



Revista Chilena de Neuropsicología

ISSN: 0718-0551

editor@neurociencia.cl

Universidad de La Frontera

Chile

Fernandez, Ana María; Dufey, Michele; Mourgues, Catalina
Expresión y reconocimiento de emociones: un punto de encuentro entre evolución, psicofisiología y neurociencias

Revista Chilena de Neuropsicología, vol. 2, núm. 1, 2007, pp. 8-20

Universidad de La Frontera

Temuco, Chile

Disponible en: <http://www.redalyc.org/articulo.oa?id=179317882002>

- Cómo citar el artículo
- Número completo
- Más información del artículo
- Página de la revista en redalyc.org

redalyc.org

Sistema de Información Científica

Red de Revistas Científicas de América Latina, el Caribe, España y Portugal

Proyecto académico sin fines de lucro, desarrollado bajo la iniciativa de acceso abierto

Expresión y reconocimiento de emociones: un punto de encuentro entre evolución, psicofisiología y neurociencias

Ana María Fernández^{a1}, Ph.D (c) , Michele Dufey y Catalina Mourgues.

^a Universidad Diego Portales.

Resumen

El presente artículo presenta una revisión general en relación a la expresión y el reconocimiento de las emociones desde el evolucionismo, la psicofisiología y las neurociencias. Se distingue la función de la expresión y reconocimiento de emociones en un nivel filogenético y la universalidad de dicho fenómeno. Asimismo, se sintetizan los avances más representativos en la caracterización de las emociones desde la tradición psicofisiológica, en particular la actividad del sistema nervioso autónomo y la perspectiva de la autorregulación. Finalmente, se revisan los desarrollos de las neurociencias, que permiten comprender las estructuras involucradas en el reconocimiento y expresión emocional. La discusión se centra en los aportes de cada disciplina y la necesidad de generar una perspectiva que las integre, en vistas a resolver los problemas relacionados con la validez experimental y metodológica del estudio de las emociones.

Palabras Claves: Emoción, evolución, neurociencias.

¹ anamaria09@yahoo.com

Introducción

Desde los primeros desarrollos de Darwin hace unos 130 años, en su obra acerca de la expresión de emociones en animales y humanos (Darwin, 1965 [1873]), la propuesta evolucionista ha permitido la identificación de las emociones básicas que componen el repertorio de expresiones humanas, indagando acerca de la universalidad de éstas, su expresión y su reconocimiento en distintas culturas (Ekman, 1993). Además de esta tradición, durante el último siglo ha existido una creciente integración del estudio de la anatomía y fisiología del sistema nervioso y su correlato psicológico, siendo esto crucial para comprender más ampliamente la conducta emocional en el reconocimiento y la expresión de emociones (Phillips, Drevets, Rauch & Lane, 2003). En la actualidad, las neurociencias cuentan con diversas líneas de investigación que permiten integrar a esta comprensión la localización y el funcionamiento de áreas cerebrales comprometidas en la experiencia, reconocimiento y expresión emocional (Gallardo, 2006; Silva, 2003).

Los primeros modelos explicativos de las emociones, que derivaron en la teoría de Cannon y Lange (en Phillips et al., 2003), establecieron que una emoción se genera por la interacción de una respuesta fisiológica ante un estímulo, la cual produciría cambios en el sistema biológico de un individuo, que desencadenarían un estado emocional. Los siguientes intentos por explicar las emociones, se basaron en la identificación de estados emocionales (o la comprensión de los sentimientos espontáneos) que surgen ante determinadas situaciones o estímulos, conllevando a la separación de los distintos elementos de las emociones como: respuestas fisiológicas a estímulos, estados emocionales y comportamientos que acompañarían al emocionar.

Como señala González (2006), las diferentes líneas de estudio sobre las emociones pueden organizarse en lo que Schmidt- Atzer ha llamado la *tríada reactiva*. Ésta congrega el estudio de las vivencias emocionales, el registro fisiológico objetivo de éstas y el estudio del comportamiento expresivo. En este artículo proponemos una revisión de los avances más relevantes en estas dimensiones, las que junto a los desarro-

llos en neurociencia, permiten una mirada más holista del fenómeno de la emoción en sus aspectos de reconocimiento y expresión. Asimismo, se organiza la diversidad de aproximaciones metodológicas y experimentales que se han propuesto para el estudio de las emociones, integrando los distintos niveles de análisis del fenómeno en una visión de mayor complejidad y alcance explicativo.

La perspectiva evolucionista

Desde una mirada filogenética, la estabilidad de una especie estaría determinada a modo muy general por su éxito reproductivo y su capacidad de supervivencia (lo que se conoce como eficacia biológica), por lo que es necesario contar con una serie de señales claras que permitan comunicar información relevante al resto de los conespecíficos (Darwin, 1958 [1859]). Parte de estas señales son las expresiones emocionales, las que tienen un alto valor adaptativo, permitiendo la coordinación conductual necesaria para transmitir información rápida y precisa a otros individuos del grupo. Darwin (1965) fundamentó gran parte de su obra, en la observación de expresiones emocionales en diversos mamíferos, llegando así a plantear que estas serían señales adaptativas que fueron adquiridas a través de la selección natural. Por ejemplo, Barnett (1966) interpreta el pensamiento de Darwin, apreciando que las emociones serían el resultado directo de la constitución del sistema nervioso, lo que conllevaría a que estas expresiones involucren movimientos musculares generalizados, actividad digestiva, actividad cardíaca, y trastornos vasomotores como el rubor. De forma particular, en los seres humanos estas señales se tornan más complejas y habrían evolucionado de manera paralela a la generación de la "vivencia consciente" de la experiencia emocional (Gonzalez, 2006), lo cual es consistente con el amplio repertorio de posibilidades de estudio de las emociones que encontramos en la actualidad.

William James (1884) fue uno de los primeros psicólogos en proponer el origen evolutivo de las emociones, con base en sus observaciones de la compleja orquestación de movimientos musculares y cambios fisiológicos que estaban

presentes en el emocionar. Para James, esta configuración daba cuenta del origen filogenético de las emociones, ya que independientemente del contexto en que se produzcan, una vez que estas están presentes en el repertorio animal, emergen sin importar si las claves que las activan mantienen o no el mismo significado que tuvieron en el contexto de la evolución de la especie. Esta misma explicación fue ampliamente compartida y desarrollada por su coetáneo Carl Lange, quien llegó a estas mismas conclusiones de forma independiente. Posteriormente, los planteamientos de Cannon y Bard, postularon un curso contrario al planteamiento de James y Lange, es decir que es el componente cognitivo de una emoción (el procesamiento de información emocionalmente relevante), lo que originaría los cambios fisiológicos asociados al emocionar. Este debate hoy en día ha quedado resuelto y se consideran ambas posturas correctas, en el modelo de Cannon-Lange (Phillips et al., 2003). Finalmente, MacLean con su idea de la recapitulación ontogénica de la filogenia (la cual quedó obsoleta en la década de los noventa), vuelve a recordar a la disciplina psicológica que las emociones involucran circuitos primitivos altamente conservados durante la evolución filogenética de los mamíferos (Mac Lean 1949, en Le Doux, 2000).

Las expresiones emocionales faciales parecieran ser el aspecto fundamental de las interacciones sociales que caracterizan a todos los grupos humanos, quizás algo así como un fenotipo conductual que identifica a nuestra especie. En esta línea, Tooby y Cosmides (1992) han postulado que las emociones generan una señal para la interpretación de situaciones características de la vida en sociedad, que ha perdurado en nuestra especie genéticamente. Las emociones básicas en sí, serían una forma adaptativa de lidiar con escenarios contextuales diversos, pero cuyo contenido ha sido recurrente a través de la historia de la humanidad. Éstas han sido extensamente documentadas desde perspectivas interdisciplinarias tales como la antropología, la biología y la psicología (Loeches Alonso, Carvajal Molina, Serrano & Fernández Carriba, 2004; Schmidt & Cohn, 2001), existiendo un alto grado de compren-

sión en la caracterización de las expresiones que se asocian a la experiencia subjetiva de las emociones básicas.

Dentro del estudio subjetivo de la experiencia emocional, Izard (1994) evaluó la evidencia existente acerca de los sentimientos que se asociarían a una expresión emocional particular, postulando que existe una conexión evolucionaria y biológica entre lo que se entiende por un sentimiento y su expresión comportamental. Basándose en Ploog (1986, en Izard, 1994), la autora coincide con que es posible que el desarrollo reciente de la capacidad de controlar las emociones haya derivado de la evolución filogenética, en la medida que las especies primates aumentaron su complejidad social. Lo anterior estaría relacionado, con la capacidad humana para desarrollar habilidades socio-cognitivas; es decir, en la medida que la neocorteza se fue desarrollando en nuestra especie y las interacciones sociales requirieron del control emocional, fue posible la regulación consciente de dichos estados. Siguiendo esta línea de investigación, en un nivel ontogenético, la socialización y el aprendizaje tendrían un efecto modulador de la expresión de emociones y los sentimientos que éstas desencadenan, y que se iniciaría a partir de la infancia temprana (entre los cuatro y seis meses de vida). En efecto, la influencia de la socialización sobre el desarrollo y la maduración individual de los mecanismos de regulación afectiva y conductual, serán abordadas más adelante, al tratar el fenómeno de la regulación emocional y sus indicadores fisiológicos.

Dentro del estudio de las emociones, también se han indagado las diferencias individuales en la expresión emocional. Un aspecto de interés ha sido el determinar cuál es la influencia de factores socio-culturales en la experiencia (fisiológica y subjetiva) de las emociones. En esta línea, Kring y Gordon (1998) evaluaron las diferencias sexuales en expresividad emocional, en función del reconocimiento de emociones en estudiantes universitarios. Los autores hipotizaron que las estudiantes tendrían una mayor expresión facial que los hombres, ante películas con un alto contenido emocional, y que esta sería consistente con la emoción; además esperaban que las mujeres también reportaran una mayor activación fisiológi-

ca y una experiencia más intensa de la emoción observada. Los resultados revelaron que pese a que existían diferencias sexuales en la expresividad de emociones (las mujeres generaban más expresiones faciales y puntuaban más alto en expresividad emocional que los hombres), estas diferencias no se relacionaban con la respuesta fisiológica ni la experiencia subjetiva de la emoción que los sujetos experimentaban.

Junto con estas diferencias en la expresión de emociones, diversos autores han evidenciado una relación entre el componente fisiológico del emocionar y su experiencia subjetiva, como base para sustentar la universalidad de las emociones. Por ejemplo Davidson y Cacioppo (1992) han encontrado que cuando las personas realizan la expresión facial de una emoción básica, se logra generar la experiencia fisiológica y subjetiva de dicha emoción. Asimismo, las expresiones faciales de emociones falsas (que no se están experimentando en un momento determinado), son fácilmente reconocidas por otros (como documenta Ekman, 1983, en Ekman, 1993). Para Álvarez de Arcaya Ajuria (2003), la expresión y reconocimiento de emociones básicas, sería un aspecto más de la comunicación no verbal que caracteriza a los seres humanos y que independientemente de la cultura pasa a ser un rasgo con un alto grado de estabilidad intercultural.

La investigación intercultural de las expresiones emocionales ha detallado la universalidad de las expresiones de estados emocionales espontáneos e intencionales, cuya caracterización se somete a reglas de despliegue (*display rules*), que permitirían entender quién, cómo y cuándo se manifiestan las emociones (vease Ekman, 1993; Tooby y Cosmides, 1992). En base a estos hallazgos, se estima que existe un alto acuerdo en la interpretación de las emociones básicas (miedo, rabia, alegría, tristeza, sorpresa y disgusto), cuyo reconocimiento alcanza un 70% en diversas culturas (Ekman, 1993). Elfenbem & Ambady (2002), realizaron un meta análisis acerca de la universalidad y especificidad cultural del reconocimiento de emociones humanas, concluyendo que existe una concordancia de un 58% en la capacidad de un grupo para reconocer las emociones generadas en otro grupo cultural, la cual au-

menta a un 67% cuando se considera el reconocimiento de las expresiones emocionales que manifiestan miembros de un mismo grupo étnico o cultural.

Desde un punto de vista metodológico, se ha criticado el modelo clásico para el estudio de las emociones que utiliza fotografías de expresiones faciales, y las conclusiones que se generan a partir de esto. Para Russell, Bachorowski y Fernandez-Dols (2003) este modelo de expresión emocional particularmente desarrollado por Ekman (1993) y sus seguidores, carecería de validez metodológica por el uso de imágenes de expresiones faciales descontextualizadas. Russell et al. (2003) afirman que, la concordancia entre distintos grupos étnicos y culturales en el reconocimiento de las emociones sería el efecto de un artefacto metodológico asociado a la utilización de los estímulos emocionales generados por Ekman (2003), carentes de validez ecológica. Los autores (Russell et al., 2003) proponen que el reconocimiento de emociones faciales en un contexto social más complejo disminuiría notablemente, siendo este fenómeno mediado por diferencias individuales del receptor al momento de recibir la información. Además, la manera de registrar y obtener respuestas del modelo clásico ha sido cuestionada, puesto que este método empleado en la mayoría de los estudios internacionales (ver por ejemplo la revisión de Matsumoto, Hee Yoo, Hirayama & Petrova, 2005) ha consistido en presentar estímulos emocionales, y luego, mediante una escala de autorreporte indicar cual es la emoción básica que se experimenta; lo que podría conllevar a una sobreestimación del reconocimiento de expresiones faciales emocionales.

En respuesta a la crítica anterior, Frank y Stennett (2001) diseñaron una investigación que permitía poner a prueba la validez del método de elección forzada en la discriminación de expresiones faciales emocionales en otros. Utilizando tanto escalas de opción forzada y de respuestas tipo Likert para evaluar las emociones observadas, los autores encontraron que la tasa de reconocimiento de expresiones faciales fluctuó entre un 78 y un 83%. Esto es similar a la tasa de

reconocimiento de emociones que se obtiene con el método de elección forzada por sí solo.

Finalmente, cabe señalar que el estudio de las emociones desde un marco evolucionista, así como el estudio de la universalidad de éstas, ha permitido sostener la idea de que la expresión y reconocimiento de emociones tienen un alto valor adaptativo. Como se ha expuesto, esta perspectiva no está exenta de dificultades; sus métodos experimentales de evaluación son limitados, existen diferencias individuales importantes de indagar y la validez ecológica tanto de las situaciones emocionales como de los estímulos utilizados puede ser debatida.

Fisiología de las Emociones

El legado de la perspectiva evolucionista en el estudio de las emociones se encuentra plasmado en la concepción de éstas como un conjunto relativamente reducido de emociones básicas y que tendrían un valor adaptativo en términos filogenéticos (Plutchik, 1980, en Christie & Friedman, 2004). En coherencia con esta perspectiva, James describió las emociones como una coordinación entre múltiples aspectos conductuales y fisiológicos que permiten enfrentar las demandas ambientales cotidianas. En efecto, los eventos ambientales gatillan patrones específicos de cambios viscerales, motores y vasculares primariamente, los cuales al ser posteriormente percibidos por el sujeto, dan lugar al surgimiento de una determinada experiencia emocional. Estos postulados, sumados a la teoría cognitiva de Cannon y Bard, permitieron sumar a la evidencia previa en el estudio del reconocimiento de emociones: a) la implementación del registro electrofisiológico para evidenciar la concordancia entre aspectos conductuales y emocionales, que incluye la evaluación de la actividad del sistema nervioso periférico, ya sea autónomo (SNA) y/o somático (SNS) frente a estímulos emocionales; y b) la apertura a diferentes metodologías experimentales en el estudio de la emoción, como por ejemplo, la inducción emocional, lectura de testimonios emocionales, observación de escenarios emotivos, inducción de posturas faciales, imaginación y la observación de films con contenido emocional (Christie & Friedman, 2004).

En la actualidad existe un vasto cuerpo de investigaciones avocadas al estudio de diferentes parámetros periféricos ante la activación emocional, tales como la actividad muscular facial, frecuencia cardíaca y respiratoria, así como la respuesta galvánica de la piel (Hagemann, Waldstein & Thayer, 2003). En el estudio de patrones de activación generales de emociones básicas, se ha buscado caracterizar la respuesta fisiológica y el autorreporte frente a la presentación de estímulos emocionales visuales con formato de films estandarizados. Los resultados de estos trabajos muestran que existe un patrón de activación del sistema nervioso autónomo que es característico de cada una de las emociones básicas hoy por hoy reconocidas, encontrándose consistencia en la discriminación de emociones que se obtiene, a través de medidas fisiológicas autonómicas como presión sanguínea, conductancia de la piel y tono vagal (Christie & Friedman, 2004). Por otra parte, como una forma de integrar la conceptualización psicológica de las emociones y su medición fisiológica, Rainville, Bechara, Naqvi y Damasio (2005) han caracterizado la actividad cardiorrespiratoria que distingue la experiencia de las emociones básicas. De acuerdo a su modelo, las cuatro emociones básicas (rabia, tristeza, alegría y miedo), se pueden identificar mediante la tipificación de los tipos de frecuencia cardíaca y el cambio en los patrones respiratorios observados durante la presentación de estímulos emocionales.

Otra aproximación al estudio de las emociones está dada por la evaluación de la reacción autonómica que subyace a situaciones emocionales de valencia positiva y negativa ante la presentación de estímulos visuales afectivos, la cual reflejaría el grado de activación de dos sistemas motivacionales básicos: uno apetitivo y otro defensivo (Lang, Bradley & Cuthbert, 1990; Cacioppo & Berntson, 1994; Bradley, Codispoti, Cuthbert, & Lang, 2001). La consistencia de estas investigaciones con los resultados obtenidos a partir del estudio con animales (Masterson & Crawford, 1982; Blanchard & Blanchard, 1989; Timberlake 1993; y Fanselow, 1994), han permitido extrapolar hacia el comportamiento humano modelos básicos de respuesta emocional que tendrían un alto grado de

Fernández, AM., Dufey, M., & Mourgues, C.

conservación filogenética (Bradley, Codispoti, Cuthbert, & Lang, 2001). Rhudy, McCabe & Williams (en prensa) han buscado replicar la aproximación bidimensional al estudio de la respuesta afectiva, mediante la examinación de la reacción autónoma que emerge ante la presentación de imágenes con expresiones faciales estandarizadas en combinación con la estimulación eléctrica nociva. Sus resultados muestran una baja actividad autónoma frente a estímulos positivos, que sería facilitada por la estimulación eléctrica. Sin embargo, esto no sucedería con los estímulos negativos, que generan una alta actividad autónoma, facilitada por la estimulación eléctrica nociva, sugiriendo que la emoción modula la reacción nociceptiva. En el estudio de la expresión facial emocional, otros autores han asociado actividad muscular facial específica ante estímulos con valencia emocional positiva y negativa, evidenciando: una alta actividad del músculo *zygomaticus mayor* de la cara en respuesta a escenas e imágenes agradables y una alta actividad del músculo *corrugator supercillii* en respuesta a estímulos de valencia negativa (Partala, Surakka y Vanhala, 2006); una mayor activación de reflejos defensivos cuantificados mediante la respuesta de parpadeo ante imágenes de valencia negativa en comparación con los mismos estímulos de valencia positiva (Yartz & Hawk, 2002); y una mayor actividad electromiográfica durante la observación de imágenes desagradables, lo cual pareciera revelar que existe una mayor respuesta muscular ante el disgusto, en comparación con el miedo.

Otros autores (Gómez, Stahel y Danuser, 2004), utilizando fotografías de distinta valencia emocional han mostrado que las imágenes provocan una disminución del tiempo de inspiración, con una reducción del tiempo de expiración, directamente proporcional al aumento de la intensidad emocional de fotografías con contenido emocional. Asimismo, la exploración de los patrones respiratorios, la conductancia de la piel, la frecuencia cardíaca y la actividad muscular facial mediante extractos de películas clásicas de los '70 ha mostrado la existencia de patrones respiratorios distintivos para situaciones

de alto arousal tanto con estímulos positivos como negativos (Gomez, Zimmermann, Guttormsen-Schar y Danuser, 2005)

Finalmente, cabe destacar los experimentos de Min, Chung, & Min (2005), quienes integran diversas técnicas de medición fisiológicas con patrones de actividad cerebral (EEG). Sus resultados muestran, mediante técnicas de imaginación, que los cambios discretos frente a la inducción de emociones básicas son distinguibles en su conjunto, presentándose particularidades en el nivel de arousal y los estados placenteros, así como distintos grados de valencia emocional.

Una perspectiva diferente en el estudio psicofisiológico de la experiencia emocional ha abordado al sistema nervioso periférico y su correlación con diversos parámetros psicológicos en diferentes poblaciones normales y con trastornos emocionales y/o desadaptativos de bebés, niños, jóvenes y adultos. Esta línea de investigaciones contrasta con la anteriormente presentada en que busca caracterizar las diferencias individuales que existen en la población en el desarrollo de la regulación y expresión de la respuesta afectiva. Un constructo psicofisiológico de alto impacto en la estimulación investigativa en esta línea ha sido el tono vagal, el cual se ha utilizado frecuentemente como un indicador de la actividad del sistema nervioso parasimpático (Porges, 1995), no obstante existen críticas referidas a las metodologías de obtención de indicadores de esta actividad (por ejemplo, ver Grossman & Taylor, en prensa). La actividad vagal ha mostrado un grado de consistencia importante en la habilidad que tienen las personas para expresar y regular sus emociones en función del desarrollo (Beauchaine, 2001) y las diferencias individuales en el control neural de la actividad autónoma, estaría contribuyendo a la regulación de los procesos emocionales, la autorregulación y los procesos conductuales (Eisenberg, Fabes, Murphy, Maszk, Smith & Carbón, 1995; Gottman, Katz & Hooven, 1996; Porges et al., 1994).

De especial importancia para esta perspectiva es el concepto de autorregulación, el cual alude a la capacidad que tienen los individuos de desplegar una diversidad de respuestas afectivas y comportamentales ante los diferentes requeri-

Fernández, AM., Dufey, M., & Mourgues, C.

mientos del entorno (Block & Block, 1980; Kopp, 1982; Rothbart, 1989) y que ha sido correlacionado positivamente con una alta actividad y reactividad vagal en función del desarrollo. Por ejemplo, Porges & Bohrer (1990) han observado en bebés que la habilidad para ser calmado (*be soothed*) se relaciona inversamente con el nivel de supresión del tono vagal, el cual progresivamente va permitiendo una mayor capacidad para calmarse por sí mismo (*self-soothe*). En esta misma línea, niños de muy corta edad que muestran un alto tono cardiovagal, presentan una menor presencia de conductas negativas, una menor disrupción por procedimientos experimentales y son capaces de responder en forma positiva ante situaciones que elicitan afectos, y elaborar estrategias apropiadas de regulación conductual, lo cual otorga un valor adaptativo al control fisiológico en el desarrollo de conductas reguladoras que pueden ser críticas para el desenvolvimiento social (Calkins, 1997; Huffman, Bryan, Del Carmen, Pedersen, Doussard-Roosevelt & Porges, 1998). Otras investigaciones han vinculado un alto tono vagal a una expresión de estrés agudo más intensa ante procedimientos dolorosos; una reacción más prolongada del latido cardíaco al inicio y término de un estímulo auditivo; una respuesta de menor latencia al principio de un aumento en la luminosidad; una mayor irritabilidad y menor facilidad para ser consolado; un tono motor y de coordinación mayor; una mayor capacidad para mirar sostenidamente a un estímulo nuevo durante mayor cantidad de tiempo y, finalmente, una supresión transitoria de la actividad vagal durante tareas que demandan atención, lo cual les otorga una mayor eficacia de desempeño (Porges, 1973 y 1974; Stamps & Porges, 1975; Linnemeyer & Porges, 1986; Porges et al., 1988; Huffman et al., 1988).

Desde el punto de vista de la expresión emocional, existen algunos estudios que avalan el rol del tono vagal en la organización neural necesaria para que se produzca la expresión facial que acompaña a una emoción. Los niños que presentan una mayor variabilidad del latido cardíaco son más expresivos, muestran una mayor duración de las expresiones que reflejan interés y exhiben conductualmente un mayor interés, mayor alegría y mayor número de conductas de recha-

zo ante personas extrañas (Field, Woodson, Greenberg & Cohen, 1982; Fox & Gelles, 1984; Stitfer, Fox & Porges, 1989).

En adultos, un tono vagal elevado ha sido relacionado con resultados similares a los expuestos anteriormente, no obstante la maduración de los controles inhibitorios durante el desarrollo hacen que la población adulta exprese niveles mayores de autorregulación, junto con una menor intensidad de la respuesta emocional. Así, una expresión tónica elevada del vago es predictiva de mayores niveles de auto-control en auto-reportes y de niveles menores de arousal emocional negativo ante cantidades de estrés que van de moderadas a elevadas (Fabes & Eisenberg, 1997). En un sentido contrario, la modulación vagal pobre se relacionaría con mayores niveles de ansiedad social, de defensividad y una menor activación conductual (Movious & Allen, 2005).

El aporte fundamental de las neurociencias

El carácter multidisciplinario de las neurociencias ha posibilitado el estudio de una diversidad de fenómenos relacionados con la expresión y reconocimiento emocional, tales como la neurobiología de las emociones, los procesos neuropsicológicos que subyacen a la percepción emocional, la identificación de estructuras que participan en el significado emocional de los estímulos y a la producción y regulación de estados afectivos, acorde al contexto en que éstos son producidos y/o elicitados (Phillips et al., 2003). Por otra parte, las investigaciones con humanos en torno a los procesos anteriormente mencionados se han realizado con diferentes metodologías de evaluación de la función cerebral, siendo los paradigmas experimentales más utilizados aquellos que utilizan la presentación de rostros con contenido emocional.

Una de las estructuras cerebrales que más ha protagonizado las investigaciones sobre las emociones ha sido la amígdala; de hecho, la caracterización del rol de la amígdala en la expresión emocional ha impulsado el estudio de los mecanismos cerebrales que participan en la regulación afectiva. Actualmente, se ha identificado la existencia de diferentes funciones cerebrales que requieren de la participación funda-

Fernández, AM., Dufey, M., & Mourgues, C.

mental del núcleo amigdaloides, tales como el aprendizaje y la memoria emocional, la modulación emocional de la memoria, la influencia de las emociones sobre la tensión y la percepción, la conducta emocional y social y, finalmente, la inhibición y regulación emocional (Phelps & LeDoux, 2005). Asimismo, en pacientes clínicos con un elevado nivel de actividad metabólica prefrontal izquierda, se ha observado una tasa metabólica disminuida de la amígdala que apunta a la lateralización hemisférica de funciones emocionales (ver los estudios de Davidson, en Silva, 2003). Sin duda, es cada vez menos cuestionable el rol esencial que tiene esta estructura en toda experiencia que esté vinculada a un contenido emocional.

Tal como propone Le Doux (2000), es posible distinguir dos vías neurales para las respuestas gatilladas por un estímulo con valencia emocional, una vía rápida del tálamo a la amígdala, sin llegar a la corteza visual y una vía lenta donde la información se dirige desde la corteza hacia la amígdala. La primera de las vías permite generar una respuesta rápida, automática y de gran valor adaptativo, sobre todo en situaciones que pudieran ser amenazantes. Mientras que la segunda vía se diferencia, ya que genera una respuesta emocional consciente más específica.

Por otra parte, uno de los ámbitos pioneros y más tradicionales en relación al estudio de la localización de las funciones cerebrales, corresponde a la evaluación neuropsicológica en pacientes con daño cerebral. En particular, en el estudio de las emociones destacan los trabajos de Damasio y colaboradores, quienes han sistematizado sus observaciones bajo la hipótesis de la marcación somática. Ésta alude a la capacidad que tiene el cerebro representarse los estados actuales del organismo y su modificación por las emociones, a través de mapas subcorticales y corticales, en respuesta a las interacciones con el entorno (Damasio, 2003). De manera crítica, se ha involucrado la participación de la corteza orbito-frontal en la integración de señales corporales y emocionales a la adecuación de la toma de decisiones en un contexto social (Dunn et al., 2006). Otras investigaciones han estudiado el papel de esta área en el procesamiento de estímulos agrada-

bles, desagradables y amenazantes, permitiendo asociar estos estímulos con su adecuada relevancia social (Gonzalez, 2006).

Adicionalmente, estos autores han aportado evidencias que permitirían diferenciar regiones cerebrales anatómicamente diferentes para el reconocimiento de emociones, en función de estímulos estáticos y en acción. En efecto, la información sobre las acciones requeriría de la corteza occipitoparietal y dorso-frontal, en tanto que la corteza frontal-medial y los lóbulos temporales anteriores-inferiores permitirían ligar la percepción de estímulos estáticos al reconocimiento de emociones. La ínsula, estaría bilateralmente involucrada en la información sobre el disgusto en relación a estímulos estáticos y en acción (Adolphs, 2003). En relación al reconocimiento de emociones en otras personas, se ha observado que la participación de las cortezas somatosensoriales es necesaria para que el sujeto pueda generar una representación interna, que permitiría simular cómo otro puede sentirse al estar manifestando una determinada expresión emocional (Adolphs et al., 2000).

Por su parte, los estudios con electroencefalografía (EEG) han revelado aspectos ligados al funcionamiento cerebral dentro de un curso temporal determinado. Estas técnicas gozan de la ventaja de una alta resolución temporal de la señal, es decir, de poder sincronizar de manera precisa la presentación de un estímulo al cambio en la función cerebral, mas no así de una adecuada resolución espacial. En el estudio de la actividad cerebral mediante potenciales evocados (ERP), se ha reportado diferentes componentes de la señal que se encontrarían particularmente ligados al procesamiento de la información con contenido emocional. Mediante paradigmas experimentales que utilizan como estímulos la presentación de rostros expresando estados emocionales, se han reportado cambios en la actividad cerebral a los 100 ms, (Pizzagalli et al., 1999) y a los 250-500 ms (Krolak-Salmon, 2001) después de la presentación de un estímulo. Mediante el uso de ERP se ha logrado describir el curso temporal que sigue el procesamiento de rostros. Así, se ha visto que el componente más pronunciado de eventos relacionados a rostros corresponde a una pola-

ridad negativa que se da en torno a los 170 ms después de la presentación del estímulo, o N170 (Bentin et al., 1996). Uno de los modelos más influyentes para el procesamiento facial, propuesto por Bruce & Young (1986), señala que la expresión emocional es un proceso simple e indiferenciado, en tanto que el procesamiento de la identidad del rostro correspondería a un proceso altamente elaborado y fraccionado en diferentes subprocesos. Acorde a este modelo, el N170 correspondería a la codificación estructural precategorial temprana de los rostros y no sería afectado por la expresión de emociones (Eimer & Holmes, 2002). Sin embargo, existen investigaciones que han mostrado la existencia de componentes más tempranos que el N170 que se dan a los 140-170, 120, e incluso a los 85 ms. posteriores a la presentación del estímulo y que, además, son sensibles a la expresión emocional (Streit et al., 1999; Eimer & Holmes, 2002; Eger et al., 2003). Estos estudios concluyen que el procesamiento de la expresión emocional precede al reconocimiento facial.

Por otra parte, mediante el análisis de la potencia espectral de las diferentes bandas de frecuencia de la actividad cerebral, se ha observado un aumento de las ondas *theta* en la medida que se incrementan las demandas atencionales y/o la dificultad de una tarea (Basar, 1999). Asimismo, en esta misma banda de frecuencia se ha observado una mayor sincronización en la actividad hemisférica derecha durante la elaboración de un estímulo emocional, así como un aumento de la actividad de tipo *delta*, lo cual pareciera indicar que sólo estas bandas de frecuencia son sensibles al contenido emocional de un rostro, correlacionándose la frecuencia *theta* con los componentes N2 del ERP y, la frecuencia *delta*, con P3 (Balconi & Lucciari, 2006).

Una línea de investigación más reciente en relación a las anteriores para la identificación de estructuras cerebrales implicadas en la respuesta y reconocimiento emocional, corresponden a los estudios de imageneología cerebral, lo cuales han posibilitado extender de manera notable la investigación sobre las emociones a sujetos sanos. En efecto, los estudios con imageneología funcional (fMRI) han permitido establecer

relaciones entre diferentes áreas que se activan diferencialmente en función del tipo de estímulo presentado, destacando una amplia cantidad de investigaciones en torno al reconocimiento de expresiones emocionales faciales (Vuilleumier & Pourtois, en prensa). Particularmente, se ha observado en el reconocimiento de rostros la participación del giro fusiforme (Kanwisher et al., 1997), el giro occipital inferior (Hoffman & Haxby, 2000), el surco temporal superior y el polo temporal anterior (Chao et al., 1999). Cabe señalar que los resultados de estas investigaciones son consistentes con las investigaciones con EEG y respaldan la idea de que la identificación de rostros y el reconocimiento de la expresión emocional facial ocurren por vías paralelas o relativamente independientes (Granel, Damasio & Damasio, 1988; Parry et al., 1991). En una evaluación conjunta mediante fMRI y ERP, Vuilleumier & Pourtois (en prensa) concluyen que la percepción de rostros con contenido emocional requiere de una red interactiva de actividad distribuida en el espacio y el tiempo, y que el procesamiento emocional puede afectar aquellos sistemas cerebrales responsables del reconocimiento de rostros y la memoria.

Discusión

De acuerdo a la breve revisión aquí presentada, es posible extraer algunas conclusiones respecto de los aportes al estudio de las emociones de las perspectivas en discusión: evolucionismo, psicofisiología y neurociencias.

Desde la mirada evolucionista, las emociones han sido consideradas como un patrón filogenético que se ha ido complejizando con la socialización. Esta consideración ha supuesto la necesaria búsqueda de modelos universales tanto en la expresión y reconocimiento de la emoción, reportando patrones comunes de alto acuerdo para las emociones básicas. Esta condición permite sostener la idea de que, al menos para las emociones con altos grados de identificación universal, éstas serían una característica distintiva de la especie, la que puede ser modulada por la experiencia y socialización de los individuos. Dentro de este enfoque, la mayor parte de las investigaciones utilizan estímulos de imágenes estáticas de

rostros con expresiones emocionales, careciendo de un contexto y temporalidad que los haga algo más semejante a la situación real en que opera el reconocimiento de emociones, lo cual podría incidir en el reconocimiento que los sujetos pueden lograr de los estímulos.

Por otra parte, la perspectiva psicofisiológica ha aportado información importante esencialmente en dos áreas. La primera ha permitido indagar en el fenómeno del reconocimiento de las emociones, no sólo desde el grado de acierto o acuerdo intercultural, sino además en ciertos mecanismos que se elicitán a propósito de realizar la tarea de reconocimiento. Esto posibilita sostener que, para las emociones básicas, los patrones psicofisiológicos activados pueden ser característicos de cada una de ellas, aportando así información respecto de su universalidad y distinción. Sin embargo, también es importante considerar lo planteado por Hagemann et al. (2003) en relación a que la actividad fisiológica encontrada en la mayoría de los estudios experimentales, presenta muchas similitudes en la respuesta autónoma que surge durante distintos estados emocionales, lo cual no sería concluyente como una forma de caracterizar la expresión de emociones en su totalidad. El segundo aporte de los estudios psicofisiológicos, ha posibilitado la exploración de diferencias individuales en estos mecanismos, entendiendo de este modo a la emoción más allá de un fenómeno reactivo que incide en la comunicación social. Las emociones se enmarcarían dentro de patrones o tendencias de regulación individual que dan lugar a una predisposición a reconocer y expresar emociones de un modo particular y que, además, son dependientes del desarrollo y su contexto de ocurrencia. La perspectiva de la autorregulación caracterizada desde la actividad psicofisiológica, permite ampliar el estudio del reconocimiento y la expresión de las emociones más allá de la identificación de un patrón determinado, y universal. En efecto, esta mirada habilita la identificación de estrategias individuales en situaciones de interacción social más complejas.

No obstante los grandes aportes realizados desde las líneas evolucionista y psicofisiológica en la caracterización

de patrones emocionales y habilidades para la regulación de la respuesta emocional, hay preguntas esenciales que quedan sin responder para una comprensión más compleja del fenómeno emocional: ¿cuáles son los mecanismos cerebrales que están a la base de las emociones?, ¿cuáles son las estructuras críticas en la percepción y producción de la respuesta emocional?, ¿cómo se procesa la información emocional en relación a otro tipo de estímulos, de carácter no emocional?, ¿cómo y dónde ocurre la integración de la información emocional con otros procesos cognitivos?. En este sentido, es el aporte fundamental de las neurociencias lo que ha permitido arrojar luz sobre éstas y otras interrogantes. La perspectiva neurocientífica y su desarrollo tecnológico han permitido encontrar patrones de activación del SNC que amplían y enriquecen la comprensión del fenómeno emocional, develando estructuras y procesos a nivel de SNC. Esto ha permitido identificar la existencia de vías cerebrales específicas a través de las cuales se procesa la información emocional, mostrando así como éstas están dadas por un mecanismo primitivo y robusto que modula no sólo la interacción sino también la cognición (Bennet & Hacker, 2005).

El aporte de las neurociencias para al marco explicativo del fenómeno de las emociones parece ser tremendamente prometedor y es posible que permita resolver las limitaciones metodológicas que han sido criticadas en la disciplina. Por un lado, el uso de técnicas de imaginería cerebral puede utilizarse de manera simultánea con la presentación de estímulos estáticos de expresiones faciales, o bien, se puede evaluar situaciones de reconocimiento y/o expresión emocional más complejas, con el debido control experimental de las situaciones. Estos resultados permitirían ir dilucidando con mayor precisión la universalidad del reconocimiento de las emociones. Asimismo, la aplicación de las neurociencias en conjunto con el registro fisiológico de la experiencia emocional, o la activación autónoma ante estímulos de distinta valencia emocional; en conjunto con técnicas de localización de la actividad cerebral, parece predecir la posibilidad de aunar las distintas propuestas experimentales que se han implementado para el estudio de las emociones, que al ser tan diversas y

Fernández, AM., Dufey, M., & Mourgues, C.

variadas, a veces ensombrecen la comprensión del fenómeno. Finalmente, el aporte de las neurociencias al estudio de las emociones abre la posibilidad de resolver en un futuro próximo el problema de la validez ecológica de la expresión de emociones y su reconocimiento. Esto constituiría una posible vía de integración del fenómeno con otras mediciones realistas menos intrusivas, que permitan dilucidar la complejidad y la integración de redes neurales, aspectos filogenéticos y periféricos, que interactúan constantemente en el fenómeno emocional.

En síntesis, se amplía la diversidad de patrones estructurales y funcionales que se han vinculado al procesamiento emocional en el cerebro. El continuo desarrollo y perfeccionamiento de nuevas técnicas de evaluación, abre un panorama de producción de conocimientos aún mayor, lo que refuerza la necesidad de sistematizar las evidencias acumuladas en un conocimiento más globalizante que integre paradigmas de evaluación y mecanismos de funcionamiento de la actividad cerebral.

Referencias

- Adolphs, R. (2003). Is the Human Amygdala Specialized for Social Cognition? *Annals of the New York Academy of Sciences*, 985, 326-340.
- Adolphs, R., Damasio, H., Tranel, D., Cooper G. & Damasio, A. (2000). A Role for Somatosensory Cortices in the Visual Recognition of Emotion as Revealed by 3-D Lesion Mapping. *The Journal of Neuroscience*, 20, 2683-2690.
- Álvarez de Arcaya Ajuria, H. (2003). La comunicación no verbal. Interrelaciones entre las expresiones faciales innatas y las aprendidas. *Gazeta de Antropología*, 19. [versión electrónica]
- Barnett, S. A. (1966). *Un siglo después de Darwin*. Madrid: Alianza Editorial, S.A.
- Bennet, M. R. & Hacker, P. M. S. (2005). Emotion and cortical-subcortical function: conceptual developments. *Progress in Neurobiology*, 75, 29-52.
- Bentin, S., Allison, T., Puce, A., Perez, E. & McCarthy, G. (1996). Electrophysiological studies of face perception in humans. *Journal of Cognitive Neuroscience*, 8, 551-565.
- Blanchard, R., & Blanchard, D. (1989). Attack and defense in rodents as ethoexperimental models for the study of emotion. *Progress in Neuro-Psychopharmacology & Biological Psychiatry*, 13, 3-14.
- Block, J., & Block, J. (1980). The role of ego-control and ego-resiliency on the organization of behavior. In A. Collins (Ed.), *Minnesota symposium on child psychology: Vol. 13*. Development, cognition, affect and social relations (pp. 39-101). Hillsdale, NJ: Erlbaum.
- Bradley M., Codispoti M., Cuthbert B., Lang P (2001). Emotion and motivation: I. Defensive and appetitive reactions in picture processing. *Emotion*, 1, 276-298.
- Breuchaine, T. (2001) Vagal tone, development, and Gray's motivational theory: Toward an integrated model of autonomic nervous system functioning in psychopathology. *Development and Psychopathology*, 13, 183-214
- Bruce, V. & Young, A. (1986) Understanding face recognition. *British Journal of Psychology*, 77, 305-327
- Cacioppo, J., & Berntson, G. (1994). Relationships between attitudes and evaluative space: A critical review, with emphasis on the separability of positive and negative substrates. *Psychological Bulletin*, 115, 401-423.
- Calkins, S. (1997). Cardiac vagal tone indices of temperamental reactivity and behavioral regulation in young children. *Development Psychobiological*, 2 (31), 125-135.
- Christie, I. & Friedman, B. (2004). Autonomic specificity of discrete emotion and dimensions of affective space: a multivariate approach. *International Journal of Psychophysiology*, 51, 143-153.
- Darwin, C. (1958). *The Origin of Species*. New York: Mentor.
- Darwin, C. (1965). *The expression of the emotions in man and animals*. Chicago: The University of Chicago Press.
- Davidson, R. J. & Cacioppo, J. T. (1992). New developments in the scientific study of emotion: an introduction to the special section. *Psychological Science*, 3, 21-22.
- Eger, E., Jedynak, A., Iwaki, T. & Skrandies, W. (2003) Rapid extraction of emotional expression: evidence from evoked potential fields during brief presentation of face stimuli. *Neuropsychologia*, 41 (7), 808-17.
- Eimer, M. & Holmes, A (2002) An ERP study on the time course of emotional face processing. *Cognitive Neuroscience and Neuropsychology*, 13(4), 427-431

Fernández, AM., Dufey, M., & Mourgues, C.

- Eisenberg, N., Fabes, R., Murphy, B., Maszk, P., Smith, M. & Carbón, M. (1995). The role of emotionality and regulation in children's social functioning: a longitudinal study. *Child Development*, 66, 1360-1384
- Ekman (2003). *Photos from Emotions Revealed: 15 Photographs from Emotions Revealed, including neutral and two each of seven different emotions*. Consultado el 15 de Mayo, 2006 del sitio Web: <http://www.paulekman.com/illustration.php>
- Ekman, P. (1993). Facial expression and emotion. *American Psychologist*, 48, 384-392.
- Elfenbein, H. & Ambady, N. (2002). On the universality and cultural specificity of emotion recognition: a meta-analysis. *Psychological Bulletin*, 128, 203-235.
- Fabes, R. & Eisenberg, N. (1997) Regulatory control and adult's stress-related responses to daily life events. *Journal of Personality & Social Psychology*, 73, 1107-1117.
- Fanselow, M. (1994). Neural organization of the defensive behavior system responsible for fear. *Psychonomic Bulletin & Review*, 1, 429-438.
- Field, T., Woodson, R., Greenberg, R. & Cohen, D. (1982). Discrimination and imitation of facial expressions by neonates. *Science*, 218, 179-181.
- Fox, N. & Gelles, M. (1984). Face to face interaction in term and preterm infants. *Infant Mental Health Journal*, 45, 192-205.
- Fox, N. & Porges, S. (1985). The relationship between developmental outcome and neonatal heart period patterns. *Child Development*, 56, 28-37.
- Gallardo, R. (2006) Naturaleza del estado de animo. *Revista Chilena de Neuropsicología*, 1 (1), 29-40.
- Gomez, P., Zimmermann, P., Guttormsen-Schar, S. & Danuser, B. (2005). Respiratory responses associated with affective processing of film stimuli. *Biological Psychology*, 68, 223-235.
- Gomez, P., Stahel, W. & Danuser, B. (2004). Respiratory responses during affective picture viewing. *Biological Psychology*, 67, 359-373.
- Gonzalez A. (2006). Aspectos psicológicos y neurales del aprendizaje del reconocimiento de emociones. *Revista Chilena de Neuropsicología*, 1 (1), 21 -28.
- Gottman, J., Katz, L. & Hooven, C. (1996). Parental meta-emotion philosophy and the emotional life of families: theoretical models and preliminary data. *Journal of Family Psychology*, 10, 243-268.
- Grossman, P., & Taylor, E (en prensa). Toward understanding respiratory sinus arrhythmia: Relations to cardiac vagal tone, evolution and biobehavioral functions. *Biological Psychology*.
- Hagemann, D., Waldstein, S., & Thayer, J. (2003). Central and autonomic nervous system integration in emotion. *Brain and Cognition*, 52, 79-87.
- Huffman, L., Bryan, Y., Del Carmen, R., Pedersen, F., Dousard-Roosvelt, J. & Porges, S. (1998). Infant temperament and cardiac vagal tone: assessments at twelve weeks of age. *Child Development*, 3 (69), 624-635.
- Izard, C. (1994). Innate and universal facial expressions: evidence from developmental and cross-cultural research. *Psychological Bulletin*, 115 (2), 288-299.
- James, W. (1884). What is Emotion? *Mind*, 9, 188 - 205. [versión electrónica]
- Kopp, C. (1982). Antecedents of self regulation: A developmental perspective. *Developmental Psychology*, 18, 199-214.
- Kring, A. & Gordon, A. (1998). Sex differences in emotion: Expression, experience and physiology. *Journal of Personality and Social Psychology*, 74 (3), 686-703.
- Lang, P., Bradley, M. & Cuthbert, B. (1990). Emotion, attention, and the startle reflex. *Psychological Review*, 97, 377-395.
- Le Doux, J. E. (2000). Emotions circuits in the brain. *Annual Review of Neuroscience*, 23, 155-184.
- Linnemeyer, S., Porges, S. (1986). Recognition memory and cardiac vagal tone in 6-month-old infants. *Infant Behavior and Development*, 9, 43-56.
- Loeches Alonso, A., Carvajal Molina, F., Serrano, J. & Fernández Carriba, S. (2004). Neuropsicología de la percepción y la expresión facial de emociones: Estudios con niños y primates no humanos. *Anales de psicología*, 20 (2), 241-259.
- Masterson, F., & Crawford, M. (1982). The defense motivation system: A theory of avoidance behavior. *The Behavioral and Brain Sciences*, 5, 661-696.

Fernández, AM., Dufey, M., & Mourgues, C.

- Movious, H. & Allen, J. (2005). Cardiac vagal tone, defensiveness and motivational style. *Biological Psychology*, *69*, 147-162.
- Parry, F., Young, A., Saul, J., & Moss, A. (1991) Dissociable face processing impairments after brain injury. *Journal of Clinical and Experimental Neuropsychology*, *13*, 545-58.
- Partala, T., Surakka, V. & Vanhala, T. (2006). Real-time estimation of emotional experiences from facial expressions. *Interacting with Computers*, *18*, 208–226.
- Phelps, E.A. & LeDoux, J.E. (2005). Contributions of the Amygdala to Emotion Processing: From Animal Models to Human Behavior. *Neuron*, *48*, 175–187.
- Phillips, M., Drevets, W., Rauch, S. & Lane, R. (2003). Neurobiology of Emotion Perception I: The Neural Basis of Normal Emotion Perception. *Biological Psychiatry*, *54*, 504–514.
- Porges, S. (1973). Heart rate variability: An automic correlate of reaction time performance. *Bulletin of the Psychosomatic Society*, *1*, 270-272.
- Porges, S. (1974). Heart rate indices of newborn attentional responsivity. *Merrill-Palmer Quarterly*, *20*, 231-254.
- Porges, S.W., & Bohrer, R.E. (1990). Analyses of periodic processes in psychophysiological research. In J.T. Cacioppo and L.G. Tassinary (eds.), *Principles of Psychophysiology: Physical, Social, and Inferential Elements*. New York: Cambridge University Press, 708-753.
- Porter, F., Porges, S. & Marshall, R. (1988). Newborn pain cues and vagal tone parallel changes in response to circumcision. *Child Development*, *59*, 495-505.
- Rainville, P., Bechara, A., Naqvi, N. y Damasio, A. (2005). Basic emotions are associated with distinct patterns of cardiorespiratory activity. *International Journal of Psychophysiology*, Preprint version.
- Rhudy, J., McCabe, K., & Williams, A. (en prensa). Affective modulation of autonomic reactions to noxious stimulation. *International Journal of Psychophysiology*. [versión electrónica].
- Rothbart, M. (1989). Temperament in childhood: A framework. In G. Kohnstamm, J. Bates, & M. K. Rothbart. (Eds.). *Temperament in childhood* (pp. 59-73) Chichester. England: Wiley.
- Russell, J., Bachorowski, J. & Fernandez-Dols, J. (2003). Facial and vocal expressions of emotion. *Annual Review of Psychology*, *54*, 329 – 249.
- Schmidt, K. & Cohn, J. (2001). Human Facial Expressions as Adaptations: Evolutionary Questions in Facial Expression Research. *Yearbook of Physical Anthropology*, *44*, 3–24.
- Silva, J. (2003). Biología de la Regulación emocional: su impacto en la psicología del afecto y la psicoterapia. *Terapia Psicológica*, *22* (1), 163-172.
- Spinella, M. (2005). Prefrontal substrates of empathy: Psychometric evidence in a community sample. *Biological Psychology*, *70*, 175-181.
- Stamps, L., Porges, S. (1975). Heart rate conditioning in newborn infants: Relationships among conditionability, heart rate variability and sex. *Developmental Psychology*, *11*, 424-431.
- Stifter, C., Fox, N., Porges, S. (1989). Facial expressivity and vagal tone in five-and-ten-month-old infants. *Infant Behavior and Development*, *12*, 127-137.
- Streit, M., Ioannides, A., Liu, L., Wölwer, W., Dammers, J., Gross, J., Gaebel, W. & Müller-Gärtner, H. (1999) Neurophysiological correlates of the recognition of facial expressions of emotions as revealed by magnetoencephalography. *Cognitive Brain Research*, *7*, 193-205.
- Timberlake, W. (1993). Behavior systems and reinforcement: An integrative approach. *Journal of the Experimental Analysis of Behavior*, *60*, 105–128.
- Tooby, J. & Cosmides, L. (1992). The psychological foundations of culture. En J. Barkow, L. Cosmides, & J. Tooby (eds.) *The adapted mind: Evolutionary psychology and the generation of culture*, pp. 19-136. NY: Oxford University Press.
- Tranel, D., Damasio, A. & Damasio, H. (1988) Intact recognition of facial expression, gender, and age in patients with impaired recognition of face identity. *Neurology*, *38*, 690-696.
- Vuilleumier, P. & Pourtois, G. (en prensa). Distributed and interactive brain mechanisms during emotion face perception: Evidence from functional neuroimaging. *Neuropsychologia*. [versión electrónica]
- Yartz, A. & Hawks, L. (2002). Addressing the specificity of affective startle modulation: fear versus disgust. *Biological Psychology*, *59*, 55-68.