

# Neuropsicologia de les emocions

Diego Redolar Ripoll

PID\_00185279



*Els textos i imatges publicats en aquesta obra estan subjectes –llevat que s'indiqui el contrari– a una llicència de Reconeixement-NoComercial-SenseObraDerivada (BY-NC-ND) v.3.0 Espanya de Creative Commons. Podeu copiar-los, distribuir-los i transmetre'ls públicament sempre que en citeu l'autor i la font (FUOC. Fundació per a la Universitat Oberta de Catalunya), no en feu un ús comercial i no en feu obra derivada. La llicència completa es pot consultar a <http://creativecommons.org/licenses/by-nc-nd/3.0/es/legalcode.ca>*

# Índex

<b>Introducció</b> .....	5
<b>Objectius</b> .....	7
<b>1. Introducció a l'estudi de les emocions</b> .....	9
1.1. Components i control neural de l'emoció .....	11
1.2. L'emoció com a llenguatge .....	15
<b>2. Teories de l'emoció</b> .....	19
2.1. Primers estudis .....	19
2.2. Visió actual .....	23
<b>3. Lateralització de les emocions</b> .....	28
3.1. Reconeixement de les emocions .....	28
3.2. Expressió emocional .....	28
3.3. Lateralització funcional de l'escorça: emocions positives i emocions negatives .....	29
<b>4. Anatomia de les emocions</b> .....	30
4.1. L'origen del concepte de <i>sistema límbic</i> .....	31
4.2. Hipotàlem .....	34
4.3. El paper de l'amígdala en les emocions .....	36
4.3.1. Anatomia i neuroquímica de l'amígdala .....	37
4.3.2. Lesions de l'amígdala .....	40
4.3.3. Amígdala i aprenentatge .....	43
4.3.4. Amígdala, expressions facials i categorització social .....	62
4.4. Escorça i emocions .....	70
4.4.1. Lesions de l'escorça orbitofrontal .....	70
4.4.2. Escorça orbitofrontal, extinció del condicionament de por i agressió .....	75
4.4.3. Escorça orbitofrontal i cognició social .....	78
4.4.4. Escorça prefrontal dorsolateral .....	79
4.4.5. Escorça cingular anterior .....	81
4.4.6. Ínsula .....	82
<b>Bibliografia</b> .....	85



## Introducció

Les emocions són disposicions amb una important base fisiològica i cognitiva que facilita l'activació de reaccions apropiades als esdeveniments que tenen lloc i tenen una importància biològica per a l'individu, cosa que permet una resposta que faciliti la seva adaptació a les demandes de la situació, que generalment resulta canviant. Consisteixen en patrons (autonòmics, endocrins i conductuals) que són típics de l'espècie i que en el cas dels éssers humans van acompanyats de sentiments. Podríem apuntar, per tant, que una emoció està composta per un conjunt d'aspectes conscients i subjectius i d'aspectes inconscients o preconscients. Resulta molt important, així mateix, distingir entre emoció i estat d'ànim. Des de la neurociència cognitiva, l'estat d'ànim s'utilitza per a referir-nos a les situacions en les quals té lloc una emoció determinada de manera habitual o contínua.

L'expressió de les emocions és una forma de comunicació útil per a explicitar sensacions i sentiments, i també per a indicar als altres com s'han de comportar davant el nostre estat d'ànim. Reconèixer un estat emocional en els altres resulta crític per a les interaccions socials. Les persones utilitzem la nostra pròpia resposta emocional o les respostes emocionals percebudes en altres persones per a regular la nostra conducta. Com passa en altres funcions cerebrals, hi ha una asimetria lateral en el processament neural de les emocions, atès que l'hemisferi dret té un paper més important, tant en el reconeixement com en l'expressió emocionals. No obstant això, l'hemisferi esquerre també participa en el control de la informació emocional.

Bona part de la recerca en neurobiologia de les emocions s'ha centrat en la implementació de diferents tasques de tipus emocional per a identificar els sistemes neurals subjacents a emocions específiques. D'aquesta manera, en funció del tipus de tasca utilitzada en la recerca, seria possible esperar la implicació de diferents sistemes neurals. Aquests sistemes podrien incloure determinades regions cerebrals més o menys especialitzades en el processament emocional i altres estructures crítiques per a altres funcions (per exemple, les estructures relacionades amb el substrat nerviós del reforç, estructures implicades en la consolidació de diferents sistemes de memòria, àrees de processament sensorial, regions atencionals, etc.), que serien mobilitzades per a exercir un paper específic en el processament emocional.

Dins de les regions i les estructures que exerceixen un paper especialitzat en el processament emocional, podem destacar l'hipotàlem, l'amígdala, l'escorça orbitofrontal lateral, l'escorça prefrontal ventromedial, l'escorça insular, l'escorça cingular anterior i l'escorça prefrontal dorsolateral. Algunes d'aquestes exerceix

un paper fonamentalment efector, mentre que d'altres formen part de xarxes neurals subjacents a un processament de la informació emocional més complex.

Al llarg d'aquest mòdul estudiarem què són les emocions, quines teories les han intentat explicar i quins són els principals sistemes neuronals subjacents a les emocions.

## Objectius

Els objectius d'aquest mòdul són els següents:

- 1.** Definir què és una emoció i conèixer-ne l'evolució des d'un punt de vista filogenètic.
- 2.** Entendre la naturalesa del processament de la informació emocional.
- 3.** Conèixer els components que formen una emoció com a resposta.
- 4.** Comprendre com l'emoció es pot constituir com un mecanisme de comunicació.
- 5.** Descriure les principals teories de l'emoció.
- 6.** Comprendre què és la lateralització de les emocions.
- 7.** Analitzar el paper de l'hipotàlem en la regulació de la resposta emocional.
- 8.** Entendre les bases neurals i endocrines de l'agressió.
- 9.** Analitzar la implicació de l'amígdala en l'aprenentatge emocional i en la cognició social.
- 10.** Descriure els principals efectes de les lesions de l'amígdala i de l'escorça prefrontal sobre el processament de la informació emocional.
- 11.** Analitzar el paper de l'escorça orbitofrontal en l'aprenentatge emocional, l'agressió, la cognició social, els judicis morals, el reconeixement emocional i la flexibilitat conductual.
- 12.** Descriure la implicació de l'escorça prefrontal dorsolateral, l'escorça cingular anterior i l'ínsula en el processament de la informació emocional.
- 13.** Descriure les principals influències emocionals sobre les funcions cognitives: percepció, atenció, aprenentatge i memòria i presa de decisions.
- 14.** Relacionar l'emoció amb la cognició social.





## 1. Introducció a l'estudi de les emocions

Davant d'una situació de perill, l'organisme pot generar una reacció general d'alerta (neural, endocrina i metabòlica) amb la finalitat de possibilitar les condicions fisiològiques propícies perquè el subjecte sigui capaç de respondre de la manera més adequada davant aquesta situació. Sense emocions, la resposta que podria donar el subjecte mancaria probablement de valor adaptatiu. Però, què són les emocions? Les emocions consisteixen en patrons (autonòmics, endocrins i conductuals) típics d'una espècie.

En els éssers humans, l'emoció es considera un estat de l'organisme amb diferents formes de manifestació:

- És un estat amb un nivell d'activació fisiològica determinat, d'acord amb l'activitat del sistema nerviós autònom i del sistema neuroendocrí (components autonòmic i endocrí).
- Es genera tot un ventall de respostes motores, tant de la musculatura facial com de la resta de músculs (component conductual).
- Hi ha un processament cognitiu que permet al subjecte fer una valoració de la situació i ser conscient de l'estat emocional en el qual es troba (component cognitiu o sentiment).

En els éssers humans, probablement a diferència d'altres espècies, l'emoció va acompanyada de sentiments. Quan parlem amb una altra persona sobre les emocions, normalment ens solem referir a com ens sentim i no a conductes prefixades que s'han activat en experimentar una condició determinada. Ens referim a experiències privades i subjectives. Cal destacar que els tres components inicials d'una emoció (component autonòmic, component endocrí i component conductual) són els que possibiliten la supervivència i l'adaptació al medi canviant, i no l'experiència privada o el sentiment (component cognitiu). Per aquest motiu, és lògic pensar que en l'evolució filogenètica del teixit nerviós primer hagi aparegut l'emoció i, posteriorment, el sentiment.

Al llarg d'aquest mòdul intentarem descriure com s'organitzen les emocions en termes cognitius i com es representen al cervell. Hem de tenir present que des d'algunes teories psicològiques es tendeix a definir l'emoció amb relació a què és un sentiment conscient. Com que resulta molt complicat establir una explicació neurobiològica dels fenòmens conscients i de la pròpia consciència, també pot ser problemàtic definir les emocions com a estats de consciència.

Així mateix, cal assenyalar que molts estudis neurobiològics sobre les emocions s'han dut a terme en diferents espècies, la qual cosa dificulta en gran manera la seva definició segons el sentiment conscient.

En general, podem dir que les emocions són disposicions amb una base neural que possibiliten l'activació de reaccions apropiades als esdeveniments que tenen lloc i tenen una importància biològica per a l'individu, cosa que permet una resposta que faciliti la seva adaptació a les demandes de la situació, que generalment resulta canviant.

Suposem que un animal determinat veu un possible depredador. Es tracta d'un estímul visual que té una importància especial per a l'animal, ja que en tractar-se d'un depredador podria atemptar contra la seva integritat física. D'aquesta manera, aquest estímul engega una conducta defensiva determinada que prepara l'organisme per a l'atac o la fugida (o que, en alguns casos, facilita passar inadvertit davant el depredador, per exemple a partir de la immobilització), redistribuint el flux sanguini dels òrgans interns a les fibres musculars perifèriques, alliberant les hormones que són característiques de la resposta d'estrès (catecolamines i glucocorticoides), augmentant la vigilància, facilitant la resposta de sobresalt i alterant la respiració, el ritme cardíac i la pressió sanguínia.

Una cosa semblat (encara que no amb les mateixes conseqüències i implicacions adaptatives) ens pot succeir quan veiem al cinema un film de terror. En el moment àlgid de la pel·lícula, quan l'assassí està aguantant una pobra noia enmig d'un fosc erm, nosaltres (que som mers espectadors de la història presentada pel director) experimentem una sèrie de canvis a l'organisme. Si algú ens toqués l'espatlla enmig de la foscor del cinema d'una manera inesperada, podríem proferir un crit a la sala i llançar el recipient de crispetes que tenim entre les cames. Una de les explicacions que podem donar a aquesta situació és que la visió de la pel·lícula ha elicitat un conjunt de canvis fisiològics a l'organisme, cosa que facilita la resposta de sobresalt en experimentar un estímul somatosensorial (en aquest cas, que algú ens toqui l'espatlla). En altres circumstàncies, aquest estímul hauria aconseguit simplement una mera resposta d'orientació, i possibilitaria que ens giréssim per veure qui reclamava la nostra atenció.

La majoria de persones disposem d'una capacitat mnemònica selectiva, és a dir, emmagatzemem únicament una part de tota la informació que rebem de l'entorn. La modulació emocional de la memòria proporciona als subjectes una eina adaptativa important, ja que les emocions ens informen de quina és la informació amb contingut rellevant per al subjecte i que, per tant, és important que sigui retinguda. D'aquesta manera, els mecanismes d'aprenentatge i memòria es poden veure influïts per les respostes fisiològiques d'una emoció (produïdes al mateix temps), i modular la transferència de la informació a la memòria a llarg termini. Avui sabem que les emocions poden influir de manera determinant en el procés de selecció de la informació que serà emmagatzemada en la memòria.

Les emocions es consideren estats amb una funció reguladora que fomenten la supervivència de l'organisme. Constitueixen un conjunt de respostes fisiològiques (autònòmiques i endocrines), tendències de conducta i sentiments subjectius (en el cas de l'ésser humà) que porten l'individu a reaccionar davant una situació d'importància biològica o amb un significat personal.

## 1.1. Components i control neural de l'emoció

En l'ésser humà, una emoció té dos aspectes clarament diferenciats:

- Un aspecte d'expressió física preconscient (estat corporal).
- Un aspecte de sensació conscient (sentiment).

L'**estat corporal** comprèn diferents components autonòmics, musculoesquelètics i endocrins que generen tots un estat d'activació general o *arousal*. Aquest estat prepara l'organisme per a una resposta determinada i serveix, al seu torn, com a via de comunicació de l'emoció cap als altres. L'**experiència conscient** de l'emoció o el sentiment emocional té un paper molt important en el processament cognitiu que l'individu fa de la informació, tant amb relació al raonament com a la memòria o la presa de decisions. No obstant això, alguns autors no el distingeixen d'aquesta manera i se centren en les respostes emocionals.

Una emoció com a resposta (sense tenir present l'aspecte conscient del sentiment) presenta tres components diferenciats:

- Un component conductual.
- Un component autonòmic.
- Un component endocrí.

El **component conductual** queda definit pels patrons de resposta conductual apropiats per a la situació que els elicit, la qual cosa facilita l'adaptació del subjecte.

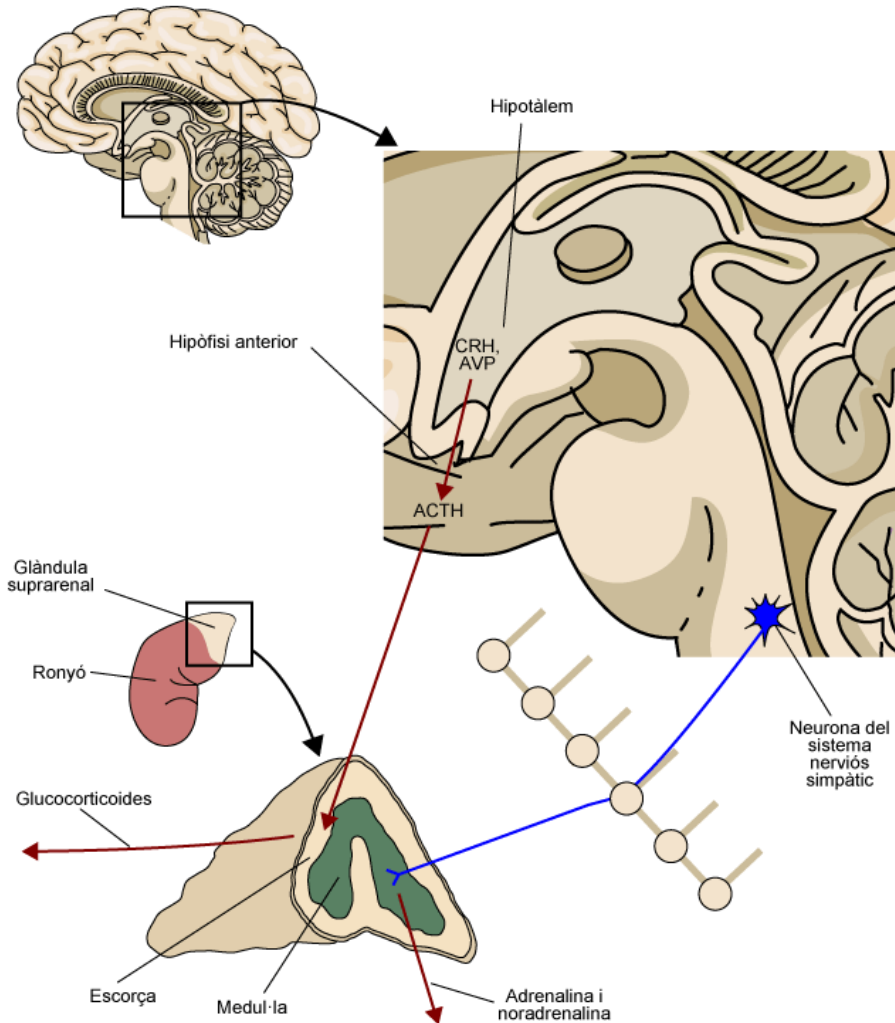
Suposem que a la franja pirinenca una rata de camp (*Rattus norvegicus*) s'adona de la presència d'un escurçó comú europeu (*Vipera berus*). Aquest tipus de serp caça les preses en funció del moviment i de la temperatura corporal mostrats per l'animal. El que és adaptatiu per a la rata és quedar-se immòbil en la seva posició per tal de no despertar l'atenció de la serp. El component conductual adequat a aquesta situació que pot posar en perill la supervivència de la rata seria el d'immobilització motora (pauta conductual denominada habitualment *freezing* en la bibliografia científica i que és característica com a component conductual de l'emoció de por en rosegadors).

En molts casos el component conductual serveix per a comunicar un estat emocional determinat a altres individus de la mateixa espècie o fins i tot d'altres espècies. Així, per exemple, si veiem algú somriure, inferim que està content. De la mateixa manera, si traspassem la tanca d'una propietat privada i ens trobem davant un gos molosoide, com un rottweiler, que ens ensenya tota la dentadura amb una postura corporal determinada, interpretem que es troba en una situació defensiva cap a un intrús (que som nosaltres).

El **component autonòmic** es troba relacionat amb les respostes del sistema nerviós autònom, que faciliten la ràpida mobilització dels recursos energètics que possibiliten l'activació de les conductes apropiades per a la situació en la qual es troba el subjecte.

Suposem que la rata de l'exemple anterior, que és un mascle, entra al territori d'una altra rata mascle. Aquesta segona rata posarà en marxa un conjunt de respostes defensives del seu territori en contra de la rata intrusa. El component autonòmic, en aquest cas, constituirà un augment de l'activitat de la branca simpàtica del sistema nerviós autònom, que en últim terme facilitarà la mobilització ràpida dels recursos energètics i la seva derivació cap als sistemes fisiològics que requereixen més aportació energètica per a possibilitar la defensa del territori (musculatura esquelètica, sistema nerviós, etc.).

El **component endocrí** té per objecte reforçar les accions del sistema nerviós autònom. D'aquesta manera, se secreten catecolamines (noradrenalina i adrenalina) i hormones esteroides a partir de la glàndula suprarenal.



Les hormones secretades per la medul·la de la glàndula suprarenal (noradrenalina i adrenalina) augmenten el flux sanguini als músculs i provoquen que el glucogen emmagatzemat en els músculs es converteixi amb rapidesa en glucosa per a ser utilitzada. A més, l'escorça de la glàndula suprarenal secreta hormones esteroides (glucocorticoides) que faciliten la presència de glucosa en els teixits que la requereixen per a posar en marxa la resposta més adaptativa (ACTH: hormona adrenocorticotropa o corticotropina; CRH: hormona alliberadora de corticotropina; AVP: pèptid vasoactiu).

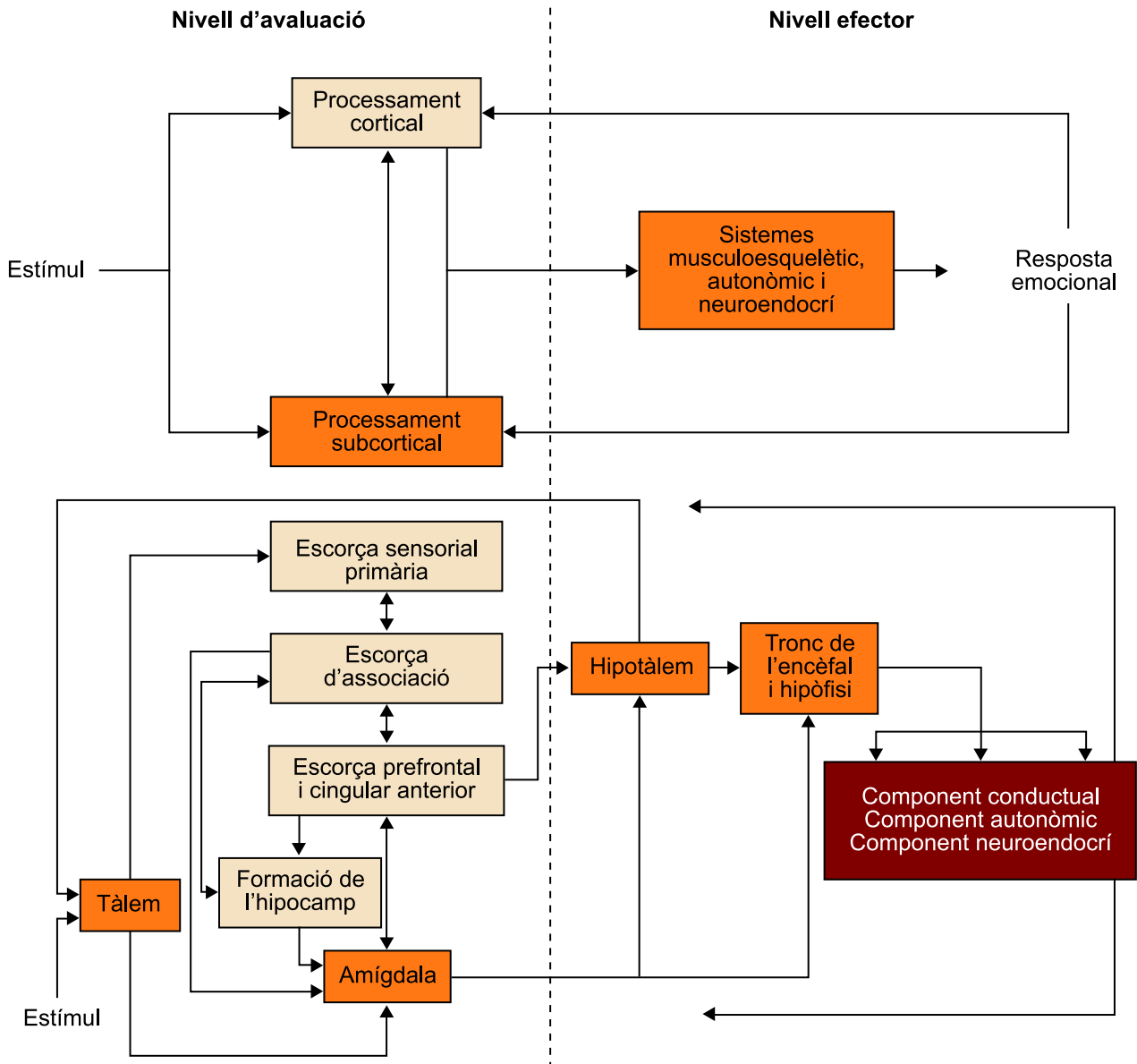
### Desenvolupament i emocions

El psicobiòleg Jaak Panksepp (1998) suggereix que el sistema nerviós té un sistema emocional en el qual els circuits subjacents estan genèticament predeterminats per a respondre a estímuls que representen una pressió evolutiva per a l'espècie. Aquests circuits organitzen programes motors (component conductual) i posen en marxa canvis autonòmics (component autonòmic) i hormonals (component endocrí) per a respondre a les modificacions esdevingudes en un medi contínuament canviant. Així mateix, aquest sistema emocional possibilita que els sistemes sensorials estiguin més receptius cap als estímuls que són rellevants per a l'emoció evocada. La retroalimentació positiva de l'activitat neural implica que l'*arousal* emocional pugui prevaler sobre les circumstàncies que precipiten l'activació del sistema. Segons aquest autor, els circuits emocionals poden romandre sota

control cognitiu. També poden influir de manera recíproca sobre la presa de decisions i sobre els sistemes de valoració del subjecte.

Per a Panksepp, el sistema emocional és capaç d'elaborar a la perfecció diferents sentiments subjectius, i també al cervell dels mamífers sembla quedar constituït per un conjunt de subsistemes. Els primers quatre subsistemes emocionals (recerca, por, ira i pànic) apareixerien en edats primerenques del desenvolupament cerebral dels mamífers, mentre que tres subsistemes més (desig, cura i joc) apareixerien en diferents estadis posteriors del desenvolupament.

Una emoció pot ser elicitada per estímuls sensorials diversos d'importància biològica o que són rellevants per al subjecte, i fins i tot per aquells estímuls que són inicialment neutres però que per mitjà dels principis de l'aprenentatge i la memòria arriben a possibilitar una resposta apropiada. No obstant això, en algunes persones aquestes associacions poden contribuir al desenvolupament de fòbies i d'altres trastorns afectius. Des d'un punt de vista neural, podem constatar que davant un estímulo capaç de produir respostes emocionals, se'n produeix un processament, tant a escala cortical com a escala subcortical, i es pot generar una resposta musculoesquelètica, autonòmica i neuroendocrina perifèrica. Aquesta resposta perifèrica, al seu torn, pot influir sobre el processament neural que s'està duent a terme.



Les emocions són el·licitades generalment per situacions o estímuls específics que tenen lloc en contextos determinats. No obstant això, en els éssers humans alguns pensaments o memòries poden el·licitar una emoció. Les emocions inclouen alguns canvis fisiològics i conductuals que poden no ser accessibles de manera conscient. A més, les emocions poden facilitar les interaccions socials, que són beneficioses per a la supervivència individual i per a la perpetuació de l'espècie. Autors com Eric Kandel suggereixen un model de control de les emocions per part dels sistemes neurals en el qual té lloc un processament tant cortical com subcortical de la informació emocional. En primer lloc, seguint aquest model, un estímulo determinat ha de tenir la capacitat per a el·licitar l'emoció en qüestió. Aquesta capacitat pot estar relacionada amb les característiques intrínseques de l'estímul (rellevància subjectiva, prominència, importància biològica) o es pot haver adquirit pels mecanismes d'aprenentatge i memòria. En segon lloc, una vegada que s'ha processat la informació de l'estímul (nivell d'avaluació), es posen en marxa els mecanismes de resposta (nivell efector) que englobaran els tres components que constitueixen la reacció emocional: conductual, autonòmic i neuroendocrí.

En els éssers humans, una **emoció** pot ser constituïda per un repertori de resposta amb **tres components** clarament diferenciats (component **conductual**, component **endocrí** i component **autonòmic**) i per **una experiència conscient** o un **sentiment** que exerceixen un paper molt important en el processament cognitiu que l'individu fa de la situació que l'el·licita.

## 1.2. L'emoció com a llenguatge

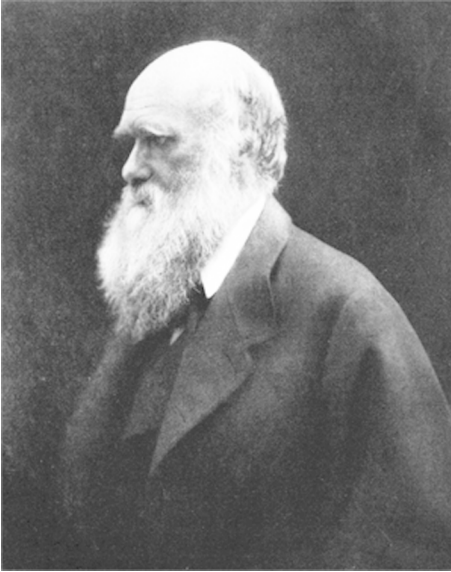
L'expressió de les emocions és una forma de comunicació útil per a explicitar sensacions i sentiments, i també per a indicar als altres com s'han de comportar davant el nostre estat d'ànim. Com va expressar Charles Darwin fa més d'un segle:

"El llenguatge de les emocions és en si mateix i sens dubte important per al benestar del gènere humà."

Charles Darwin (1872). *The Expression of the Emotions in Man and Animals*.

Els integrants de multitud d'espècies (inclosa l'espècie humana) són capaços de comunicar les seves emocions a individus de la mateixa espècie i fins i tot a individus d'altres espècies mitjançant expressions facials, sons no verbals, canvis posturals, etc. A partir d'aquí, podem dir que les emocions es poden constituir com a patrons de resposta útils per a determinades interaccions socials. El llenguatge emocional és el llenguatge més primitiu, tant en sentit filogenètic com en sentit ontogenètic. La comunicació humana de l'emoció depèn principalment del sistema musculoesquelètic, sobretot dels músculs que controlen expressions posturals i facials.

Arribats a aquest punt, caldria preguntar-se si el llenguatge de l'expressió facial i postural de les emocions és innat o après. S'ha pogut comprovar que individus de diferents cultures presenten expressions facials i posturals molt similars, el significat emocional de les quals pot ser identificat per persones de tot el món. Aquestes expressions facials i posturals de les emocions són automàtiques i involuntàries, encara que poden ser modificades per aspectes culturals i per les característiques concretes de la situació en la qual s'estan manifestant. En els seus diferents viatges, el naturalista anglès Charles Darwin va observar que les expressions facials emocionals de les persones que vivien en nínxols poblacionals aïllats d'altres cultures i d'altres éssers humans eren les mateixes que mostraven els britànics, els francesos o els espanyols. D'acord amb aquestes observacions i tenint present que els grups culturals que han quedat aïllats d'altres desenvolupen llenguatges diferents, Darwin va suggerir que les expressions emocionals eren innates i que es constituïen com a respostes no apreses.



Charles Robert Darwin (12 de febrer de 1809 - 19 d'abril de 1882), fotografiat per Julia Margaret Cameron. Darwin va trobar que persones de diferents cultures utilitzaven els mateixos patrons de moviment de la musculatura facial per a expressar un estat emocional determinat.

El cinema i la televisió també han intentat mostrar la importància que exerceixen les emocions en la comunicació humana. En aquest sentit, la sèrie televisiva nord-americana *Lie to Me* (en espanyol, *Miénteme*) creada per Samuel Baum s'ha constituït com un exemple recent d'això. En la sèrie, el psicòleg Cal Lightman (Tim Roth) i el seu equip, The Lightman Group, intenten descobrir les veritats i les mentides de les persones analitzant principalment el component conductual de les emocions mitjançant la veu i de l'expressió facial i postural. En la sèrie s'expliciten alguns dels plantejaments de Paul Ekman (un psicòleg pioner en l'estudi de les emocions i les seves relacions amb l'expressió facial).

El 1971 Ekman i Friesen van estudiar als membres d'una tribu aïllada de Nova Guinea que no havia establert cap contacte amb el món exterior. Els subjectes d'aquesta tribu no van presentar cap problema a l'hora de reconèixer les expressions facials i/o emocionals produïdes per individus occidentals. Ekman i Friesen van concloure que les expressions emocionals quedaven constituïdes com a patrons no apresos i innats. De manera afegida, Ekman i col·laboradors van estudiar la resposta emocional d'estudiants japonesos i americans davant una pel·lícula d'alt contingut emocional en dues condicions diferents: quan el subjecte estava sol o quan estava en presència d'una altra persona. En la cultura japonesa, en què es consideren socialment inadequades les demostracions públiques de les emocions, calia esperar que els estudiants japonesos mostressin menys expressions emocionals facials i posturals davant una altra persona en comparació dels estudiants americans. Els resultats van confirmar aquesta hipòtesi. No obstant això, quan els subjectes estaven sols amb prou feines hi havia diferència en l'expressió emocional entre els estudiants japonesos i els americans.

Altres recerques han posat de manifest que les expressions facials d'infants cecs de naixement són similars a les mostrades per infants amb capacitats visuals intactes, la qual cosa suggereix que l'expressió emocional no requereix aprenentatge vicari.

#### Referència bibliogràfica

P. Ekman, W. V. Friesen (1971). Constants across cultures in the face and emotion. *Journal of Personality and Social Psychol.*, 17(2), 124-129.



## Els moviments en l'expressió de les emocions

La regulació neural dels moviments quan estan produïts de manera voluntària (conductes motores voluntàries) és diferent de quan són expressió directa de les emocions (conductes motores emocionals). Suposem que som actors i que ens hem de preparar un paper en el qual el protagonista ha de plorar i expressar tristesa amb l'expressió facial i postural. Un actor professional i avesat en el tema segurament no tindrà cap dificultat per a posar-se en la pell del personatge que, per mitjà del rostre i del cos, ha d'interpretar i expressar una emoció determinada. No obstant això, hem de tenir present que no resulta fàcil generar una expressió realista d'una emoció determinada quan no ens sentim realment d'aquesta manera.

Els autors que estudien interpretació utilitzen alguns mètodes per a aconseguir que l'expressió emocional en els seus papers sigui tan real com sigui possible. Konstantín Sergéyevich Stanislavski va crear el denominat *mètode de les accions físiques*, també conegut popularment com a *sistema Stanislavski*. Aquest sistema interpretatiu consistia fonamentalment a instar l'actor durant la seva execució a experimentar "en la seva pròpia pell" les emocions que havia d'expressar en el paper que interpretava. Per exemple, un dels exercicis que implementava en el seu mètode consistia a reproduir mentalment emocions experimentades en el passat similars a les que havia d'expressar en el paper que calia interpretar.

De manera afegida, el 1862 l'anatomista francès Duchenne va descriure que en els éssers humans el somriure estava produït per la contracció de dos músculs de la cara: l'orbicular i el zigomàtic major. Concretament, Duchenne va veure que el segon es podia controlar de manera voluntària, mentre que l'orbicular –o múscul de Duchenne– semblava que únicament es contraïa davant una emoció. D'aquesta manera, Duchenne va demostrar que el somriure està produït per la contracció dels músculs orbicular i zigomàtic major. Així, un somriure fals es pot distingir del vertader perquè el primer únicament es produeix per la contracció del múscul zigomàtic major.



D'esquerra a dreta: Konstantín Sergéyevich Stanislavski (1863-1938), Guillaume-Benjamin-Amand Duchenne (1806-1875) estimulant elèctricament els músculs facials d'un voluntari, localització dels músculs orbicular i zigomàtic major.

L'estudi de l'emoció en pacients amb lesions corticals ha aportat molta informació sobre la naturalesa comunicativa de l'emoció. Diverses evidències experimentals han mostrat que diferents mecanismes cerebrals són responsables dels moviments facials voluntaris i dels moviments facials automàtics, encara que l'expressió involuntària de les emocions impliqui els mateixos músculs.

En la dècada de 1980 i principis de la de 1990, Ekman i els seus col·laboradors van dur a terme una sèrie d'experiments per analitzar els aspectes de retroalimentació de les expressions emocionals per mitjà del rostre. Aquests autors van demanar als participants que executessin un conjunt determinat de moviments dels músculs facials. Els participants en qüestió només coneixien els moviments que havien de dur a terme. La idea dels investigadors era que els subjectes moguessin un conjunt particular de músculs facials característic d'una emoció determinada sense que en fossin conscients (expressions simulades d'una emoció concreta). Mentre els participants generaven les expressions facials, els investigadors van fer un conjunt de mesures fisiològiques (principalment de reactivitat autonòmica). Els resultats experimentals van mostrar que les expressions simulades de les emocions modificaven l'activitat del sistema nerviós autònom. Així mateix, diferents conjunts de moviments facials (corresponents a una emoció específica) produïen patrons diferents d'activitat autonòmica. Com podem explicar aquests resultats? Aquests canvis autonòmics generats per la simulació d'una emoció, es podrien originar mitjançant l'expressió facial com a resultat de l'experiència prèvia? O bé es podrien ocasionar per l'existència de connexions neurals innates?

L'any 2000, Damasio i col·laboradors van demanar a un grup de persones que recordessin i intentessin tornar a experimentar episodis passats de les seves vides que evoquessin emocions determinades. Aquests investigadors van trobar que el record d'aquests episodis activava l'escorça somatosensorial dels subjectes i els nuclis del tronc de l'encèfal implicats en el control dels òrgans interns i en la detecció de sensacions rebudes d'aquests òrgans. Les dades suggereixen un paper important de determinades neurones de l'escorça somatosensorial en la comunicació emocional.

D'altra banda, diferents proves experimentals posen de manifest que la tendència a imitar les expressions d'altres persones sembla una capacitat innata. En aquest sentit, Field i col·laboradors (1982) van demanar a un grup de persones que duguessin a terme expressions facials relacionades amb una emoció determinada davant nounats. Aquests investigadors van poder comprovar que els nounats tendien a imitar, als rostres, les expressions produïdes per les persones adultes. Un treball dut a terme per Pfeiffer i col·laboradors el 2008 va mostrar que quan un grup de nens de deu anys veia i imitava diferents expressions emocionals, augmentava la seva activitat en el sistema anterior (frontal) de les neurones mirall.

Les emocions serveixen com a via de comunicació entre individus de la mateixa espècie i fins i tot entre subjectes d'espècies diferents. L'expressió facial i postural de les emocions constitueix un repertori de respostes motores innates. Aquestes, no obstant això, es troben influïdes per la cultura i per la situació concreta en la qual es desenvolupen.

## 2. Teories de l'emoció

Són nombrosos els estudis experimentals i clínics que han posat de manifest la importància del cervell en l'expressió i l'experiència de les emocions. La pretensió d'aquest apartat és únicament la de presentar una breu ressenya històrica d'aquests coneixements, i també de les seves teories, amb vista a poder tenir una idea més encertada de com ha anat evolucionant el concepte d'emoció i quines han estat considerades les seves bases biològiques des del segle XIX fins als nostres dies.

### 2.1. Primers estudis

El 1872, Darwin va publicar el llibre *La expresión de las emociones en el hombre y los animales*. Entre les idees que integren la seva obra, destaquem la consideració que determinades expressions facials i posturals s'acompanyen de percepcions emocionals específiques. Així, Darwin va elaborar una teoria sobre l'evolució de les expressions de les emocions basant-se en dues premisses principals:

- Les expressions facials i posturals de l'emoció han evolucionat en les diverses espècies a partir de conductes simples que assenyalaven el comportament posterior de l'animal.
- Aquestes conductes "senyal", si compleixen la seva funció comunicativa sobre l'estat emocional del subjecte cap als altres membres de l'espècie, evolucionaran i perduraran en el temps.

Per a Darwin, l'expressió de l'emoció és el resultat de l'evolució.

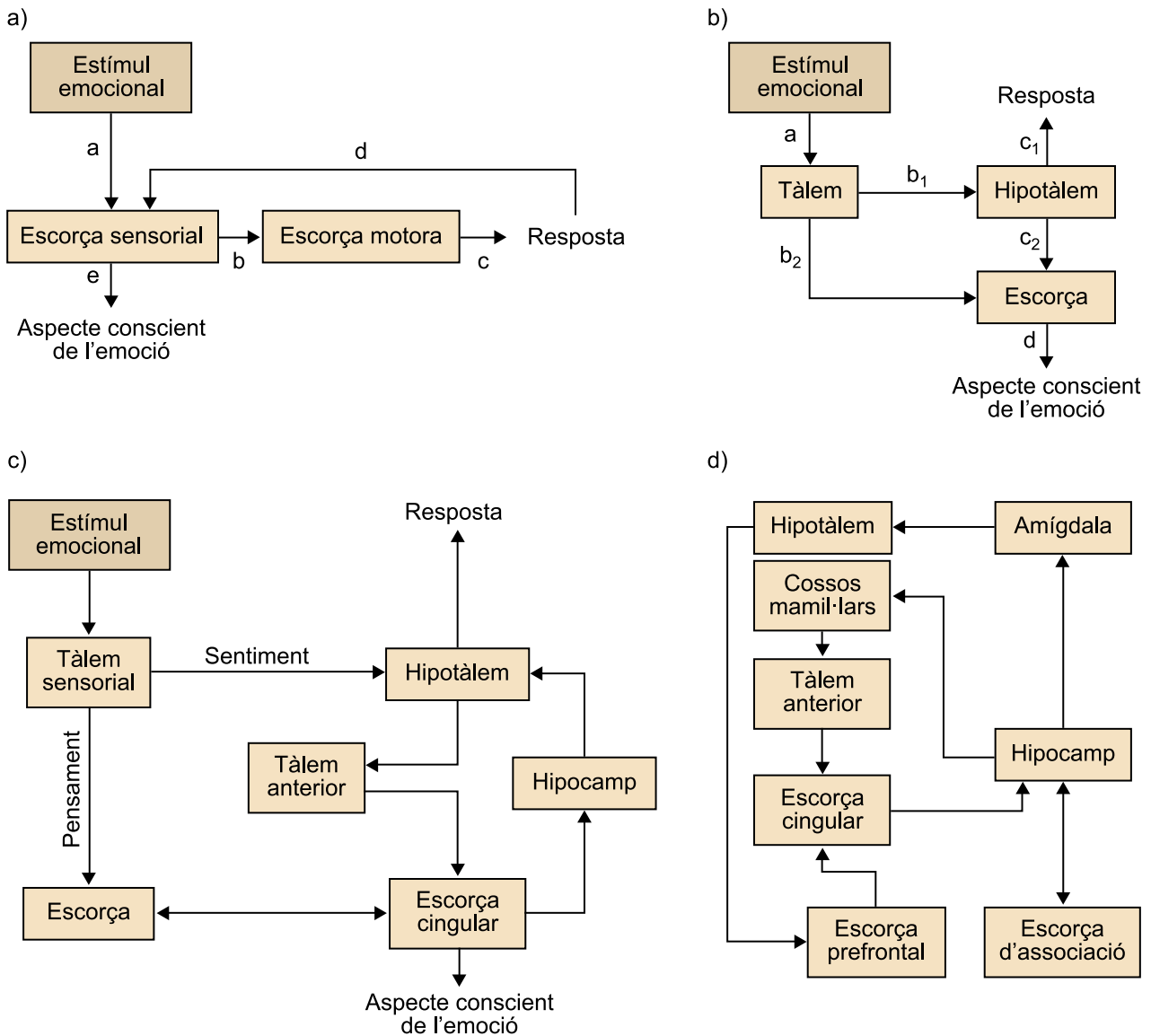
El 1884, el psicòleg americà William James va establir la hipòtesi que la sensació conscient de l'emoció era secundària a la resposta fisiològica. Més tard, concretament l'any 1887, un altre psicòleg, el danès Carl Lange, va proposar de manera independent una teoria de les emocions tal com havia fet W. James. Aquesta teoria sobre l'emoció és coneguda en l'actualitat com a *teoria de James-Lange*. Bàsicament, propugna que davant un estímul emocional es processa sensorialment a l'escorça sensorial. Al seu torn, l'escorça sensorial envia la informació sobre la naturalesa de l'estímul a l'escorça motora, encarregada de desencadenar la resposta física de l'emoció (l'expressió). La sensació conscient de l'emoció (sentiment) té lloc més tard, concretament quan l'escorça rep els senyals sobre els canvis ocorreguts en l'estat fisiològic.

#### Referència bibliogràfica

C. Darwin (1872). *The expression of the emotions in man and animals*. Londres: John Murray.

W. James (1884). What in an emotion? *Mind*, 9, 188-205.

C. Lange (1887). *Veber Gemüthsbewegungen*, 3, 8.



a) Processament neural d'un estímul emocional segons la teoria de James-Lange. Segons aquesta teoria, les emocions són respostes cognitives que interpreten canvis fisiològics del nostre organisme. b) Processament neural d'un estímul segons la teoria de les emocions de Cannon-Bard. c) Circuit de l'emoció de Papez. Papez va donar gran importància a l'hipotàlem com l'estructura responsable del control de l'expressió emocional i reguladora de l'activació cortical (per les seves projeccions ascendents) i, per tant, de l'experiència conscient de l'emoció. La informació processada en els cossos mamil·lars de l'hipotàlem és enviada als nuclis anteriors del tàlem mitjançant el tracte mamil·lotalàmic. Aquests nuclis projecten cap a l'escorça cingular, lloc en el qual es genera la percepció conscient de l'emoció. Per a completar el circuit, la informació de l'escorça cingular és enviada a l'hipocamp, que projecta per mitjà del fornix a l'hipotàlem. d) Circuit neural de l'emoció proposat per a MacLean com a extensió del circuit original de Papez. MacLean va ampliar la hipòtesi de Papez sobre la participació del sistema límbic en l'expressió emocional, i va destacar que els elements del circuit original de Papez estaven relacionats amb altres estructures, com l'amígdala o l'escorça prefrontal.

**Proves experimentals de la teoria de James-Lange**

Hi ha dues proves experimentals que confirmen la teoria de James-Lange. En primer lloc, s'ha pogut comprovar que diferents emocions es correlacionen amb patrons específics d'activitat autonòmica, endocrina i motora. En segon lloc, sembla que pacients amb lesions de medul·la espinal (i que, per tant, no poden rebre el senyal de retroalimentació perifèrica) tenen reduccions en la intensitat d'algunes de les seves emocions. Malgrat això, aquesta teoria no pot explicar el fet que moltes vegades el sentiment conscient emocional romangui encara que hagi desaparegut la resposta fisiològica perifèrica.

En la dècada de 1920, el fisiòleg americà Walter Cannon va rebatre la hipòtesi de William James exposant una nova teoria de les emocions basada en els experiments de Philip Bard sobre lesions corticals. Segons la teoria de Cannon-Bard, la informació d'un estímul emocional arriba a regions talàmiques especialitzades en el processament sensorial. Aquesta informació és directament enviada a l'hipotàlem, el qual posa en marxa els mecanismes que generen les respostes emocionals. Així mateix, a l'escorça cerebral arriba la infor-

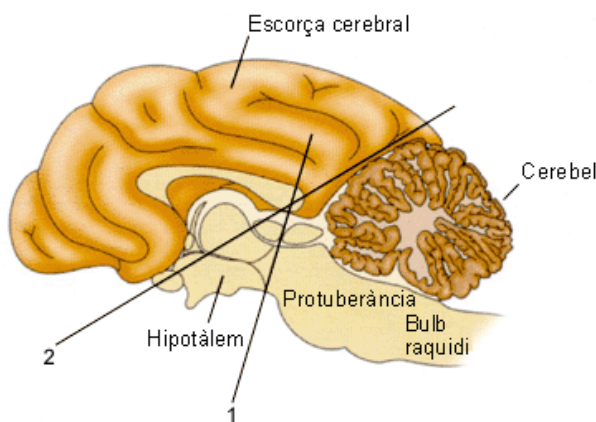
**Referència bibliogràfica**

W. B. Cannon (1987). The James-Lange theory of emotions: a critical examination and an alternative theory. By Walter B. Cannon, 1927. *Am. J. Psychol.*, 100(3-4), 567-586.

mació sobre les característiques sensorials de l'estímul, per mitjà de les vies ascendents talàmiques, i la informació sobre el seu significat emocional, per mitjà de les fibres nervioses que pugen des de l'hipotàlem. A l'escorça és on es genera l'experiència conscient de l'emoció o del sentiment.

### Falsa ira

Bard va fer lesions cerebrals progressives en gats, començant per l'escorça fins a arribar a estructures subcorticals, i va estudiar la conducta dels animals davant diferents estímuls emocionals. Va poder observar que es produïa una reducció substancial de les reaccions emocionals quan la lesió arribava a l'hipotàlem. No obstant això, les reaccions emocionals dels animals quan les lesions arribaven només a l'escorça no eren completament normals, ja que aquests gats tenien reaccions desmesurades amb relació a l'estímul que suposadament les provocava. Cannon va anomenar aquestes reaccions emocionals en gats sense escorça *falsa ira*, ja que era molt fàcil generar conductes agressives en aquests animals amb petits estímuls.



Tall sagital medial de l'encèfal d'un gat que il·lustra els tipus de lesions fetes per l'experimentador Bard. Quan les lesions arribaven a les àrees cerebrals compreses entre la línia 2 i l'esquerra del dibuix (cap a l'escorça cerebral), les sensacions emocionals es mantenien. Contràriament, quan les lesions afectaven l'hipotàlem (zona compresa entre 1 i 2), les reaccions emocionals desapareixien.

Segons la teoria de James-Lange, les emocions són respostes cognitives que interpreten canvis fisiològics de l'organisme. La teoria de Cannon-Bard, per la seva banda, postula que l'estat corporal, o resposta física, i la sensació conscient de l'emoció, o el sentiment, tenen lloc al mateix temps.

El 1937, el científic americà James Papez va proposar un circuit específic de l'expressió i l'experiència conscient de l'emoció. Papez treballava com a anatomista a la Universitat Cornell, als Estats Units. Sembla que davant la notícia que un important empresari americà havia donat una abundant summa de diners a un grup de recerca d'Anglaterra a fi que indaguessin sobre les bases neurals de les emocions, com a protesta a aquesta donació i fent apologia de la ciència americana, Papez va escriure en dos dies un article titulat "Proposta d'un mecanisme de l'emoció". Aquest autor es va basar principalment en observacions clíniques de pacients amb lesions del lòbul temporal medial i en estudis d'animals sobre la funció de l'hipotàlem. Papez va suposar que quan la informació sobre un estímul emocional arriba al tàlem es divideix en dues branques o vies:

- La via del pensament, que és la ruta que porta la informació sensorial de l'estímul cap al neocòrtex.
- La via del sentiment, que porta la informació de l'estímul cap als cossos mamil·lars de l'hipotàlem, lloc en què s'activen els mecanismes neuroendocrins, autonòmics i motors de l'expressió emocional.

Papez va proposar que la percepció de les emocions podria tenir lloc de dues maneres:

- Activant la via del sentiment i, per tant, el circuit bidireccional hipotàlem - escorça cingular.
- Activant el reconeixement i els records sobre l'estímul emocional al neocòrtex mitjançant la via del pensament i projectant posteriorment cap a l'escorça cingular per a poder generar la percepció del sentiment.

El 1949, Paul MacLean va ampliar la teoria de Papez sobre les emocions basant-se en els estudis de lesions dels lòbuls temporals en micos rhesus (*Macaca mulatta*) duts a terme per Heinrich Klüver i Paul Bucy. Per MacLean, un estímul emocional pot generar respostes als òrgans visceral. Aquests envien la informació al cervell, el qual integra aquesta informació visceral amb la informació sensorial de l'estímul, cosa que genera l'experiència emocional. MacLean va atorgar molta importància a l'hipocamp, com a estructura que rebia la informació sensorial i la visceral i com a generador dels mecanismes d'integració d'aquests dos tipus d'informació.

### **Experiments de Klüver i Bucy**

Al final de la dècada de 1930, Heinrich Klüver i Paul Bucy, de la Universitat de Chicago, van extirpar a micos rhesus (*Macaca mulatta*) una gran part dels lòbuls temporals medials (incloent-hi l'amígdala, la formació de l'hipocamp i l'escorça temporal no límbica), cosa que va generar una síndrome conductual molt aparatosa coneguda actualment com a *síndrome de Klüver-Bucy*. Com veurem més endavant, aquesta síndrome es caracteritzava per diverses alteracions en la conducta dels primats. En primer lloc, Klüver i Bucy van veure que els micos eren incapaços de reconèixer visualment objectes, encara que no presentaven problemes d'agudesia visual. Van poder observar que els animals utilitzaven la boca en lloc de les mans i/o els ulls per a explorar els objectes. Així mateix, mostraven una tendència compulsiva a observar i reaccionar davant estímuls visuals. Es va poder descriure també un augment de la conducta sexual, que incloïa pràctiques homosexuals i amb objectes inanimats i d'altres espècies. Es van observar canvis importants en la conducta emocional: una disminució aparent de la por i conductes d'evitació davant estímuls aversius, i una disminució de les expressions facials i verbals associades a les emocions.

Klüver i Bucy van exposar que aquestes alteracions conductuals es devien, en part, a la lesió de zones del circuit descrit per Papez. Més endavant, s'ha pogut comprovar que els déficits de reconeixement visual en els micos eren deguts a lesions d'àrees d'associació visual de l'escorça temporal inferior. També s'ha vist que les alteracions emocionals podien ser generades únicament amb l'extirpació bilateral de l'amígdala i que estructures com l'hipocamp, els cossos mamil·lars o els nuclis anteriors del tàlem compleixen una funció més important en els processos d'aprenentatge i memòria que en els emocionals.



Mico rhesus (*Macaca mulatta*). Font: J. M. Garg.

Papez va donar gran importància a l'hipotàlem com l'estructura responsable del control de l'expressió emocional i reguladora de l'activació cortical (per les seves projeccions ascendents) i, per tant, de l'experiència conscient de l'emoció. MacLean va ampliar la hipòtesi de Papez sobre la participació del sistema límbic en l'expressió emocional, i va destacar que els elements del circuit original de Papez estaven relacionats amb altres estructures, com l'amígdala o l'escorça prefrontal.

## 2.2. Visió actual

En l'actualitat, podem assenyalar inicialment tres blocs clarament diferenciats de teories psicològiques de l'emoció:

- Les **teories categòriques**. Segons aquestes teories és possible distingir entre:
  - Emocions bàsiques. Són emocions innates que es troben presents en totes les cultures i societats. Des d'un punt de vista evolutiu, les emocions bàsiques són molt antigues i les compartim amb altres espècies. Així mateix, aquest tipus d'emocions s'expressen mitjançant patrons fisiològics (components autonòmic i endocrí) i configuracions facials i posturals característiques i particulars (component conductual).
  - Emocions complexes. Es poden aprendre i modelar socialment i culturalment. Des d'un punt de vista evolutiu, són de nova aparició i es poden veure influïdes per l'ús del llenguatge. Des d'un punt de vista ontogenètic, emergeixen en estadis tardans del desenvolupament. Es tracta d'emocions que s'expressen per combinacions de patrons de resposta (autonòmica, endocrina i conductual) característics de les emocions bàsiques.

### Referència bibliogràfica

R. L. Solomon i J. D. Corbit (1974). An opponent-process theory of motivation: I. Temporal dynamics of affect. *Psychological Review*, 81, 119-145.

- Les **teories dimensionals**. Consideren que cada emoció és un punt d'un continu que varia al llarg de dos o més eixos fonamentals. La majoria d'investigadors consideren la valència (complacença i desgrat) i l'*arousal* (intensitat fisiològica i/o subjectiva de l'emoció) dimensions crítiques. Aquest tipus de teories utilitzen models per a representar les emocions dimensionalment. Un arquetip de model és el de vectors, que tendeix a ordenar les emocions al llarg d'eixos en funció de la seva valència positiva o negativa i amb relació a l'*arousal* (alt/baix). Altres models ordenen les emocions al llarg de circumferències d'un cercle centrat en una intersecció de dos eixos ortogonals (*arousal* i valència).
- Les **teories de components múltiples**. Aquestes teories no tenen una visió de les emocions com a estats fixos, sinó que se centren en la seva naturalesa fluida. Aquestes teories emfatitzen el paper de la valoració cognitiva en l'avaluació del significat emocional dels esdeveniments. Així mateix, intenten proporcionar una relació entre el resultat de la valoració i la resposta fisiològica i conductual.

A continuació, descriurem algunes teories que han centrat les seves premisses principals en diferents dades neurobiològiques, sense perdre de vista alguns aspectes cardinals de les teories psicològiques de l'organització del processament emocional.

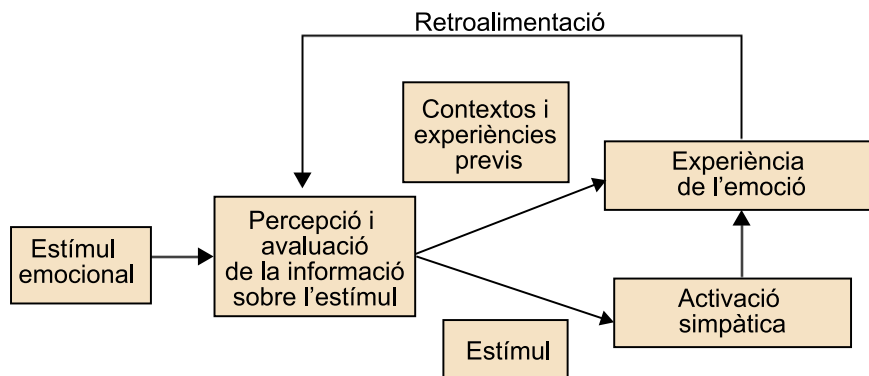
El 1962, Stanley Schachter i Jerome I. Singer van proposar una nova teoria de l'emoció tenint present la influència dels factors cognitius, l'anomenada **teoria de Schachter-Singer** o **teoria dels dos factors de l'emoció**. Aquests autors es van adonar que la gran varietat d'estats emocionals, sentiments i estats d'ànim no coincidia exactament amb els patrons visceral de resposta. En relació amb això, van considerar que els factors cognitius es podrien constituir com els determinants principals dels estats emocionals. Segons aquesta teoria, l'escorça transforma els senyals perifèrics en sentiments específics. L'escorça és capaç de generar un processament cognitiu de la informació perifèrica en consistència amb les expectacions individuals i el context en el qual es desenvolupa l'emoció. Aquesta va ser la primera teoria que va presentar un model d'experiència emocional basat en etiquetes cognitives en resposta a una activació fisiològica determinada.

### **Estudi de Schachter i Singer**

En un estudi clàssic, Schachter i Singer van administrar adrenalina a un grup de participants. Una part d'aquest grup va ser informada de les conseqüències fisiològiques de la substància, mentre que l'altra no va rebre cap tipus d'informació sobre els efectes de l'administració d'adrenalina. Tots els subjectes van ser exposats a una condició experimental: sia a una situació emocionalment agradable, sia a una situació emocionalment desagradable. Els qui havien estat informats dels efectes de l'adrenalina van presentar menys reacció emocional (tant positiva com negativa, segons la situació a la qual havien estat exposats) en comparació dels subjectes no informats. La interpretació que els investigadors van fer dels resultats es tradueix en el fet que els subjectes no informats atribuïen el seu estat d'activació a la situació a la qual havien estat exposats, mentre que els subjectes informats ho feien a l'efecte de l'adrenalina. Estudi publicat a:



S. Schachter i J. E. Singer (1962). Cognitive, social, and physiological determinants of emotional state. *Psychol. Rev.*, 69, 379-399.



Teoria de Schachter-Singer o teoria dels dos factors de l'emoció. Segons aquesta teoria, la persona rep informació sensorial d'un estímul determinat. Aquesta informació és utilitzada per a desencadenar un patró general d'activació del sistema nerviós autònom (branca simpàtica). La persona interpreta aquest estat d'agitació simpàtica en funció de les característiques contextuais de la situació i de les experiències prèvies viscudes. Segons aquests autors, si una persona manca d'explicacions causals per a un estat d'activació simpàtica determinat, l'etiquetarà en funció de les cognicions disponibles. Així mateix, en el cas de disposar d'una explicació adequada per a l'estat d'activació, resulta poc probable que s'hi apliqui un etiquetatge cognitiu alternatiu. A més, en circumstàncies cognitives equivalents, una persona només experimentarà una emoció en la mesura que prèviament s'hagi induït el patró general d'activació simpàtica.

Schachter i Singer van posar un èmfasi especial en el fet que l'escorça construeix l'emoció basant-se en els senyals, sovint inespecífics, que rep de la perifèria.

Actualment, investigadors com el neurocientífic lusità Antonio Damasio proposen que l'experiència de l'emoció o sentiment és una creació del cervell per a explicar les reaccions del cos davant una situació determinada. Damasio, que havia estudiat profusament les emocions en éssers humans, va publicar el llibre *El error de Descartes*. Aquesta obra tractava sobre el processament neural de les emocions i sobre la presa de decisions i el comportament social. A partir d'aquesta publicació, van sorgir obres que intentaven abordar l'estudi de les emocions des de la neurociència, tenint presents diferents components i aspectes. D'aquesta manera, investigadors que havien estudiat les emocions en models animals van començar a fer les seves aportacions. El 1996, Joseph LeDoux va publicar *El cerebro emocional*, i el 1998, Jaak Panksepp va publicar *Neurociencia afectiva*. Això va generar un punt d'inflexió a partir del qual diferents grups de recerca a Europa i als Estats Units es van embarcar en l'estudi sistemàtic de les emocions des d'un punt de vista neurocientífic.

### Referències bibliogràfiques

A. Damasio (2006). *El error de Descartes*. Barcelona: Crítica.

J. LeDoux (1996). *The emotional brain*. Nova York: Simon and Schuster.

J. Panksepp (1998). *Affective neuroscience: the foundations of human and animal emotions*. Nova York: Oxford University Press.

En la seva obra *El error de Descartes*, Damasio intentava establir una relació entre emocions i raó. L'autor partia de l'estudi de diferents casos clínics que presentaven alteracions en la presa de decisions i desordres emocionals. A partir d'aquestes proves clíniques, va formular la coneguda **hipòtesi del marcador somàtic**, segons la qual les emocions es relacionen amb la raó, ja que poden

ajudar en el procés de raonament. Segons Damasio, en determinades ocasions les emocions poden substituir la raó. Per exemple, l'emoció de por constitueix una resposta que pot ajudar a mantenir un individu lluny d'un estímul que posi en perill la seva supervivència. Per a posar en marxa aquesta resposta emocional, no és necessària la raó. Segons aquest autor, la raó fa el mateix que les emocions, però ho aconsegueix d'una manera conscient.

Així mateix, Damasio suggereix que per si soles les emocions poden resoldre diferents problemes del nostre món canviant i complex. No obstant això, en determinades ocasions poden aportar solucions desavantatjoses. De manera afegida, Damasio exposa que filogenèticament el sistema de raonament intel·ligent s'ha desenvolupat com una extensió del sistema emocional automàtic, i permet que les emocions exerceixin certes funcions en el procés de raonament. D'aquesta manera, les emocions poden accentuar la rellevància d'una premissa determinada i, en fer-ho, influir en el desenllaç a favor o en contra d'aquesta premissa. També poden participar en el procés de consideració dels múltiples factors que s'han de tenir presents per a aconseguir una decisió concreta. Segons Damasio, la participació de les emocions en el procés de raonament pot resultar favorable o perjudicial, en funció de les circumstàncies i del context de la decisió i en funció de la història i les experiències prèvies de la persona que ha de prendre la decisió. No obstant això, quan es prescindeix per complet de les emocions de l'àmbit del raonament, tal com succeeix en alguns estats neurològics, la raó resulta ser encara més defectiva que quan les emocions resulten ser desavantatjoses per a la presa de decisions.

La hipòtesi del marcadore somàtic de Damasio postula que les emocions poden assenyalar certs aspectes d'una situació o determinades conseqüències de possibles accions. Les emocions manifesten aquesta senyalització tant de manera oberta com de manera encoberta. Amb relació al coneixement que és utilitzat en el raonament, aquest pot ser explícit o també pot estar parcialment encobert (per exemple, quan intuïm una solució). Segons Damasio, les emocions participen en la intuïció, de manera que mitjançant un procés cognitiu molt ràpid podem arribar a una conclusió sense ser conscients de tots els passos lògics intermedis. Per a aquest autor, la qualitat de la intuïció de cadascun depèn dels raonaments anteriors i de la classificació duta a terme dels esdeveniments de l'experiència passada amb relació a les emocions que els van precedir i van succeir, i també del tipus de reflexió exercida sobre els èxits i els fracassos de les intuïcions anteriors. Cal tenir present que els sistemes cerebrals que s'ocupen conjuntament de les emocions i de la presa de decisions, participen, en general, en la gestió de la cognició i el comportament social.

Damasio ha trobat diferents proves que confirmen la hipòtesi del marcadore somàtic en l'estudi de pacients neurològics que presenten un comportament social alterat a causa de lesions a l'escorça frontal. Amb relació a aquest tipus d'estudis clínics, l'equip de Damasio ha pogut comprovar un tret diferencial entre els casos amb lesions frontals produïdes en edat infantil i els casos en els quals aquesta lesió va ser produïda en edat adulta: els pacients amb lesions en

edat infantil no semblaven haver assimilat les convencions socials i les normes ètiques que haurien de regir el seu comportament, mentre que els pacients adults coneixien les normes, però no hi podien actuar d'acord (en els casos de lesió infantil no s'havia arribat mai, si més no, a aprendre les normes). Els casos de lesions de l'escorça frontal en edat adulta indiquen que les emocions són necessàries per a mantenir un comportament social adequat, mentre que els casos de lesió en edat infantil semblen demostrar que les emocions també són necessàries per a dominar els coneixements exigits per a tenir un comportament social adequat.

Per a Damasio, els mecanismes de l'homeòstasi bàsica podrien constituir una via de desenvolupament cultural dels valors humans que ens permeti jutjar les accions com a bones o dolentes i classificar els objectes com a bonics o lletjos.

Un altre aspecte que ha sorgit vinculat a les noves teories neurocientífiques sobre l'emoció, és si resulta necessària o no la resposta autonòmica en l'emoció. Autors com Madga Arnold argumenten que l'emoció és un producte de l'avaluació inconscient d'una situació com a potencialment perjudicial o beneficiosa per al subjecte, i que el sentiment seria la reflexió conscient d'aquesta avaluació de l'estímul. Podem distingir, per tant, una emoció d'una altra perquè cadascuna provoca una tendència de resposta o un sentiment diferent.

Autors com Damasio suggereixen que les emocions són patrons de resposta amb una funció reguladora, que depenen de mecanismes cerebrals innats, tot i que l'aprenentatge i el context en poden variar l'expressió i la significació, de manera que es poden constituir com una ajuda per a la raó.

### 3. Lateralització de les emocions

Igual que succeeix en altres funcions cerebrals com el llenguatge, en el processament neural de les emocions hi ha una asimetria lateral, atès que l'hemisferi dret té un paper més important, tant en el reconeixement com en l'expressió emocional. No obstant això, l'hemisferi esquerre també participa en el control de la informació emocional.

#### 3.1. Reconeixement de les emocions

Sembla que l'hemisferi dret disposa d'una capacitat més gran per a detectar les diferències visuals en les expressions emocionals facials i posturals, i també per a poder detectar amb un índex d'error més petit la modulació emocional de la veu o prosòdia. El 1991, Bowers i col·laboradors van veure que pacients amb lesions a l'hemisferi dret presentaven dificultats per a reconèixer les emocions expressades facialment i manualment. Així mateix, mostraven una deterioració greu a l'hora de descriure imatges mentals d'expressions emocionals.

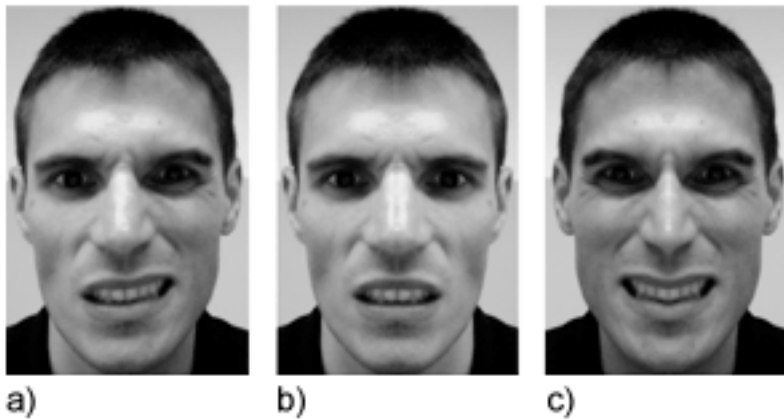
Estudis de neuroimatge han mostrat un increment de l'activitat de l'escorça prefrontal dreta davant el reconeixement emocional a partir del to de la veu. Mitjançant una tomografia per emissió de positrons, George i col·laboradors (1996) van observar una activació frontal en ambdós hemisferis davant el reconeixement emocional a partir del significat del llenguatge, però únicament van veure una activació de l'escorça prefrontal dreta quan el reconeixement es donava a partir del to de la veu.

#### 3.2. Expressió emocional

Pacients amb lesions a les porcions suprasilvianes dels lòbuls frontal posterior i parietal anterior de l'hemisferi dret tenen dificultats per a manifestar les emocions per mitjà de la modulació del to del llenguatge. Diferents estudis, tant en éssers humans com en primats no humans, han trobat asimetries laterals en la intensitat de l'expressió emocional. Així, les expressions facials es manifesten de manera més ràpida, amb més intensitat i més completament en la musculatura facial esquerra (que és controlada per l'hemisferi dret).

#### Vegeu també

Aquests aspectes s'han vist en profunditat en el mòdul "Neuropsicologia del llenguatge".



Reconstrucció de rostres quimèrics. En la fotografia (a) es pot veure la imatge original, mentre que la fotografia (b) és una composició feta a partir del costat dret de la cara i la fotografia (c), una composició duta a terme a partir del costat esquerre de la cara. Tal com es pot observar, la intensitat de l'expressió facial és més gran en la composició fotogràfica feta a partir de les dues meitats esqueres del rostre. Recordem que el costat esquerre de la cara queda controlat per l'hemisferi dret i el dret, per l'hemisferi esquerre.

### 3.3. Lateralització funcional de l'escorça: emocions positives i emocions negatives

Diferents estudis de neuroimatge confirmen la hipòtesi que l'escorça prefrontal de l'hemisferi esquerre està relacionada amb les emocions positives, mentre que l'escorça prefrontal de l'hemisferi dret ho estaria amb les emocions negatives. Estudis electrofisiològics han posat de manifest que l'activació de l'escorça prefrontal esquerra sembla que inhibeix les emocions negatives, i també la disposició del subjecte a patir estats emocionals negatius.

Certes anàlisis epidemiològiques han descrit que la incidència i la gravetat de símptomes depressius són superiors en pacients amb lesions de l'hemisferi anterior esquerre. Així mateix, alguns estudis clínics han mostrat que lesions de l'hemisferi anterior dret poden generar signes desmesurats d'emocions positives.

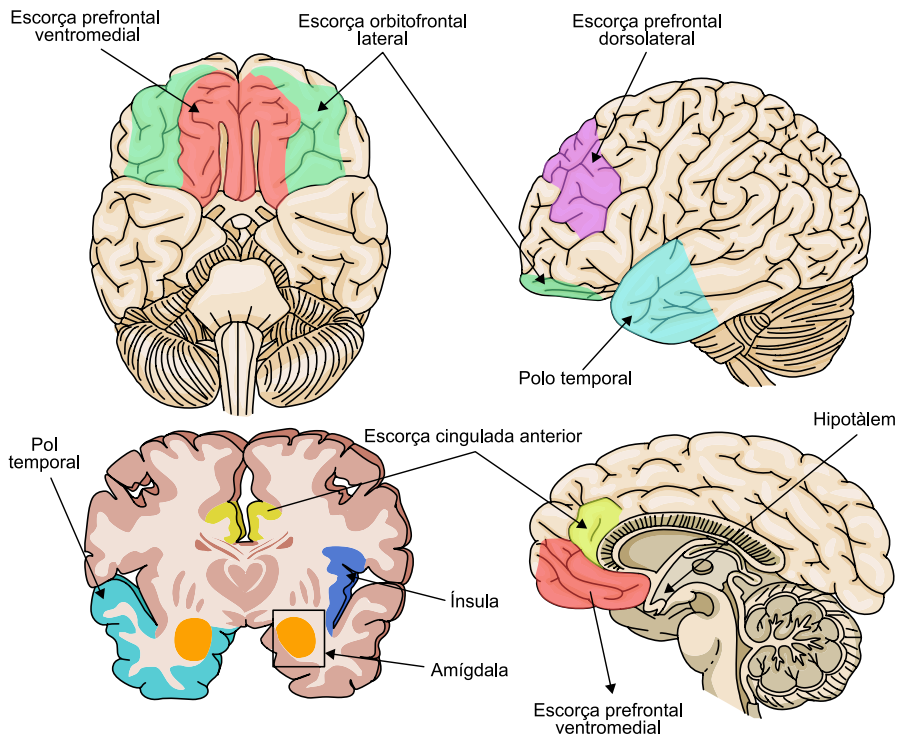
L'any 2007, Goel i Dolan van mostrar que els acudits divertits induïen una activació a l'escorça prefrontal ventromedial de l'hemisferi dret, mentre que els que implicaven una violació de les normes socials induïen una activació de l'amígdala dreta i de l'escorça orbitofrontal esquerra.

## 4. Anatomia de les emocions

Bona part de la recerca en neurobiologia de les emocions s'ha centrat en la implementació de diferents tasques de tipus emocional per a identificar els sistemes neurals subjacents a emocions concretes. D'aquesta manera, en funció del tipus de tasca utilitzada en la recerca, seria possible esperar la implicació de diferents sistemes neurals. Aquests sistemes podrien incloure determinades regions cerebrals especialitzades en el processament emocional i altres estructures fonamentals per a altres funcions (per exemple, les estructures relacionades amb el substrat nerviós del reforç, estructures implicades en la consolidació de diferents sistemes de memòria, àrees de processament sensorial, regions atencionals, etc.), que serien mobilitzades per a exercir un paper específic dins del processament emocional.

Suposem que passem per sota d'un edifici en construcció. Just a uns metres d'on ens trobem, cau des d'una altura considerable una peça gran de metall. De sobte, sentim que se'ns accelera el pols i ens inunda una sensació desagradable, tenim por. En aquesta situació, a més d'activar-se diferents zones del nostre cervell que es troben directament relacionades amb el processament de la informació emocional, també es mobilitzen altres regions encarregades, per exemple, de processar aspectes atencionals i de vigilància per a facilitar la detecció de possibles senyals d'amenaça i de perill.

Dins de les regions i de les estructures que exerceixen un paper especialitzat en el processament emocional, podem distingir l'hipotàlem, l'amígdala, l'escorça orbitofrontal lateral, l'escorça prefrontal ventromedial, l'escorça insular, el pol temporal, l'escorça cingular anterior i l'escorça prefrontal dorsolateral, entre d'altres. Alguna d'aquestes exerceix un paper fonamentalment efector, mentre que d'altres formen part de xarxes neurals subjacents a un processament de la informació emocional més complex.



Principals regions i estructures que exerceixen un paper especialitzat en el processament de la informació emocional.

#### 4.1. L'origen del concepte de sistema límbic

L'estudi inicial dels sistemes neurals subjacents a les emocions es va centrar en el sistema límbic<sup>1</sup>, ja que alguns teòrics de les emocions li van donar un paper cardinal en el processament i activació de les emocions. El 1878, el neuròleg francès Paul Broca va observar que en la superfície medial del cervell hi havia tot un conjunt diferenciat d'àrees corticals de forma ovalada. Broca va definir el lòbul límbic com el teixit cortical que forma una vora damunt de la cara medial dels hemisferis, entorn del tronc de l'encèfal i del cos callós. Més endavant, aquestes estructures del lòbul límbic descrit per Broca, juntament amb els bulbs olfactoris, es van passar a denominar *rinencèfal*. És a dir, es parlava del *cervell olfactori*, ja que es pensava que aquestes estructures tenien un gran pes en la percepció de les olors i en el control de les conductes guiades per l'olfacte. L'anatomista C. Judson Herrick va observar que en animals filogenèticament més primitius, l'olor exerceix una funció elemental en la majoria de les seves conductes. Aquest investigador va proposar que el neocòrtex era, en si mateix, el creixement evolutiu del cervell olfactori.

<sup>(1)</sup>La paraula *límbic* prové del terme llatí *límbus*, que significa 'contorn'.

L'americà James Papez va descriure que l'escorça del rinencèfal era l'única escorça que tenia connexions anatòmiques demostrades amb l'hipotàlem (estructura clau en l'expressió de les emocions segons la seva teoria). Així, Papez va proposar que el paper fonamental d'aquestes regions era el processament de la informació emocional. Papez va descriure un sistema anatòmic emocional localitzat a la paret medial dels hemisferis que interconnectava l'escorça i l'hipotàlem. El 1952, l'americà Paul MacLean, amb la finalitat de bandejar definitivament el concepte de *cervell olfactori* i d'enllaçar la seva proposta amb la teoria emocional de Papez, va parlar de *cervell visceral*. D'aquesta manera,

MacLean va utilitzar l'expressió *sistema límbic* per a fer referència a l'escorça límbica i a les seves connexions amb el tronc de l'encèfal, alhora que va proposar que aquest sistema participaria en el control i l'elaboració de les emocions, i no tant en el processament de la informació olfactiva.

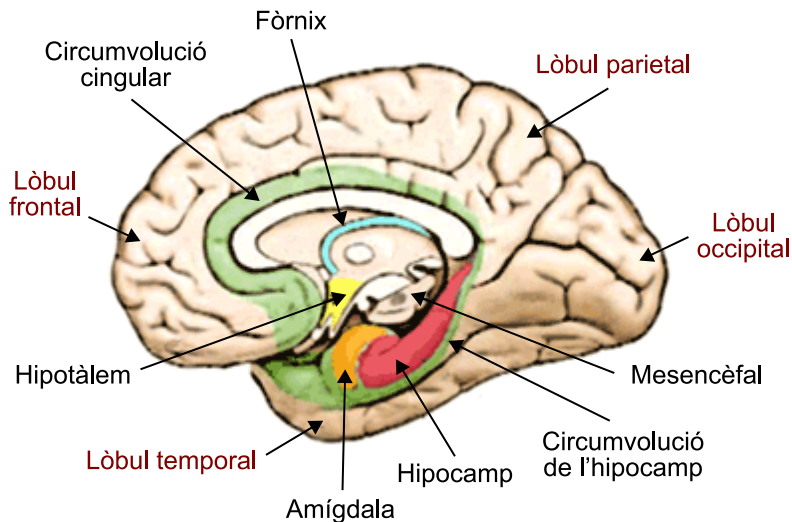
Avui dia, sabem que a la zona medial dels hemisferis hi ha tot un conjunt d'estructures nervioses àmpliament interconnectades amb projeccions directes sobre l'hipotàlem i el tronc encefàlic. Podem dir que el sistema límbic queda constituït com un pont de comunicació entre les respostes autonòmiques i conductuals als canvis de l'entorn, atès que es tracta d'un sistema interposat entre l'hipotàlem i el neocòrtex.

El lòbul límbic es compon, fonamentalment, de la circumvolució cingular, de la circumvolució de l'hipocamp, de l'amígdala, dels nuclis septals, d'àrees olfactives, de l'hipotàlem i de zones de la formació reticular mesencefàlica. No obstant això, avui dia encara no hi ha un acord universal sobre tots els seus components. Per exemple, hi ha autors que hi inclouen també algunes regions corticals adjacents al lòbul temporal medial, certs nuclis del tàlem i part dels ganglis basals.

Diferents àrees corticals límbiques i altres components d'aquest sistema constitueixen un punt de connexió entre l'hipotàlem i les àrees d'associació multimodal, especialment l'escorça prefrontal. És possible diferenciar dos subsistemes dins del sistema límbic que se circumscriuen al voltant de l'amígdala i de l'hipocamp i que inclouen àrees corticals que s'estenen més enllà de les circumvolucions cingular i de l'hipocamp, part de l'escorça orbital, l'ínsula i l'uncus.

- El subsistema de l'hipocamp enllaça amb l'escorça d'associació mitjançant l'escorça de l'hipocamp i cingular, i es troba relacionat funcionalment amb els cossos mamil·lars de l'hipotàlem i amb el nucli anterior talàmic.
- El subsistema de l'amígdala enllaça amb l'escorça d'associació mitjançant l'escorça prefrontal ventromedial, l'escorça temporal anterior i l'ínsula, i es troba relacionat funcionalment amb el nucli dorsomedial del tàlem. Així mateix, aquest subsistema s'estén per l'àrea septal i per l'hipocamp cap a la formació reticular mesencefàlica.





Tall sagital medial de l'encèfal en el qual es representen els principals components del sistema límbic.

Després de Papez i MacLean, les estructures del lòbul límbic de Broca es van relacionar íntimament amb les emocions. Actualment, hi ha proves experimentals que posen de manifest que algunes de les àrees límbiques intervenen en funcions emocionals (fonamentalment el subsistema de l'amígdala), però que n'hi ha d'altres que són més importants en els mecanismes d'aprenentatge i memòria, i no tant en el processament de la informació emocional (fonamentalment el subsistema de l'hipocamp). MacLean va considerar que el sistema límbic es podia definir anatòmicament a partir de les seves connexions amb l'hipotàlem, però en l'actualitat s'ha pogut observar que l'hipotàlem està connectat amb pràcticament tots els nivells del sistema nerviós. El mateix investigador va descriure que les estructures del lòbul límbic de Broca es podrien identificar en funció del control que exercissin sobre el sistema nerviós autònom. Sobre aquest tema cal dir que si bé és cert que algunes zones del sistema límbic tenen un paper important en el control del sistema nerviós autònom, també hi ha nuclis en el tronc de l'encèfal amb una regulació autonòmica molt important.

Anatòmicament, el sistema límbic és compost per una sèrie d'estructures corticals i subcorticals àmpliament interconnectades. De tot aquest sistema, els components del subsistema de l'amígdala són els que es troben més directament vinculats al processament de la informació emocional.

En el processament de la informació emocional destaquen dos elements neurals clarament diferenciats: l'un de perifèric i l'altre de central.

- L'element perifèric de les emocions implicat en l'activació dels tres components de la resposta emocional (conductual, autonòmic i endocrí) inclou l'hipotàlem i diferents nuclis del tronc.

- El component central comprèn l'amígdala i l'escorça cerebral, especialment l'escorça insular, l'escorça cingular i l'escorça prefrontal (àrees ventrals, medials i orbitals).

## 4.2. Hipotàlem

L'hipotàlem és una estructura diencefàlica que es troba localitzada a la part basal de l'encèfal anterior, demarcada caudalment pel tegment mesencefàlic i rostralment pel quiasma òptic. Des de la superfície ventral és possible delimitar aquesta estructura mitjançant uns punts de referència clarament visibles. El punt més rostral és el quiasma òptic. Caudal a aquesta estructura queda la tija infundibular, que és una invaginació emergent d'una turgència ovalada prominent, el *tuber cinereum*, localitzada al sòl del tercer ventricle. La tija infundibular subministra les connexions neurals i vasculares que utilitza l'hipotàlem per a comunicar-se amb la glàndula pituïtària o hipòfisi. El tercer punt de referència és el que queda més caudal. Es tracta del constituït pels cossos mamil·lars o complex mamil·lar.

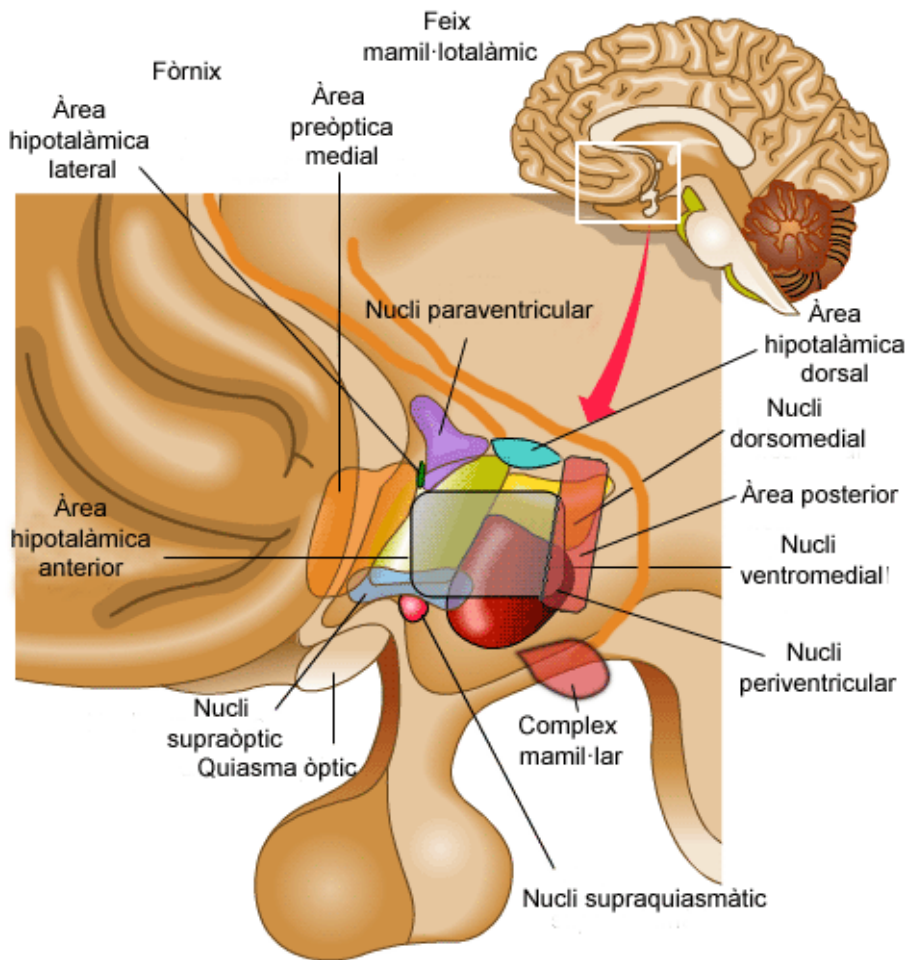
L'hipotàlem està format per diferents agrupacions neuronals àmpliament interrelacionades. No obstant això, cadascun d'aquests nuclis té un patró complex de connexions amb diferents zones de l'encèfal.

### Subdivisions de l'hipotàlem

L'hipotàlem es pot subdividir en regions tant longitudinalment com en direcció medial-lateral. Longitudinalment, en funció de la seva posició en l'eix rostrocaudal, aquesta estructura es divideix en tres regions de grups nuclears: una regió anterior, una regió tuberal i una regió posterior. La regió anterior es correspon amb la zona superior al quiasma òptic, mentre que la regió tuberal es troba per sobre de l'eminència mitjana (incloent-hi el *tuber cinereum*) i la posterior és la regió que queda per sobre dels cossos mamil·lars.

En direcció medial-lateral és possible distingir també tres zones: una zona lateral, una zona medial i una zona periventricular. Si fem un tall coronal a l'altura de l'hipotàlem, podrem comprovar que la zona lateral és la que queda en una posició més externa amb relació a la línia mitjana (cap a la superfície dels hemisferis). La zona medial queda entre el tercer ventricle i la zona lateral. Per la seva banda, la zona periventricular es refereix a les neurones hipotalàmiques adjacents al revestiment endimari del tercer ventricle.

La distribució citoarquitectònica de les neurones hipotalàmiques varia en funció de la zona on es localitzen. D'aquesta manera, per exemple, les neurones de la zona lateral es distribueixen d'una manera difusa, mentre que les neurones que se situen a la zona medial formen nuclis ben organitzats i clarament delimitats.

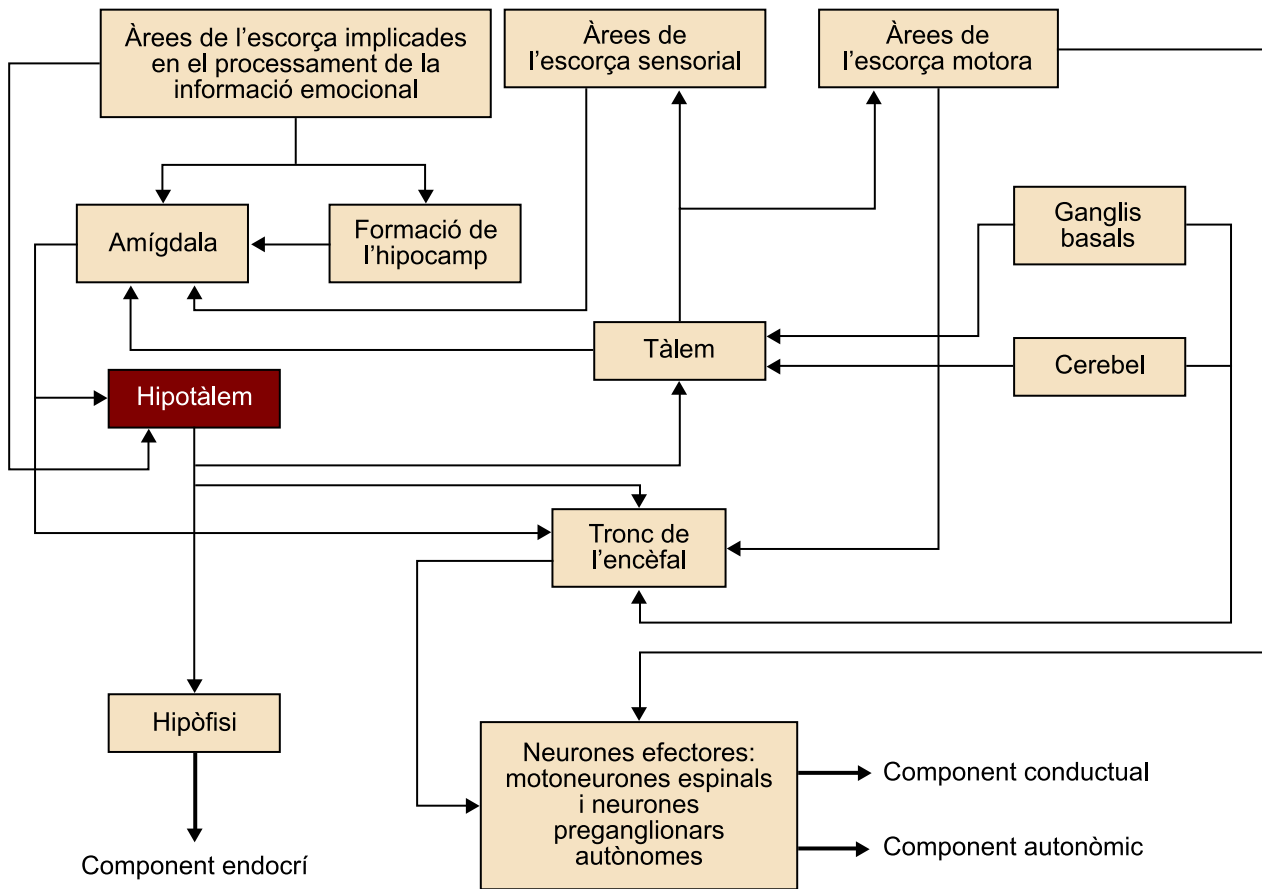


Representació esquemàtica de l'hipotàlem i de les seves principals agrupacions (nuclis)

L'hipotàlem té una gran varietat de funcions fisiològiques i conductuals, i per a això ha d'estar ben comunicat amb diferents sistemes neurals centrals i perifèrics. Per això, aquest conjunt de nuclis ha d'establir connexions amb diferents zones de l'escorça i de l'encèfal anterior, del tronc de l'encèfal i de la medulla espinal, de la retina i del sistema endocrí. La majoria de les fibres que arriben a l'hipotàlem provenen del feix prosencefàlic medial, del feix longitudinal dorsal, de la via retinohipotalàmica i del fòrnix.

Com hem dit, en l'expressió d'una emoció es donen tres components clarament diferenciats: un component motor somàtic o conductual, un component autonòmic i un component endocrí. L'hipotàlem exerceix un control eferent d'aquests tres components. D'aquesta manera, són diversos els nuclis hipotalàmics amb projeccions troncoencefàliques que regulen i modulen el funcionament dels sistemes motor somàtic i autònom. Així mateix, aquesta estructura, mitjançant les seves connexions amb la hipòfisi, exerceix un paper clau en els mecanismes de secreció neuroendocrina. Però l'hipotàlem no és només una zona cerebral encarregada del control eferent dels sistemes so-

màtic, autonòmic i endocrí, sinó que és un centre capaç d'integrar cert tipus d'informació emocional i sensorial amb la finalitat de poder generar una resposta eferent apropiada.



Regulació dels tres components de la resposta emocional (component conductual, component autonòmic i component endocrí) a partir de les projeccions de l'amígdala i l'hipotàlem cap al tronc de l'encèfal i la hipòfisi (només es representen les connexions implicades en aquesta regulació, directament o indirectament).

### Estimulació elèctrica de l'hipotàlem

El 1932, Stephen Ranson va implantar elèctrodes en diferents àrees de l'hipotàlem. Mitjançant l'estimulació elèctrica de les diferents regions de l'hipotàlem, va generar diverses reaccions autonòmiques en els animals experimentals, com ara alteracions en l'erecció capil·lar, alteracions en la motilitat gastrointestinal i vesical, en la pressió sanguínia o en el ritme cardíac, entre d'altres.

### Neurones hipotalàmiques que participen en el control endocrí

Les neurones hipotalàmiques que participen en el control endocrí són fonamentalment les neurones magnocel·lulars dels nuclis supraòptic i paraventricular, i les neurones parvocel·lulars de la zona periventricular.

## 4.3. El paper de l'amígdala en les emocions

L'amígdala és una petita estructura subcortical amb forma d'ametlla que es troba a l'interior del lòbul temporal medial adjacent a la porció anterior de l'hipocamp i tocant amb l'escorça periamigdaloides i l'escorça de l'hipocamp. Aquesta estructura envia informació a l'hipotàlem i al tronc de l'encèfal per activar els tres components d'una emoció (conductual, autonòmic i endocrí) com a resposta a situacions d'índole variada. L'amígdala rep informació sensorial del tàlem i de l'escorça sensorial. També rep informació de l'escorça

d'associació i del sistema límbic (sobretot, de la formació de l'hipocamp). Així mateix, aquesta estructura envia connexions a l'escorça sensorial, a l'escorça frontal, a la formació de l'hipocamp, a l'hipotàlem i a diferents nuclis del tronc de l'encèfal.

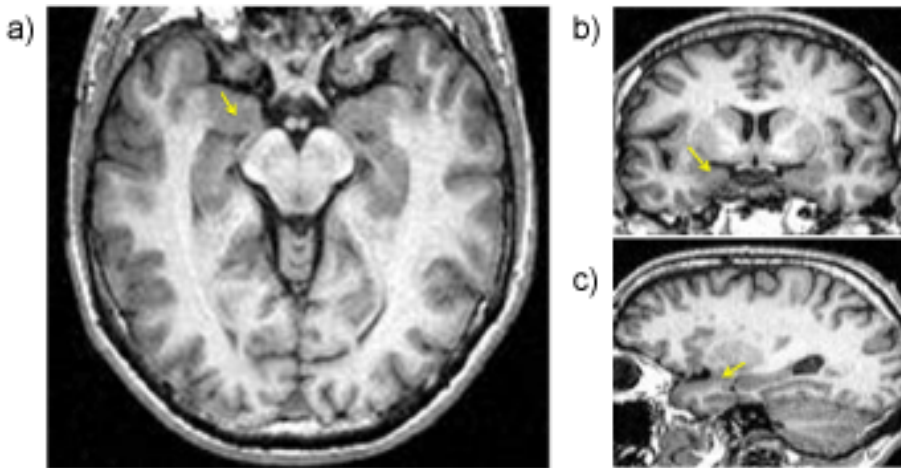
L'amígdala està implicada en les reaccions emocionals d'espècies animals molt variades (entre les quals hi ha l'ésser humà) i en els efectes de les emocions sobre diferents processos cognitius, com l'atenció, la memòria o la cognició social.

#### 4.3.1. Anatomia i neuroquímica de l'amígdala

L'amígdala és una estructura subcortical del prosencèfal denominada d'aquesta manera pels primers anatomistes a causa de la seva similitud amb la forma d'una ametlla (en llatí *amygdala* vol dir 'ametlla'). En els primats, l'amígdala queda formada a partir d'un conjunt heterogeni de tretze nuclis localitzats al pol rostral medial del lòbul temporal. Al seu torn, aquests es poden agrupar en tres grups de nuclis àmpliament connectats entre ells i amb un patró específic de projeccions amb altres regions cerebrals:

- Els nuclis basolaterals.
- Els nuclis medials.
- Els nuclis centrals.

Des d'una perspectiva anatòmica i funcional, els nuclis centrals estan molt relacionats amb diverses estructures del tronc de l'encèfal, amb l'hipotàlem i amb diferents àrees de processament de la informació sensorial visceral. Els nuclis medials es troben tocant a l'escorça periamigdaloides i reben aferències del bulb olfatori (tant del principal com de l'accessori) i envien projeccions a l'escorça olfàctòria i a l'hipotàlem. Els nuclis basolaterals –entre els quals s'inclouen els nuclis lateral, lateral basal, basal medial i basal accessori– se situen tocant a l'escorça de l'hipocamp i tenen les seves principals connexions amb el tàlem sensorial, l'escorça cerebral, sobretot amb àrees d'associació sensorial, com l'ínsula i el gir temporal inferior i superior. Així mateix, estan molt relacionats amb l'escorça prefrontal orbitomedial, amb el nucli dorsomedial del tàlem i amb l'estriat ventral.



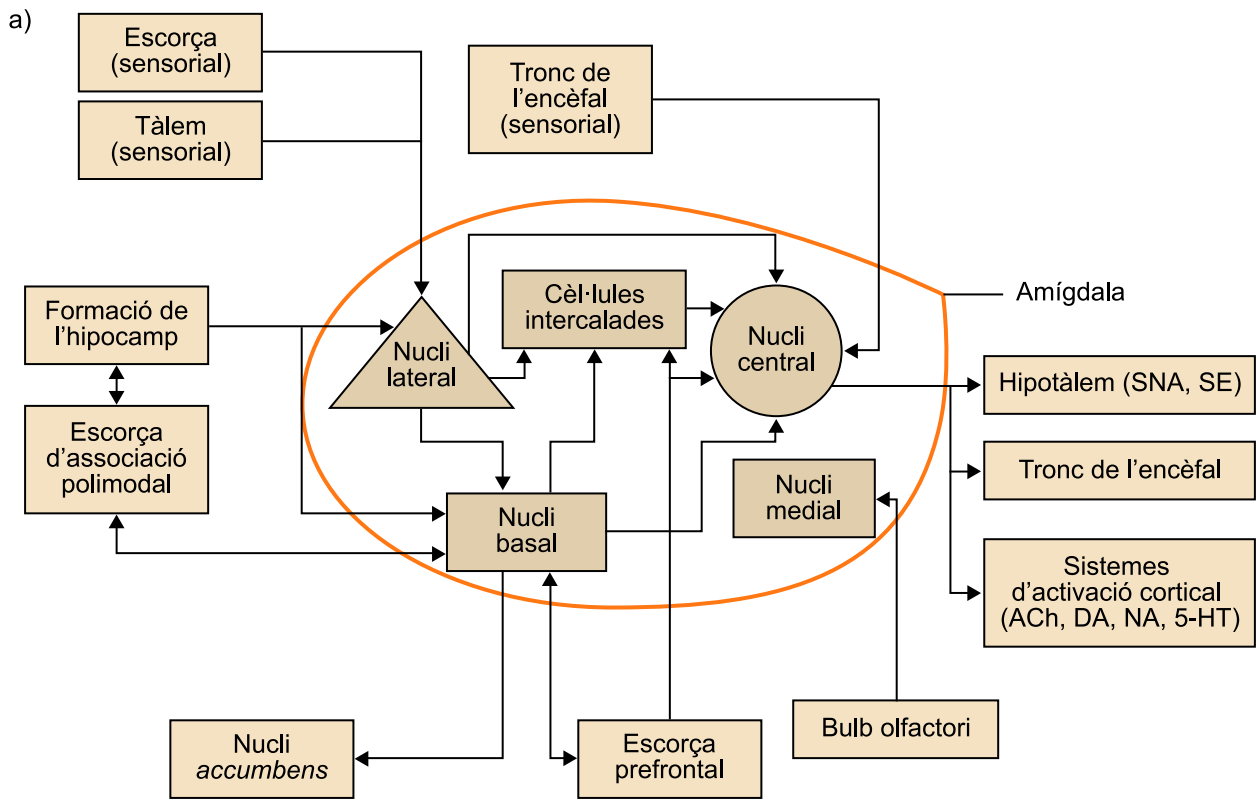
Localització de l'amígdala en imatges de ressonància magnètica estructural (mostrada per les fletxes grogues). a) Tall axial, b) tall coronal i c) tall sagital

L'amígdala rep i envia informació per dues vies principals:

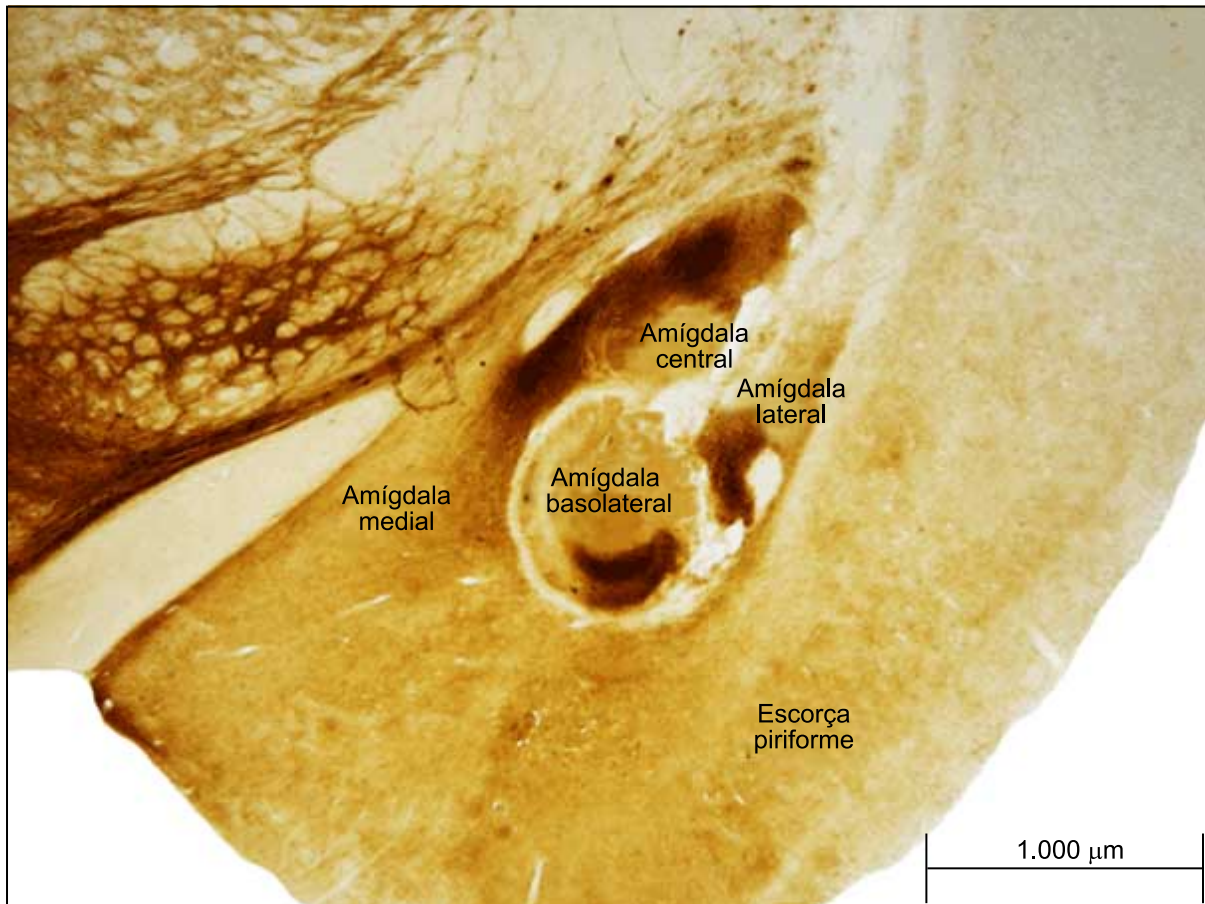
- La via de l'estria terminal.
- La via amígdalofugalventral.

L'estria terminal es caracteritza perquè és un feix de fibres que possibilita les connexions amb l'hipotàlem lateral, el nucli del llit de l'estria terminal, el nucli *accumbens* i els nuclis septals. Aquest conjunt d'axons s'originen fonamentalment a les cèl·lules del grup de nuclis medials. Mitjançant aquesta via l'amígdala rep informació principalment dels nuclis septals i de l'hipotàlem. Pel que fa a la via amígdalofugalventral (que malgrat el seu nom –fugal– inclou tant fibres aferents com eferents), es tracta d'un conjunt difús de fibres que envien la informació a diferents nuclis troncoencefàlics, al nucli dorsomedial del tàlem, a l'hipotàlem i als nuclis septals, a l'estriat ventral, a la circumvolució cingular rostral i a l'escorça orbitofrontal. Aquests axons s'originen tant en el grup cel·lular basolateral com en el grup de nuclis centrals. Per aquesta via l'amígdala rep informació del diencèfal (tàlem i hipotàlem), de l'escorça cingular anterior i de l'escorça orbital.

A més d'aquestes dues vies principals, l'amígdala rep informació directament des d'estructures del lòbul temporal i pel tracte olfactori lateral rep informació de l'escorça olfactiva i del bulb olfactori. A més, l'amígdala envia projeccions eferents directament a àrees corticals extenses al lòbul temporal i a àrees corticals implicades en el processament de la informació sensorial.



b)



Connectivitat a l'amígdala. En la figura A podem veure les principals aferències i eferències de l'amígdala, mentre que en la figura B queden representades les principals eferències. En la figura B es mostra una microfotografia d'una secció de cervell tenyida amb la tècnica d'acetilcolinesterasa, en què es poden observar les principals subdivisions de l'amígdala. ACh: acetilcolina; DA: dopamina; NA: noradrenalina; SE: sistema endocrí; SNA: sistema nerviós autònom; 5-HT: serotonina.



### Amígdala i activació cortical

En l'amígdala hi ha neurones capaces d'expressar l'hormona alliberadora de corticotropina (CRH). La corticotropina, també coneguda com a *hormona adrenocorticotropa* (ACTH), és segregada per l'adenohipòfisi en resposta a l'estrès. Al llarg de tot el cervell, l'amígdala es considera l'estructura amb més quantitat de receptors per les benzodiazepines. Així mateix, també podem trobar en aquest nucli una població extensa de receptors per a pèptids opiacis (implicats, per exemple, en les respostes d'hipoalgèsia davant una situació estressant aguda que pot generar dolor).

Neuroquímicament parlant, podem relacionar l'amígdala amb els sistemes de neurotransmissors que regulen l'activació cortical. D'aquesta manera, en aquesta estructura podem trobar somes i vies noradrenèrgiques, dopaminèrgiques, serotoninèrgiques i colinèrgiques, que permeten una àmplia innervació cortical.

Estudis recents de connectivitat funcional amb ressonància magnètica en éssers humans han mostrat patrons de connectivitat diferencial en tres subdivisions de l'amígdala: laterobasal (nuclis paralaminar, basoventral, basomedial, basolateral i lateral), centromedial (nuclis central i medial) i superficial (nuclis corticals posterior i ventral, àrea amigdaloides anterior, àrea de transició amigdalopiriforme i àrea amigdalohipocampal).

L'activitat espontània en la subdivisió laterobasal prediu l'activitat en regions frontals (escorça prefrontal medial, gir frontal medial, gir frontal superior, escorça cingular anterior, circumvolució postcentral i precentral, etc.) i temporals (hipocamp, circumvolució de l'hipocamp i gir temporal superior, etc.), mentre que l'activitat als nuclis centromedials prediu principalment l'activitat de l'estriat (nucli *accumbens*, regió dorsal del caudat, putamen i globus pàl·lid), encara que en menor mesura també de l'escorça cingular anterior, de l'ínsula i del cerebel. Per la seva banda, l'activitat en la subdivisió superficial prediu de manera positiva l'activitat de pràcticament tot el lòbul límbic (circumvolució cingular, hipocamp, etc.). Els resultats d'aquests estudis mostren una alta concordança amb les anàlisis anatòmiques dutes a terme en models animals.

L'amígdala és un conjunt heterogeni de nuclis que connecten les àrees corticals que processen diferents tipus d'informació amb els sistemes efectors de l'hipotàlem i del tronc de l'encèfal. A més, aquesta estructura projecta sobre diferents components dels ganglis basals, modulant l'aprenentatge instrumental, sobre l'escorça prefrontal, influint sobre la presa de decisions i la cognició social, sobre el lòbul temporal medial, participant en la consolidació de la memòria, i sobre el prosencèfal basal i l'escorça retrosplenial, intervenint sobre els sistemes atencional, etc.

#### 4.3.2. Lesions de l'amígdala

A la fi de la dècada de 1930, com hem explicat, Heinrich Klüver i Paul Bucy van dur a terme una descripció meticulosa de les reaccions emocionals que presentaven micos que tenien lesionada l'amígdala. Aquests animals mostraven una falta de resposta de por davant estímuls que en situacions normals l'elicitarien sense problemes (per exemple, davant una serp, davant el foc, etc.). Aquest quadre de respostes emocionals inusuals es va denominar *síndrome de*



*Klüver-Bucy*. En la dècada de 1950, es va identificar l'amígdala com l'estructura principal responsable d'aquesta alteració. El problema d'aquests treballs inicials era que, a més de lesionar l'amígdala, també quedaven afectades per la lesió de zones properes, com l'escorça entorínica i el pol temporal, que avui sabem que participen en la regulació de les conductes socials i en el processament de la informació emocional.

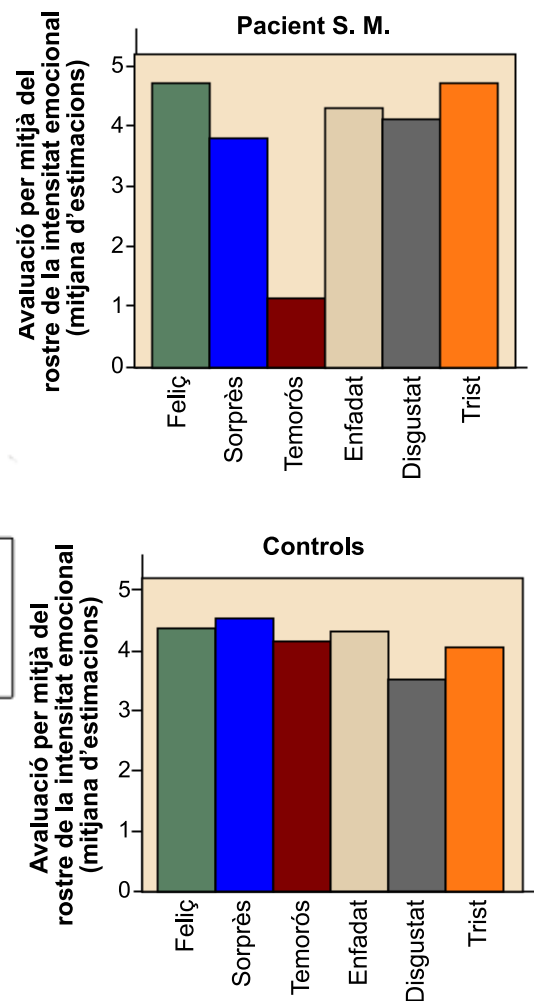
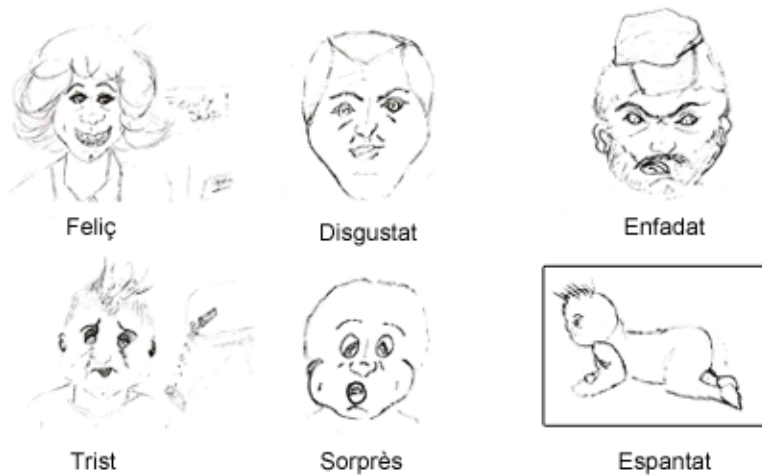
Estudis recents en primats no humans que han provocat lesions selectives de l'amígdala han mostrat que els animals amb aquest tipus de lesió mostren menys precaució a l'hora d'apropar-se a predadors potencials i mostren menys evitació inicial cap als éssers humans que no coneixen (fets molt inusuals en el cas de micos que no presenten lesió). Aquestes conductes es presenten especialment marcades en circumstàncies de novetat i de falta de familiaritat, la qual cosa concorda amb un paper de l'amígdala en el processament de la informació d'ambigüitat i imprevisibilitat. En els estudis inicials, les lesions no selectives de l'amígdala generaven deterioracions greus de la conducta social dels animals, cosa que donava com a resultat la pèrdua del seu estatus social i comportava, en última instància, l'ostracisme del grup, la qual cosa implicava una mort gairebé segura en la naturalesa. Avui sabem que les lesions selectives d'aquesta estructura provoquen deterioracions més subtils i complexes que semblen dependre d'altres factors (com, per exemple, el tipus d'interacció, el moment de la lesió, la grandària del grup social, etc.).

La lesió de l'amígdala en éssers humans no produeix el mateix quadre de símptomes que els mostrats pels micos de Klüver i Bucy. Tal com hem vist, l'amígdala es troba a l'interior del lòbul temporal medial i algunes vegades s'ha hagut d'extirpar quirúrgicament com a tractament de trastorns epilèptics severes el focus dels quals se situa al lòbul temporal. De manera afegida, hi ha un trastorn genètic que segueix un patró d'herència autosòmic recessiu (la malaltia d'Urbach-Wiethe) que produeix una degeneració bilateral de l'amígdala molt específica, associada a una deposició anormal de calci. Un cas clàssic en la bibliografia mèdica és el que es coneix com el cas de *S. M.*, una dona de vint anys que patia crisis epilèptiques severes. Inicialment es va creure que *S. M.* tenia un tumor cerebral que provocava l'epilèpsia. No obstant això, l'equip mèdic que la va tractar va poder comprovar que les crisis eren generades per una atròfia bilateral que presentava l'amígdala. *S. M.* presentava la malaltia d'Urbach-Wiethe.

Des d'un punt de vista cognitiu i sensoriomotor, l'exploració neuropsicològica d'*S. M.* va mostrar que tenia una intel·ligència dins dels rangs normals, que tenia preservades les diferents funcions cognitives i que no hi havia problemes motors ni sensorials o perceptius. La principal deterioració que mostrava la pacient estava relacionada amb el processament de la informació emocional. Inicialment es va poder comprovar que *S. M.* no semblava mostrar dificultats a l'hora de jutjar mitjançant fotografies les emocions que expressaven els rostres de diferents persones, tret que l'emoció expressada fos la de por. Si *S. M.* veia una fotografia d'un rostre que indicava clarament una reacció de por en

la persona, era incapaç d'identificar-la com a tal. S. M. sabia que el rostre expressava algun tipus d'emoció, però li costava identificar que es tractava de la por. Semblava com si fos incapaç de comprendre i entendre les reaccions de la por en el rostre de les persones.

El problema fonamental de la pacient S. M. semblava estar relacionat amb el reconeixement de l'emoció de por en el rostre d'altres persones. Des d'un punt de vista teòric, S. M. era capaç de descriure situacions que podrien elicitar por en les persones, i també era capaç d'usar verbalment diferents conceptes per a descriure el que és la por. Així mateix, no presentava problemes a l'hora d'identificar la por per mitjà de la prosòdia (component emocional del llenguatge). A més de la incapacitat de reconeixement de la por a partir del rostre, S. M. tampoc no podia representar aquesta emoció mitjançant dibuixos. Quan se li demanava que dibuixés el rostre d'una persona que està experimentant por, dibuixava la figura d'un bebè de quatre grapes. Per contra, no presentava cap tipus de dificultat quan havia de dibuixar el rostre d'una persona que estava experimentant una altra emoció que no fos la por.



La imatge de l'esquerra mostra els dibuixos fets per S. M. de rostres de persones que estiguessin experimentant una emoció bàsica específica (alegria, tristesa, etc.). Com es pot observar, el principal problema de la pacient queda circumscribit a l'emoció de por. S. M. és incapaç de dibuixar un rostre d'una persona que experimenti l'emoció de por i dibuixa, en aquest cas, la figura d'un bebè de quatre grapes. En la dreta, es mostren dues gràfiques que comparen l'execució de la pacient S. M. amb un grup de persones sense lesió. En la gràfica inferior es mostra l'execució dels subjectes control a l'hora de valorar la intensitat d'una emoció determinada en fotografies de persones. En la gràfica superior es mostra l'execució d'S. M. en la mateixa tasca. Com es pot observar, S. M. mostra una disminució selectiva a l'hora de valorar la intensitat emocional quan es tracta d'un rostre que indica por. Font: R. Adolphs, D. Tranel, H. Damasio, i A. R. Damasio (1995, setembre). Fear and the human amygdala. *J. Neurosci.*, 15(9), 5879-5891. Reproduïda amb autorització.

El cas de la pacient S. M. posa de manifest la importància de l'amígdala en la identificació d'expressions facials de por. No obstant això, diferents treballs que han seguit aquest cas clínic durant anys han mostrat la contribució que pot exercir l'amígdala en altres aspectes més complexos com la cognició social. En el proper capítol analitzarem el cas de SP, una pacient que, igual que S. M., era incapaç de reconèixer la por en el rostre d'altres persones. El seu cas ha ajudat a definir el paper i la importància de l'amígdala en l'expressió implícita de la memòria emocional.

La lesió bilateral de l'amígdala deteriora la capacitat de reconeixement de la por a partir del rostre.

### 4.3.3. Amígdala i aprenentatge

L'aprenentatge és una propietat fonamental del cervell que es manifesta de diverses maneres mitjançant múltiples sistemes diferenciats anatòmicament i funcionalment. L'entorn modifica el nostre comportament, ja que és capaç d'induir canvis en el nostre sistema nerviós. Els mecanismes principals pels quals les experiències modifiquen la nostra conducta es troben íntimament relacionats amb l'aprenentatge, en la mesura que aquest s'estableix com el procés pel qual adquirim informació o coneixement nous. La memòria constitueix el mecanisme pel qual aquest coneixement és codificat, emmagatzemat i, més tard, recuperat (és a dir, la persistència de l'aprenentatge en un estat que permet manifestar-lo més tard).

Aprenem i recordem moltes coses. No obstant això, aquesta varietat de coses no sembla processar-se ni emmagatzemar-se a les mateixes regions cerebrals. Cap estructura cerebral o mecanisme cel·lular no pot explicar tots els tipus d'aprenentatge. Així mateix, la manera com una informació d'un tipus particular està emmagatzemada pot canviar al llarg del temps.

Quin paper podria exercir l'amígdala en els mecanismes de què disposem per a emmagatzemar la informació que ens envolta? Quina relació podria tenir amb el processament de la informació emocional?

### Aprenentatge emocional implícit

L'aprenentatge implícit comprèn una categoria heterogènia que inclou diferents formes d'aprenentatge. Diàriament ens trobem amb una quantitat ingent d'aprenentatges que són probablement implícits. Amb freqüència, duem a terme tasques que es poden ensenyar i aprendre d'una manera fàcil amb el modelatge o la repetició, però que resulta difícil explicar i etiquetar de manera explícita. Si en un context experimental proporcionem als subjectes de

#### Vegeu també

Aquests aspectes s'han vist en profunditat en el mòdul "Neuropsicologia de la memòria".

la recerca un conjunt d'estímuls generats tenint presents una sèrie de regles simples, inconscientment els subjectes experimentals inferiran les regularitats subjacents. Els infants aprenen el llenguatge sense etiquetar les paraules que escolten com a noms, adjectius o verbs. Paren esment als sons del parla, aprenent de manera implícita les regularitats subjacents. En molt poques ocasions tenim consciència dels patrons abstractes del món que ens envolta (les progressions harmòniques d'una simfonia, les regularitats de la gramàtica, les pinzellades en una obra d'art, etc.).

L'aprenentatge implícit és una categoria heterogènia que inclou les formes d'aprenentatge (priorització *-priming-*, habilitats sensoriomotores, hàbits, diferents tipus de condicionament, etc.) que són independents de la consciència i de la integritat del lòbul temporal medial.

Dins de l'aprenentatge implícit ens centrarem en un tipus de condicionament que presenta implicacions clares en el processament de la informació emocional: el **condicionament clàssic de la resposta de por**.

Imaginem que abans de començar un dia de feina, un oficinista que presta els seus serveis en una companyia financera es dirigeix a una entitat bancària a recollir una documentació que necessita per a tancar una transacció de la seva companyia. Al banc ha de fer cua per poder ser atès a la finestra pel caixer al qual li ha tocat el primer torn del matí. Mentre fa cua, xerra amb una jove que acaba d'ocupar l'últim lloc. La conversa és breu i versa sobre les presses que tenen ambdós per a ser atesos pel caixer i així poder arribar a les seves respectives oficines per a començar la jornada laboral. Després que la conversa hagi tingut lloc, dos encaputxats entren a l'entitat bancària amb una pistola a la mà i amenacen els clients i el personal del banc. L'atracament conclou amb la mort a trets per la policia d'uns dels atracadors, que s'havia cobrat prèviament la vida d'un ostatic (una anciana que estava a punt de sortir del banc quan va començar l'atracament).

Mesos després, el nostre oficinista és convidat a un còctel que organitza una gran empresa filial de la companyia on presta els seus serveis. A la festa veu una noia que no reconeix, però que li resulta estranyament familiar. La noia s'apropa a l'oficinista i comencen a parlar sobre un tema trivial relacionat amb el servei de la festa. De sobte, l'oficinista es comença a posar nerviós i a suar d'una manera sobtada alhora que desagradable, malgrat que l'aire condicionat del lloc funciona correctament. S'adona que se li accelera el pols i li sobrevé una sensació interna molt desagradable que l'incita a córrer i a abandonar la festa. En aquest moment és quan l'oficinista s'adona que la dona amb la qual està parlant és la mateixa amb la qual va xerrar just abans de l'atracament que va tenir lloc mesos enrere i en el qual es va veure involucrat.

Inicialment, l'oficinista és incapaç de reconèixer conscientment la noia i de relacionar-la amb l'atracament. Quan hi parla, la seva resposta emocional indica que té memòria sobre aquesta persona. Mostra diferents signes d'activació fisiològica que indiquen que ha establert una associació entre la noia i l'atracament. S'ha dut a terme un tipus d'aprenentatge associatiu que ha deixat una memòria emocional. Es tracta d'un tipus d'aprenentatge emocional en el qual un estímul que inicialment podia ser neutre (la noia jove) adquireix propietats negatives en associar-se amb un estímul o situació aversius (l'atracament al banc).

Aquest aprenentatge es denomina *condicionament clàssic de la resposta de la por*. Es tracta d'un dels principals paradigmes experimentals que s'ha utilitzat per a investigar el paper que exerceix l'amígdala en l'aprenentatge emocional implícit, ja que aquest tipus de condicionament opera de la mateixa manera en un ampli rang d'espècies. En l'exemple, s'ha descrit un tipus d'aprenentatge en el qual un estímul que inicialment resulta ser neutre per al subjecte adquireix un valor negatiu en haver-se associat a un esdeveniment aversiu.

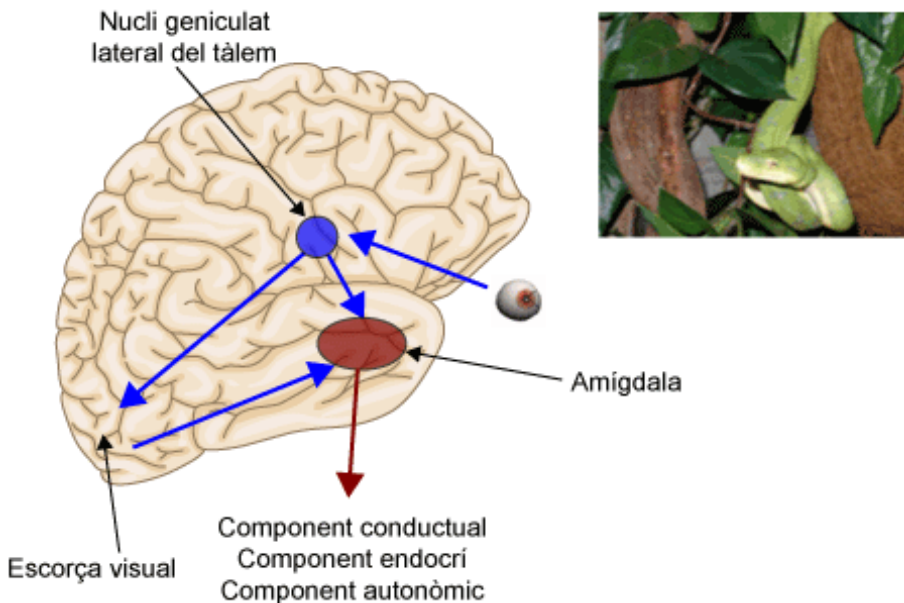
Diferents equips de recerca han intentat delimitar les bases neurals subjacents al condicionament de la resposta de la por. Totes les recerques han conduït a l'amígdala com l'estructura subcortical responsable de l'adquisició i l'expressió d'aquest tipus de condicionament. Hem de tenir present que l'amígdala necessita rebre informació del medi extern per a poder-la analitzar i determinar si un estímul específic pot resultar potencialment perillós o amenaçador per al subjecte. Tant la informació relacionada amb l'estímul incondicionat com la relacionada amb l'estímul condicionat poden arribar a l'amígdala per dues vies separades i simultànies: una via inferior ràpida i una via superior més lenta.

Suposem ara que entrem en un carreró poc transitat al capvespre, on la llum que penetra entre els edificis confrontants és bastant tènue. De sobte, una bossa d'escombraries negra es belluga a la nostra esquerra moguda per una ràfega d'aire inesperada. Ràpidament, de manera inconscient i automàtica, fem un salt per apartar-nos de la bossa en qüestió. Immediatament després ens adonem que es tracta d'una bossa de plàstic inofensiva que no pot comportar cap perill per a la nostra integritat física. A què es deu aquest tipus de reaccions? Es tracta d'un mecanisme adaptatiu implementat en la nostra espècie i en moltes altres per a facilitar una resposta ràpida que garanteixi la supervivència i ens ajudi a evitar possibles riscos que puguin posar en perill la nostra seguretat. Imaginem que en lloc de tractar-se d'una bossa d'escombraries s'hagués tractat d'una rata enorme que ha sortit d'una claveguera propera. Davant un dubte que un estímul es pugui constituir com una possible amenaça, resulta més adaptatiu posar en marxa una resposta ràpida d'evitació del perill potencial que esperar-se a fer una avaluació més conscienciosa de la situació sense fer la resposta, amb el perill de ser afectats per aquest estímul. El cervell ha de tenir algun mecanisme que permeti implementar en la nostra pauta de conducta un repertori automàtic d'avaluació-reacció.

A mitjan dècada de 1990, Joseph LeDoux, de la Universitat de Nova York, va distingir dues vies amb relació al paper de l'amígdala en el processament de la por:

- Una **via inferior** ràpida que va des dels receptors sensorials fins al tàlem sensorial; depenent de la modalitat sensorial, la informació es distribueix per nuclis talàmics específics (de manera que la informació visual va al nucli geniculat lateral del tàlem, la informació auditiva al nucli geniculat medial del tàlem, etc.). Del tàlem aquesta informació sensorial arriba directament a l'amígdala, sense passar per l'escorça. Des d'un punt de vista sensorial, el processament de la informació que es duu a terme en aquesta via és molt simple (ja que la informació no arriba a l'escorça de la modalitat sensorial específica). No obstant això, malgrat que es tracta d'informació sensorial poc processada, és suficient perquè l'amígdala pugui activar els tres components d'una resposta emocional: el component conductual, el component autonòmic i el component endocrí (en l'exemple, seria el moment en el qual ens sobresaltem perquè hem vist alguna cosa que ens ha semblat perillosa, però que no som conscients de què es tracta).
- Una **via superior** més lenta en la qual la informació també va dels receptors sensorials al tàlem, però després es dirigeix a l'escorça sensorial primària. A l'escorça es processa aquesta informació sensorial, i d'aquí s'envia a l'amígdala. Per tant, ens trobem amb una informació sensorial molt rica però que triga més temps a arribar a l'amígdala (en l'exemple, seria el moment en el qual ens adonem que el que es mou al terra del carreró no és

alguna cosa perillosa, com, per exemple, una rata, sinó que es tracta d'una bossa d'escombraries).



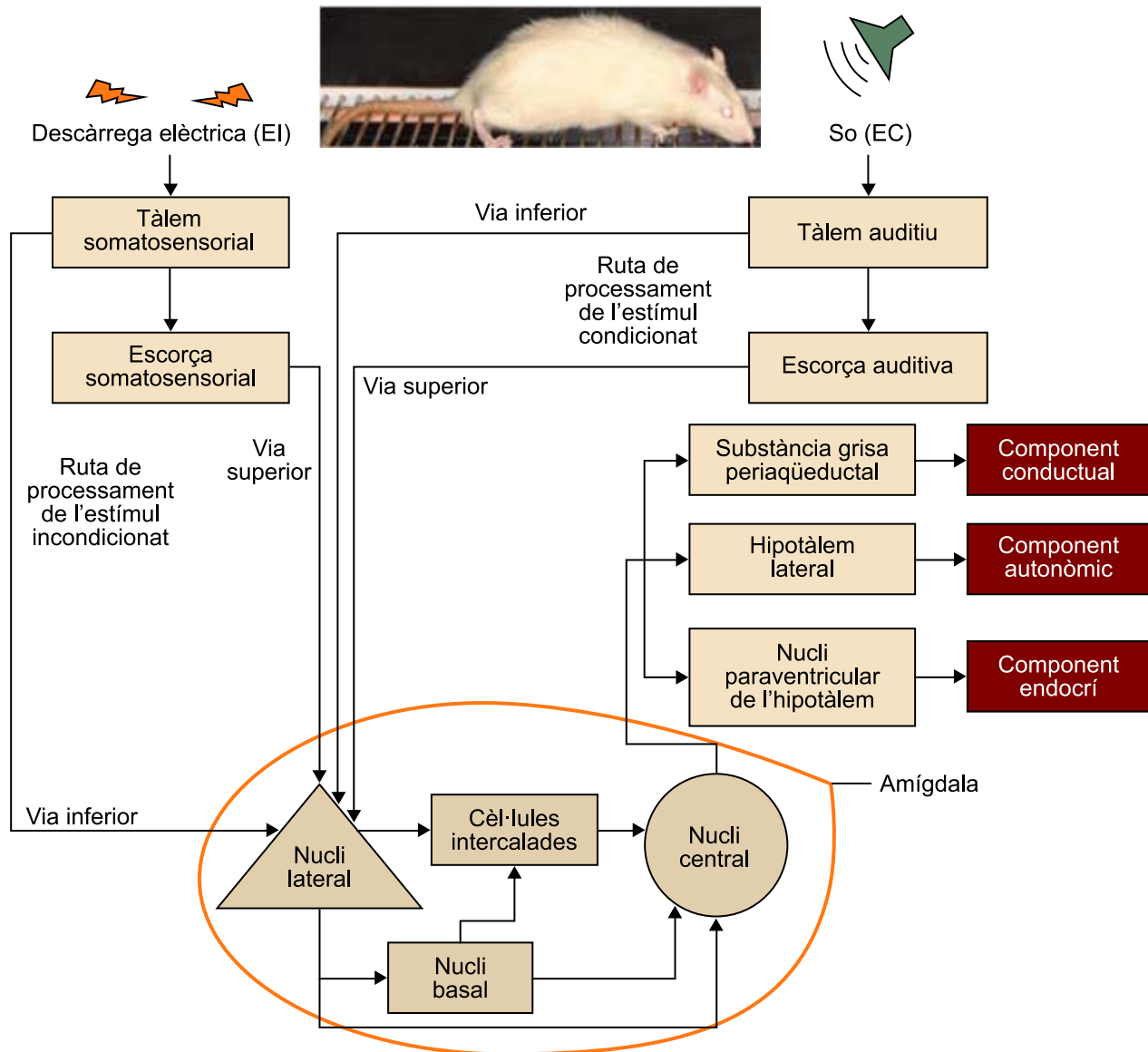
Si anem caminant per la muntanya i ensopeguem amb una serp, la informació de l'animal arriba a la nostra amígdala per dues vies: una via superior (llarga), que va des del nucli geniculat lateral del tàlem a l'escorça visual i d'aquí a l'amígdala, i una via inferior (curta), que arriba a l'amígdala directament del nucli geniculat lateral del tàlem. L'amígdala avalua la situació i si considera que ha d'emetre una resposta davant l'estímul que pot ser potencialment perillós per a la persona, envia la informació a l'hipotàlem i a diversos nuclis del tronc de l'encèfal perquè s'activin els tres components característics d'una resposta emocional: el conductual, l'autonòmic i l'endocrí.

Encara que sembli que tenir dues vies per a processar la mateixa informació sigui redundant i no aporti res de nou al subjecte, resulta tremendament adaptatiu. La via inferior permet a l'amígdala rebre la informació d'una manera ràpida per a induir una resposta emocional concreta, que podrà ser confirmada per la informació provinent de la via superior.

L'equip de recerca de Joseph LeDoux va observar que les lesions bilaterals de l'amígdala lateral o del tàlem auditiu impediè el condicionament clàssic de la por a un so. Al contrari, això no succeïa quan les lesions es generaven a l'escorça auditiva. Avui sabem que l'amígdala lateral és una àrea de convergència per a la informació que prové de múltiples regions cerebrals, i que permet la formació de les associacions subjacents al condicionament de la resposta de por. D'aquesta manera, rep i envia informació de diferents regions de l'escorça i d'estructures subcorticals. L'amígdala lateral projecta llavors al nucli central de l'amígdala. Aquestes projeccions inicien la resposta emocional si un estímul, després de ser analitzat i situat en el context apropiat, es determina que representa un perill potencial per al subjecte. El nucli central, mitjançant les seves connexions amb l'hipotàlem i el tronc de l'encèfal, activa els tres components de la resposta emocional: el component conductual, el component autonòmic i el component endocrí.

Diferents proves experimentals han posat de manifest que lesions del nucli central de l'amígdala afecten totes les respostes del condicionament de la por. Així mateix, la seva estimulació produeix increments de la taxa cardíaca, la

frequència respiratòria i la pressió sanguínia, alliberament de les hormones de l'estrès, immobilització conductual i hiperreflèxia, entre altres efectes. Així mateix, el nucli central intercedeix com a mediador en l'activació de l'*arousal* cortical per mitjà de les seves projeccions directes a l'escorça (sobretot a la circumvolució cingular rostral i a l'escorça orbitofrontal) i les seves projeccions indirectes (mitjançant el nucli basal de Meynert).

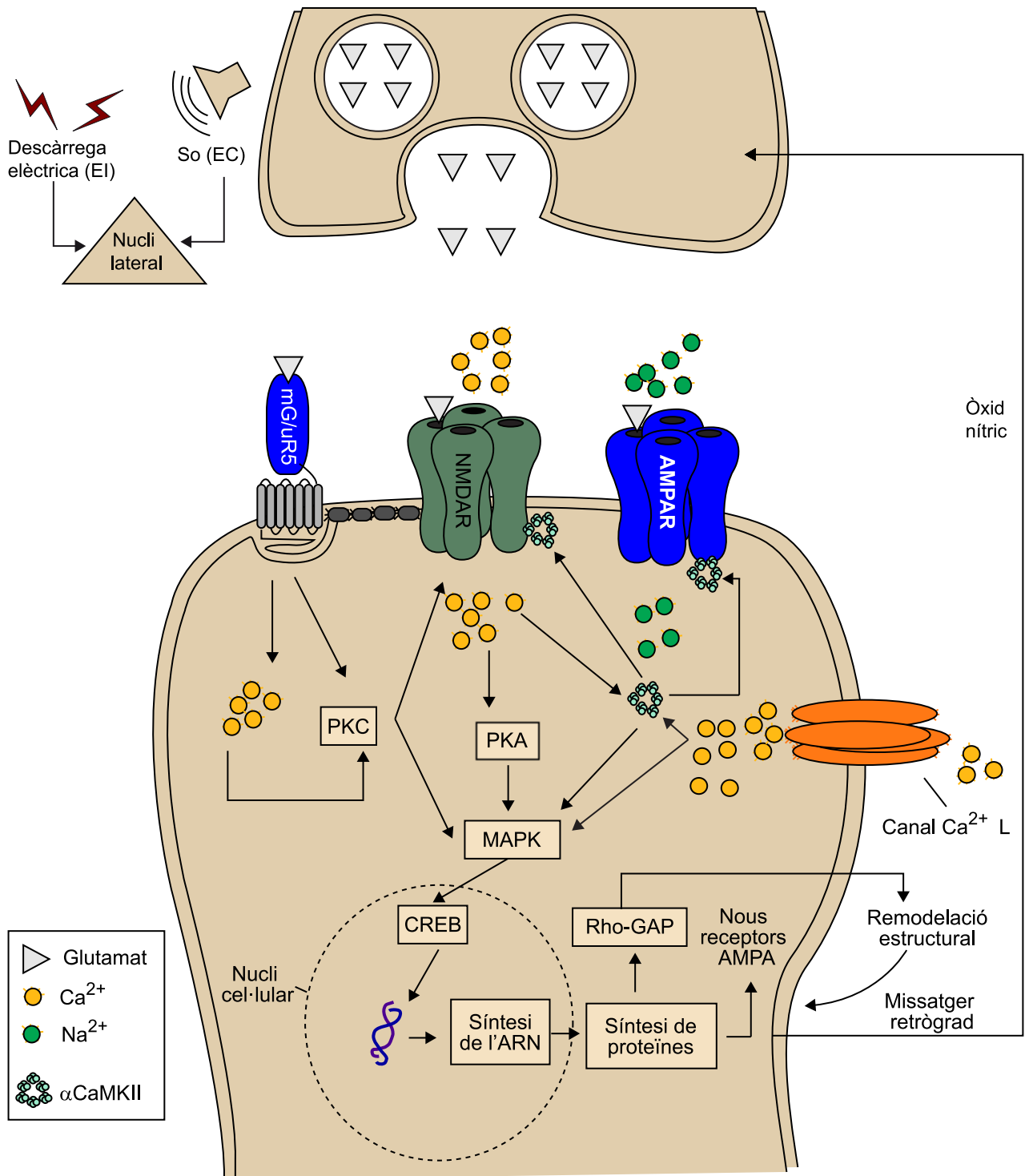


Representació esquemàtica del processament de la informació a escala neural en el condicionament de la por. Què succeeix des del moment en què la rata sent el so i rep la descàrrega fins a l'activació de les respostes característiques de l'emoció de por? La informació auditiva de l'estímul condicionat (EC) arriba al tàlem i d'aquí una part d'aquesta informació és enviada a l'escorça auditiva, i una altra part és enviada directament a l'amígdala lateral (via inferior). A l'escorça auditiva, la informació és processada i enviada a l'amígdala lateral (via superior). Per la seva banda, l'estimulació nociceptiva que rep l'animal a les potes es tradueix en informació nerviosa que arriba fins al tàlem somatosensorial i d'aquí a l'escorça somatosensorial. Igual que ocorria en el processament de la informació auditiva, part de la informació talàmica és enviada a l'amígdala lateral (via inferior). De l'escorça somatosensorial també s'envia informació a l'amígdala lateral (via superior). L'EC auditiu i l'EI somatosensorial convergeixen a l'amígdala lateral. La convergència EC-EI posa en marxa diferents mecanismes de plasticitat sinàptica a l'amígdala lateral, de manera que, després de l'aprenentatge, l'EC que s'ha associat contingentment amb l'EI és capaç d'elicitat la reacció emocional en arribar a l'amígdala lateral per a activar l'amígdala central, per mitjà de les connexions intraamigdalines. Els senyals procedents del nucli central controlen l'expressió de les reaccions emocionals en les quals intervenen diferents respostes conductuals, autonòmiques i endocrines que componen l'emoció de por. En la figura només es mostren tres de les projeccions representatives del nucli central, responsables de tres aspectes dels components conductual, autonòmic i endocrí. Altres projeccions serien les enviades als nuclis motors dels nervis facial i trigemin, responsables de les expressions facials de por (en el cas dels éssers humans), les projeccions a diferents nuclis del tronc de l'encèfal i del prosencèfal basal, responsables dels sistemes d'activació cortical, etc.

### La transmissió glutamatèrgica i el condicionament de la resposta de la por

En el condicionament de la resposta de la por, l'amígdala sembla ser una estructura clau per a l'adquisició i l'emmagatzematge de la traça de memòria des d'un punt de vista molecular. Diferents treballs s'han centrat en la transmissió glutamatèrgica i en els mecanismes de plasticitat associats. No obstant això, recerques molt recents han mostrat la importàn-

cia de determinats circuits locals inhibitoris en l'amígdala en el control de l'adquisició, l'expressió i l'extinció del condicionament de la resposta de la por en diferents àmbits.



Imatge de la cascada molecular produïda a l'amígdala lateral relacionada amb l'aprenentatge i la consolidació del condicionament de la resposta de por. L'arribada de l'estímul condicionat arriba a l'amígdala lateral, cosa que fa que la neurona presinàptica induïxi un alliberament de glutamat. Aquest neurotransmissor s'uneix a tres tipus de receptors a la neurona postsinàptica: un receptor metabòtric (mGluR5) i dos receptors inotrópics (AMPA i NMDAR). En el cas del receptor NMDA, el canal de calci es troba blocat per un ió de Mg<sup>2+</sup>; si la neurona postsinàptica està despolaritzada quan el glutamat s'uneix als seus receptors, el Mg<sup>2+</sup> deixa de blocar el canal i permet l'entrada dels ions de Ca<sup>2+</sup> a l'interior de la neurona postsinàptica. Per aquest motiu, si l'arribada de l'estímul incondicionat a l'amígdala lateral arriba en el mateix moment, podrà entrar Ca<sup>2+</sup> a la cèl·lula postsinàptica pels receptors NMDA i pels canals Ca<sup>2+</sup> dependents de voltatge de tipus L. No es coneixen tots els mecanismes específics pels quals l'entrada de Ca<sup>2+</sup> a l'interior de la neurona postsinàptica genera els canvis estructurals i funcionals lligats a l'aprenentatge, però hi ha múltiples proves experimentals que suggereixen que els efectes d'aquest ió depenen de l'activació de diferents proteïnes-cinases a l'interior de la neurona postsinàptica (proteïna-cinasa A -PKA-, proteïna-cinasa C -PKC-, MAP cinasa -MAPK-, calci calmodulina cinasa II -αCaMKII-). Les proteïnes-cinases fosforilen altres proteïnes activant-les o desactivant-les. La MAPK activa diferents factors de transcripció en el nucli cel·lular (per exemple, CREB), cosa que permet l'expressió genètica i la subsegüent síntesi de proteïnes. Aquestes noves proteïnes poden formar nous receptors del glutamat que seran inserits en la membrana de la neurona postsinàptica. Així mateix, les noves proteïnes poden contribuir a determinats canvis estructurals en la connectivitat sinàptica en modificar diferents components del citoesquelet (per mitjà del mediador Rho-GAP). D'altra banda, l'entrada de Ca<sup>2+</sup> a l'interior de la neurona postsinàptica envia un senyal a la neurona presinàptica. Aquest senyal podria ser un gas soluble capaç de travessar les membranes cel·lulars. Diferents treballs indiquen que l'òxid nítric se sintetitza a la neurona postsinàptica en resposta a l'entrada de Ca<sup>2+</sup> i es difon retrògradament cap a la neurona presinàptica. Aquest esdeveniment augmentaria la quantitat de glutamat que s'allibera en cada potencial d'acció. Tots aquests canvis en la seva globalitat permeten la consolidació de l'aprenentatge del condicionament i la seva estabilització a llarg termini.



Diferents estudis han verificat la relació de l'amígdala amb aprenentatges implícits de claus estimulars que assenyalen les emocions expressades facialment. Treballs duts a terme en pacients amb lesions bilaterals de l'amígdala suggereixen que aquesta estructura exerceix un paper fonamental en la por, atès que els subjectes que presenten una lesió són incapaços d'aprendre les claus estimulars que individus normals utilitzen per a reconèixer expressions facials de por. Les lesions de l'amígdala semblen impedir la capacitat dels subjectes per a aprendre el condicionament de la por i la possibilitat d'emissió de judicis socials a partir del rostre. De la mateixa manera, s'ha comprovat que l'estimulació elèctrica de l'amígdala en subjectes controls sense lesió produeix sentiments de por i agressió.

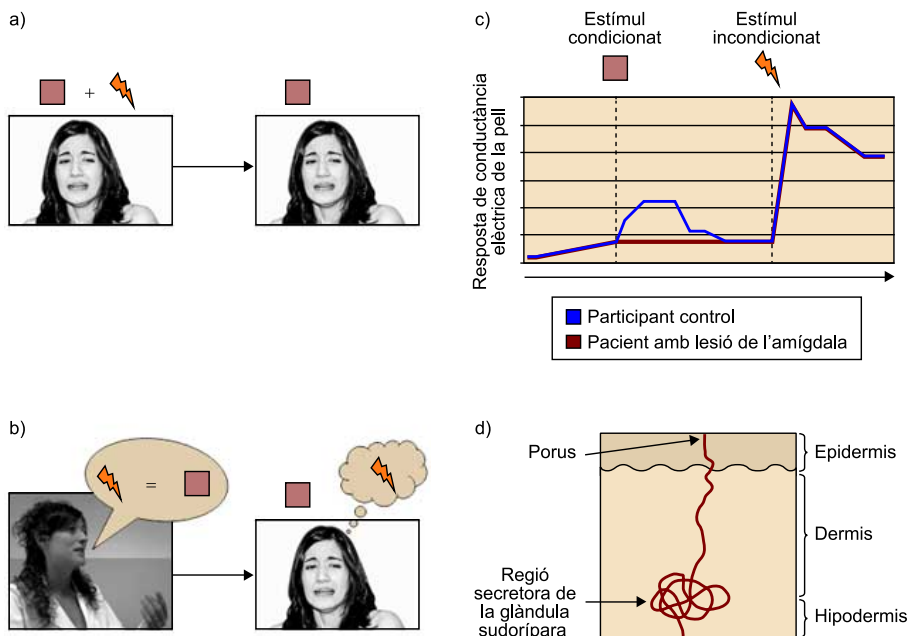
Las persones que tenen l'amígdala lesionada són capaces de mostrar els components (conductuals, autonòmics i endocrins) d'una resposta de por quan se'ls presenta un estímul que és capaç d'elicitar-la. No obstant això, són incapaços d'adquirir i expressar una resposta de por condicionada. En la bibliografia mèdica s'ha estudiat un cas clínic que ens ajudarà a entendre el paper de l'amígdala en l'aprenentatge emocional implícit, el cas de SP. Aquesta pacient presentava una simptomatologia epilèptica severa. Per a reduir-la, se li va extirpar una àmplia secció del lòbul temporal dret (i amb això, l'amígdala i l'hipocamp). Quan se li va fer una exploració estructural del cervell amb ressonància magnètica, es va poder comprovar que SP presentava una lesió també a l'amígdala de l'hemisferi esquerre. La lesió de l'amígdala esquerra responia a la presència d'una síndrome que indueix pèrdues de cèl·lules nervioses en diferents regions del lòbul temporal mediali que, en aquest cas, afecta l'amígdala. Aquesta síndrome és l'esclerosi temporal mesial.

### **La síndrome d'esclerosi temporal mesial en l'epilèpsia**

L'esclerosi temporal mesial és una causa freqüent d'epilèpsia, en la qual després d'una lesió cerebral en etapes inicials del desenvolupament i després d'un període de latència apareixen crisis epilèptiques parcials complexes amb presència de símptomes estereotípics.

Igual que altres pacients que presenten lesions bilaterals de l'amígdala, SP era incapaç de reconèixer l'emoció de por al rostre d'altres persones. Tampoc no era capaç d'adquirir el condicionament de la resposta de por. Es va entrenar la pacient en una tasca en la qual se li presentava un estímul inicialment neutre (per exemple, un quadrat vermell) i just immediatament abans que aquest desaparegués, se li administrava un estímul aversiu (per exemple, una descàrrega elèctrica lleu a la mà dreta). Després de dur a terme diferents sessions d'entrenament aparellant l'estímul neutre amb l'estímul aversiu, es va fer la sessió de prova en la qual s'administrava sia l'estímul neutre (quadrat vermell), sia l'estímul aversiu, mentre es mesurava un dels components de l'emoció de por, el component autonòmic (per exemple, analitzant la conductància elèctrica de la pell del subjecte).

Davant l'estímul aversiu, SP mostrava un augment de la resposta registrada. No obstant això, quan se li presentava l'estímul neutre, la seva resposta autònoma no canviava. De manera contrària, els participants control de l'estudi (sense lesió de l'amígdala) mostren un augment marcat de la resposta tant davant el quadrat vermell com davant la descàrrega elèctrica, la qual cosa suggeriria que havien adquirit el condicionament. El més sorprenent del cas és que des dels moments inicials de l'entrenament, SP sabia que rebria una descàrrega elèctrica quan aparegués el quadrat vermell (igual que ho saben els participants control). No obstant això, aquesta pacient no era capaç de mostrar els canvis en la seva reactivitat autònoma davant el quadrat vermell que mostren les persones sense lesió de l'amígdala.



Estudi del condicionament de la resposta de la por real i imaginat. En la part superior esquerra de la imatge (a), veiem una condició d'entrenament en la qual s'administra una descàrrega lleu (estímul incondicionat) a la mà del participant de l'estudi en presència d'un estímul inicialment neutre (un quadrat de color vermell). Després d'administrar de manera contingent la descàrrega juntament amb el quadrat vermell durant diversos assajos, es presenta al participant el quadrat vermell (ara estímul condicionat) sense la presència de la descàrrega elèctrica. Quan el participant veu el quadrat vermell presenta una reacció aversiva (resposta condicionada) semblant a la que presentava quan rebria la descàrrega elèctrica (resposta incondicionada). El quadrat vermell ha adquirit la capacitat de predir la presència de la descàrrega i, per aquest motiu, elicitava respostes d'anticipació a la descàrrega. En la part inferior esquerra de la figura (b) es representa un fenomen semblant, però en aquest cas s'associa la descàrrega elèctrica al quadrat vermell mitjançant instruccions verbals, sense experimentar físicament els efectes aversius del corrent. En la gràfica de la dreta (c), es representen els resultats de l'estudi de la resposta de conductància elèctrica de la pell (un component autòmic de l'emoció de por) davant el quadrat vermell i la descàrrega elèctrica, després d'haver-se fet l'entrenament (presentar de manera contingent el quadrat vermell abans de la presència de la descàrrega elèctrica). Els pacients amb l'amígdala lesionada de manera bilateral (com la pacient SP) no mostren cap augment de la conductància de la pell davant el quadrat vermell, mentre que els subjectes control presenten un augment d'aquesta reacció del sistema nerviós autònom. En la part inferior dreta (d) s'esquematza la localització d'una glàndula sudorípara amb relació als estrats de la pell. Mesurar la resposta de conductància implica avaluar canvis en la conductivitat elèctrica de la pell d'una persona, habitualment a partir d'uns electrodes posicionats a la mà del participant. Un augment de l'*arousal* emocional pot generar un índex més alt de sudoració, i modificar, per tant, la conductivitat elèctrica de la pell. Fotografies: Ingrid Sánchez Martín

### Conductància elèctrica de la pell

La conductància elèctrica de la pell, també anomenada *resposta galvànica de la pell*, és un mètode per a mesurar la conductivitat elèctrica que presenta la pell. La resistència de la pell pot variar amb relació a l'activitat del sistema nerviós simpàtic i a l'*arousal* emocional. Un dels paràmetres que assenyalen els famosos detectors de mentides són canvis subtils en la resistència de la pell.

L'anàlisi de la resposta dels pacients amb l'amígdala lesionada davant la tasca de condicionament de la resposta de por ha servit per a dissociar els components explícits i els components implícits d'aquesta tasca. Els pacients amb l'amígdala lesionada de manera bilateral, com SP, tenen preservat el coneixement

ment explícit dels esdeveniments que han tingut lloc durant el condicionament de la resposta de por. No obstant això, aquests pacients no mostren condicionament en les seves respostes.

### **Memòria episòdica**

Probablement, si es preguntés a algú què estava fent quan es va assabentar de l'atemptat de les torres bessones de Nova York ho sabria descriure amb detall. Es tracta d'una memòria episòdica de tipus declaratiu (explícita o relacional) que depèn de l'hipocamp. El fet que ens recordem de què estàvem fent l'11 de setembre del 2001 i no recordem què estàvem fent l'11 de setembre del 2000, es deu a les interaccions entre l'amígdala i l'hipocamp, que van possibilitar que la informació contextual i episòdica relacionada amb l'atemptat es consolidés de manera molt potent en la nostra memòria. S'ha pogut comprovar que la lesió bilateral de l'hipocamp impedeix la capacitat dels pacients d'emmagatzemar memòries explícites sobre un esdeveniment determinat (com, per exemple, l'atemptat de l'11 de setembre del 2001).

Quan el condicionament de la resposta de la por es va dur a terme en pacients amb lesions de l'hipocamp però amb l'amígdala intacta es va poder comprovar que mostraven una resposta autonòmica normal (augment de la conductància de la pell) davant l'estímul inicialment neutre (quadrat vermell) que s'havia associat a l'estímul aversiu (descàrrega elèctrica). No obstant això, aquests pacients eren incapaços de determinar si el quadrat vermell s'havia presentat abans juntament amb la descàrrega o, fins i tot, si s'havia vist abans aquest quadrat vermell (memòria explícita sobre l'esdeveniment).

D'aquests estudis en pacients amb lesions de l'amígdala i l'hipocamp podem concloure que l'amígdala és crítica per a l'adquisició i l'expressió implícita de l'aprenentatge i la memòria emocional (per exemple, per a la resposta de por condicionada).

L'amígdala és necessària per a l'expressió implícita de l'aprenentatge emocional, però no per a totes les formes d'aprenentatge i memòria emocional.

### **Aprenentatge emocional explícit**

Què succeiria si en lloc d'intentar associar un estímul inicialment neutre, com un quadrat vermell, amb la descàrrega elèctrica, volguéssim associar un conjunt d'estímuls, com els que configuren un context espacial determinat (per exemple, els estímuls presents en una habitació), amb la presència de la descàrrega? El condicionament de la por al context es caracteritza pel fet que l'estímul condicionat no és un estímul sensorial específic, com una llum o un so, sinó que es tracta d'un conjunt d'estímuls entre els quals es poden establir relacions. Estudis de Russ Phillips, Joseph LeDoux, Michael Fanselow i altres investigadors han observat que les lesions de l'hipocamp eliminen selectivament les respostes de por provocades per estímuls contextuais, sense afectar les provocades per estímuls sensorials específics.

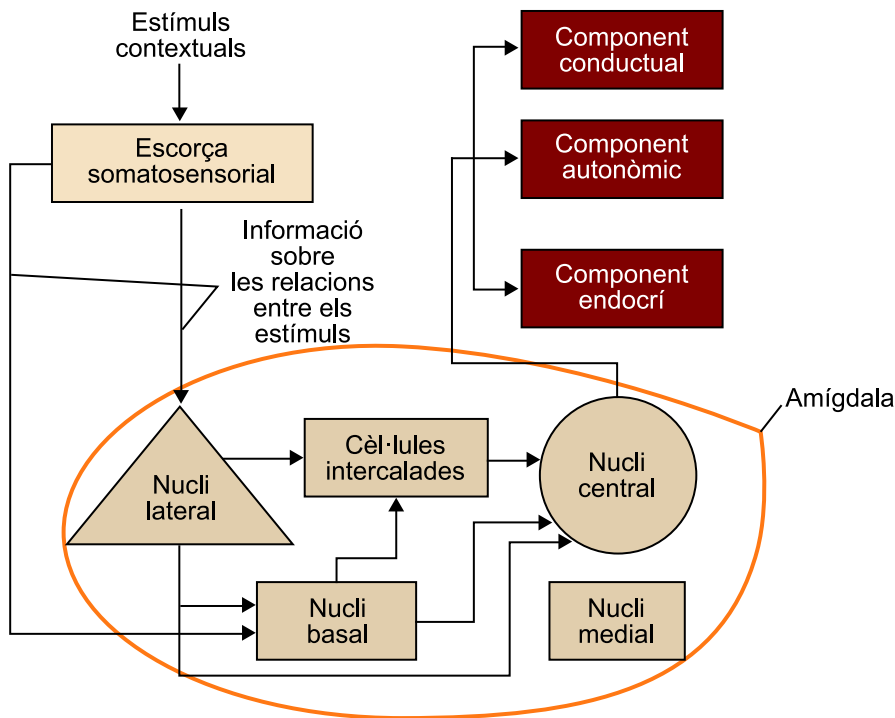
### **Aprentatge explícit, declaratiu o relacional**

L'aprenentatge explícit s'ha dividit tradicionalment en dues formes clarament diferenciades: aprenentatge episòdic i aprenentatge semàntic. L'aprenentatge episòdic es refereix a la capacitat d'adquisició d'informació que té un origen específic temporal o queda relacionada amb circumstàncies de la vida d'una persona. Aquest tipus d'informació depèn del context en el qual s'ha adquirit amb relació al temps, l'espai o les relacions amb altres persones i amb altres circumstàncies. Els aprenentatges episòdics solen fer referència a informació sobre un mateix i s'organitzen entorn d'un període de temps específic. Les memòries formades mitjançant aquest tipus d'aprenentatge són recordades de manera conscient, de tal manera que sembla que som capaços de tornar-les a experimentar. Es tracta d'un tipus d'aprenentatge que és susceptible a l'oblit.

L'aprenentatge semàntic es refereix a la capacitat d'adquisició de la informació que implica fets sobre el món, sobre nosaltres mateixos i sobre el coneixement que compartim amb una comunitat. Aquest tipus d'informació és relativament independent del context temporal i espacial en el qual ha estat adquirida. Es tracta, per tant, d'una informació que fa referència al coneixement compartit amb altres persones. No s'organitza entorn d'un període temporal específic i resulta menys susceptible a l'oblit que la informació episòdica. Les memòries formades mitjançant aquest tipus d'aprenentatge proporcionen una sensació de coneixement més que un record conscient d'una informació específica o d'una vivència.

Mitjançant l'aprenentatge explícit es formen memòries conscients que l'individu s'adona que té i l'existència i el contingut de les quals pot declarar. Per aquest motiu, aquestes memòries se solen conèixer com a memòries declaratives. Aquest tipus de memòries depenen de la formació de l'hipocamp. De manera afegida, l'aprenentatge espacial (aprendre les relacions que es poden establir entre diferents elements o estímuls d'un context espacial) també depèn d'aquesta estructura del lòbul temporal medial. Per aquest motiu, una altra de les expressions amb les quals es denomina l'aprenentatge declaratiu o explícit és també la d'*aprenentatge relacional*, per a poder-hi incloure tant l'establiment de relacions entre esdeveniments pel que fa al context temporal (episòdic), com entre conceptes (semàntic) i entre elements d'un context espacial (espacial).

Amb relació al processament emocional de la informació en un context d'aprenentatge, cal destacar que el complex amigdaloide rep informació tant dels nuclis sensorials específics del tàlem, com de l'escorça cerebral. L'hipocamp envia informació a l'amígdala sobre les relacions existents entre els estímuls que formen un mateix context. En un context d'aprenentatge, per tant, l'amígdala participa en l'avaluació del significat emocional d'estímuls individuals i de situacions complexes, i desencadena els mecanismes neuroendocrins, autonòmics i conductuals per mitjà de les eferències nervioses del nucli central.



En el condicionament de por al context, l'hipocamp genera una representació integrada dels estímuls que componen el context. Aquesta informació entorn de les relacions entre els estímuls arriba als nuclis lateral i basal de l'amígdala, que projecten cap al nucli central (encarregat de desencadenar les respostes de por).

Ja hem explicat que l'amígdala resulta essencial per a l'adquisició i per a l'expressió de l'aprenentatge emocional de tipus implícit. Ara cal afegir que l'amígdala també pot intervenir sobre l'aprenentatge emocional de tipus explícit. Les interaccions de l'amígdala amb el sistema de memòria explícita que depèn de la formació de l'hipocamp es poden donar amb relació a dos aspectes clarament diferenciats. D'una banda, l'amígdala pot augmentar la força de les memòries explícites de situacions emocionals, modulant l'emmagatzematge d'aquestes memòries. Això explicaria per què recordem què estàvem fent l'11 de setembre del 2001 quan ens vam assabentar de l'atemptat de les torres bessones, i no recordem què estàvem fent l'11 de setembre del 2000. De l'altra, l'amígdala és necessària per a les respostes emocionals indirectes a estímuls les propietats emocionals dels quals s'aprenen d'una manera explícita.

### Herpetocultura

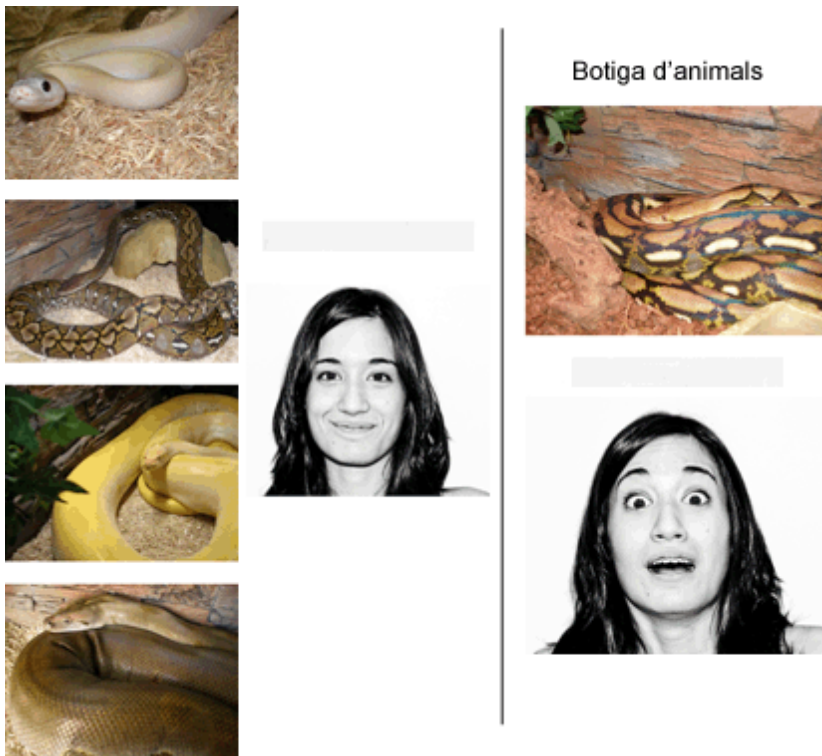
L'herpetocultura –el manteniment de rèptils i amfibis vius en captivitat com a afició o amb intencions de cria per a propòsits comercials– està augmentant avui dia en diferents països i està suscitant cada vegada més interès social. Són diverses les fires i exposicions que tenen lloc anualment en diferents països i que posen en contacte criadors professionals amb persones interessades en el camp. Es tracta d'una afició que mou quantitats ingents de diners i en la qual s'apliquen els models d'herència genètica per a la cria selectiva i per a l'obtenció de diferents fases d'animals amb colors i patrons sorprenents. No és estrany, per exemple, trobar a les fires serps que es venen per 10.000 o 15.000 euros. En l'obra de Bryan Christy *The lizard king: the true crimes and passions of the world's greatest reptile smugglers*, es retraten amb gran luxe de detalls tots els secrets que envolten l'herpetocultura.

Imagineu la situació en la qual una noia jove va a una botiga d'animals i passa per davant del terrari d'una pitó reticulada. Els empleats de la botiga estan duent a terme tasques de neteja i manteniment dels habitatges dels animals i en aquest moment estan netejant el terrari d'aquesta serp (amb la qual cosa té les portes obertes). La noia, en veure que el terrari de la pitó està obert, es comença a posar nerviosa i comença a sentir por, de tal manera que abandona la botiga d'animals tot i que hi ha cap perill, ja que l'animal és amb els empleats de la botiga. Fins aquí la història no tindria cap interès, ja que moltes

persones presenten aversió i por cap a animals com les serps o les aranyes. No obstant això, el que és curiós de la situació és que aquesta noia té com a afició l'herpetocultura i a casa seva estabula quatre exemplars diferents de pitó: una parella de pitons birmanes (*Python molurus bivittatus*) i una parella de pitons reticulades (*Python reticulatus*). Cada dia manipula les seves serps i no els té cap mena de por ni li provoquen cap rastre d'ansietat. Així mateix, cada any assisteix a fires nacionals i internacionals sobre el manteniment de rèptils en captivitat.

Què és el que succeeix? Per què aquesta noia a qui agraden les serps té por d'una serp en particular? Podria ser que algun dia hagués entrat a la botiga d'animals i hagués tingut la mala sort que la serp la mossegués. En aquest cas, estaríem davant un condicionament de la resposta de por, en el qual aquesta serp en particular (estímul condicionat) s'ha associat a la mossegada (estímul incondicionat), la qual cosa ha donat lloc a l'aparició de dolor per la mossegada i por (resposta incondicionada), de manera que s'ha adquirit la resposta de por cap a la serp (resposta condicionada). Una altra alternativa podria ser que aquesta noia tingués por d'aquesta serp en particular perquè ha sentit en una fira de rèptils que la pitó reticulada de la botiga d'animals en qüestió ha mossegat repetides vegades tant els cuidadors com algun client. En aquest segon cas, la noia no hauria experimentat cap situació aversiva directa associada a aquesta pitó (ja que la serp no l'hauria mossegat mai ni hauria fet l'intent de fer-ho). En lloc d'això, ella hauria atribuït unes propietats aversives a la serp de manera explícita. En aquest segon cas, la capacitat d'aprendre i recordar aquest tipus d'informació depèn del sistema de memòria explícit i de la formació de l'hipocamp. D'aquesta manera, la resposta de por d'aquesta noia no es basa en el fet que hagi tingut una experiència negativa amb la serp, sinó en el coneixement explícit de les característiques potencialment perilloses d'aquest animal.

Aquest tipus d'aprenentatge en el qual aprenem a témer o a evitar un estímul determinat en funció del que ens han explicat o del que hem sentit, és bastant habitual en l'aprenentatge emocional en els éssers humans. Es tracta d'un aprenentatge explícit de les propietats emocionals d'un estímul en absència d'una experiència aversiva.



Fotografies: Ingrid Sánchez Martín i Diego Redolar Ripoll

En estudiar l'aprenentatge implícit, hem vist que era possible analitzar el condicionament de la resposta de por en éssers humans a partir de dos paradigmes clarament diferenciats. D'una banda, podíem implementar una condició d'entrenament en la qual s'administrés una descàrrega lleu (estímul incondicionat) a la mà del participant de l'estudi en presència d'un estímul inicialment neutre (per exemple, un quadrat de color vermell). Després d'administrar de

manera contingent durant diverses presentacions (assajos) la descàrrega elèctrica juntament amb el quadrat vermell, es presentaria al participant el quadrat vermell (ara estímul condicionat) sense la presència de la descàrrega elèctrica. Quan el participant veïés el quadrat vermell presentaria una reacció aversiva (resposta condicionada) semblant a la que presentava quan rebia la descàrrega elèctrica (resposta incondicionada). El quadrat vermell hauria adquirit la capacitat de predir la presència de la descàrrega i, per aquest motiu, elicitaria respostes d'anticipació a la descàrrega.

El segon paradigma que podríem utilitzar consistiria a associar la descàrrega elèctrica al quadrat vermell mitjançant instruccions verbals, sense experimentar físicament els efectes aversius del corrent (paradigma del condicionament de la resposta de la por instruïda verbalment). En aquest segon cas, ens trobaríem amb un tipus d'aprenentatge en el qual aprendríem a témer o a evitar un estímul determinat en funció del que ens haguessin explicat prèviament sobre aquest estímul. És a dir, es tractaria d'un aprenentatge explícit de les propietats emocionals d'un estímul en absència d'una experiència aversiva. Per al primer tipus de procediment o paradigma, hem descrit el paper crític que exerceix l'amígdala en l'adquisició i en l'expressió implícita de l'aprenentatge emocional. Ara ens hem de plantejar si aquesta estructura també participa en l'expressió indirecta d'un aprenentatge explícit de les propietats emocionals d'un estímul en absència d'una experiència aversiva.

L'equip del laboratori d'Elizabeth Phelps, al Departament de Psicologia de la Universitat de Nova York, va intentar contestar a aquesta qüestió el 2001. Aquests investigadors van poder comprovar que l'aprenentatge explícit de les propietats emocionals d'un estímul determinat (per exemple, un quadrat vermell) o d'un conjunt d'estímuls (una escena determinada) depenia del sistema de l'hipocamp. No obstant això, l'amígdala resultava crítica per a l'expressió d'algunes de les respostes de por cap a aquest estímul o cap a l'escena emocional en qüestió. Durant el paradigma del condicionament de la resposta de la por instruïda verbalment, els pacients amb l'amígdala lesionada i l'hipocamp intacte eren capaços d'explicitar que el quadrat vermell es trobava associat a la descàrrega elèctrica encara que no n'haguessin experimentat els efectes aversius. No obstant això, aquests pacients eren incapaços de manifestar les respostes que mostraven els subjectes control quan se'ls presentava el quadrat vermell (respostes de sobresalt, augment de la conductància elèctrica de la pell, malestar, etc.).

Utilitzant tècniques de neuroimatge funcional, s'ha pogut comprovar que les respostes que un determinat estímul o conjunt d'estímuls (escena emocional) associats a un estímul o situació aversiva produeixen en els participants control es correlacionen amb una activitat significativa a l'amígdala.

Cal tenir present que tant si la manera com aprenem la naturalesa aver-siva o amenaçadora d'un estímul determinat és implícita, com si és explícita o d'ambdós tipus, l'amígdala exerceix un paper en l'expressió indirecta de la resposta de por cap a aquest estímul.

La utilització experimental del paradigma de condicionament de la resposta de la por instruïda verbalment ha posat de manifest que la representació explícita de les propietats emocionals d'un estímul determinat depèn de la formació de l'hipocamp. Així mateix, aquesta representació explícita pot influir sobre l'activitat de l'amígdala, atès que en dependran algunes de les respostes emocionals indirectes cap a l'estímul. Es podria donar la situació inversa? És a dir, podria l'amígdala influir sobre l'activitat de l'hipocamp en la consolidació de les memòries explícites?

Des dels primers teòrics de l'estudi de l'emoció, sempre s'ha sabut que les situacions amb molta càrrega emocional es recorden millor que les situacions neutres. En la bibliografia, hi ha diferents treballs que han intentat analitzar el paper de l'amígdala en la modulació de la formació de la memòria de tipus explícit. Autors com Larry Cahill i James L. McGaugh exposen que l'amígdala té una funció moduladora de l'emmagatzematge de la informació que té lloc en altres estructures. Cahill i McGaugh suggereixen que els esdeveniments emocionalment *arousalitzants* augmenten la memòria en posar en marxa sistemes que regulen l'emmagatzematge de la informació que s'està adquirint. La hipòtesi d'aquests autors es coneix com a **hipòtesi de la modulació emocional de la memòria** i emfatitza el paper de l'amígdala en la facilitació del procés de consolidació de la memòria en altres regions del cervell després que la situació emocional hagi tingut lloc. Segons aquesta hipòtesi, el component d'*arousal* d'una emoció exerceix un paper essencial per a explicar la funció de l'amígdala en la modulació de la memòria explícita. De manera afegida, l'efecte modulador que té l'*arousal* sobre la memòria queda blocat en lesionar l'amígdala.

Avui dia sabem que l'*arousal* emocional influeix sobre la memòria per mitjà de factors que actuen durant la **codificació de la informació** (atenció i elaboració) i de factors que modulen la **consolidació de la memòria**. Repetides vegades s'ha suggerit que l'amígdala, especialment l'amígdala basolateral, exerceix un paper crític en l'acció de l'*arousal* emocional sobre els processos d'aprenentatge i memòria. Concretament, sembla que els senyals generats davant una situació d'*arousal* emocional convergeixen en el complex basolateral per a modular la formació d'una traça de memòria de diferents sistemes de memòria. Així, s'ha pogut comprovar que l'amígdala basolateral és capaç de modular la informació processada i/o emmagatzemada en altres regions, com l'estriat dorsal, l'hipocamp i fins i tot l'escorça entorínica i el neocòrtex, activant, per exemple, nuclis de projecció difusa, com el nucli basal



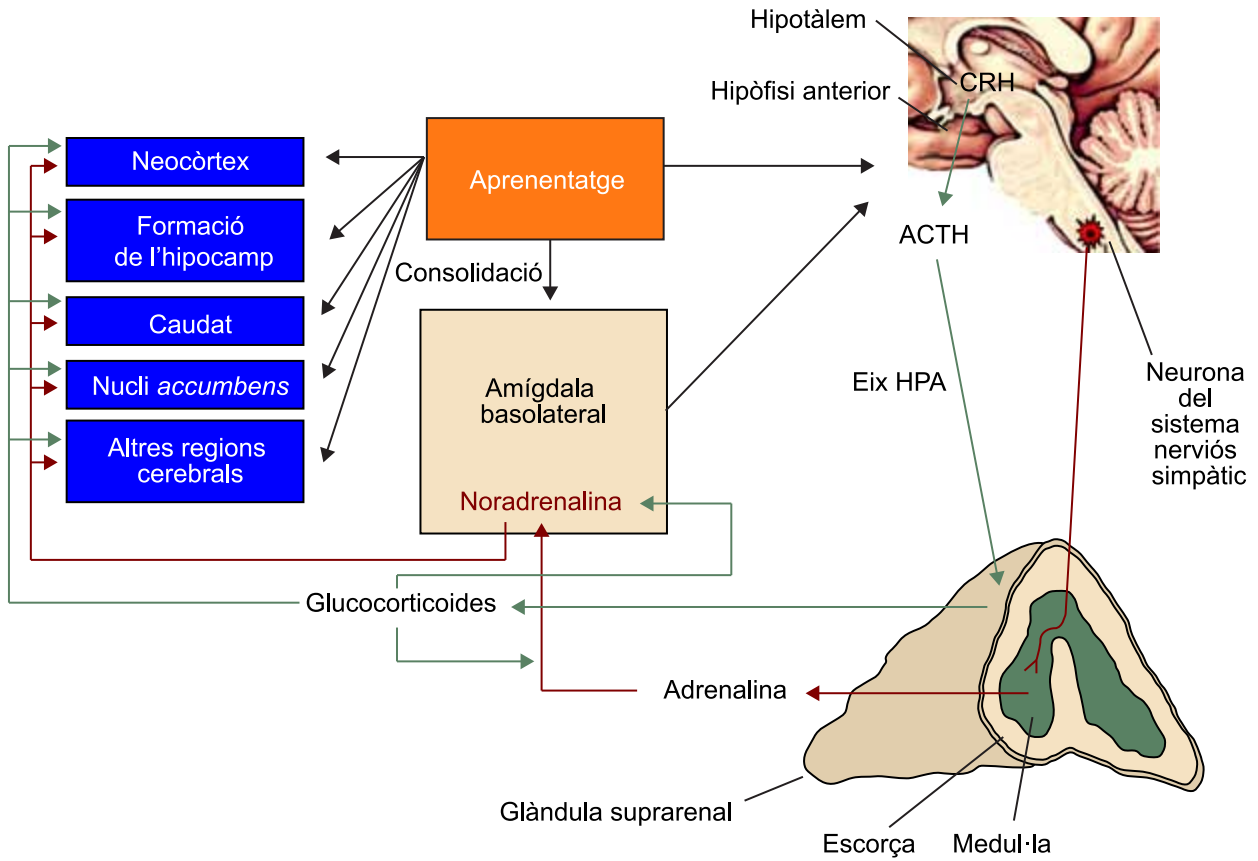
magnocel·lular, o el *locus ceruli*. No obstant això, altres proves experimentals han posat de manifest que l'amígdala basolateral és incapaç de modular la formació de memòries que tenen la seva traça localitzada a la mateixa amígdala.

Cada sistema neuroquímic d'*arousal* central podria exercir un paper específic en l'activació del cervell i en el processament de la informació. Segons la hipòtesi de la modulació emocional de la memòria, les substàncies principalment implicades en els efectes de l'amígdala sobre diferents sistemes de memòria serien tres:

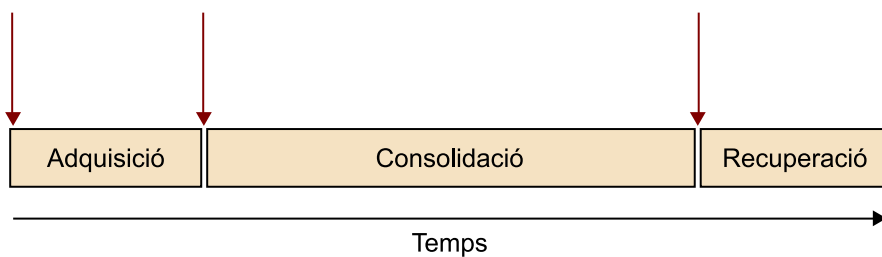
- Adrenalina.
- Noradrenalina.
- Cortisol.

Les cèl·lules de la medul·la de la glàndula suprarenal alliberen adrenalina i noradrenalina en sang en ser activades per les neurones del sistema nerviós autònom (branca simpàtica). D'altra banda, les cèl·lules de l'escorça suprarenal alliberen cortisol en sang en ser activades per la presència d'una hormona, l'ACTH, també coneguda com a *corticotropina* (hormona alliberada per la hipòfisi anterior en resposta a una hormona secretada per les cèl·lules hipotalàmiques, la CRH). L'adrenalina i la noradrenalina activen els receptors perifèrics beta-adrenèrgics dels terminals sensorials visceral, mentre que el cortisol és una hormona liposoluble que pot travessar la barrera hematoencefàlica i actuar sobre receptors centrals (per exemple, els localitzats a l'amígdala, l'hipocamp i l'escorça prefrontal).

L'activació dels receptors perifèrics inicia l'activació de senyals aferents, que són enviats pel nervi vague i pel nervi glossofaríngi. Aquesta informació s'integra en el nucli del tracte solitari i s'envia al *locus ceruli*, a l'hipotàlem i a l'amígdala per a dur a terme el processament de la informació emocional. Segons la hipòtesi de la modulació emocional de la memòria, la influència d'aquestes tres substàncies sobre l'amígdala basolateral resulta essencial per a la modulació de l'emmagatzematge de la memòria a l'escorça, i afecta els processos de consolidació de la memòria en curs. Això explicaria per què un estrès agut i d'intensitat moderada pot arribar a facilitar els processos d'aprenentatge.



Hipòtesi de la modulació de la memòria per part de l'amígdala. Les situacions d'aprenentatge activen els processos neurals d'emmagatzematge a diverses regions cerebrals implicades en els diferents sistemes de memòria. Sobre aquestes estructures podrien exercir la seva acció diferents mecanismes neurals i hormonaals moduladors de la formació de la traça de memòria. Diferents autors suggereixen que l'amígdala, especialment el nucli basolateral, exerceix una funció crítica per a l'acció moduladora de la neurotransmissió adrenèrgica sobre la consolidació de la memòria. D'altra banda, l'escorça de la glàndula suprarenal allibera glucocorticoides que activen els receptors intracel·lulars en diferents regions cerebrals, sobretot a la zona de l'hipocamp. No obstant això, el seu efecte sembla dependre de l'activitat de l'amígdala basolateral. ACTH: hormona adrenocorticotropa; CRH: hormona alliberadora de corticotropina; HPA: hipotàlem hipofisari adrenal.

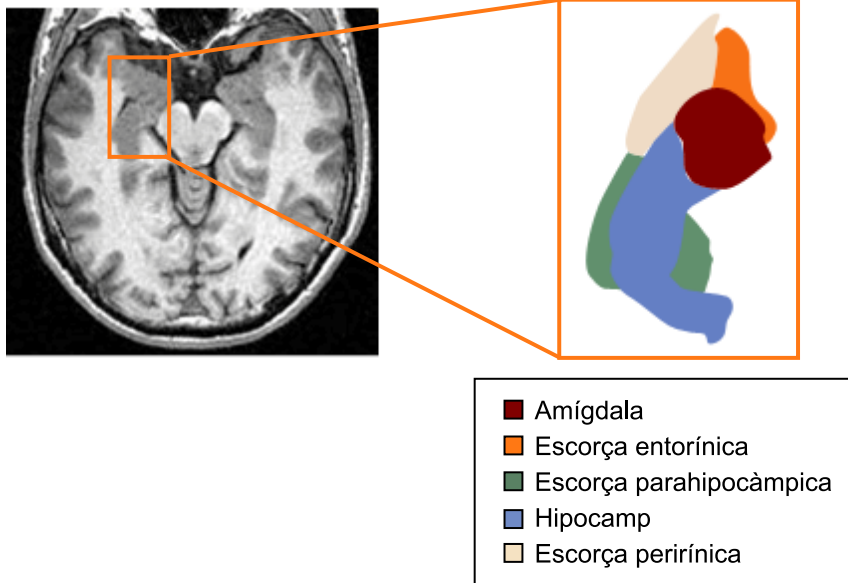


L'amígdala pot modular la memòria explícita que depèn de l'hipocamp actuant en diferents estadis del procés (com l'adquisició de la informació i la seva consolidació posterior), la qual cosa produeix un efecte de facilitació de la retenció de la informació.

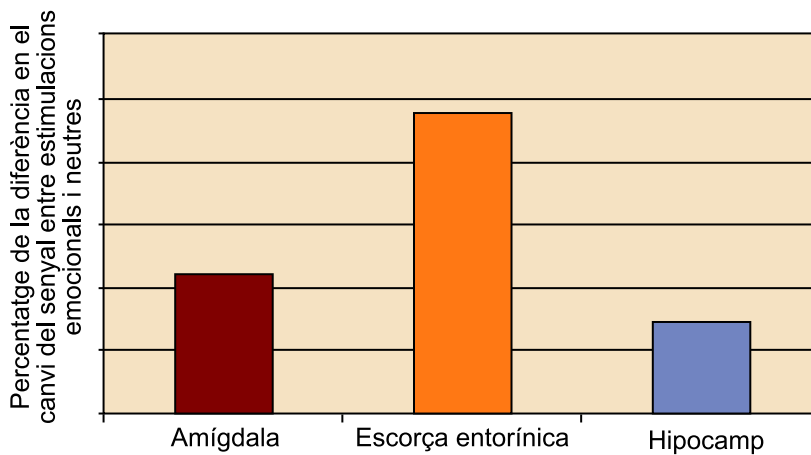
En alguns estudis de neuroimatge funcional s'ha analitzat la influència que té l'administració de propanolol (un blocador d'adrenoreceptors  $\beta$ ) sobre l'execució dels participants en tasques de tipus emocional, analitzant quin tipus d'activitat mostrava l'amígdala. Així mateix, utilitzant altres paradigmes experimentals amb ressonància magnètica funcional, s'ha estudiat com l'amígdala i les regions del lòbul temporal medial implicades en els mecanismes d'aprenentatge i memòria es troben funcionalment agrupades quan es tracta de portar a terme la codificació emocional dels estímuls que després recordarà la persona. D'aquesta manera, en aquest tipus de paradigmes, als participants se'ls presenten diferents estímuls, com paraules o imatges que varien amb relació al seu contingut emocional, mentre se'ls efectua un escàner amb ressonància magnètica funcional. Després de l'obtenció de la informació relacionada amb l'escàner, als participants se'ls fa una prova de memòria per a veure quins ítems són capaços de recordar.

L'anàlisi que es duu a terme en aquest tipus de procediments és el següent: es comparen les dades obtingudes amb la ressonància dels ítems que es recorden i dels ítems que s'han oblidat, per a determinar quines regions cerebrals s'han activat durant les operacions de codificació reeixides (és a dir, quan s'ha recordat l'ítem), cosa que ha donat lloc a un efecte que en neurociència cognitiva es denomina *diferència causada per la memòria o efecte Dm*. Així, s'ha pogut comprovar que aquest efecte és superior per als estímuls amb contingut emocional (en comparació dels estímuls neutres) quan s'analitza l'activació de l'amígdala, l'hipocamp, l'escorça entorínica, l'escorça prefrontal dorsolateral i l'escorça prefrontal ventrolateral. Sobretot, s'ha vist que l'activitat a l'amígdala, l'hipocamp i l'escorça entorínica és més gran per als estímuls emocionals que després es recorden en comparació d'aquells que s'obliden.

a)



b)



Interaccions entre l'amígdala, l'hipocamp i l'escorça entorínica durant la codificació d'estímuls amb contingut emocional. Aquestes estructures semblen agrupar-se funcionalment durant la codificació dels estímuls amb contingut emocional, de tal manera que la seva activació sembla predir quins estímuls es recorden i quins, s'obliden. De manera que l'activitat a l'amígdala, l'hipocamp i l'escorça entorínica sembla ser més gran per als estímuls emocionals que després es recorden en comparació dels estímuls que s'obliden. En la part superior esquerra de la imatge (a), es pot observar una reconstrucció per ordinador de l'amígdala, l'hipocamp i l'escorça del lòbul temporal medial que envolta l'hipocamp: escorça entorínica, escorça perirínica i escorça de l'hipocamp i la seva ubicació aproximada en una imatge de ressonància magnètica estructural. En la part inferior (b), es representa l'activitat de l'amígdala, l'escorça entorínica i l'hipocamp amb relació a la diferència en el canvi del senyal (en percentatge) obtingut mitjançant ressonància magnètica funcional per a un efecte Dm en ítems amb contingut emocional i en ítems neutres (Dm ítems amb contingut emocional - Dm ítems neutres). Tal com es pot apreciar en les gràfiques, hi ha un diferencial positiu entre el Dm emocional i el Dm neutre.

**Diferència causada per la memòria o efecte Dm**

Aquest terme prové de la bibliografia especialitzada de parla anglesa (*difference due to memory*, Dm). Es tracta d'un índex sobre les diferències oposades en l'activitat neural durant la fase d'anàlisi en un disseny de recerca per als ítems o elements que posteriorment es recorden en comparació dels elements que s'obliden.

Altres estudis han implementat manipulacions en els nivells de les hormones de l'estrès. En aquest sentit, s'ha mostrat que l'administració aguda de cortisol o la inducció d'estrès mitjançant la utilització de diferents paradigmes (per exemple, mitjançant la inducció d'estrès físic en demanar als participants que introduïssin la mà en un recipient amb aigua i gel, o mitjançant la inducció d'estrès psicosocial en demanar als participants que parlessin en públic, etc.)

augmenta la retenció de la memòria emocional. No obstant això, sembla que aquest efecte no resulta específic, ja que se sol generalitzar als estímuls sense contingut emocional.

D'altra banda, també s'ha mostrat que l'administració de blocadors  $\beta$ , com el propranolol, abans de l'adquisició de la informació en una tasca de memòria, provoca que els participants recordin menys detalls dels estímuls amb contingut emocional, i recorden el mateix que els controls sobre els estímuls amb contingut neutre. En aquest cas, el bloqueig dels receptors adrenèrgics sí que sembla tenir un efecte selectiu sobre la memòria explícita amb contingut emocional. Recentment, Kindt, Soeter i Vervliet (2008) han mostrat que l'administració de propranolol en pacients abans de la reactivació d'una memòria, esborra vint-i-quatre hores després l'expressió conductual de la memòria de la por del pacient i prevé que torni. Aquestes dades són molt prometedors per a la terapèutica humana de trastorns emocionals, ja que obren una finestra a noves opcions per al tractament a llarg termini d'aquest tipus de pacients.

S'ha pogut comprovar que l'efecte facilitador de la memòria explícita que té l'*arousal* queda blocat en pacients que presenten una lesió bilateral de l'amígdala. Recentment, Buchanan, Tranel i Adolphs, analitzant pacients amb lesions unilaterals de l'amígdala, han mostrat que solament l'amígdala dreta sembla estar implicada en el record de memòries autobiogràfiques emocionals de valència negativa i altament *arousalitzants*.

En definitiva, una resposta d'*arousal* pot modular la capacitat d'emmagatzematge de les memòries de tipus explícit. Així mateix, l'amígdala és capaç de modular la consolidació i, fins i tot, l'adquisició d'informació explícita que depèn de l'hipocamp en situacions *arousalitzants*. No obstant això, autors com Elizabeth Phelps suggereixen que hi ha altres factors no dependents de l'amígdala que podrien facilitar les memòries explícites de situacions emocionals.

Com pot l'amígdala produir la influència de l'*arousal* emocional sobre la memòria, afectant diferents sistemes? A més de l'aprenentatge emocional que té lloc intrínsecament a l'amígdala (per exemple, el condicionament de la resposta de por), des de l'amígdala s'estableixen projeccions bidireccionals directes i indirectes cap a diferents estructures cerebrals que resulten crítiques per als diferents sistemes de memòria. D'aquesta manera, l'amígdala presenta connexions bidireccionals directes amb el sistema de memòria del lòbul temporal medial, implicat en la consolidació de memòries de tipus explícit i condicionaments complexos, com el condicionament de la resposta de la por al context. També presenta connexions bidireccionals directes i indirectes amb l'escorça prefrontal dorsal i ventral, implicades en la memòria de treball, la memòria prospectiva, l'ús de diferents estratègies de memòria per part del subjecte, la metamemòria, la memòria semàntica, l'aprenentatge d'extinció, la prioritització conceptual, el record autobiogràfic, etc. De la mateixa manera, l'amígdala està connectada directament i indirectament amb l'estriat, el qual estaria relacio-

### Lectura complementària

Per tal d'aprofundir en l'efecte que tenen les hormones de l'estrès sobre l'aprenentatge i la memòria es recomana la lectura de l'obra següent:

D. Redolar (2011). *El cerebro estresado*. Barcelona: Editorial UOC.

### Referència bibliogràfica

T. W. Buchanan, D. Tranel, i R. Adolphs (2006). Memories for emotional autobiographical events following unilateral damage to medial temporal lobe. *Brain*, 129(Pt 1), 115-127.

nat amb l'aprenentatge procedimental i l'aprenentatge vinculat amb el reforç. L'amígdala es troba connectada indirectament amb el sistema de memòria en el qual participa el cerebel i que resulta important per a l'aprenentatge motor i per a diferents condicionaments reflexos. Les connexions bidireccionals directes de l'amígdala amb l'escorça sensorial ajudarien a explicar la seva possible influència sobre l'emmagatzematge de la memòria i la prioritització conceptual i perceptual. Finalment, l'activació de l'eix hipotalamohipofisoadrenal i l'alliberament de catecolamines per part del sistema nerviós autònom (branca simpàtica) podrien constituir els efectes més duradors de l'amígdala sobre la consolidació de la memòria en curs en diferents sistemes.

L'amígdala facilita els processos de consolidació de memòries, tant implícites com explícites o declaratives, quan la informació té una càrrega emocional considerable.

#### 4.3.4. Amígdala, expressions facials i categorització social

Hem anat veient fins al moment que l'amígdala sembla ser crítica per al reconeixement de l'emoció de por al rostre d'altres persones. Diferents treballs amb ressonància magnètica funcional han mostrat que l'activitat de l'amígdala és superior davant expressions facials que indiquen por. Per exemple, en un estudi clàssic de 1999 Isenberg i col·laboradors van trobar que veure paraules que denotaven situacions d'amenaça augmentava l'activitat bilateral de l'amígdala. No obstant això, l'amígdala també sembla activar-se (encara que en menor grau) davant altres expressions facials, com la felicitat, la ira o la tristesa.

A la fi de la dècada de 1990, Blair i col·laboradors van trobar que tant l'amígdala esquerra com el pol temporal dret mostraven una activitat que es correlacionava amb la intensitat d'expressions facials que mostraven tristesa (l'activitat augmentava a mesura que augmentava la intensitat de l'emoció per mitjà de l'expressió facial). Adolphs i Tranel van posar de manifest que la lesió de l'amígdala de l'hemisferi dret generava més dèficit per a identificar rostres que expressaven tristesa en comparació de la lesió de l'amígdala de l'hemisferi esquerre. Resultat que quadra amb altres proves que han mostrat que la lesió de l'amígdala dreta provocava més disfunció en la cognició social que la lesió esquerra.

El 2004, Killgore i Yurgelun-Todd van implementar un paradigma experimental destinat a la identificació de les estructures cerebrals encarregades de dur a terme un processament de la informació emocional més automàtic i implícit. Per a això, van emascarar en el paradigma diferents expressions de felicitat i de tristesa. Els autors van concloure en l'estudi que l'activitat de l'amígdala s'associava a les anàlisis dels rostres que expressaven felicitat, i no tristesa.

#### Referència bibliogràfica

R. Adolphs i D. Tranel (2004). Impaired recognition of sadness but not happiness following amygdala damage. *J. Cogn. Neurosci.*, 16, 453-462.

Tot i que aquestes dades de la bibliografia semblen contradictòries entre elles, hem de tenir present que les tasques i els paradigmes experimentals difereixen. Cal destacar que cada vegada són més les dades que apunten l'existència de sistemes neurals diferents per a la detecció de l'emoció des d'un punt de vista explícit i implícit. Seguint els resultats del treball de Killgore i Yurgelun-Todd i d'altres recerques de la bibliografia científica, podem destacar que l'amígdala també s'activa davant emocions positives. No obstant això, aquesta implicació es veu limitada a situacions més específiques.

Hem descrit que l'amígdala és capaç de modular la consolidació de la memòria explícita actuant mitjançant els mecanismes d'activació cortical inespecífica (*arousal*). S'ha pogut comprovar que aquest efecte es pot donar tant davant estímuls negatius com davant estímuls positius. Estímuls sortints i importants per al subjecte des d'un punt de vista emocional i vital poden induir un determinat estat *d'arousal*, independentment que aquests estímuls siguin negatius o positius.

Imaginem dos esdeveniments diferents, un de fictici i l'altre de real: amb relació al primer esdeveniment, suposem que el 2005 ens va tocar el premi especial de la loteria; el segon esdeveniment seria l'atemptat de les torres bessones de l'11 de setembre del 2001. Si hagués ocorregut el primer esdeveniment, segurament recordaríem què estàvem fent quan ens vam assabentar que ens havia tocat la loteria. De la mateixa manera, també recordem amb tota seguretat el que estàvem fent i on érem quan ens vam assabentar de l'atemptat de les torres bessones de Nova York. En ambdues situacions es genera un estat *d'arousal* determinat i en ambdues situacions l'amígdala basolateral és capaç de modular la consolidació d'aquestes memòries, cosa que explicaria el perquè després de passat molt temps dels esdeveniments, encara recordem què era el que estàvem fent quan ens vam assabentar d'aquestes notícies. De manera afegida, l'activació del substrat nerviós del reforç també provoca un augment de l'*arousal*.

Què hi ha més positiu per al subjecte que el propi plaer? De fet, investigadors com Ignacio Morgado suggereixen que l'efecte facilitador que té sobre la consolidació de la memòria l'estimulació del substrat nerviós del reforç (per exemple, mitjançant tècniques d'estimulació elèctrica cerebral) es podria explicar per l'*arousal* que produeix. Hi ha múltiples treballs en la bibliografia que han mostrat que l'amígdala participa en algunes tasques d'aprenentatge en les quals un estímulo reforçador s'associa a un estímulo inicialment neutre. Perquè un estímulo es pugui associar a un reforç determinat, són necessàries les interaccions entre l'amígdala i l'escorça orbitofrontal.

Tornant una altra vegada a la por, cal destacar que no fa falta que el subjecte sigui conscient de l'expressió de por perquè l'amígdala respongui. Així, la presentació subliminal de rostres que indiquen por també genera una resposta a l'amígdala, tan potent com la generada per rostres presentats de manera que el subjecte és conscient de la seva presència. A més, l'amígdala també sembla

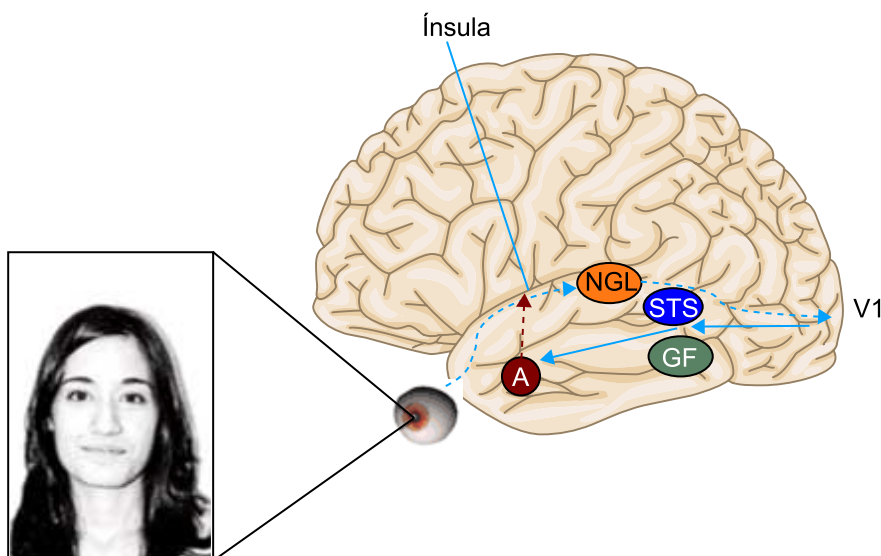
#### Referència bibliogràfica

I. Morgado (2010). *Emociones e inteligencia social*. Barcelona: Ariel.

activar-se davant l'activació de judicis socials. Per exemple, segurament alguna vegada, en veure el rostre d'una persona que no coneixeu, heu fet el comentari següent o algun de semblat: "No conec de res aquesta persona, però la seva cara no em dóna bones vibracions". Inconscientment, els éssers humans utilitzem de manera contínua diferents claus com a guia de la nostra conducta social. Una de les claus que utilitzem és el rostre d'altres persones.

Què succeeix als nostres cervells quan fem un judici de valor sobre la confiança o la desconfiança que ens genera un rostre determinat? Quan mirem una cara, el nostre cervell necessita construir la percepció del rostre, i ens proporciona informació sobre els diferents trets de la cara i la seva configuració. Aquest procés necessita les àrees visuals d'associació, concretament del solc temporal superior i del gir fusiforme, en el corrent ventral visual.

Winston i els seus col·laboradors, el 2002, van mostrar un conjunt d'imatges de rostres de persones desconegudes als participants de la seva recerca durant la ressonància magnètica funcional, per intentar determinar quines regions del cervell s'activaven mentre les persones duïen a terme decisions sobre la confiança que els generava un rostre determinat. Sembla ser que l'amígdala associa la percepció de la cara amb la resposta emocional cap al rostre de la persona. Per la seva banda, l'ínsula participa en la representació de la resposta emocional com un sentiment sobre la persona el rostre de la qual estem veient. L'activació del solc temporal superior pot, per la seva banda, modular la tasca, cosa que demostra que la major part de la informació flueix en ambdues direccions al llarg d'aquest circuit. Cal tenir presents les enormes implicacions que aquest tipus de recerques poden tenir sobre alguns aspectes de la política i d'altres facetes en les quals la confiança en un personatge públic determinat pot exercir un paper primordial.



Confiança i desconfiança que ens genera un rostre. Quan veiem un rostre la informació que ens provoca és enviada de la retina al nucli geniculat lateral del tàlem (NGL), d'aquí s'envia a l'escorça visual primària (V1). De V1 s'envia la informació a les àrees visuals d'associació o escorça extraestriada, per a generar una percepció completa del rostre. Aquesta informació és enviada a l'amígdala, la qual, tal com hem vist, resulta crítica per al reconeixement emocional al rostre d'altres persones. De l'amígdala la informació passaria a l'ínsula, la qual sembla participar en la representació de la resposta emocional com una sensació que ens provoca la persona la cara de la qual veiem. A: amígdala; GF: gir fusiforme; NGL: nucli geniculat lateral; STS: solc temporal superior.

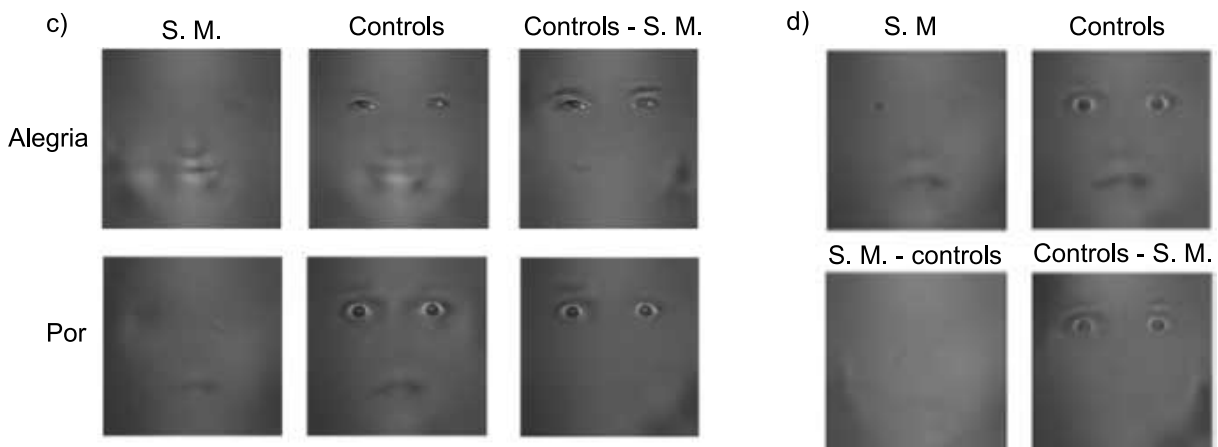
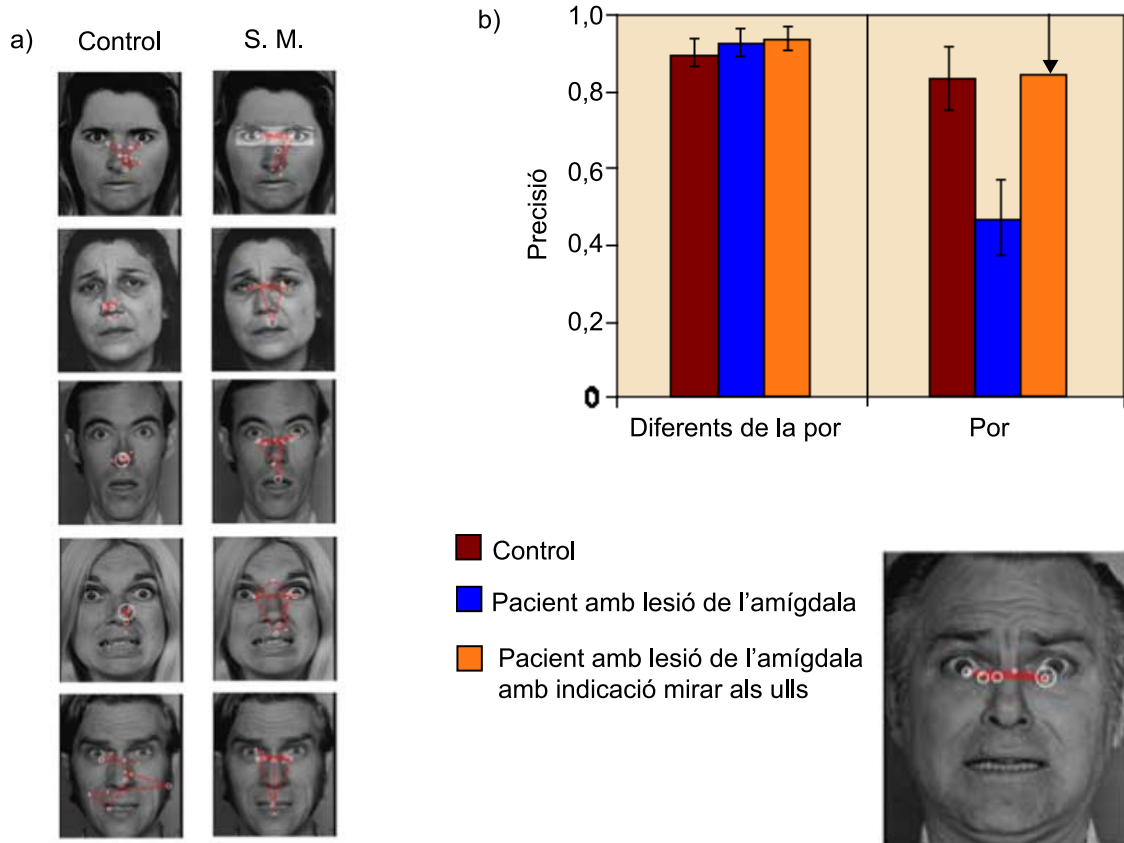


Els pacients que presenten lesions bilaterals de l'amígdala mostren un dèficit relacionat amb els aspectes de reconeixement de les expressions facials. No obstant això, els aspectes relacionats amb la comunicació social semblen estar preservats. Al contrari dels pacients amb lesions a l'escorça orbitofrontal, els pacients amb lesions de l'amígdala no mostren dèficit a l'hora de respondre cap a diferents estímuls socials. Aquests pacients són capaços d'interpretar correctament descripcions de diferents situacions emocionals a partir de narracions i a partir dels aspectes prosòdics del discurs (contingut emocional del llenguatge).

### **Principals dades sobre les deterioracions mostrades per la pacient S. M. i les funcions que manté preservades**

- Capacitat intacta de discriminació genèrica entre emocions.
- Deterioració en el reconeixement d'emocions socials mitjançant les expressions facials (deterioració evident en l'execució de la tasca de Baron-Cohen).
- Deterioració marcada en la identificació d'expressions facials estàtiques de por.
- Capacitat per a reconèixer la por per mitjà de la postura corporal.
- Capacitat normal en la detecció ràpida i el processament no conscient de rostres que expressen l'emoció de por.
- Capacitat per a reconèixer l'emoció de la por per mitjà de la prosòdia del llenguatge però no per mitjà de la música.
- Dificultat per a determinar la intensitat d'una expressió emocional de por, per això la infravalora.
- Certa dificultat per a reconèixer la tristesa però no l'emoció de felicitat.
- Deterioració important en l'adquisició del condicionament de la por.
- Deterioració mostrada en la modulació emocional de la memòria declarativa.
- Deterioració de la memòria emocional per a les coses essencials però no per als detalls d'un fet.
- Millor execució per a reconèixer una emoció en una escena quan els rostres de les persones implicades s'esborren d'aquesta escena.
- Deterioració en la fixació i en l'ús de la informació de la regió dels ulls del rostre d'una persona.
- Tendència a fixar la vista a la boca d'una persona en lloc de fixar-la als ulls en mantenir una conversa.
- Preferències marcades per estímuls visuals abstractes.
- Tendència a jutjar positivament la confiança que genera una persona a partir del rostre.
- Incapacitat per a reconèixer l'*arousal* emocional a partir d'estímuls amb valència negativa.
- Falta d'experiència d'emocions amb valència negativa en la vida real de la pacient.
- Disminució de l'activitat a l'escorça prefrontal medial durant l'expectació d'un reforç.
- Falta de necessitat de disposar d'un espai personal per a poder interactuar amb les altres persones de manera còmoda i ajustada.

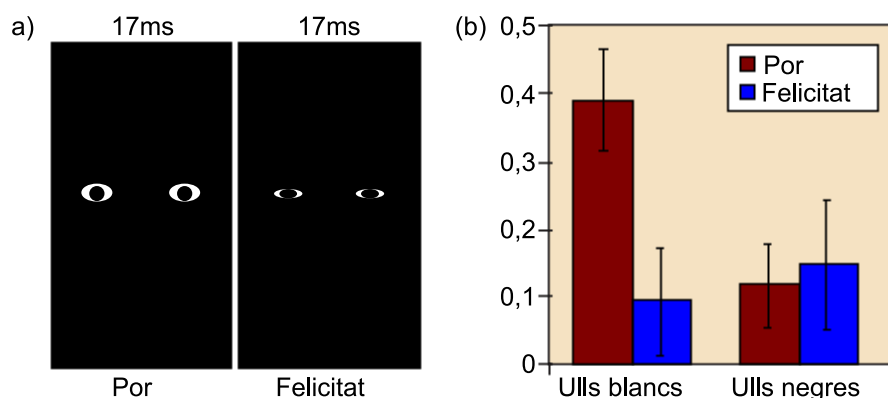
L'any 2005, Adolph i col·laboradors van utilitzar un programa d'ordinador per a presentar als subjectes parts específiques d'expressions facials que indicaven por o felicitat, per a determinar així en quines regions de la cara es fixen les persones per tal de discriminar entre expressions diferents.



Mecanismes de reconeixement de la por i amígdala. La pacient S. M. presenta una deterioració funcional a l'hora d'utilitzar correctament la informació sobre la regió dels ulls en l'avaluació emocional a partir de l'expressió facial d'altres persones. La pacient mostra una incapacitat per a mirar la regió ocular en totes les expressions facials, encara que a l'hora de reconèixer-les la seva dificultat es remet únicament a l'emoció de por, atès que la informació procedent dels ulls resulta crítica per a poder identificar aquesta emoció. (a) Es representen els patrons de moviments oculars (sacades i punts de fixació) d'un subjecte control (columna dreta) en comparació de la pacient S. M. (columna esquerra). (b) Representació gràfica que mostra l'execució de participants control i de la mateixa pacient quan observen rostres que indiquen por i altres emocions. Quan es demana específicament a la pacient que pari esment als ulls del rostre que se li presenta, mostra la mateixa execució que els participants control per a identificar les expressions de por. En la gràfica es mostra en color marró l'execució mostrada pels participants control; en blau, l'execució de la pacient quan no se li dóna cap tipus d'indicació, i en taronja, l'execució d'aquesta pacient quan se li demana que pari esment als ulls. (c) Informació visual utilitzada quan es presenten rostres que expressen alegria (fila superior) i rostres que expressen por (fila inferior) en el cas de la pacient S. M. (esquerra), els participants control (enmig) i la diferència d'imatges d'informació utilitzada més pels controls que per la pacient (dreta). (d) Informació del rostre utilitzada per a discriminar l'emoció de la por de l'emoció d'alegria en la pacient S. M. i els participants control (fila superior) i diferència d'imatges que mostra la informació facial utilitzada més per S. M. que pels participants control (fila inferior esquerra) i pels participants control més que per S. M. (fila inferior dreta). Imatges proporcionades per R. Adolphs. Reproduïda amb autorització.

Aquests investigadors van trobar que els participants de l'estudi es fixaven en els ulls dels rostres per prendre una decisió sobre el tipus d'expressió. De fet, en l'emoció de por, la informació procedent dels ulls semblava ser suficient perquè els subjectes poguessin identificar l'emoció a partir de l'expressió d'un rostre. No obstant això, en el cas d'S. M. (recordem que és el cas clínic que presentava una lesió bilateral de l'amígdala), la pacient no es fixava en els ulls

dels rostres. Moltes expressions facials contenen diferents claus que ens ajuden a identificar una emoció concreta. No obstant això, en el cas de la por semblen ser crítiques les claus que procedeixen dels ulls.



L'amígdala està implicada en la direcció automàtica de l'atenció visual cap als ulls d'un rostre davant qualsevol tipus d'expressió facial, de manera que aquesta informació és essencialment rellevant per a identificar l'emoció de por a partir del rostre. En la part esquerra de la imatge, (a), es pot observar que la superfície blanca dels ulls (escleròtica) que veiem al rostre d'una persona és més gran en l'expressió emocional de por (en comparació d'altres emocions, com l'alegria). En la part dreta de la imatge, es presenta una gràfica amb l'activitat de l'amígdala ventral de l'hemisferi esquerre en resposta a ulls negres i a ulls blancs. Com es pot observar, la fixació en els ulls blancs en expressions de por augmenta l'activitat de l'amígdala. Modificat de P. J. Whalen, J. Kagan, R. G. Cook, F. C. Davis, H. Kim, S. Polis *et al.* (2004). Human amygdala responsivity to masked fearful eye whites. *Science*, 306(5704), 2061.

Això explicaria el perquè S. M. presenta un dèficit important a l'hora de reconèixer l'emoció de por a partir de l'expressió facial. Aquesta pacient mostra una falta de capacitat per a utilitzar de manera espontània la informació sobre la regió dels ulls i és incapaç de dirigir la mirada cap a aquesta zona i de beneficiar-se de la informació quan es presenta de manera aïllada. No obstant això, sí que és capaç d'utilitzar la informació sobre la regió dels ulls per a identificar l'emoció de por quan la seva atenció es dirigeix de manera explícita cap als ulls (per exemple, en demanar-li directament que miri als ulls de la persona). Alguns treballs de neuroimatge funcional suggereixen que l'activació de l'amígdala podria ser més acusada per als estímuls que inclouen informació de baixa freqüència espacial. No obstant això, en el cas d'S. M., aquesta pacient mostra una dificultat notable a l'hora d'utilitzar selectivament la informació dels ulls que presenta una alta freqüència espacial, mentre que no manifesta problemes amb la informació de baixa freqüència espacial.

L'amígdala sembla ser una part integrant d'un sistema que dirigeix d'una manera automàtica la nostra atenció visual cap als ulls d'un rostre davant qualsevol tipus d'expressió facial; aquesta informació és essencialment rellevant per a identificar l'emoció de por a partir del rostre. De totes maneres, estudis recents donen suport a la idea de la rellevància d'aquesta estructura per a reconèixer expressions facials d'altres emocions diferents de la por, amb modulacions complexes que depenen del significat social i la importància del subjecte i del context en el qual es desenvolupa l'emoció.

Amb relació a la seva conducta social, la pacient S. M. presenta una notable desinhibició i mostra una propensió d'acostament a altres persones, la qual cosa de vegades la posiciona en dificultats socials reals. La conducta social i la presa de decisions d'acord amb criteris socials semblen una mica alterades en aquesta pacient. A més, no necessita disposar d'un espai personal per a poder interactuar amb les altres persones de manera còmoda i ajustada a les circumstàncies (contràriament al que succeeix a les persones sense lesió).

Tots aquests dèficits mostrats en l'àmbit de la cognició social d'S. M. concorden amb les dades obtingudes amb models en primats no humans amb relació a la falta de cautela en la conducta i a l'increment en l'acostament i en les conductes prosocials. També concorda amb la implicació de l'amígdala en el processament de la informació sortint o rellevant per a l'individu, sobretot quan és impredecible o assenjala una amenaça potencial. No obstant això, és necessari posar en relleu que S. M. sembla tenir cert criteri escalar a l'hora d'ordenar el seu interès cap a altres persones. D'aquesta manera, per exemple, la pacient mostra inquietuds i emocions maternals cap als seus fills, cosa que no succeeix en femelles mico amb lesions de l'amígdala; en aquest cas, la conducta maternal està totalment deteriorada.

Podem destacar que l'amígdala participa en la distribució dels recursos de processament de la informació cap als estímuls sortints i importants per al subjecte. Pot modular el processament cortical de la informació en implementar una selectivitat cap als estímuls que són rellevants des d'un punt de vista biològic, i modular, d'aquesta manera, els mecanismes atencionals i els processos de consolidació de la memòria.

D'altra banda, diferents treballs experimentals han mostrat que l'amígdala s'activa durant la categorització de les persones en grups de pertinença. Per a generar més identitat dins del propi grup, pot ser útil implementar diferents estratègies amb la finalitat d'identificar els trets de les persones que no pertanyen al nostre grup social i poder, d'aquesta manera, separar-les cognitivament. De vegades, aquest tipus d'estratègies i argumentacions poden comportar conductes negatives, com l'estereotip social.

L'any 2000, el grup del laboratori d'Elizabeth Phelps, utilitzant la tècnica de ressonància magnètica funcional, va poder comprovar que es donava una activació de l'amígdala quan persones blanques veien rostres de persones negres desconegudes. De manera afegida, aquests investigadors van mostrar que els subjectes que presentaven un biaix racial més important eren els que mostraven més activitat de l'amígdala durant la presentació dels rostres de persones negres. Tres anys més tard, el mateix grup de recerca va comparar l'execució (en mesures explícites i implícites de biaix racial) d'un pacient que tenia lesionada bilateralment l'amígdala (pacient SP) amb un grup de participants sense lesió, sense trobar-hi diferències importants. Aquests investigadors van concloure que l'amígdala no semblava ser crítica per a l'avaluació indirecta d'una raça. No obstant això, aquesta estructura sí que podria ser important per a emetre judicis perceptuals sobre si un rostre és de la mateixa raça o d'una de diferent.

L'any 2004, Cunningham i col·laboradors, utilitzant ressonància magnètica funcional, van analitzar les regions cerebrals que s'activaven quan als participants de l'estudi (persones blanques) se'ls presentaven rostres d'homes negres i homes blancs. El tipus de presentació que es feia dels rostres variava en la seva temporalitat, de manera que es distingien dos tipus de presentacions: les presentacions breus i les presentacions llargues. Quan un estímul és present durant un temps considerable, es duu a terme un processament més controlat i precís de la informació. En canvi, quan un estímul es presenta durant un interval temporal breu, el processament que es fa de la informació sobre l'estímul és ràpid, poc precís i automàtic. Quan la presentació dels rostres es va fer a intervals llargs, l'activació de l'amígdala no va diferir entre els rostres de diferents races. En lloc d'això, es va trobar una activitat més gran a l'escorça prefrontal ventrolateral dreta quan els participants miraven els rostres de les persones negres que quan miraven els rostres de les persones blanques. Quan la presentació es va fer durant intervals breus de temps, l'activació de l'amígdala va ser més gran quan els participants miraven els rostres de persones negres.

Aquests investigadors van posar de manifest amb el seu treball l'existència de dos sistemes separats per al processament de la informació relacionada amb l'avaluació social i amb la pertinença i la identitat dels grups socials:

- Un sistema de processament més controlat de la informació (escorça prefrontal ventrolateral).
- Un sistema de processament més automàtic (amígdala).

Segons aquests autors, seria possible una interacció funcional entre els dos sistemes, de manera que el processament controlat podria modular l'avaluació que es fa de manera més automàtica.

### Referències bibliogràfiques

- E. A. Phelps, K. J. O'Connor, W. A. Cunningham, E. S. Funayama, J. C. Gatenby, J. C. Gore *et al.* (2000). Performance on indirect measures of race evaluation predicts amygdala activity. *J. Cogn. Neurosci.*, 12, 1-10.
- E. A. Phelps, C. J. Cannistraci, i W. A. Cunningham (2003). Intact performance on an indirect measure of race bias following amygdala damage. *Neuropsychologia*, 41(2), 203-208.

### Referència bibliogràfica

- W. A. Cunningham, M. K. Johnson, C. L. Raye, J. Chris Gatenby, J. C. Gore, M. R. Banaji (2004). Separable neural components in the processing of black and white faces. *Psychol. Sci.*, 15(12), 806-813.

Podem destacar que l'amígdala és una estructura que contribueix a la cognició social.

En parlar d'emocions és difícil centrar-se en una sola estructura, ja que, a mesura que adquirim més coneixements, la idea resultant és que les estructures no operen de manera aïllada, sinó interaccionant dins de sistemes funcionals complexos.

A continuació, centrarem la nostra atenció en diferents regions de l'escorça. No obstant això, abans de començar-les a descriure cal que quedi clar que l'amígdala interactua amb alguna d'aquestes regions en el processament de la informació emocional. Com hem vist anteriorment, en l'aprenentatge relacionat amb el reforç, perquè un estímul es pugui associar a un reforç determinat, són necessàries les interaccions entre l'amígdala i l'escorça orbitofrontal. També les interaccions de l'amígdala amb altres regions de l'escorça podrien ser importants per a la presa de decisions des d'un punt de vista emocional. En aquesta línia, s'ha pogut comprovar l'existència d'interaccions funcionals entre l'amígdala i l'escorça prefrontal en el condicionament de la resposta de por. Com hem vist, l'adquisició i l'expressió del condicionament depenen de l'amígdala. No obstant això, l'extinció d'aquest aprenentatge depèn de les interaccions entre l'amígdala i l'escorça prefrontal, com veurem més davant.

#### 4.4. Escorça i emocions

Nombrosos estudis clínics i experimentals han mostrat la implicació dels lòbuls frontals en les emocions, sobretot d'una zona concreta de l'escorça prefrontal: l'escorça orbitofrontal. Per tal de simplificar la classificació anatòmica i funcional de l'escorça orbitofrontal amb relació al processament de la informació emocional, ens centrarem en la seva divisió en dues grans regions:

- Una de lateral que comprèn l'escorça orbitofrontal lateral.
- I una altra de medial que comprèn l'escorça prefrontal ventromedial.

##### 4.4.1. Lesions de l'escorça orbitofrontal

S'ha pogut comprovar que lesions de l'escorça orbitofrontal redueixen les respostes emocionals en primats. El 1935, John Fulton, Carlyle Jacobsen i col·laboradors, de la Universitat de Yale, van extirpar experimentalment l'escorça prefrontal d'un ximpanzé femella, Becky, que manifestava reaccions agressives intenses quan cometia un error en una tasca d'aprenentatge en la qual els encerts significaven aconseguir un reforç. Després de la intervenció, Becky es va mostrar molt tranquil·la i indiferent als errors en la prova d'aprenentatge.

#### Vegeu també

Aquests aspectes s'han vist en profunditat en el mòdul "Neuropsicologia dels lòbuls frontals".

Fulton i Jacobsen van comunicar els seus resultats sobre l'extirpació bilateral dels lòbuls frontals del ximpanzé en una trobada científica a la qual va assistir el neuropsiquiatra lusità Egas Moniz. Moniz, animat per les troballes de Fulton i Jacobsen i per estudis clínics que suggerien que l'extirpació dels lòbuls frontals en pacients amb tumors no provocava deterioració intel·lectual, va persuadir el neurocirurgià Almeida Lima perquè operés tot un seguit de pacients amb patologies psiquiàtriques, en establir la hipòtesi que aquesta intervenció podria alleujar els símptomes d'ansietat i frustració que patien els interns. La primera intervenció, feta el novembre de 1935, va consistir en sis petits talls en el teixit prefrontal mitjançant una leucotomia. Moniz va informar la comunitat científica que la leucotomia no solament no produïa efectes adversos en els pacients, sinó que era capaç de reduir notablement els símptomes psiquiàtrics.

Aquest fet va popularitzar aquesta tècnica i en la dècada de 1950, el nord-americà Walter Freeman en va desenvolupar una variació (la lobotomia transorbital) que consistia a desconnectar l'escorça prefrontal de la resta del cervell mitjançant la inserció, per l'òrbita ocular, d'una vareta afilada. Així, s'evitava la trepanació del crani i la intervenció es podia fer en la mateixa consulta ambulatòria en poc més de deu minuts. Anys després, van sorgir diversos estudis que descrivien els greus efectes secundaris que produïa aquesta intervenció quirúrgica. El 1949, Egas Moniz va rebre el premi Nobel de fisiologia i medicina pel desenvolupament de la lobotomia prefrontal. Posteriorment, va quedar paral·lègic perquè un dels seus pacients li va disparar a la consulta.

D'aquesta manera, les dècades de 1930 i 1940 van ser testimoni de l'aplicació de la lobotomia prefrontal en pacients psiquiàtrics d'índole diversa. Després d'anys d'utilització d'aquesta tècnica, es van poder recollir força quantitat de dades que descrivien els greus efectes secundaris que provocava en els pacients.

### **Efectes secundaris de la lobotomia**

Els principals efectes secundaris de la lobotomia prefrontal són: afebliment de les respostes afectives, conductes no apropiades per al context social en el qual es produeixen, pèrdua del component emocional dels pensaments, incapacitat d'anticipació de les conseqüències de les accions futures, canvis en la personalitat, risc de desenvolupar epilèpsia, problemes d'incontinència urinària, etc.

En els últims anys, estudis d'Antonio Damasio i col·laboradors han demostrat que les lesions de l'escorça prefrontal ventromedial en pacients adults no alteren la capacitat de valorar el significat social de situacions teòriques, però que els incapaciten per a poder aplicar aquestes valoracions a la seva vida real.

A mitjan dècada de 1980, Estinger i Damasio van descriure un pacient que presentava una lesió bilateral de l'escorça prefrontal ventromedial. Aquest pacient era capaç de dur a terme amb precisió diferents judicis de situacions socials teòriques. D'aquesta manera, quan se li plantejava una situació hipotètica en la qual havia de prendre una decisió en funció de raonaments lògics, però tenint en compte el context moral i ètic, no presentava cap problema. De la mateixa manera, era capaç de trobar l'alternativa de resposta més pràctica que calia implementar en funció del dilema o el problema presentats. No

obstant això, era incapaç d'aplicar a la seva pròpia vida aquest tipus de presa de decisions: resultava ser un autèntic desastre a l'hora de destriar les decisions crítiques de la seva vida de les que eren poc importants.

Imagineu-vos una persona que dedica una quantitat important del seu temps a decidir si col·locarà la caixa de cereals al prestatge superior o al prestatge inferior de la cuina i que és capaç de prendre una decisió que afecti el seu futur professional en qüestió de pocs minuts. Eslinger i Damasio van concloure que el pacient amb lesió bilateral de l'escorça prefrontal ventromedial del seu estudi havia après els patrons adequats de conducta social i els havia implementat en la seva vida abans que la lesió li hagués sobrevingut. Per aquest motiu, era capaç de reprendre'ls quan se li preguntava sobre la seva aplicabilitat teòrica a diferents situacions fictícies. No obstant això, quan els havia d'aplicar a situacions reals de la seva pròpia vida, era incapaç d'evocar-los.

Diferents proves suggereixen que les lesions de l'escorça prefrontal ventromedial generen una deterioració important en el control de la conducta i en la presa de decisions de les persones que les pateixen. Aquesta deterioració podria ser conseqüència d'una desregulació emocional important. En aquest context, un dels aspectes que pot resultar interessant és l'anàlisi de les competències al món real (dinàmica de la vida diària) que mostren els pacients que presenten lesions de l'escorça prefrontal ventromedial, competències com l'adequació de la conducta i les reaccions dels pacients al context social en el qual es troben, la capacitat de judici de les situacions que mostren, la seva situació laboral i econòmica, la planificació i l'organització d'aspectes com el temps, etc.

El 2006, Anderson i col·laboradors van posar de manifest l'existència d'una relació entre les deterioracions mostrades pels pacients amb lesió de l'escorça prefrontal ventromedial en les competències del món real i la presència de disfuncions de tipus emocional. No obstant això, aquests investigadors no van trobar relació entre les habilitats cognitives dels subjectes i les competències mostrades en la vida diària. Aquestes dades confirmen la important implicació de l'escorça prefrontal ventromedial en el processament de la informació emocional.

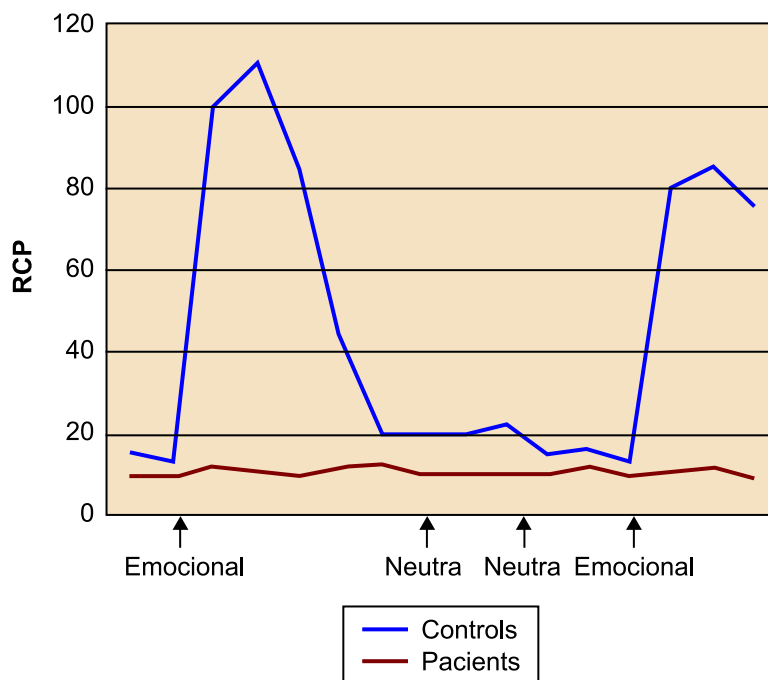
A més, diferents proves experimentals provinents de pacients amb lesions cerebrals suggereixen que l'escorça prefrontal ventromedial es podria constituir com una interfície entre les regions cerebrals implicades en la regulació de conductes complexes i les subjacents a les reaccions emocionals automàtiques. D'aquesta manera, l'escorça prefrontal ventromedial podria ser una regió crítica per a l'adequació de les reaccions emocionals al context social en el qual es troba el subjecte. Així mateix, també podria estar implicada en l'ús de la informació relacionada amb les reaccions emocionals per a guiar la conducta.

A la fi de la dècada de 1990, l'equip d'Antonio Damasio va trobar que dos pacients que presentaven lesions a l'escorça prefrontal en edats primerenques de les seves vides mostraven una falta de sensibilitat a les conseqüències pro-



bables de la seva conducta. De la mateixa manera, aquests pacients presentaven una deterioració notable en la capacitat de raonament social i moral. Si comparem aquests casos amb les deterioracions mostrades pels pacients que havien tingut les lesions en etapes més tardanes de la vida, ens trobem amb diferències notables. Els pacients la lesió dels quals havia tingut lloc en èpoques tardanes de la vida eren capaços de dur a terme judicis socials i morals, tot i que eren incapaços d'aplicar-los a les seves vides.

Damasio i els seus col·laboradors van concloure en el seu treball que les persones aprenen a dur a terme judicis morals i socials en etapes primerenques de la vida, i que aquests judicis es basen en part de les seves reaccions emocionals. Segons aquests autors, si la lesió de l'escorça prefrontal ocorria en edats primerenques del desenvolupament, els pacients eren incapaços d'aprendre a incorporar les seves reaccions emocionals als seus processos de presa de decisions. Per contra, si la lesió d'aquesta regió de l'escorça tenia lloc en etapes posteriors, aquests pacients podien dur a terme judicis i raonaments morals i socials, encara que sense poder-los aplicar a la seva pròpia vida.



Els pacients amb lesions de l'escorça prefrontal ventromedial mostren reduïda la seva activitat autonòmica davant imatges amb alt contingut emocional que provoquen un augment d'aquesta activitat en participants control. Si s'administren imatges de contingut emocional neutre (com una granja enmig d'un prat), els subjectes control mostren una resposta simpàtica baixa, mentre que si se'ls administren imatges amb alt contingut emocional (com el cap d'una serp amb laceracions impactants),

la resposta simpàtica augmenta notablement. Els pacients amb lesions a l'escorça prefrontal ventromedial mostren una resposta simpàtica baixa independentment del tipus d'imatge presentat, tal com es mostra en la gràfica inferior amb relació a la resposta de conductància elèctrica de la pell (RCP). Així mateix, la resposta autonòmica dels pacients prefrontals també és mínima davant situacions que poden generar una alta reactivitat simpàtica en persones sanes. Suposem que ens trobem davant dues baralles de cartes. Sota cada carta hi ha una quantitat de diners que podem guanyar o perdre. En la baralla A, podem guanyar grans quantitats de diners, però també en podem perdre molts. En la baralla B, es guanyen quantitats més baixes de diners, però també se'n perden molts menys. De fet, si sempre agaféssim de la baralla A tendríem a perdre diners, i si ho féssim de la B, la tendència seria la de guanyar. Després de jugar durant una estona, els jugadors aprenen que quan agafen de la baralla A hi ha grans possibilitats de perdre, mentre que si trien una carta de la baralla B, a la llarga guanyaran diners. Si a una persona sense lesió li fem aixecar una carta de la baralla A, mostrarà un gran augment de la resposta simpàtica, en comparació de la que mostrarà quan hagi de triar una carta de la baralla B, ja que anticipa unes possibles conseqüències negatives (poder perdre molts diners d'una sola vegada). Per contra, un pacient amb lesió a l'escorça prefrontal no mostrarà aquesta resposta simpàtica anticipatòria cada vegada que hagi de triar de la baralla A.

El 2007, Damasio, Adolphs, Tranel i altres investigadors van publicar un treball en la prestigiosa revista *Nature* en el qual presentaven tres tipus d'escenaris hipotètics a tres grups de participants de l'estudi. Els escenaris eren els següents:

- Escenaris normals en els quals el participant de l'estudi havia de decidir entre aspectes específics que no tenien cap implicació moral.
- Escenaris amb contingut moral impersonal.
- Escenaris morals personals.

Els tres tipus de participants de l'estudi eren:

- Subjectes sense lesió cerebral.
- Subjectes amb lesió a l'escorça prefrontal ventromedial.
- Subjectes amb lesió en altres regions cerebrals (sense afectar l'escorça prefrontal ventromedial).

### Exemple

Exemple d'escenari sense implicació moral	Exemple d'escenari amb contingut moral impersonal	Exemple d'escenari moral personal
Decidir si es guarden els cereals al prestatge superior o inferior de la cuina, sabent que si es fa a l'inferior facilitarem que hi accedeixin tots els membres de la família, és un exemple d'escenari sense implicació moral.	Suposem que estem prenent una copa en una estació d'esquí dels Alps francesos i sentim que un grup d'esquiadors vol anar a una part concreta de la muntanya. En veure'ls marxar ens adonem que baixen una pista contra direcció. Si no retrocedeixen en una estació intermèdia no podran arribar a la destinació, ja que no tindran els enllaços necessaris. No portem esquís i no els podem anar al darrere. No obstant això, veiem una moto de neu que té les claus posades. Agafaríem prestada la moto de neu (tenint present que la sabem conduir) per avisar-los i evitar que es quedin aïllats a la muntanya?	Som dins d'un telecabina en una estació d'esquí a 50 metres del terra. Resulta que una de les torres que aguanten els telecabines cau i la nostra cabina penja d'un cable de seguretat fi. La cabina no aguantarà el pes dels set passatgers fins que l'equip de rescat arribi. Hi ha una persona que després de la caiguda de la torre ha quedat malferida i que difícilment sobreviurà, a causa de la gravetat de les lesions que presenta. Si llancem aquesta persona del telecabina, sabem que el cable resistirà fins a l'arribada de l'equip de salvament. Tiraríem del telecabina la persona malferida sabent que li espera una mort segura?

Aquests autors van trobar que els tres grups de participants de l'estudi no difereien quan es tractava de prendre decisions sobre els dos primers escenaris (escenari normal i escenari amb contingut moral impersonal), ja que per a resoldre aquestes situacions no resultava necessari el processament emocional de la

informació relacionada amb la situació. Es tractava d'un tipus de presa de decisions basat en el raonament i en la implementació de la utilitat de l'elecció. No obstant això, en la tercera de les situacions (escenari moral personal), el component emocional era molt important i la presa de decisions no es podia basar exclusivament en els aspectes racionals. Què va succeir, per tant, en el tercer tipus d'escenari? Els pacients amb lesions a l'escorça prefrontal ventromedial van mostrar una tendència més acusada (en comparació dels altres dos grups) a contestar afirmativament al dilema moral plantejat (per exemple, llançar del telecabina la persona malferida per a salvar la resta). És com si el conflicte moral de la situació, carregat d'alta reactivitat emocional, no afectés la seva presa de decisions i es deixessin guiar únicament pel criteri d'utilitat de la seva elecció (matar una persona moribunda per a salvar la resta de persones del telecabina).

#### **4.4.2. Escorça orbitofrontal, extinció del condicionament de por i agressió**

Anteriorment hem analitzat la importància de l'amígdala en el condicionament de la resposta de la por. Què succeiria si durant una sèrie d'assajos apliquéssim l'estímul condicionat (per exemple, un so) sense administrar la descàrrega? El que succeiria és que l'estímul condicionat deixaria de predir l'aparició d'un estímul aversiu per al subjecte i, per tant, deixaria de tenir utilitat biològica. En aquests casos la resposta condicionada s'extingeix. No es tracta d'oblidar una relació que prèviament s'havia establert, sinó de dur a terme un altre aprenentatge: aprendre que el so no precedeix la descàrrega elèctrica.

Tenint present que la memòria prèvia sobre l'associació entre l'estímul condicionat i la descàrrega no s'esborra, l'expressió de la resposta condicionada s'ha d'inhibir, i per a això, l'escorça prefrontal medial exerceix un paper crític. Diferents treballs han mostrat que l'estimulació elèctrica d'aquesta regió inhibeix les respostes emocionals condicionades. De la mateixa manera, la seva lesió impedeix l'extinció del condicionament. També s'ha pogut comprovar que durant el procés d'extinció s'activen les neurones a l'escorça prefrontal medial.

Diferents treballs han mostrat que l'estimulació elèctrica de l'amígdala pot activar reaccions emocionals relacionades amb l'agressivitat. Així mateix, sembla ser que l'escorça prefrontal podria exercir un paper important en la supressió d'aquestes reaccions, cosa que ens fa veure les conseqüències negatives que podrien tenir en la interacció envers altres persones.

Cal tenir present que en el desenvolupament ontogenètic del sistema nerviós se segueix un curs diferencial per a diverses estructures i regions corticals. L'amígdala madura en etapes primerenques del desenvolupament, mentre que l'escorça prefrontal ho fa en èpoques molt més tardanes. A mesura que madura

l'escorça prefrontal, el subjecte comença a adquirir una sèrie de competències relacionades amb la capacitat d'inhibició de respostes no apropiades, el raonament abstracte, el canvi del focus atencional d'un estímul a un altre, etc.

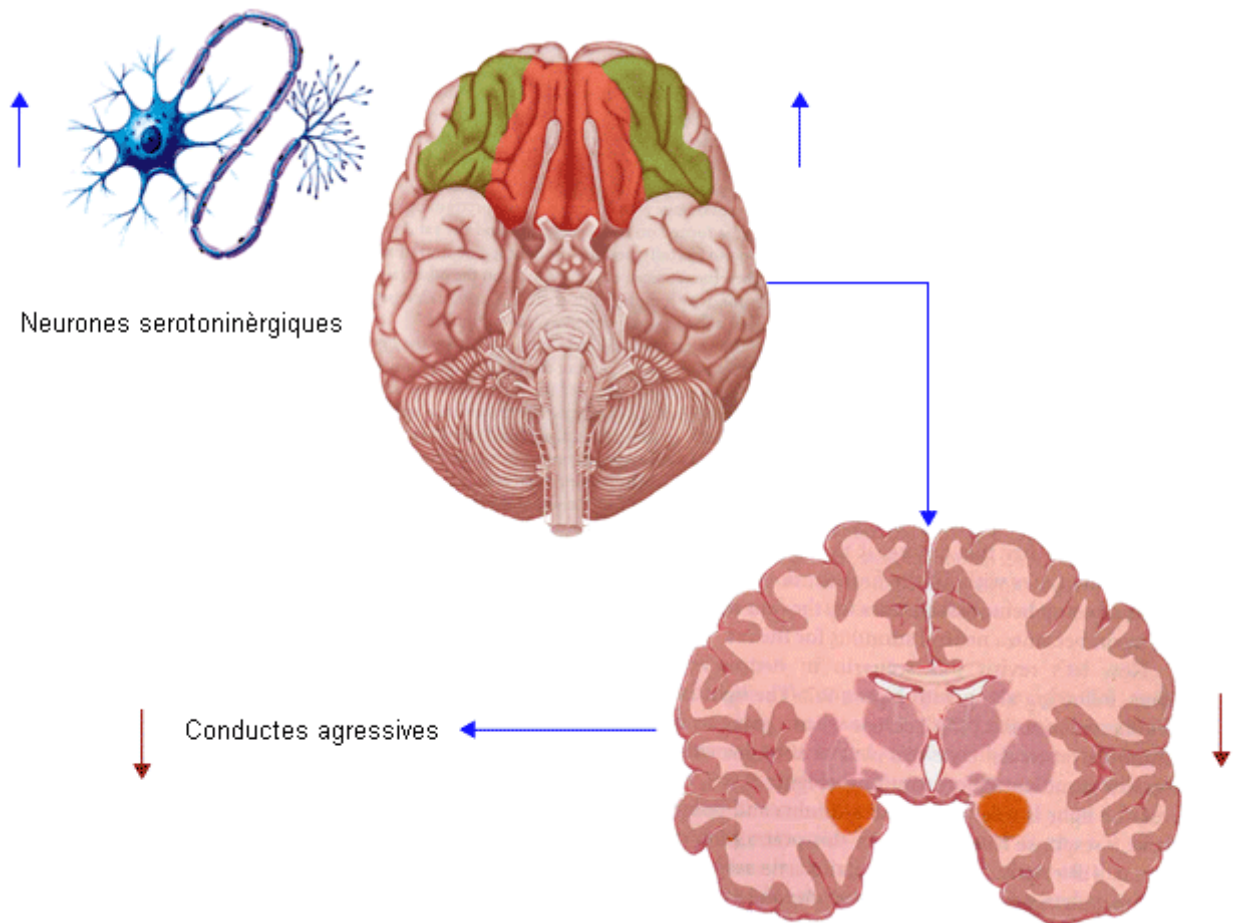
L'any 2008, Whittle i col·laboradors van trobar al cervell d'adolescents que el volum de l'escorça prefrontal dreta estava relacionat negativament amb les conductes agressives, mentre que el volum de l'amígdala ho estava positivament. Treballs duts a terme a la fi de la dècada de 1990 suggerien que augmentos de l'activitat de l'amígdala es relacionaven amb l'activació d'emocions negatives (entre les quals hi havia l'agressivitat), mentre que una disminució de l'activitat de l'escorça prefrontal es relacionava amb una disminució de la capacitat de la persona per a inhibir l'activitat de l'amígdala, i d'aquesta manera, exercir un control sobre l'activació de les reaccions emocionals.

El 1991, Jonathan Demme va adaptar la novel·la de l'autor nord-americà Thomas Harris en un film que es va titular en català *El silenci dels anyells*. Tant en la novel·la com en la pel·lícula es descriu magistralment el perfil d'un assassí fred, calculador i extremament racional, lluny del que seria un assassí impulsiu i emocional. Anthony Hopkins va interpretar amb tant realisme el personatge d'Hannibal Lecter (un psiquiatre amb marcades tendències caníbals) que l'espectador és capaç d'experimentar la por només percebent el rostre inexpressiu del doctor Lecter.

Hi podria haver alguna diferència relacionada amb l'activitat cerebral que ens permetés explicar aquests dos perfils tan diferenciats d'assassins? Per tal de contestar a aquesta pregunta, Raine i col·laboradors (1998) van poder comprovar l'existència d'una disminució de l'activitat de l'escorça prefrontal i un augment de l'activitat d'estructures subcorticals com l'amígdala en assassins impulsius i emocionals. No obstant això, aquest patró d'activitat cerebral no es donava en assassins freds i calculadors, com el doctor Hannibal Lecter. Quatre anys més tard, aquests mateixos autors van trobar una reducció del volum de la substància blanca de l'escorça prefrontal en persones amb trastorn antisocial de la personalitat.

En aquesta mateixa línia, l'any 2005, Yang i col·laboradors van trobar que la reducció del volum de la substància blanca de l'escorça prefrontal es relacionava amb una disminució dels recursos cognitius per a manipular i controlar altres persones i per a prendre decisions en situacions determinades. Això podria explicar el perquè alguns assassins són capaços de controlar la seva conducta i evitar que les autoritats els enxampin. La gran pantalla contínuament ens presenta assassins que mostren aquest perfil. Es tracta de persones meticuloses a l'hora d'esborrar els seus rastres i que presenten les habilitats necessàries per a prendre decisions adequades en situacions de risc, de manera que eviten que els detinguin. Aquest tipus d'assassins presenten relativament intacta la substància blanca de l'escorça prefrontal (en comparació dels assassins i els delinqüents més impulsius i emocionals).

Diversos treballs han assenyalat la importància de la serotonina en la gènesi de les conductes agressives. Concretament, una disminució de l'activitat d'aquest tipus de neurones s'ha relacionat amb l'agressió i l'activació de conductes de risc. Anatòmicament s'ha pogut comprovar que l'escorça prefrontal rep projeccions serotoninèrgiques importants que l'activen. Diferents autors han suggerit el possible mecanisme d'acció, de manera que un increment de l'activitat serotoninèrgica augmentaria l'activitat de l'escorça prefrontal, la qual, per la seva banda, inhibiria l'activitat de l'amígdala per a suprimir les conductes agressives.



Diferents autors han suggerit el possible mecanisme d'acció, de manera que un increment de l'activitat serotoninèrgica augmentaria l'activitat de l'escorça prefrontal, la qual, per la seva banda, inhibiria l'activitat de l'amígdala per a suprimir les conductes agressives.

L'any 2002, New i col·laboradors van posar de manifest que substàncies que incrementaven els nivells de serotonina cerebral generaven un augment de l'activitat a l'escorça orbitofrontal. No obstant això, aquest augment de l'activitat no es donava en les persones que presentaven una història prèvia de conductes agressives i impulsivitat. Dos anys més tard, aquests mateixos autors van mostrar que el tractament d'un any amb un inhibidor selectiu de la recaptació de serotonina era capaç d'augmentar l'activitat de l'escorça prefrontal i de reduir l'agressivitat.

Per la seva banda, l'any 2005 Frankle i col·laboradors van trobar una relació entre el transportador de la serotonina a l'escorça prefrontal medial i les conductes agressives de tipus impulsiu. Concretament, aquests autors van poder

comprovar que les persones que presentaven un historial de conductes agressives impulsives tenien un nivell inferior d'aquesta proteïna a l'escorça prefrontal medial.

#### 4.4.3. Escorça orbitofrontal i cognició social

Quan interactuem amb altres persones necessitem poder dur a terme anàlisis complexes de la situació social en la qual ens trobem. En una situació social hem de ser capaços de reconèixer diferents estímuls en la dinàmica del comportament d'altres persones perquè serveixin com a guia de la nostra conducta. Així mateix, hem de ser capaços d'adequar les nostres reaccions emocionals al context en el qual ens estem movent. Tenint presents tots aquests aspectes, és lògic pensar que per a poder analitzar una situació social en totes les seves dimensions és necessari recórrer a altres mecanismes que transcendeixen un mer processament sensorial de la informació. En aquest tipus de situacions hem d'utilitzar la nostra experiència passada i les nostres expectatives de futur per a dur a terme inferències i diferents judicis. Tots aquests mecanismes no depenen exclusivament d'una regió cerebral. No obstant això, per les dades que es tenen en la bibliografia, sembla que hi ha certa asimetria funcional, ja que l'hemisferi dret podria ser més important que l'esquerre. De totes maneres, l'escorça prefrontal ventromedial podria tenir un paper primordial dins del sistema neural implicat en l'anàlisi de les situacions socials. A més, aquest aspecte aniria lligat al paper que exerceix l'escorça prefrontal ventromedial en el control de la conducta emocional.

Tradicionalment, la formació de judicis morals s'ha relacionat amb la capacitat conscient i racional de presa de decisions del subjecte. No obstant això, treballs molt recents donen un paper vertebral a les emocions. En aquest context ha sorgit una dicotomia amb relació a una qüestió que s'han plantejat molts científics: emocions o raó en la formació dels judicis morals?

Suposem el dilema següent. Estem treballant en una estació d'esquí als Alps francesos i resulta que hi ha un accident i una de les torres d'un telecabina es desploma. El telecabina té un nou sistema de seguretat que permet assegurar les cabines quan hi ha un problema en la tensió de l'estesa de cables que les subjecten. El problema està que hi ha dues cabines que han quedat afectades per la caiguda de la torre i que només en podem assegurar una. Veiem que una de les cabines porta a l'interior set persones (entre les quals hi ha dos nens petits), mentre que l'altra porta solament una persona. Quina cabina assegurariem sabent amb certesa que no podem assegurar les dues? (Si no féssim res, les dues cabines s'estavellarien contra el terra.) Aquest tipus de decisió al dilema plantejat es basa en l'aplicació lògica i conscient de la norma que diria que resulta menys negatiu que mori una persona que en morin set.

Ara imagineu-vos la situació següent. Suposem que ha caigut una de les torres i que la cabina que porta a l'interior set persones ha sortit disparada i ha caigut damunt d'un gran espessor de neu. Els passatgers no han sofert danys, però la cabina es desplaça a gran velocitat cap al vessant de la muntanya. Si arriba al vessant, les set persones moriran. L'única opció que tenim és despenjar una de les cabines que queden en la seva trajectòria perquè xoqui amb la cabina que es desplaça per la neu i l'aturi. Tenim molta experiència i sabem que si ho féssim segur que la detindríem, i evitariem que s'estimbés a l'interior de la vall. El problema és que la cabina que podem despenjar porta a l'interior una persona. Si despengem la cabina, la persona que hi ha dins tindrà una mort segura, ja que l'altura de caiguda és molt gran. Despenjaríem aquesta cabina per evitar que la cabina que es desplaça per la neu caigüés pel vessant de la muntanya? En aquest cas, hem de prendre

una decisió que no és simple i que no obeeix de manera directa a l'ús de la lògica o la raó. En aquest cas, el nostre judici moral sembla estar guiat per les reaccions emocionals.

En termes generals, en els dos casos el resultat és el mateix: la vida d'una persona per la vida de set persones. No obstant això, en el segon cas, som nosaltres els que hem de matar una persona (que a més no es troba en perill) per tal de salvar la vida a set. En el primer cas, decidim a qui salvar; en el segon matem una persona per salvar-ne set.

El 2001, Greene i col·laboradors van posar de manifest que quan es posiciona una persona davant un dilema moral com el d'aquest segon cas, s'activen diferents regions cerebrals, entre les quals hi ha l'escorça prefrontal ventromedial.

### **Escorça orbitofrontal i esdeveniments inesperats**

L'escorça orbitofrontal també sembla exercir un paper crucial per al canvi d'una conducta establerta amb relació a la presència d'esdeveniments inesperats per al subjecte. Tradicionalment, s'ha pensat que l'escorça orbitofrontal presenta una implicació decisiva en la inhibició de les respostes en marxa quan té lloc un canvi determinat a l'entorn del subjecte i aquest ha de respondre d'una altra manera amb relació a les noves demandes. Així mateix, també s'ha caracteritzat aquesta àrea com una regió extremament flexible de l'escorça d'aprenentatge associatiu.

No obstant això, proves recents suggereixen que l'escorça orbitofrontal és essencial per a la senyalització de les expectatives del resultat i de les conseqüències de la conducta pròpia. Aquesta senyalització dels resultats esperats podria explicar el paper tan important del qual gaudeix l'escorça orbitofrontal en el canvi de la conducta del subjecte quan li sobrevenen unes conseqüències inesperades. Recordem el cas de Phineas Gage, tractat en el mòdul "Neuropsicologia dels lòbuls frontals", que va patir una lesió extensa a l'escorça orbitofrontal i presentava una conducta erràtica i inflexible.

#### **4.4.4. Escorça prefrontal dorsolateral**

L'escorça prefrontal dorsolateral es troba implicada en diferents funcions cognitives, com l'avaluació i la implementació d'estratègies, la memòria de treball, la selecció de resposta, la verificació de la informació recuperada de la memòria a llarg termini, etc. Pel que fa al processament de la informació emocional, l'escorça prefrontal dorsolateral podria ser una estructura crítica per a iniciar el discerniment entre factors racionals i factors emocionals a l'hora de prendre una decisió sobre l'acció que s'ha de dur a terme.

Arribats a aquest punt, resulta necessari qüestionar-se si aquesta regió cortical es troba més relacionada amb el control racional dels aspectes emocionals, o bé participa en un processament emocional més complex. Alguns autors han suggerit que l'escorça prefrontal dorsolateral podria exercir un important paper en els processos de control racional de les reaccions emocionals. No obstant això, en l'àmbit de la neuroeconomia i de la cognició social s'han publicat diferents treballs en els últims anys que semblen qüestionar que el paper de l'escorça prefrontal dorsolateral (sobretot la de l'hemisferi dret) es limiti únicament al control cognitiu i racional de les reaccions emocionals.

Això s'ha evidenciat davant dilemes socials de tipus econòmic, com en el joc de l'ultimàtum, en el qual es genera un conflicte entre la raó (acceptar una oferta injusta) i l'emoció (rebutjar una oferta injusta). En aquest joc, dos participants interactuen per decidir com dividir una suma de diners que se'ls lliura. El primer jugador proposa com dividir la suma entre els dos jugadors i el segon

#### **Vegeu també**

Aquests aspectes s'han vist en profunditat en els mòduls "Neuropsicologia de la memòria" i "Neuropsicologia dels lòbuls frontals".

jugador pot acceptar o rebutjar aquesta proposta. Si el segon jugador la rebutja, cap dels jugadors no rep res. Si, per contra, el segon jugador l'accepta, els diners es repartiran d'acord amb la proposta. S'ha trobat que la inactivació de l'escorça prefrontal dorsolateral dreta mitjançant estimulació magnètica transcranial repetitiva redueix la disposició de les persones a rebutjar ofertes injustes, tot i que siguin capaces de jutjar i categoritzar aquestes ofertes com a tals.

Alguns autors suggereixen que l'escorça prefrontal dorsolateral dreta podria estar implicada a aportar el pes emocional durant una presa de decisions en un context social de manera que aquesta regió cortical integraria les respostes emocionals generades per l'avaluació de la informació social. D'acord amb aquesta idea, Tassy i col·laboradors van estudiar el paper de l'escorça prefrontal dorsolateral dreta davant de diversos tipus de situacions de judici moral. Els participants de l'estudi havien de dur a terme diferents valoracions en funció del contingut moral d'una acció basada en un escenari fictici i amb relació a si la valoració es feia en primera persona o era impersonal i objectiva:

- Valoració impersonal i objectiva d'una acció amb contingut moral (per exemple, creu que és acceptable sacrificar la vida d'una persona per a salvar la de quatre persones?).
- Valoració subjectiva i personal d'una acció amb contingut moral (per exemple, sacrificar la vida d'una persona per salvar la de quatre persones?).
- Valoració impersonal i objectiva d'una acció sense contingut moral (per exemple, creu que és acceptable comprar-se un ordinador nou en lloc de reparar l'antic tenint en compte que costa el mateix?).
- Valoració subjectiva i personal d'una acció sense contingut moral (per exemple, es compraria un ordinador nou en lloc de reparar l'antic tenint en compte que costa el mateix?).

En l'estudi es mesurava la probabilitat del subjecte d'emetre respostes utilitaristes, en el sentit que se'n valorava la utilitat en les accions de contingut moral quan l'acció comportava un benefici per a la majoria (per exemple, sacrificar la vida d'una persona per a salvar la de quatre persones), i en les accions de contingut no moral quan implicava la maximització del benefici sobre les conseqüències (per exemple, si comprar un ordinador nou ens costa el mateix que arreglar el nostre ordinador antic –amb menys prestacions que el primer–, la resposta més apropiada des del punt de vista de la seva utilitat seria triar comprar l'ordinador nou).

Els autors van mostrar que la inactivació de l'escorça prefrontal dorsolateral dreta mitjançant estimulació magnètica transcranial repetitiva augmentava la probabilitat de respostes utilitàries en situacions amb contingut moral quan la valoració de l'acció era objectiva i impersonal. Quan la valoració era subjectiva

#### Referència bibliogràfica

S. Tassy, O. Oullier, Y. Duclos, O. Coulon, J. Mancini, C. Deruelle, S. Attarian, O. Felician, i B. Wicker (2011). Disrupting the right prefrontal cortex alters moral judgement. *Soc. Cogn. Affect. Neurosci.*, 1-7.



i personal, la inactivació d'aquesta regió cortical disminuïa la probabilitat de respostes utilitàries, però únicament en situacions d'alt conflicte emocional. Aquests resultats suggereixen que l'escorça prefrontal dorsolateral dreta no sols participa en els processos de control cognitiu racional, sinó que també es troba implicada en la integració de la informació emocional generada per l'avaluació de la informació contextual, la qual cosa sembla tenir una importància crítica per a la selecció d'una resposta en un judici moral.

L'escorça prefrontal dorsolateral forma part del sistema neural encarregat d'integrar la informació emocional generada pel coneixement de la informació contextual que resulta decisiu en la selecció d'una resposta en els judicis morals.

Cal tenir present que quan jutgem una acció com a moralment acceptable o inacceptable, intervenen aspectes molt complexos relacionats amb les creences i les intencions que tenim, i amb tot un ventall de raonaments vinculats a l'estat mental de la persona. Per aquest motiu, és lògic pensar que seran diverses les regions que participin en el judici moral. Per exemple, el 2010 Young i col·laboradors van mostrar que la inactivació de la unió temporoparietal de l'hemisferi dret mitjançant estimulació magnètica transcranial reduïa el paper de les creences en l'avaluació d'una situació amb contingut moral. Aquests autors van mostrar que la inactivació d'aquesta regió provocava que els participants de l'estudi tendissin a jutjar com més moralment permisible la temptativa de dany cap a altres persones. Aquest estudi sembla demostrar que modificant l'activitat de la unió temporoparietal dreta s'altera la capacitat per a usar els estats mentals en el judici moral.

#### 4.4.5. Escorça cingular anterior

L'escorça cingular, àrea cortical pertanyent al sistema límbic, rep i envia projeccions a la resta del sistema límbic i a diverses regions de l'escorça frontal. L'estimulació elèctrica de l'escorça cingular produeix sentiments emocionals positius i negatius i la seva lesió genera una pèrdua o disminució de la conducta motora voluntària (mutisme i acinèsia), de manera que pot provocar, en casos molt greus, la mort del pacient. Segons alguns investigadors, l'escorça cingular constitueix un lloc de confluència dels processos atencional, mnèsic i dels sistemes neurals implicats en les emocions. Hi ha proves experimentals que relacionen el sistema de la presa de decisions dels lòbuls frontals amb la seva influència bidireccional sobre l'escorça cingular.

L'escorça cingular sembla que es constitueix com una àrea de nexa anatómic entre els processos funcionals de la presa de decisions, les emocions i la memòria.

#### Referència bibliogràfica

L. Young, J. A. Camprodon, M. Hauser, A. Pascual-Leone, i R. Saxe (2010). Disruption of the right temporoparietal junction with transcranial magnetic stimulation reduces the role of beliefs in moral judgments. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, 107(15), 6753-6758.

L'escorça cingular anterior rep projeccions de l'escorça orbitofrontal, de l'ínsula anterior i de l'amígdala, i podria formar part d'un circuit emocional que impliqués interaccions entre aquestes regions cerebrals. En aquesta línia, Blair i els seus col·laboradors van poder comprovar que l'activitat de l'escorça cingular anterior dreta augmentava a mesura que augmentava la intensitat en l'expressió d'empipament als rostres que miraven els participants de l'estudi. L'any 2003, Wicker i col·laboradors van trobar que l'escorça cingular anterior s'activava durant el reconeixement d'expressions facials de disgust. A la fi de la dècada de 1990, Lane i col·laboradors van trobar que l'activitat de l'escorça cingular anterior augmentava quan els participants veien pel·lícules o recordaven experiències emocionals que generaven un augment de l'*arousal* emocional.

Tal com hem assenyalat anteriorment, algunes decisions que prenem deriven d'un processament racional que es manté allunyat de les emocions. No obstant això, altres decisions estan carregades d'un fort component emocional (per exemple, quan es duen a terme judicis morals que impliquen un conflicte personal important).

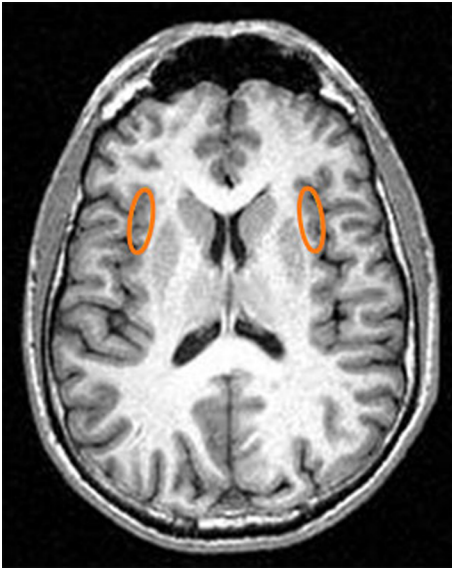
El 2004, Greene i col·laboradors van trobar que els dilemes morals personals activaven tant l'escorça cingular anterior com l'escorça prefrontal dorsolateral. Tenint present que l'escorça cingular anterior es troba àmpliament connectada amb l'escorça prefrontal dorsolateral, aquests autors van concloure que quan en una presa de decisions la utilitat d'una decisió entra en conflicte amb el component emocional, s'activa l'escorça cingular anterior. L'escorça cingular anterior, per la seva banda, activa l'escorça prefrontal dorsolateral, que inicia un procés en el qual sopesa els factors racionals i els emocionals, i pren una decisió sobre l'acció que s'ha de portar a terme.

#### 4.4.6. Ínsula

Diferents estudis de neuroimatge funcional han posat de manifest que l'ínsula anterior resulta essencial per a detectar el disgust en els altres i per a experimentar el propi disgust. De manera afegida, el 2003, Calder i col·laboradors van trobar que un pacient amb lesió de l'ínsula era incapaç de detectar el disgust. Aquest mateix any, Wicker i col·laboradors van descobrir que s'activava la mateixa zona de l'ínsula anterior quan els participants veien expressions de disgust al rostre d'altres persones i quan oloraven un estímul desagradable (estímul provadament inductor d'una emoció de disgust en la persona que l'olorava).

#### Referència bibliogràfica

R. J. Blair, J. S. Morris, C. D. Frith, D. I. Perrett, i R. J. Dolan (1999). Dissociable neural responses to facial expressions of sadness and anger. *Brain*, 122, 883-893.



Ressonància magnètica estructural en què es mostra la ubicació de l'ínsula anterior. Cal tenir present que l'ínsula anterior i l'escorça cingular anterior poden presentar una marcada coactivació en diferents situacions relacionades amb el processament cognitiu i amb el processament de la informació emocional.

Per a entendre les emocions dels altres potser necessitem experimentar-les d'alguna manera nosaltres mateixos. Això explicaria el perquè una mateixa part de l'ínsula anterior s'activa quan identifiquem el disgust en els altres i quan experimentem el disgust de manera directa en la nostra pell. L'any 2007, Thielscher i Pessoa van investigar el processament de la informació relacionada amb el disgust. Van demanar a un grup de participants que premessin una o dues lletres en el teclat d'un ordinador per indicar si l'expressió emocional que se'ls havia presentat en una pantalla era de por o de disgust. Quan els participants veien una expressió facial que mostrava disgust, l'escorça insular i part dels ganglis basals mostraven un augment d'activitat. Així mateix, quan els participants hi veien una expressió neutra, si premièiem la tecla que indicava disgust, també mostraven un augment de l'activitat en aquestes regions.

El 2009, l'equip d'Antonio Damasio va analitzar els correlats neurals de l'admiració i de la compassió. Aquests autors, utilitzant un paradigma de ressonància magnètica funcional, van exposar els participants del seu estudi a diferents narracions dissenyades per a evocar admiració i compassió en quatre categories diferents:

- Admiració per una virtut.
- Admiració per una habilitat.
- Compassió per un dolor social o psicològic.
- Compassió per un dolor físic.

Aquests autors van poder comprovar que les quatre emocions generaven activitat en regions cerebrals implicades en la representació interoceptiva i en la regulació homeostàtica (l'ínsula anterior, l'escorça cingular anterior, l'hipotàlem i el mesencèfal). Així mateix, van mostrar un patró d'activitat en regions corticals posteromedials (precúneus, escorça cingular posterior i regió retrosple-

nial). Els autors van concloure que les emocions pertanyents a les dimensions sociopsicològica i física activaven diferents xarxes neurals amb relació als sistemes neurals interoceptius i exteroceptius. Aquestes dades confirmen la idea que l'escorça posteromedial i l'ínsula anterior podrien estar implicades en el processament lligat a emocions socials amb relació a dolor físic enfront de dolor psicològic.

## Bibliografia

### Articles originals

Adolphs, R., Cahill, L., Schul, R., i Babinsky, R. (1997). Impaired declarative memory for emotional material following bilateral amygdala damage in humans. *Learn Mem.*, 4(3), 291-300.

Adolphs, R., Russell, J. A., i Tranel, D. (1999). A role for the human amygdala in recognizing emotional arousal from unpleasant stimuli. *Psychol. Sci.*, 10, 167-171.

Adolphs, R., Tranel, D., i Baron-Cohen, S. (2002). Amygdala damage impairs recognition of social emotions from facial expressions. *J. Cogn. Neurosci.*, 14, 1264-1274.

Adolphs, R., Tranel, D., i Buchanan, T. W. (2005). Amygdala damage impairs emotional memory for gist but not details of complex stimuli. *Nat. Neurosci.*, 8(4), 512-518.

Adolphs, R., Tranel, D., i Damasio, A. R. (1998). The human amygdala in social judgment. *Nature*, 393(6684), 470-474.

Adolphs, R., Tranel, D., Damasio, H., i Damasio, A. (1994). Impaired recognition of emotion in facial expressions following bilateral damage to the human amygdala. *Nature*, 372(6507), 669-672.

Adolphs, R., Tranel, D., Hamann, S., Young, A. W., Calder, A. J., Phelps, E. A. *et al.* (1999). Recognition of facial emotion in nine individuals with bilateral amygdala damage. *Neuropsychologia*, 37(10), 1111-1117.

Adolphs, R. i Tranel, D. (2003). Amygdala damage impairs emotion recognition from scenes only when they contain facial expressions. *Neuropsychologia*, 41(10), 1281-1289.

Adolphs, R. i Tranel, D. (2004). Impaired recognition of sadness but not happiness following amygdala damage. *J. Cogn. Neurosci.*, 16, 453-462.

Adolphs, R. i Tranel, D. (1999). Intact recognition of emotional prosody following amygdala damage. *Neuropsychologia*, 37(11), 1285-1292.

Adolphs, R. i Tranel, D. (1999). Preferences for visual stimuli following amygdala damage. *J. Cogn. Neurosci.*, 11(6), 610-616.

Anderson, A. K. i Phelps, E. A. (2000). Expression without recognition: contributions of the human amygdala to emotional communication. *Psychol. Sci.*, 11(2), 106-111.

Anderson, A. K. i Phelps, E. A. (1998). Intact recognition of vocal expressions of fear following bilateral lesions of the human amygdala. *Neuroreport*, 9(16), 3607-3613.

Anderson, A. K. i Phelps, E. A. (2002). Is the human amygdala critical for the subjective experience of emotion? Evidence of intact dispositional affect in patients with amygdala lesions. *J. Cogn. Neurosci.*, 14(5), 709-720.

Anderson, A. K. i Phelps, E. A. (2001). Lesions of the human amygdala impair enhanced perception of emotionally salient events. *Nature*, 411(6835), 305-309.

Atkinson, A. P., Heberlein, A. S., i Adolphs, R. (2007). Spared ability to recognise fear from static and moving whole-body cues following bilateral amygdala damage. *Neuropsychologia*, 45(12), 2772-2782.

Bar-On, R., Tranel, D., Denburg, N. L., i Bechara, A. (2003). Exploring the neurological substrate of emotional and social intelligence. *Brain*, 126(Pt 8), 1790-1800.

Bechara, A. i Damasio, H. (2002). Decision-making and addiction (part I): impaired activation of somatic states in substance dependent individuals when pondering decisions with negative future consequences. *Neuropsychologia*, 40(10), 1675-1689.

Bechara, A., Tranel, D., Damasio, H., Adolphs, R., Rockland, C., i Damasio, A. R. (1995). Double dissociation of conditioning and declarative knowledge relative to the amygdala and hippocampus in humans. *Science*, 269(5227), 1115-1118.

Bechara, A., Tranel, D., Damasio, H., i Damasio, A. R. (1996). Failure to respond autonomically to anticipated future outcomes following damage to prefrontal cortex. *Cereb. Cortex*, 6(2), 215-225.

- Blair, R. J., Morris, J. S., Frith, C. D., Perrett, D. I., i Dolan, R. J. (1999). Dissociable neural responses to facial expressions of sadness and anger. *Brain*, 122, 883-893.
- Buchanan, T. W., Tranel, D., i Adolphs, R. (2006). Memories for emotional autobiographical events following unilateral damage to medial temporal lobe. *Brain*, 129(Pt 1), 115-127.
- Butler, T., Pan, H., Tuescher, O., Engelien, A., Goldstein, M., Epstein, J. et al. (2007). Human fear-related motor neurocircuitry. *Neuroscience*, 150(1), 1-7.
- Cannon, W. B. (1987). The James-Lange theory of emotions: a critical examination and an alternative theory. By Walter B. Cannon, 1927. *Am. J. Psychol.*, 100(3-4), 567-586.
- Chun, M. M. i Phelps, E. A. (1999). Memory deficits for implicit contextual information in amnesic subjects with hippocampal damage. *Nat. Neurosci.*, 2(9), 844-847.
- Crucian, G. P., Hughes, J. D., Barrett, A. M., Williamson, D. J., Bauer, R. M., Bowers, D., i Heilman, K. M. (2000). Emotional and physiological responses to false feedback. *Cortex*, 36(5), 623-647.
- Cunningham, W. A., Johnson, M. K., Raye, C. L., Chris Gatenby, J., Gore, J. C., i Banaji, M. R. (2004). Separable neural components in the processing of black and white faces. *Psychol. Sci.*, 15(12), 806-813.
- Cunningham, W. A., Bavel, J. J. van, i Johnsen, I. R. (2008). Affective flexibility: evaluative processing goals shape amygdala activity. *Psychol. Sci.*, 19(2), 152-160.
- Delgado, M. R., Labouliere, C. D., i Phelps, E. A. (2006). Fear of losing money? Aversive conditioning with secondary reinforcers. *Soc. Cogn. Affect. Neurosci.*, 1(3), 250-259.
- Delgado, M. R., Nearing, K. I., Ledoux, J. E., i Phelps, E. A. (2008). Neural circuitry underlying the regulation of conditioned fear and its relation to extinction. *Neuron*, 59(5), 829-838.
- Duvarci, S., Nader, K., i LeDoux, J. E. (2008). De novo mRNA synthesis is required for both consolidation and reconsolidation of fear memories in the amygdala. *Learn Mem.*, 15(10), 747-755.
- Ekman, P. i Friesen, W. V. (1971). Constants across cultures in the face and emotion. *Journal of Personality and Social Psychol.*, 17(2), 124-129.
- Esposito, M. d', Cooney, J. W., Gazzaley, A., Gibbs, S. E., i Postle, B. R. (2006). Is the prefrontal cortex necessary for delay task performance? Evidence from lesion and fMRI data. *J. Int. Neuropsychol. Soc.*, 12(2), 248-260.
- Ewbank, M. P., Barnard, P. J., Croucher, C. J., Ramponi, C., i Calder, A. J. (2009). The amygdala response to images with impact. *Soc. Cogn. Affect. Neurosci.*, 4(2), 127-133.
- Fanselow, M. S. i LeDoux, J. E. (1999). Why we think plasticity underlying Pavlovian fear conditioning occurs in the basolateral amygdala. *Neuron*, 23(2), 229-232.
- Fehr, F. S. i Stern, J. A. (1970). Peripheral physiological variables and emotion: the James-Lange theory revisited. *Psychol. Bull.*, 74(6), 411-424.
- Feng, W., Luo, W., Liao, Y., Wang, N., Gan, T., i Luo, Y. J. (2009). Human brain responsivity to different intensities of masked fearful eye whites: an ERP study. *Brain Res.*, 1286, 147-154.
- Funahashi, S., Chafee, M. V., i Goldman-Rakic, P. S. (1993). Prefrontal neuronal activity in rhesus monkeys performing a delayed anti-saccade task. *Nature*, 365(6448), 753-756.
- Funayama, E. S., Grillon, C., Davis, M., i Phelps, E. A. (2001). A double dissociation in the affective modulation of startle in humans: effects of unilateral temporal lobectomy. *J. Cogn. Neurosci.*, 13(6), 721-729.
- Gosselin, N., Peretz, I., Johnsen, E., i Adolphs, R. (2007). Amygdala damage impairs emotion recognition from music. *Neuropsychologia*, 45, 236-244.
- Guillaume, S., Jollant, F., Jaussent, I., Lawrence, N., Malafosse, A., i Courtet, P. (2009). Somatic markers and explicit knowledge are both involved in decision-making. *Neuropsychologia*, 47(10), 2120-2124.
- Hamann, S. i Adolphs, R. (1999). Normal recognition of emotional similarity between facial expressions following bilateral amygdala damage. *Neuropsychologia*, 37, 1135-1141.

- Hampton, A., Adolphs, R., Tyszka, J. M., i O'Doherty, J. (2007). Contributions of the amygdala to reward expectancy and choice signals in human prefrontal cortex. *Neuron*, 55, 545-555.
- Hariri, A. R., Mattay, V. S., Tessitore, A., Kolachana, B., Fera, F., Goldman, D. et al. (2002). Serotonin transporter genetic variation and the response of the human amygdala. *Science*, 297(5580), 400-403.
- Hirst, W., Phelps, E. A., Buckner, R. L., Budson, A. E., Cuc, A., Gabrieli, J. D. et al. (2009). *J. Exp. Psychol. Gen*
- James, W. (1884). What in an emotion? *Mind*, 9, 188-205.
- Jameson, T. L., Hinson, J. M., i Whitney, P. (2004). Components of working memory and somatic markers in decision making. *Psychon. Bull Rev.*, 11(3), 515-520.
- Kennedy, D. P., Gläscher, J., Tyszka, J. M., i Adolphs, R. (2009). Personal space regulation by the human amygdala. *Nat. Neurosci.*, 12(10), 1226-1227.
- Kindt, M., Soeter, M., i Vervliet, B. (2009). Beyond extinction: erasing human fear responses and preventing the return of fear. *Nat. Neurosci.*, 12(3), 256-258.
- LaBar, K. S., Gatenby, J. C., Gore, J. C., LeDoux, J. E., i Phelps, E. A. (1998). Human amygdala activation during conditioned fear acquisition and extinction: a mixed-trial fMRI study. *Neuron*, 20(5), 937-945.
- LaBar, K. S., LeDoux, J. E., Spencer, D. D., i Phelps, E. A. (1995). Impaired fear conditioning following unilateral temporal lobectomy in humans. *J. Neurosci.*, 15(10), 6846-6855.
- LaBar, K. S. i Phelps, E. A. (1998). Arousal-mediated memory consolidation: role of the medial temporal lobe in humans. *Psychol. Sci.*, 9, 490-493.
- Lang, P. J. (1994). The varieties of emotional experience: a meditation on James-Lange theory. *Psychol. Rev.*, 101(2), 211-221.
- Lange, C. (1887). *Veber Gemüthsbewegungen*, 3, 8.
- Lanuza, E., Moncho-Bogani, J., i Ledoux, J. E. (2008). Unconditioned stimulus pathways to the amygdala: effects of lesions of the posterior intralaminar thalamus on foot-shock-induced c-Fos expression in the subdivisions of the lateral amygdala. *Neuroscience*, 155(3), 959-968.
- LeDoux, J. E., Cicchetti, P., Xagoraris, A., i Romanski, L. M. (1990). The lateral amygdaloid nucleus: sensory interface of the amygdala in fear conditioning. *J. Neurosci.*, 10(4), 1062-1069.
- LeDoux, J. E., Iwata, J., Cicchetti, P., i Reis, D. J. (1988). Different projections of the central amygdaloid nucleus mediate autonomic and behavioral correlates of conditioned fear. *J. Neurosci.*, 8(7), 2517-2529.
- Levens, S. M. i Phelps, E. A. (2008). *Emotion* processing effects on interference resolution in working memory. *Emotion*, 8(2), 267-80.
- Maia, T. V. i McClelland, J. L. (2004). A reexamination of the evidence for the somatic marker hypothesis: what participants really know in the Iowa gambling task. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, 101(45), 16075-16080.
- Markgraf, C. G. i Kapp, B. S. (1991). Lesions of the amygdaloid central nucleus block conditioned cardiac arrhythmias in the rabbit receiving digitalis. *J. Auton. Nerv. Syst.*, 34(1), 37-45.
- Martino, B. de, Kumaran, D., Seymour, B., i Dolan, R. J. (2006). Frames, biases, and rational decision-making the human brain. *Science*, 313, 684-687.
- Munafò, M. R., Brown, S. M., i Hariri, A. R. (2008). Serotonin transporter (5-HTTLPR) genotype and amygdala activation: a meta-analysis. *Biol. Psychiatry*, 63, 852-857.
- Ochsner, K. N., Ray, R. D., Cooper, J. C., Robertson, E. R., Chopra, S., Gabrieli, J. D. et al. (2004). *Neuroimage*
- Olsson, A., Ebert, J. P., Banaji, M. R., i Phelps, E. A. (2005). The role of social groups in the persistence of learned fear. *Science*, 309(5735), 785-787.

- Olsson, A., Nearing, K. I., i Phelps, E. A. (2007). Learning fears by observing others: the neural systems of social fear transmission. *Soc. Cogn. Affect. Neurosci.*, 2(1), 3-11.
- Paulus, M. P. i Frank, L. R. (2003). Ventromedial prefrontal cortex activation is critical for preference judgments. *Neuroreport*, 14(10), 1311-1315.
- Phelps, E. A., Cannistraci, C. J., i Cunningham, W. A. (2003). Intact performance on an indirect measure of race bias following amygdala damage. *Neuropsychologia*, 41(2), 203-208.
- Phelps, E. A., Delgado, M. R., Nearing, K. I., i LeDoux, J. E. (2004). Extinction learning in humans: role of the amygdala and vmPFC. *Neuron.*, 43(6), 897-905.
- Phelps, E. A., LaBar, K. S., Anderson, A. K., O'Connor, K. J., Fulbright, R. K., i Spencer, D. D. (1998). Specifying the contributions of the human amygdala to emotional memory: a case study. *Neurocase*, 4, 527-540.
- Phelps, E. A., LaBar, K. S., i Spencer, D. D. (1997). Memory for emotional words following unilateral temporal lobectomy. *Brain Cogn.*, 35(1), 85-109.
- Phelps, E. A., Ling, S., Carrasco, M. (2006). Emotion facilitates perception and potentiates the perceptual benefits of attention. *Psychol. Sci.*, 17(4), 292-299.
- Phelps, E. A., O'Connor, K. J., Cunningham, W. A., Funayama, E. S., Gatenby, J. C., Gore, J. C. et al. (2000). *J. Cogn. Neurosci*
- Phelps, E. A., O'Connor, K. J., Gatenby, J. C., Gore, J. C., Grillon, C., i Davis, M. (2001). Activation of the left amygdala to a cognitive representation of fear. *Nat. Neurosci.*, 4(4), 437-441.
- Rauch, S. L., Shin, L. M., i Phelps, E. A. (2006). Neurocircuitry models of posttraumatic stress disorder and extinction: human neuroimaging research--past, present, and future. *Biol. Psychiatry*, 60(4), 376-382.
- Rogan, M. T., Stäubli, U. V., i LeDoux, J. E. (1997). Fear conditioning induces associative long-term potentiation in the amygdala. *Nature*, 390(6660), 604-607.
- Roiser, J. P., Martino, B. de, Tan, G. C., Kumaran, D., Seymour, B., Wood, N. W., i Dolan, R. J. (2009). A genetically mediated bias in decision making driven by failure of amygdala control. *J. Neurosci.*, 29, 5985-5991.
- Roy, A. K., Shehzad, Z., Margulies, D. S., Kelly, A. M., Uddin, L. Q., Gotimer, K. et al. (2009). *Neuroimage*
- Schachter, S. i Singer, J. E. (1962). Cognitive, social, and physiological determinants of emotional state. *Psychol. Rev.*, 69, 379-399.
- Schiller, D., Cain, C. K., Curley, N. G., Schwartz, J. S., Stern, S. A., Ledoux, J. E., i Phelps, E. A. (2008). Evidence for recovery of fear following immediate extinction in rats and humans. *Learn Mem.*, 15(6), 394-402.
- Schiller, D., Freeman, J. B., Mitchell, J. P., Uleman, J. S., i Phelps, E. A. (2009). A neural mechanism of first impressions. *Nat. Neurosci.*, 12(4), 508-514.
- Schiller, D., Levy, I., Niv, Y., LeDoux, J. E., i Phelps, E. A. (2008). From fear to safety and back: reversal of fear in the human brain. *J. Neurosci.*, 28(45), 11517-11525.
- Schiller, D., Monfils, M. H., Raio, C. M., Johnson, D. C., Ledoux, J. E., i Phelps, E. A. (2010). Preventing the return of fear in humans using reconsolidation update mechanisms. *Nature*, 463(7277), 49-53.
- Schoenbaum, G., Setlow, B., Saddoris, M. P., i Gallagher, M. (2003). Encoding predictive outcome and acquired value in orbitofrontal cortex during cue sampling depends upon input from basolateral amygdala. *Neuron*, 39, 855-867.
- Sharot, T., Delgado, M. R., i Phelps, E. A. (2004). How emotion enhances the feeling of remembering. *Nat. Neurosci.*, 7(12), 1376-1380.
- Sharot, T., Martorella, E. A., Delgado, M. R., i Phelps, E. A. (2007). How personal experience modulates the neural circuitry of memories of September 11. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, 104(1), 389-394.



Sharot, T., Riccardi, A. M., Raio, C. M., i Phelps, E. A. (2007). Neural mechanisms mediating optimism bias. *Nature*, 450(7166), 102-105.

Sigurdsson, T., Doyère, V., Cain, C. K., i LeDoux, J. E. (2007). Long-term potentiation in the amygdala: a cellular mechanism of fear learning and memory. *Neuropharmacology*, 52(1), 215-227.

Solomon, R. L. i Corbit, J. D. (1974). An opponent-process theory of motivation: I. Temporal dynamics of affect. *Psychological Review*, 81, 119-145.

Sotres-Bayon, F., Bush, D. E., i LeDoux, J. E. (2004). Emotional perseveration: an update on prefrontal-amygdala interactions in fear extinction. *Learn Mem.*, 11(5), 525-535.

Spezio, M. L., Huang, P. Y., Castelli, F., i Adolphs, R. (2007). Amygdala damage impairs eye contact during conversations with real people. *J. Neurosci.*, 27(15), 3994-3997.

Talmi, D. i Frith, C. (2007). Neurobiology: feeling right about doing right. *Nature*, 446(7138), 865-866

Tassy, S., Oullier, O., Duclos, Y., Coulon, O., Mancini, J., Deruelle, C., Attarian, S., Felician, O., i Wicker, B. (2011). Disrupting the right prefrontal cortex alters moral judgement. *Soc. Cogn. Affect. Neurosci.*, 1-7.

Tomb, I., Hauser, M., Deldin, P., i Caramazza, A. (2002). Do somatic markers mediate decisions on the gambling task? *Nat. Neurosci.*, 5(11), 1103-1104.

Tranel, D., Gullickson, G., Koch, M., i Adolphs, R. (2006). Altered experience of emotion following bilateral amygdala damage. *Cogn. Neuropsychiatry*, 11, 219-232.

Tsuchiya, N., Moradi, F., Felsen, C., Yamazaki, M., i Adolphs, R. (2009). Intact rapid detection of fearful faces in the absence of the amygdala. *Nat. Neurosci.*, 12(10), 1224-1225.

Whalen, P. J., Kagan, J., Cook, R. G., Davis, F. C., Kim, H., Polis, S. *et al.* (2004). Human amygdala responsivity to masked fearful eye whites. *Science*, 306(5704), 2061.

Whalen, P. J. i Kapp, B. S. (1991). Contributions of the amygdaloid central nucleus to the modulation of the nictitating membrane reflex in the rabbit. *Behav. Neurosci.*, 105(1), 141-153.

Yehuda, R. i LeDoux, J. (2007). Response variation following trauma: a translational neuroscience approach to understanding PTSD. *Neuron.*, 56(1), 19-32.

Young, L., Camprodon, J. A., Hauser, M., Pascual-Leone, A., i Saxe, R. (2010). Disruption of the right temporoparietal junction with transcranial magnetic stimulation reduces the role of beliefs in moral judgments. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, 107(15), 6753-6758.

## Revisions

Adolphs, R., Tranel, D., Damasio, H., i Damasio, A. R. (1995). Fear and the human amygdala. *J. Neurosci.*, 15(9), 5879-58791.

Adolphs, R. (2008). Fear, faces, and the human amygdala. *Curr. Opin. Neurobiol.*, 18, 1-7.

Adolphs, R. (2010). What does the amygdala contribute to social cognition? *Ann. NY Acad. Sci.*, 1191(1), 42-61.

Anderson, A. K. i Phelps, E. A. (2000). Perceiving emotion: There's more than meets the eye. *Curr. Biol.*, 10(15), R551-4.

Bechara, A., Damasio, H., Tranel, D., i Damasio, A. R. (2005). The Iowa Gambling Task and the somatic marker hypothesis: some questions and answers. *Trends Cogn. Sci.*, 9(4), 159-62; discussion 162-164.

Cahill, L. i McGaugh, J. L. (1998). Mechanisms of emotional arousal and lasting declarative memory. *Trends Neurosci.*, 21(7), 294-299.

Craig, A. D. (2009). How do you feel--now? The anterior insula and human awareness. *Nat. Rev. Neurosci.*, 10(1), 59-70.

Craig, A. D. (2004). Human feelings: why are some more aware than others? *Trends Cogn. Sci.*, 8(6), 239-241.

- Critchley, H. D. (2005). Neural mechanisms of autonomic, affective, and cognitive integration. *J. Comp. Neurol.*, 493(1), 154-166.
- Damasio, A. R. (1996). The somatic marker hypothesis and the possible functions of the prefrontal cortex. *Philos. Trans. R. Soc. Lond. B. Biol. Sci.*, 351(1346), 1413-1420.
- Delgado, M. R., Olsson, A., i Phelps, E. A. (2006). Extending animal models of fear conditioning to humans. *Biol. Psychol.*, 73(1), 39-48.
- Dunn, B. D., Dalgleish, T., i Lawrence, A. D. (2006). The somatic marker hypothesis: a critical evaluation. *Neurosci. Biobehav. Rev.*, 30(2), 239-271.
- Harrison, N. A., Gray, M. A., Gianaros, P. J., i Critchley, H. D. (2010). The embodiment of emotional feelings in the brain. *J. Neurosci.*, 30(38), 12878-12884.
- Kim, J. J. i Jung, M. W. (2006). Neural circuits and mechanisms involved in Pavlovian fear conditioning: a critical review. *Neurosci. Biobehav. Rev.*, 30(2), 188-202.
- Lamprecht, R. i LeDoux, J. (2004). Structural plasticity and memory. *Nat. Rev. Neurosci.*, 5(1), 45-54.
- LeDoux, J. (2007). The amygdala. *Curr. Biol.*, 17(20), R868-74.
- LeDoux, J. (2003). The emotional brain, fear, and the amygdala. *Cell. Mol. Neurobiol.*, 23(4-5), 727-738.
- LeDoux, J. E. (1993). Emotional memory: in search of systems and synapses. *Ann. NY Acad. Sci.*, 702, 149-157.
- Medina, J. F., Repa, J. C., Mauk, M. D., i LeDoux, J. E. (2002). Parallels between cerebellum- and amygdala-dependent conditioning. *Nat. Rev. Neurosci.*, 3(2), 122-131.
- Murray, E. A. (2007). The amygdala, reward and emotion. *Trends Cogn. Sci.*, 11, 489-497.
- Ochsner, K. N. i Phelps, E. (2007). Emerging perspectives on emotion-cognition interactions. *Trends Cogn. Sci.*, 11(8), 317-318.
- Ochsner, K. N. i Phelps, E. (2007). Social learning of fear. *Nat. Neurosci.*, 10(9), 1095-1102.
- Paré, D., Quirk, G. J., i Ledoux, J. E. (2004). New vistas on amygdala networks in conditioned fear. *J. Neurophysiol.*, 92(1), 1-9.
- Phelps, E. A. i Anderson, A. K. (1997). Emotional memory: what does the amygdala do? *Curr. Biol.*, 7, 311-314.
- Phelps, E. A. i LeDoux, J. E. (2005). Contributions of the amygdala to emotion processing: from animal models to human behavior. *Neuron.*, 48(2), 175-187.
- Phelps, E. A. i Sharot, T. (2008). How (and why) emotion enhances the subjective sense of recollection. *Curr. Dir. Psychol. Sci.*, 17(2), 147-152.
- Phelps, E. A. (2006). Emotion and cognition: insights from studies of the human amygdala. *Annu. Rev. Psychol.*, 57, 27-53.
- Phelps, E. A. (2001). Faces and races in the brain. *Nat. Neurosci.*, 4(8), 775-776.
- Phelps, E. A. (2004). Human emotion and memory: interactions of the amygdala and hippocampal complex. *Curr. Opin. Neurobiol.*, 14(2), 198-202.
- Rodrigues, S. M., LeDoux, J. E., i Sapolsky, R. M. (2009). The influence of stress hormones on fear circuitry. *Annu. Rev. Neurosci.*, 32, 289-313.
- Rodrigues, S. M., Schafe, G. E., i LeDoux, J. E. (2004). Molecular mechanisms underlying emotional learning and memory in the lateral amygdala. *Neuron.*, 44(1), 75.
- Rushworth, M. F. (2008). Intention, choice, and the medial frontal cortex. *Ann. NY Acad. Sci.*, 1124, 181-207.
- Siegel, A. i Victoroff, J. (2009). Understanding human aggression: New insights from neuroscience. *Int. J. Law Psychiatry*, 32(4), 209-215.

Verdejo-García, A. i Bechara, A. (2009). A somatic marker theory of addiction. *Neuropharmacology*, 56, supl. 1, 48-62.

### **Llibres**

- Damasio, A. (2010). *El cerebro creó al hombre*. Barcelona: Destino.
- Damasio, A. (2006). *El error de Descartes*. Barcelona: Crítica.
- Damasio, A. (2005). *En busca de Spinoza*. Barcelona: Crítica.
- Damasio, A. (2001). *La sensación de lo que ocurre*. Barcelona: Debate.
- Darwin, C. (1872). *The Expression of the Emotions in Man and Animals*. Nova York: Oxford University Press.
- Ekman, P. (1980). *The face of man: expressions of universal emotions in a New Guinea village*. Nova York: Garland STPM Press.
- LeDoux, J. (1996). *The emotional brain*. Nova York: Simon and Schuster.
- LeDoux, J. E. i Phelps, E. A. (2000). Emotion networks in the brain. A M. Lewis i J. Haviland-Jones (Ed.), *Handbook of emotion* (2a. ed.). Nova York: Guilford.
- Morgado, I. (2010). *Emociones e inteligencia social*. Barcelona: Ariel.
- Panksepp, J. (1998). *Affective neuroscience: the foundations of human and animal emotions*. Nova York: Oxford University Press.
- Phelps, E. A. (2002). The cognitive neuroscience of emotion. A M. S. Gazzaniga, R. B. Ivry, G. R. Mangun (Ed.), *Cognitive Neuroscience: The biology of mind* (2a. ed.). Nova York: Norton.
- Phelps, E. A. (2004). The human amygdala and awareness: interactions between emotion and cognition. A M. S. Gazzaniga (Ed.), *The Cognitive Neurosciences* (3a. ed.). Cambridge: MIT Press.
- Purves, D., Brannon, E. M., Cabeza, R., Huettel, S. A., LaBar, K. S., Platt, M. L., i Woldorff, M. G. (2008). Emotional influences on cognitive functions. A D. Purves, E. M. Brannon, R. Cabeza, S. A. Huettel, K. S. LaBar, M. L. Platt, M. G. Woldorff (Ed.), *Principles of cognitive neuroscience* (1a. ed.). Sunderland: Sinauer.
- Redolar, D. (2012). *El cerebro cambiante*. Barcelona: Editorial UOC.
- Redolar, D. (2011). *El cerebro estresado*. Barcelona: Editorial UOC.

