

Neurociencia social: El maridaje entre la psicología social y las neurociencias cognitivas. Revisión e introducción a una nueva disciplina

Israel Grande-García*

Universidad Nacional Autónoma de México

Resumen: La neurociencia social es una nueva disciplina que surge de la combinación entre la investigación en psicología social y las neurociencias cognitivas, cuyo objetivo es el estudio de las bases biológicas (inmunes, endocrinas, neuronales) de la cognición y conducta sociales, combinando las herramientas más avanzadas de la neurociencia cognitiva como las técnicas de neuroimagen y la neuropsicología, junto con la investigación en ciencias cognitivas y en ciencias sociales como la psicología social, la economía y las ciencias políticas. En este artículo se hace una introducción histórica y una revisión de los temas principales de los cuales se encarga la neurociencia social: percepción social (percepción de rostros, cuerpos y acciones); teoría de la mente; entendimiento de las emociones ajenas; autoconciencia (aurreconocimiento, sentido de agencia y pertenencia, autorreflexión, autoconcepto, memoria autobiográfica); autorregulación; actitudes y prejuicios; y rechazo social.

Palabras clave: Neurociencia social; psicología social; neurociencias cognitivas; cognición social; percepción social; teoría de la mente; autoconciencia; autorregulación.

Title: Social neuroscience: The marriage between social psychology and cognitive neurosciences. A review and an introduction to a new discipline.

Abstract: Social neuroscience is a new discipline emerging from the combination of the research in social psychology and cognitive neurosciences whose aim is the study of the biological foundations (immune, endocrine, neural) of social cognition and behavior, combining the most advanced tools of cognitive neuroscience as neuroimaging and neuropsychology, along with the research in cognitive sciences and social sciences as social psychology, economics and political sciences. This paper makes an historical introduction and a review of the main subjects of social neuroscience: social perception (perception of faces, bodies and actions); theory of mind; understanding other's emotions; self-consciousness (self-recognition, sense of agency and sense of ownership, self-reflection, self-concept, autobiographical memory); self-regulation; attitudes and prejudices; and social rejection.

Key words: Social neuroscience; social psychology; cognitive neurosciences; social cognition; social perception; theory of mind; self-consciousness; self-regulation.

Introducción

El 17 de julio de 1990 el Congreso de los Estados Unidos y el entonces presidente George Bush, declararon a la década de 1990 como la "Década del Cerebro", reflejando con ello el interés y la importancia de las neurociencias en el estudio de la cognición, la conducta y la salud (Library of Congress, s.f.). Así, neurocientíficos y científicos cognitivos han colaborado estrechamente durante las últimas dos décadas para entender cómo funciona la mente y cuáles son y cómo operan sus bases cerebrales. Sin embargo, el foco de atención de estos estudios ha sido relativamente restringido, ya que se ha descuidado la investigación de aspectos más complejos de la cognición que implican las relaciones entre los miembros de la especie y sus productos (normas morales, cultura, etc.). Entonces, un entendimiento cabal del funcionamiento del cerebro no puede lograrse poniendo atención sólo a los mecanismos neuronales por sí solos.

Como seres sociales, los humanos, al igual que otras especies de primates, vivimos en una mutua relación con los demás miembros de nuestra especie. En su ya clásica investigación con monos *vervet* en el Este de África, Dorothy Cheney y Robert Seyfarth (1990) observaron que estos monos viven en grupos caracterizados por interacciones sociales activas como cuidado paternal, dominancia, reciprocidad, apareamiento, acicalamiento y defensa del grupo, y que indican un claro patrón marcado por una organización jerárquica. Por lo tanto es crucial que los miembros de los grupos

sociales sean capaces de reconocer la presencia de sus congéneres, ubicar su posición y la de los demás en la jerarquía social, encontrar una pareja, formar y conservar alianzas, mantener la reciprocidad del grupo y defenderlo, así como reconocer, entender y anticipar las acciones de los otros, para reaccionar adecuadamente a ellas. A todas estas capacidades se les ha llamado en conjunto *cognición social*.

Desde hace décadas se sabe que los lazos sociales tienen substratos hormonales y fisiológicos (Shapiro y Crider, 1969). Por ejemplo, algunos estudios han mostrado que los niveles de serotonina (un neurotransmisor) y de oxitocina (una neurohormona) pueden mediar la dominancia social, la agresión, la afiliación, el cuidado materno y los lazos sociales (Cozolino, 2006).

Las influencias recíprocas entre los niveles social y biológico, sin embargo, no se detienen en la infancia. Las relaciones de afiliación y de crianza, por ejemplo, resultan esenciales para el bienestar físico y psicológico. La interrupción de los enlaces sociales, ya sea por la ridiculización, la separación, el divorcio o la pérdida de los seres queridos, se cuentan entre los sucesos más estresantes por las que puede atravesar una persona. House, Landis y Umberson (1988) mostraron por ejemplo, que el aislamiento social puede ser un factor de riesgo para la morbilidad y la mortalidad para una variedad de causas, y que las consecuencias negativas del aislamiento para la salud, son particularmente fuertes en los sectores más desprotegidos de la población como las personas de la tercera edad y las personas de escasos recursos económicos.

Ahora, inicialmente los estudios acerca de las estructuras neuronales y los procesos biológicos asociados con los eventos psicosociales se limitaban a los modelos animales, a los exámenes *post-mortem* y a la investigación de sujetos con

* Dirección para correspondencia [Correspondence address]: Israel Grande-García. Instituto de Investigaciones Filosóficas, UNAM. Circuito Maestro Mario de la Cueva s/n, Ciudad Universitaria, C.P. 04510, Coyoacán, México, D.F. (México).
E-mail: israel.grandegarcia@gmail.com

traumas o alteraciones en regiones cerebrales focalizadas (Cacioppo y Berntson, 2004). Aunque estos estudios indicaban cierta conexión entre algunas regiones cerebrales y los procesos psicosociales, el progreso para entender cómo se relacionan el cerebro y los eventos sociales tuvo que esperar hasta el desarrollo de nuevas técnicas de medición. Así, el desarrollo durante los últimos veinte años de la tecnología de registro de la actividad cerebral, las técnicas neuroquímicas y las mediciones neuroinmunológicas, ha permitido estudiar no sólo en pacientes sino también en personas sanas, el papel de los sistemas neuronales y de los procesos biológicos en los eventos psicosociales, dando lugar a una nueva disciplina: la *neurociencia social*.

¿Qué es la neurociencia social?

El estudio de las bases neurobiológicas de la conducta y cognición sociales ha tenido diversas definiciones y nombres (p. ej., psicofisiología social, sociofisiología, neuropsicología social, neurobiología interpersonal y neurociencia cognitiva social). Los psicólogos Nathan Emery y Alexander Easton (Emery y Easton, 2005), distinguen entre la 'neurociencia cognitiva social' y la 'neurociencia social'. Según estos autores, la neurociencia cognitiva social se restringe al estudio de los mecanismos neurobiológicos de los procesos superiores (p. ej., teoría de la mente, empatía, autoconciencia, razonamiento moral, intencionalidad e imitación) que intervienen en la cognición social. Estos procesos superiores, (1) están controlados principalmente por las áreas corticales de asociación como la corteza prefrontal, (2) no están bajo la influencia hormonal, (3) se pueden alterar por desórdenes psicopatológicos o lesiones cerebrales focales y (4) se encuentran sobre todo (aunque no exclusivamente) en el humano y en los primates no humanos. En cambio, la neurociencia social se encarga del estudio neurobiológico de la conducta social desde una perspectiva comparada y estudia los sistemas motivacionales (agresión, conducta paterna y sexual, y juego) controlados por la interacción de sistemas neuronales y endócrinos (amígdala, hipotálamo, tallo cerebral, ganglios basales) y que se presentan en la mayoría de los vertebrados, desde los anfibios y reptiles, hasta los mamíferos.

En este artículo y siguiendo la línea de otros autores (Cacioppo y Berntson, 2002, 2004; Harmon-Jones y Winkielman, 2007a), he preferido utilizar el nombre más inclusivo de neurociencia social para referirme al estudio de las bases biológicas de la cognición y conducta sociales. Entonces podemos definir la neurociencia social como el estudio interdisciplinario de los procesos neurobiológicos (nerviosos, endocrinos, inmunes) que nos permiten interactuar con el mundo social. Este nuevo campo interdisciplinario combina las herramientas más avanzadas de la neurociencia cognitiva como las técnicas de neuroimagen y la neuropsicología, las técnicas neuroquímicas y las mediciones neuroinmunológicas, junto con la investigación en ciencias cognitivas y en ciencias sociales como la psicología social, la economía y las ciencias políticas.

Historia de la neurociencia social

De acuerdo con Harmon-Jones y Winkielman (2007a), la neurociencia social tiene varias raíces históricas. Una de estas raíces ha sido el continuo interés en las respuestas fisiológicas como una ventana para los sucesos psicológicos, a los que no se puede acceder fácilmente por medio de reportes verbales o conducta ostensiva. Este interés se puede rastrear hasta el siglo III a.n.e., cuando el médico griego Erasítrato de Ceos (304-250), midió los latidos del corazón de Antíoco (hijo del rey sirio Seleuco I Nicátor), ante la presencia de su bella madrastra Estratónice, para inferir que el amor era la causa de la aflicción de Antíoco, en lugar de una enfermedad física (Seguin, 1948).

Actualmente existe fuerte evidencia de que la conciencia y la conducta social se mantienen a pesar de la pérdida de algunos órganos viscerales y de las relaciones sociales, pero se ven interrumpidas por el cese de la actividad cerebral, aunque el corazón siga latiendo. Sin embargo esto no siempre fue evidente. En la antigüedad se creía que las facultades mentales y los procesos corporales tenían que ver con la sangre o con alguna esencia que supuestamente llevaba el flujo sanguíneo. Esta idea equivocada tenía una razón comprensible, ya que se suponía que la pérdida de la conciencia y la vida estaba claramente demostrada después de perder grandes cantidades de sangre. No obstante, para el siglo II d.n.e., el notable médico griego Galeno (129-199) afirmó rotundamente que las facultades de la razón se encontraban en el cerebro.

Para el siglo XIX, la publicación de algunos casos clínicos llamaron la atención del papel del cerebro, particularmente las regiones frontales y temporales en la personalidad, las emociones y el comportamiento social. Uno de los más famosos fue el caso de Phineas Gage, un joven americano de 25 años que trabajaba como capataz en la construcción de una línea de ferrocarril. En 1848 Gage detonó accidentalmente una carga de dinamita, lo que provocó que una barra de metal saliese disparada atravesando su mejilla y cráneo, dañando severamente los sectores orbitofrontales y ventromediales de su cerebro (Macmillan, 1996). Después de ser un trabajador capaz y eficiente, Gage se convirtió en una persona irreverente, caprichosa, profana e irresponsable, además de mostrar serias dificultades en la toma racional de decisiones y en la autorregulación de sus emociones.

El uso sistemático de las mediciones fisiológicas como una vía para acceder a los estados mentales, comenzó a desarrollarse en la década de 1950, época en la cual en los Estados Unidos empezaron a surgir normas sociales que prohibían la expresión pública de prejuicios raciales. Dado que los reportes verbales de las actitudes raciales tendían a desviarse debido a la falta de veracidad de los participantes, los investigadores comenzaron a utilizar las mediciones biológicas, las cuales son más resistentes al control voluntario. Estos estudios mostraron que los participantes caucásicos tenían más respuestas autónomas (p. ej., mayor respuesta galvánica en la piel) ante la presencia de personas afroamericanas que ante

la gente caucásica (Rankin y Campbell, 1955; Vidulich y Krevanick, 1966).

Otras dos raíces históricas son, por un lado, la inclusión del concepto de cognición social en la psicología social y por otro, el desarrollo de la neurociencia cognitiva. La psicología social se ha enfocado tradicionalmente en la investigación de un nivel: la influencia de los factores socioculturales en la conducta (Singer, Wolpert y Frith, 2004). El nivel de los procesos cognitivos fue introducido al estudio de la conducta social en los años 1970, cuando el área de la cognición social surgió como un campo de estudio de la psicología social. La inclusión de la cognición social se vio fuertemente influida por la llamada “revolución cognitiva”, en la psicología cognitiva y que tuvo lugar entre los años 1960 y 1970 (el primer número de la revista *Social Cognition* apareció en 1982, mientras que la primera edición del volumen *Handbook for social cognition*, se publicó en 1984). Teórica y metodológicamente el estudio de la cognición social se basaba fuertemente en el enfoque del procesamiento de información y en los nuevos paradigmas experimentales desarrollados en las nuevas ciencias cognitivas. Términos como inhibición y activación, automatización y control, interferencia y facilitación, fueron introducidos en la psicología social y hoy se usan como vocabulario cotidiano y en la práctica empírica de esta disciplina.

Según Singer, Wolpert y Frith (2004, p. xiv) “...el campo de la cognición social intenta comprender y explicar cómo los pensamientos, los sentimientos y la conducta de los individuos son influidos por la presencia real, imaginada o implicada de los demás”. Generalmente los temas principales de la cognición social son la formación y cambio de actitudes, la atribución e inferencia causal a la conducta, percepción social (percepción de las personas, formación de impresiones, esquemas, estereotipos y representaciones), teoría de la mente y empatía, formación, mantenimiento y control de prejuicios y discriminaciones, autoconocimiento, autoconcepto, autorregulación, así como la influencia de la motivación y las emociones sobre la cognición y la conducta (McGovern, 2007; Pennington, 2000).

La otra raíz histórica de la neurociencia social es la neurociencia cognitiva. ¿Qué es la neurociencia cognitiva? De acuerdo con Eric Kandel y sus colaboradores (Cowan, Harter y Kandel, 2000), la conjunción de las tradicionales, pero históricamente distintas disciplinas de la investigación cerebral (neurofisiología, neuroanatomía, neuroquímica) para formar el campo interdisciplinario coherente de la neurociencia, representó la primera síntesis en la formación de este campo de estudio. El impacto de la biología molecular y de la genética sobre la neurociencia representó un segundo paso. El tercer avance lógico hacia una síntesis moderna fue la conjunción, hacia los años 1980, entre la neurociencia y las ciencias cognitivas y de la computación, lo que ha dado lugar al campo interdisciplinario conocido ahora como *neurociencia cognitiva*.

Por un lado, la neurociencia cognitiva se ha desarrollado a partir de los modelos teóricos en psicología cognitiva y

neuropsicología, las cuales utilizan experimentos conductuales para revelar los procesos y mecanismos que subyacen a las funciones cognitivas, y a partir también de los enfoques computacionales dentro de las ciencias cognitivas, los cuales se basan en los modelos informáticos para desarrollar explicaciones mecanicistas de las funciones psicológicas (Posner y DiGirolamo, 2000). Y por otro lado, se desarrolló a partir de las tradiciones de la neurociencia conductual, funcional y de sistemas, que usa métodos neurofisiológicos y neuroanatómicos para explorar los mecanismos que subyacen a las funciones complejas. Al mismo tiempo, retoma los datos y avances de la neurociencia celular y molecular, así como los resultados de la neurociencia computacional. Finalmente se añade el estudio de la actividad cerebral gracias al desarrollo de las técnicas de neuroimagen y registro de la actividad cerebral como imagen por resonancia magnética funcional (IRMf), la tomografía por emisión de positrones (TEP), la electroencefalografía (EEG) y la magnetoencefalografía (MEG).

En la neurociencia cognitiva, los estudios con primates suelen ser más sofisticados que los que llevan a cabo en sujetos humanos. De particular interés para la neurociencia social fue el hallazgo a principios de los años 1980, de ciertas neuronas en la corteza temporal superior del mono Rhesus que responden selectivamente a estímulos biológicamente importantes, como los rostros (Perrett, Rolls y Caan, 1982). Estudios posteriores demostraron que diferentes neuronas de esta región se activan con las expresiones faciales, la identificación facial, la dirección de la mirada, los movimientos de la cara, caminar e incluso las acciones intencionales (para una revisión véase Jellema y Perrett, 2005).

Dos momentos significativos para el establecimiento de la neurociencia social como un campo tangible, fueron dos artículos publicados a principios de los años 1990. El primero, publicado por la psiquiatra Leslie Brothers (1990/2002), introdujo la idea de que era posible investigar la neurobiología de las interacciones sociales, integrando los estudios en neurofisiología, en psicología conductual y en las alteraciones psicopatológicas que afectan específicamente el comportamiento social. Lo más significativo de este artículo fue la sugerencia de Brothers de que ciertos circuitos cerebrales juegan un papel en la información social. Específicamente, Brothers propuso que el surco temporal superior está implicado en el procesamiento integrador de la conducta de los congéneres y que la amígdala y la corteza orbitofrontal están involucradas subsecuentemente en la especificación de la información emocional y social.

El segundo artículo publicado en 1992 por los psicólogos John Cacioppo y Gary Berntson, sugería la importancia de un enfoque integrador de niveles múltiples (desde el nivel neuronal hasta el social), para el estudio de la cognición y la conducta, además establecía ciertos principios para esta doctrina multinivel: el principio del determinismo múltiple, el corolario de proximidad de los niveles, el principio del determinismo no aditivo (la no predictabilidad de las propiedades del todo) y el principio del determinismo recíproco. En

este artículo Cacioppo y Berntson (1992, pp. 1025-1027) acuñaron el término *neurociencia social* para referirse al papel que las neurociencias pueden jugar en la determinación de los factores y procesos biológicos y sociales en la cognición y la conducta.

Poco después el neurólogo portugués Antonio Damasio (1994) y sus colegas (Anderson, Bechara, Damasio, Tranel y Damasio, 1999; Adolphs, Tranel y Damasio, 1998), partiendo de datos de pacientes con daño cerebral, sugirieron que ciertas regiones cerebrales como la corteza frontal (ventromedial, orbitofrontal y prefrontal), la amígdala y la corteza somatosensorial (ínsula, SI, SII), juegan un papel importante en la percepción social, en los juicios sociales, en la cognición y en la toma de decisiones. En 1997 Nancy Kanwisher y sus colegas, usando IRMf, reportaron que el giro fusiforme del cerebro humano está implicado íntimamente en la percepción y reconocimiento de los rostros (Kanwisher, McDermott y Chun, 1997). Basándose en estos y otros datos derivados principalmente de pacientes con lesión cerebral, el neurólogo Ralph Adolphs (1999) sugirió que la cognición depende de mecanismos neuronales implicados en la percepción, reconocimiento y evaluación de cierta clase de estímulos y que estos mecanismos se usan entonces para formar complejas representaciones del entorno social.

En abril de 2001 se celebró en la Universidad de California en los Ángeles la “UCLA Conference on Social Cognitive Neuroscience” (“Conferencia UCLA sobre Neurociencia Cognitiva Social”), la primera conferencia de este nuevo campo de estudio, y desde entonces ha tenido un enorme desarrollo como lo muestra el incremento en el número de artículos especializados,² libros (Cozolino, 2006; Gazzaniga, 2008), volúmenes editados (Brüne, Ribbert y Schiefenhövel, 2003; Cacioppo y Berntson, 2005; Cacioppo *et al.*, 2002; Cacioppo, Visser y Pickett, 2006; Decety e Ickes, 2009; Easton y Emery, 2005; Frith y Wolpert, 2004; Harmon-Jones y Beer, 2009; Harmon-Jones y Winkielman, 2007b; Hassin, Uleman y Bargh, 2005), laboratorios de investigación (todos ellos en universidades anglosajonas)³ y reuniones académicas dedica-

das a la neurociencia social. Las búsquedas en bases de datos especializadas arrojaban en el año 2001 no más de 100 resultados con los términos clave “neurociencia” AND “social”, mientras que una búsqueda similar hoy en el año 2009, arroja más de 30,000. Además, en el año 2006 aparecieron dos nuevas revistas (*Social Neuroscience* y *Social Cognitive and Affective Neuroscience*) y que muestran que la neurociencia social se ha establecido ya como una nueva disciplina especializada.

En los últimos años algunos autores han hecho revisiones selectas sobre la neurociencia social (Adolphs, 2003; Blakemore, Winston & Frith, 2004; Ochsner, 2004). Sin embargo estas revisiones son muy generales y dejan algunos huecos. Además, en la lengua castellana los artículos, y ya no digamos los libros sobre esta nueva disciplina, son muy escasos, por no decir nulos (Butman, 2001; Grande-García, 2008a; McGovern, 2007; Mercadillo Caballero y Barrios Álvarez, 2007; Mercadillo, Díaz y Barrios, 2007). Esta revisión tiene entonces, dos objetivos: (1) cubrir las principales áreas de investigación de los que se encarga la neurociencia social, sobre todo con respecto a los procesos sociales y sus bases neurobiológicas (percepción social, teoría de la mente, entendimiento de las emociones ajenas, autoconciencia, autorregulación, actitudes y prejuicios, rechazo social) y (2) presentar a los estudiosos y alumnos de habla castellana este nuevo campo de estudio.

Percepción social: cómo percibimos y entendemos a los demás

La cognición social involucra todo un conjunto de sistemas neurocognitivos. Sin embargo, en un sentido estricto la cognición social tiene que ver básicamente con el entendimiento de lo que hacen los demás y de sus estados mentales. Este proceso comienza primero con la percepción de los rostros, cuerpos y acciones de los demás. Con base en la percepción de estos estímulos visuales inferimos además que sus acciones tienen intencionalidad y que tienen, como nosotros, estados mentales privados. En este apartado veremos que hay una compleja serie de procesos neuronales que nos permiten percibir y entender a los otros.

Percibiendo rostros y cuerpos

Nuestro primer contacto, y el más directo que tenemos con los otros, es con sus cuerpos y acciones. Además, incluso cuando nos relacionamos con personas que no conocemos, sus cuerpos son la fuente de una clase especial de estímulos visuales que los hacen aparecer como humanos: sus rostros y expresiones faciales y las partes de sus cuerpos, los

² Por ejemplo, desde el año 2003 han aparecido números especiales en revistas periódicas dedicados a la neurociencia social, por ejemplo: *Biological Psychiatry* (Vol. 51, No. 1, 2005); *Journal of Cognitive Neuroscience* (Vol. 16, No. 10, 2004); *Journal of Personality and Social Psychology* (Vol. 85, No. 4, 2003); *NeuroImage* (Vol. 28, 2005); *Neuropsychologia* (Vol. 41, No. 12, 2003); *Political Psychology* (Vol. 24, No. 4, 2003); *Philosophical Transactions of the Royal Society, Series B: Biological Sciences* (Vol. 362, 2007).

³ Por ejemplo, en Estados Unidos: *Social Neuroscience Laboratory*, Department of Psychology, The University of Chicago (Dir: John T. Cacioppo: <http://psychology.uchicago.edu/people/faculty/cacioppo/lab.shtml>); *Saxe Lab: Social Cognitive Neuroscience Laboratory*, Massachusetts Institute of Technology (Dir: Rebecca Saxe: <http://saxelab.mit.edu/>); *Social Neuroscience Lab*, UCLA (Dir: Shelley Taylor: <http://taylorlab.psych.ucla.edu/>); *Social Cognitive Neuroscience Lab*, Department of Psychology, University of North Carolina (Dir.: Bruce D. Bartholow: <http://www.unc.edu/~bruceb/>); *Social Neuroscience Lab*, Department of Psychology, University of Colorado at Boulder (Dir: Tiffany A. Ito: <http://psych.colorado.edu/~tito/lab.html>); *Caltech Emotion and Social Cognition Laboratory*, California Institute of Technology (Dir: Ralph Adolphs: <http://www.emotion.caltech.edu>). *Social Neuroscience Lab*, Department of Psychology, New York University (Dir.: David Amodio: <http://www.psych.nyu.edu/amodiolab>). En el Reino Unido: *Institute of Cogni-*

tive Neuroscience, University College London (Dir: Jon Driver: www.icn.ucl.ac.uk/); *Aberdeen Social Cognition Lab*, University of Aberdeen (Dir: C. Neil Macrae: www.abdn.ac.uk/scl/). En Australia: *Social Neuroscience*, School of Psychology, University of Queensland, Australia (Dir: Eric Vanman: <http://www.socialneuro.com>).

cuales representan patrones visuales únicos que son claramente diferentes de otros estímulos visuales.

El sistema visual contiene múltiples regiones especializadas donde se analizan diferentes aspectos del mundo visual. Parte de estas regiones (ubicadas principalmente en las zonas occipitales y temporales inferiores de la corteza cerebral) procesa estímulos que se relacionan con los cuerpos humanos y sus diferentes partes (ver Fig. 1 al final del artículo para referencias de las regiones cerebrales mencionados en el texto).

La percepción de los rostros o procesamiento facial como también se le llama, ha recibido especial atención en psicología y neurociencias, ya que en los humanos en particular las caras llevan la expresión de estados emocionales, y por lo tanto son esenciales en la comunicación social. De acuerdo con Jeannerod (2006, p. 100), siguiendo el influyente modelo de Bruce y Young (1986), el procesamiento facial tiene dos componentes distintos. Por un lado la capacidad de percibir los estados emocionales, el foco de atención y las intenciones de un congénere vía sus expresiones faciales. Por otro lado la capacidad de reconocer e identificar el rostro de un individuo, cuya apariencia visual cambiará con la edad, por medio de diferentes gestos y expresiones faciales en momentos distintos.

Los mecanismos neuronales selectivos al reconocimiento de caras ha sido extensamente estudiado desde hace unos 30 años. Estudios en cerebros de monos macacos han identificado neuronas en la corteza temporal inferior que responden a formas visuales complejas como los rostros y más específicamente en la región del surco temporal superior (STS), las cuales son más responsivas a las caras que a otros estímulos simples o complejos de interés para el animal (Allison, Puce y McCarthy, 2000; Gross, 1992). Como vimos en la introducción, estudios con IRMf han identificado una zona análoga en el giro fusiforme del cerebro humano, llamada ahora área fusiforme para los rostros o FFA (por las siglas en inglés, *fusiform face area*) y que está especializada en el procesamiento facial (Kanwisher, McDermott y Chun, 1997). Otros estudios (Loffler, Yourganov, Wilkinson y Wilson, 2005) han mostrado que en esta región los rostros individuales son codificados por su dirección (identidad facial) y distancia (distintividad) con respecto a una cara prototípica (promedio). Cuando varía la geometría facial (forma de la cabeza, línea del cabello, tamaño y ubicación de los rasgos internos como nariz o boca) la actividad en FFA se incrementa con el aumento de la distancia con respecto al rostro prototípico.

En una investigación reciente Gobbin y Haxby (2006) han aislado los mecanismos neuronales encargados de procesar los rostros que son familiares para nosotros. Usando IRMf encontraron que hay una mayor respuesta en la corteza precúnea ante la presentación de rostros familiares que a los desconocidos. Sin embargo, los rostros visualmente familiares provocaban una respuesta débil en FFA. Además, las caras familiares inducían una respuesta débil en la amígdala, lo que parece apoyar la hipótesis de que esta zona me-

dia las respuestas emocionales al conocer a alguien nuevo (Todorov y Engell, 2008).

Además de las regiones visuales para el procesamiento facial, los sectores occipitales y temporales inferiores contienen áreas para la percepción de partes del cuerpo en reposo o en movimiento. En el cerebro de los monos macacos se ha encontrado por ejemplo que en el STS hay neuronas que responden cuando el mono ve partes corporales como cabeza, ojos o manos, ya sea estáticos o moviéndose hacia el animal o alejándose de él (Allison, Puce y McCarthy, 2000). Sin embargo, estas neuronas dejan de responder cuando el movimiento es producido por el mono mismo (Keysers y Perrett, 2004).

En los humanos se ha encontrado que neuronas en una región de la corteza occipital lateral responden a las imágenes del cuerpo humano. Esta región llamada área extraestriada para los cuerpos o EBA (*extrastriate body area*) se activa ante la presentación de estímulos visuales que muestran partes corporales humanas (mano, pie, cabeza) o cuerpos completos en fotografías o diagramas (Downing, Jiang, Shuman y Kanwisher, 2001). Otros estímulos visuales como herramientas u otros animales, no activan esta zona. Se ha encontrado además que la EBA responde también a los movimientos producidos por nosotros mismos (Astafiev, Stanley, Shulman y Corbetta, 2004).

De acuerdo con Jeannerod (2006) la existencia de regiones visuales especializadas para la percepción de caras y cuerpos refleja la importancia, en la conducta humana, de la distinción entre el yo y los otros. De hecho, la distinción yo-otro, como veremos más adelante, es el punto de partida para el reconocimiento y entendimiento de nosotros mismos y de los demás, y en última instancia, para la interacción social.

Percibiendo cuerpos en acción: el movimiento biológico

Los movimientos llevados a cabo por un organismo vivo y en particular por un ser humano tienen propiedades que los hacen únicos con respecto a otras clases de estímulos visuales. Primero, las trayectorias espaciotemporales deben permanecer compatibles con la biomecánica (p. ej., no podemos doblar nuestros antebrazos más de 180° sin arriesgarnos a sentir dolor). En segundo lugar, los movimientos biológicos en general tienen una meta. El movimiento de alcanzar un objeto con una mano, por ejemplo, tiene una cinemática distintiva que lo hace ver intencional: el perfil de su velocidad es asimétrico, con una rápida aceleración seguida por una desaceleración más prolongada (diferente a los movimientos balísticos de los proyectiles artificiales, los cuales poseen un perfil de velocidad simétrico). Tercero, los movimientos biológicos obedecen diferentes reglas cinemáticas incluso aunque no tengan ninguna meta visible, como los gestos expresivos.

Pero no sólo la ejecución sino también la percepción de los movimientos biológicos está influido por estos rasgos. La percepción del movimiento biológico ha sido extensamente

estudiado por los psicólogos experimentales usando una técnica pionera desarrollada por el psicólogo Gunnar Johansson (1973/1994) llamada *point light walker* ('caminante de puntos de luz'), que consiste en filmar a un agente en una habitación oscura y a quien se le adhieren puntos de luz en las articulaciones. Cuando el agente se mueve su cuerpo no es visible, por lo que únicamente está disponible la información cinemática proveniente de las luces. Los estudios de Johansson mostraron que los patrones de movimientos filmados como caminar, dar vueltas, escalar una pared o bailar, eran rápidamente reconocidos por los observadores tan pronto como las luces empezaban a moverse. Hoy en día esta técnica conocida como 'captura de movimiento' (*motion capture*) se utiliza en la cinematografía para crear gráficas generadas por computadora de modelos humanos.

Usando esta técnica pionera se han explorado cuáles regiones cerebrales pueden estar involucradas en la percepción del movimiento biológico. Por ejemplo Julie Grèzes y sus colegas (Grèzes, Fonlupt, Bertenthal, Delon-Martin, Segebarth y Decety, 2001) compararon la actividad cerebral entre la percepción de movimientos rígidos de un cubo con los movimientos biológicos de un modelo humano en diferentes posturas mientras eran escaneados con resonancia magnética. Dependiendo de las condiciones de activación, a los sujetos se les mostraba movimientos biomecánicos posibles o imposibles. Encontraron que la corteza motora primaria y algunas áreas parietales se activaban cuando los sujetos percibían posibles trayectorias del movimiento biológico. Estas regiones no se activaban durante condiciones de trayectorias imposibles. Otros estudios (Grossman y Blake, 2005) han encontrado también activación en ciertas regiones occipitales para la percepción de rostros y en la región fusiforme para rostros, ante la detección de movimiento biológico, pero no en las regiones occipitales laterales ni en EBA.

En otra investigación con IRMf (Calvo-Merino, Glaser, Grèzes, Passingham y Haggard, 2005) se mostró que bailarines expertos de ballet mostraban gran activación de estos mismos sectores cerebrales al observar a otros bailarines expertos, en comparación con bailarines novatos. La activación de estas zonas era mayor cuando los bailarines observaban su propio estilo de baile en comparación con otros estilos, aunque éstos fueran cinemáticamente similares.

Entendiendo las acciones de los demás: el papel de las neuronas espejo

Hay una cuestión teórica de enorme importancia que debemos notar primero: el movimiento *no* es el aspecto fundamental del sistema motor, sino la *acción*, la cual se define por una meta y una expectativa; los movimientos son el resultado final y ostensible de una acción. Se puede decir entonces que la acción tiene dos aspectos: (1) un aspecto ostensible o externo (el movimiento *per se*) y (2) un aspecto encubierto o interno (el cual corresponde a las representaciones motoras de la meta y a la expectativa de la acción, también llamadas 'imágenes motoras'). Este constreñimiento

tiene una consecuencia lógica importante, a saber, que un movimiento implica necesariamente una contraparte encubierto o interna, pero la imágen motora o aspecto encubierto de una acción no implica necesariamente una contraparte externa u ostensible, es decir, un movimiento.

Ahora bien, la sola observación de las acciones no es suficiente para entenderlas, es decir, para abstraer las metas y los medios que llevan a ellas, y poder replicarlas. El enfoque tradicional acerca de cómo entendemos las acciones de los otros consiste en considerarlas de un modo similar a los demás estímulos visuales. Por ejemplo, cuando vemos a una persona llevando a cabo una acción (lanzar una bola de béisbol) el sistema visual, de acuerdo con este enfoque, describe a la persona, la bola, el movimiento del brazo, etc. La integración de todos estos elementos separados produce una entrada neuronal hacia un sistema de procesamiento central conceptual que interpretará y le dará significado a la representación (Fodor, 1983, p. 45).

Si este enfoque fuese correcto el entendimiento de las acciones estaría mediado por la actividad de las regiones visuales extraestriadas, la corteza temporal inferior y el STS que, como ya hemos visto, tanto en humanos como en monos, responden selectivamente a los rostros, a las partes del cuerpo y al movimiento biológico (Jellema y Perrett, 2005). Sin embargo, un problema importante con esta perspectiva es que las neuronas en el STS no tienen salidas motoras y al no tenerlas no pueden hacer encajar la acción observada con una acción ejecutable y, en consecuencia, no pueden ofrecer acceso a las entradas que son codificadas en el sistema motor. Además, las neuronas en el STS se activan cuando el mono ve una acción de alcanzar un objeto, pero sólo si ésta es ejecutada por el agente viendo directamente al objeto que va a ser alcanzado. Si el agente ejecuta la misma acción, pero viendo hacia otro lado y no hacia el objeto a alcanzar, las neuronas en el STS del observador no responden.

Un enfoque alternativo sostiene que entendemos las acciones de los demás porque la observación de estas acciones provoca que en nuestros cerebros se activen representaciones motoras de las mismas acciones. Así, cuando observamos a otra persona tomando un vaso, las mismas neuronas que controlan la ejecución de los movimientos de asir se activan en las áreas motoras del observador. Entonces, según este punto de vista, el 'conocimiento motor' del observador se usa para entender la acción observada. Este cambio de enfoque tuvo que ver con el descubrimiento de las llamadas *neuronas espejo* (NE).

Las NE fueron descubiertas por Giacomo Rizzolatti y sus colegas del Departamento de Neurociencias de la Universidad de Parma en Italia, mientras estudiaban el sistema motor del cerebro del mono macaco, específicamente un sector de la corteza promotora o área inferior 6, llamada F5 (Gallese, Fadiga, Fogassi y Rizzolatti, 1996; Rizzolatti, Fadiga, Gallese y Fogassi, 1996; Rizzolatti y Sinigaglia, 2006).

Rizzolatti y sus colegas registraron la actividad de las neuronas y mostraron que F5 está involucrada en el control de los movimientos de la mano y la boca, pero fundamen-

talmente en las acciones o actos motores, en lugar de los movimientos que las forman. Es decir, una neurona dispara cuando se lleva a cabo una acción (p. ej., lanzar un objeto) con diferentes efectores (la boca, la mano derecha, la mano izquierda). Dividieron entonces las neuronas en F5 en varias categorías (neuronas para sostener, para arrancar, para golpear, para manipular, etc.) y encontraron que las neuronas para asir (con la mano, con la boca o con ambas) son las más numerosas en F5.

Rizzolatti y su grupo determinaron que existen dos categorías de neuronas visomotoras F5. A una de estas categorías la llamaron *neuronas canónicas*⁴ F5 (NC), las cuales responden cuando el macaco observa objetos que se pueden asir (frutas u objetos geométricos como esferas, cubos o conos). Además, las NC F5 disparan a la presentación de objetos que, independientemente de su forma (cubo, cono, esfera), se pueden asir del mismo modo, por ejemplo, mediante una aprehensión de los dedos o mediante una aprehensión con toda la mano.

La segunda categoría de neuronas F5 dispara no sólo cuando el macaco ejecuta una acción, sino además, *cuando observa a otro macaco o al experimentador llevar a cabo una acción*. A diferencia de las NC, la presentación de objetos 3D, incluso si otro macaco o el experimentador los toma y manipula, no provoca el disparo de esta segunda categoría de neuronas. Rizzolatti y su equipo llamaron a esta categoría *neuronas espejo*. Las NC y las NE son idénticas en cuanto a sus propiedades motoras (disparan cuando el macaco lleva a cabo acciones sobre los objetos: asirlos, manipularlos, arrancarlos, etc.), pero difieren en sus propiedades 'visuales': las NC disparan ante la presentación de objetos 3D, mientras que las NE disparan cuando el macaco *observa* una acción en otro sujeto.

Estudios hechos con IRMf y TEP, mostraron que en el cerebro humano también existe un sistema NE análogo al del cerebro de los macacos (Rizzolatti y Craighero, 2004). Las regiones que presentan mayor actividad durante la observación de acciones son el área premotora, la corteza parietal posterior y particularmente el área de Broca, la cual podría ser el homólogo de la región F5 del cerebro del macaco (Iacobini, Woods, Brass, Bekkering, Mazziotta y Rizzolatti, 1999).⁵

Para probar si las NE juegan un papel en el entendimiento de una acción, más que sólo registrarlas visualmente, el grupo de Parma evaluó las respuestas de las NE cuando el mono podía comprender el significado de una acción sin verla. Si las NE realmente median el entendimiento de las

acciones, su actividad debería entonces reflejar el significado de una acción en lugar de sus rasgos visuales. Para demostrarlo llevaron a cabo varios experimentos.

En un estudio (Kohler, Keysers, Umiltà, Fogassi, Gallese y Rizzolatti, 2002) registraron la actividad de las NE mientras el macaco veía y oía sonidos relacionados con acciones (rasgar una hoja de papel, romper un cacahuete) o mientras sólo veía u oía tales acciones. Los resultados de este estudio mostraron que cerca del 15% de las respuestas de las NE a la presentación de las acciones acompañadas de sonidos también respondían sólo a la presentación del sonido. Estas 'neuronas espejo audiovisuales' representan por lo tanto acciones independientemente de si las acciones son ejecutadas, vistas u oídas.

Para reforzar la hipótesis de que las NE están implicadas en el entendimiento de las acciones, Rizzolatti y su equipo sugirieron entonces que éstas deberían disparar también cuando el macaco no ve realmente la acción, pero sí cuando tiene suficiente información para generar una representación mental de la misma. Así, en otro estudio (Umiltà *et al.*, 2001) analizaron la actividad de las NE bajo dos condiciones (1) el macaco podía ver una acción en su totalidad (p. ej., asir un objeto); (2) la misma acción era presentada, pero sin la parte final crítica, a saber, la interacción de la mano con el objeto, la cual era ocultada de la vista del macaco tras una pantalla. Aún en la condición de ocultamiento, más de la mitad de las NE respondían, lo cual muestra que el macaco sólo "sabía" que el objeto era presentado tras la pantalla.

En conjunto, estos estudios sugieren que la actividad de las NE subyace al entendimiento de las acciones: cuando es posible comprender una acción mediante rasgos no visuales de las acciones percibidas (p. ej., sonido o representaciones mentales) las NE siguen disparando para señalar el significado de tales acciones.

Rizzolatti y sus colaboradores (Rizzolatti, Fogassi y Gallese, 2001) estudiaron el entendimiento de las acciones en humanos durante varias condiciones experimentales: percepción de objetos hechos por el hombre; manipulación de objetos por parte de otra persona; percepción de movimientos simples de los dedos hechos por otra persona; pantomimas de movimientos; oraciones relacionadas con acciones llevadas a cabo con la boca, la mano o la extremidad inferior (para revisiones véase Rizzolatti y Craighero, 2004 y Rizzolatti y Sinigaglia, 2006).

Todos estos estudios indican que cuando vemos a otra persona llevar a cabo alguna acción (ya sea simulada o sobre un objeto real) o cuando escuchamos oraciones relacionadas con acciones específicas, en nuestro cerebro se activa una compleja red neuronal que también se presenta cuando nosotros mismos llevamos a cabo esas acciones. Aunque no reproduzcamos las acciones que vemos o escuchamos en los demás, parte de nuestro sistema motor se vuelve activo "como si" nosotros ejecutáramos la misma acción que observamos. Es así como entendemos las acciones de los demás.

⁴ Se llaman 'canónicas' debido a que tradicionalmente la transformación visomotora se considera como la función principal de la corteza promotora (Rizzolatti y Sinigaglia, 2006, pp. 27-34).

⁵ Tradicionalmente el área de Broca se considera exclusivamente como la región relacionada con la producción oral del lenguaje (es decir, el habla). Sin embargo, estas investigaciones han mostrado que el área de Broca tiene representaciones neuronales de la mano, como en F5 del macaco. Grèzes y sus colaboradores (Grèzes, Armony, Rowe y Passingham, 2003) han estudiado el sistema NE en el cerebro humano y a diferencia del grupo de Parma, han concluido que la parte ventral del giro precentral (área 44 de Brodmann) es el homólogo de la región F5 del macaco.

Ahora, de acuerdo con Jeannerod (2006) a pesar de las diferencias entre los dos enfoques sobre el entendimiento de las acciones, los dos modos de procesamiento están interconectados. Las regiones cerebrales que se han ubicado para la percepción (STS en la región temporal, ciertas regiones parieto-occipitales) y el entendimiento de las acciones (NE en la región premotora) están recíprocamente conectadas (Keysers y Perrett, 2004) y conforman una red donde se puede intercambiar la información entre los sitios del procesamiento. Así, las entradas que provienen del procesamiento del movimiento de partes corporales en el STS se puede transferir a los sectores parietales y premotores. Estas entradas representarían el 'contexto' en el cual las acciones tienen lugar. Por ejemplo, el procesamiento de la orientación de la cabeza o la dirección de la mirada de un agente pueden dar a las NE indicativos acerca de las intenciones del agente, que difícilmente se pueden extraer observando sólo los movimientos de las manos.

Representando las mentes de los otros: la teoría de la mente

En gran medida la cognición social es posible gracias a la capacidad que tenemos no sólo de percibir y entender las acciones de los demás, como lo hemos visto anteriormente, sino además de nuestra capacidad para atribuirles estados mentales y usar esta información para predecir sus conductas. En un famoso artículo publicado en 1978, el psicólogo David Premack y su colega Guy Woodruff, acuñaron el término *teoría de la mente* (a partir de aquí ToM, por las siglas en inglés *Theory of Mind*) para referirse a esta capacidad cognitiva a la que también se le conoce como capacidad para mentalizar o mentalización (*mentalizing*), lectura mental o mentalec-tura (*mindreading*), postura intencional e inteligencia maquiavélica (para revisiones véase Carruthers y Smith, 1996).

Aunque varios investigadores en primatología dudan que los primates no humanos posean esta capacidad (Cheney y Seyfarth, 1990; Heyes, 1998; Povinelli, 1996), el estudio original de Premack y Woodruff sentó las bases para el estudio contemporáneo de la capacidad de ToM. Algunos comentaristas del artículo sugirieron independientemente que una prueba adecuada para saber si una criatura posee ToM sería determinar su capacidad para atribuir creencias falsas.

Los psicólogos del desarrollo Heinz Wimmer y Josef Perner hicieron eco de esta sugerencia y la adaptaron a la cuestión de a qué edad los niños son capaces de atribuir creencias falsas a los demás. Para ello desarrollaron una conocida prueba en la cual se presenta a los niños el siguiente escenario (Wimmer y Perner, 1983, p. 106): Maxi pone un chocolate en un armario *x*. Maxi sale y mientras está fuera, su mamá saca el chocolate y lo pone en el armario *y*. A los niños se les pregunta entonces dónde buscará Maxi su chocolate cuando regrese —es decir, dónde *cree* Maxi que está su

chocolate—.⁶ Para los niños de cuatro años en adelante la respuesta parece obvia: Maxi buscará en el armario *x*, pues ella *cree* que allí está el chocolate. Los niños menores de 4 años, no obstante, tienen cierta dificultad con esta tarea y a menudo señalan el armario *y*, indicando que Maxi buscará donde el chocolate se encuentra realmente.⁷

Poco después Simon Baron-Cohen, Alan Leslie y Uta Frith (1985) observaron que los niños autistas tienen dificultades para atribuir creencias falsas. Un rasgo prominente de los niños autistas es la carencia de lo que se conoce como *juego ficticio* o *juego simulado*. Esta observación fue la que condujo originalmente a la hipótesis de que en el autismo las metarrepresentaciones y por lo tanto la ToM, están alteradas, y permitió además el ulterior estudio de las bases cerebrales de esta capacidad cognitiva.

Los seres humanos hacemos inferencias acerca de los estados mentales de los demás e interpretamos su conducta en términos de estos estados que pueden incluir, entre otros, emociones, deseos, metas, intenciones y creencias. Entonces la capacidad de ToM comprende una variedad de procesos cognitivos que toman varios años en desarrollarse durante la ontogenia (Moore, 2006).

El término mismo ToM se ha usado de diferentes maneras por diversos teóricos. Para despejar el terreno conceptual, la psicóloga Valerie Stone (2006, 2007) sugiere que la capacidad de ToM se refiere específicamente a la habilidad para representar los *contenidos* de los estados mentales de los demás. Entonces la ToM sería equivalente a una *metarrepresentación*, es decir, la habilidad para representar representaciones *qua* representaciones, como en "María cree que [no aprobará el examen]" o "Pedro desea que [este año le aumenten el salario]". Pero de acuerdo con Stone inferir los estados emocionales de otra persona no requiere metarrepresentaciones ya que no necesitamos para ello representar las representaciones de los otros, sino sólo su apariencia externa. Por esta razón, Alan Leslie (1995) ha propuesto que inferir los estados emocionales no debería considerarse estrictamente como ToM. Inferir las intenciones, metas y deseos tampoco requiere necesariamente metarrepresentaciones. Los niños, por ejemplo, pueden hacer estas inferencias mu-

⁶ En otro artículo (Baron-Cohen, Leslie y Frith, 1985) y a partir del cual esta tarea llegó a conocerse como la *tarea Sally-Anne*, se presenta a dos personajes, Sally y Anne. Sally tiene una canasta y Anne una caja. Sally pone una de sus canicas en su canasta y sale. En ausencia de Sally, Anne saca la canica y la pone en su caja. Entonces Sally regresa. La pregunta para los niños es la misma: ¿dónde buscará Sally su canica?; ¿dónde cree que está su canica?

⁷ Aunque las tareas de creencias falsas como la tarea Sally-Anne han sido utilizadas frecuentemente por los psicólogos del desarrollo, algunos autores dudan acerca de que este tipo de pruebas sean adecuadas para determinar a qué edad los niños pueden atribuir estados mentales en los demás. Por ejemplo, Paul Bloom y Tim German (2000) sostienen que para poder pasar una tarea de creencias falsas se requieren habilidades cognitivas más complejas que la atribución de estados mentales (p. ej., razonar acerca de una creencia que es falsa, capacidades verbales desarrolladas, etc.) y que la capacidad de ToM no implica la habilidad de razonar sobre creencias falsas. Usando pruebas no verbales, algunos investigadores han encontrado que incluso los bebés de 15 meses ya pueden entender creencias falsas (Onishi y Baillargeon, 2005; *cf.* Perner y Ruffman, 2005).

cho antes de que puedan hacer metarrepresentaciones (Moore, 2006). En la neurociencia social, sin embargo, ToM se utiliza para referirse a la capacidad de inferir una variedad de estados mentales, no restringido forzosamente a las metarrepresentaciones.

Por estas razones Stone propone que la capacidad de ToM está compuesta por sistemas cognitivos básicos o bloques de construcción sobre los cuales aparecerán más tarde durante el desarrollo ontogenético (y surgieron también durante la evolución filogenética y la hominización) las capacidades metacognitivas propias de la ToM (metarrepresentación, recursividad y funciones ejecutivas). Según Stone, los bloques de construcción de la capacidad de ToM son, yendo de los más relativamente simples a los más complejos: la detección de movimiento biológico, la detección y seguimiento de la dirección de la mirada, la detección de intenciones y metas, la monitorización de la mirada, la atención compartida, el juego simulado y dos capacidades de 'mentalismo' (como las llama Stone): el entendimiento de los deseos ajenos y el entendimiento de las creencias de los demás.

Sobre estos bloques de construcción de dominio específico se desarrollarán las habilidades de dominio general que resultarán en una ToM explícita y quizá única, en los seres humanos. Según Stone, estas habilidades metacognitivas son las metarrepresentaciones que ya hemos introducido, la recursividad (la capacidad para enlazar una proposición sobre otra: "X representa que [proposición]") y el control ejecutivo (el control inhibitorio sobre las respuestas).

Descomponer así la ToM tiene repercusiones interesantes. Por ejemplo se puede investigar cuáles son compartidos por diferentes especies y en particular por los primates y cuáles son específicamente humanos, lo cual puede dar además pistas sobre su evolución filogenética (Grande-García, 2007b; Santos, Flombaum y Phillips, 2007). Además se puede estudiar cómo se desarrollan los componentes básicos durante la ontogenia y para la neurociencia social, analizar cuáles son los sistemas cerebrales que subyacen a cada componente.

La neurociencia social ha estudiado la ToM por casi una década, por lo cual la investigación neurocientífica sobre esta capacidad se encuentra aún en un estado incipiente. De acuerdo con Valerie Stone (2006, 2007) la mayoría de estos estudios se hacen sin un control apropiado de la memoria operativa o de las funciones ejecutivas y además se llevan a cabo sin una definición clara sobre qué tipos de estados mentales inciden las tareas (Abu-Akel, 2003; Brüne y Brüne-Cohrs, 2006). Los resultados de estas investigaciones señalan que las áreas predominantes para el procesamiento de ToM incluyen las áreas temporales superiores, el STS, la amígdala, la zona de unión temporoparietal, la corteza frontal media y la corteza orbitofrontal (Frith y Frith, 2001; Gallagher y Frith, 2003; Saxe, 2006; Saxe y Kanwisher, 2005). Pero como dice la misma Stone: "¡al menos sabemos que ToM no es parietal superior ni occipital!" (Stone, 2007, p. 338). Lo importante es que se han detectado muchas regiones justamente porque ToM consiste en un conjunto de sistemas cognitivos

tanto de dominio específico (los bloques de construcción) como de dominio general (las capacidades metacognitivas de metarrepresentación, recursividad y control ejecutivo).

Entendiendo las emociones ajenas

Aunque la capacidad para atribuir estados mentales en los demás (ToM) incluye a los estados emocionales, las emociones han recibido un tratamiento particular en las ciencias cognitivas y las neurociencias. Sin embargo, hasta hace muy poco se había descuidado el impacto que las emociones tienen sobre la cognición social (Beer, 2007; Norris y Cacioppo, 2007). La experiencia emocional está implicada en las estrategias cognitivas que influyen en la selección de respuestas. Por ejemplo, cuando nos sentimos bien, es más probable que trabajen procesos cognitivos automáticos. Las personas en un estado de buen humor reaccionan rápidamente, subestiman los riesgos y se enfocan en las explicaciones positivas al tomar decisiones o hacer juicios. En cambio, cuando nos sentimos mal, es más probable que trabajen procesos cognitivos que requieren mayor esfuerzo y más recursos. La gente que está de mal humor reacciona de modo más lento, sobrestima los riesgos y se enfocan en las explicaciones negativas cuando toma decisiones o hace juicios. Esto indica que las emociones afectan cómo la gente juzga los estímulos sociales y cómo toma decisiones a partir de respuestas conductuales posibles en situaciones sociales.

El impacto que las emociones tienen sobre los estímulos sociales comienza con el reconocimiento y entendimiento de los estados emocionales a partir de las expresiones de estos estados. Desde el descubrimiento de las neuronas espejo, han ido ganando popularidad los modelos del reconocimiento y entendimiento de emociones que enfatizan los procesos de simulación (Goldman, 2006; Grande-García, 2007a; Markman, Klein y Suhr, 2009). De acuerdo con estos modelos, reconocer y entender los estados emocionales en otra persona depende en parte de un conjunto de sistemas neuronales que se activan cuando nosotros mismos experimentamos esos estados. En otras palabras, reconocer y entender emociones en los demás implica *simular* en nuestro propio cerebro las expresiones emocionales observadas.

El reconocimiento y entendimiento emocionales se han investigado ampliamente en estudios conductuales y de neuroimagen. Por ejemplo, ver expresiones faciales provoca expresiones en nosotros mismos, aún sin el reconocimiento consciente del estímulo (Lundqvist y Öhman, 2005). En un estudio (de Gelder, Snyder, Greve, Gerard y Hadijkhan, 2004) se mostró que observar expresiones corporales de miedo no sólo produce un incremento en la actividad de las regiones asociadas con los procesos afectivos, sino también en las áreas relacionadas con la representación de las acciones, lo que demuestra que el mecanismo de contagio del miedo prepara el cerebro para una determinada acción (p. ej., escapar).

La similitud entre la expresión de una emoción y la percepción de la misma, ha sido demostrada para el disgusto.

Rizzolatti y sus colegas (Wicker, Keysers, Plailly, Royet, Gallese y Rizzolatti, 2003) observaron por ejemplo que una porción de la ínsula se activa selectivamente a la exposición de olores desagradables pero, notablemente, esta misma región también se activa con sólo ver a otras personas mostrar expresiones faciales de disgusto. En otros estudios se ha comparado el patrón de activación neuronal durante una experiencia real de dolor y su observación en los demás. En una de estas investigaciones (Morrison, Lloyd, di Pellegrino y Roberts, 2004) los sujetos eran estimulados con una aguja en la mano y después se les mostraba vídeos de otra persona siendo estimulada con la aguja, mientras que en la otra (Jackson, Meltzoff y Decety, 2005) se les mostraba a los sujetos fotografías de alguna extremidad en una situación dolorosa (p. ej., una mano atrapada en la puerta de un automóvil). Los resultados de estos estudios mostraron que durante la observación de las experiencias de dolor en las demás personas, hay una activación de regiones cerebrales involucradas en los aspectos afectivos del dolor, particularmente la corteza cingulada anterior y la ínsula anterior.⁸

Estos hallazgos confirman la idea de que un sistema neuronal que puede involucrar representaciones somatosensoriales y motoras se activa cuando nos representamos estados afectivos propios y de los demás, lo que da un soporte adicional a la tesis de la simulación.

Ahora bien, gran parte de la investigación sobre las emociones se ha enfocado en respuestas a estímulos no sociales como animales peligrosos (serpientes, arañas, osos, etc.) y en recompensas primarias (p. ej., comida) y además se ha tendido a tratar a los estímulos sociales y no sociales como comparables. Sin embargo, los estudios que hemos visto anteriormente y otros, muestran que los estímulos sociales (rostros, cuerpos, personas en situaciones sociales) son una clase especial de estímulos que provocan reacciones emocionales. Norris y Cacioppo (2007) han propuesto que la información social y emocional se procesa de forma interrelacionada con objeto de producir conductas adaptativas y utilizarse para funciones regulatorias para que los individuos puedan interactuar en el ambiente social. Dado que los estímulos sociales son fuertes promotores de reacciones emocionales, estos autores sugieren que tienen la misma utilidad adaptativa que los estímulos emocionales y pueden tener un significado afectivo inherente y potencial.

La ventaja adaptativa de discernir las señales sociales y organizar respuestas conductuales flexibles se pudo haber

⁸ Un punto que debe notarse sobre estos estudios es que la activación neuronal registrada sólo refleja el aspecto afectivo de la empatía al dolor, pero no así el aspecto sensorial, ya que en estas investigaciones no se ha observado la activación de la corteza somatosensorial (SI) al observar experiencias de dolor en los demás (Singer, Seymour, O'Doherty, Kaube, Dolan y Frith, 2004). Sin embargo, en un estudio con estimulación magnética transcraneal (Avenanti, Buetti, Galati y Aglioti, 2005) se reportaron cambios en las representaciones motoras cortico-espinales de los músculos de las manos en sujetos que observaban agujas penetrando la mano o el pie de un modelo humano.

logrado en parte a partir de la selección de sistemas neuronales que originalmente evolucionaron para afrontar sucesos hedónicos (p. ej., estímulos apetitivos o sexuales). Esto significaría, según Norris y Cacioppo, que los estímulos sociales pueden ser procesados rápidamente por las regiones neuronales implicadas en los procesos motivacionales (la corteza orbitofrontal medial; Beer, 2007) y en la generación (amígdala, ínsula anterior, corteza motora; Wicker *et al.*, 2003) y regulación (corteza prefrontal ventrolateral y medial; Ochsner, 2006, 2007) de la respuesta emocional.

Autoconciencia: cómo nos reconocemos y entendemos a nosotros mismos

El problema de la autoconciencia y de cómo se genera un 'yo' o 'sí mismo' (*self*), ha sido tradicionalmente del interés de los filósofos, pero el auge reciente de los estudios de la conciencia y el desarrollo de la neurociencia social han permitido su abordaje con las herramientas de las neurociencias contemporáneas (para una revisión actualizada véase Laureys y Tononi, 2009). Estas investigaciones han dejado claro que la autoconciencia no puede explorarse sin atender a la conciencia que tenemos de los demás. El psicólogo ruso L. S. Vygotsky señaló por ejemplo:

Aquí yace la clave para el problema del Yo de otra persona, del conocimiento de la mente ajena. El mecanismo de conocimiento del sí mismo (autoconciencia) y el del conocimiento de los otros es el mismo ... Tenemos conciencia de nosotros mismos porque la tenemos de los demás y por el mismo método por el cual tenemos conciencia de los demás, porque somos los mismos en relación con nosotros mismos, así como los demás son lo mismo en relación con nosotros (Vygotsky, 1925/1999, p. 77).

De hecho la investigación en neurociencias cognitivas han mostrado que las representaciones a nivel neuronal que tenemos de nosotros mismos y de los demás se superponen, lo que ha conducido a la sugerencia de que a nivel neuronal existen *representaciones compartidas yo-otro* (Decety y Sommerville, 2003). La exploración a nivel neuronal consiste en determinar justamente qué es lo que tienen en común y qué hace únicas a estas representaciones.

Ahora, aunque el yo se ha considerado como un sistema unitario, se puede descomponer en diferentes sistemas neurocognitivos diferentes y disociables (Gillihan y Farah, 2005; Heatherton, Macrae y Kelley, 2004; Klein, 2004; Klein, Rozendal y Cosmides, 2002): autorreconocimiento, sentido de agencia y pertenencia, automonitorización, autorreflexión, autoconcepto, memoria autobiográfica.

Autorreconocimiento facial

Ya vimos la importancia que el reconocimiento de los rostros ajenos tiene para entender a los demás. Los humanos hemos desarrollado además la capacidad para reconocernos

a nosotros mismos; aunque aún se discute si otras especies tienen esta capacidad (véase Keenan, Gallup y Falk, 2003).

Al parecer, en el desarrollo humano esta capacidad aparece hacia el segundo año, momento en el cual los niños ya utilizan los pronombres personales y despliegan ciertas emociones autoconscientes como pena y vergüenza. Usando el paradigma de autorreconocimiento en el espejo,⁹ un experimentador puede poner subrepticamente un objeto (p. ej., un papel adhesivo) en la cabeza de un niño a quien luego se le expone al espejo o se le muestra un vídeo de sí mismo con un ligero retraso (Povinelli, Landau y Perilloux, 1996). Es sabido que la mayoría de los niños a partir de los 18-24 meses ya muestran conductas de autorreconocimiento; en este caso, dirigen su mano hacia sí para quitarse el objeto de su cabeza.

Varios estudios con IRMf en sujetos normales (Devue *et al.*, 2007; Platek y Thomson, 2007) han explorado los correlatos neuronales del autorreconocimiento facial usando fotografías modificadas de adultos y niños que se parecen a los rostros de los sujetos investigados. Cuando los sujetos ven una de estas fotos que se parece a la suya en el cerebro se activan regiones posteromediales (p. ej., corteza del cíngulo, región pecúnea) y estructuras límbicas (corteza cingulada anterior), lo cual sugiere una conexión entre el procesamiento autorreferencial (estructuras mediales) y un componente afectivo (estructuras límbicas) de la información.

Sentido de agencia y sentido de pertenencia: el papel de la automonitorización

Además del autorreconocimiento facial, también debemos ser capaces de reconocer nuestros propios cuerpos y acciones. En general no tenemos dificultad para detectar si un movimiento fue generado por nosotros mismos o por alguien externo a nosotros. Por ejemplo, cuando muevo un brazo sé, primero, que es mío y que, además, yo generé el movimiento. De la misma forma, cuando hablo sé que la voz que escucho es mía y que yo la generé y no la confundo con la de alguien más que esté hablando. Asimismo, cuando pienso algo, sé que mi pensamiento me pertenece a mí y que no es otra persona quien está pensando “dentro de mi cabeza”. Esto, *prima facie*, parece obvio. Sin embargo, ¿cómo hace el cerebro para que ocurra? En otros términos, ¿cómo hace el cerebro para distinguir las representaciones compartidas yo-otro?

De acuerdo con Jeannerod (2003), el mecanismo por el cual somos conscientes de nuestras propias acciones y que al

mismo tiempo nos permite distinguirlas de las acciones de los demás, es un mecanismo de vital importancia ya que, en primer lugar, la capacidad para reconocernos a nosotros mismos como los agentes (*sentido de agencia*) y los dueños (*sentido de pertenencia*) de nuestras acciones, percepciones o emociones, es el proceso mediante el cual el yo se construye como una entidad independiente del mundo externo, y por otro lado, la capacidad para atribuir una acción a su agente correcto (uno mismo u otra persona) es un prerrequisito para establecer la comunicación social y por lo tanto es fundamental para la cognición social.

Aunque se han propuesto varias hipótesis sobre este mecanismo, la investigación más reciente basada en estudios de neuroimagen sugiere cierto mecanismo de *automonitorización*. Íntimamente relacionado con este mecanismo se encuentra la anticipación de las consecuencias sensoriales de nuestras acciones. Esta capacidad anticipatoria nos permite determinar si las señales sensoriales son resultado de acciones auto-generadas o fueron provocadas por un evento ajeno a nosotros. Para lograr esto, debe haber un mecanismo de predicción interno que utilice una *copia eferente* del comando de las acciones motoras para poder predecir las consecuencias sensoriales que tendrán nuestras acciones. Esta predicción se utiliza entonces para cancelar el efecto sensorial de una acción motora. En la investigación contemporánea del control motor, se ha determinado que el cerebro utiliza dos tipos de modelos internos. El primero es un control de retroalimentación mediante el cual el cerebro monitoriza las señales sensoriales y utiliza esta información para actuar directamente sobre los miembros en sí para llevar a cabo un movimiento. El otro modelo, llamado ‘modelo hacia delante’ (*forward model*), propuesto por Daniel Wolpert y sus colegas (Wolpert, Ghahramani y Jordan, 1995), es un modelo mediante el cual los eventos autoproducidos pueden ser reconocidos y cancelados utilizando los errores de predicción sensorial hechos por un modelo interno hacia delante. Entonces, cuando tenemos una sensación, su fuente es determinada por nuestro cerebro al predecir las consecuencias sensoriales de las acciones auto-generadas basado en la copia eferente del comando motor. Las consecuencias sensoriales anticipadas se comparan entonces con la retroalimentación sensorial en curso a partir del movimiento. Nuestro cerebro puede anticipar correctamente las sensaciones autoproducidas sobre la base de comandos motores, y en consecuencia habrá poca o nula discrepancia sensorial resultado de la comparación entre la retroalimentación sensorial anticipada y la retroalimentación sensorial en curso. En contraste, las sensaciones generadas externamente no se asocian con ninguna copia eferente y por lo tanto no pueden ser anticipadas por el modelo y en consecuencia producirán un elevado nivel de discrepancia sensorial. Mediante este sistema, nuestro cerebro puede cancelar las sensaciones inducidas por el movimiento auto-generado y por consiguiente distinguir los eventos sensoriales debidos al movimiento autoproducido de la retroalimentación sensorial provocada por los eventos externos, como lo es el contacto con los objetos físicos.

⁹ Esta famosa y controvertida técnica fue desarrollada por Gordon Gallup (1970). En el procedimiento estándar se anestesia un animal al que se ha expuesto a un espejo y se le pone una marca roja en su frente con una tinta inodora y no tóxica. Cuando el animal despierta, la frecuencia con la cual éste toca la marca en su cabeza se mide primero en ausencia del espejo y después con él. Gallup encontró que los chimpancés y los orangutanes generalmente tocaban la marca en su cabeza con más frecuencia cuando el espejo estaba presente, mientras que los monos y gorilas tocaban la marca con la misma frecuencia baja en ambas condiciones.

Ahora, hay dos propuestas principales muy similares que intentan explicar el mecanismo de automonitorización. La primera (Frith, Blakemore y Wolpert, 2000a, b) se basa en el 'modelo hacia delante' del control motor el cual, en condiciones normales, predice y cancela las consecuencias sensoriales de las acciones autoproducidas. Un impedimento en este mecanismo de predicción y cancelación ocasiona que las sensaciones autoproducidas sean clasificadas por el cerebro como producidas externamente y por lo tanto que se confundan las representaciones del yo y de los otros. Este mecanismo podría explicar entonces los síntomas positivos de la esquizofrenia como las alucinaciones auditivas y los delirios de control. A nivel neuronal, estos síntomas están asociados con una hiperactividad en las regiones parietales. Frith y sus colaboradores sugieren que esta hiperactividad es resultado de una falla del cerebro para atenuar las respuestas a las sensaciones de los movimientos de los miembros aunque éstos sean anticipados sobre la base de los movimientos pretendidos o simulados. La falta de atenuación puede surgir de desconexiones cortico-corticales que previenen el surgimiento de señales inhibitorias en las regiones frontales, las cuales generan los comandos motores que llegan a las áreas sensoriales apropiadas.

De acuerdo con la otra propuesta (Jeannerod, 2003) las señales internas autogeneradas ejercen una influencia inhibitoria sobre aquellas regiones corticales responsables de analizar los efectos de una acción. La falta de inhibición y de hiperactividad correlativa en esas regiones (debida a la interrupción de estas señales auto-generadas, por ejemplo) referiría automáticamente el origen de la acción a un agente externo. Inversamente, la falta de desinhibición conduciría a una sobreatribución del yo. Según Jeannerod, el impedimento específico de este mecanismo en la esquizofrenia explicaría los síntomas positivos de esta enfermedad.

Autorreflexión

Aunque pocos dudarían que otras especies tienen experiencias, los seres humanos somos al parecer la única especie que puede reflexionar sobre sus propios estados mentales. Diversos estudios con neuroimágenes han mostrado que esta capacidad autorreflexiva se correlaciona notablemente con actividad en la corteza prefrontal media (CPFM) (Gillihan y Farah, 2005; Stuss, Rosenbaum, Malcolm, Christiana y Keenan, 2005).

Los estudios que aíslan de forma más directa el acto de autorreflexión han examinado la activación neuronal cuando los participantes de los experimentos indican su respuesta emocional en curso hacia una imagen ("¿qué tan placentero se siente con respecto a esta imagen?") en comparación con juicios no autorrelevantes ("¿Esta imagen es de una escena interna o externa?"). En estos estudios (Gusnard, Akbudak, Shulman y Raichle, 2001; Gusnard, 2006; Macrae, Heatherton y Kelley, 2004; Ochsner *et al.*, 2005) la CPFM era más activa durante la autorreflexión que durante las tareas de control.

De acuerdo con Gillihan y Farah (2005), una dificultad al interpretar estos y otros resultados similares viene de las disimilitudes entre las condiciones de comparación autorreflexivas y no autorreflexivas. En estas investigaciones la tarea de autorreflexión tiene un componente afectivo, mientras que la tarea de comparación no, por lo cual se esperaría activación de las regiones prefrontales medias. De hecho, se ha encontrado que la evaluación afectiva activa estas áreas independientemente de autorreflexión (Zysset, Huber, Ferstl y von Cramon, 2002). Sin embargo, se ha encontrado también que la autorreflexión sobre los estímulos emocionales se asocia con actividad reducida en la amígdala, región implicada en los procesos afectivos automáticos (Northoff y Berm-pohl, 2004). De acuerdo con Lieberman (2007), aunque parezca paradójico que reflexionar sobre nuestros propios estados emocionales se relacione con una reducción en esos estados, esto sugiere, no obstante, que los estados emocionales y la autorreflexión no son necesariamente isomórficos.

Auto-concepto

Dentro del estudio de los procesos de autorreferentes, la autorreflexión sobre conceptos (p. ej., rasgos, adjetivos) que se aplican a nosotros mismos (auto-concepto) ha recibido gran atención en la psicología y más recientemente en la neurociencia cognitiva. Algunos de estos estudios han examinado la actividad cerebral involucrada en determinar si los conceptos y enunciados son auto-descriptivos ("alto", "sincero", "saludable", etc.). En la mayoría se utilizan tareas de control. Por ejemplo, se pide a los sujetos establecer el número de vocales en los conceptos (Johnson, Baxter, Wilder, Pipe, Heiserman y Prigatano, 2002) o determinar si un adjetivo o término describe a un amigo cercano, a un conocido, a un político o si el concepto es socialmente deseable (Craik *et al.*, 1999; Kelley, Macrae, Wyland, Caglar, Inati y Heatherton, 2002; Ochsner *et al.*, 2005). Prácticamente todos estos estudios reportan gran actividad en la corteza prefrontal (especialmente la CPFM) durante las tareas de autoconcepto.

Sin embargo, Gillihan y Farah (2005) sugieren ser cautelosos al momento de interpretar estos datos. Dada la asociación entre las regiones mediales y orbitales de la corteza prefrontal tanto en el conocimiento de las personas como en el procesamiento afectivo, es posible que la activación de estos sectores sea función de la cantidad y tipo de conocimiento más que conocimiento del yo *vs.* otros *per se.* Además, aunque en estas investigaciones se incluyen condiciones control que implican personas, en algunos casos la persona control es una figura pública para la cual los sujetos pueden tener poco conocimiento, así como menos respuesta emocional. Gillihan y Farah proponen para la experimentación futura usar personas más cercanas emocionalmente (p. ej., el cónyuge) y variar la familiaridad y otros atributos para obtener mejores resultados acerca de las regiones involucradas en la autorreflexión.

Memoria autobiográfica

El término *memoria autobiográfica* se refiere a “la recuperación de experiencias personales pasadas” (Fujiwara y Markowitsch, 2005, p. 68) y por lo tanto es esencial para nuestro sentido del yo. La vívida experiencia de estos recuerdos se relaciona en parte con la evocación de estados emocionales previamente experimentados.

La memoria autobiográfica es una de las funciones más complejas de investigar usando las técnicas de neuroimagen. Esta complejidad se ve reflejada en el hecho de que esta función se relaciona con la actividad de una gran red de regiones cerebrales que implican regiones cerebrales centrales (la formación del hipocampo), áreas relacionadas con el autorreconocimiento y la autorreflexión (corteza prefrontal media) y sectores de integración sensorio-emocional (corteza posterior de asociación y giro cingulado posterior) (Fink, Markowitsch, Reinkemeier, Bruckbauer, Kessler y Heiss, 1996; Greenberg y Rubin, 2003).

Dado que la memoria autobiográfica requiere todas estas áreas, las alteraciones en esta función en pacientes neurológicos y psiquiátricos rara vez corresponden a zonas cerebrales circunscritas. En cambio, según Fujiwara y Markowitsch (2005), las alteraciones autobiográficas pueden ser resultado de lesiones o perturbaciones funcionales que interrumpen el procesamiento de información dentro de esta red distribuida de sectores cerebrales. Y aunque aún queda mucha investigación acerca de este complejo fenómeno, lo cierto es que la memoria autobiográfica, las emociones y los procesos autorreferentes están íntimamente interconectados.

Autorregulación

La capacidad de autorregulación es crucial para vivir en el mundo social, ya que debemos ser capaces de regular nuestros estados mentales (especialmente los afectivos) y nuestra conducta para determinar si resulta apropiada en un contexto determinado. De lo contrario seríamos víctimas de nuestros impulsos y no podríamos sobrevivir en la sociedad. La capacidad de autorregulación ha recibido gran atención desde hace varios años y más recientemente en la neurociencia cognitiva (Banfield, Wyland, Macrae, Münte y Heatherton, 2004; Thompson-Schill, Bedny y Goldberg, 2005).

Tomando como base las ideas de Vygotsky, el médico y psicólogo ruso Alexander Luria llevó a cabo una serie de investigaciones sobre la función reguladora del lenguaje y su desarrollo ontogenético. Estos estudios llevaron a Luria y sus colegas al análisis de lo que llamaron la *organización cerebral de las actividades conscientes programadas* del ser humano, a partir de la exploración de sus alteraciones en caso de daño cerebral focal. De acuerdo con Luria (1978) las lesiones en las regiones frontales del cerebro no resultan en déficit de las funciones sensoriales, motoras y del habla, pero ello no significa que estas regiones no jueguen un papel en la organización y regulación de la conducta humana. Las lesiones masivas de las regiones frontales resultan en un marcado deterioro

de las formas complejas de conducta consciente controladas por programas que se organizan con la participación del lenguaje (Luria y Homskaya, 1969). Luria (1973, 1980) descubrió que el daño masivo en las zonas frontales altera considerablemente las formas superiores de conducta ligadas a una meta programada y son reemplazadas por acciones impulsivas, por imitaciones de acciones motoras percibidas inmediatamente (reacción ecopraxica) o por repeticiones de acciones motoras estereotipadas (inercia motora).

Guiados actualmente por las técnicas de neuroimagen, los investigadores contemporáneos han determinado funciones regulatorias más específicas para las regiones frontales del cerebro. Por ejemplo, en un estudio (MacDonald, Cohen, Stenger y Carter, 2000) se examinó el proceso mediante el cual los individuos anulaban intencionalmente una respuesta prepotente. Las dos regiones que se asociaban con este proceso eran la corteza cingulada dorsolateral y la corteza prefrontal lateral. Otros estudios (Botvinick, Cohen y Carter, 2004) han implicado la corteza cingulada en la detección del conflicto entre una meta en curso y la respuesta prepotente más que en el control de la misma. La corteza prefrontal lateral se ha ligado a la retención de la meta en la memoria de trabajo u operativa y en la implementación de control arriba-abajo requerido para producir respuestas adecuadas (Aron, Robbins y Poldrack, 2004). La activación de esta región también se ha relacionado con actividades en las cuales los sujetos deben inhibir sus creencias para razonar correctamente (Goel y Dolan, 2003).

Otras investigaciones han explorado recientemente el autocontrol de las respuestas y experiencias emocionales (Carver, 2004; Larsen y Prizmic, 2004). En estos estudios se ha examinado la reevaluación como estrategia de autocontrol emocional. La reevaluación implica en general reformular un suceso emocional negativo de tal manera que al reconsiderarlo se vuelva menos aversivo o tenga consecuencias menos negativas.

En estudios con neuroimagen se ha encontrado que en los procesos reevaluativos comúnmente se activan dos regiones principales, la corteza prefrontal lateral y la ventromedial, independientemente de que la reevaluación se enfoque en intentar reducir el significado emocional de imágenes altamente aversivas, la anticipación de dolor físico, películas tristes o eróticas (Ochsner, 2006, 2007). Como en la autorreflexión, la autorregulación de las experiencias emocionales produce una actividad baja en la amígdala (Phelps, 2005a, b), lo que también puede indicar que los procesos autorregulatorios funcionan con relativa independencia de los procesos emocionales automáticos (Gray, Schaefer, Braver y Most, 2005).

Navegando el mundo social

Buena parte de nuestras vidas despiertos pasa navegando el mundo social interactuando con las demás personas, nuestros seres queridos, nuestros amigos, conocidos y gente que no conocemos. En las secciones anteriores hemos venido

revisando cuáles pueden ser los mecanismos cerebrales que hacen posible esto y que se desarrollaron durante el curso de la evolución de nuestra especie justamente para facilitarnos vivir en el entorno social y cultura (Grande-García, 2007b). Coordinamos nuestras actividades con las de los demás, nos retroalimentamos de los otros para entendernos a nosotros mismos, le damos sentido a las otras personas basados en nuestras teorías de la mente y desarrollamos actitudes personales acerca de los grupos sociales. Asimismo nos preocupa estar relacionados con nuestros seres queridos y no queremos ser rechazados ni ser maltratados injustamente por los demás. En conjunto, estos procesos contribuyen a tener un medio social coherente en el cual nos ajustamos constantemente para adecuarnos a las normas de la mayoría y en general para adaptarnos al ambiente social.

Actitudes y prejuicios

Las actitudes tienen una función de suma importancia en nuestras vidas sociales ya que apoyan y definen nuestras identidades sociales. El sentido de que algo nos parece bueno o malo, positivo o negativo, agradable o desagradable, es crucial para casi toda conducta. De hecho estos procesos evaluativos se presentan todo el tiempo en nuestra vida cotidiana. Las actitudes no son monolitos y de acuerdo con Cunningham y Johnson (2007), se pueden descomponer en unidades más elementales ya que son el resultado de múltiples procesos afectivos y cognitivos que generan evaluaciones cualitativamente diferentes.

Varios estudios sugieren primero distinguir entre la valencia (negatividad o positividad) y la intensidad (activación o *arousal*, en inglés), y después entre valencia negativa y positiva. En estudios con IRMf (Cunningham, Raye y Johnson, 2004; Herbert, Ethofer, Anders, Junghofer, Wildgruber, Grodd y Kissler, 2009) la intensidad se asocia con activación en la amígdala, mientras que la valencia (sobre todo negativa) se asocia con activación en los sectores prefrontales derechos. Con respecto a la valencia en específico, estos mismos estudios han encontrado que la corteza frontal inferior derecha y la ínsula anterior parecen estar involucradas en evaluar negativamente a los estímulos, mientras que las valoraciones positivas se correlacionan más con actividad en la corteza orbitofrontal y los ganglios basales.

Las investigaciones con neuroimagen se han enfocado principalmente en identificar las regiones cerebrales implicadas en las actitudes explícitas (monitorización y regulación de la información evaluativa, evaluación deliberada) e implícitas (evaluación más automática). Cuando los sujetos expresan actitudes explícitas hacia conceptos, nombres famosos, figuras geométricas o pinturas, la activación tiende a incrementarse en las zonas frontoparietales laterales y mediales, comparada cuando se hacen juicios no evaluativos de los mismos estímulos (Cunningham, Raye y Johnson, 2004). Estas regiones se han asociado con los procesos de autorregulación, según lo hemos visto en secciones anteriores, y son consistentes con la idea de que la expresión de actitudes explícitas depende de procesos regulatorios. En

plícitas depende de procesos regulatorios. En un estudio con potenciales relacionados a eventos (Cunningham, Espinet, DeYoung y Zelazo, 2005) se observó que la activación en las regiones prefrontales laterales asociada con actitudes explícitas, aparece al menos 400 milisegundos después de la presentación del objeto actitudinal, implicando estos sectores cerebrales en el procesamiento controlado de las actitudes.

Con respecto a las actitudes implícitas, se han estudiado objetos actitudinales negativos (rostros de personas afroamericanas) y positivos (rostros de personas caucásicas) mientras los sujetos experimentales (personas caucásicas norteamericanas) llevan a cabo tareas no evaluativas (p. ej., juicios sobre género). En estas investigaciones (Cunningham y Johnson, 2007) se ha encontrado que la amígdala se activa más hacia los objetos actitudinales negativos que hacia los positivos, lo que refuerza hallazgos anteriores en psicología social, de que muchas personas caucásicas en los Estados Unidos tienen actitudes negativas implícitas hacia las personas de color, según lo vimos en la introducción.

Algunas de estas investigaciones con neuroimagen han combinado el estudio de la autorregulación con la exploración de las actitudes relacionadas con la raza con la finalidad de entender los mecanismos por los cuales las personas controlan sus prejuicios. Como en el autocontrol en general, parece ser que la corteza del cíngulo está implicada en detectar si una actitud indeseable es prepotente y está por ser revelada, en tanto que las regiones prefrontales tienden a estar involucradas en ejercer control y disminuir la actividad de la amígdala (Amodio, Devine y Harmon-Jones, 2007). Se ha mostrado también que el deseo de regular la expresión de una actitud particular está asociada con mayor actividad de estas mismas regiones ante la presencia del objeto actitudinal.

Relaciones social y rechazo social

La necesidad de tener contacto social con los demás y de ser aceptado es un poderoso motivador que guía nuestras interacciones con nuestros seres queridos, amigos, conocidos e incluso con gente desconocida. En una serie de estudios, el psicólogo de la salud Bert Uchino y sus colaboradores (Uchino, Holt-Lunstad, Uno, Campo y Reblin, 2007) ha investigado la relación que existe entre la salud y las relaciones sociales. Por ejemplo, en algunos de sus experimentos se han enfocado en el apoyo social bajo dos dimensiones: (1) percibir disponibilidad de apoyo y (2) recibir o no recibir apoyo. En un experimento asignaron al azar a algunos sujetos a condiciones de no apoyo o de percibir disponibilidad de apoyo por parte de un experimentador durante una tarea estresante como hablar en público. A los participantes en la condición de percibir disponibilidad de apoyo se les indicó que el experimentador estaría a su disposición si necesitaban ayuda. Uchino y sus colegas descubrieron que en esta condición donde a los sujetos se les mostraba disponibilidad de recibir apoyo tenían su presión sanguínea más baja comparada con aquellos sujetos que no recibían apoyo ni percibían

disponibilidad de recibirlo. De acuerdo con Uchino *et al.* (2007) estos resultados son interesantes debido a que una reactividad cardiovascular elevada durante situaciones estresantes puede estar ligado a incrementos graduales de la presión de la sangre en la vida de una persona y que la hacen más vulnerable a padecer enfermedades cardíacas.

Recientes investigaciones se han enfocado también en la oxitocina como una hormona importante para las relaciones sociales. La oxitocina es una hormona hipotalámica que se ha relacionado fuertemente con la eyección de leche materna durante la lactancia y también con las contracciones uterinas durante el alumbramiento. Sin embargo, la oxitocina parece variar de acuerdo con varios estímulos sociales (p. ej., el contacto físico) y tiene efectos desestresantes tanto en el cerebro como otros sistemas fisiológicos más periféricos (Taylor y Gonzaga, 2007). Por ejemplo, la liberación de oxitocina está asociada con reducciones en los niveles de cortisol, presión sanguínea y actividad del sistema nervioso simpático, así como con incrementos en la actividad parasimpática (Carter, 2007). Parece ser también que los efectos antiestresantes de la estimulación de oxitocina se hacen más pronunciados con el tiempo; por lo tanto, los individuos en relaciones sociales estables y duraderas experimentan los mayores beneficios.

Un interesante fenómeno social que ha sido estudiado recientemente es el llamado *dolor social*, es decir, la experiencia estresante en respuesta al rechazo o exclusión social. A primera vista dado su carácter social la experiencia de rechazo social parece no tener una base fisiológica como el dolor físico. Por ejemplo, la noción común que tenemos de que el dolor de perder a alguien querido es similar a aquel que es causado por una lesión física es más metafórico que real. Sin embargo, ciertos resultados de estudios con neuroimagen sugieren que mecanismos neuronales similares subyacen tanto al dolor físico como a la experiencia dolorosa asociada con la separación o el rechazo sociales.

Se sabe que la corteza cingulada anterior actúa como un 'sistema de alarma' neuronal o monitor de conflicto que detecta cuándo alguna respuesta automática es inapropiada o se encuentra en conflicto con las metas de una acción. No es de sorprender que el dolor, siendo la señal de alarma más primitiva y enraizada en los organismos vivos de que "algo anda mal", activa esta zona cerebral, como ya lo habíamos visto en secciones anteriores. Más específicamente la parte dorsal de esta región está asociada principalmente con el aspecto afectivo del dolor (Singer *et al.*, 2004), aunque parece ser también que con el aspecto sensorial del dolor (Avenanti *et al.*, 2005).

En una serie de experimentos, Naomi Eisenberger y Matthew Lieberman (Eisenberger, Lieberman y Williams, 2003; Lieberman y Eisenberger, 2006) registraron la actividad cerebral mediante IRMf mientras los sujetos participaban en un juego de pelota virtual en línea y descubrieron que si los sujetos eran excluidos del juego, había una gran activación de la corteza cingulada anterior, la ínsula y la corteza prefrontal ventral derecha, patrón de actividad neuronal que es muy similar a la que se presenta en situaciones de dolor físico.

Eisenberger y sus colegas sugieren entonces que el dolor social es análogo en su función neurocognitiva al dolor físico, alertándonos cuando nuestras relaciones sociales han sido dañadas.

Conclusiones, discusión y direcciones para el futuro

La neurociencia social es un nuevo y excitante campo de investigación. La cantidad de estudios y el número de investigadores que se han sumado al estudio de las bases biológicas de la cognición social ha crecido exponencialmente desde que Cacioppo y Berntson acuñaron el término neurociencia social a principios de los años 1990. En este artículo he hecho una revisión global de los principales temas de los cuales se encarga esta nueva disciplina, sobre todo con respecto a los procesos sociales y sus bases neurobiológicas. Debido a las limitaciones de espacio de este artículo, requeriría un trabajo mucho mayor revisar las líneas de investigación y los temas de la neurociencia social (desarrollo ontogenético y filogenético de los procesos sociales; neurología, neuropsicología y neuropsiquiatría de la conducta y cognición sociales; cognición moral; empatía; formación de esquemas, representaciones y estereotipos sociales; simulación artificial de la conducta social, etc.) sobre las cuales ya se está trabajando y los diferentes niveles que se exploran (bioquímico y neuroendocrino, neuronal, modular, sistemas, etc.).

Hace varios años el psicólogo francés Serge Moscovici (1976) acuñó el término *representaciones sociales* para referirse a un cuerpo de conocimientos (en el que se incluyen estereotipos, opiniones, creencias, valores, normas, actitudes, prejuicios, etc.) cuya función es hacer inteligible e integrar a los individuos en la realidad física y social, y organizar sus conductas y sistemas comunicativos. Desde entonces los psicólogos sociales se han dedicado a estudiar estas 'representaciones sociales' con el objeto de entender y poder controlar la dinámica y los determinantes de las interacciones sociales.

Un problema con esta concepción es que los psicólogos no dejan claro cuáles son sus criterios de individuación de las representaciones sociales y mucho menos cuáles son sus bases biológicas. Aunque la neurociencia social no toma como base este enfoque en psicología social, en cierto sentido se podría decir que gracias a esta nueva disciplina se pueden estudiar ya las bases biológicas que subyacen a las representaciones sociales. Creo que los teóricos que las estudian se verían enormemente beneficiados si se acercan a la investigación en neurociencia social.

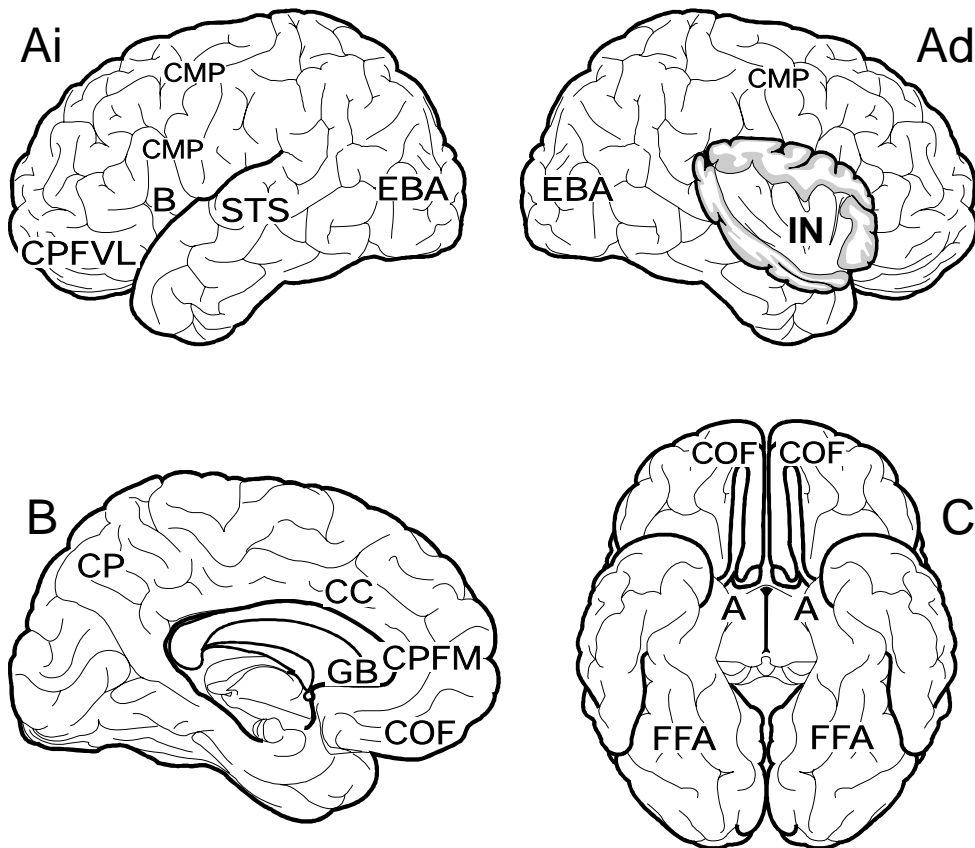
Por último, dada la complejidad de los fenómenos psicológico y social, y en tanto ciencia especial naciente que es la neurociencia social, aún falta una cantidad de cuestiones por resolver y mayor investigación. Por ejemplo, aunque ya hay estudios al respecto, se debe investigar con más detalle el desarrollo ontogenético (Marshall y Fox, 2006), la evolución filogenética (Santos *et al.*, 2007) y las diferencias de género

(Geary, 2002) de los sistemas neuronales que subyacen a la cognición social.

Los trabajos en neurociencia social pueden también retroalimentar y retroalimentarse de la investigación en inteligencia artificial que intenta desarrollar sistemas robóticos (p. ej., mediante modelación de neuronas espejo) que puedan imitar, aprender e interactuar en ambientes sociales (Breazel,

Buchsbaum, Gray, Gatenby y Blumberg, 2005; Demiris y Johnson, 2003; Grande-García, 2008b).

Espero pues que esta introducción y revisión sirva para que profesores y alumnos de psicología, neurociencias y disciplinas afines, se acerquen a esta nueva y fascinante disciplina.



FFA = Área Fusiforme para los Rostros
EBA = Área Extraestriada para los Cuerpos
CMP = Corteza Motora Primaria
STS = Surco Temporal Superior
B = Área de Broca
IN = Ínsula
CP = Corteza Precúnea
CC = Corteza del Cíngulo
CPFM = Corteza Prefrontal Media
CPFVL = Corteza Prefrontal Ventrolateral
COF = Corteza Orbitofrontal
A = Amígdala
GB = Ganglios Basales

Figura 1: Esquema de las principales regiones cerebrales mencionadas en el artículo. **Ai.** Visión dorsal izquierda. **Ad.** Visión dorsal derecha. **B.** Visión medial. **C.** Visión ventral. (Figura del autor).

Referencias

- Abu-Akel, A. (2003). A neurobiological mapping of theory of mind. *Brain Research Reviews* 43, 29-40.
- Adolphs, R. (1999). Social cognition and the human brain. *Trends in Cognitive Sciences*, 3, 469-479.
- Adolphs, R. (2003). Cognitive neuroscience of human social behavior. *Nature Reviews Neuroscience*, 4, 165-178.
- Adolphs, R., Tranel, D. y Damasio, A. R. (1998). The human amygdala in social judgment. *Nature*, 393, 470-474.
- Allison, T., Puce, A. y McCarthy, G. (2000). Social perception from visual cues: role of the STS region. *Trends in Cognitive Sciences*, 4, 267-278.
- Amodio, D. M., Devine, P. G. y Harmon-Jones, E. (2007). Mechanisms for the regulation of intergroup responses: insights from a social neuroscience approach. En E. Harmon-Jones y P. Winkielman (Eds.), *Social neuroscience: integrating biological and psychological explanations of social behavior* (pp. 353-375). Nueva York: The Guilford Press.
- Anderson, S. W., Bechara, A., Damasio, H., Tranel, D. y Damasio, A. R. (1999). Impairment of social and moral behavior related to early damage in human prefrontal cortex. *Nature Neuroscience*, 2, 1032-1037.
- Aron, A. R., Robbins, T. W. y Poldrack, R. A. (2004). Inhibition and the right inferior frontal cortex. *Trends in Cognitive Sciences*, 8, 170-177.
- Astafiev, S. V., Stanley, C. M., Shulman, G. L. y Corbetta, M. (2004). Extrastriate body area in human occipital cortex responds to the performance of motor actions. *Nature Neuroscience*, 7, 542-548.
- Avenanti, A., Buetti, D., Galati, G. y Aglioti, S. M. (2005). Transcranial magnetic stimulation highlights the sensorimotor side of empathy for pain. *Nature Neuroscience*, 8, 955-960.
- Banfield, J. F., Wyland, C. L., Macrae, C. N., Münte, T. F. y Heatherton, T. F. (2004). The cognitive neuroscience of self-regulation. En R. F. Baumeister y K. D. Vohs (Eds.), *Handbook of self-regulation: research, theory, and practice* (pp. 62-83). Nueva York: The Guilford Press.
- Baron-Cohen, S., Leslie, A. M. y Frith, U. (1985). Does the autistic child have a "theory of mind"? *Cognition*, 21, 37-46.
- Beer, J. S. (2007). The importance of emotion-social cognition interactions for social functioning. En E. Harmon-Jones y P. Winkielman (Eds.), *Social neuroscience: integrating biological and psychological explanations of social behavior* (pp. 15-30). Nueva York: The Guilford Press.
- Blakemore, S.-J., Winston, J. y Frith, U. (2004). Social cognitive neuroscience: where are we heading? *Trends in Cognitive Sciences*, 8, 216-222.
- Bloom, P. y German, T. P. (2000). Two reasons to abandon the false belief task as a test of theory of mind. *Cognition*, 77, B25-B31.
- Botvinick, M. M., Cohen, J. D. y Carter, C. D. (2004). Conflict monitoring and anterior cingulate cortex: an update. *Trends in Cognitive Sciences*, 8, 539-546.
- Brezel, C., Buchsbaum, D., Gray, J., Gatenby, D. y Blumberg, B. (2005). Learning from and about others: towards using imitation to bootstrap the social understanding of others by robots. *Artificial Life*, 11, 31-62.
- Brothers, L. (2002). The social brain: a project for integrating primate behavior and neurophysiology in a new domain. En J. T. Cacioppo, G. G. Berntson, R. Adolphs, C. S. Carter, R. J. Davidson, M. K. McClintock, B. S. McEwen, M. J. Meaney, D. L. Schacter, E. M. Sternberg, S. S. Suomi y S. E. Taylor (Eds.), *Foundations in social neuroscience* (pp. 367-385). Cambridge, MA: MIT Press. (Trabajo original publicado en 1990).
- Bruce, V. y Young, A. (1986). Understanding face recognition. *British Journal of Psychology*, 77, 305-327.
- Brüne, M. y Brüne-Cohrs, U. (2006). Theory of mind—evolution, ontogeny, brain mechanisms and psychopathology. *Neuroscience and Biobehavioral Reviews*, 30, 437-455.
- Brüne, M., Ribbert, H. y Schiefelhövel, W. (Eds.) (2003). *The social brain: evolution and pathology*. Chichester, West Sussex, Reino Unido: John Wiley & Sons.
- Butman, J. (2001). La cognición social y la corteza cerebral. *Revista Neurológica Argentina*, 26, 117-122.
- Cacioppo, J. T. y Berntson, G. G. (1992). Social psychological contributions to the decade of the brain: the doctrine of multilevel analysis. *American Psychologist*, 47, 1019-1028.
- Cacioppo, J. T. y Berntson, G. G. (2002). Social neuroscience. En J. T. Cacioppo, G. G. Berntson, R. Adolphs, C. S. Carter, R. J. Davidson, M. K. McClintock, B. S. McEwen, M. J. Meaney, D. L. Schacter, E. M. Sternberg, S. S. Suomi y S. E. Taylor (Eds.), *Foundations in social neuroscience* (pp. 3-10). Cambridge, MA: MIT Press.
- Cacioppo, J. T. y Berntson, G. G. (2004). Social neuroscience. En M. S. Gazzaniga (Ed.), *The cognitive neurosciences* (3a. ed., pp. 977-985). Cambridge, MA: MIT Press.
- Cacioppo, J. T. y Berntson, G. G. (Eds.) (2005). *Social neuroscience: key readings*. Nueva York: Psychology Press.
- Cacioppo, J. T., Visser, P. S. y Pickett, C. L. (2006). *Social neuroscience: people thinking about thinking people*. Cambridge, MA: MIT Press.
- Cacioppo, J. T., Berntson, G. G., Adolphs, R., Carter, C. S., Davidson, R. J., McClintock, M. K., McEwen, B. S., Meaney, M. J., Schacter, D. L., Sternberg, E. M., Suomi, S. S. y Taylor, S. E. (Eds.), *Foundations in social neuroscience*. Cambridge, MA: MIT Press.
- Calvo-Merino, B., Glaser, D. E., Grèzes, J., Passingham, R. E. y Haggard, P. (2005). Action observation and acquired motor skills: an fMRI study with expert dancers. *Cerebral Cortex*, 8, 1243-1249.
- Carruthers, P. y Smith, P. K. (Eds.) (1996). *Theories of theories of mind*. Nueva York: Cambridge University Press.
- Carter, S. (2007). Neuropeptides and the protective effects of social bonds. En E. Harmon-Jones y P. Winkielman (Eds.), *Social neuroscience: integrating biological and psychological explanations of social behavior* (pp. 425-438). Nueva York: The Guilford Press.
- Carver, C. S. (2004). Self-regulation of action and affect. En R. F. Baumeister y K. D. Vohs (Eds.), *Handbook of self-regulation: research, theory, and practice* (pp. 13-39). Nueva York: The Guilford Press.
- Cheney, D. L. y Seyfarth, R. M. (1990). *How monkeys see the world: inside the mind of another species*. Chicago: University of Chicago Press.
- Cowan, W. M., Harter, D. H. y Kandel, E. R. (2000). The emergence of modern neuroscience: some implications for neurology and psychiatry. *Annual Review of Neuroscience*, 23, 343-391.
- Cozolino, L. (2006). *The neuroscience of human relationships: attachment and the developing social brain*. Nueva York: W. W. Norton & Co.
- Craik, F., Moroz, T., Moscovitch, M., Stuss, D., Wincour, G., Tulving, E. y Kapur, S. (1999). In search of the self: a positron emission tomography study. *Psychological Science*, 10, 26-34.
- Cunningham, W. A. y Johnson, M. K. (2007). Attitudes and evaluation: toward a component process framework. En E. Harmon-Jones y P. Winkielman (Eds.), *Social neuroscience: integrating biological and psychological explanations of social behavior* (pp. 227-245). Nueva York: The Guilford Press.
- Cunningham, W. A., Espinet, S. D., DeYoung, C. G. y Zelazo, P. D. (2005). Attitudes to the right- and left- frontal ERP asymmetries associated with stimulus valence and processing goals. *NeuroImage*, 28, 827-834.
- Cunningham, W. A., Raye, C. L. y Johnson, M. K. (2004). Implicit and explicit evaluation: fMRI correlates of valence, emotional intensity, and control in the processing of attitudes. *Journal of Cognitive Neuroscience*, 16, 1717-1729.
- Damasio, A. (1994). *Descartes' error: emotion, reason, and the human brain*. Nueva York: Penguin Books.
- de Gelder, B., Snyder, J., Greve, D., Gerard, G. y Haidjkan, N. (2004). Fear fosters flight: a mechanism for fear contagion when perceiving emotion expressed by a whole body. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 47, 16701-16706.
- Decety, J. e Ickes, W. (Eds.) (2009). *The social neuroscience of empathy*. Cambridge, MA: MIT Press.
- Decety, J. y Sommerville, J. A. (2003). Shared representations between self and other: a social cognitive neuroscience view. *Trends in Cognitive Sciences*, 7, 527-533.
- Demiris, Y. y Johnson, M. (2003). Distributed, predictive perception of actions: a biologically inspired robotics architecture for imitation and learning. *Connection Science*, 15, 231-243.
- Devue, C., Collette, F., Baiteau, E., Degueldre, C., Luxen, A., Maquet, P. y Brédart, S. (2007). 'Here I am: The cortical correlates of visual self-recognition', *Brain Research*, 1143, 169-182.

- Downing, P. E., Jiang, Y., Shuman, M. y Kanwisher, N. (2001). A cortical area selective for visual processing of the human body. *Science*, 293, 2470-2473.
- Easton, A. y Emery, N. J. (Eds.) (2005). *The cognitive neuroscience of social behavior*. Hove, East Sussex, Reino Unido: Psychology Press.
- Eisenberger, N. I., Lieberman, M. D. y Williams, K. D. (2003). Does rejection hurt? An fMRI study of social exclusion. *Science*, 302, 290-292.
- Emery, N. J. y Easton, A. (2005). Introduction: what is social cognitive neuroscience (SCN)? En A. Easton y N. J. Emery (Eds.), *The cognitive neuroscience of social behavior* (pp. 1-16). Hove, East Sussex, Reino Unido: Psychology Press.
- Fink, G. R., Markowitsch, H. J., Reinkemeier, M., Bruckbauer, T., Kessler, J. y Heiss, W.-D. (1996). Cerebral representation of one's own past: neural networks involved in autobiographical memory. *The Journal of Neuroscience*, 16, 4275-4282.
- Fodor, J. (1983). *The modularity of mind: an essay on faculty psychology*. Cambridge, MA: MIT Press.
- Frith, C. D. y Wolpert, D. M. (Eds.) (2004). *The neuroscience of social interaction: decoding, imitating, and influencing the actions of others*. Oxford: Oxford University Press/The Royal Society.
- Frith, C. D., Blakemore, S.-J. y Wolpert, D. M. (2000a). Abnormalities in the awareness and control of action. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London, Series B: Biological Sciences*, 355, 1771-1788.
- Frith, C. D., Blakemore, S.-J. y Wolpert, D. M. (2000b). Explaining the symptoms of schizophrenia: abnormalities in the awareness of action. *Brain Research Reviews*, 31, 357-363.
- Frith, U. y Frith, C. D. (2001). The biological basis of social interaction. *Current Directions in Psychological Science*, 10, 151-155.
- Fujiwara, E. y Markowitsch, H. J. (2005). Autobiographical disorders. En T. E. Feinberg y J. P. Keenan (Eds.), *The lost self: pathologies of the brain and identity* (pp. 65-80). Nueva York: Oxford University Press.
- Gallagher, H. L. y Frith, C. D. (2003). Functional imaging of 'theory of mind'. *Trends in Cognitive Sciences*, 7, 77-83.
- Gallese, V., Fadiga, L., Fogassi, L. y Rizzolatti, G. (1996). Action recognition in the premotor cortex. *Brain*, 119, 593-609.
- Gallup, G. G., Jr. (1970). Chimpanzees: self-recognition. *Science*, 167, 86-87.
- Gazzaniga, M. S. (2008). *Human: the science behind what makes us unique*. Nueva York: Harper-Collins.
- Geary, D. (2002). Sexual selection and sex differences in social cognition. En A. McGillicuddy-De Lisi y R. De Lisi (Eds.), *Biology, society, and behavior: the development of sex differences in cognition (Advances in Applied Developmental Psychology, Vol. 21, pp. 23-53)*. Westport, CT: Ablex Publishing.
- Gillihan, S. J. y Farah, M. J. (2005). The cognitive neuroscience of the self: insights from functional neuroimaging of the normal brain. En T. E. Feinberg y J. P. Keenan (Eds.), *The lost self: pathologies of the brain and identity* (pp. 20-32). Nueva York: Oxford University Press.
- Gobbini, M. I. y Haxby, J. V. (2006). Neural response to the visual familiarity of faces. *Brain Research Bulletin*, 71, 76-82.
- Goel, V. y Dolan, R. J. (2003). Explaining modulation of reasoning by belief. *Cognition*, 87, B11-B22.
- Goldman, A. I. (2006). *Simulating minds: the philosophy, psychology, and neuroscience of mindreading*. Oxford: Oxford University Press.
- Grande-García, I. (2007a). Más allá de las neuronas espejo: cognición social, teoría de la mente y simulación mental. En J. Silva, R. Corona y I. Grande-García (Eds.), *Psicología y evolución 3: filosofía de la ciencia, enfoques evolutivos y metacognición* (pp. 271-300). México: Universidad Nacional Autónoma de México, Facultad de Estudios Superiores Zaragoza.
- Grande-García, I. (2007b). The evolution of brain and mind: a nonequilibrium thermodynamics approach. *Ludus Vitalis*, 15(27), 103-125.
- Grande-García, I. (2008a). ¿Qué es la neurociencia cognitiva social?: los temas fundamentales en el estudio de las bases cerebrales de la cognición social. En J. A. Durand Alcántara e I. Grande-García (Coords.), *Psicología y ciencias sociales: extensión temática, Tomo I* (pp. 61-113). México: Facultad de Estudios Superiores Zaragoza, UNAM.
- Grande-García, I. (2008b). La neurociencia social y el desarrollo de robots socializados. *Ludus Vitalis*, 14(29), 177-180.
- Gray, J. R., Schaefer, A., Braver, T. S. y Most, S. B. (2005). Affect and the resolution of cognitive control dilemmas. En L. F. Barrett, P. M. Niedenthal y P. Winkielman (Eds.), *Emotion and consciousness* (pp. 67-94). Nueva York: The Guilford Press.
- Greenberg, L. y Rubin, D. C. (2003). The neuropsychology of autobiographical memory. *Cortex*, 39, 687-728.
- Grèzes, J., Armony, J. L., Rowe, J. y Passingham, R. E. (2003). Activations related to "mirror" and "canonical" neurones in the human brain: an fMRI study. *NeuroImage*, 18, 928-937.
- Grèzes, J., Fonlupt, P., Bertenthal, B., Delon-Martin, C., Segebarth, C. y Decety, J. (2001). Does perception of biological motion rely on specific brain regions? *NeuroImage*, 13, 775-785.
- Gross, C. G. (1992). Representation of visual-stimuli in inferior temporal cortex. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London, Series B: Biological Sciences*, 335, 3-10.
- Grossman, E. D. y Blake, R. (2005). Brain areas active during visual perception of biological motion. En J. T. Cacioppo y G. G. Berntson (Eds.), *Social neuroscience: key readings* (pp. 101-114). Nueva York: Psychology Press.
- Gusnard, D. (2006). Neural substrates of self-awareness. En J. T. Cacioppo, P. S. Visser y C. L. Pickett (Eds.), *Social neuroscience: people thinking about thinking people* (pp. 41-62). Cambridge, MA: MIT Press.
- Gusnard, D. A., Akbudak, E., Shulman, G. L. y Raichle, M. E. (2001). Medial prefrontal cortex and self-referential mental activity: relation to a default mode of brain function. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 98, 4259-4264.
- Harmon-Jones, E. y Beer, J. S. (Eds.) (2009). *Methods in social neuroscience*. Nueva York: The Guilford Press.
- Harmon-Jones, E. y Winkielman, P. (2007a). A brief overview of social neuroscience. En E. Harmon-Jones y P. Winkielman (Eds.), *Social neuroscience: integrating biological and psychological explanations of social behavior* (pp. 3-11). Nueva York: The Guilford Press.
- Harmon-Jones, E. y Winkielman, P. (Eds.) (2007b). *Social neuroscience: integrating biological and psychological explanations of social behavior*. Nueva York: The Guilford Press.
- Hassin, R. R., Uleman, J. S. y Bargh, J. A. (Eds.) (2005). *The new unconscious*. Nueva York: Oxford University Press.
- Heatherington, T. F., Macrae, C. N. y Kelley, W. M. (2004). What the social brain sciences can tell us about the self. *Current Directions in Psychological Science*, 13, 190-193.
- Herbert, C., Ethofer, T., Anders, S., Junghofer, M., Wildgruber, D., Grodd, W. y Kissler, J. (2009). Amygdala activation during reading of emotional adjectives—an advantage for pleasant content. *Social Cognitive and Affective Neuroscience*, 4, 35-49.
- Heyes, C. M. (1998). Theory of mind in nonhuman primates. *Behavioral and Brain Sciences*, 21, 101-148.
- House, J. S., Landis, K. R. y Umberson, D. (1988). Social relationships and health. *Science*, 241, 540-545.
- Iacoboni, M., Woods, R. P., Brass, M., Bekkering, H., Mazziotta, J. C. y Rizzolatti, G. (1999). Cortical mechanisms of human imitation. *Science*, 286, 2526-2528.
- Jackson, P. L., Meltzoff, A. N. y Decety, J. (2005). How do we perceive the pain of others? A window into the neural processes involved in empathy. *NeuroImage*, 24, 771-779.
- Jeannerod, M. (2003a). The mechanisms of self-recognition in humans. *Behavioral Brain Research*, 142, 1-15.
- Jeannerod, M. (2006). *Motor cognition: what actions tell the self*. Oxford: Oxford University Press.
- Jellema, T. y Perrett, D. I. (2005). Neural basis for the perception of goal-directed actions. En A. Easton y N. J. Emery (Eds.), *The cognitive neuroscience of social behavior* (pp. 81-112). Hove, East Sussex, Reino Unido: Psychology Press.
- Johansson, G. (1994). Visual perception of biological motion and a model for its analysis. En G., Johansson, S. S. Bergström y W. Epstein (Eds.), *Perceiving events and objects* (pp. 185-207). Hillsdale, NJ: Lawrence Erlbaum Associates. (Trabajo original publicado en 1973).
- Johnson, S. C., Baxter, L. C., Wilder, L. S., Pipe, J. G., Heiserman, J. E. y Prigatano, G. P. (2002). Neural correlates of self-reflection. *Brain*, 125, 1808-1814.
- Keenan, J. P., Gallup, G. G. Jr. y Falk, D. (2003). *The face in the mirror: the search for the origins of consciousness*. Nueva York: Ecco (HarperCollins).
- Kelley, W. M., Macrae, C. N., Wyland, C. L., Caglar, S., Inati, S. y Heatherington, T. F. (2002). Finding the self? An event-related fMRI study. *Journal of Cognitive Neuroscience*, 14, 785-794.

- Keysers, C. y Perrett, D. I. (2004). Demystifying social cognition: a Hebbian perspective. *Trends in Cognitive Sciences*, 8, 501-507.
- Klein, S. B. (2004). The cognitive neuroscience of knowing one's self. En M. S. Gazzaniga (Ed.), *The cognitive neurosciences* (3a. ed., pp. 1077-1089). Cambridge, MA: MIT Press.
- Klein, S. B., Rozendal, K. y Cosmides, L. (2002). A social-cognitive neuroscience analysis of the self. *Social Cognition*, 20, 105-135.
- Kohler, E., Keysers, C., Umiltà, M. A., Fogassi, L., Gallese, V. y Rizzolatti, G. (2002). Hearing sounds, understanding actions: action representation in mirror neurons. *Science*, 297, 846-848.
- Larsen, R. L. y Prizmic, Z. (2004). Affect regulation. En R. F. Baumeister y K. D. Vohs (Eds.), *Handbook of self-regulation: research, theory, and practice* (pp. 40-61). Nueva York: The Guilford Press.
- Laureys, S. y Tononi, G. (Eds.) (2009). *The neurology of consciousness: cognitive neuroscience and neuropathology*. Nueva York: Academic Press.
- Leslie, A. M. (1995). *Pretending and believing* issues in the theory of ToMM. En J. Mehler y S. Franck (Eds.), *Cognition on cognition* (pp. 193-220). Cambridge, MA: MIT Press.
- Library of Congress. (s.f.). *Presidential Proclamation 6158*. Recuperado el 16 de enero de 2009, del sitio Web Project on the Decade of the Brain, de <http://www.loc.gov/loc/brain/proclaim.html>
- Lieberman, M. D. (2007). Social cognitive neuroscience: a review of core processes. *Annual Review of Psychology*, 58, 259-289.
- Lieberman, M. D. y Eisenberger, N. I. (2006). A pain by any other name (rejection, exclusion, ostracism) still hurts the same: the role of dorsal anterior cingulate cortex in social and physical pain. En J. T. Cacioppo, P. S. Visser y C. L. Pickett (Eds.), *Social neuroscience: people thinking about thinking people* (pp. 167-187). Cambridge, MA: MIT Press.
- Loffler, G., Yourganov, G., Wilkinson, F. y Wilson, H. R. (2005). fMRI evidence for the neural representation of faces. *Nature Neuroscience*, 10, 1386-1390.
- Lundqvist, D. y Öhman, A. (2005). Caught by the evil eye: nonconscious information processing, emotion, and attention to facial stimuli. En L. F. Barrett, P. M. Niedenthal y P. Winkielman (Eds.), *Emotion and consciousness* (pp. 97-122). Nueva York: The Guilford Press.
- Luria, A. R. (1973). The frontal lobes and the regulation of behaviour. En K. H. Pribram y A. R. Luria (Eds.), *Psychophysiology of the frontal lobes* (pp. 3-26). Nueva York: Academic Press.
- Luria, A. R. (1978). The human brain and conscious activity, En G. E. Schwartz y D. Shapiro (Eds.), *Consciousness and self-regulation: advances in research and theory*, Vol. 2 (pp. 1-35). Nueva York: Plenum Press.
- Luria, A. R. (1980). *Higher cortical functions in man* (2a. ed.) Nueva York: Basic Books.
- Luria, A. R. y Homskaya, E. D. (1969). Disturbance in the regulation role of speech with frontal lobe lesions. En K. H. Pribram (Ed.), *Brain and behaviour*, Vol. 3: *memory mechanisms* (pp. 461-483). Harmondsworth, Middlesex: Penguin Books.
- MacDonald, A. W., Cohen, J. D., Stenger, V. A. y Carter, C. S. (2000). Dissociating the role of the dorsolateral prefrontal and anterior cingulate cortex in cognitive control. *Science*, 288, 1835-1838.
- Macmillan, M. (1996). Phineas Gage: a case for all reasons. En C. Code, C.-W. Wallesch, Y. Joannette y A. R. Lecours (Eds.), *Classic cases in neuropsychology* (pp. 220-238). Hove, East Sussex, Reino Unido: Psychology Press.
- Macrae, C. N., Heatherton, T. F. y Kelley, W. M. (2004). A self less ordinary: the medial prefrontal cortex and you. En M. S. Gazzaniga (Ed.), *The cognitive neurosciences* (3a. ed., pp. 1067-1075). Cambridge, MA: MIT Press.
- Markman, K. D., Klein, W. M. P. y Suhr, J. A. (Eds.) (2009). *Handbook of imagination and mental simulation*. Nueva York: Psychology Press.
- Marshall, P. J. y Fox, N. A. (Eds.) (2006). *The development of social engagement: neurobiological perspectives*. Nueva York: Oxford University Press.
- McGovern, K. (2007). Social cognition: perceiving the mental states of others. En B. J. Baars y N. M. Gage (Eds.), *Cognition, brain, and consciousness: introduction to cognitive neuroscience* (pp. 391-409). Londres: Academic Press.
- Mercadillo Caballero, R. E. y Barrios Álvarez, F. A. (2007). Neuroimagen de las emociones morales. En R. I. Ojeda Martínez y R. E. Mercadillo Caballero (Coords.), *De las neuronas a la cultura: ensayos multidisciplinarios sobre cognición* (pp. 123-136). México: Escuela Nacional de Antropología e Historia.
- Mercadillo, R. E., Díaz, J. L. y Barrios, F. A. (2007). Neurobiología de las emociones morales. *Salud Mental*, 30, 1-11
- Moore, C. (2006). *The development of commonsense psychology*. Hillsdale, NJ: Lawrence Erlbaum Associates.
- Morrison, I., Lloyd, D., di Pellegrino, G. y Roberts, N. (2004). Vicarious responses to pain in anterior cingulate cortex: is empathy a multisensory issue? *Cognitive and Affective Behavioral Neuroscience*, 4, 270-278.
- Moscovici, S. (1976). *La psychanalyse, son image et son public*. Paris: Presses Universitaires de France.
- Norris, C. J. y Cacioppo, J. T. (2007). I know how you feel: social and emotional information processing in the brain. En E. Harmon-Jones y P. Winkielman (Eds.), *Social neuroscience: integrating biological and psychological explanations of social behavior* (pp. 84-105). Nueva York: The Guilford Press.
- Northoff, G. y Bermpohl, F. (2004). Cortical midline structures and the self. *Trends in Cognitive Sciences*, 8, 102-107.
- Ochsner, K. N. (2004). Current directions in social cognitive neuroscience. *Current Opinion in Neurobiology*, 14, 254-258.
- Ochsner, K. N. (2006). Characterizing the functional architecture of affect regulation: emerging answers and outstanding questions. En J. T. Cacioppo, P. S. Visser y C. L. Pickett (Eds.), *Social neuroscience: people thinking about thinking people* (pp. 245-268). Cambridge, MA: MIT Press.
- Ochsner, K. N. (2007). How thinking controls feeling: a social cognitive neuroscience approach. En E. Harmon-Jones y P. Winkielman (Eds.), *Social neuroscience: integrating biological and psychological explanations of social behavior* (pp. 106-133). Nueva York: The Guilford Press.
- Ochsner, K. N., Beer, J. S., Robertson, E. R., Cooper, J. C., Gabrieli, J. D. E., Kihlstrom, J. F. y D'Esposito, M. D. (2005). The neural correlates of direct and reflected self-knowledge. *NeuroImage*, 28, 797-814.
- Onishi, K. H. y Baillargeon, R. (2005). Do 15-month-old infants understand false beliefs? *Science*, 308, 255-258.
- Pennington, D. C. (2000). *Social cognition*. Londres: Routledge.
- Perner, J. y Ruffman, T. (2005). Infants' insight into the mind: how deep? *Science*, 308, 214-216.
- Perrett, D. I., Rolls, E. T. y Caan, W. (1982). Visual neurons responsive to faces in monkey temporal cortex. *Experimental Brain Research*, 47, 329-342.
- Phelps, E. (2005a). The interaction of emotion and cognition: insights from studies of the human amygdala. En L. F. Barrett, P. M. Niedenthal y P. Winkielman (Eds.), *Emotion and consciousness* (pp. 51-66). Nueva York: The Guilford Press.
- Phelps, E. (2005b). The interaction of emotion and cognition: the relation between the human amygdala and cognitive awareness. En R. R. Hassin, J. S. Uleman y J. A. Bargh (Eds.), *The new unconscious* (pp. 61-76). Nueva York: Oxford University Press.
- Platek, S. M. y Thomson, J. W. (2007). Neural correlates of facial resemblance. En S. M. Platek, J. P. Keenan y T. K. Shackelford (Eds.), *Evolutionary cognitive neuroscience* (pp. 221-243). Cambridge, MA: MIT Press.
- Posner, M. I. y DiGirolamo, G. J. (2000). Cognitive neuroscience: origins and promise. *Psychological Bulletin*, 126, 873-889.
- Povinelli, D. (1996). Chimpanzee theory of mind?: the long road to strong inference. En P. Carruthers y P. Smith (Eds.), *Theories of theories of mind* (pp. 293-329). Nueva York: Cambridge University Press.
- Povinelli, D. J., Landau, K. R. y Perilloux, H. K. (1996). Self-recognition in young children using delayed versus live feedback: evidence of a developmental asynchrony. *Child Development*, 67, 1540-1554.
- Rankin, R. E. y Campbell, D. T. (1955). Galvanic skin response to negro and white experimenters. *Journal of Abnormal and Social Psychology*, 51, 30-33.
- Rizzolatti, G. y Craighero, L. (2004). The mirror-neuron system. *Annual Review of Neuroscience*, 27, 169-192.
- Rizzolatti, G. y Sinigaglia, C. (2006). *So quel che fai: il cervello che agisce e i neuroni specchio*. Milán: Raffaello Cortina Editore.
- Rizzolatti, G., Fadiga, L., Gallese, V., Fogassi, L. (1996). Premotor cortex and the recognition of motor actions. *Cognitive Brain Research*, 3, 131-141.
- Rizzolatti, G., Fogassi, L. y Gallese, V. (2001). Neurophysiological mechanisms underlying the understanding and imitation of action. *Nature Reviews Neuroscience*, 2, 661-670.
- Santos, L. R., Flombaum, J. I. y Phillips, W. (2007). The evolution of human mindreading: how nonhuman primates can inform social cognitive neu-

- rosience. En S. M. Platek, J. P. Keenan y T. K. Shackelford (Eds.), *Evolutionary cognitive neuroscience* (pp. 433-456). Cambridge, MA: MIT Press.
- Saxe, R. (2006). Four brain regions for one theory of mind? En J. T. Cacioppo, P. S. Visser y C. L. Pickett (Eds.), *Social neuroscience: people thinking about thinking people* (pp. 83-101). Cambridge, MA: MIT Press.
- Saxe, R. y Kanwisher, N. (2005). People thinking about thinking people: the role of the temporo-parietal junction in "theory of mind". En J. T. Cacioppo y G. G. Berntson (Eds.), *Social neuroscience: key readings* (pp. 171-182). Nueva York: Psychology Press.
- Seguin, C. A. (1948). Erasistratus, Antiochus, and psychosomatic medicine. *Psychosomatic Medicine*, 10, 355-356.
- Shapiro, D. y Crider, A. (1969). Psychophysiological approaches in social psychology. En G. Lindzey y E. Aronson (Eds.), *The handbook of social psychology* (2a. ed., Vol. 3, pp. 1-49). Reading, MA: Addison-Wesley.
- Singer, T., Seymour, B., O'Doherty, J., Kaube, H., Dolan, R. J. y Frith, C. D. (2004). Empathy for pain involves the affective but not sensory components of pain. *Science*, 303, 1157-1162.
- Singer, T., Wolpert, D. y Frith, C. (2004). Introduction: the study of social interactions. En C. D. Frith y D. M. Wolpert (Eds.), *The neuroscience of social interaction: decoding, imitating, and influencing the actions of others* (pp. xiii-xxvii). Oxford: Oxford University Press/The Royal Society.
- Stone, V. E. (2006). Theory of mind and the evolution of social intelligence. En J. T. Cacioppo, P. S. Visser y C. L. Pickett (Eds.), *Social neuroscience: people thinking about thinking people* (pp. 103-129). Cambridge, MA: MIT Press.
- Stone, V. E. (2007). An evolutionary perspective on domain specificity in social intelligence. En E. Harmon-Jones y P. Winkielman (Eds.), *Social neuroscience: integrating biological and psychological explanations of social behavior* (pp. 316-349). Nueva York: The Guilford Press.
- Stuss, D. T., Rosenbaum, R. S., Malcolm, S., Christiana, W. y Keenan, J. P. (2005). The frontal lobes and self-awareness. En T. E. Feinberg y J. P. Keenan (Eds.), *The lost self: pathologies of the brain and identity* (pp. 50-64). Nueva York: Oxford University Press.
- Taylor, S. E. y Gonzaga, G. C. (2007). Affiliative responses to stress: a social neuroscience model. En E. Harmon-Jones y P. Winkielman (Eds.), *Social neuroscience: integrating biological and psychological explanations of social behavior* (pp. 454-473). Nueva York: The Guilford Press.
- Thompson-Schill, S. L., Bedny, M. y Goldberg, R. F. (2005). The frontal lobes and the regulation of mental activity. *Current Opinion in Neurobiology*, 15, 219-224.
- Todorov, A. y Engell, A. D. (2008). The role of the amygdala in implicit evaluation of emotionally neutral faces. *Social Cognitive and Affective Neuroscience*, 3, 303-312.
- Uchino, B. N., Holt-Lunstad, J., Uno, D., Campo, R. y Reblin, M. (2007). The social neuroscience of relationships: an examination of health-relevant pathways. En E. Harmon-Jones y P. Winkielman (Eds.), *Social neuroscience: integrating biological and psychological explanations of social behavior* (pp. 474-492). Nueva York: The Guilford Press.
- Umiltà, M. A., Kohler, E., Gallese, V., Fogassi, L., Fadiga, L., Keysers, C. y Rizzolatti, G. (2001). I know what you are doing: a neurophysiological study. *Neuron*, 31, 155-165.
- Vidulich, R. N. y Krevanick, F. W. (1966). Racial attitudes and emotional response to visual representations of the negro. *Journal of Social Psychology*, 68, 85-93.
- Vygotsky, L. S. (1999). Consciousness as a problem for the psychology of behavior. En L. S. Vygotsky, *The collected works of L.S. Vygotsky. Vol. 3: problems of the theory and history of psychology* (R. W. Rieber y J. Wollock, Eds.; R. W. Rieber, A. S. Carton y J. Wollock, Trans., pp. 63-79). Nueva York: Springer. (Trabajo original publicado en 1925).
- Wicker, B., Keysers, C., Plailly, J., Royet, J.-P., Gallese, V. y Rizzolatti, G. (2003). Both of us disgusted in my insula: the common neural basis of seeing and feeling disgust. *Neuron*, 40, 655-664.
- Wimmer, H. y Perner, J. (1983). Beliefs about beliefs: representation and constraining function of wrong beliefs in young children's understanding of deception. *Cognition*, 13, 103-128.
- Wolpert, D. M., Ghahramani, Z. y Jordan, M. I. (1995). An internal model for sensorimotor integration. *Science*, 269, 1880-1882.
- Zysset, S., Huber, O., Ferstl, E. y von Cramon, D. Y. (2002). The anterior frontomedian cortex and evaluative judgment: an fMRI study. *NeuroImage*, 15, 983-991.

(Artículo recibido: 20-1-2009; aceptado: 27-4-2009)