

APORTES DE LA NEUROBIOLOGÍA A LA PSICOLOGÍA DE LAS EMOCIONES

Rovella, A; Brusasca, M.C y Pitoni, D.

Proico 121314. Laboratorio de Investigaciones en Ciencias del Comportamiento. FAPSI-UNSL

La emoción se ha estudiado en psicología desde los inicios de la disciplina, y, se le han dado distintos tratamientos en relación a los aspectos del constructo en los cuales se hayan centrado los investigadores (comportamental, fisiológico, subjetivo). Esta misma situación se refleja en los métodos utilizados para elicitarlas e investigar (películas, música, imágenes, priming, imaginación, lectura de texto, comportamiento, manipulación en la vida real, rememoración autobiográfica, etc). El énfasis por su estudio traspasó el ámbito de la psicología y comenzó a ser materia de interés para otras disciplinas como la neurociencia, economía (toma de decisiones), filosofía de la ciencia, antropología, ciencias de la computación. A pesar de ello, es común encontrar en la literatura científica escaso consenso en cuanto a la definición de este constructo.

Sin embargo, encontramos algunos acuerdos, como la idea de que las emociones evolucionaron como herramientas para hacer frente a los desafíos de la vida (Darwin, 1859, 1872; LeDoux, 1996; Barret, 2011). También en que las emociones se manifiestan en tres ámbitos o sistemas, esto es: cambios comportamentales, alteraciones de las respuestas fisiológicas (respuesta galvánica de la piel, ritmo cardiaco, tasa de respiración, etc), así como en la experiencia subjetiva.

En la actualidad, se ha avanzado debido a las nuevas tecnologías de estudio del cerebro y a los avances en neurociencia (en cuanto a las estructuras y redes neuronales involucradas). Aun así, los avances que se hicieron hasta la fecha en cuanto a una explicación del fenómeno es menor comparado con otros fenómenos psicológicos como la memoria o la percepción (Feldman Barret, 2006), tal vez, este fenómeno puede explicarse en el hecho que muchos teóricos de las emociones se encuentran aferrados a la hipótesis de las emociones como "tipos naturales" (Barret et al, 2006, 2011, 2013).

La otra perspectiva, la hipótesis "dimensional" de las emociones (construcciones psicológicas), considera que no hay perfiles específicos para cada emoción discreta, sino más bien una diferencia en la activación y la valencia afectiva (dimensiones que comparten las diversas emociones, así como otros fenómenos psicológicos como pueden ser los pensamientos). Para esta postura la palabra o etiqueta que se refiere por ejemplo a la ira no siempre va acompañada de las mismas reacciones comportamentales, fisiológicas y de experiencia subjetiva. (Barret, 2006). Así, la diferencia entre emociones sería una clasificación que hace el individuo que la está experimentando de acuerdo al contexto; así las emociones son estados mentales que surgen de procesos psicológicos más básicos (Barrett, 2013).

Evaluar emociones configura uno de los mayores problemas a lo que se enfrenta la ciencia afectiva. La perspectiva dimensional argumenta que los estados emocionales son organizados por factores subyacentes tales como valencia, activación y estado motivacional; mientras que la perspectiva discreta sugiere que cada emoción (ira, miedo, felicidad) tiene un único correlato conductual, fisiológico y experiencial.

Ninguno de estos enfoques es excluyente del otro (Maus y Robinson, 2009). Tal vez un acercamiento a las emociones desde el punto de vista dimensional sea más parsimonioso en un principio, pero por otro lado no hay que olvidar que muy probablemente un acercamiento a las emociones en término de valencia y activación no sea suficiente para explicar el fenómeno de las emociones (Barret, 2011). Dentro de esta postura se encuentra Peter Lang y su equipo quienes consideran que la organización fundamental de la emoción es motivacional, y por lo tanto su descripción primaria es en términos de valencia afectiva (apetitivo-aversivo) y excitación (intensidad de la activación) (Lang y Bradley, 2010)

La investigación de las bases neurales de la emoción ha ganado considerable interés en las últimas décadas. Tradicionalmente, los sustratos neurales de la emoción y el procesamiento emocional han sido definidos por modelos basados en estudios en animales y la lesión cerebral. Con posterioridad, la investigación se ha visto favorecida por la aparición de las técnicas de neuroimagen funcional, como la tomografía por emisión de positrones (TEP) y la resonancia magnética funcional (RMf), que pueden poner a prueba hipótesis sobre los sustratos neurales de las emociones en individuos sanos (Phan et. al, 2002).

La neuroimagen puede evaluar la actividad y la conectividad funcional a través de todo el cerebro, cómo diferentes estados emocionales se desarrollan y es potencialmente capaz de identificar correlatos biológicos de las emociones básicas. El mapeo de las emociones y sus representaciones cerebrales es parte de un objetivo más amplio de la cartografía de todos los procesos mentales en sus mecanismos cerebrales correspondientes (Mauss y Robinson, 2009). Cabe mencionar que cualquier reacción compleja, como un estado emocional, probablemente incluya circuitos en lugar de considerar una región del cerebro en forma aislada. Sin embargo, las regiones particulares del cerebro pueden jugar un papel relativamente mayor o menor dentro de los grandes circuitos. De esta manera, los estudios de localización son significativos en la identificación de las regiones involucradas y han permitido describir la neuroanatomía funcional de las emociones humanas identificando las redes que se dedican al procesamiento de la emoción en individuos sanos (Lindquist, et. al, 2012)

Se postula que regiones específicas del cerebro tienen funciones especializadas para operaciones emocionales. Por ejemplo, la amígdala se señala crítica en el procesamiento relacionado con el miedo (LeDoux, 2000); la corteza prefrontal medial tiene funciones específicas para la toma de decisiones relacionadas con las emociones y la auto-regulación emocional (Davidson, Jackson y Kalin, 2000); la ínsula es considerada como una "central de alarmas" del cerebro, integrando señales somáticas internas con la experiencia emocional, y se ha vinculado específicamente con el displacer (Phillips, Young y Senior 1997). A pesar del acuerdo general sobre algunas de estas regiones "emocionales" especializadas, resultados contradictorios son a

menudo ocasionados por estudios que utilizan diferentes métodos de inducción y diferentes técnicas de imagen (Wager, Phan, Liberzon y Taylor, 2003).

En este trabajo se revisan los roles funcionales de la amígdala y la corteza prefrontal. Aunque otras regiones del cerebro también aparecen activas en diversos estudios de neuroimagen, nos centramos en estas regiones porque tradicionalmente se han implicado en la anatomía funcional del cerebro emocional. (Zald, 2003).

La región del cerebro más relacionada con la emoción es la amígdala, estructura ubicada bilateralmente dentro de la porción medial del lóbulo temporal. Recibe información proveniente de todos los órganos sensoriales, a través del tálamo y está especializada en la detección de señales biológicamente relevantes. Diversos estudios señalan que la amígdala procesa señales visuales, auditivas, olfativas y gustativas (Gerdes, Wieser y Alpers, 2014)

La información llega a la amígdala a través de dos vías paralelas: una proyección directa (subcortical-corta) y otra indirecta (cortical-larga) que alcanza la amígdala a través de la corteza cerebral; ambas vías terminan principalmente en el núcleo lateral (NL) que es la principal entrada sensorial de la amígdala. Las diferencias anatómicas y fisiológicas sugieren posibles funciones complementarias de estas dos rutas en el procesamiento de los estímulos emocionales. Es decir, la vía directa podría proporcionar información emocional rápida, pero no es muy precisa, mientras que las entradas corticales a la amígdala transmitirían una representación más lenta pero detallada del estímulo. Según este modelo, la información rápida inicial transmitida por la vía subcortical tendría como función "preparar" a la amígdala para desencadenar respuestas defensivas a una amenaza potencial. Estas respuestas, sin embargo, no serían completamente desencadenadas hasta que la información más detallada sobre el estímulo llegue desde la vía indirecta confirmando que el estímulo percibido en efecto, indica la presencia de un peligro inmediato (LeDoux, 1996)

Dentro de la amígdala, la información fluye desde el NL al núcleo central (NC) a través de proyecciones directas, así como también mediante otros circuitos intra-amigdalinos indirectos. El NC constituye el sistema efector principal que proporciona la interfaz con los sistemas implicados en el control de las distintas respuestas emocionales, sobre todo defensiva.

La amígdala también está conectada a otras estructuras corticales y subcorticales (Freese y Amaral, 2009). Las proyecciones unidireccionales desde el núcleo basal (NB) al cuerpo estriado median el comportamiento instrumental, es decir, acciones relacionadas con la emoción (por ejemplo, escapar de un depredador), en contraste con las reacciones emocionales mediadas por las salidas desde NC (por ejemplo, congelación). Hay también importantes conexiones bilaterales entre la amígdala y el hipocampo. El hipocampo le ofrece información contextual durante los eventos emocionales, mientras que las más densas entradas de la amígdala en el hipocampo son importantes para la modulación emocional de memoria (LaBar y Cabeza, 2006). También está fuertemente interconectada con la corteza prefrontal, en particular con las regiones orbital y medial. Las proyecciones que conectan el cortexventromedial con células inhibitorias en la amígdala, tales como la porción lateral del NC son de particular importancia, ya que están involucradas

en la regulación de las emociones y la extinción las respuestas de miedo adquiridas previamente (Quirk, García, y González-Lima, 2006).

Los estudios en seres humanos han confirmado en gran parte el papel relevante de la amígdala en el procesamiento emocional y han replicado muchos de los resultados obtenidos con animales de experimentación. Se han centrado principalmente en pacientes neurológicos con resección unilateral del lóbulo temporal realizada para tratar epilepsia refractaria; así como también en el estudio de individuos con síndrome de Urbach-Wiethe. Además, nuestro conocimiento acerca de la participación específica de la amígdala en la percepción emocional y el aprendizaje, y sus interacciones con otras regiones del cerebro, ha crecido de forma espectacular en la última década a través del uso de la neuroimagen funcional.

Los estudios en humanos se han centrado en gran medida en la percepción de los estímulos con valor afectivo y, en particular, en las expresiones emocionales, las cuales son cruciales para la supervivencia, ya que sirven para indicar la presencia a otros de peligro o comida, así como también son esenciales para las interacciones sociales. Es importante destacar que varios trastornos psiquiátricos se asocian con déficit en el reconocimiento o expresión de las expresiones emocionales. En un estudio influyente sobre esta temática, Adolphs y cols. (1994) mostró que la paciente SM, que tiene daño en la amígdala bilateral focal, se vio afectada profundamente en el reconocimiento de expresiones faciales de miedo, pero fue capaz de reconocer otras expresiones como la ira, la tristeza y la felicidad. Los resultados de estudios posteriores en otros pacientes con daño bilateral o unilateral de la amígdala parecen apoyar, al menos en términos generales, este hallazgo inicial, aunque también apuntan hacia una gran variabilidad en los efectos específicos (Siebert et. al, 2003).

Cientos de estudios de neuroimagen han explorado la respuesta de la amígdala a las expresiones faciales emocionales. Los datos de un meta-análisis cuantitativo de estudios de neuroimagen con estímulos emocionales visuales (Sergerie, Chochol, y Armony, 2008) confirmaron que la amígdala responde no sólo a las caras de miedo, sino a todas las otras emociones básicas, sin diferencias significativas en la magnitud entre ellas (Fusar-Poli et al., 2009). Estos resultados contribuyen a una noción creciente de que, al menos en los seres humanos, la amígdala no puede ser sintonizada exclusivamente para detectar la información relacionada con las amenazas. Además, algunos estudios han informado de que las respuestas de la amígdala a los rostros emocionalmente neutros son moduladas por su percepción del nivel de confiabilidad. En concreto, el aumento de activación de la amígdala se produce linealmente en función de la falta de credibilidad. Sin embargo, un estudio reciente sugiere que la respuesta de la amígdala a caras confiables es no lineal; es decir, no sólo responde a las caras de poca confianza, sino también a los altamente confiables (Said, Baron, y Todorov, 2009).

Como es el caso con otros animales, los humanos también pueden expresar emociones utilizando su voz. Reír, llorar y gritar son formas muy eficaces de transmitir información sobre el propio estado emocional, así como de informar a otros sobre eventos relevantes que surgen en el medio ambiente. Del mismo modo, los estudios de neuroimagen de vocalizaciones emocionales no lingüísticas arrojaron resultados inconsistentes en cuanto a la activación de la amígdala, con resultados positivos y negativos (Armony y LeDoux, 2010).

Dado que las expresiones vocales emocionales son tan significativas y biológicamente importantes como las expresiones faciales, esta inconsistencia es desconcertante, sobre todo cuando se compara con los resultados de estudios que utilizan expresiones faciales. Sin embargo, es importante considerar que los estudios de vocalización utilizan estímulos y paradigmas muy diferentes, especialmente en términos de la condición de control con el cual se compararon las vocalizaciones emocionales.

Además de demostrar la participación de la amígdala en el procesamiento de estímulos emocionales, los estudios de neuroimagen recientes han puesto de manifiesto su papel en la detección de nuevos estímulos neutros, en particular los que tienen relevancia conductual (Blackford, et. al, 2010).

Para concluir, es muy fuerte el soporte experimental de una participación decisiva de la amígdala en la detección y el procesamiento de la información emocional. Considerando que la mayoría de los estudios confirman la importancia de esta estructura en el procesamiento del miedo, también muestran, -especialmente mediante el uso de técnicas de neuroimagen en los seres humanos- que la amígdala juega un papel en el procesamiento de otra emociones, incluyendo las positivas, así como en estímulos que pueden no tener un valor de supervivencia obvio (música). Estos hallazgos han llevado al enunciado de varios modelos con respecto a la función específica de la amígdala, más allá de la detección de amenazas. La mayoría de ellos postulan un papel de la amígdala en los estímulos de procesamiento que tienen importancia biológica; sin embargo, varios estudios han demostrado una significativa respuesta de la amígdala a estímulos novedosos o poco comunes, incluso cuando éstos no tienen valor emocional intrínseco o adquirido y no son relevantes para la tarea. Por lo tanto, la amígdala parece responder a estímulos inesperados, a los que se habitúa rápidamente cuando éstos no tienen consecuencias biológicas o de comportamiento pertinentes. Por lo tanto, actuaría como un detector de la novedad para los estímulos con potencial importancia biológica, respondiendo con más fuerza y coherencia a los que tienen relevancia real (Armony, 2013).

Los lóbulos frontales pueden ser divididos para su estudio en tres sectores funcionales: a) un sector motor y premotor; b) un sector paralímbico, que se ubica en la cara ventral y medial del lóbulo frontal, y que está constituido por el córtex del complejo cingular anterior (área 23 y 32), la circunvolución paraolfatoria (área 25) y las regiones orbitofrontales posteriores, y c) un sector heteromodal que comprende las áreas 9 y 10, las áreas 45, 46 y 47, y la porción anterior de las áreas 11 y 12. De estos tres sectores, el sector paralímbico y el sector heteromodal constituyen la corteza prefrontal (CPF); la misma puede dividirse anatómofuncionalmente en la CPF dorsolateral (CPF DL), la CPF orbitofrontal (CPF OF) y la CPF ventral (CPF V); dentro de ésta última, se puede distinguir una porción ventromedial (CPF VM) que recibe aferencias de regiones directamente implicadas en el procesamiento emocional (Slachevsky et. al, 2005).

En síntesis, la CPF recibe entradas que proporcionan información sobre muchas variables externas e internas, incluyendo las relacionadas con las emociones y con los planes cognitivos, proporcionando un potencial sustrato anatómico para la representación de los estados mentales.

Las pruebas de neuroimagen funcional sugieren un papel crítico para la CPFDL en el control ejecutivo del comportamiento dirigido a metas. Además, su papel en la memoria a corto plazo o memoria de trabajo, ha sido conocido desde hace bastante tiempo. Sin embargo, estudios recientes de RMf han revelado su importancia en estrategias utilizadas en el aprendizaje de nueva información y en la búsqueda y la activación de la memoria remota. Cada vez hay más pruebas de que CPFDL está involucrada en otras funciones cognitivas como la concentración y la atención sostenida, la planificación y la regulación de la conducta adaptativa (Müller, Machado y Knight, 2002).

En contraste, la CPFVM juega un papel importante en la regulación de las emociones, debido a sus conexiones bidireccionales con amígdala.

Diversos estudios sobre dimensiones de la emoción, han demostrado que valencia y activación difieren en sus sustratos neurales. La valencia emocional, inducida por estímulos gustativos, olfativos, o visuales, se ha asociado con la actividad neural de la CPFVM (Anderson et al, 2003b; Small et al., 2003; Dolcos et al, 2004). En el mismo sentido, un estudio más reciente, señala que diferentes sistemas cerebrales subyacen al procesamiento de las dimensiones de valencia y activación de las imágenes afectivas (Nielen et. al, 2009). La activación se procesó preferentemente en la circunvolución temporal media, el hipocampo y la CPFVM. En relación con la valencia, áreas visuales y la CPFDL se activaron en valencias negativas, en tanto que la valencia positiva, activó áreas temporales y la CPFDF. Es importante destacar que distintas interacciones entre activación/valencia se produjeron en la ínsula anterior (imágenes negativas), y en la corteza occipital, circunvolución del hipocampo y la corteza cingulada posterior (imágenes positivas). Estos datos demuestran que el cerebro no sólo distingue entre valencia y activación, sino que también responde a las combinaciones específicas de estas dos dimensiones, destacando así un el carácter sofisticado de procesamiento de las emociones en sujetos humanos. En síntesis, en individuos sanos, la visualización de imágenes emocionales se asocia, en general, con la activación de corteza visual, CPFVM, CPFDF y CPFDL, corteza cingulada anterior (CCA), hipocampo, amígdala y ganglios basales (Northoff et al, 2004) .

La dimensión neurobiológica es imprescindible en la tarea de conocer y comprender los procesos emocionales. Mediante la utilización de las modernas técnicas de neuroimagen, una de las metas importantes en este tipo de aproximación tiene que ver con la localización del sustrato neurobiológico implicado en cada una de ellas. Respecto a la aportación de los argumentos neurobiológicos, es clara la implicación de la amígdala y de la corteza prefrontal. Cada una de las estructuras implicadas juegas un papel definido en los procesos emocionales, aunque se señala que la postura más prudente nos lleva a pensar en un funcionamiento conjunto del sistema nervioso central, entendido éste como un todo organizado.

Es importante para la psicología aplicada los aportes provenientes de la investigación básica, tanto en lo referido a evaluación de aspectos subjetivos de la emoción, como del soporte fisiológico. Los nuevos tratamientos en el campo de la psicología clínica abordan diferentes trastornos tomando como eje las emociones y la regulación emocional, que configuran variables transdiagnósticas en problemáticas como los trastornos de ansiedad, depresión, alimentarios entre otros. (Rovella, 2015).

REFERENCIAS

- Adolphs R, Tranel D, Damasio H y Damasio A. (1994). Impaired recognition of emotion in facial expressions following bilateral damage to the human amygdala. *Nature*; 372: 669–672.
- Anderson AK, Christoff K, Stappen I, Panitz D, Ghahremani DG, Glover G, Gabrieli JD y Sobel N. (2003b). Dissociated neural representations of intensity and valence in human olfaction. *Nat. Neurosci.*; 6: 196-202.
- Armory JL y LeDoux, J. (2010). Emotional responses to auditory stimuli. In A. Palmer and A. Rees (Eds.), *The Oxford handbook of auditory science: The auditory brain* (pp. 479–505). Oxford, UK: Oxford University Press.
- Barbas H, Ghashghaei H, Rempel-Clower N y Xiao D. (2002). Anatomic basis of functional specialization in prefrontal cortices in primates. In: Grafman J, editor. *Handbook of Neuropsychology*. Amsterdam: Elsevier Science B.V; pp. 1-27.
- Barret, L. (2006) Are Emotions Natural Kinds?. *PERSPECTIVES ON PSYCHOLOGICAL SCIENCE*.1,1.
- Barret, L. (2006b). Solving the Emotion Paradox: Categorization and the Experience of Emotion. *Personality and Social Psychology Review*. 10, 1, 20-46.
- Barret, L. (2013). Psychological Construction: The Darwinian Approach to the Science of emotion. *Emotion Review*, 5, 4, 379-389.
- Blackford JU, Buckholz JW, Avery SN y Zald DH. (2010). A unique role for the human amygdala in novelty detection. *Neuroimage*; 50: 1188–1193.
- Cavada C, Company T, Tejedor J, Cruz-Rizzolo RJ y Reinoso-Suarez F. (2000). The anatomical connections of the macaque monkey orbitofrontal cortex. A review. *Cerebral Cortex*; 10: 220-242.
- Contreras D, Catena A, Cándido A, Perales J y Maldonado A. (2008). Funciones de la corteza prefrontal ventromedial en la toma de decisiones emocionales. *International Journal of Clinical and Health Psychology*; 8, (1): 285-313.
- Davidson R, Jackson D, y Kalin N (2000). Emotion, plasticity, context, and regulation: perspectives from affective neuroscience. *Psychol Bull.*; 126(spec. issue):890-909.
- De Gelder B. (2006). Towards the neurobiology of emotional body language. *Nature Reviews Neuroscience*; 7: 242–249.
- Dellacherie D, Hasboun D, Baulac M, Belin P y Samson S. (2011). Impaired recognition of fear in voices and reduced anxiety after unilateral temporal lobe resection. *Neuropsychologia*; 49: 618–629.
- Dolcos F, LaBar KS y Cabeza R. (2004). Dissociable effects of intensity and valence on prefrontal activity indexing emotional evaluation and subsequent memory: an event-related fMRI study. *NeuroImage*; 23: 64-74.

Freese JL y Amaral DG. (2009). Neuroanatomy of the primate amygdala. In P. J. Whalen and E. A. Phelps (Eds.), *The human amygdala* (pp. 3–42). New York, NY: Guilford Press.

Fusar-Poli P, Placentino A, Carletti F, Landi P, Allen P, Surguladze S y Politi P. (2009). Functional atlas of emotional faces processing: A voxel-based meta-analysis of 105 functional magnetic resonance imaging studies. *Journal of Psychiatry and Neuroscience*; 34: 418–432.

Gerdes A , Wieser M y Alpers G. (2014). Emotional pictures and sounds: a review of multimodal interactions of emotion cues in multiple domains. *Front Psychol.*; 5 (1351): 1-13.

Gosselin N, Peretz I, Hasboun D, Baulac M y Samson S. (2011). Impaired recognition of musical emotions and facial expressions following anteromedial temporal lobe excision. *Córtex*; 47: 1116–1125.

Fuster J. (2008). *The Prefrontal Cortex*. London: Elsevier.

Khalfa S, Roy M, Rainville P, Dalla Bella S y Peretz I. (2008). Role of tempo entrainment in psychophysiological differentiation of happy and sad music? *International Journal of Psychophysiology*; 68: 17–26.

Kondo H, Saleem KS y Price JL. (2005). Differential connections of the perirhinal and parahippocampal cortex with the orbital and medial prefrontal networks in macaque monkeys. *J Comp Neurol.*; 493: 479–509.

LaBar KS y Cabeza R. (2006). Cognitive neuroscience of emotional memory. *Nature Reviews Neuroscience*; 7: 54–64.

LeDoux JE. (1996). *The Emotional Brain*. New York: Simon y Schuster.

LeDoux JE. (2000). Emotion circuits in the brain. *Annu Rev Neurosci.*; 23:155-184.

Lindquist K, Wager T, Kober H, Bliss-Moreau E y Feldman Barrett L. (2012). The brain basis of emotion: A meta-analytic review. *Behavioral and Brain Sciences*, 35, 121-143.

Mauss I y Robinson M. (2009). Measures of emotion: A review. *Cogn Emot.*; 23(2): 209-237.

Müller NG, Machado L, Knight RT. (2002). Contributions of subregions of the prefrontal cortex to working memory: Evidence from brain lesions in humans. *J Cogn Neurosci.*; 14:673-86.

Nielen MM, Heslenfeld DJ, Heinen K, Van Strien JW, Witter MP, Jonker C y Veltman DJ. (2009). Distinct brain systems underlie the processing of valence and arousal of affective pictures. *Brain Cogn.*; 71(3): 387-96.

Northoff G, Heinzel A, Bermpohl F, Niese R, Pfennig A, Pascual Leone A y Schlaug G. (2004). Reciprocal modulation and attenuation in the prefrontal cortex: an fMRI study on emotional- cognitive interaction. *Hum. Brain Mapp*; 21: 202 - 212.

Phan KL, Wager T, Taylor SF, Liberzon I. (2002). Functional neuroanatomy of emotion: a meta-analysis of emotion activation studies in PET and fMRI. *Neuroimage*; 16: 331-348.

Phelps EA y LeDoux JE. (2005). Contributions of the amygdala to emotion processing: from animal models to human behavior. *Neuron*; 48: 175–87.

Pichon S, De Gelder B y Grezes J. (2009). Two different faces of threat. Comparing the neural systems for recognizing fear and anger in dynamic body expressions. *Neuroimage*; 47: 1873–1883.

Phillips M, Young A, Senior C (1997). A specific neural substrate for perceiving facial expressions of disgust. *Nature*; 389:495-498.

Quirk GJ, Garcia R y González-Lima F. (2006). Prefrontal mechanisms in extinction of conditioned fear. *Biological Psychiatry*; 60: 337–343.

Rauch SL, Shin LM y Phelps EA. (2006). Neurocircuitry models of posttraumatic stress disorder and extinction: Human neuroimaging research—past, present, and future. *Biological Psychiatry*; 60: 376–382.

Robbins T y Arnsten A. (2009). The neuropsychopharmacology of fronto-executive function: monoaminergic modulation. *Annu Rev Neurosci.*; 32: 267–87.

Rovella, A. (2015). Desafíos en la medición de las emociones. Simposio del IV Encuentro Internacional y XIV Encuentro Nacional de la Asociación Argentina de Ciencias del Comportamiento. Tucumán.

Said CP, Baron SG y Todorov A. (2009). Nonlinear amígdala response to face trustworthiness: Contributions of high and low spatial frequency information. *Journal of Cognitive Neuroscience*; 21: 519–528.

Sambataro F, Dimalta S, Di Giorgio A, Taurisano P, Blasi G, Scarabino T y Bertolino A. (2006). Preferential responses in amygdala and insula during presentation of facial contempt and disgust. *The European Journal of Neuroscience*; 24: 2355–2362.

Slachevsky A, Pérez C, Silva J, Orellana, G, Prenafeta M, Alegria, P y Peña M (2005). Córtex prefrontal y trastornos del comportamiento: Modelos explicativos y métodos de evaluación. *Rev Chil Neuro-Psiquiat.*; 43(2): 109-121.

Small DM, Gregory MD, Mak YE, Gitelman D, Mesulam MM y Parrish T. (2003). Dissociation of neural representation of intensity and affective valuation in human gustation. *Neuron*; 39: 701-711.

Sergerie K, Chochol C y Armony JL. (2008). The role of the amígdala in emotional processing: A quantitative meta-analysis of functional neuroimaging studies. *Neuroscience and Biobehavioral Reviews*; 32: 811–830.

Siebert M, Markowitsch, HJ y Bartel P. (2003). Amygdala, affect and cognition: Evidence from 10 patients with Urbach–Wiethe disease. *Brain*; 126: 2627–2637.

Wager T, Phan K, Liberzon I y Taylor S (2003). Valence, gender, and lateralization of functional brain anatomy in emotion: a meta-analysis of findings from neuroimaging. *Neuroimage*; 19:513-531.

Wise SP. (2008). Forward frontal fields: phylogeny and fundamental function. *Trends Neurosci.*; 31: 599–608.

Zald DH. (2003). The human amygdala and the emotional evaluation of sensory stimuli. *Brain Res Brain Res Rev.*; 41: 88-123.