución fusiforme en el procesamiento de las propiedades estructurales y estáticas de los rostros, que son indicadores fiables de la identidad personal. Por el contrario, las regiones más anteriores y dorsales del lóbulo temporal (como la circunvolución temporal superior y el surco) participan en el procesamiento de información sobre las configuraciones cambiantes de las caras, como las expresiones faciales y los movimientos de los ojos y la boca^{9,10} (FIG. 3). Se ha encontrado activación a lo largo del surco temporal superior y la circunvolución cuando los sujetos ven estímulos que representan movimientos biológicos, como cambios de mirada^{11,12} y movimientos de la boca¹³. El procesamiento en esta región podría recurrir a corrientes visuales dorsales y ventrales para integrar información de forma y movimiento¹⁴, y podría reflejar una comparación de la acción observada con la del espectador.

simulación del mismo¹⁵. Por lo tanto, la circunvolución fusiforme, la circunvolución temporal superior y otras regiones menos especificadas de la corteza occipitotemporal podrían considerarse como un sistema interconectado de regiones que construyen una representación perceptiva distribuida espacialmente de diferentes aspectos de los rostros. Existe buena evidencia de que la activación en todas estas regiones puede ser modulada por la atención¹⁶ y por el contexto en el que aparece la señal social visual^{17,18}.

Los estudios anatómicos anteriores se complementan con datos sobre el momento del procesamiento facial. Los estudios que utilizan POTENCIALES RELACIONADOS CON EVENTOS (ERP) y MAGNETOENCEFALOGRAFÍA (MEG) muestran que algunas CATEGORIZACIONES generales de rasgos faciales, como el género y las emociones, pueden ocurrir en latencias tan cortas como 100 ms (REFS 19-22). La actividad máxima que está relacionada con el procesamiento específico de la cara cerca de la circunvolución fusiforme se observa alrededor de 170 a 200 ms (REF. 23). Mientras que la construcción de una representación estructural detallada de la cara parece requerir alrededor de 170 ms, puede ocurrir una categorización rápida y burda con latencias sustancialmente más cortas, lo que presumiblemente indica rutas de percepción burdas que son paralelas a una codificación estructural completa. del estímulo.

Un estudio reciente²⁴ investigó en detalle estos diferentes niveles de categorización y corroboró la idea de una categorización rápida y superior de rostros con una latencia relativamente corta (alrededor de 100 ms). Esta categorización fue seguida por una categorización subordinada con una latencia más larga (alrededor de 170 ms), que fue suficiente para discriminar la identidad individual. Estudios de una sola unidad de células selectivas de rostros en la corteza inferotemporal de monos han proporcionado evidencia similar para la extracción de información en niveles subordinados con un tiempo de procesamiento cada vez mayor. Al menos tres mecanismos no exclusivos podrían implementar tales cálculos: procesamiento inicial de avance seguido de modulación de arriba hacia abajo desde regiones superiores, procesamiento progresivo dentro de una región o ciclos iterativos de procesamiento entre una región y otras (ya sean 'inferiores' o 'inferiores'). o "superior" en una jerarquía de procesamiento).

Un creciente conjunto de trabajos ha utilizado estímulos visuales que señalan el movimiento biológico (FIG. 2) para estudiar la cognición social. Los psicólogos sociales demostraron por primera vez nuestra propensión a hacer inferencias sociales a partir del movimiento visual de formas abstractas en la década de 1940 (REFS 26,27), y estudios recientes indican que señales de movimiento específicas podrían generar atribuciones de ANIMACIÓN, intencionalidad y AGENCIA^{28,29}. Los estímulos de movimiento visual provocan atribuciones de intencionalidad y animación en los bebés, y provocan con fuerza atribuciones intencionales, emocionales y de personalidad en los adultos, incluso cuando sólo se muestran representaciones estáticas de sus trayectorias. Las PANTALLAS DE PUNTO DE LUZ³⁰ ofrecen información más específica sobre los movimientos de un cuerpo humano, que generan señales de forma a partir de movimiento excepcionalmente sólidas que permiten el reconocimiento de identidad³¹, género³², emociones³³ y rasgos de personalidad³⁴. De acuerdo con el papel de la corteza temporal superior en el procesamiento de aspectos dinámicos de los rostros, esta región también se activa al observar el movimiento biológico en cuerpos completos³⁵ o sus presentaciones de luz puntual^{36,37}, y mediante movimientos más abstractos de formas geométricas^{38,39}.

ANIMACIÓN
La impresión subjetiva de que un estímulo está vivo.

AGENCIA
La impresión subjetiva de una acción deliberada y dirigida a un objetivo.

PANTALLAS DE LUCES PUNTALES
Estímulos de movimiento visual creados colocando pequeñas luces en las articulaciones del cuerpo de un actor y filmando a la persona moviéndose en una habitación que de otro modo sería oscura. Aunque parezcan aleatorias cuando están estáticas, el movimiento biológico de las luces genera inmediatamente la percepción convincente de una persona moviéndose por la habitación.

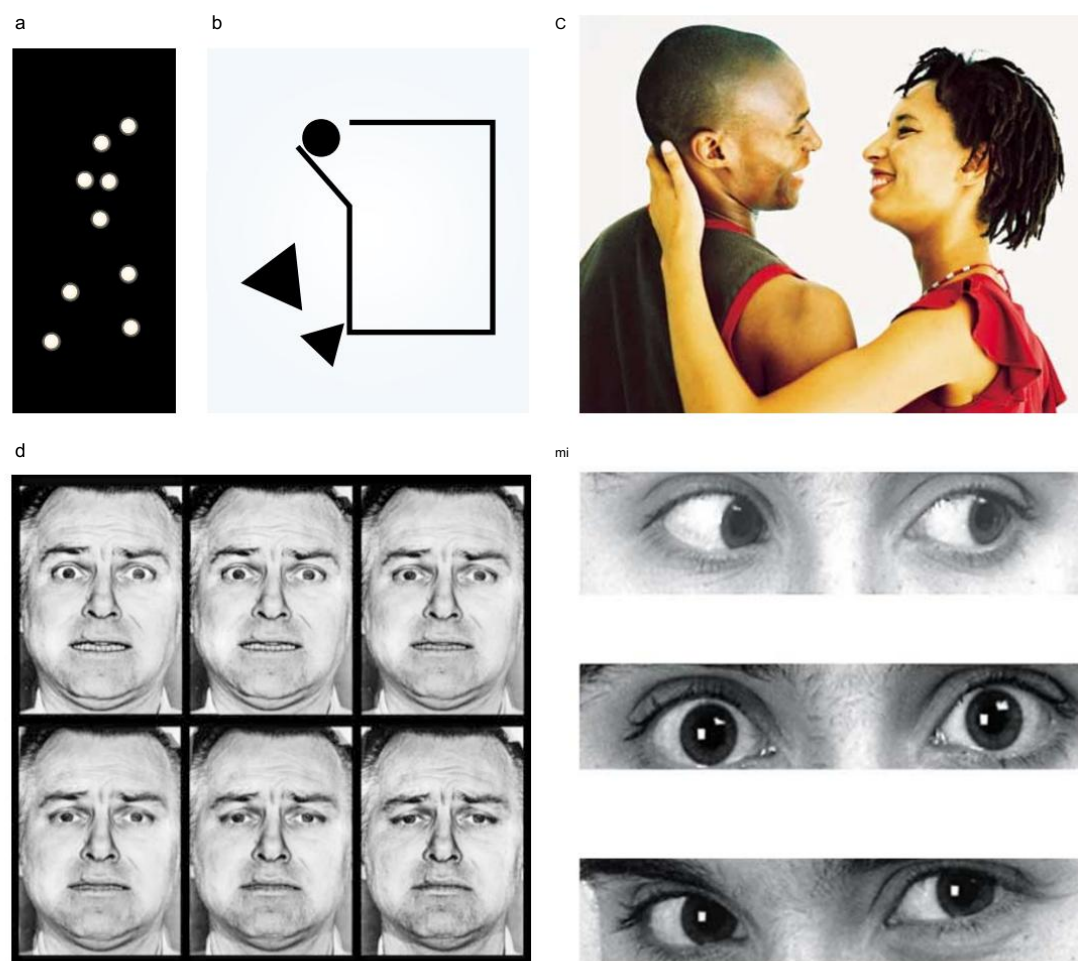


Figura 2 | Estímulos visuales para investigar la cognición social. Estos van desde un | caminantes de punto de luz y b | figuras geométricas dinámicas, a c | interacciones sociales humanas reales. Las expresiones faciales han sido uno de los estímulos más utilizados. re | Pueden transformarse, por ejemplo, de miedo a tristeza y e | la región de sus ojos puede indicar información social específica, como culpa, miedo o coqueteo. Los estímulos provienen de conjuntos desarrollados por: F. Heider (b), P. Ekman (d) y S. Baron-Cohen (e).

Cuadro 2 | Otras modalidades sensoriales utilizadas para estudiar la cognición social

La mayoría de los estudios sobre cognición social han utilizado estímulos visuales, pero está claro que las interacciones sociales de la vida real recurren a modalidades adicionales. Mientras que el tacto es un importante canal de comunicación social en otros mamíferos, en los humanos modernos está relativamente restringido a aquellos con quienes tenemos las relaciones más íntimas. Una vía neuronal distinta descrita recientemente de fibras aferentes C de conducción lenta que transmiten información sobre un contacto ligero y agradable a la ínsula podría ser la base del procesamiento de señales somatosensoriales sociales, como una caricia¹⁵².

El sentido del olfato proporciona poderosas señales sociales en otros mamíferos pero, nuevamente, parece ser menos importante en los humanos. Los estudios de laboratorio han encontrado influencias de los olores en la fisiología humana, pero los efectos de los olores en el comportamiento social son menos claros. Mientras que la corteza orbitofrontal y la amígdala se activan por la calidad emocional de los olores en los humanos^{153,154}, y las feromonas activan de manera diferencial el hipotálamo humano¹⁵⁵, los vínculos de estos hallazgos con el comportamiento social real siguen sin estar claros.

La audición proporciona señales sociales importantes además del lenguaje. La entonación del habla (prosodia) puede señalar diversas emociones y se reconoce utilizando algunas de las mismas estructuras que utilizamos para reconocer las expresiones faciales¹⁵⁶. La música es un estímulo especialmente intrigante, ya que podría cumplir una función social que no se encuentra en otros animales, y se ha demostrado que provoca respuestas emocionales intensas que activan la corteza orbitofrontal, la ínsula y la amígdala¹⁵⁷.

Estas activaciones probablemente reflejan el papel de la corteza temporal superior en el procesamiento de información sobre el movimiento biológico, sobre la base del cual hacemos atribuciones sociales.

De la percepción al juicio Varias

regiones del cerebro se activan no sólo en función de propiedades inherentes a los estímulos, sino también en función de los juicios psicológicos que hacemos sobre ellos. En cierto sentido, la influencia de tales juicios refleja un desacoplamiento progresivo de las respuestas dictadas por el estímulo mismo hacia la información generada por el cerebro a través de asociaciones e inferencias. La amígdala es una estructura que está anatómicamente posicionada para participar en dicho procesamiento posperceptivo, ya que recibe información visual altamente procesada de las cortezas temporales anteriores y almacena códigos para el procesamiento posterior de dicha información perceptual en otras regiones del cerebro. De esta forma, puede influir en la memoria, la atención, la toma de decisiones y otras funciones cognitivas en función del significado social de los estímulos que se procesan.

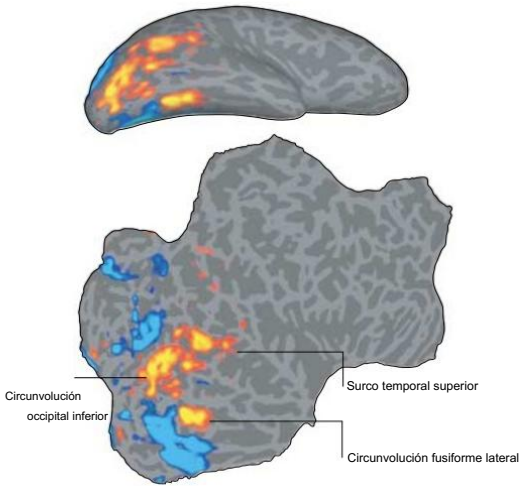


Figura 3 | Activación en la corteza visual para ver caras. Los aspectos dinámicos y cambiantes de los rostros, como la expresión y la mirada, activan el surco temporal superior, mientras que los aspectos estáticos activan la circunvolución fusiforme. El panel superior muestra estas activaciones en un cerebro humano suavizadas para revelar tanto los surcos (gris más oscuro) como las circunvoluciones. El panel inferior muestra una representación aplanada de los mismos datos. Los datos se generaron contrastando las activaciones para ver caras con las de ver casas (naranja, mayor activación para caras; azul, mayor activación para casas). Modificado, con permiso, de REF. 10 © (2000) Elsevier Ciencia.

VISTA CIEGA	La capacidad de una persona con una lesión en la corteza visual primaria de alcanzar o adivinar la orientación de los objetos proyectados en la parte del campo visual que corresponde a esta lesión, aunque informe que no puede ver nada en esa parte de su campo visual.
DESCUIDO	Un síndrome neurológico (que a menudo implica daño a la corteza parietal derecha) en el que los pacientes muestran una marcada dificultad para detectar o responder a la información en el campo contralateral.
REEVALUACIÓN	Reinterpretación de una situación para asignarle un valor diferente. Mientras que la reevaluación cambia la respuesta emocional al cambiar la percepción del estímulo, otras estrategias de autorregulación modulan directamente la respuesta emocional a pesar de la percepción original.
POLIMORFISMO	La existencia simultánea en una misma población de dos o más genotipos en frecuencias que no pueden explicarse por mutaciones recurrentes.

La mayor parte de las investigaciones sobre la amígdala humana han utilizado expresiones faciales emocionales como estímulos y han señalado de manera más consistente que esta región está involucrada en el procesamiento del miedo y las emociones relacionadas^{40–42}, aunque evidencia reciente indica que su papel es probablemente mucho más amplio^{43, 44}. Los estudios de imágenes funcionales muestran el procesamiento en varias etapas: una evaluación y etiquetado rápido y automático de estímulos para un procesamiento posterior¹⁶, modulación de retroalimentación del procesamiento atencional en las cortezas visuales⁴⁵ y modos de procesamiento que están sujetos a autorregulación^{46, 47}. La primera y la última de estas etapas muestran funciones complementarias para la amígdala, probablemente operando en escalas de tiempo complementarias. Por un lado, se observa cierta activación de la amígdala temprana⁴⁸, independientemente de la percepción consciente del estímulo (por ejemplo, en respuesta a estímulos subliminales^{49,50} o en pacientes con CIEGO⁵¹ o NEGLECT hemiespacial⁵²), e independientemente de la asignación de atención en algunas tareas¹⁶. Por otro lado, la autorregulación esforzada de las emociones inducidas por los estímulos⁴⁷, la REEVALUACIÓN de su importancia emocional⁴⁶ y las tareas de atención difíciles⁵³ modulan la activación de la amígdala. Estos hallazgos exigen cautela en la asignación rígida de procesos cognitivos a estructuras neuronales, porque es probable que una estructura determinada participe en varios procesos, dependiendo del momento en el que se muestra su actividad y de los detalles de la tarea y el contexto. Es concebible que la amígdala participe tanto en la evaluación inicial y rápida del significado emocional de los estímulos como en una evaluación posterior dentro de un contexto y objetivo determinados.

Juzgar la raza, la confiabilidad y el atractivo Más allá de su papel en el reconocimiento de emociones básicas, la amígdala participa en juicios sociales más complejos. Por ejemplo, muestra una habituación diferencial de activación ante rostros de personas de otra raza⁵⁴, y se ha descubierto que su activación se correlaciona con estereotipos raciales de los que el espectador podría no ser consciente⁵⁵. Sin embargo, el papel de la amígdala en el procesamiento de información sobre la raza aún no está claro. Otras regiones del cerebro en la corteza visual extraestriada también se activan diferencialmente en función de la raza⁵⁶, y las lesiones de la amígdala no parecen afectar los juicios raciales⁵⁷.

Otros tipos de juicio social también parecen implicar a la amígdala. En un estudio, se descubrió que los pacientes con daño bilateral de la amígdala tenían dificultades para juzgar en qué medida confiar en otra persona al ver su rostro. Todos juzgaron que otras personas parecían más dignas de confianza y más accesibles que los espectadores normales⁵⁸, un patrón de deterioro que también es consistente con el comportamiento a menudo indiscriminadamente amigable de estos pacientes en la vida real (FIG. 4a). Por lo tanto, el papel de la amígdala en el procesamiento de estímulos relacionados con una amenaza o peligro potencial se extiende a los juicios complejos sobre la base de los cuales nos acercamos a otras personas o confiamos en ellas.

Estos estudios de lesiones se han complementado con estudios de imagen funcional sobre el papel de la amígdala a la hora de juzgar la confiabilidad (FIG. 4b). Cuando los sujetos normales ven rostros de personas que parecen poco confiables, la activación se encuentra en el surco temporal superior, la amígdala, la corteza orbitofrontal y la corteza insular⁵⁹, delineando quizás una secuencia de procesos que abarcan la percepción, el juicio y aspectos de la emoción. Curiosamente, cierta activación de la amígdala por rostros que parecen poco confiables es independiente de factores como el género, la mirada, la raza o la expresión emocional del rostro⁵⁹. Dado que gran parte de la variación en las dimensiones físicas de diferentes rostros puede eliminarse y aun así producir activación de la amígdala, es posible suponer que esta activación refleja los juicios e inferencias que los sujetos hacen sobre el rostro, más que sus propiedades perceptuales. Una importante dirección futura será examinar la variación en los rasgos de personalidad de los espectadores en estos juicios sociales, como se ha hecho en dos estudios recientes que correlacionan la activación de la amígdala con las expresiones emocionales con la extraversión de los espectadores⁶⁰ o el temperamento ansioso debido a una POLIMORFISMO en el promotor del transportador de serotonina⁶¹. En la medida en que la activación de la amígdala covaría con diferencias en la personalidad del espectador, más que con la composición física del estímulo, podemos concluir que estamos aprovechando procesos más distales a la percepción y más cercanos al juicio, la toma de decisiones y la toma de decisiones. conductas interpersonales que se basan en ellos.

Otra clase de juicio social que hacemos a partir de los rostros es el atractivo, que puede ser manipulado mediante propiedades específicas de los rostros. Por ejemplo, se percibe que los rostros parecen más atractivos cuanto más promedio o simétricos son, o con mayor exageración de robustez y características NEOTENY, todo lo cual se ha propuesto para señalar una aptitud diferencial. Además, estas preferencias de las mujeres pueden variar según las distintas fases.

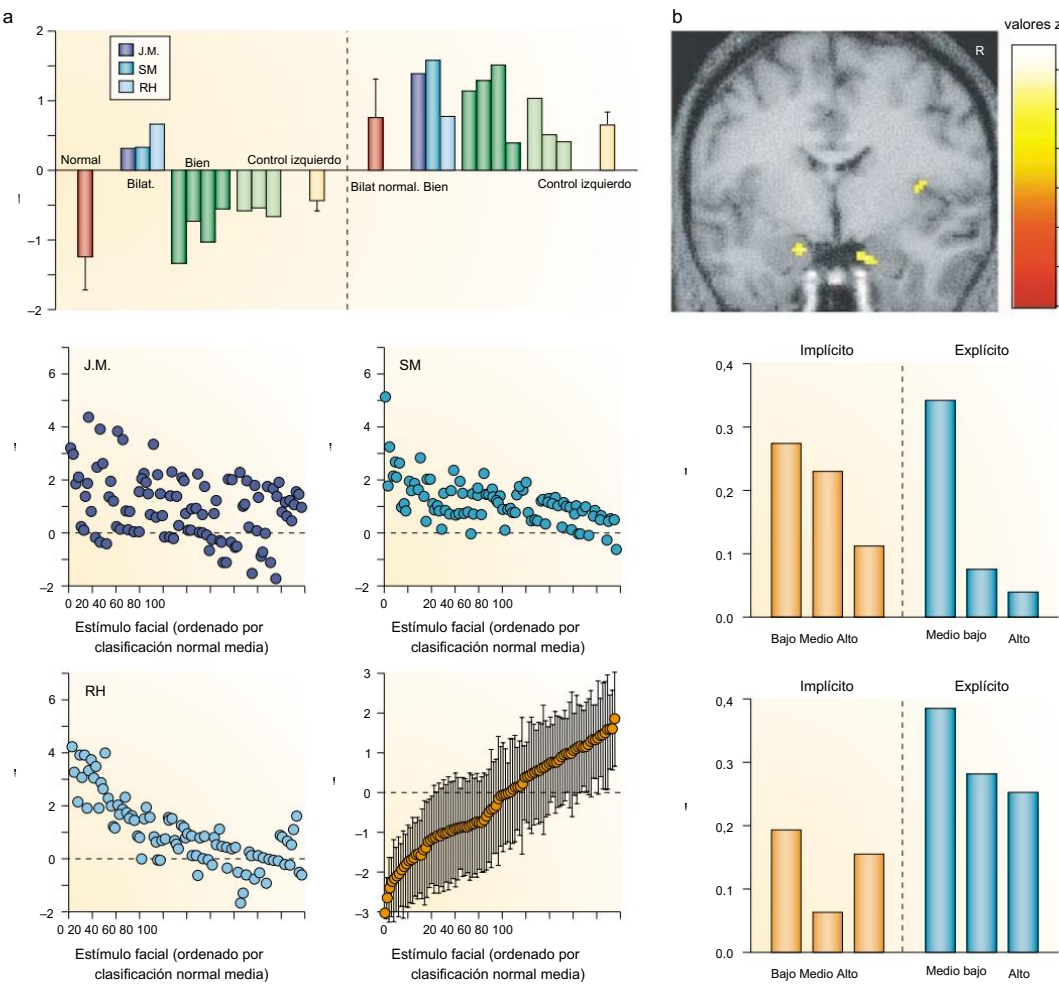
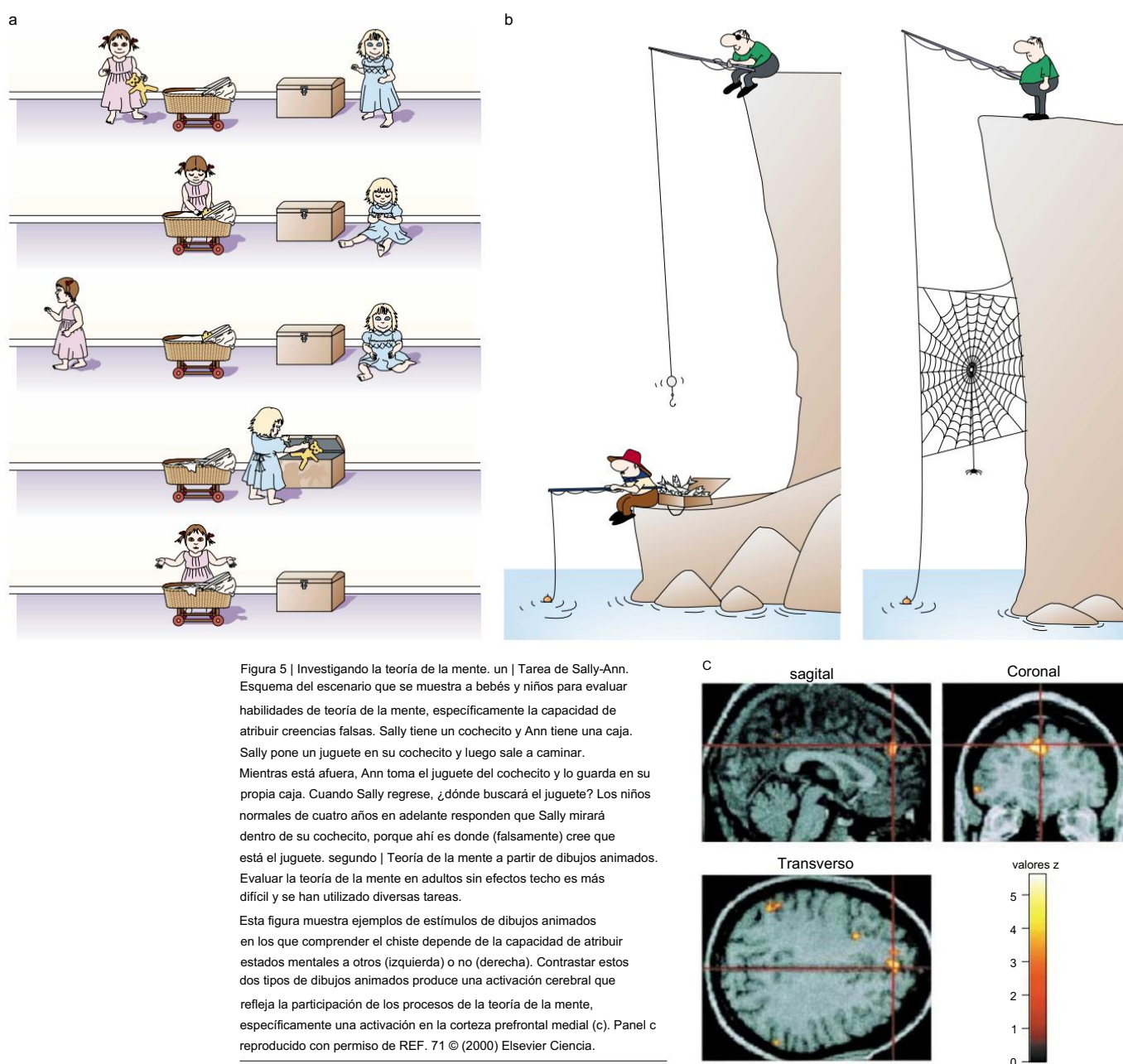


Figura 4 | Investigar el juicio social con dos métodos diferentes. Las investigaciones sobre las bases neuronales para juzgar la confiabilidad han arrojado resultados convergentes de estudios de imágenes funcionales en personas normales y de estudios de lesiones en pacientes neurológicos. un | Evidencia de estudios de lesiones. El daño bilateral a la amígdala afecta selectivamente la capacidad de juzgar la falta de confiabilidad de los rostros. Estos datos, de tres pacientes (JM, SM y RH), muestran que la amígdala no sólo está involucrada cuando normalmente hacemos juicios sociales, sino que la disfunción de la amígdala impide el juicio social normal. Esto no significa que la amígdala sea suficiente para juzgar la confiabilidad, sino que es necesaria. Bilat., daño bilateral de la amígdala (n = 3); Control, controles con daño cerebral sin daño a la amígdala (n = 10, se muestra el error estándar); Izquierda, daño unilateral de la amígdala izquierda (n = 3); Controles normales, neurológicamente normales (n = 46), se muestra la desviación estándar; Derecha, daño unilateral de la amígdala derecha (n = 4). Los paneles inferiores muestran puntuaciones individuales de los tres pacientes y la puntuación media otorgada por sujetos normales. Modificado, con autorización, de [Nature](#) REF. 58 © (1998) Macmillan Magazines Ltd. b | Evidencia de imágenes funcionales. La imagen superior muestra la activación en la amígdala que se observa cuando se ven rostros no confiables en comparación con cuando se ven rostros confiables. Los valores z (escala de colores) observados en la amígdala corresponden a $p < 0,025$. Los gráficos de barras a continuación muestran la activación en la amígdala izquierda y derecha para aquellos rostros que recibieron las calificaciones de confiabilidad más baja (Baja), media (Med) o más alta (Alta). Estas activaciones se midieron bajo dos condiciones de tarea: una tarea implícita en la que se pedía a los espectadores que juzgaran el género del rostro y una tarea explícita en la que se pedía a los espectadores que juzgaran la confiabilidad del rostro. R, hemisferio derecho. Reproducido con autorización de [Nature Neuroscience](#) REF. 59 © (2002) Revistas Macmillan Ltd.

NEOTENIA
La retención de
características juveniles en los
adultos de una especie.

del ciclo menstrual⁶², al igual que otros aspectos de su categorización de los hombres⁶³, posiblemente proporcionando un vínculo entre la preferencia de pareja y la probabilidad de concepción. Los juicios sobre el atractivo pueden reflejar tanto juicios estéticos (por ejemplo, los hombres pueden considerar bellos los rostros de hombres y mujeres) como aspectos motivacionales (por ejemplo, los hombres heterosexuales prefieren mirar rostros femeninos hermosos en lugar de rostros hermosos). rostros masculinos). Estos dos aspectos han sido disociados en los estudios de imagen funcional⁶⁴. Los aspectos motivacionales del atractivo facial activan el estriado ventral^{64,65}

y la corteza orbitofrontal⁶⁶. Estas estructuras probablemente desempeñan un papel amplio en el procesamiento de las propiedades motivacionales de los estímulos. Por ejemplo, también se activan cuando los hombres encuentran más gratificantes las imágenes de coches deportivos que las de limusinas o coches pequeños⁶⁷. El cuerpo estriado ventral y la corteza orbitofrontal están conectados recíprocamente con la amígdala; Las tres estructuras pueden considerarse componentes de un sistema neuronal que vincula las representaciones sensoriales de los estímulos con los juicios sociales que hacemos sobre ellos en función de su valor motivacional. Dado que lo mismo



Las estructuras que median en los juicios sociales también median en el procesamiento básico de la recompensa, nos llevan a preguntarnos si el primero podría reducirse al segundo, cuestión que abordaré en la sección final de esta revisión.

Pensar en otras personas Varios de los procesos analizados en la sección anterior implican más que percepción; aportan información adicional más allá de la que transmite el estímulo para guiar nuestras decisiones y juicios sociales al respecto. Los primates, y especialmente los humanos, destacan por su capacidad de tener en cuenta lo que piensan los demás, una capacidad que requiere representar lo que podría estar pasando en la mente de otras personas. Una variada colección de procesos comprende dicha manipulación de información social de alto nivel.

Teoría de la mente. Las capacidades que han sido denominadas 'teoría de la mente'⁶⁸ nos permiten atribuir estados mentales a otras personas⁶⁹. Se han estudiado especialmente las atribuciones de creencias, específicamente creencias falsas, a otros sujetos (FIG. 5a). Tales habilidades, que surgen alrededor de los cuatro años de edad, podrían ser exclusivas de los humanos y podrían ensamblarse a partir de una colección de habilidades más básicas mediante las cuales asignamos animadversión, acciones, metas e intenciones a estímulos, un tema que ha sido objeto de intensa atención. investigación reciente que utiliza estímulos de movimiento visual⁷⁰. Además de la activación confiable de la circunvolución temporal superior que mencioné anteriormente, varios estudios de imágenes funcionales han demostrado la activación del lóbulo frontal medial y del lóbulo parietal inferior cuando las personas ven movimientos visuales^{38,71,72} o estímulos de la mirada⁷³ que señalan dichos estados mentales dirigidos.

RESEÑAS

Aunque existe evidencia convergente de que las habilidades de la teoría de la mente surgen de manera coordinada durante el desarrollo, hasta ahora sólo hay evidencia preliminar que indica que son un paquete neuroanatómico. La evidencia de un papel de la amígdala en las capacidades de la teoría de la mente proviene de un pequeño número de pacientes con lesiones de la amígdala^{74,75}. Un único estudio de imágenes funcionales ha defendido la activación de la amígdala en una tarea de teoría de la mente que requiere juicios sobre las expresiones faciales⁷⁶, y otro estudio ha encontrado deficiencias después del daño de la amígdala utilizando los mismos estímulos⁷⁷. La evidencia es más sólida para la corteza prefrontal medial, ya que varios estudios de imágenes funcionales han encontrado que se activa cuando los sujetos realizan tareas de teoría de la mente^{71,78,79} (FIG. 5c). Además, algunos estudios han encontrado que los pacientes con daño en los lóbulos frontales tienen problemas en las tareas de teoría de la mente^{69,80}. Además, existe cierta evidencia de que el papel de la corteza prefrontal medial en las tareas de teoría de la mente puede disociarse de su papel más amplio en el control conductual y la función ejecutiva que también desempeñan la mayoría de las tareas que comúnmente se realizan. usado^{81,82}.

En lugar de intentar asignar todo el conjunto de capacidades de la teoría de la mente a una estructura o sistema neuronal particular, podría ser más prometedor explorar la dependencia de componentes específicos de esta capacidad de estructuras neuronales específicas. En un estudio, se descubrió que el daño a la corteza orbitofrontal afectaba la capacidad de detectar un paso en falso ⁸³, lo que tal vez indique que esta región del cerebro contribuye a nuestra comprensión de otras personas, en parte al involucrar las emociones y sentimientos que acompañan a la interacción social. En apoyo de esta idea, se encontró que la apreciación del humor⁸⁴, la transgresión de las normas sociales que resulta en vergüenza⁸⁵, la visualización de estímulos eróticos⁸⁶ y la provocación de otras emociones morales⁸⁷ activan la corteza prefrontal medial. El papel de las regiones orbitaria medial y cingulada anterior en el seguimiento y regulación de las emociones sociales es consistente con su activación durante las interacciones entre atención, conciencia y emoción^{88–90}.

Los datos pueden interpretarse en dos direcciones diferentes: la especialización de las cortezas prefrontales en aspectos de la cognición social, o la dependencia de la cognición social en recursos más generales proporcionados por esta región del cerebro. En línea con la segunda interpretación, los sectores de la corteza prefrontal parecen ser cruciales para integrar la asignación de recursos cognitivos sobre la base de la evaluación emocional automática y la dirección volitiva y esforzada^{90,91}. Por lo tanto, estos mecanismos podrían reflejar aspectos de una función más general en la regulación del ajuste entre metas y comportamiento. Entonces podría haber ejemplos específicos de dicho procesamiento de dominio general en el que se basa el comportamiento social: inhibición contextual por parte de la corteza prefrontal de respuestas emocionales desencadenadas por la amígdala⁹², o inhibición e inversión de respuestas ante un contexto social cambiante⁸².

De acuerdo con la interpretación alternativa de que sectores de la corteza prefrontal están especializados en procesar información social, las cortezas prefrontal medial y orbital se han relacionado con la regulación de las relaciones interpersonales.

relaciones, cooperatividad social, comportamiento moral y agresión social^{93–96}. En este caso, se ha destacado su papel particularmente en el contexto del desarrollo social y sus patologías (ver la sección sobre neuropsiquiatría más adelante). Podría ser que la integración de información sobre otras personas y sobre uno mismo ⁹⁷, y la relación social entre ambos, sean las características distintivas del procesamiento prefrontal medial.

Muchos de los mismos estímulos que activan la circunvolución temporal superior y llevan a los espectadores a atribuir acciones, intenciones y objetivos, también activan regiones de la neocorteza que participan en la representación de acciones⁷⁰. Estas regiones incluyen cortezas relacionadas con la premotora y la somatosensorial: los lados eferente y aferente de las acciones, respectivamente. Una serie de estudios recientes han investigado el papel de las cortezas somatosensoriales derechas y de la corteza premotora izquierda en la realización de atribuciones emocionales y de personalidad a partir de exhibiciones de puntos de luz y movimientos de formas geométricas. Los daños en ambas regiones menoscaban la capacidad de hacer tales atribuciones.

Simulación. Existe una creciente literatura que apoya la idea de que entendemos el comportamiento de otras personas, en parte, por simulación⁹⁹. Observar las acciones de otra persona da como resultado la desincronización de la actividad de la corteza motora medida con MEG¹⁰⁰. Imitar las acciones de otro sujeto a través de la observación activa la corteza premotora en estudios de imagen funcional¹⁰¹; dicha activación es somatotópica con respecto a la parte del cuerpo que se observa que realiza la acción, incluso en ausencia de cualquier acción manifiesta por parte del sujeto observador¹⁰².

De hecho, tanto en humanos¹⁰³ como en monos¹⁰⁴ se han descubierto las llamadas "neuronas espejo". Estas neuronas responden tanto cuando el sujeto está haciendo algo específico como cuando observa a otra persona haciendo lo mismo. El daño restringido a la corteza somatosensorial afecta la capacidad de reconocer combinaciones complejas de emociones en las expresiones faciales¹⁰⁵ (FIG. 6), y existe una asociación entre la sensación somática alterada del propio cuerpo y la capacidad deteriorada de juzgar las emociones de otras personas¹⁰⁵. Los estudios de imágenes funcionales también respaldan el papel de las cortezas somatosensoriales derechas en la representación de las acciones que observamos realizar a otras personas, como distintas de las que realizamos nosotros mismos¹⁰⁶.

Así pues, hay pruebas fehacientes de que podemos descubrir cómo se sienten los demás, qué pretenden y cómo es probable que actúen, en parte poniéndonos en su lugar, por así decirlo. Este proceso podría ser completamente automático y encubierto, pero parece probable que existan diferencias considerables en la habilidad de las distintas personas para emplearlo. Se esperaría que estas diferencias se correlacionaran con diferencias en la empatía, la conciencia emocional o su disfunción (como se ve en la sociopatía y la ALEXITHYMYIA, por ejemplo). También quedan algunas preguntas sin respuesta sobre el alcance de la simulación necesaria para construir conocimiento social. Por ejemplo, ¿el reconocimiento de emociones a partir de expresiones faciales depende únicamente de la generación interna de una representación motora o somatosensorial del rostro? ¿O depende de la generación de un análisis más completo?

ALEXITIMIA
Alteración cognitiva que se caracteriza por la dificultad para describir las propias emociones.

TAREA DE SELECCIÓN DE WASON
El diseño experimental más popular para probar el razonamiento deductivo. Consiste en un enunciado condicional, cuya verdad el sujeto debe decidir. Por lo general, los condicionales sobre reglas sociales, amenazas y promesas muestran una facilitación en la proporción de elecciones lógicamente correctas, y se ha argumentado que los humanos desarrollaron una habilidad especializada para detectar el engaño en el contexto de los contratos sociales (por ejemplo, hacer trampa).

MARCADORES SOMÁTICOS
Estados emocionales que se desencadenan durante la consideración de posibles resultados futuros de las elecciones.

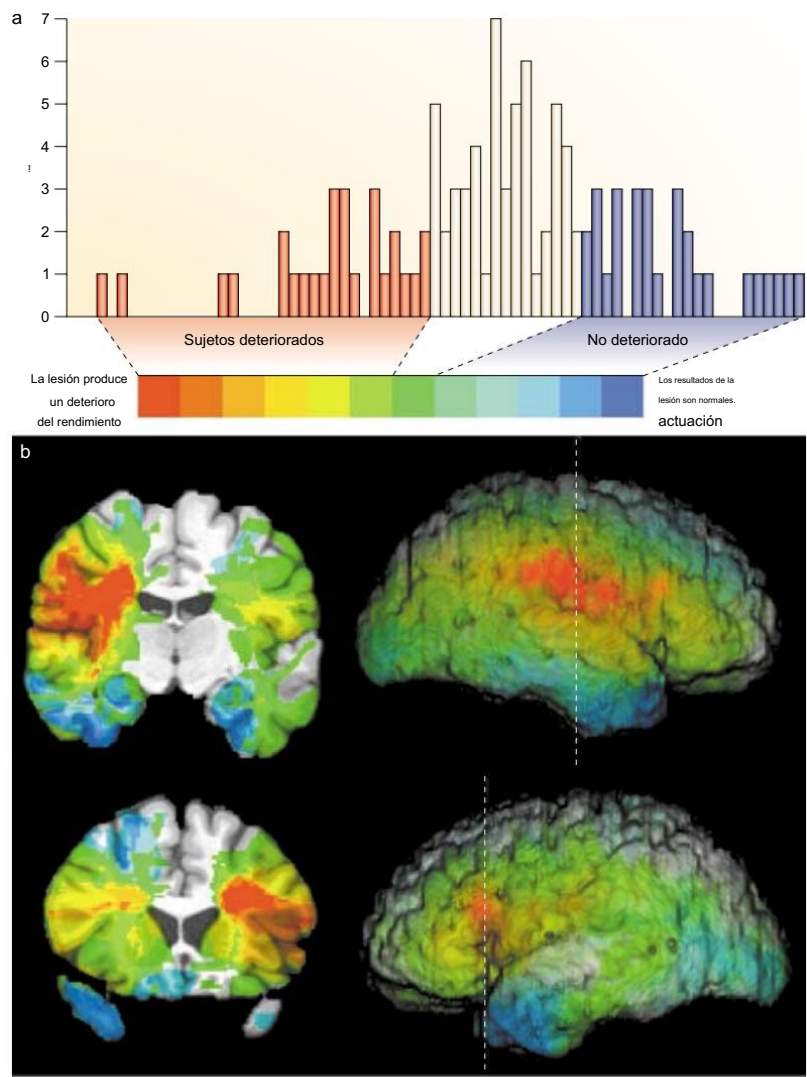


Figura 6 | Regiones del cerebro que podrían apoyar la simulación. Esta figura muestra la asociación entre las lesiones en regiones particulares y la capacidad deteriorada para juzgar el estado emocional de otras personas. un | Puntuaciones de rendimiento de 108 sujetos con lesiones cerebrales focales. Los sujetos se dividieron en dos grupos según su puntuación de rendimiento: deteriorados y normales. segundo | Para investigar la posibilidad de que algunas lesiones estuvieran asociadas sistemáticamente con un rendimiento alto o bajo, se calcularon las superposiciones de lesiones de los sujetos dentro de cada uno de estos dos grupos. Diferentes colores codifican la diferencia en la densidad de las lesiones entre los sujetos con las puntuaciones más bajas y más altas. Por lo tanto, las regiones rojas corresponden a ubicaciones en las que las lesiones provocaron un deterioro en la mayoría de las ocasiones, y las regiones azules corresponden a ubicaciones en las que las lesiones provocaron un rendimiento normal en la mayoría de las ocasiones. Las lesiones en la corteza somatosensorial derecha, la ínsula derecha, la circunvolución supramarginal anterior y el opérculo frontal izquierdo se asociaron sistemáticamente con un reconocimiento deficiente de las emociones a partir de las expresiones faciales. La línea discontinua blanca indica el plano de la sección que se muestra a la izquierda. Modificado, con permiso de REF. 105 © (2000) Elsevier Ciencia.

¿Representación que simula todo el estado del cuerpo que está asociado a la emoción que muestra el rostro? Quizás la profundidad de detalle con la que debe simularse el estado corporal asociado con una acción, emoción o proceso social dependa de las exigencias de la tarea en cuestión, que van desde representaciones parciales y burdas en cortezas de asociación hasta representaciones topográficas de grano fino en las cortezas de asociación. corteza somatosensorial primaria.

Razonamiento social, toma de decisiones y dilemas La corteza orbitofrontal también ha sido implicada en el razonamiento social. El daño a esta región afecta la capacidad de darse cuenta de que otras personas están engañando⁸⁰ y da como resultado un desempeño deficiente en el razonamiento sobre el intercambio social utilizando la TAREA DE SELECCIÓN DE WASON^{107,108}. Estos hallazgos podrían reflejar el papel mencionado anteriormente de la corteza orbitofrontal en la guía de la cognición social mediante la provocación de estados emocionales que sirven para sesgar la cognición, un papel que se ve respaldado por investigaciones sobre la toma de decisiones y el razonamiento moral.

Se sabe desde hace mucho tiempo que el daño a la corteza prefrontal ventromedial afecta la capacidad de decidir ventajosamente en la vida real¹⁰⁹, una capacidad que depende de MARCADORES SOMÁTICOS⁹⁵. Las investigaciones que utilizan una tarea de juego han demostrado que los marcadores somáticos aparecen en anticipación de tomar una decisión arriesgada, incluso antes de su ejecución¹¹⁰, y que pueden aparecer en ausencia de un conocimiento manifiesto sobre los riesgos de la elección (o sobre el marcador somático)., de hecho¹¹¹. Existe evidencia adicional de que la recompensa y el castigo que entran en juego durante tales tareas de juego activan la corteza prefrontal medial¹¹² y podrían involucrar distintos sectores de la corteza orbitofrontal¹¹³. La amígdala también podría activarse durante la toma de decisiones, específicamente cuando se espera un resultado potencialmente negativo después de haber tomado una decisión arriesgada¹¹⁴. Mientras que el daño a la corteza orbitofrontal en adultos afecta los marcadores somáticos para la toma de decisiones, ahorra conocimiento abstracto sobre la toma de decisiones; Estos pacientes normalmente pueden describir qué hacer en una elección abstracta, pero se ven afectados cuando se enfrentan a tener que elegir ellos mismos¹¹⁵. Por el contrario, el daño a la corteza orbitofrontal que se produce en la niñez temprana perjudica no sólo la toma de decisiones real, sino también el conocimiento abstracto sobre las elecciones ventajosas y específicamente sobre el bien y el mal, es decir, el conocimiento moral¹¹⁶.

El papel de estructuras cerebrales específicas en el comportamiento moral se ha investigado utilizando dilemas sociales y morales (RECUADRO 3) en los que las opciones de elección están estructuradas de manera que entren en conflicto⁹⁶. Dicho conflicto podría surgir de objetivos de corto plazo versus objetivos de largo plazo, o de objetivos que son ventajosos para uno mismo versus aquellos que son ventajosos para otros o para la sociedad en su conjunto. Está, por tanto, estrechamente relacionado con el comportamiento altruista, con la cooperatividad social y con los procesos cognitivos que guían el comportamiento en campos tan diversos como la política y la economía.

Un subconjunto de dilemas morales involucran la propia agencia y desencadenan fuertes emociones al considerarlos; Se ha descubierto que estos involucran estructuras que participan en el procesamiento de las emociones, como el surco temporal superior y las cortezas prefrontal cingulada y medial¹¹⁷. La cooperación social en el dilema del prisionero (RECUADRO 3) involucra un conjunto similar de estructuras, incluidas las cortezas orbitofrontal y cingulada anterior y el cuerpo estriado ventral¹¹⁸. Todos los datos anteriores sobre la corteza prefrontal medial y orbital son consistentes con el papel de esta región a la hora de guiar la adopción estratégica del punto de vista de otra persona, tal vez desencadenando estados emocionales, participando en rutinas de simulación o mediante estrategias más cognitivas.

RESEÑAS

Cuadro 3 | Dilemas morales

Los dilemas morales son elecciones cuyos resultados son moralmente indeseables. En el "dilema del tranvía", por ejemplo, un tranvía avanza por vías que se bifurcan. Un conjunto de vías va hacia un grupo de personas, el otro hacia una sola persona. El camino predeterminado del carro fuera de control es hacia el grupo de personas. Si no haces nada, todos morirán aplastados. Pero tienes la opción de cambiar las vías para que el carro mate solo a una persona. En una variante de este dilema, solo hay una vía que conduce al grupo de personas, y tienes la opción de empujar a una sola persona delante del tranvía para detenerlo. Las opciones son similares en las dos versiones, pero la mayoría de las personas eligen la acción que conduce a la muerte única sólo en la primera, decisión influenciada por las emociones y el sentido de responsabilidad⁹⁶.

En el "dilema del prisionero" -un juego formal de dos personas que se utiliza para investigar la cooperatividad social- los jugadores pueden optar por dar o quedarse con dinero, lo que determina cuánto se les paga a su vez. Si sólo te quedas con el dinero y el otro jugador lo regala, tú ganas más dinero y el otro jugador pierde más. Si ambos lo regalan, ambos ganarán una cantidad moderada de dinero. Si ambos se quedan con el dinero, ambos perderán una cantidad moderada de dinero. Entonces, hay un conflicto entre la estrategia egoísta de quedarse con el dinero (podrían ganar mucho dinero, o ambos podrían perderlo) y la estrategia cooperativa de regalarlo (podrían perder mucho dinero, o ambas cosas). podrías ganar dinero). Si se juegan varias rondas, pueden surgir varios tipos de patrones de comportamiento social, incluida la reciprocidad y la cooperación mutua.

La cooperación en un juego de una sola ronda podría depender de la evolución previa de las emociones sociales⁵.

¿Cómo procesa el cerebro la información social?

La arquitectura de procesamiento aproximadamente en serie en torno a la cual se organiza esta revisión (FIG. 1) contradice la complejidad del procesamiento de información social. Esta complejidad surge al menos de tres maneras. En primer lugar, existen rutas de procesamiento paralelas. Por ejemplo, las vías que involucran la amígdala y las estructuras subcorticales pueden desencadenar respuestas emocionales rápidas, mientras que el comportamiento emocional más lento depende del procesamiento cortical prefrontal y parietal que involucra componentes de autorregulación. En segundo lugar, existe una amplia retroalimentación entre los diferentes niveles de procesamiento, de modo que resulta difícil asignar niveles a una jerarquía particular. En tercer lugar, los estímulos se procesan en el contexto de un modo básico de funcionamiento del cerebro que ya podría introducir sesgos sustanciales. Por ejemplo, los juicios semánticos sobre personas a partir de palabras que las describen, en comparación con los juicios sobre otros objetos, activan muchas de las regiones mencionadas anteriormente, como las cortezas prefrontal medial, temporal superior y fusiforme¹¹⁹. Sin embargo, estas activaciones surgen de una activación basal alta en aquellas regiones en reposo, en comparación con su desactivación cuando se procesan estímulos no humanos. Esto indica que la actividad básica del cerebro podría reflejar un modo de operación que ya está sintonizado para interpretar y categorizar el mundo como social¹¹⁹.

Aunque los datos que he revisado anteriormente en este artículo convergen en varias estructuras cerebrales clave que median la cognición social, no se puede dejar de enfatizar que el papel causal de estas estructuras sigue sin estar claro. La técnica más comúnmente utilizada (imagen cerebral funcional) es estadísticamente complicada y está limitada por la degeneración en la función de las estructuras cerebrales: una estructura puede activarse pero no provocar deterioro cuando se lesiona, tal vez

reflejando redundancia dentro de los sistemas en los que participa¹²⁰. Es sorprendente que los pacientes con lesiones en regiones del cerebro que normalmente se activan durante cierto procesamiento a menudo tengan deficiencias que son muy sutiles y que sólo surgen bajo las limitaciones de una tarea específica. Esto probablemente refleja la considerable redundancia y plasticidad del cerebro. También indica que se debe tener precaución al intentar predecir el comportamiento de las personas a partir del conocimiento sobre sus cerebros.

Aspectos neuropsiquiátricos de la cognición social Las marcadas diferencias en las capacidades cognitivas sociales en la población normal son continuas con las observadas en los trastornos neuropsiquiátricos. Muchos de estos trastornos son de naturaleza evolutiva y enfatizan el importante papel que el entorno social^{121,122} y los sistemas neuronales¹²³ tienen en el desarrollo socioemocional temprano. La base neuronal de la cognición social anormal se ha investigado en trastornos como el autismo, el SÍNDROME DE WILLIAMS, la psicopatía y la fobia social.

El interés en las capacidades cognitivas sociales de los sujetos con autismo se vio impulsado por el argumento de que el autismo presenta un deterioro desproporcionado en un aspecto específico de la cognición social: la capacidad de atribuir estados mentales a otros (es decir, tener una teoría de la mente)¹²⁴. Este deterioro podría explicar por qué algunas personas con autismo tienen dificultades en su comportamiento social, aunque pueden funcionar con gran eficacia en otros aspectos. Algo parecido al patrón inverso de deterioro se observa en el síndrome de Williams¹²⁷, una enfermedad genética que se caracteriza por hipersociabilidad (FIG. 7). Nuestro conocimiento sobre las bases neuronales de estos trastornos es limitado, aunque la amígdala ha estado implicada en ambos. Dado que el autismo y el síndrome de Williams son trastornos del desarrollo, resulta intrigante observar que la amígdala y las estructuras adyacentes muestran un aumento de volumen que parece persistir hasta la edad adulta^{128,129}, aunque se desconoce el significado funcional de esta observación.

También se ha centrado un intenso interés y debate en la neurociencia cognitiva de la violencia y la agresión humana¹³⁰, cuyo surgimiento depende de interacciones complejas entre las predisposiciones genéticas y el medio ambiente¹³¹. La corteza orbitofrontal^{116,132} y la amígdala⁸² han sido implicadas en comportamientos violentos, especialmente si su actividad se ve comprometida en una etapa temprana de la vida. Por ejemplo, los psicópatas criminales muestran anomalías estructurales (relación reducida de materia gris y blanca) en la corteza prefrontal¹³² y activación anormal de la corteza orbitofrontal y la amígdala en estudios de imágenes funcionales¹³³, junto con una capacidad de respuesta emocional autónoma reducida. Como podríamos predecir a partir de estos datos, los psicópatas también muestran un rendimiento deficiente en tareas de juego que se han utilizado para evaluar el papel de los marcadores somáticos en la toma de decisiones¹³⁴. La interpretación predominante de estos hallazgos ha sido que reflejan el papel más amplio de estas estructuras en la regulación emocional, papel que se traduce en aspectos de comportamiento violento y agresivo cuando se sitúan dentro de un contexto específico

SÍNDROME DE WILLIAMS
Una condición genética causada por una delección en el cromosoma 7 que se caracteriza por una personalidad inusualmente social, habilidades espaciales y control motor limitados y retraso mental. Los pacientes con la enfermedad también tienen problemas cardíacos, hipercalcemia, anomalías renales, sensibilidad auditiva y problemas musculoesqueléticos.

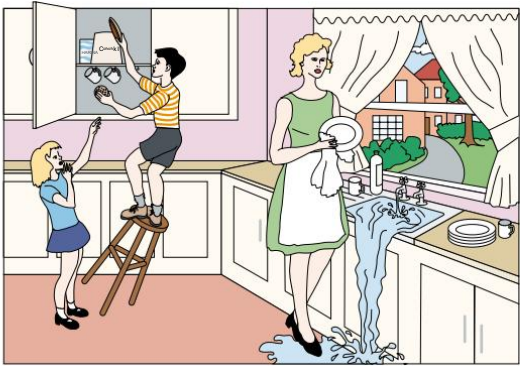


Figura 7 | Función hipersocial en sujetos con síndrome de Williams. El síndrome de Williams resulta de la eliminación de un pequeño conjunto de genes en una copia del cromosoma 7. Aunque los pacientes tienen retraso mental y una función visoespacial gravemente deteriorada, muestran un interés exagerado por otras personas y una notable expresividad y capacidad de comunicación social. Cuando se muestra una imagen, como la imagen del "robo de galletas" que se usa comúnmente en neuropsicología, las personas con síndrome de Williams cuentan historias (arriba) que no sólo son más largas y complejas que los contados por sujetos de la misma edad con síndrome de Down (abajo), sino que sus narrativas también están llenas de detalles expresivos y dispositivos de atención social. DNS, tema síndrome de Down; WMS, Williams sujeto del síndrome. Modificado, con permiso, de REF. 127 © (2000) MIT Press.

La fobia social es un miedo debilitante a los demás, al público. lugares o interacción social pública que pueda surgir de Miedo a perder un aspecto fundamental del comportamiento social. — la necesidad de pertenecer a un grupo social¹³⁵. Aumentó Se ha encontrado activación de la amígdala en sujetos con fobia social al ver caras neutrales¹³⁶ o enojadas, ¹³⁷ o cuando se dispone a dar un discurso público¹³⁸. Gente con psicopatía o fobia social muestran extremos inversos de la capacidad de respuesta emocional a los estímulos sociales, y hay evidencia de que presentan, respectivamente, exageradas y activación reducida en la amígdala y la corteza orbitofrontal¹³⁹.

Los aspectos neuropsiquiátricos de la cognición social. que he discutido hasta ahora se centran en las discapacidades. Mucho Se ha trabajado menos en habilidades sociales excepcionales. aunque la investigación sobre el síndrome de Williams¹²⁷ y SÍNDROME DE TURNER¹⁴⁰ aborda un ángulo de este problema. Pero Sería interesante estudiar lo que sucede en el cerebros de personas que son especialmente amables, empáticas, altruista o socialmente hábil. Hay un interés creciente en la mejora de las habilidades cognitivas sociales normales a través de intervenciones que van desde estrategias educativas durante el desarrollo hasta manipulación farmacológica en adultos, pero la escasez de datos dificulta su aplicación a la vida real prematura.

Conclusiones

Avances en nuestra comprensión de las bases neuronales de El comportamiento social ha sido rápido. Hemos identificado conjuntos de procesos y estructuras neuronales que participan en nuestras percepciones y juicios sociales. estímulos, las formas en que razonamos y decidimos entre ellos, y las formas en que se orienta el comportamiento individual y colectivo. Es crucial seguir avanzando depende de avances en dos frentes: el desarrollo de métodos y de teoría.

En un futuro próximo veremos más estudios que utilicen estímulos de realidad virtual¹⁴¹ y nuevas técnicas como escaneo simultáneo de múltiples sujetos involucrados en interacciones sociales mutuas¹⁴². Ambos enfoques darán

Examinador: Quiero que mires la foto y me cuentes todo lo que está pasando.

WMS 10 años: (Risas). Oh, no. La mami dejó el grifo abierto (señalando el agua). Y el niño intenta coger una galleta pero la silla se está volcando. (En voz alta, como dirigida a la madre) Mamá, ¿no salvarás al niño? (Volviendo al tono normal) Dios. Será mejor que salve rápidamente a su hijo. Su hijo y su hija. Oh, va a haber una inundación en su piso. El chico está en las galletas. Quizás sea después de cenar. Tal vez. Oh, la mami está secando la toalla. Pobre chico, podría lastimarse y romperse el brazo. Pobre muchacho, ay pobrecito.

DNS 10 años: mamá lava los platos. Cayó un cuenco. El chico resbala, el chico lo empuja. El niño ayuda a mamá con los platos. Mamá gran desastre en el agua. Emprendedor. (Examinador: ¿Puede decirme algo más sobre la imagen?) (Niega con la cabeza).

una mejor aproximación a la vida real, cuestión que es vital para investigar el comportamiento social. Además de el examen de las contribuciones genéticas a factores específicos capacidades cognitivas (por ejemplo, en enfermedades humanas raras, ratones transgénicos o diferentes razas de perros), también existen técnicas genéticas en el horizonte que podrían ofrecer nuevas formas de lesionar reversiblemente estructuras cerebrales específicas¹⁴³.

Incluso cuando la tecnología del futuro nos muestre más claramente cómo los eventos neuronales covarían con los estímulos y el comportamiento, cómo interpretar dichos datos seguirá siendo un profundo desafío teórico¹⁴⁴. Una opinión es que hay especialistas procesos de cognición social; otra es que la cognición social surge de componentes más básicos que son no tan especializados (TABLA 1). Esto eleva la cuestión de si la cognición social es reducible a procesamiento emocional o motivacional. Por ejemplo, Cuando encontramos un rostro atractivo o digno de confianza, ¿lo hacemos? emplean los mismos mecanismos que cuando nuestro comportamiento (y el de otros animales) se ve reforzado por la comida? O ¿La forma en que se procesan los estímulos sociales difiere fundamentalmente de la recompensa y el castigo por estímulos no sociales? Hay algunos indicios de que el La corteza orbitofrontal podría estar más especializada para juicios sociales y morales, mientras que la amígdala podría desempeñar un papel más amplio en el procesamiento emocional eso incluye emociones básicas^{145,146}.

Por un lado, todo comportamiento puede ser dicotomizado. como alguna forma de acercamiento o retirada, y algunos esquemas teóricos han intentado mapear todas las emociones en un espacio bidimensional de recompensa y castigo¹⁴⁷. Por otro lado, todos los diferentes básicos y emociones sociales y todas las diferentes palabras que tenemos para describir patrones en el comportamiento social, diferenciar este comportamiento en un grano considerablemente más fino. Entonces el La pregunta es: ¿cuál es el nivel apropiado de grano en ¿Cuáles debemos describir el comportamiento social y los estados centrales que lo regulan? Aunque es inverosímil que encontraremos un sustrato neuronal distinto para cada emoción y factor de personalidad diferente, también parece que debe haber sistemas más diferenciados que solo

SÍNDROME DE TURNER
Una enfermedad genética en la que las mujeres portan solo un cromosoma X sano. Es Se caracteriza por una inhibición del desarrollo sexual y es acompañado de infertilidad. Hay alguna evidencia de pacientes con síndrome de Turner por la existencia de un imprinted Locus ligado al cromosoma X que afecta la cognición social.

RESEÑAS

Tabla 1 | Diferentes formas de clasificar el comportamiento

Categoría de comportamiento	Ejemplo
disposición social	Rasgos de personalidad (extraversión, neuroticismo)
Estratégico	Engaño, reconciliación
Ecológico	Apego, agresión
Moral	Emociones sociales (culpabilidad, vergüenza, orgullo, celos)
Respuesta emocional	Emociones básicas (felicidad, miedo, ira, asco, tristeza)
Reforzamiento	Estado motivacional (recompensa, castigo)

recompensa y castigo148. Quizás necesitemos inventar un nuevo conjunto de términos que puedan traducirse entre las diferentes formas de describir el comportamiento social y que se correspondan más estrechamente con los procesos neuronales que subyacen a ellos.

Podría ser que ciertas habilidades cognitivas sociales (en particular la capacidad de representar las mentes de otras personas) distingan a los humanos y tal vez a los simios de todos los demás animales. Si entendemos a otras personas en parte simulando procesos dentro de nosotros mismos, lo contrario también es cierto: nos entendemos a nosotros mismos en parte observando a otras personas y sus reacciones hacia nosotros. Nuestra capacidad para pensar en otras personas podría ser un aspecto de nuestra capacidad para medir la ciencia social del cerebro en las próximas décadas.

redescribir eventos desde varios puntos de vista, una habilidad que podría impulsar el surgimiento de la ciencia, el arte y la cultura en general. Así como podemos pensar en otras personas, podemos salir de nosotros mismos y pensar en nosotros mismos, conversar con nosotros mismos e imaginar cosas que nos sucederán en el futuro.

Los datos disponibles actualmente plantean tantas preguntas como respuestas. ¿Cómo se pueden situar los diversos hallazgos que acumulamos bajo un único marco funcional? Específicamente, ¿cómo pueden las redes causales explicar las numerosas correlaciones entre el cerebro y el comportamiento que estamos descubriendo? ¿Cuáles son las contribuciones relativas de los factores innatos y adquiridos, la cultura y las diferencias individuales a la cognición social? ¿En qué medida estos factores contribuyen a la psicopatología?

¿Puede entenderse el comportamiento social a gran escala, tal como lo estudian las ciencias políticas y la economía, estudiando la cognición social en sujetos individuales? Finalmente, ¿qué poder nos darán los conocimientos de la neurociencia cognitiva para influir en nuestro comportamiento social y, por tanto, en la sociedad?

¿Y hasta qué punto tal búsqueda sería moralmente defendible? La forma en que abordemos estas cuestiones determinará en gran medida la ciencia social del cerebro en las próximas décadas.

1. Adolphs, R. (ed.) Número especial sobre neurociencia cognitiva de comportamiento social. *Neuropsychologia* 41, 117 (2003).

2. Harmon-Jones, E. & Devine, T. (eds) Número especial sobre temas sociales neurociencia. *J. Pers. Soc. Psicólogo*. (en la prensa).

3. Cacioppo, JT et al. (eds) *Fundaciones en lo Social Neurociencia* (MIT Press, Cambridge, Massachusetts, 2001).

4. Heatherton, TF y Macrae, CN *Neurociencia cognitiva social: un lector* (Blackwell, Cambridge, Massachusetts, 2003).

5. Trivers, R. La evolución del altruismo recíproco. *Q. Rev. Biol.* 46, 35–57 (1971).

6. Fehr, E. & Gaechter, S. Castigo altruista en humanos. *Naturaleza* 415, 137–140 (2002).

7. Edwards, K. La cara del tiempo: señales temporales en la cara expresiones de emoción. *Psicólogo. Ciencia.* 9, 270–277 (1998).

8. Ambady, N. & Rosenthal, R. Finas rebanadas de expresivo El comportamiento como predictores de consecuencias interpersonales: un metanálisis. *Psicólogo. Toro.* 111, 256–274 (1992).

9. McCarthy, G. en *Las nuevas neurociencias cognitivas* (ed. Gazzaniga, MS) 393–410 (MIT Press, Cambridge, Massachusetts, 1999).

10. Haxby, JV, Hoffman, EA y Gobbini, MI El sistema neuronal humano distribuido para la percepción facial. *Tendencias Cogn. Ciencia.* 4, 223–233 (2000).

11. Wicker, B., Michel, F., Henaff, A. y Decety, J. Regiones del cerebro involucrado en la percepción de la mirada: un estudio PET. *Neuroimagen* 8, 221–227 (1998).

12. Hoffman, EA y Haxby, JV Representaciones distintas de la mirada y la identidad en el sistema neuronal humano distribuido para la percepción facial. *Neurociencias de la naturaleza* 3, 80–84 (2000). Este artículo muestra que las cortezas temporal superior y fusiforme se activan diferencialmente mediante la mirada y los estímulos faciales estáticos, respectivamente.

13. Puce, A., Allison, T., Bentin, S., Gore, JC y McCarthy, G. Activación de la corteza temporal en humanos que ven los movimientos de los ojos y la boca. *J. Neurosci.* 18, 2188–2199 (1998).

14. Vaina, LM, Solomon, J., Chowdhury, S., Sinha, P. y Belliveau, JW Neuroanatomía funcional de la percepción del movimiento biológico en humanos. *Proc. Acad. Nacional. Ciencia. Estados Unidos* 98, 11656–11661 (2001).

15. Iacoboni, M. et al. Copias referentes de acciones imitadas en la corteza temporal superior derecha. *Proc. Acad. Nacional. Ciencia. Estados Unidos* 98, 13995–13999 (2001).

16. Vuilleumier, P., Armony, JL, Driver, J. & Dolan, RJ Efectos de la atención y las emociones en el procesamiento facial en el cerebro humano. Un estudio de resonancia magnética funcional relacionado con eventos. *Neurona* 30, 829–841 (2001).

17. Pelphrey, KA, Singerman, JD, Allison, T. y McCarthy, G. Activación cerebral evocada por la percepción de cambios de mirada: la influencia del tiempo y el contexto. *Neuropsychologia* 41, 156–170 (2003).

18. Wicker, B., Perrett, DI, Baron-Cohen, S. y Decety, J. Ser el objetivo de la emoción de otra persona: un estudio PET. *Neuropsychologia* 41, 139–146 (2003).

19. Mouchetant-Rostaing, Y., Giard, M.-H., Bentin, S., Aguera, P.-E. & Pernier, J. Correlatos neurofisiológicos del procesamiento del género facial en humanos. *EUR. J. Neurosci.* 12, 303–310 (2000).

20. Pizzagalli, D., Regard, M. y Lehmann, D. Rápido emocional Procesamiento facial en los hemisferios cerebrales derecho e izquierdo del ser humano: un estudio de ERP. *Neuroinforme* 10, 2691–2698 (1999).

21. Halgren, E., Raji, T., Marinkovic, K., Jousmaki, V. y Hari, R. Perfil de respuesta cognitiva del área de la cara fusiforme humana según lo determinado por MEG. *Cerebro. Corteza* 10, 69–81 (2000).

22. Smith, NK, Cacioppo, JT, Larsen, JT y Chartrand, TL Permítame prestarle atención, por favor: respuestas electrocorticales a estímulos positivos y negativos. *Neuropsychologia* 41, 171–183 (2003).

23. Allison, T. y otros. Reconocimiento facial en la corteza extraestriada humana. *J. Neurofisiol.* 71, 821–825 (1994).

24. Liu, J., Harris, A. y Kanwisher, N. Etapas de procesamiento en la percepción facial: un estudio MEG. *Neurociencias de la naturaleza* 5, 910–916 (2002). Demuestra que la categorización superior de un rostro a diferencia de otros objetos a 100 ms es seguida por la categorización subordinada de rostros de personas individuales alrededor de 170 ms.

25. Sugase, Y., Yamane, S., Ueno, S. y Kawano, K. Información global y fina codificada por neuronas individuales en la corteza visual temporal. *Naturaleza* 400, 869–872 (1999).

26. Heider, F. y Simmel, M. Un estudio experimental del comportamiento aparente. *Soy. J. Psicólogo.* 57, 243–259 (1944). Un estudio clásico que muestra que las personas hacen atribuciones sociales al movimiento de formas geométricas.

27. Michotte, A. *La Perception de la Causalité* (Institut Supérieur de Philosophie, Lovaina, Francia, 1946).

28. Scholl, BJ y Tremoulet, PD Causalidad perceptual y animidad. *Tendencias Cogn. Ciencia.* 4, 299–308 (2000).

29. Dittrich, WH y Lea, SEG Percepción visual del movimiento intencional. *Percepción* 23, 253–268 (1994).

30. Johansson, G. Percepción visual del movimiento biológico y un modelo de su análisis. *Percepción. Psicofísica.* 14, 202–211 (1973).

31. Cutting, JE y Kozlowski, LT Reconocer a los amigos por su forma de caminar: percepción de la marcha sin señales de familiaridad. *Toro. Psicón. Soc.* 9, 353–356 (1977).

32. Kozlowski, LT y Cutting, JE Reconocer el sexo de un caminante a partir de una visualización dinámica de puntos de luz. *Percepción. Psicofísica.* 21, 575–580 (1977).

33. Dittrich, WH, Troscianko, T., Lea, SE y Morgan, D. Percepción de la emoción a partir de exhibiciones de puntos de luz representadas en la danza. *Percepción* 25, 727–738 (1996).

34. Ruesen, S. y Frykholm, G. Especificación cinemática de Dinámica como base informativa para la percepción de persona y acción: expectativa, reconocimiento de género e intención engañosa. *J. Exp. Psicólogo. Gen.* 112, 585–615 (1983).

35. Grezes, J. et al. ¿La percepción del movimiento biológico depende de regiones cerebrales específicas? *Neuroimagen* 13, 775–785 (2001).

36. Bonda, E., Petrides, M., Ostry, D. y Evans, A. Específico Participación de los sistemas parietales humanos y la amígdala en la percepción del movimiento biológico. *J. Neurosci.* 16, 3737–3744 (1996).

37. Grossman, E. y Blake, R. Áreas del cerebro activas durante la percepción visual de estímulos biológicos. *Neurona* 35, 1167–1175 (2002).

38. Castelli, F., Happe, F., Frith, U. y Frith, C. Movimiento y mente: un estudio de imágenes funcionales de percepciones e interpretación de patrones complejos de movimiento intencional. *Neuroimagen* 12, 314–325 (2000).

39. Blakemore, S.-J. et al. Cómo el cerebro percibe la causalidad: un estudio de resonancia magnética funcional relacionado con eventos. *Neuroinforme* 12, 3741–3746 (2001).

40. Adolphs, R., Tranel, D., Damasio, H. y Damasio, A. Deterioro del reconocimiento de emociones en las expresiones faciales después de un daño bilateral a la amígdala humana. *Naturaleza* 372, 669–672 (1994). El primer estudio que muestra un reconocimiento deficiente del miedo a partir de las expresiones faciales en un paciente con daño bilateral en la amígdala.

41. Calder, AJ et al. Reconocimiento de emociones faciales después de daño bilateral de la amígdala: deterioro diferencialmente severo del miedo. *Cogn. Neuropsychología.* 13, 699–745 (1996).

42. Morris, JS y otros. Una respuesta neuronal diferencial en la amígdala humana a las expresiones faciales felices y temerosas. *Naturaleza* 383, 812–815 (1996). El primer estudio de imágenes funcionales que muestra la activación de la amígdala ante expresiones faciales de miedo.

43. Hamann, SB, Ely, TD, Hoffman, JM y Kilts, CD Éxtasis y agonía: activación de la amígdala humana en emociones positivas y negativas. *Psicólogo. Ciencia.* 13, 135–141 (2002).

44. Yang, TT y cols. Activación amígdala asociada con Expresiones faciales positivas y negativas. *Neuroinforme* 13, 1737–1741 (2002).

45. Anderson, AK & Phelps, EA Lesiones del ser humano la amígdala perjudica la percepción mejorada de eventos emocionalmente destacados. *Naturaleza* 411, 305–309 (2001). Muestra que la capacidad de los estímulos emocionales para anular el parpadeo atencional depende de la amígdala.

46. Ochsner, K., Bunge, SA, Gross, JJ y Gabrieli, JDE Repensar los sentimientos: un estudio de resonancia magnética funcional de lo cognitivo

176 | MARZO 2003 | VOLUMEN 4

www.nature.com/reviews/neuro

Regulación de la emoción. J. Cogn. Neurociencias. 14, 1215-1229 (2002).

Muestra modulación de la activación de la amígdala durante la reevaluación.

47. Schaefer, SM et al. Modulación de la actividad amígdala por la regulación consciente de las emociones negativas. J. Cogn. Neurociencias. 14, 913-921 (2002).

Muestra modulación de la activación de la amígdala durante la autorregulación.

48. Oya, H., Kawasaki, H., Howard, MA y Adolphs, R. Las respuestas electrofisiológicas en la amígdala humana discriminan categorías de emociones de estímulos visuales complejos. J. Neurosci. 22, 9502-9512 (2002).

49. Morris, JS, Oehman, A. y Dolan, RJ Aprendizaje emocional consciente e inconsciente en la amígdala humana. Naturaleza 393, 467-470 (1998).

50. Whalen, PJ y otros. Las presentaciones enmascaradas de expresiones faciales emocionales modulan la actividad de la amígdala sin conocimiento explícito. J. Neurosci. 18, 411-418 (1998).

Muestra que las expresiones faciales subliminales de miedo activan la amígdala.

51. Morris, JS, deGelder, B., Weiskrantz, L. y Dolan, RJ Respuestas extrageniculoestriadas y amígdala diferenciales a la presentación de rostros emocionales en un campo corticalmente ciego. Cerebro 124, 1241-1252 (2001).

52. Vuilleumier, P. et al. Respuestas neuronales a rostros emocionales. con y sin conciencia: resonancia magnética funcional relacionada con eventos en un paciente parietal con extinción visual y negligencia espacial. Neuropsicología 40, 2156-2166 (2002).

53. Pessoa, L., McKenna, M., Gutiérrez, E. y Ungerleider, LG El procesamiento neuronal de rostros emocionales requiere atención. Proc. Acad. Nacional. Ciencia. Estados Unidos 99, 11458-11463 (2002).

54. Hart, AJ y otros. Respuesta diferencial en la amígdala humana a los estímulos faciales del exogrupo racial y del endogrupo. Neuroinforme 11, 2351-2355 (2000).

55. Phelps, EA y cols. El desempeño en medidas indirectas de evaluación racial predice la activación de la amígdala. J. Cogn. Neurociencias. 12, 729-738 (2000).

56. Golby, AJ, Gabrieli, JDE, Chiao, JY y Eberhardt, JL Respuestas diferenciales en la región fusiforme ante rostros de la misma raza y de otras razas. Neurociencias de la naturaleza. 4, 845-850 (2001).

57. Phelps, EA, Cannistraci, CJ y Cunningham, WA Desempeño intacto en una medida indirecta del sesgo racial después del daño a la amígdala. Neuropsicología 41, 203-209 (2003).

58. Adolphs, R., Tranel, D. y Damasio, AR El ser humano amígdala en el juicio social. Naturaleza 393, 470-474 (1998).

Muestra que el daño bilateral de la amígdala afecta la capacidad de juzgar la confiabilidad en las caras.

59. Winston, JS, Strange, BA, O'Doherty, J. y Dolan, RJ Respuestas cerebrales automáticas e intencionales durante la evaluación de la confiabilidad de los rostros. Neurociencias de la naturaleza. 5, 277-283 (2002).

Muestra que ver caras poco fiables activa la amígdala en personas normales, y que esto es en parte independiente de otros factores como la expresión emocional, el género o la dirección de la mirada.

60. Canli, T., Silvers, H., Whitfield, SL, Gotlib, IH y Gabrieli, JDE Amygdala responde a las caras felices en función de la extraversión. Ciencia 296, 2191 (2002).

61. Hari, AR y otros. Variación genética del transportador de serotonina y la respuesta de la amígdala humana. Ciencia 297, 400-403 (2002).

62. Penton-Voak, IS et al. El ciclo menstrual altera el rostro preferencia. Naturaleza 399, 741-742 (1999).

63. Macrae, CN, Alnwick, KA, Milne, AB y Schloerscheidt, AM Percepción de la persona a lo largo del ciclo menstrual: influencias hormonales en el funcionamiento sociocognitivo. Psicólogo. Ciencia. 13, 532-537 (2002).

64. Aharon, I. et al. Las caras bonitas tienen un valor de recompensa variable: RMf y evidencia conductual. Neuron 32, 537-551 (2001).

Muestra una disociación entre los aspectos estéticos y motivacionales de los estímulos, y que la activación estriatal ventral se correlaciona sólo con este último.

65. Kampe, KKW, Frith, CD, Dolan, RJ y Frith, U. Valor de recompensa del atractivo y la mirada. Naturaleza 413, 589 (2001).

66. O'Doherty, J. et al. Belleza en una sonrisa: el papel del medial. corteza orbitofrontal en el atractivo facial. Neuropsicología 41, 147-155 (2003).

67. Erk, S., Spitzer, M., Wunderlich, AP, Galle, L. y Walter, H. Los objetos culturales modulan los circuitos de recompensa. Neuroinforme 13, 2499-2503 (2002).

68. Premack, D. & Woodruff, G. ¿Tiene el chimpancé una teoría de la mente? Comportamiento. Ciencia del cerebro. 1, 515-526 (1978).

69. Siegal, M. & Varley, R. Sistemas neuronales involucrados en la 'teoría de mente'. Naturaleza Rev. Neurosci. 3, 463-471 (2002).

70. Blakemore, S.-J. & Decety, J. De la percepción de la acción a la comprensión de la intención. Naturaleza Rev. Neurosci. 2, 561-568 (2001).

71. Gallagher, HL et al. Leer la mente en dibujos animados e historias: un estudio de resonancia magnética funcional sobre la "teoría de la mente" en tareas verbales y no verbales. Neuropsicología 38, 11-21 (2000).

72. Brunet, E., Sarfati, Y., Hardy-Bayle, MC y Decety, J. Una investigación PET de la atribución de intenciones con una tarea no verbal. Neuroimagen 11, 157-166 (2000).

73. Calder, AJ et al. Leer la mente desde la mirada. Neuropsicología 40, 1129-1138 (2002).

74. Fine, C., Lumsden, J. & Blair, RJR Disociación entre la "teoría de la mente" y las funciones ejecutivas en un paciente con daño temprano en la amígdala izquierda. Cerebro 124, 287-298 (2001).

75. Stone, VE, Baron-Cohen, S., Young, AW, Calder, AJ y Keane, J. Teoría adquirida de las deficiencias mentales en pacientes con lesiones bilaterales de la amígdala. Neuropsicología 41, 209-220 (2003).

76. Baron-Cohen, S. et al. La inteligencia social en el mundo normal y Cerebro autista: un estudio de resonancia magnética funcional. EUR. J. Neurosci. 11, 1891-1898 (1999).

Muestra que las personas normales activan la amígdala cuando hacen juicios sociales al mirar los ojos de las personas, y que las personas con autismo no activan la amígdala ni realizan normalmente esta tarea.

77. Adolphs, R., Tranel, D. y Baron-Cohen, S. Amygdala El daño afecta el reconocimiento de las emociones sociales a partir de las expresiones faciales. J. Cogn. Neurociencias. 14, 1264-1274 (2002).

78. Fletcher, PC y cols. Otras mentes en el cerebro: un estudio de imágenes funcionales de la "teoría de la mente" en la comprensión de historias. Cognición 57, 109-128 (1995).

79. Goel, V., Grafman, J., Sadato, N. y Hallett, M. Modelando otras mentes. Neuroinforme 6, 1741-1746 (1995).

80. Stuss, DT, Gallup, GG y Alexander, MP Los lóbulos frontales son necesarios para la "teoría de la mente". Cerebro 124, 279-286 (2001).

81. Rowe, AD, Bullock, PR, Polkey, CE y Morris, RG Deficiencias de la 'teoría de la mente' y su relación con el funcionamiento ejecutivo después de la escisión del lóbulo frontal. Cerebro 124, 600-616 (2001).

82. Blair, RJR y Cipolotti, L. Reversión de la respuesta social deteriorada. Un caso de 'sociopatía adquirida'. Cerebro 123, 1122-1141 (2000).

83. Stone, VE, Baron-Cohen, S. & Knight, RT Contribuciones del lóbulo frontal a la teoría de la mente. J. Cogn. Neurociencias. 10, 640-656 (1998).

84. Goel, V. y Dolan, RJ La anatomía funcional del humor: segregación de componentes cognitivos y afectivos. Neurociencias de la naturaleza. 4, 237-238 (2001).

85. Berthoz, S., Ammony, JL, Blair, RJR y Dolan, RJ Un estudio de resonancia magnética funcional sobre violaciones intencionales y no intencionales (vergonzosas) de las normas sociales. Cerebro 125, 1696-1708 (2002).

86. Karama, S. et al. Áreas de activación cerebral en hombres y mujeres durante la visualización de extractos de películas eróticas. Tararear. Mapa cerebral. 16, 1-13 (2002).

87. Moll, J. et al. Los correlatos neuronales de la sensibilidad moral: una investigación de imágenes de resonancia magnética funcional de las emociones básicas y morales. J. Neurosci. 22, 2730-2736 (2002).

88. Lane, RD y cols. Correlatos neuronales de los niveles emocionales. conciencia: evidencia de una interacción entre la emoción y atención en la corteza cingulada anterior. J. Cogn. Neurociencias. 10, 525-535 (1998).

89. Berthoz, S. et al. Efecto del reconocimiento deficiente y Expresión de emociones en la corteza frontocingulada: un estudio de resonancia magnética funcional en hombres con alexitimia. Soy. J. Psiquiatría 159, 961-967 (2002).

90. Yamasaki, H., LaBar, KS y McCarthy, G. Disociable Sistemas cerebrales prefrontales para la atención y las emociones. Proc. Acad. Nacional. Ciencia. Estados Unidos 99, 11447-11451 (2002).

91. Gray, JR, Braver, TS y Raichle, ME Integración de emoción y cognición en la corteza prefrontal lateral. Proc. Acad. Nacional. Ciencia. Estados Unidos 99, 4115-4120 (2002).

92. Davidson, RJ Ansiedad y estilo afectivo: papel de la corteza prefrontal y la amígdala. Biol. Psiquiatría 51, 68-80 (2002).

93. Davidson, RJ, Putnam, KM y Larson, CL Disfunción en los circuitos neuronales de regulación de las emociones: un posible preludio de la violencia. Ciencia 289, 591-594 (2000).

94. Schore, AN Regulación afectiva y el origen del yo: la neurobiología del desarrollo emocional (Lawrence Erlbaum Associates, Hillsdale, Nueva Jersey, 1994).

95. Damasio, AR El error de Descartes: emoción, razón y el Cerebro humano (Grosset/Putnam, Nueva York, 1994).

Teoría y evidencia de que la corteza orbitofrontal implementa la activación de marcadores somáticos que guían la toma de decisiones.

96. Greene, JD y Haidt, J. ¿Cómo (y dónde) funciona el juicio moral? Tendencias Cogn. Ciencia. 6, 517-523 (2002).

97. Kelley, WM et al. ¿Encontrar el yo? Un estudio de resonancia magnética funcional relacionado con eventos. J. Cogn. Neurociencias. 14, 785-794 (2002).

98. Heberlein, AS Sustratos neuronales para la cognición social a partir de señales de movimiento: estudios de lesiones en humanos. Doctor. Tesis, Universidad de Iowa (2002).

99. Rizzolatti, G., Fogassi, L. & Gallese, V. Mecanismos neurofisiológicos subyacentes a la comprensión e imitación de la acción. Naturaleza Rev. Neurosci. 2, 661-670 (2001).

100. Hari, R. y otros. Activación de la corteza motora primaria humana durante la observación de la acción: un estudio neuromagnético. Proc. Acad. Nacional. Ciencia. Estados Unidos 95, 15061-15065 (1998).

101. Iacoboni, M. et al. Mecanismos corticales de la imitación humana. Ciencia 286, 2526-2528 (1999).

102. Buccino, G. et al. La observación de la acción activa las áreas premotora y parietal de forma somatotópica: un estudio de resonancia magnética funcional. EUR. J. Neurosci. 13, 400-404 (2001).

103. Hutchison, WD, Davis, KD, Lozano, AM, Tasker, RR & Dostrovsky, JO Neuronas relacionadas con el dolor en la corteza cingulada humana. Neurociencias de la naturaleza. 2, 403-405 (1999).

104. Gallese, V. y Goldman, A. Las neuronas espejo y la teoría de la simulación de la lectura de la mente. Tendencias Cogn. Ciencia. 2, 493-500 (1999).

105. Adolphs, R., Damasio, H., Tranel, D., Cooper, G. y Damasio, AR El papel de las cortezas somatosensoriales en el reconocimiento visual de las emociones revelado por el mapeo tridimensional de lesiones. J. Neurosci. 20, 2683-2690 (2000).

106. Ruby, P. & Decety, J. Efecto de la toma de perspectiva subjetiva durante la simulación de la acción: una investigación PET de la agencia. Neurociencias de la naturaleza. 4, 546-550 (2001).

107. Stone, VE, Cosmides, L., Tooby, J., Kroll, N. y Knight, RT Deterioro selectivo del razonamiento sobre el intercambio social en un paciente con daño bilateral del sistema límbico. Proc. Acad. Nacional. Ciencia. Estados Unidos 99, 11531-11536 (2002).

Un paciente con daño en la corteza orbitofrontal tenía problemas para razonar sobre el intercambio social, específicamente para detectar trampas, en la tarea de selección de Wason.

108. Adolphs, R., Bechara, A., Tranel, D., Damasio, H. y Damasio, A. en Neurobiología de la toma de decisiones (eds Christen, Y., Damasio, A. & Damasio, H.) 158-179 (Springer, Nueva York, 1995).

109. Damasio, H., Grabowski, T., Frank, R., Galaburda, AM y Damasio, AR El regreso de Phineas Gage: pistas sobre el cerebro a partir del cráneo de un paciente famoso. Ciencia 264, 1102-1104 (1994).

Una revisión de este caso clásico, que demuestra que el daño a su corteza prefrontal medial resultó en su dificultad para tomar decisiones en la vida real.

110. Bechara, A., Tranel, D., Damasio, H. y Damasio, AR Falta de respuesta autónoma a resultados futuros anticipados después de un daño a la corteza prefrontal. Cerebro. Corteza 6, 215-225 (1996).

111. Bechara, A., Damasio, H., Tranel, D. y Damasio, A. Decidir ventajosamente antes de conocer la estrategia ventajosa. Ciencia 275, 1293-1295 (1997).

Muestra que tenemos emociones no conscientes. corazonadas que guían nuestra toma de decisiones, que dependen de la integridad de la corteza orbitofrontal.

112. Gehring, WJ y Willoughby, AR La corteza frontal medial y el rápido procesamiento de ganancias y pérdidas monetarias. Ciencia 295, 2279-2281 (2002).

113. O'Doherty, J., Kringelbach, ML, Rolls, ET, Hornak, J. y Andrews, C. Representaciones abstractas de recompensa y castigo en la corteza orbitofrontal humana. Neurociencias de la naturaleza. 4, 95-102 (2001).

114. Kahn, I. et al. El papel de la amígdala en la señalización. resultado prospectivo de elección. Neuron 33, 983-994 (2002).

115. Saver, JL & Damasio, AR Acceso preservado y Procesamiento del conocimiento social en un paciente con sociopatía adquirida por daño frontal ventromedial. Neuropsicología 29, 1241-1249 (1991).

116. Anderson, SW, Bechara, A., Damasio, H., Tranel, D. y Damasio, AR Deterioro del comportamiento social y moral relacionado con daño temprano en la corteza prefrontal humana. Neurociencias de la naturaleza. 2, 1032-1037 (1999).

El daño en el lóbulo frontal del desarrollo produce deficiencias similares a las observadas en los psicópatas, en particular la incapacidad de distinguir el bien del mal en la acción moral.

117. Greene, JD, Sommerville, RB, Nystrom, LE, Darley, JM & Cohen, JD Una investigación por resonancia magnética funcional del compromiso emocional en el juicio moral. Ciencia 293, 2105-2107 (2001).

118. Rilling, JK y cols. Una base neuronal para la cooperación social. Neuron 35, 395-405 (2002).

119. Mitchell, JP, Heatherton, TF y Macrae, CN Distintos sistemas neuronales sirven al conocimiento de personas y objetos. Proc. Acad. Nacional. Ciencia. Estados Unidos 99, 15238-15243 (2002).

120. Price, CJ y Friston, KJ Degeneración y anatomía cognitiva. Tendencias Cogn. Ciencia. 6, 416-420 (2002).

121. Bowlby, J. Apego y pérdida (Basic Books, Nueva York, 1972).

122. Harlow, HF y Harlow, MK Privación social en monos. Ciencia. Soy. 207, 136-146 (1962).

123. Schore, AN Afecta la disregulación y los trastornos del yo (Norton, Nueva York, 2003).

RESEÑAS

124. Leslie, A. Pretensión y representación: los orígenes de la 'teoría de la mente'. *Psicólogo. Rev.* 94, 412–426 (1987).

125. Baron-Cohen, S. Mindblindness: un ensayo sobre el autismo y la teoría de la mente (MIT Press, Cambridge, Massachusetts, 1995).

126. Frith, U. La ceguera mental y el cerebro en el autismo. *Neurona* 32, 969–979 (2001).

127. St. George, M. & Bellugi, U. (eds) Vinculación cognitiva Neurociencia y genética molecular: nuevas perspectivas desde el síndrome de Williams. *J. Cogn. Neurociencias.* 12, suplemento. T1-T6 (2000).

128. Chung, WCJ, De Vries, GJ y Swaab, DF Sexual diferenciación del núcleo del lecho de la estría terminal en los humanos pueden extenderse hasta la edad adulta. *J. Neurosci.* 22, 1027-1033 (2002).

129. Giedd, JN y otros. Resonancia magnética cuantitativa del lóbulo temporal, amígdala e hipocampo en el desarrollo humano normal: edades de 4 a 18 años. *J.Comp. Neurol.* 366, 223–230 (1996).

130. Abbott, A. En la mente de un asesino. *Naturaleza* 410, 296–298 (2001).

131. Caspi, A. et al. Papel del genotipo en el ciclo de violencia en niños maltratados. *Ciencia* 297, 851–854 (2002).

132. Raine, A., Lencz, T., Bihrie, S., LaCasse, L. y Colletti, P. Reducción del volumen de materia gris prefrontal y reducción de la actividad autónoma en el trastorno de personalidad antisocial. *Arco. General Psiquiatría* 57, 119-127 (2000).

133. Kiehl, KA y cols. Anomalías límbicas en el ámbito afectivo. procesamiento por parte de psicópatas criminales según lo revelado por imágenes de resonancia magnética funcional. *Biol. Psiquiatría* 50, 677–684 (2001).

134. Mitchell, D., Colledge, E., Leonard, A. y Blair, R. Decisiones arriesgadas y reversión de respuestas: ¿hay evidencia de disfunción orbitofrontal en individuos psicopáticos? *Neuropsicología* 40, 2013-2022 (2002).

135. Baumeister, RF y Leary, MR La necesidad de pertenecer: deseo de vínculos interpersonales como motivación humana fundamental. *Psicólogo. Toro.* 117, 497–529 (1995).

136. Birbaumer, N. et al. La resonancia magnética funcional revela la activación de la amígdala para Rostros humanos en fobias sociales. *Neuroinforme* 9, 1223–1226 (1998).

137. Stein, MB, Goldin, PR, Sareen, J., Zorilla, LT y Brown, GG Aumento de la activación de la amígdala ante el enojo y Rostros desdefiosos en fobia social generalizada. *Arco. General Psiquiatría* 59, 1027–1034 (2002).

138. Tiliors, M. et al. Flujo sanguíneo cerebral en sujetos con fobia social durante tareas de habla estresantes: un estudio PET. *Soy. J. Psiquiatría* 158, 1220-1226 (2001).

139. Veit, R. y otros. Circuitos cerebrales implicados en el aprendizaje emocional en conductas antisociales y fobia social en humanos. *Neurociencias.* Letón. 328, 233–236 (2002).

140. Skuse, DH y cols. Evidencia del síndrome de Turner de un Locus impreso ligado al cromosoma X que afecta la función cognitiva. *Naturaleza* 387, 705–708 (1997).

141. Tarr, MJ y Warren, WH La realidad virtual en el comportamiento neurociencia y más allá. *Neurociencias de la naturaleza.* 5, 1089-1093 (2002).

142. Montague, PR et al. Hiperscanning: resonancia magnética funcional simultánea durante interacciones sociales vinculadas. *Neuroimagen* 16, 1159–1164 (2002).

143. Lechner, HA, Lein, ES y Callaway, EM Un método genético para el silenciamiento selectivo y rápidamente reversible de neuronas de mamíferos. *J. Neurosci.* 22, 5287–5290 (2002).

144. Adolphs, R. Investigación de la neurociencia cognitiva del comportamiento social. *Neuropsicología* 41, 119-126 (2003).

145. Moll, J., de Oliveira-Souza, R., Bramati, IE y Grafman, J. Redes funcionales en lo social emocional, moral y no moral. *juicios. Neuroimagen* 16, 696–703 (2002).

146. Amaral, DG et al. La amígdala: ¿es imprescindible? ¿Componente de la red neuronal para la cognición social? *Neuropsicología* 41, 235–240 (2003).

147. Rolls, ET El cerebro y la emoción (Oxford Univ. Press, New York, 1999).

148. Panskepp, J. Neurociencia afectiva. (Prensa de la Universidad de Oxford, Nueva York, 1998).

149. Dunbar, R. La hipótesis del cerebro social. *Evolución. Antropol.* 6, 178-190 (1998).

150. Whiten, A. y Byrne, RW (eds) Inteligencia maquiavélica II: Extensiones y evaluaciones (Cambridge Univ., Cambridge, Reino Unido, 1997).

151. Hermanos, L. El cerebro social: un proyecto para integrar el comportamiento de los primates y la neurofisiología en un nuevo dominio. *Conceptos Neurociencias.* 1, 27–51 (1990).

152. Olsson, H. et al. Las aferencias táctiles amielínicas señalan el tacto y se proyectan a la corteza insular. *Neurociencias de la naturaleza.* 5, 900–904 (2002).

153. Zald, DH y Pardo, JV Emoción, olfato y la amígdala humana: activación de la amígdala durante la estimulación olfativa aversiva. *Proc. Acad. Nacional. Ciencia. Estados Unidos* 94, 4119–4124 (1997).

154. Royet, J.-P. et al. Respuestas emocionales a situaciones agradables y Estímulos olfativos, visuales y auditivos desagradables: un estudio de tomografía por emisión de positrones. *J. Neurosci.* 20, 7752–7759 (2000).

155. Savic, I., Berglund, H., Gulyas, B. y Roland, P. El olor a compuestos olorosos similares a hormonas sexuales provoca una activación hipotalámica diferenciada por sexo en humanos. *Neurona* 31, 661–668 (2001).

156. Adolphs, R., Tranel, D. y Damasio, H. Sistemas neuronales para Reconocer la emoción a partir de la prosodia. *Emoción* 2, 23–51 (2002).

157. Blood, AJ y Zatorre, RJ Las respuestas intensamente placenteras a la música se correlacionan con la actividad en las regiones del cerebro implicadas en la recompensa y la emoción. *Proc. Acad. Nacional. Ciencia. Estados Unidos* 98, 11818–11823 (2001).

Agradecimientos Estoy muy en deuda con las críticas de T. Heatherton, E. Phelps, A. Atkinson y A. Heberlein. Hasta donde yo sé, T. Heatherton acuñó el término "ciencias sociales del cerebro" que he

utilizado en este artículo. Con el apoyo de subvenciones de los NIH, el Fondo Klingenstein y la Fundación James S. McDonnell.

Enlaces en línea

MÁS INFORMACIÓN

Enciclopedia de Ciencias de la Vida: <http://www.els.net/> autismo | Síndrome de Williams Enciclopedia de Ciencias Cognitivas del MIT: <http://www.els.net/> toma de decisiones | emociones | atracción sexual, psicología evolutiva de | cognición social | cognición social en animales | Teoría de la mente Laboratorio de Ralph Adolphs: <http://>

www.medicine.uiowa.edu/adolphs

El acceso a este cuadro de enlaces interactivos es gratuito en línea.