

Emociones: Una perspectiva desde la psicología evolucionista

Emoções: uma perspectiva desde a psicologia evolucionista
Les émotions : une perspective de la psychologie évolutionniste
Emotions: A perspective from evolutionary psychology

Mario R. Squillace Louhau^{1,2,3,5,6}, Javier A. Menéndez² y
Aldo R. Ferreres^{1,4}

1. Universidad de Buenos Aires, Argentina.
2. Instituto de Investigación de la Universidad del Salvador, Argentina.
3. Pontificia Universidad Católica, Argentina.
4. Hospital Eva Perón, Provincia de Buenos Aires, Argentina.
5. Universidad de la Defensa Nacional, FE, Centro de Investigaciones Sociales y Humanas para la Defensa, Argentina.
6. Hospital Universitario Austral, Argentina.

Resumen

Este trabajo se plantea abordar una revisión del estudio de las emociones desde la psicología evolucionista. El artículo es crítico sobre los primeros planteos evolucionistas de las emociones y sus limitaciones a nivel explicativo. Se propone aquí un modelo actual que no se limite a las emociones que posean una función comunicativa, ni pretende encontrar las mismas en todas las especies. Los autores han respondido dos tipos de preguntas para tal abordaje. Por un lado, las preguntas del por qué: entender cuáles fueron los problemas que una especie solucionó en su filogenia a partir del surgimiento de una emoción particular. Por otro lado, las preguntas del cómo: entender los mecanismos psicofisiológicos y las regiones neurales implicadas en cada emoción particular. Se abordaron emociones relevantes para la psicología tales como: asco, agrado, búsqueda de novedad, miedo, agresión, felicidad, tristeza, culpa y vergüenza. Se concluyó que las emociones tienen en común el ser coordinadores rápidos de los otros mecanismos de procesamiento de la información. Es por ello que las emociones ocupan un lugar de centralidad en el comportamiento y en la cognición.

Palabras clave: emociones, teoría de la evolución, psicofisiología, neurociencias.

Resumo

Este trabalho visa realizar uma revisão do estudo das emoções a partir da psicologia evolucionista. O artigo é crítico sobre as primeiras contribuições evolucionistas das emoções e suas limitações no nível explicativo. Propõe-se um modelo atual que não se limita às emoções que possuem uma função comunicativa e não pretende achar as mesmas emoções em todas as espécies. Os autores têm respondido dois tipos de perguntas para tal abordagem. Por uma parte, as perguntas do porquê: entender quais foram as questões que uma espécie solucionou na filogenia a partir do surgimento de uma emoção particular. Por outra parte, as perguntas do como: entender os mecanismos psicofisiológicos e as regiões neurais comprometidas em cada emoção particular. Se abordaram emoções relevantes para a psicologia, tais como: asco, agrado, busca de novidade, medo, agressão, felicidade, tristeza, culpa e vergonha. Concluiu-se que as emoções têm em comum serem coordenadoras rápidas dos outros mecanismos do processamento da informação. É por isso que as emoções ocupam um lugar de centralidade no comportamento e na cognição.

Palavras-chave: emoções, teoria da evolução, psicofisiologia, neurociências.

Artículo recibido: 20/03/2020; Artículo acepto: 26/07/2021.

Correspondencias relacionadas a este artículo deben ser enviadas a Mario R. Squillace Louhau, Universidad de Buenos Aires, Facultad de Psicología – Av. Hipólito Yrigoyen 3242 – Buenos Aires – Argentina, C1207 ABR.

E-mail: msquillace@psi.uba.ar

DOI:10.5579/ml.2021.0728

Résumé

Cet article vise à examiner l'étude des émotions du point de vue de la psychologie évolutionniste. L'article critique les premières approches évolutionnistes des émotions et leurs limites explicatives. Il propose un modèle actuel qui ne se limite pas aux émotions ayant une fonction communicative, et ne prétend pas non plus retrouver les mêmes émotions chez toutes les espèces. Les auteurs ont répondu à deux types de questions pour une telle approche. D'une part, les questions du pourquoi : comprendre quels problèmes une espèce a résolus dans sa phylogénie par l'émergence d'une émotion particulière. D'autre part, les questions du comment : comprendre les mécanismes psychophysiologiques et les régions neuronales impliquées dans chaque émotion particulière. Les émotions pertinentes pour la psychologie, telles que le dégoût, le plaisir, la recherche de nouveauté, la peur, l'agressivité, le bonheur, la tristesse, la culpabilité et la honte, ont été abordées. Il a été conclu que les émotions ont en commun d'être des coordinateurs rapides des autres mécanismes de traitement de l'information. C'est pourquoi les émotions occupent une place centrale dans le comportement et la cognition. *Mots clés* : émotions, théorie de l'évolution, psychophysiologie, neurosciences.

Abstract

This work aims to review the study of emotions from evolutionary psychology. The article is critical of the first evolutionary approach of emotions and their explanatory limitations. The current evolutionary model proposed here that is not limited itself to emotions that have a communicative function or does not seek to find the same emotions in all species. The authors have answered two types of questions for such an approach. On the one hand, the why: to understand which problems were solved stemming from a particular emotion. On the other hand, the how: to understand the psychophysiological mechanisms and the neural regions involved in a particular emotion. Emotions relevant to psychology were addressed, such as: disgust, liking, search for novelty, fear, aggression, happiness, sadness, guilt and shame. It was concluded that what emotions have in common is being fast coordinators of the other information processing mechanisms. That is why emotions occupy a central place in behavior and cognition. *Key words*: emotions, theory of evolution, psychophysiology, neurosciences.

1. INTRODUCCIÓN

1.1. ¿Qué son las emociones?

Darwin tempranamente relacionó a las emociones con la teoría de la evolución en su libro *La expresión de las emociones en los animales y en el hombre* (Darwin, 1873). A partir de este escrito se llevó a cabo el primer estudio comparativo entre diferentes especies y el hombre. Encontrando una gran similitud entre las expresiones faciales y corporales de las emociones compartidas inter-especie. Las semejanzas del repertorio de manifestaciones emocionales entre variadas especies evidencian cómo estas adaptaciones, que fueron eficaces en la filogenia de las especies, se han conservado y generalizado hasta la actualidad. Una adaptación es un mecanismo que fue seleccionado oportunamente por haber brindado una aptitud a sus portadores. Una aptitud ayuda a resolver un problema que afectaba a una especie de forma recurrente durante su historia filogenética. Los organismos portantes de una aptitud obtienen ventajas, respecto a sus congéneres que no, para dejar mayor descendencia. Esto conduce a aumentar la chance de que la aptitud, también, se presente en más individuos en las generaciones siguientes (Al-Shawaf & Lewis, 2017). Estas adaptaciones son soluciones para problemas adaptativos específicos y deben ser, a su vez, heredables para poder pasar a las siguientes generaciones (Dochtermann et al., 2019).

Las emociones han evolucionado para la coordinación rápida y eficiente de los otros mecanismos de procesamiento de la información (e.g. percepción, atención, evaluación de la experiencia, memoria y aprendizaje). Así, las emociones influyen en casi todos los dominios psicológicos. El enfoque evolucionista de la psicología incluye a las emociones en el centro del funcionamiento del comportamiento (Al-Shawaf et al., 2016). Las emociones se han desarrollado con mucha anterioridad al lenguaje y los seres humanos las comparten con infinidad de especies aunque su mayor similitud se encuentre con los otros mamíferos (Kandel, 2019). Las siguientes son algunas de las preguntas que debe hacerse una perspectiva evolucionista del

abordaje del estudio de las emociones según Al-Shawaf et. al. (2015).

- 1) ¿Qué problema adaptativo ayudó a resolver el surgimiento de una emoción concreta?
- 2) ¿En cuántos pasos puede dividirse la resolución del problema evolutivo identificado?
- 3) ¿Qué procesos cognitivos son capaces de realizar esos pasos en la resolución del mismo?
- 4) ¿Cómo deberían ser coordinados esos procesos cognitivos para realizar cada una de esas etapas en la resolución del problema?

Finalmente, cada emoción emerge como un supra coordinador de los procesos cognitivos necesarios para solucionar un problema adaptativo (Al-Shawaf & Lewis, 2017). Esto es necesario porque, en especial, algunos mecanismos que procesan la información tienen respuestas opuestas para resolver un mismo problema. Es por ello que se requiere de la coordinación emocional para saber cómo responder veloz y adecuadamente y elegir el mecanismo adecuado en relación al contexto. Pese a esto, en ocasiones, la activación simultánea de dos mecanismos con respuestas opuestas puede llevar a situaciones de parálisis debido a una incoordinación emocional. Así, por ejemplo un conflicto de evitación-aproximación desencadenado por el deseo de cercanía sexual y simultáneamente por el temor al rechazo social pueden dejar empatado el movimiento en una dirección y otra, o generar patrones de evitación-acercamiento intermitentes (Al-Shawaf et al., 2016). Procesos controlados de naturaleza ejecutivo atencional son necesarios para gestionar estos programas automáticos y lograr así la resolución del conflicto que en apariencia es paradójico.

Coordinar las acciones en un orden preciso de manera rápida también es una de las funciones de las emociones. Por ejemplo, antes de sentir aprecio por un benefactor el individuo debe asegurarse que el mismo generó nuestro beneficio de forma voluntaria y no de forma azarosa (Al-Shawaf et al., 2016).

Por otro lado, las emociones utilizan información contextual para hacer más eficiente la coordinación de las tareas necesarias para resolver el problema adaptativo. Los mecanismos desplegados por las emociones utilizan claves

provenientes del ambiente y del propio organismo para alcanzar sus objetivos motivacionales. Así, el miedo, bajo determinadas circunstancias, provocará la huida del individuo, bajo otras la parálisis y en otras el contraataque al depredador. Lo que cambia y produce estas tres respuestas diferentes de la misma emoción son las características contextuales y orgánicas para que el individuo reacciones de una u otra manera (Al-Shawaf & Lewis, 2017). Se espera, por lo tanto, que una misma emoción no active el mismo programa de conductas bajo todos los contextos. Diferentes ambientes requieren demandas puntuales y precisas para una misma emoción. Esto explicaría por qué razón los componentes propios de una emoción no siempre se encuentran fuertemente correlacionados ya que, la evocación de los mismos es dependiente de las claves contextuales en que una emoción debe coordinar dichos programas. Coherente con lo anteriormente expuesto es que los componentes del sonreír tienen una correlación moderada a baja con la experimentación de emociones positivas (Reisenzein et al., 2013). En este sentido Davidson y Erwin (2006) compararon el nivel de regulación contextual que tienen las emociones sobre los patrones comportamentales con la de los genes reguladores que modulan, de forma muy precisa, la expresión genética de otros genes según las claves del ambiente celular.

En el caso de los seres humanos, también, debe tenerse en cuenta que las emociones poseen dos componentes: uno no-consciente y otro consciente (Kandel, 2019). William James había dividido a la emoción del sentimiento, refiriéndose por el primero a la reacción involuntaria de nuestro organismo ante la información de nuestro medio y la segunda al anoticiamiento de esos cambios producidos (James, 1894). Esta vivencia consciente hace a la experiencia que se denomina sentimiento (Damasio, 2006). La división en estos dos componentes, uno más rápido en principio inconsciente y luego la experimentación de la emoción de forma secundaria se ha observado de forma objetiva en otros estudios (Ratcliffe, 2010).

Tempranamente, Jeffrey Gray (1987) describió dos sistemas que podían explicar las diferencias temperamentales basándose en dos sistemas emocionales antagónicos. El sistema de aproximación comportamental (SAC) y el sistema de inhibición comportamental (SIC) permiten entender las diferencias entre las personas introvertidas y extrovertidas en el modelo de personalidad de Hans Eysenck (Squillace Louhau et al., 2011). El tercer componente del modelo de Eysenck – Gray es la intensidad emocional derivada de la mayor o menor actividad de la respuesta de estrés que acompaña al estado emocional de aproximación – evitación (Gray & McNaughton, 2003). A partir de estas propuestas teóricas se han organizado mapas conceptuales de las emociones desplegadas según la intensidad (respuesta de estrés) y la valencia (aproximación – evitación) de las mismas (Daves & Lang, 2001). A su vez, cada emoción en sí misma puede variar de intensidad dentro de estos dos mismos ejes, el aumentar su intensidad terminará afectando su grado de acercamiento-evitación, por lo que se experimentará a nivel del sentimiento de una manera distinta (Kandel, 2019).

1.2. El modelo de emociones básicas de Paul Ekman, críticas y perspectivas actuales

Paul Ekman (1992) fue un continuador de la perspectiva darwiniana sobre el origen evolutivo de las emociones (ver más arriba). Utilizando un cartografiado de los músculos inervados durante la experiencia emocional, pudo comparar las expresiones faciales de las emociones en culturas muy disímiles. Se basó en el trabajo previo realizado por Duchenne (1862) quien recabó este cartografiado a fines del siglo XIX.

Los primeros estudios comparativos de Ekman se realizaron en Nueva Guinea con tribus que vivían de forma aislada de otras culturas (Ekman & Friesen, 1971). Los pobladores de estas tribus participaron en una experiencia donde debieron reconocer en fotos las emociones que experimentaban individuos estadounidenses. No solo pudieron resolver la tarea sin inconvenientes sino que, a su vez, a partir de la comprensión en historias de contenido emocional los pobladores manifestaron facialmente emociones acordes al relato en cuestión. Los músculos que se movilizaban automáticamente durante las expresiones faciales coincidían con los descriptos por Duchenne. Los patrones de expresiones faciales de la muestra de Duchenne se reprodujeron en estos participantes que habían estado aislados de la cultura occidental (Ekman & Friesen, 1971).

Ekman identifica, a partir del estudio de las expresiones faciales, seis emociones básicas. Por la espontaneidad y universalidad de su expresión (e.g. bebés, niños pequeños, poblaciones sin contacto con occidente etc.) podía sostenerse que se hallaban preparadas evolutivamente y estaban poco influidas culturalmente (Tracy & Randles, 2011). Ekman clasificó como emociones básicas al miedo, tristeza, ira, asco, sorpresa y alegría.

Más tarde, Ekman también fue reconocido por el concepto de microexpresión facial (Ekman, 1993) basándose en las observaciones de los psicoterapeutas Haggars e Issac (Haggard & Isaacs, 1966). Estos últimos, al revisar filmaciones de sesiones terapéuticas descubrieron que, al pasar fotograma por fotograma, podían observarse expresiones faciales que se manifestaban en el rostro de las personas de forma automática y de forma muy veloz. Aunque se intentara mantener un control consciente sobre la expresión facial, dichas manifestaciones ocurrían en milisegundos, filtrándose a la vigilancia del individuo. Como las microexpresiones faciales son involuntarias pronto se las pensó como una forma de detector de mentiras fiable (Ekman, 1996).

Las críticas actuales al modelo de Paul Ekman se sostienen sobre tres puntos: primero, el investigador pone un énfasis innecesario sobre un subconjunto de emociones que evolucionaron para cumplir funciones de comunicación o señalización. Sin embargo, muchas emociones han evolucionado sin tener rasgos faciales distintivos (e.g. es el caso de los celos, Buss, 2013). Es esperable, desde una perspectiva evolucionista, que muchas emociones no tengan señales externas discernibles debido a que no todas ellas necesitan un estado facial-postural que comunique algo a sus congéneres (Nelson & Russell, 2013). De esta manera un conjunto de emociones no tiene señales comunicativas para los otros o estas no son universales. Por otra parte, la

señalización que producen las emociones no es unívoca sino que dependen de las señales ambientales para modularse.

Un segundo presupuesto de la teoría de Ekman es que las emociones básicas deben estar presentes en las otras especies. Una crítica a esta conclusión es que cada especie ha tenido que solucionar problemas propios a lo largo de su evolución por lo que no es necesario compartir todas esas soluciones (Al-Shawaf & Lewis, 2017). Cada especie tendrá su propio repertorio de emociones básicas a partir de lo que sirvió, en su historia, a cada especie. Emociones como la culpa y la vergüenza podrían ser únicas en el recorrido evolutivo que desarrollaron el grupo homínidos hasta llegar a los seres humanos (Al-Shawaf & Lewis, 2017). Por otra parte, las emociones compartidas inter-especie pueden tener particularidades propias de las adaptaciones evolutivas que sufrió cada grupo. De esta manera, los seres humanos pueden compartir emociones con muchos otros animales pero guardando características propias debido a su particular desarrollo filogenético.

Al-Shawaf et al. (2016) propone que las emociones pueden ser 1) compartidas entre especies con pocas características únicas, 2) compartidas entre especies con muchas características únicas y 3) la presencia de emociones propias de una especie no siendo compartidas con otras.

En tercer lugar, las emociones investigadas por Ekman hacen hincapié en la supervivencia del individuo pero no en el aumento de su éxito reproductivo. Por eso emociones tales como el amor romántico, celos sexuales, deseo sexual, amor parental, son emociones que no son tratadas en dichas aproximaciones tradicionales (Buss & Schmitt, 2003; Buss & Schmitt, 2016). El éxito reproductivo es el mecanismo por excelencia para explicar la evolución y la posibilidad de pasar a las generaciones siguientes las aptitudes que tengan heredabilidad, aún en detrimento de la autosupervivencia (Dawkins, 1976). Adaptaciones en detrimento de la supervivencia individual son la regla más que la excepción en el mundo animal (Buss, 2012). Por el otro lado, no se encuentran adaptaciones para la supervivencia individual que pongan en detrimento el éxito reproductivo (Alcock, 2009). Tenemos cuantiosos ejemplos de adaptaciones que aumentan el fitness reproductivo en detrimento de la supervivencia individual: Así, el incremento de los niveles de testosterona aumenta la agresividad optimizando ganar la competencia por acceso a las hembras con el costo del deterioro cardiovascular del organismo y un acortamiento de la vida del mismo (Al-Shawaf & Lewis, 2017). Ornamentos, plumajes vistosos, que hacen más atractivos a los individuos de una especie ante partenaires sexuales implican, al mismo tiempo, altos costos energéticos o dificultades para escapar de depredadores (Cantarero et al., 2019). Por ello las emociones surgidas para aumentar las chances reproductivas deben ser incluidas en un plan de estudio más amplio.

Basado en estas críticas, actualmente, se propone no usar un criterio arbitrario para clasificar e identificar a las emociones. Las emociones pueden haber evolucionado para resolver problemas de adaptación en una amplia gama de dominios tributarios de la reproducción y la supervivencia. Esta gama diversa incluye la consumación sexual, la competencia intra-sexual por una pareja, la retención de pareja, la caza furtiva de pareja, negociación jerárquica, pérdida/ganancias de estatus, castigo para aquellos que no

respeten coaliciones, retribución por la imposición de costos sociales, protección familiar, inversión familiar, adquisición de alimentos, entre otros (Al-Shawaf et al., 2016).

A continuación desarrollaremos un panorama actualizado de varias emociones que fueron investigadas con diferentes paradigmas de trabajo. En cada estudio se hace énfasis en el tipo de pregunta que se realizó. Las preguntas del ¿por qué? refieren a la razón a que evolutivamente una emoción haya aparecido: ¿Qué tipos de problemas solucionó en la historia de una especie? Por otro lado, las preguntas del ¿cómo? se dirigen a contestar los mecanismos psicofisiológicos que se desarrollaron para que la emoción se manifieste y controle el actuar del organismo (Buss & Schmitt, 2016).

2. EMOCIONES: RESPONDER EL ¿POR QUÉ? Y EL ¿CÓMO?

2.1 Asco (*desagrado*)

El asco es una emoción relacionada con la supervivencia. Al responder a la pregunta de ¿Por qué?, el desagrado ha evolucionado como una solución al problema de la contaminación de los organismos (Tybur et al., 2012). Esta emoción permite evitar la intoxicación a partir de una reacción de rechazo ante un gusto u olor desagradable. El patrón particular de disgusto es dependiente de las señales contextuales y es capaz de ser generalizado a partir del aprendizaje (Giner-Sorolla et al., 2018). Así se puede generar aversión tanto ante patógenos, estímulos sexuales como a estímulos de carácter moral (Crosby et al., 2020; Curtis & De Barra, 2018).

Si bien los seres humanos y los mamíferos, en general, están preparados para distinguir los sabores de alimentos descompuestos o venenosos, hay una proporción de sabores que deben ser aprendidos a través de la experiencia (Domjan, 2010). Para ello el condicionamiento clásico permite crear un vínculo asociativo entre el sabor de un alimento y sus efectos tóxicos. La asociación puede producirse aún con varias horas de diferencia entre la percepción del sabor y el surgimiento del malestar estomacal posterior. El caso más común es el de la consumición de un alimento que tiene un sabor distintivo y a las horas enfermar (Barik & Krashes, 2018). Para generar esta asociación basta un solo ensayo y el vínculo de la aversión a un sabor puede permanecer durante mucho tiempo. Ya tempranamente, Smith y Roll (1967) mostraron este efecto trabajando sobre ratas de laboratorio. Se comparó a dos grupos de ellas para ver su preferencia para volver a tomar un agua azucarada que habían probado una única vez. Uno de los grupos fue irradiado con rayos x provocando un malestar posterior, por otra parte que el grupo control fue irradiado falsamente. El vínculo asociativo con el sabor del agua azucarada se produjo sólo en el grupo irradiado, las ratas rechazaron tomar el agua cuando detectaban el gusto azucarado. Los autores también demostraron que la irradiación podía aplicarse hasta 12 horas después de haber probado el agua y el vínculo todavía era capaz de producirse. Este es un tipo de condicionamiento clásico atípico por la distancia temporal presente entre los estímulos asociados. Sin embargo, puede entenderse la

importancia que representa para un organismo preservarse y no volver a probar un alimento o bebida que pudiera enfermarle.

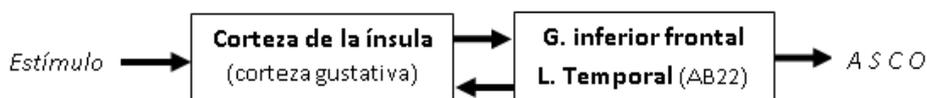
Buss y Debben (1990) mostraron que en la competencia intra-sexual los hombres y mujeres, muy a menudo, rebajan la calidad de sus competidores a través del rumor. Una manera es asociándolos con características desagradables (e.g. huele mal, no se baña, tiene mal aliento, tiene enfermedades de transmisión sexual, etc.). De esta manera, esta emoción básica también cumple una función en la competencia por el estatus social y la posibilidad de apareamiento.

Las investigaciones que llevan a comprender el ¿Cómo? investigan las áreas neurales y la psicofisiología del desagrado. Todos estos circuitos se encuentran bien establecidos en la actualidad. Thielscher y Pessoa (2007)

realizaron una experiencia donde los participantes debían identificar si un rostro de muestra poseía una expresión facial de desagrado o de miedo. Para tal fin debían presionar dos botones distintos realizando la identificación. Por otra parte, mientras se les presentaban los rostros también era monitoreada su actividad cerebral a través de una resonancia magnética funcional (RMf). Cuando los individuos elegían la opción de desagrado las cortezas que se mostraban activas eran la ínsula y regiones de los ganglios basales (GB). La relación del desagrado con la corteza de la ínsula se debe a que en ella se encuentra la corteza gustativa. En el metaanálisis, realizado por Vytal y Hamann (2010), se destaca que participan especialmente las cortezas insulares derechas en conjunto con el giro inferior frontal y la región del lóbulo temporal correspondiente al área de Brodmann 22 (AB22). Ver Figura 1.

Figura 1.

Corteza gustativa de la ínsula derecha en circuito con la región Brodmann 22 (BA22)



Nota. Imagen elaborada por los autores a partir de Vytal y Hamann (2010).

La vivencia del desagrado se percibe como un mal sabor de forma literal en las cortezas que procesan el gusto. Por ello la palabra disgusto, otra denominación para el asco, es precisamente un mal gusto.

2.2 Sistema de cuidado (Agrado)

El sistema emocional de cuidado, o desarrollo de agrado, ha evolucionado para resolver el problema evolutivo del nacimiento inmaduro de las crías. La cantidad de cuidado sobre las crías aumenta el éxito de supervivencia de las mismas. Al mismo tiempo, es inversamente proporcional el tiempo dedicado al cuidado de las propias crías respecto al tiempo dedicado a producir otras nuevas (Hasson, 2006).

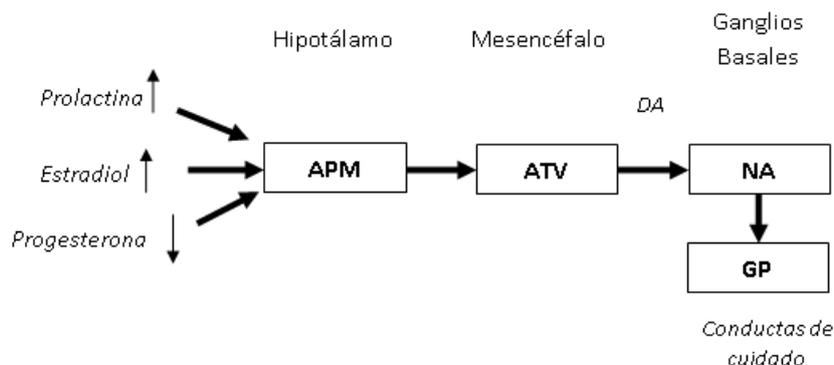
Tanto en especies de pájaros como en mamíferos es usual el cuidado por parte de uno o de ambos progenitores (Hasson, 2006). El desarrollo del agrado por sus crías funciona inhibiendo el sistema de desagrado-asco, ya que ambos circuitos son antagónicos (Numan, 2007). En la investigación, con animales, se pone de manifiesto que el olor despedido por las ratas recién nacidas produciría repulsión por parte de sus madres si este sistema de agrado no se movilizara para inhibirlo. Al nacer las ratas son ciegas, no regulan su temperatura corporal y son incapaces de desplazarse por sí mismas, por lo que resulta vital el cuidado de su progenitor para sobrevivir. En ciertos contextos ambientales es vital la cooperación de los machos con las hembras para la nutrición de la misma y de su descendencia

(Rajhans et al., 2019). Es el caso de los monos titis y los pingüinos donde el sistema de cuidado se encuentra igualmente desarrollado en ambos sexos (Spence-Aizenberg et al., 2016). En la especie humana, en promedio, los varones requieren un mayor aprendizaje para convertirse en cuidadores más comprometidos y responsables de sus hijos que las mujeres (Kramer, 2010; Jones, 2011).

Respecto a la pregunta de ¿cómo? el mecanismo psicofisiológico que sostiene la conducta de agrado y cuidado implica la activación del área preóptica medial (APM) del hipotálamo por parte de hormonas presentes al momento de la gestación. El descenso de la progesterona conjuntamente al aumento del estradiol y la prolactina en el momento del parto influyen sobre esta región hipotalámica que posee receptores para la prolactina (Bridges & Byrnes, 2011) El APM estimulado proyecta axones sobre el área tegmental ventral (ATV) del mesencéfalo. Desde el ATV se proyectan axones dopaminérgicos hacia el núcleo accumbens (NA). El NA, al ser activado, produce placer señalando a este sistema que el estímulo es valioso (Rogers & Bales, 2019). Las proyecciones del NA hacia el globo pálido de los ganglios basales despliega los comportamientos de cuidado, limpieza de las crías y la estimulación ano genital para que las crías defequen o produzcan micción entre otras (Numan, 2007). Ver figura 2.

Figura 2.

Área preóptica medial (APM) estimulada por hormonas durante el parto. Esta región a su vez estimula el área tegmental ventral (ATV) que proyecta vías dopaminérgicas (DA) al núcleo accumbens (NA). Del NA las proyecciones al globo pálido permiten el despliegue de las conductas de cuidado.



Nota. Imagen elaborada por los autores a partir de Bridges y Byrnes (2011), Rogers y Bales (2019).

Es de destacar que, a partir de este momento, el circuito se vuelve bastante selectivo de los estímulos que lo activarán. Por ejemplo, en el momento de la lactancia la hembra reduce la activación del NA tras la inyección de cocaína respecto a las hembras no gestantes (Ferris et al., 2005).

El aumento de la neurotransmisión de oxitocina provoca estados de bienestar y calma que se asocian con el cuidado de la cría durante la lactancia. La emoción de confianza hacia un congénere, sentimiento que predispone al establecimiento de relaciones de amistad, fraternidad y simpatía se derivan de este mismo sistema. Así, Kosfeld et al. (2005) mostraron que la aplicación de oxitocina inhalada, respecto a un placebo, aumentó el nivel de confianza desarrollado frente a un desconocido. Los participantes de una experiencia recibieron una suma de dinero y debían decidir cuánto del mismo querían dar a un compañero de juego, que recién habían conocido, para realizar una inversión económica. Este segundo participante ganaba dinero con su inversión y tenía también toda la libertad de repartirlo o no con el primer sujeto experimental. A la pareja de jugadores se les aplicaba aleatoriamente un spray nasal de oxitocina o placebo. Cuando se observó el dinero cedido y repartido por uno y otro participante se encontró lo siguiente. Los primeros participantes que recibieron oxitocina duplicaron a los que recibieron placebo en el dinero entregado al participante que iba a invertirlo. En cuanto al segundo participantes, aquellos que recibieron oxitocina dieron en promedio cerca de un 20% más de dinero otorgado a su pareja de juego respecto al grupo placebo.

El establecimiento de la emoción de simpatía también genera el apego entre parejas y está relacionado con el funcionamiento de este sistema (Rogers & Bales, 2019). En el caso de las especies, los machos dependen más de la función de la vasopresina y las hembras de la oxitocina para el establecimiento de este vínculo de exclusividad. En la investigación de Lim et al. (2004) se realizó la siguiente experiencia: inyectaron un virus modificado que aumentó la síntesis de receptores V1a de vasopresina en el prosencéfalo ventral en una especie de ratones macho. En esta especie los

machos no forman vínculos estables con sus partenaires sexuales. A partir de la modificación, la observación sistemática del comportamiento de estos ratones mostró un aumento del tiempo en que mantenían contacto físico con las hembras luego del apareamiento y el surgimiento de vínculos duraderos con las hembras elegidas. Previamente Insel et al. (1994) habían descrito la presencia de esta diferencia de receptores V1a, teniendo una mayor proporción, de estos, los ratones macho tendientes a la monogamia. Las hembras, por su parte respondieron más a la neurotransmisión mediada por la oxitocina. Cho et al. (1999) evitaron que las hembras de ratones *microtus ochrogaster*, una especie monógama, formaran un vínculo estable con sus parejas sexuales luego del momento de apareamiento bloqueando los receptores de oxitocina de las mismas.

2.3 Búsqueda de novedad (aproximación conductual)

El mecanismo de búsqueda como sistema motivacional - emocional ha sido investigado largamente, permitiendo la descripción de los individuos tanto desde el ámbito del temperamento (Cloninger et al., 1993) como desde el estudio de las emociones básicas (Montag & Panksepp, 2017). Este sistema emocional ha evolucionado para provocar el impulso en el organismo de desplazarse y encontrar recursos para su supervivencia y reproducción. El impulso de búsqueda de recursos incluye el forrajeo (conductas asociadas tanto a la obtención como al consumo de alimento), el encuentro con un partenaire sexual, la exploración de territorios, la curiosidad ante estímulos novedosos o el sostenimiento del aprendizaje entre otros comportamientos (Panksepp, 2010).

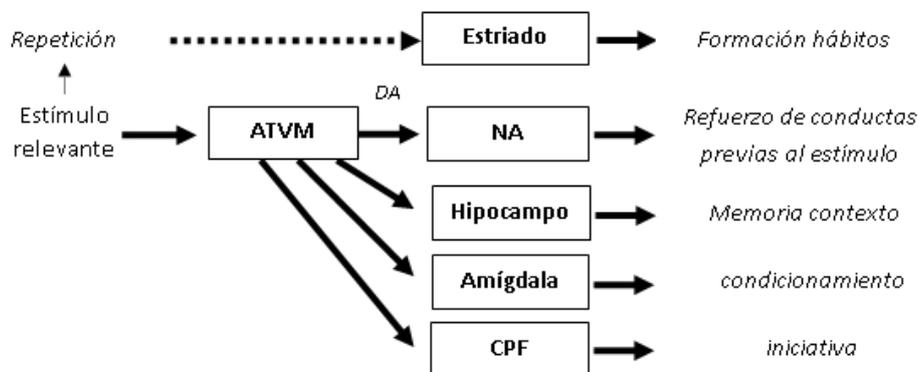
Las conductas de exploración se sostienen a partir del refuerzo que proveen los centros de recompensa del cerebro tras la obtención estímulos apetitivos como resultado de la exploración. La detección de estímulos señal (Es) provoca una sensación de ansia para, a través de ellas, obtener las metas valiosas evolutivamente. El circuito proveniente del área tegmental ventromedial (ATVM) mesencefálica proyecta vías dopaminérgicas sobre el núcleo accumbens (NA, región

ventral de los ganglios basales). Su activación, ante la obtención de estímulos significativo para la reproducción/supervivencia, genera placer y fijación del aprendizaje de aquellos comportamientos que lograron ese objetivo (Yang et al., 2018). Por lo tanto, las conductas previamente realizadas a la obtención de ese recurso valioso son reforzadas y es más probable que vuelvan a ser realizadas en un contexto similar (Han et al., 2017). Este principio provoca un fortalecimiento de las mismas conductas de búsqueda y una retroalimentación para que el individuo explore más su ambiente. Gracias a esto, técnicas psicológicas como la activación conductual tienen buenos resultados para

recuperar a pacientes con depresión (Huguet et al., 2016). Ya que al volver progresivamente al paciente a implicarse en actividades simples y reforzantes fortalecen su sistema de búsqueda devolviéndole el sentimiento de entusiasmo y la experimentación de placer. Por otra parte, el sistema de búsqueda y la emoción de tristeza tienen inhibiciones recíprocas (ver más adelante apartado angustia/tristeza). El ATVM también proyecta al hipocampo (influyendo en la memoria) sobre la amígdala (miedo-ira), y sobre la corteza prefrontal (CPF, iniciativa). Ver figura 3.

Figura 3.

La obtención de estímulos evolutivamente valiosos estimula el área tegmental ventromedial (ATVM) mesencefálica que proyecta vías dopaminérgicas (DA) al núcleo accumbens (NA). Del NA las proyecciones. También son influidos el hipocampo, las amígdalas cerebrales y la corteza prefrontal (CPF).



Nota. Imagen elaborada por los autores a partir de Han et. al. (2017), Montag y Panksepp, (2017), Schultz (2015), Yang et. al. (2018).

El sistema de recompensas mayoritariamente es activado de forma genuina, esto quiere decir que se refuerzan conductas de búsqueda que obtienen recursos valiosos para la supervivencia / posibilidad de dejar descendencia. Sin embargo, el sistema es vulnerable a ser activado por drogas o comportamientos que se transformen en adicciones. Algunos estímulos o conductas no otorgan un beneficio real al organismo pero pueden ser percibidos como ventajosos por el sistema de recompensas. Sustancias químicas que liberen artificialmente dopamina en el NA pueden producir la ilusión de la obtención de un recurso importante para la especie, pero lo único que se refuerza es el contexto y las conductas previas que llevaron al consumo. Por eso las conductas adictivas, sostenidas desde el sistema emocional de búsqueda, son tan coercitivas para el individuo (MacNicol, 2017). El mismo individuo siente la presión del impulso a comportarse de una manera perjudicial aunque racionalmente pueda darse cuenta de lo dañino de su comportamiento. El experimento pionero de Old y Milner (1954) consistió en permitir, a una muestra de ratas, la auto estimulación de su circuito mesolímbico a través de electrodos implantados. Las ratas, a partir de jalar de una palanca, pasaban un corriente sobre su NA. Comparado con la estimulación de otras regiones mesolímbicas, la estimulación de este núcleo provocó comportamientos de tipo compulsivo. La dopamina que se liberaba de forma anormalmente elevada en el NA aumentó de forma desmesurada el ansia por la obtención de metas evolutivas

que en este caso no se concretaban. Tras la generación de una adicción, las ratas no se interesaron por otra actividad que el palanqueo mismo, perdiendo interés por comer, beber y por tener actividad sexual. Muchas ratas murieron deshidratadas a los días. El comportamiento que ocurrió era compatible con las adicciones observadas en los seres humanos.

La experiencia de Schultz (2015) con monos rhesus aclara los mecanismos de la formación de hábitos a partir de la emoción de búsqueda. Una vez constatado que un estímulo neutro no producía actividad del circuito ATVM – NA el investigador procedió a asociar el estímulo con la obtención de alimento. Tras haberlo transformado de un estímulo neutro a un estímulo señal (Es) éste activaba por sí mismo el circuito de placer mesolímbico. El establecimiento repetido de la asociación Es hace que éste sea una señal confiable. En ese momento es que se empiezan a reclutar otras regiones de los ganglios basales el estriado junto a regiones prefrontales implicadas en la motivación. Tanto la formación de hábitos positivos para la supervivencia como los hábitos dañinos del tipo adictivo se sostienen a partir de este mismo proceso de aprendizaje y este sistema emocional-motivacional.

2.4 Felicidad (bienestar)

La alegría o felicidad es una emoción positiva que se relaciona con una activación fisiológica de tipo moderada, lo que motiva al individuo a la actividad disminuyendo el temor

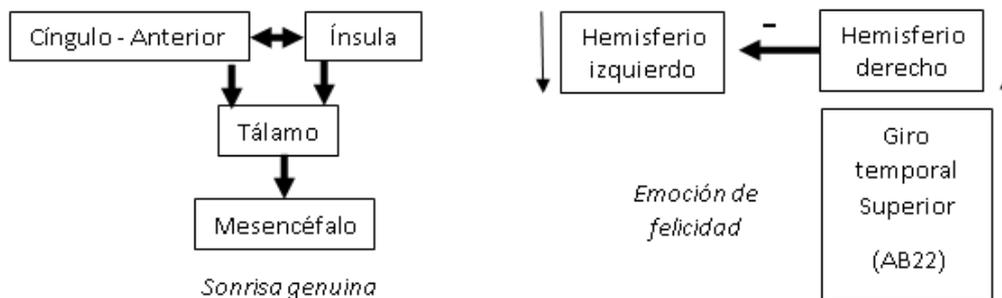
(Daves & Lang, 2001). Mientras el sistema de búsqueda de novedad reacciona ante las señales de recompensa, la alegría se produce ante la consumación de un evento positivo para el organismo. Los sentimientos de alegría generan, de manera espontánea, la presencia de una sonrisa en el rostro de las personas que experimentan esta emoción. Ya Duchenne a fines del siglo XIX había descrito que, una auténtica sonrisa, no sólo mueve los músculos cigomáticos, que eleva las comisuras de los labios, sino también el músculo orbicular. Este último eleva las comisuras que hacen “sonreír a los ojos”. El movimiento del músculo orbicular, al sonreír, es involuntario y no puede ser controlado, por ello se diferencia el sonreír genuino o sonrisa de Duchenne de la sonrisa forzada o deliberada donde sólo participan los músculos cigomáticos (Sheldon et al., 2021). Las sonrisas y las carcajadas espontáneas dependen para su evocación de

estructuras profundas como las áreas del cíngulo anterior en vínculo con la ínsula. Ambas estructuras proyectan fascículos eferentes desde el tálamo al tronco cerebral para generar la expresión facial de alegría. Pacientes lesionados en las regiones derechas de este circuito cíngulo-ínsula desarrollan una incapacidad para comprender chistes y emitir risas genuinas (Shammi & Stuss, 1999; Vrticka et al., 2013).

A nivel fisiológico se ha encontrado que la experimentación de felicidad se relaciona con la mayor activación del hemisferio derecho y una mayor inhibición del izquierdo. Vytal y Hamann (2010) muestran en su metaanálisis que la experimentación de felicidad se asocia con una mayor actividad del giro temporal superior derecho correspondiente al AB 22 haciéndolo de forma inversa a la sensación de desagrado (Matsunaga et al., 2016). Ver Figura 4.

Figura 4.

Psicofisiología de la emoción de felicidad y su expresión a través de una sonrisa genuina. Área de Brodmann 22(AB22).



Nota. Imagen elaborada por los autores a partir de Matsunaga et. al. (2016), Sheldon et. al. (2021), Vytal y Hamann (2010).

2.5. Miedo (inhibición y evitación)

Cuando un organismo detecta un estímulo, potencialmente dañino para su integridad, desencadena la respuesta de miedo como emoción organizadora de las conductas de supervivencia. Este es el sentido evolutivo de esta emoción tan ampliamente extendida entre las especies animales (Ressler & Maren, 2019).

El miedo se acompaña con una respuesta aguda de estrés que promueven el gasto de energía necesario para garantizar la supervivencia inmediata (Gray & McNaughton, 2003). Se produce un aumento del alerta con atención selectiva hacia las señales de daño-peligro. El cuerpo se prepara para ser atacado aumentando la liberación de glucosa y oxígeno que serán utilizados por los músculos. Las glándulas sudoríparas son estimuladas por la rama simpática del Sistema Nervioso Autónomo (SNA) preparando la refrigeración del cuerpo que entrará en calor ante la eventual necesidad de escapar a alta velocidad. La valoración de la desventaja potencial en una contienda produce una respuesta refleja de repliegue del aporte sanguíneo de la piel circulante a partir de la constricción de los capilares que poseen receptores α_1 . La constricción de los capilares en la piel disminuye la sangre que el individuo perdería de ser lastimado en un enfrentamiento. Sumado a esto, la

proliferación de factores de agregación plaquetaria y coagulatorios aumentan por la respuesta aguda de estrés para frenar potenciales hemorragias (Graham et al., 2007). Esto se logra mediante la mediación de protrombóticos como la angiotensina II y IV los cuales espesan la sangre y promueven la coagulación de heridas (Nicasio Herrera et al., 2015). La misma activación de los receptores α_1 por la noradrenalina circulante lleva, también, a la piloerección de la piel hirsuta. Su función filogenética es hacer parecer al sujeto más grande (si estuviéramos cubiertos de pelo como nuestros antepasados homínidos este artilugio simularía la silueta de un sujeto más corpulento). Por otra parte, el estado emocional que percibe el individuo es de tipo aversivo y lo impulsa a evitar la situación o las señales de peligro.

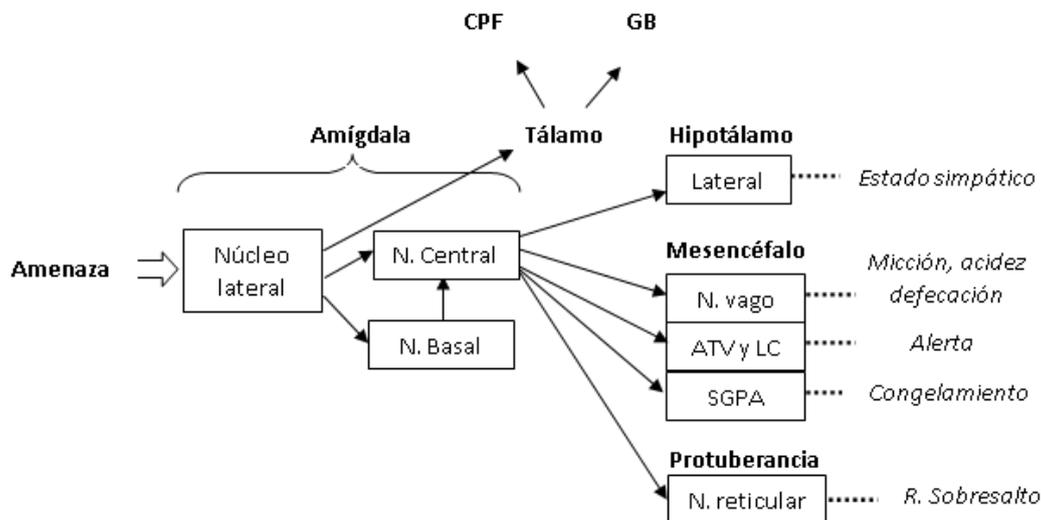
Si bien hay estímulos amenazantes para los que las diferentes especies están preparadas para responder sin mediar aprendizaje, también existe la posibilidad de desarrollar miedos condicionados. Los circuitos neurales, capaces de almacenar memorias emocionales de miedo, incluyen a las amígdalas cerebrales. Éstas son cortezas de aparición temprana en la historia de las especies. Se trata de archicortezas (cortezas primitivas de tres capas) ampliamente extendidas entre los vertebrados. Los cambios plásticos que permiten almacenar los aprendizajes de miedo ocurren en los núcleos laterales y centrales del complejo amigdalinos (Paré

et al., 2004; Ressler & Maren, 2019). El procesamiento del miedo es predominantemente izquierdo en los seres humanos (Vytal & Hamann, 2010). Para generar un vínculo asociativo, el estímulo señal (Es) debe preceder temporalmente al estímulo de peligro. Tal vínculo de contigüidad temporal lo hace eficaz como buen predictor para señalar que un peligro va a generar daño o dolor al organismo. Almacenar tal vinculación como una memoria ha sido evolutivamente valioso para aprender de la experiencia y conservarla. El Es se

detecta primero por el núcleo lateral de la amígdala y sí, secuencialmente, evidencia ser una buena señal de la presencia subsiguiente de un estímulo doloroso se establece el condicionamiento. El vínculo establecido entre la señal proveniente del núcleo lateral y la respuesta saliente desde el núcleo central permite almacenar esta memoria. En la figura 5 se puede observar con mayor detalle las entradas y salidas de la información que recibe la amígdala para producir la emoción de miedo.

Figura 5.

Circuito neural del miedo. Área tegmental ventral (ATV), locus coeruleus (LC), sustancia gris periacueductal (SGPA), corteza prefrontal (CPF) y ganglios de la base (GB).



Nota. Imagen elaborada por los autores a partir de Paré et. al. (2004); Ressler y Maren, (2019) Vytal y Hamann (2010).

2.6. Enojo (aproximación – evitación)

La emoción de enojo evolucionó para solucionar problemas relacionados con la reproducción. Las diferentes especies poseen conductas agresivas para interactuar con otros individuos tanto de la misma como de otras especies. Esta emoción posee tanto un repertorio de gestos amenazantes a nivel postural y facial, como la propensión motivacional para el ataque (Lindquist et al., 2016). El enojo permite la defensa del estatus del individuo en su grupo, mantener a raya a intrusos alejándolos de un territorio conquistado, así establecerse y atraer a un partenaire sexual. También el enojo permite la defensa de las propias crías de depredadores. Todas estas motivaciones anteriores aumentar las chances reproductivas del individuo.

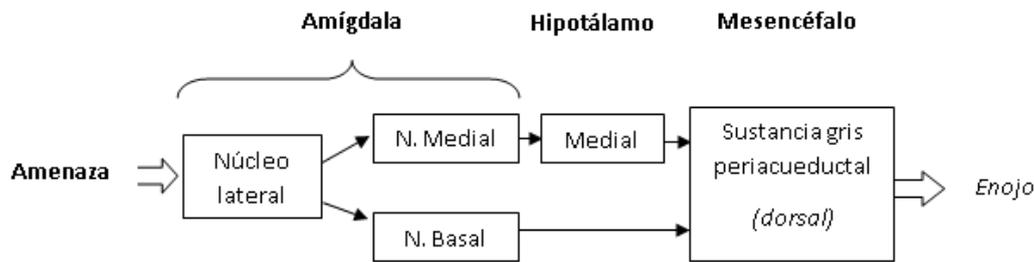
Por otra parte, las conductas de enojo también son vitales para la supervivencia (Bach & Dayan, 2017). Como se mencionó el individuo puede mostrarse intimidante ante el posible ataque de otros individuos inter o intraespecie. Para lograr esto la fisiología del organismo, durante la emoción de enojo, tiene similitudes con la respuesta de miedo (ver más arriba) ya que la respuesta de estrés agudo que acompaña a ambas emociones es similar. Sin embargo, se diferencia en algunos aspectos según Veenstra et. al. (2018), por lo que: 1) el enojo prepara al individuo, preferentemente, para la lucha y

no para la huida; 2) mientras que, en el miedo agudo la producción de jugos gástricos se detiene tras la inhibición de la digestión, en el enojo una respuesta parasimpática aumenta su producción; 3) ante la evaluación de la amenaza, la respuesta de lucha del enojo no produce el reflejo de constricción de los capilares de la piel, por el contrario, la sangre se expone poniendo colorado el rostro y el cuerpo del individuo enojado. Esto, junto con la piloerección, provoca un aspecto amenazante del sujeto que puede ser disuasivo para el ataque del contrincante. Por otro lado, comparte con el miedo muchas manifestaciones corporales: taquicardia, aumento del ritmo respiratorio, o los efectos diabéticos de las catecolaminas en sangre (Gray, 1987).

Shaikh y Siegel (1990), trabajando con gatos, han aislado un circuito neural que integra los comportamientos de la ira defensiva. A partir de la evaluación de una situación como amenazante y la necesidad de una respuesta defensiva de ira, la amígdala realiza los siguientes pasos para activar esta emoción. La activación del núcleo lateral amigdalino ocasiona la inervación de los núcleos mediales y basales. El primero controla al hipotálamo medial para producir las manifestaciones fisiológicas de ira y el segundo tiene una vía directa al área dorsal de la sustancia gris periacueductal (SGPA) para inervar las respuestas defensivas. Ver Figura 6.

Figura 6.

Procesamiento del enojo a partir del circuito amígdalino



Nota. Imagen elaborada por los autores a partir de Lindquist et. al. (2016), Shaikh y Siegel (1990), Veenstra et. al. (2018) Vytal y Hamann, (2010).

Por otra parte, metaanálisis indican que la experiencia del sentimiento de enojo en humanos se relaciona con una mayor actividad izquierda del giro frontal inferior, AB 47 (Lindquist et al., 2016; Vytal & Hamann, 2010).

2.7. Depredación (la emoción de cazar)

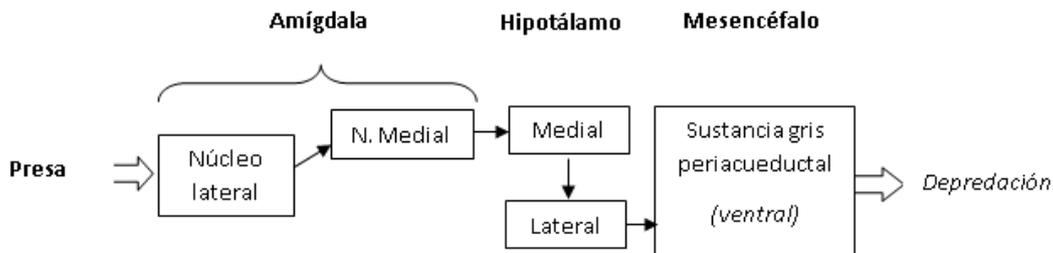
La depredación ha evolucionado como una estrategia de ataque a otros individuos para la obtención de alimento. El concepto de depredación está relacionado con la agresión instrumental: una agresión planificada para obtener un beneficio (Cope et al., 2014; Reidy & Kearns, 2017). A diferencia de la emoción de enojo, descrita previamente, el individuo que se encuentra motivado para la caza no tiene las

manifestaciones faciales ni corporales de la ira. Contrariamente, la depredación no muestra la alta activación autonómica simpática del enojo. El individuo experimenta, por el contrario, ansias en el íterin y placer ante la captura de su presa. Si bien la conducta de depredación es común entre especies también puede estar presente en el ataque de algunos individuos hacia sus congéneres como es el caso de asesinatos por placer (Kiehl & Morris, 2011; West et al., 2018).

En la figura 7 se muestra el circuito de la agresión predatoria descrita por Shaikh y Siegel (1990). Para la misma es necesaria la participación de los núcleos lateral y medial de la amígdala que controlan el proceso emocional a partir del hipotálamo y la sustancia gris periacueductal (SGPA).

Figura 7.

Circuito de la agresión instrumental o depredación



Nota. Imagen elaborada por los autores a partir de Reidy y Kearns, (2017), Shaikh y Siegel (1990).

2.8. Angustia – Tristeza (inhibición)

Cómo se mencionara más arriba, el que las especies tuvieran que resolver evolutivamente el problema del nacimiento inmaduro de la descendencia dio origen al sistema de cuidado, en los progenitores, como una aptitud para maximizar la supervivencia de las crías. Por su parte, las crías mismas también adquirieron mecanismos para aumentar su supervivencia. El estado emocional de tristeza - angustia genera una emoción desagradable en ellas ante la eventual separación imprudente de sus cuidadores cuando, aún, no se encuentran desarrolladas plenamente. Se trata de un sistema de castigo que inhibe la conducta de exploración ante la percepción de encontrarse solos (Panksepp, 2010). Los infantes experimentan un malestar intenso, en algunos casos

sólo los paraliza para no alejarse más, en otros casos produce una respuesta de alarma cuando se descubren alejados de sus cuidadores que los lleva a buscarlos. La percepción de estar sólo o aislado ocasiona angustia (ansiedad por separación), emoción tan intensa que lleva a las crías a llorar desconsoladamente. Estos gritos sirven de llamada para ser rescatados por sus cuidadores (Montag & Panksepp, 2017). Los adultos humanos re-experimentan este tipo de respuestas ante la percepción de una pérdida ya sea esta real o simbólica. La percepción de la pérdida social ocasiona sentimientos angustiosos que llevan a llorar activando los mismos mecanismos que las crías utilizan para pedir ayuda y ser rescatadas. Los individuos que son abrazados, ya sean niños o adultos, alivian el malestar de la separación a través de la liberación de opiáceos endógenos (Arias et al., 2020).

El mecanismo de la tristeza-angustia se encuentra relacionado con una mayor actividad de regiones del neocortex izquierdo y en especial con una amplia actividad del *giro frontal medio* (GFm) (Vytal & Hamann, 2010). Dentro del GFm se destacan la corteza del *cíngulo dorsal – anterior* (CCda) y la *ínsula anterior* (Ia) por su implicación en las experiencias de tristeza y angustia. Especialmente la corteza Ia derecha media el procesamiento de la conciencia de sí mismo y el contexto social (Hamani et al., 2011). La corteza de la Ia posee proyecciones que la conectan con el núcleo preóptico del hipotálamo y la SGPA mesencefálica, interviniendo en la regulación del sueño, el hambre/saciedad y el deseo sexual. Las conexiones de la Ia también se extienden hacia la amígdala, el hipocampo y la CPF. Así la Ia proyecta sobre la amígdala, quien a partir de esta influencia, inerva al hipotálamo medial por el circuito de la estría terminal. Por su parte, la región subgenual o subcallosa de la Insula (AB25) es una región con gran cantidad de receptores serotoninérgicos que intervienen en la regulación del hambre, del estado anímico y el sueño por su influencia sobre el hipotálamo. Tanto la Ia como la ínsula subgenual intervienen en el procesamiento del dolor afectivo ante la experimentación de una pérdida (Arias et al., 2020).

También se ha demostrado que las regiones cerebrales relacionadas con el dolor visceral-afectivo, conocidas hasta el momento, se les pueden sumar regiones del dolor somático cuando la experiencia de angustia es muy intensa (Kross et al., 2011). Los investigadores sostienen que cuando en los estudios se utilizan estímulos que generan la experiencia de rechazo y / o abandono de baja intensidad las regiones implicadas son las regiones previamente mencionadas. Pero cuando se expone a los participantes a experiencias intensas de abandono también son reclutadas las cortezas parietales del somatosentido y la corteza del *cíngulo dorso-posterior* (CCdp). Kross et al. (2011) investigaron a 40 varones adultos que habían sido roto con sus parejas en el lapso de los últimos 6 meses previos a la experiencia. En el caso de los 40 participantes varones las mujeres habían sido las que, unilateralmente, habían dejado la relación. Mientras la actividad cerebral de los participantes era examinada en un resonador magnético funcional (RMf) los sujetos debían recordar el momento en que fueron abandonados por sus exparejas. La reexperimentación de la pérdida ocasionó angustia y tristeza que los participantes informaron bajo la forma de dolores físicos (e.g. opresión en el pecho, la garganta que se cerraba, sensaciones desagradables en la boca del estómago). Concurrentemente al informe subjetivo de sus dolencias, cómo se esperaba, se observó una mayor actividad de CCda y de la Ia. Sin embargo, se reclutaron también el *opérculo-insular* (correspondiente a áreas somatosensitivas secundarias), las CCdp, así como las regiones talámicas relacionadas. Estando estas regiones implicadas con el procesamiento del dolor físico - somático. Los participantes también debieron realizar dos tareas que los exponían a dolor físico (uno de frío y otro de calor, ambos intensos) que generaron sólo activación de las regiones asociadas al dolor somático.

De esta manera la emoción de angustia- tristeza se sostiene sobre el procesamiento del dolor y probablemente ha evolucionado a partir de la supervisión que realiza la corteza insular de la actividad y del dolor proveniente de las vísceras y los músculos (Kandel, 2019). Podría afirmarse, a partir de los experimentos, que la angustia y la tristeza se experimentan tanto como dolor visceral como también dolor físico. La interpretación es que estímulos menos intensos evocan únicamente tristeza reclutando sólo a las cortezas CCda e Ia, mientras que estímulos más intensos que provoquen angustia suman también las regiones somatosensitivas y a la CCdp. Ver figura 8.

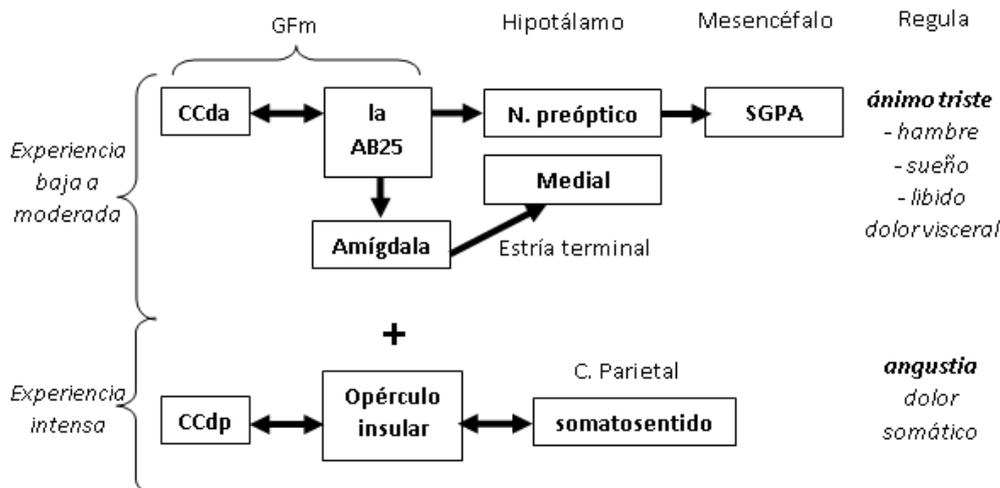
El sentido evolutivo de la angustia-tristeza está relacionado con el pedido de ayuda ante el aislamiento, el alejamiento de las crías de sus cuidadores o la pérdida del grupo de referencia. Acorde con esta motivación, el contacto físico con un congénere (e.g. recibir un abrazo) disminuye el dolor producido por este circuito (Beiranvand et al., 2020).

Una patología que se deriva del sistema angustia – tristeza es la depresión. La depresión es un estado caracterizado por un ánimo triste la mayor parte del día, anhedonia (incapacidad de experimentar placer, afectaciones de funciones vitales tales como el sueño, la alimentación o la voluntad juntamente con disminuciones en el funcionamiento ejecutivo-atencional. Uno de los síntomas más peligrosos es la autopercepción de inutilidad y la ideación suicida que pueden conducir a un desenlace trágico de las personas que entran en este estado (Doupnik et al., 2020).

No extraña hallar que, en la depresión, se encuentra implicada también el área subgenual de la ínsula (subcallosa, AB25) y la corteza cingulada anterior derecha. Pero a diferencia de la angustia o tristeza aguda en este caso estas regiones se encuentran desreguladas. El déficit, en el funcionamiento de estas regiones, muchas veces es ocasionado por el sometimiento del individuo a situaciones de estrés prolongado (Doupnik et al., 2020). Puede observarse una alta tasa metabólica de estas regiones en personas con síntomas de depresión (Hamani et al., 2011). La hiperactividad de la región subgenual callosa AB25 provoca que regiones CPF sean incapaces de influir sobre las emociones experimentadas llevando a la sensación de despersonalización y a molestias difusas en el cuerpo de las personas con angustia o depresión (Mayberg, 2009). La estimulación magnética transcranial del AB46 se ha mostrado como una alternativa para el tratamiento de la depresión resistente ya que tiene vías inhibitorias mutuas con el AB25 (Fox et al., 2012). Según que regiones del circuito angustia-tristeza se encuentren más desregulados es un predictor del tipo de tratamiento que podría ser más adecuado para cada paciente que sufre depresión. Una actividad basal normal de la corteza Ia derecha en personas con depresión predice buenos resultados de la terapia cognitivo-conductual y mala respuesta a antidepresivos de tipo IRSS. Por otro lado, una actividad anormalmente alta de la misma región predice pobres resultados por parte de la terapia psicológica, y mejores de los antidepresivos (Mayberg, 2009).

Figura 8.

Circuito del sistema emocional Angustia-Tristeza. Giro frontal medio (GFm), corteza cingulada dorsal anterior (CCda), ínsula anterior (Ia). Región sugenual o subcallosa de la ínsula correspondiente al área de Broadman 25 (AB25). Sustancia gris periacueductal (SGPA).



Nota. Imagen elaborada por los autores a partir de Arias et. al. (2020), Hamani et. al. (2011), Kross et. al. (2011), Vytal y Hamann, (2010).

2.9 Culpa y Vergüenza

La *culpa* es una emoción donde el individuo sufre por actos propios que se desvían de una norma social o de convicciones personales (Deem & Ramsey, 2019). Para la experiencia de culpa el sujeto debe relacionar la transgresión realizada con la responsabilidad de su conducta o usencia de la misma. Las personas sufren tanto porque su comportamiento fue incorrecto, bajo determinados parámetros morales, como por la anticipación de la transgresión en la que podrían incurrir sus actos. En el caso de que la conducta haya sido producida la emoción de la culpa motiva a que, los individuos, intenten enmendar los errores cometidos (Shen, 2018).

En el caso de la *vergüenza*, el malestar experimentado, se dirige hacia el yo completo o hacia un aspecto del mismo que es percibido negativamente. A diferencia de la culpa, la vergüenza lleva al individuo a negar u ocultar el defecto percibido (Shen, 2018).

La teoría de la auto recriminación (Deem & Ramsey, 2016) plantea que la culpa podría haberse desarrollado durante la filogenia de los homínidos como un mecanismo de autocastigo para los individuos que transgreden normas sociales. Este mecanismo disuadiría, por el componente anticipatorio de la culpa, el realizar dichas acciones fortaleciendo el funcionamiento grupal de cooperación. Finalmente, el no traicionar a los otros individuos del grupo favoreció la supervivencia y la posibilidad de dejar descendencia. Por lo que los individuos que experimentaron culpa favoreciendo las acciones cooperativas del grupo desarrollaron una aptitud. Esta explicación denota como la selección natural podría haber favorecido la cooperación a través del beneficio individual.

Tanto la culpa como la vergüenza se relacionan entre sí al ser soluciones para problemas evolutivos. En el caso de la primera a partir de evitar o, en el caso de la segunda, ocultar la traición a aliados en los grupos. Las especies que

viven en comunidad obtienen beneficios del altruismo recíproco, todos se benefician por los comportamientos cooperativos de los demás (Tomasello et al., 2012). En las comunidades humanas de cazadores-recolectores esta capacidad se habría maximizado aún más. Esto se debe a que, comparados con otras especies de simios antropoides, los seres humanos son menos violentos con sus congéneres permitiendo el surgimiento de conductas de cooperación. Así, los niños humanos hasta los tres años se muestran más confiados y abiertos a colaborar con otros niños o adultos al ser comparados con los chimpancés (Tomasello et al., 2012).

El surgimiento de las sociedades donde la cooperación mutua resulta crucial para la supervivencia del individuo y del grupo estaría relacionado con el surgimiento de las emociones como la culpa y la vergüenza desde los modelos de simulación (Shen, 2018). Este investigador aplicó el dilema del prisionero para observar que estrategias eran más favorables para comportarse en un grupo. El dilema original contiene el siguiente problema: dos sospechosos de un delito son encerrados e incommunicados, no hay pruebas suficientes para condenar a ninguno de los dos. Sin embargo, se le propone una oferta a cada uno de los detenidos, que la reciben por separado, sin saber qué hará el otro. La propuesta es la siguiente: si uno de los dos confiesa, y su cómplice no, el primero será liberado y el segundo recibirá 10 años de cárcel. Si ambos confiesan cada uno recibirá seis años de prisión. Por otra parte, si ambos se niegan a confesar sólo podrán ser detenidos por el lapso de un año. Si se piensa en la eficiencia de una toma de decisiones, la respuesta grupal de negarse a responder ambos es la opción que minimiza las pérdidas para ambos integrantes, pero se basa en que se debe confiar en que el otro detenido no traicionará al colaborador. Basado en este problema, Shen (2018) observó, a través de un modelo de simulación, que la estrategia desarrollada por los individuos que sentían culpa era el de evitar la traición y cooperar. Por

otra parte, aquellos que enfrentaban el dilema desde la vergüenza traicionaban y luego lo ocultaban para no enfrentarse con la ruptura del pacto. Los beneficios obtenidos por la estrategia de prevenir la traición por la culpa y la traición con un posterior ocultamiento por la vergüenza trajeron beneficios similares si las interacciones se producen en grupos grandes (mayores a 100 personas). La pérdida de lazos sociales se minimiza en grupos grandes para los individuos que traicionan ante el dilema. Sin embargo, la estrategia de la vergüenza se vuelve cada vez menos eficaz en grupos pequeños donde el ocultarse ante la transgresión lleva a la pérdida de aliados y el aislamiento. La culpa como estrategia que conduce a la cooperación se muestra como la más eficiente desde el punto de vista de generar vínculos de alianza y afianzamiento de la red social.

La culpa también se produce en los individuos ante la percepción de transgresiones producidas por miembros de los grupos a los que pertenecemos o adherimos. La percepción de individuos de grupos a los que, por identificación, se considera perteneciente lleva a los individuos a experimentar este sentimiento como si la ofensa cometida fuera propia (Li et al., 2020).

Respecto a la psicofisiología de estas emociones se han probado, en las últimas décadas, algunas claves de sus sustratos neurales. Un grupo de investigadores exploró en 19 voluntarios sanos su actividad cerebral por medio de una RMf mientras los participantes leían enunciados que evocaban sentimientos de culpa y/o vergüenza (Takahashi et al., 2004). Culpa y vergüenza compartieron la actividad de algunas regiones comunes. Sin embargo, cada emoción tuvo su propia actividad particular. La actividad compartida estuvo relacionada la corteza prefrontal dorsomedial (CPdm) y el surco temporal superior izquierdo (STSi). El procesamiento de la culpa requirió sólo de las dos cortezas mencionadas. Cuando los enunciados sólo remitían a situaciones de vergüenza, sin el componente de culpa, se sumaban a las regiones comunes la actividad de la corteza temporal anterior derecha (CTad), región relacionada con el procesamiento de la cognición social. Los autores suponen que el sentimiento de la vergüenza es un proceso más complejo que el de la culpa (Takahashi et al., 2004).

Un paradigma similar fue realizado por otro grupo de investigación donde 16 sujetos sanos fueron inducidos a imaginarse situaciones donde experimentasen culpa por actos propios o ajenos (Morey et al., 2012). Como era de esperar, los participantes sintieron una intensidad mayor de culpa por su propio actuar respecto al de otra persona, imaginando el castigo que se obtendría como consecuencia a la transgresión. Sin embargo, lo que sorprendió es las áreas que eran reclutadas de acuerdo con la intensidad de la culpa experimentada. A una mayor intensidad de la culpa la CPdm fue reclutada durante la experimentación de este sentimiento junto al giro frontal superior (GFs), el giro supramarginal (GS) y el giro frontal inferoanterior (GFia). La culpa asociada con consecuencias sociales generó mayor actividad en todos los casos pero sumo a la corteza prefrontal ventromedial (CPvm), al precúneo, la corteza del cíngulo anterior (CCA) y el STSi en su región posterior.

Li et. al. (2020) realizaron una experiencia para provocar culpa en los participantes de una experiencia y poder

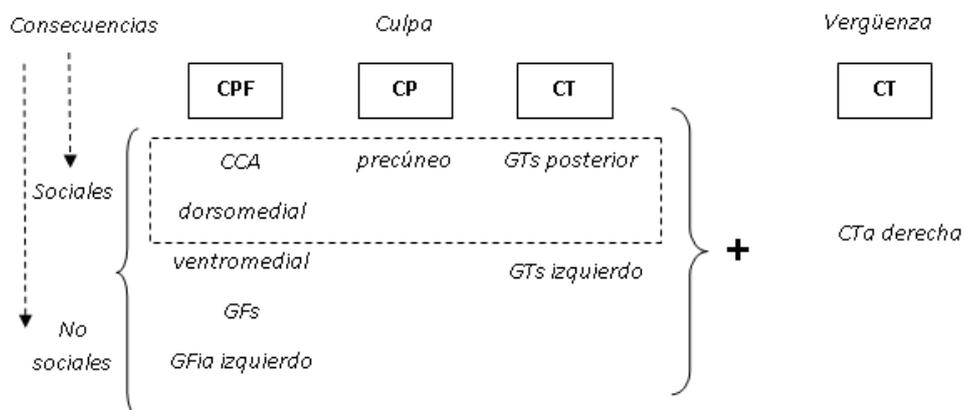
medir las áreas implicadas en la experimentación de esta emoción. La tarea constó de dos etapas. En la primera se generaban grupos de 6 integrantes que, a su vez, eran aleatorizados dividiéndolos en dos subgrupos de tres, el subgrupo A y el subgrupo B. En el caso del subgrupo B siempre eran tres confederados del experimentador. Una vez creados los subgrupos, en la segunda fase, los participantes jugaron repetidas rondas de un juego de estimación de cantidad de puntos. A su vez la estimación podía ser hecha por: 1) un solo participante del grupo de tres o 2) era realizado por dos de los participantes y el tercero observaba sin dar su opinión. Por su parte, el grupo B sufría las consecuencias de cómo les fuera, en las estimaciones, a los participantes del grupo A. Así, las víctimas del grupo B recibirían descargas eléctricas dependiendo del desempeño del grupo A. Los participantes del grupo A sabían, a su vez, que las víctimas no podían recíprocamente darles descargas eléctricas a ellos, y que la identidad de los participantes no iba a ser revelada a ningún jugador durante o después del experimento. Las descargas eran ficticias sobre los confederados pero esto no era revelado hasta terminada la experiencia. Los 90 voluntarios jóvenes experimentaron culpa cuando su mala performance afectaba al segundo grupo. Se observó en RMf la participación de la corteza del cíngulo anterior (CCA), en especial la región antero medial. Dicha región era reclutada tanto si la transgresión social era realizada por el individuo mismo o por otro miembro del grupo percibido de pertenencia. La actividad de la CCA coincidía con al sentimiento de malestar informado y la necesidad de reparación de la ofensa cometida. Ver en la Figura 9 regiones cerebrales relacionadas con el procesamiento de la culpa y la vergüenza.

3. REGULACIÓN DE LAS EMOCIONES

Desde la CPF puede influirse sobre las áreas límbicas para la expresión o manifestación de las emociones. Las regiones orbitofrontales de la corteza prefrontal analizan tanto la información sensorial como el significado de las situaciones sociales, en especial el hemisferio derecho (Semrud-Clikeman et al., 2011; Vigneau et al., 2011). Sus proyecciones mediales hacia la CCA subgenual forman la corteza prefrontal ventromedial (CPFvm). Estas cortezas reciben aferencias desde regiones límbicas, siendo esta información tanto emocional como somática. Esta información límbica ayuda a la formación de los juicios en las situaciones sociales. A la inversa, las eferencias provenientes de la CPFvm sobre las cortezas del cíngulo, el hipotálamo lateral y la amígdala influyen sobre la regulación de las emociones. A través de esta vía, la CPF, puede influir sobre la manifestación de las emociones en el sistema límbico. Las vías inhibitorias sobre la amígdala pueden ayudar a la extinción de miedos aprendidos así como a la modulación de la expresión emocional. Puede tanto suprimir aprendizajes previos emocionales, a partir de la extinción, como disminuir la intensidad de la respuesta emocional presente (Bloodgood et al., 2018; Bouton et al., 2020).

Figura 9.

Regiones neurales comunes halladas en diferentes investigaciones sobre el procesamiento de la culpa y la vergüenza. Corteza prefrontal (CPF), corteza del cíngulo anterior (CCA), giro frontal superior (GFs), giro frontal inferior anterior (GFia), corteza temporal (CT), giro temporal superior (GTs), corteza temporal anterior (CTa).



Nota. Imagen elaborada por los autores a partir de Li et. al. (2020), Morey et. al. (2012) y Takahashi et. al. (2004).

Las proyecciones desde los núcleos del rafe aportan serotonina (5-HT) a las sinapsis del lóbulo frontal modulando el control de los impulsos emocionales provenientes de la CPFvm a las regiones límbicas. Los núcleos del rafe, también, proyectan directamente a la amígdala con sinapsis inhibitorias. Dos versiones alélicas (versiones de un mismo gen) del gen que codifica para la construcción de las proteínas recaptadoras de 5-HT han mostrado tener influencia en las diferencias individuales de cómo se manifiesta la intensidad emocional en la amígdala (Rhodes et al., 2007). La versión corta de este gen (s) se diferencia de la larga (L) en la cantidad de veces que se repite una secuencia de nucleótidos. En el caso del alelo s hay 14 repeticiones vs 16 del alelo L. La versión alélica s es dominante y su expresión implica una menor cantidad de autorreceptores en las presinapsis serotoninérgicas. Por otra parte, los individuos portadores, en su locus genético, de las dos versiones L/L construyen un 60% más de recaptadores de 5-HT respecto a los individuos s/s. Los primeros son capaces de recuperar más neurotransmisor que los segundos. Por ello los individuos s/s son más propensos a perder el neurotransmisor al difundirse el mismo por fuera de la hendidura sináptica al no ser tan eficientes en su recaptación (Rhodes et al., 2007). Los sujetos con versiones s/s, tras la repetición de la activación de los núcleos del rafe, acaban teniendo neuronas presinápticas que cuentan con menos 5-HT para transmitir a las postsinapsis. Esta pérdida de neurotransmisor podría estar relacionada con la dificultad de los individuos con las versiones s/L y s/s a tolerar las situaciones sostenidas de estrés, teniendo mayores dificultades para recuperarse luego de las mismas (Åhs et al., 2015). La experiencia de Hariri et al. (2002) comparó a sujetos heterocigotas para las versiones cortas (s/s) y largas (L/L) del gen transportador serotoninérgico durante la percepción de rostros con expresiones emocionales. La tarea experimental consistió en emparejar la emoción que tenía un rostro de muestra con el de otros dos rostros. De los dos rostros de comparación, uno de ellos manifestaba la misma emoción que el rostro de muestra y el segundo una emoción distinta. Los individuos permanecieron en un RMf para poder observar la actividad cerebral mientras realizaban la prueba.

Las expresiones de miedo e ira provocaron actividad en la amígdala en ambos grupos de participantes. Sin embargo, aquellos con el genotipo s/s mostraron un patrón de activación amigdalino significativamente superior al de los individuos L/L. La mayor reactividad emocional de los individuos con alelos cortos para el transportador de serotonina se ha replicado en variados estudios (Åhs et al., 2015; Rhodes et al., 2007; von dem Hagen et al., 2011). Esta mayor reactividad del endofenotipo de alelos cortos podría deberse a una menor eficacia de las sinapsis serotoninérgicas para regular en baja la actividad de la amígdala. Siendo éste un factor que facilita el desarrollo de trastornos de ansiedad o depresión luego de la experiencia de sucesos estresante. En la población europea la versión alélica s está presente en el 65% de la población en comparación a la población japonesa donde la prevalencia es del 80%. Se hipotetizó que esto se relaciona con una mayor sensibilidad a las señales de castigo por parte de esta última comunidad y que dicho rasgo influye en su idiosincrasia cultural (Kandel, 2019).

Caspi et. al. (2003) realizaron un estudio de seguimiento de 20 años sobre varios cientos de individuos. Desde los 3 años hasta los 23 años se consignó la cantidad y tipos de eventos estresantes a los que estuvieron expuestas estas personas. La posibilidad de contraer un trastorno depresivo se relacionó directamente con la cantidad de acontecimientos traumáticos ocurridos por un mismo individuo. Sin embargo, la interacción con la presencia de uno o los dos alelos cortos para el transportador de serotonina ampliaron significativamente esta posibilidad.

Un patrón de alta activación tanto de las amígdalas cerebrales como de la ínsula conjuntamente a una baja actividad de las CPFvm es característica en pacientes con trastornos de ansiedad al enfrentar sus temáticas fóbicas (Gold et al., 2016.; Monk, et al., 2008). Ante los mismos estímulos, los participantes sin trastornos de ansiedad mostraban el patrón opuesto, haciendo que la mayor actividad de la CPFvm tuviera un efecto inhibitorio sobre la amígdala y la ínsula.

En cuanto a la autorregulación de la violencia se han realizado estudios sobre el caso de asesinos. Se han

comparado a los asesinos impulsivos (perfil desorganizado) respecto a los asesinos calculadores (perfil organizado). Ambos grupos se diferenciaron en la capacidad de su CPF para ejercer el control de sus emociones (Yang et al., 2005). En una investigación realizada sobre la muestra de una agencia de empleo temporal en EE. UU., se seleccionó a la submuestra de individuos con mayores puntuaciones en test estandarizados de psicopatía (Yang et al., 2005). A partir de entrevistas en profundidad y la protección de no ser citados por ningún tribunal de justicia los participantes clasificados como psicópatas hablaron abiertamente de sus delitos y crímenes violentos realizados. De los entrevistados, un conjunto de ellos había sido apresado y cumplido condenas en prisión, mientras que otro subgrupo tuvo la capacidad de ejercer suficiente autorregulación pública para no ser descubierto. Cuando se compararon las estructuras cerebrales de ambos grupos con RM, se encontraron diferencias en el tamaño de regiones de la corteza prefrontal (CPF). Respecto a sujetos controles de la población general, los psicópatas que habían delinquido siendo descubiertos, cumpliendo una condena en prisión, poseían un 23,5% menos de volumen en su CPF. Por otra parte, los psicópatas con mayor autorregulación, que habían evitado la prisión y se

encontraban insertos en la sociedad, tenían volúmenes intermedios entre el grupo control y los psicópatas desorganizados. Estos resultados son una posible evidencia de cómo una pobre regulación de la CPFvm sobre la amígdala desinhibe conductas de violencia instrumental en los contextos sociales que pondrían en evidencia a los psicópatas de tipo desorganizado. Sin embargo, el segundo grupo poseía suficiente autorregulación y contextualización de su comportamiento para realizar sus comportamientos violentos sin ser descubiertos como hallaron los investigadores. Estas diferencias en el volumen de la CPF en psicópatas con pobre regulación de sus conductas predatorias se encuentran documentado en varios estudios (Kiehl & Morris, 2011). También se han documentado diferencias en la sustancia gris del sistema límbico en reclusos psicópatas vs no psicópatas (Cope et al., 2014). El estudio a partir de RMf supera el dilema del engaño deliberado que los psicópatas logran a partir de su comportamiento engañando a los investigadores. Así, se ha observado de forma sistemática una menor actividad límbica cuando procesan emociones o toman decisiones morales (Cope et al., 2014; Kiehl & Bush, 2014).

Tabla 1.

Cuadro comparativo de las emociones

Emoción	Problema evolutivo	Estado motivacional	Fisiología	Función comunicacional
Asco	No enfermar	Evitación	Valencia (-) Arousal bajo	Si
Búsqueda	Reforzar conductas valiosas para la reproducción y/o supervivencia	Aproximación	Valencia (+) Arousal medio/alto	No
Miedo	Detección y supervivencia ante el peligro	Evitación	Valencia (-) Arousal Alto	Si
Enojo	Mantener estatus social Protección del territorio	Lucha	Valencia (-) Arousal Medio/Alto	Si
Depredación	Obtención alimento	Ansia	Valencia (+) Arousal Medio/Bajo	No
Tristeza Angustia	Búsqueda de ayuda	Inhibición	Valencia (-) Arousal Medio/alta	Si
Culpa	Inhibición traición grupal	Inhibición	Valencia (-) Arousal Medio	No
Vergüenza	Ocultamiento de la transgresión	Evitación	Valencia (-) Arousal Medio	No

4. DISCUSIÓN

El estudio de las emociones debe tratar simultáneamente las preguntas del porqué y del cómo. Es decir deben ser abordadas tanto por su historia filogenética y los problemas que oportunamente ayudaron a resolver, cómo por los mecanismos psicofisiológicos subyacentes que hacen a su manifestación. De forma general las emociones deben: A) activar los programas adecuados a una situación particular siguiendo, para eso, las claves contextuales en que se debe resolver un problema adaptativo, B) desactivar programas que estén en conflicto, C) ajustar los umbrales del programa para satisfacer las demandas de la tarea, D) gestionar la secuencia, el tiempo de cada tarea y su finalización para optimizar la consecución del objetivo.

En cuanto a la fisiología de las emociones, las mismas tienen circuitos discretos e independientes. Sin embargo, pese a que se encuentran distribuidas de forma distinta en el cerebro cuentan con algunas estructuras comunes. Estas son: 1) las amígdalas cerebrales, que organizan las respuestas automáticas no conscientes (Paré et al., 2004; Rhodes et al., 2007; von dem Hagen et al., 2011), 2) el hipotálamo, que media en la producción de los cambios fisiológicos y conductuales apropiados a la emoción generada (Bloodgood et al., 2018; 3) el cuerpo estriado de los ganglios basales que ayuda a formar los hábitos derivados del aprendizaje emocional (Schultz, 2015) y 4) la corteza prefrontal que evalúa la respuesta emocional generada y la regula: incrementa, extingue o gestiona a nivel consciente (Bouton et al., 2020).

En la Tabla 1, se despliega un cuadro comparativo de las características de las diferentes emociones tratadas en este escrito.

Referencias

- Åhs, F., Frick, A., Furmark, T., & Fredrikson, M. (2015). Human serotonin transporter availability predicts fear conditioning. *International Journal of Psychophysiology*, 98(3), 515-519. <http://doi.org/10.1016/j.ijpsycho.2014.12.002>
- Alcock, J. (2009). *Animal behavior: An evolutionary approach*. Sunderland, MA: Sinauer Associates.
- Arias, J. A., Williams, C., Raghvani, R., Aghajani, M., Baez et al., (2020). The neuroscience of sadness: A multidisciplinary synthesis and collaborative review. *Neuroscience & Biobehavioral Reviews*, 111, 199-228. <https://doi.org/10.1016/j.neubiorev.2020.01.006>
- Al-Shawaf, L., Conroy-Beam, D., Asao, K. & Buss, D. M. (2016). Human Emotions: An Evolutionary Psychological Perspective. *Emotion Review* 8(2), 173-186. <http://doi.org/10.1177/1754073914565518>
- Al-Shawaf, L., & Lewis, D. M. G. (2017). *Evolutionary Psychology and the Emotions*. Encyclopedia of Personality and Individual Differences. Springer International Publishing AG. http://doi.org/10.1007/978-3-319-28099-8_516-1
- Bach, D. R., & Dayan, P. (2017). Algorithms for survival: a comparative perspective on emotions. *Nature Reviews Neuroscience*, 18(5), 311-319. <https://doi.org/10.1038/nrn.2017.35>
- Barik, A., & Krashes, M. J. (2018). Remembering a Bad Taste. *Neuron*, 100(4), 765-767. <https://doi.org/10.1016/j.neuron.2018.11.012>
- Beiranvand, S., Faraji goodarzi, M., & Firouzi, M. (2020). The Effects of Caressing and Hugging Infants to Manage the Pain during Venipuncture. *Comprehensive Child and Adolescent Nursing*, 43(2), 142-150. <https://doi.org/10.1080/24694193.2019.1609129>
- Bloodgood, D. W., Sugam, J. A., Holmes, A., & Kash, T. L. (2018). Fear extinction requires infralimbic cortex projections to the basolateral amygdala. *Translational psychiatry*, 8(1), 1-11. <https://doi.org/10.1038/s41398-018-0106-x>
- Bouton, M. E., Maren, S., & McNally, G. P. (2020). Behavioral and neurobiological mechanisms of Pavlovian and instrumental extinction learning. *Physiological reviews*. <https://doi.org/10.1152/physrev.00016.2020>
- Bridges, R. S., & Byrnes, E. M. (2011). Reproductive experience alters prolactin receptor expression in mammary and hepatic tissues in female rats. *Biology of Reproduction*, 85(2), 340-346. <https://doi.org/10.1095/biolreprod.111.091918>
- Buss, D. M. (2013). Sexual jealousy. *Psychological Topics*, 22(2), 155-182
- Buss, D. M. (2012). The evolutionary psychology of crime. *Journal of Theoretical and Philosophical Criminology*, 1(1), 90-98.
- Buss, D. M., & Dedden, L. A. (1990). Derogation of competitors. *Journal of Social and Personal Relationships*, 7(3), 395-422.
- Buss, D. M., & Schmitt D. P. (2003). Evolutionary psychology and feminism. *Sex Roles*, 64(9), 768-787. <https://doi.org/10.1007/s11199-011-9987-3>
- Buss, D. M., & Schmitt, D. P. (2016). Sexual strategies theory. *Encyclopedia of evolutionary psychological science*, 1-5.
- Cantarero, A., Pérez-Rodríguez, L., Romero-Haro, A.Á., Chastel, O., & Alonso-Alvarez, C. (2019). Carotenoid-based coloration predicts both longevity and lifetime fecundity in male birds, but testosterone disrupts signal reliability. *PlosOne* 14(8) e0221436. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0221436>
- Caspi, A., Sugden, K., Moffitt, T. E., Taylor, A., Craig, I. W., Harrington, H., McClay, J., Mill, J., Martin, J., Braithwaite, A., & Poulton, R. (2003). Influence of life stress on depression: moderation by a polymorphism in the 5-HTT gene. *Science*, 301(5631), 386-389. <https://doi.org/10.1126/science.1083968>
- Cho, M. M., DeVries, A. C., Williams, J. R., & Carter, C. S. (1999). The effects of oxytocin and vasopressin on partner preferences in male and female prairie voles (*Microtus ochrogaster*). *Behavior Neuroscience*, 113(5), 1071-1079. <https://doi.org/10.1037//0735-7044.113.5.1071>
- Cloninger CR, Svrakic DM, Przybeck TR (1993) A Psychobiological model of temperament and character. *Archive of General Psychiatry*; 50, 975-989.
- Cope, L. M., Erme, E., Gaudet, L. M., Steele, V. R., Eckhardt, A. L., Arbabshirani, M. R., Caldwell, M. F., Calhoun, V. D., & Kiehl, K. A. (2014). Abnormal brain structure in youth who commit homicide. *NeuroImage Clinical*, 4, 800-807. <https://doi.org/10.1016/j.nicl.2014.05.002>
- Crosby, C. L., Durkee, P. K., Meston, C. M., & Buss, D. M. (2020). Six dimensions of sexual disgust. *Personality and individual differences*, 156, 109714. <https://doi.org/10.1016/j.paid.2019.109714>
- Curtis V., & de Barra M. (2018). The structure and function of pathogen disgust. *Phil. Trans. R. Soc. B* 373 : 20170208. <https://doi.org/10.1098/rstb.2017.0208>
- Damasio, A. (2006). *El error de Descartes*, (2da Ed.). Editorial Crítica.
- Darwin, C. (1873). *The expression of emotions in animals and man*. Alianza.

- Davidson, E. H., & Erwin, D. H. (2006). Gene regulatory networks and the evolution of animal body plans. *Science*, 311(5762), 796-800. <https://doi.org/10.1126/science.1113832>
- Daves, M., & Lang, P. (2001). Emotional experience and emotion science. *Comprehensive handbook of psychology. Biological psychology*, 3.
- Dawkins, R. (1976). *The selfish gene*. Oxford University Press.
- Deem, M. J., & Ramsey, G. (2016). Guilt by association? *Philosophical Psychology*, 29(4), 570-585. <https://doi.org/10.1080/09515089.2015.1126706>
- Deem, M. J., & Ramsey, G. (2019). The Evolutionary Puzzle of Guilt: Individual or Group Selection? *Emotion Researcher, ISRE's Sourcebook for Research on Emotion and Affect, 1*, 1-16. <http://emotionresearcher.com/the-evolutionary-puzzle-of-guilt-individual-or-group-selection/#>
- Dochtermann, N. A., Schwab, T., Anderson Berdal, M., Dalos, J., & Royauté, R. (2019). The heritability of behavior: A meta-analysis. *Journal of Heredity*, 110(4), 403-410. <https://doi.org/10.1093/jhered/esz023>
- Domjan, M. (2010). *Principios de Aprendizaje y Conducta* (6ta. Ed.). Cangage Learning Editores, S. A.
- Douppnik, S. K., Rudd, B., & Schmutte, T. (2020). Association of Suicide Prevention Interventions With Subsequent Suicide Attempts, Linkage to Follow-up Care, and Depression Symptoms for Acute Care Settings A Systematic Review and Meta-analysis. *JAMA Psychiatry*, 77(10), 1021-1030. <https://doi.org/10.1001/jamapsychiatry.2020.1586>
- Duchenne, G. (1990). *The Mechanism of Human Facial Expression*. Cambridge University Press. (1862).
- Ekman, P. (1992). Are there basic emotions? *Psychological Review*, 99, 550- 553.
- Ekman, P., (1993). Facial expression and emotion. *American Psychologist* 48(4), 384-92. <https://doi.org/10.1037/0003-066X.48.4.384>
- Ekman, P. (1996). Why don't we catch liars? *Social Research*, 63(3), 801-817.
- Ekman, P., & Friesen, W. V. (1971). Constants across cultures in the face emotion. *Journal of Personality and Social Psychology*, 17, 124-129.
- Ferris, F. C., Kulkarni, P., Sullivan, J. M., Harder, J. A., Messenger, T. L., & Febo, M. (2005). Pup suckling is more rewarding than cocaine: evidence from functional magnetic resonance imaging and three-dimensional computational analysis. *Journal do Neuroscience*, 5;25(1),149-56. <https://doi.org/10.1523/JNEUROSCI.3156-04.2005>
- Fox, M. D., Buckner, R. L., White, M. P., Greicius, M. D., & Pascual-Leone, A (2012). Efficacy of transcranial magnetic stimulation targets for depression is related to intrinsic functional connectivity with the subgenual cingulate. *Biological Psychiatry* 72(7), 595-603. <https://doi.org/10.1016/j.biopsych.2012.04.028>
- Giner-Sorolla, R., Kupfer, T., & Sabo, J. (2018). What makes moral disgust special? An integrative functional review. *Advances in experimental social psychology*, 57, 223-289. <https://doi.org/10.1016/bs.aesp.2017.10.001>
- Gold, A. L., Shechner, T., Farber, M. J., Spiro, C. N., Leibenluft, E., Pine, D. S., & Britton, J. C. (2016). Amygdala-cortical connectivity: associations with anxiety, development, and threat. *Depression and anxiety*, 33(10), 917-926. <https://doi.org/10.1002/da.22470>
- Graham, T., Deirdre, I., Douglas, C. & Gregory, L. (2007). A systematic review of effects of acute psychological stress and physical activity on haemorrhology, coagulation, fibrinolysis and platelet reactivity: implications for the pathogenesis of acute coronary syndromes. *Trombosis Research*, 120(6), 819-847.
- Gray, J. A. (1987). *The psychology of fear and stress* (2da Ed). Cambridge University Press.
- Gray, J. A., & McNaughton N. M. (2003). *The neuropsychology of anxiety: an enquiry into the functions of the septo-hippocampal system* (2da ed.). Oxford University Press. <https://doi.org/10.1093/acprof:oso/9780198522713.001.0001>
- Haggard, E. A., & Isaacs, K. S. (1966). *Micro-momentary facial expressions as indicators of ego mechanisms in psychotherapy*. In L. A. Gottschalk & A. H. Auerbach (Eds.), *Methods of Research in Psychotherapy* (pp. 154-165). Appleton-Century-Crofts.
- Hamani, C., Mayberg, H., Stone, S., Laxton, A., Haber, & Lozano, A. M. (2011). The subcallosal cingulate cyrus in the cotext of mayor depression, *Biological Psychiatry*, 69(4), 301-308. <https://doi.org/10.1016/j.biopsych.2010.09.034>
- Han, X., Jing, M. Y., Zhao, T. Y., Wu, N., Song, R., & Li, J. (2017). Role of dopamine projections from ventral tegmental area to nucleus accumbens and medial prefrontal cortex in reinforcement behaviors assessed using optogenetic manipulation. *Metabolic Brain Disease*, 32(5), 1491-1502. <https://doi.org/10.1007/s11011-017-0023-3>
- Hariri, A. R., Mattay, V. S., Tessitore, A., Kolachana, B., Fera, F., et al. (2002). Serotonin transporter genetic variation and the response of the human amygdala. *Science* 297(5580), 400-403. <https://doi.org/10.1126/science.1071829>
- Hasson, E. (2006). *Evolución y Selección Natural*. Eudeba.
- Huguet, A., Rao, S., McGrath, P. J., Wozney, L., Wheaton, J. Conrod, & S. Rozario. (2016). A systematic review of cognitive behavioral therapy and behavioral activation apps for depression. *PloS one*, 11(5), e0154248.
- Insel, T. R., Wang, Z. X., & Ferris, C. F. (1994). Patterns of brain vasopressin receptor distribution associated with social organization in microtine rodents. *Journal of Neuroscience*, 14(9):5381-92. <https://doi.org/10.1523/JNEUROSCI.14-09-05381.1994>
- James, W. (1894). Discussion: The physical basis of emotion. *Psychological Review*, 1(5), 516-529. <https://doi.org/10.1037/h0065078>
- Jones, C. B. (2011). Are humans cooperative breeders? A call for research. *Archives of sexual behavior*, 40(3), 479-481.
- Kandel, E. (2019). *La Nueva Biología de la Mente. ¿Qué Dicen los Trastornos Cerebrales sobre Nosotros Mismos?* Editorial Paidós.
- Kiehl, K., & Bush, M. (2014). *Young killer's brains are different, study shows*. Albuquerque Journal. <https://www.abqjournal.com/412824/young-killers-brains-are-different-study-shows.html>
- Kiehl, K. A., & Morris B. H. (2011). The criminal psychopath: history, neuroscience, treatment, and economics. *Jurimetrics*, 51, 355-397.
- Kosfeld, M., Fischbacher, U., Zak, P., & Fehr, E. (2005). Oxytocin increases trust in humans. *Nature*, 435(7042), 673-676. <https://doi.org/10.1038/nature03701>
- Kramer, K. L. (2010). Cooperative breeding and its significance to the demographic success of humans. *Annual Review of Anthropology*, 39, 417-436.
- Kross, E., Berman, M. G., Mischel, W., Smith, E. E., & Wager, T. D. (2011). Social rejection shares somatosensory representations with physical pain. *Proceeding of the National Academy of Sciences of the United States o America*, 108 (15), 6270 - 6275. <https://doi.org/10.1073/pnas.1102693108>
- Li, Z., Yo, H., Zhou, Y., Kalenscher, T., & Zhou, X. (2020). Guilty by association: How group-based (collective) guilt arises in the brain. *Neuroimage*, 209(116488), 2-13. <https://doi.org/10.1016/j.neuroimage.2019.116488>

- Lim, M. L., Murphy, A. Z., & Young, L. J. (2004). Ventral striatopallidal oxytocin and vasopressin V1a receptors in the monogamous prairie vole (*Microtus ochrogaster*). *Journal of Comparative Neurology*, 468(4), <https://doi.org/10.1002/cne.10973>
- Lindquist, K. A., Satpute, A. B., Wager, T. D., Weber, J., & Barrett, L. F. (2016). The brain basis of positive and negative affect: evidence from a meta-analysis of the human neuroimaging literature. *Cerebral cortex*, 26(5), 1910-1922. <https://doi.org/10.1093/cercor/bhv001>
- Mayberg, H. S. (2009). Targeted electrode-based modulation of neural circuits for depression. *Journal of Clinical Investigation*, 119(4), 717-725. <https://doi.org/10.1172/JCI38454>
- MacNicol, B. (2017). The biology of addiction. *Canadian Journal of Anesthesia/Journal canadien d'anesthésie*, 64(2), 141-148. <https://doi.org/10.1007/s12630-016-0771-2>
- Matsunaga, M., Kawamichi, H., Koike, T., Yoshihara, K., Yoshida, Takahashi, H. K., Nakagawa, E., Norihiro, S. (2016). Structural and functional associations of the rostral anterior cingulate cortex with subjective happiness. *NeuroImage*, 134, 132-141. <https://doi.org/10.1016/j.neuroimage.2016.04.020>
- Monk, C. S., Telzer, E. H., Mogg, K., Bradley, B. P., Mai, X., Louro, H. M. C., Chen, G., McClure-Tone, E. B., Ernst, M., & Pine, D. S. (2008). Amygdala and ventrolateral prefrontal cortex activation to masked angry faces in children and adolescents with generalized anxiety disorder. *Archives General of Psychiatry*, 65(5), 568-576. <https://doi.org/10.1001/archpsyc.65.5.568>
- Montag, C., & Panksepp, J. (2017). Primary emotional systems and personality: an evolutionary perspective. *Frontiers in Psychology*, 8(464), 1-15. <https://doi.org/10.3389/fpsyg.2017.00464>
- Morey, R. A., McCarthy, G., Selgrade, E. S., Seth, S., Nasser, J. D., & LaBar, K. S. (2012). Neural systems for guilt from actions affecting self versus others. *Neuroimage*, 60(1), 683-692. <https://doi.org/10.1016/j.neuroimage.2011.12.069>
- Nelson, N. L., Russell, J. A. (2013). Universality revised. *Emotion Review*, 5(1), 8-15. <https://doi.org/10.1177/1754073912457227>
- Nicasio Herrera, R., Villagra de Ousset, M. V., Díaz de Amaya, E., López, S. B., Rodríguez Maisano, E. (2015). El estrés psicológico agudo aumenta los marcadores protrombóticos en jóvenes voluntarios sanos. *Revista Facultad de Medicina*, 15(2), 11-15.
- Numan, M. (2007). Motivational systems and the neural circuitry of maternal behavior in the rat. *Developmental Psychobiology*, 49(1):12-21. <https://doi.org/10.1002/dev.20198>
- Olds, J., & Milner P. (1954). Positive reinforcement produced by electrical stimulation of septal area and other regions of rat brain. *Journal of Comparative and Physiological Psychology*, 47(6), 419-427. <https://doi.org/10.1037/h0058775>
- Panksepp, J. (2010). Affective neuroscience of the emotional BrainMind: evolutionary perspectives and implications for understanding depression. *Dialogues in clinical neuroscience*, 12(4), 533.
- Paré, D., Quirk, G. J., & LeDoux, J. E. (2004). New vistas on amygdala networks in conditioned fear. *Journal of Neurophysiology*, 92(1), 1-9. <https://doi.org/10.1152/jn.00153.2004>
- Rajhans, P., Goin-Kochel, R. P., Strathearn, L., & Kim, S. (2019). It takes two! Exploring sex differences in parenting neurobiology and behaviour. *Journal of neuroendocrinology*, 31(9), e12721. <https://doi.org/10.1111/jne.12721>
- Ratcliffe, M. (2010). The phenomenology and neurobiology of moods and emotions. In *Handbook of phenomenology and cognitive science* (pp. 123-140). Springer.
- Reidy, D. E., & Kearns, M. C. (2017). Psychopathy, Violence, and Aggression. *The Wiley Handbook of Violence and Aggression*, 1-12. <https://doi.org/10.1002/9781119057574.whbva011>
- Reisenzein, R., Studtmann, M., & Horstmann, G. (2013). Coherence between emotion and facial expression: Evidence from laboratory experiments. *Emotion Review*, 5(1), 16-23. <https://doi.org/10.1177/1754073912457228>
- Ressler, R. L., & Maren, S. (2019). Synaptic encoding of fear memories in the amygdala. *Current opinion in neurobiology*, 54, 54-59. <https://doi.org/10.1016/j.conb.2018.08.012>
- Rhodes, R. A., Murthy, N. V., Dresner, M. L., Selvaraj, S., Stavrakakis, N., et al. (2007). Human 5-HT transporter availability predicts amygdala reactivity in vivo. *Journal of Neuroscience*, 27(34), 9233-9237. <https://doi.org/10.1523/JNEUROSCI.1175-07.2007>
- Rogers, F. D., & Bales, K. L. (2019). *Mothers, Fathers, and Others: Neural Substrates of Parental Care. Trends in Neurosciences*, 42(8), 552 - 562. <https://doi.org/10.1016/j.tins.2019.05.008>
- Semrud-Clikeman, M., Fine, J. G., & Zhu, D. C. (2011). The role of the right hemisphere for processing of social interactions in normal adults using functional magnetic resonance imaging. *Neuropsychobiology*, 64(1), 47-51. <https://doi.org/10.1159/000325075>
- Schultz, W. (2015). Neuronal reward and decision signals: from theories to data. *Physiological Reviews*, 95(3) 853-951. <https://doi.org/10.1152/physrev.00023.2014>
- Shaikh, M. B., & Siegel, A. (1990). GABA-mediated regulation of feline aggression elicited from midbrain PAG. *Brain Res*, 507, 51-56. [https://doi.org/10.1016/0006-8993\(90\)90521-c](https://doi.org/10.1016/0006-8993(90)90521-c)
- Shammi, P., & Stuss, D. T. (1999). Humour appreciation: A role of the right frontal lobe. *Brain: A Journal of Neurology*, 122(4), 657-666. <https://doi.org/10.1093/brain/122.4.657>
- Sheldon, K. M., Corcoran, M., & Sheldon, M. (2021). Duchenne Smiles as Honest Signals of Chronic Positive Mood. *Perspectives on Psychological Science*, 16(3), 654-666. <https://doi.org/10.1177/1745691620959831>
- Shen, L. (2018). The evolution of shame and guilt. *PLoS ONE* 13(7), 1-11. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0199448>
- Smith, J. C., & Roll, D. L. (1967). Trace conditioning with X-rays as an aversive stimulus. *Psychonomic Science*, 9(1), 11-12. <https://doi.org/10.3758/BF03330734>
- Squillace Louhau, M., Picón Janeiro, J., & Schmidt, V. (2011). El concepto de Impulsividad y su ubicación en las teorías psicobiológicas de la personalidad. *Revista de Neuropsicología Latinoamericana* 3(1), 8-18. <https://doi.org/10.5579/rnl.2011.0057>
- Spence-Aizenberg, A., Di Fiore, A., & Fernandez-Duque, E. (2016). Social monogamy, male-female relationships, and biparental care in wild titi monkeys (*Callicebus discolor*). *Primates*, 57(1), 103-112.
- Takahashi, H., Yahata, N., Koeda, M., Matsuda, T., Asai, K., & Okubo, Y. (2004). Brain activation associated with evaluative processes of guilt and embarrassment: an fMRI study. *NeuroImage*, 23, 967-974. <https://doi.org/10.1016/j.neuroimage.2004.07.054>
- Thielscher, A., & Pessoa, L. (2007). Neural correlates of perceptual choice and decision making during fear-disgust discrimination. *Journal of Neuroscience*, 27(11), 2908-2917. <https://doi.org/10.1523/JNEUROSCI.3024-06.2007>

- Tomasello, M., Melis, A. P., Tennie, C., Wyman, E., & Herrmann, E. (2012). Two key steps in the evolution of human cooperation: the interdependence hypothesis. *Current Anthropology*, 53, (6), 673-692. <https://www.jstor.org/stable/10.1086/668207>
- Tracy, J. L., & Randles, D. (2011). Four models of basic emotions: a review of Ekman and Cordaro, Izard, Levenson, Panksepp and Watt. *Emotion Review*, 3(4), 397-405. <https://doi.org/10.1177/1754073911410747>
- Tybur, J., Lieberman, D., Kurzban, R., & DeScioli, P. (2012). Disgust: evolved function and structure. *Psychological Review*, 120(1) 65 – 84. <https://doi.org/10.1037/a0030778>
- Veenstra, L., Bushman, B. J., & Koole, S. L. (2018). The facts on the furious: a brief review of the psychology of trait anger. *Current Opinion in Psychology*, 19, 98-103. <https://doi.org/10.1016/j.copsyc.2017.03.014>
- Vigneau, M., Beaucousin, V., Hervé, P. Y., Jobard, G., Petit, L., Crivello, F., ... & Tzourio-Mazoyer, N. (2011). What is right-hemisphere contribution to phonological, lexico-semantic, and sentence processing?: Insights from a meta-analysis. *Neuroimage*, 54(1), 577-593. <https://doi.org/10.1016/j.neuroimage.2010.07.036>
- Vrticka, P., Black, J. M., & Reiss, A. L. (2013). The neural basis of humour processing. *Nature Reviews Neuroscience*, 14(12), 860–868. <https://doi.org/10.1038/nrn3566>
- von dem Hagen, E. A., Passamonti, L., Nutland, S., Sambrook, J., & Calder, A. J. (2011). The serotonin transporter gene polymorphism and the effect of baseline on amygdala response to emotional faces. *Neuropsychologia*, 49(4), 674 - 680. <https://doi.org/10.1016/j.neuropsychologia.2010.12.013>
- Vytal, K., & Hamann, S. (2010). Neuroimaging support for discrete neural correlates of basic emotions: a voxel-based meta-analysis. *Journal of Cognitive Neuroscience* 22(12), 2864–2885. <https://doi.org/10.1162/jocn.2009.21366>
- West, T. N., Savary, L., & Goodman, R. J. (2018). Sometimes I Get So Mad I Could...: The Neuroscience of Cruelty. In *The Neuroscience of Empathy, Compassion, and Self-Compassion* (pp. 121-155). Academic Press. <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-809837-0.00005-2>
- Yang, H., de Jong, J. W., Tak, Y., Peck, J., Bateup, H. S., & Lammel, S. (2018). Nucleus accumbens subnuclei regulate motivated behavior via direct inhibition and disinhibition of VTA dopamine subpopulations. *Neuron*, 97(2), 434-449. <https://doi.org/10.1016/j.neuron.2017.12.022>
- Yang, Y., Raine, A., Lencz, T., Bihrlé, S., LaCasse et al. (2005). Volume reduction in prefrontal gray matter in unsuccessful criminal psychopaths. *Biological Psychiatry*, 57(10), 1103-1108. <https://doi.org/10.1016/j.biopsych.2005.01.021>