

Neuropsicología de la percepción y la expresión facial de emociones: Estudios con niños y primates no humanos

Ángela Loeches Alonso, Fernando Carvajal Molina, Juan Manuel Serrano y Samuel Fernández Carriba

Universidad Autónoma de Madrid

Resumen: Este estudio revisa diferentes investigaciones sobre la neuropsicología de la percepción y la expresión facial de emociones en niños y en primates no humanos. Se parte de las teorías neodarwinianas sobre el origen de la emoción, que presuponen la existencia de circuitos cerebrales específicos para la expresión y comprensión del afecto y consideran que estos comportamientos son innatos y filogenéticamente determinados. A partir de la literatura examinada, las conclusiones principales que pueden extraerse son las siguientes: (1) A lo largo del primer año de vida los niños manifiestan capacidades básicas para reconocer emociones. Entre otros correlatos neurobiológicos, se ha observado que este proceso se corresponde con una mayor actividad del hemisferio cerebral derecho, frente al izquierdo. (2) En primates no humanos, y desde distintas aproximaciones experimentales, se ha encontrado un patrón similar al de nuestra especie en tareas de reconocimiento y discriminación de expresiones faciales de emociones. (3) Los lactantes expresan emociones con acciones musculares similares a las descritas en adultos. La mayoría de los autores señalan que el hemisferio cerebral derecho muestra una mayor implicación que el izquierdo, también en el caso de la expresión emocional y para todas las emociones estudiadas. No obstante desde algunas investigaciones se concluye que el hemisferio izquierdo es el dominante en el caso de la expresión de emociones positivas y el hemisferio derecho sólo en las negativas. (4) Los estudios sobre expresión facial en primates no humanos indican que existe una asimetría facial que se manifiesta en una mayor intensidad de la expresión en la mitad izquierda de la cara y, de manera correspondiente, en una mayor implicación del hemisferio cerebral derecho. Se concluye esta revisión considerando que la existencia de semejanzas anatómicas y funcionales entre adultos, niños y primates no humanos justifica el interés por los estudios de ontogenia y filogenia para conocer mejor las bases neurobiológicas que subyacen a la conducta emocional.

Palabras clave: Emoción; expresión facial; reconocimiento de emociones; lateralización cerebral; lactantes (niños); primates no humanos.

Title: Neuropsychology of perception and facial expression of emotions: Studies with children and non human primates.

Abstract: This study reviews different researches on the neuropsychology of facial perception and expression of emotions in children and non-human primates. It parts from neodarwinian theories on the origin of the emotion that take into account the existence of specific cerebral circuits for the expression and understanding of affect, and consider such behaviours as innate and phylogenetically determined. From literature reviewed, the main conclusions that can be extracted are the following ones: (1) During the first year of life infants show basic abilities to recognize emotions. Among other neurobiological correlates, it has been observed that this process corresponds with a greater activity of the right hemisphere, as opposed to the left one. (2) From different experimental approaches, human and non-human primates show a similar pattern in the recognition and discrimination of facial expressions of emotions. (3) Infants express emotions with similar muscular actions to those described in adults. Most of the authors also point out a greater involvement of the right hemisphere than the left one, for all of the emotional expressions. However, some studies report that right hemisphere is dominant only for the negative expressions, while the left hemisphere is for the positive ones. (4) Studies on facial expression in human and non-human primates show an asymmetry in the production of emotional responses with a greater involvement of the left side of the face (right cerebral hemisphere). This review concludes that the existence of anatomical and functional similarities in non-human primates, children and adults justifies the interest by the ontogenetic and phylogenetic studies in order to understand the neurobiological bases underlying emotional behaviour.

Key words: Emotion; facial expression; recognition of emotions; brain asymmetry; infants (children); non-human primates.

La conducta emocional se considera como una respuesta compleja que incluye distintos componentes fisiológicos, así como otros perceptivos, expresivos, cognitivos y subjetivos (Scherer y Ekman, 1984). Atendiendo al papel que

tienen las emociones en la regulación del comportamiento, desde distintas teorías neodarwinianas se considera que emociones básicas tales como la alegría, la ira, el miedo, la sorpresa, el desagrado y la tristeza son procesos seleccionados a lo largo de la evolución por su valor adaptativo (Ekman, 1973; Izard *et al.*, 1991). Además, tanto en humanos como en otros primates, las expresiones faciales de dichas emociones, aparte de ser fácilmente identificables, son buenos indicadores conductuales de la

* Dirección para correspondencia [Correspondence address]: Ángela Loeches Alonso. Departamento de Psicología Biológica y de la Salud. Facultad de Psicología. Universidad Autónoma de Madrid. Calle Iván Pavlov, 6, Cantoblanco, 28049-Madrid (España).
E-mail: angela.loeches@uam.es

emoción, quizás, entre otras razones, por su importancia para la comunicación y la regulación de las interacciones sociales (Preuschoft, 2000). En último término, estas teorías tratan de demostrar el carácter universal y el origen innato de estas emociones básicas, así como la existencia de mecanismos neurales específicos para la expresión y el reconocimiento de las mismas.

El carácter universal de la expresión facial de emociones se ha puesto de manifiesto tanto a través de estudios transculturales como con ciegos congénitos. Los estudios transculturales muestran como los sujetos de diferentes culturas con escaso contacto entre sí manifiestan las mismas expresiones faciales para el conjunto de emociones básicas, en situaciones evocadoras similares (Fridlund, 1994). Por su parte, los estudios con ciegos congénitos también demuestran que la ausencia de contacto visual no impide la manifestación de estas mismas emociones (Ortega *et al.*, 1983). Este carácter universal apunta hacia su origen innato, y, en este sentido, los estudios sobre reconocimiento y expresión de emociones en lactantes humanos y en primates no humanos constituyen una fuente de datos fundamental. No obstante, es evidente que además de las predisposiciones innatas existen influencias culturales en la expresión y el reconocimiento emocional que se ponen de manifiesto desde edades tempranas y que se mantienen a lo largo de toda la vida (Eibl-Eibesfeldt, 1989). Cabe señalar también que las alteraciones en las capacidades de expresión y reconocimiento emocional constituyen en muchas ocasiones características de cuadros psicopatológicos (por ejemplo, la esquizofrenia, los trastornos del estado de ánimo o el trastorno obsesivo compulsivo) y son un componente importante de trastornos tales como la epilepsia y la demencia o de trastornos del desarrollo, por ejemplo, en el autismo o en el retraso mental (Marklan y Adams, 1992; Burton y Labar, 1999). Debería estudiarse de qué forma interactúan los componentes universales y sociales implicados en la expresión emocional para dar lugar a dichos trastornos y hasta qué punto conforman rasgos nucleares de ellos.

El presumible carácter universal e innato de la expresión facial y la percepción de emociones apunta también hacia la existencia de bases neurales específicas. Desde una aproximación global, se ha investigado acerca del papel de cada uno de los hemisferios cerebrales en la emoción. Sin embargo la relación que se establece entre la asimetría anatómica y la funcional aún resulta poco conocida. Si acaso, solo algún aspecto cuantitativo, como la distinta cantidad de tejido neuronal implicado en áreas equivalentes de uno u otro hemisferio cerebral o diferencias a nivel molecular, podrían conducir a una implicación diferencial de los hemisferios respecto de una determinada conducta (Galaburda, 1995). La búsqueda de una teoría general que englobe y explique los datos que se conocen no ha tenido los resultados esperados y deseados. Al mismo tiempo, aún se sabe poco de otros aspectos posiblemente relacionados con la aparición de estas diferencias hemisféricas, como aquellos que pueden determinarse en el marco de los estudios sobre la ontogenia o sobre la filogenia.

Al abordar en particular el asunto de la lateralización cerebral de la percepción de expresiones faciales de emociones y de su producción se constata, en primer lugar, que solo las expresiones faciales correspondientes a las seis emociones consideradas tradicionalmente como básicas y universales han sido objeto sistemático de este tipo de estudios, ya sea de forma directa cuando se ha trabajado con sujetos humanos o buscando sus equivalentes en el caso concreto de los primates no humanos.

Los estudios sobre percepción de expresiones faciales de emociones han evaluado la posible implicación diferencial de los dos hemisferios cerebrales a partir de la distinta ejecución y rendimiento en tareas asociadas, generalmente, con procesos de discriminación, emparejamiento, reconocimiento o detección de semejanzas y diferencias. Cuando se ha trabajado con sujetos afectados por algún tipo de patología o lesión neurológica que afectaba solo a un hemisferio, se ha intentado establecer directamente la relación entre el tipo y lugar de la alteración con la mayor o menor competencia en la

ejecución de la tarea. En el caso de los sujetos normales, se han utilizado frecuentemente técnicas de presentación lateralizada de estímulos, asumiendo que bajo ciertas condiciones y, dada la organización anatómica de las vías visuales, los estímulos presentados en un hemisferio visual son analizados por el hemisferio cerebral contralateral (Ley y Bryden, 1979; Strauss y Moscovitch, 1981; Borod *et al.*, 2002).

Respecto a las investigaciones realizadas sobre la producción de expresiones faciales de las emociones, se ha intentado de nuevo establecer la relación particular entre una determinada lesión o alteración neurológica y, en este caso, la mayor o menor capacidad o competencia para producir de forma espontánea, voluntaria o por imitación expresiones faciales de emociones. Por otro lado, en sujetos normales se ha tomado como un posible índice de lateralización cerebral la intensidad de la expresión entre una y otra mitad de la cara, provocada y medida a partir de diferentes situaciones experimentales. Esta aproximación se ha basado en el conocimiento de que la porción inferior, derecha o izquierda, de la cara está inervada principalmente por el hemisferio cerebral contralateral. De este modo, una mayor intensidad de la expresión en una mitad del rostro permite suponer también una mayor implicación del hemisferio cerebral del lado opuesto (Rinn, 1984).

Como resultado de estos estudios, se han perfilado dos modelos conceptuales distintos acerca de la lateralización cerebral de la percepción y producción de expresiones faciales de emociones. Uno señala que es el hemisferio derecho el dominante o especializado respecto de todas las emociones estudiadas (Bowers *et al.*, 1991; Anderson y Phelps, 2000). En relación con ello, existen numerosas investigaciones que apuntan a que el hemisferio derecho parece más eficaz que el izquierdo en el procesamiento de información procedente del rostro (Borod *et al.*, 1986; 1998; Schmitt, Hartje y Willmes, 1997). Desde el segundo, se apoya la denominada hipótesis de la valencia, que mantiene que el hemisferio derecho tendría una mayor implicación en los procesos relacionados

con la percepción y expresión de emociones de valencia negativa, y el izquierdo en los de las emociones positivas. Según este planteamiento, sería en emociones como la ira, el miedo y la tristeza, donde el hemisferio derecho estaría más implicado, mientras que emociones de alegría e interés dependerían más de la actividad del hemisferio izquierdo (Davidson, 1992; Lee, Sundberg y Bernstein, 1993; Kinsbourne, 1994; Sutton y Davidson, 1997; Burton y Labar, 1999; Adolphs, Jansari y Tranel, 2001).

De forma más específica, los estudios neuropsicológicos de pacientes con lesiones focales, realizados con pruebas conductuales y más recientemente con técnicas de neuroimagen, subrayan la independencia en la localización cerebral de los procesos de reconocimiento de la identidad facial y los relacionados con el reconocimiento del mensaje afectivo (Braun *et al.*, 1994; Humphreys, Donnelly y Riddoch, 1993; Munte, *et al.*, 1998). Por otra parte, en relación con la expresión y el reconocimiento emocional se ha constatado también que determinados núcleos del complejo amigdalino son fundamentales en la percepción del significado afectivo y en la expresión de determinadas emociones (Adolphs *et al.*, 1994; Phillips *et al.*, 1998; Royer, Martina y Paré, 2000).

Si bien existe una orientación definida en los estudios actuales acerca de la relación entre cerebro y expresión facial y percepción de emociones en el caso de los adultos humanos, la neuropsicología ha mostrado poco interés por las dimensiones ontogenéticas y filogenéticas. Las investigaciones sobre la lateralización cerebral de la conducta emocional en niños de corta edad y en otros primates distintos del hombre definen un nuevo marco de estudio que permite ampliar el conocimiento acerca de estas dimensiones. Más específicamente, en niños de corta edad la ausencia de lenguaje articulado supone una mayor dependencia de la información que proporciona la cara al expresar un estado interno o al reconocerlo en otras personas. En correspondencia con ello, el menor desarrollo del neocórtex respecto del adulto puede permitir discernir con mayor claridad

los sistemas neurobiológicos implicados en la emoción.

Por otra parte, los estudios con primates no humanos permiten avanzar en la comprensión de los determinantes biológicos y del significado adaptativo de la conducta emocional. Cabe incluso esperar que si en nuestra especie existe cierta especialización neurobiológica para la percepción y la producción de las expresiones faciales de algunas emociones, es probable que ocurra lo mismo en otros primates. Sobre todo, en aquellos con mayor proximidad genética al hombre, en los que la expresión facial regula eficazmente parte de las interacciones sociales complejas que tienen lugar, además, en distancias cortas.

Por dichas razones, esta revisión se centra en la expresión facial y percepción de emociones a lo largo del desarrollo hacia la vida adulta y en los primates no humanos, con el convencimiento de que las dimensiones ontogenética y filogenética presentan puntos de unión, que pueden facilitar y ampliar la comprensión de los datos neuropsicológicos obtenidos en adultos. En el primer apartado se resumen los estudios realizados con lactantes, niños y adolescentes. El segundo apartado se dedica a las investigaciones llevadas a cabo con primates no humanos. En ambos, se establecen algunas conclusiones y consideraciones generales acerca de los estudios neuropsicológicos sobre las capacidades de expresar y reconocer emociones, atendiendo a la vertiente de la ontogenia y de la filogenia.

1. Percepción y expresión facial de emociones en lactantes, niños y adolescentes

A diferencia de lo que sucede en sujetos adultos, donde cada vez con más frecuencia la investigación sobre expresión y percepción de emociones combina medidas de observación de la conducta con técnicas psicofisiológicas y de neuroimagen, los estudios neuropsicológicos con adolescentes, niños y sobre todo lactantes

se han basado en su mayoría en técnicas conductuales. Las razones muchas veces son de tipo ético, derivadas de la dificultad que conlleva el procedimiento, como sucede con la medida de potenciales cerebrales, y otras veces porque entrañan una imposibilidad práctica, por ejemplo, cuando se requiere que niños menores de 6-7 años colaboren en un procedimiento de resonancia magnética funcional. De igual forma, la comparación de sujetos normales con otros que han sufrido lesiones cerebrales focales se ve dificultada en el caso de los niños, ya que los daños cerebrales no suelen ser tan selectivos como para afectar a circuitos nerviosos ligados exclusivamente a la emoción.

En este apartado se seguirá la distinción clásica entre percepción de expresiones faciales y producción de las mismas, siendo conscientes de que esta distinción teórica tiene ciertas complicaciones cuando se aplica a la infancia. Por ejemplo, los estudios sobre percepción de expresiones faciales en niños suelen implicar que los estímulos utilizados sean rostros emocionales, que en sí mismos son susceptibles de provocar estados emocionales, que pueden afectar al niño (Davidson y Slagter, 2000). Es también sabido que el sentimiento emocional no es independiente de los procesos de atención y memoria, por lo que pueden influir sobre la detección e identificación del estímulo presentado (Dolan, 2002; Corbetta y Shulman, 2002).

1.1. Percepción de expresiones faciales

1.1.1. Estudios conductuales

La capacidad para discriminar, reconocer y categorizar expresiones faciales emocionales aparece a lo largo de la infancia, fundamentalmente durante el primer año, y experimenta una progresión mucho más gradual en el tiempo que comprende la adolescencia (Pascalis, de Haan y Nelson, 2002). Por esta razón, el espacio que despierta más interés cuando se estudia la percepción de expresiones faciales de emociones es el de la lactancia.

Los estudios sobre percepción de expresiones faciales que abarcan el periodo de la lactancia han utilizado generalmente dos procedimientos en los que la medida seleccionada ha sido el tiempo de fijación visual. Estos son el paradigma de habituación visual y el paradigma de preferencia visual (Oster, 1981; Campos *et al.*, 1983). El primero de ellos se inicia con una fase de familiarización en la que se muestra una expresión facial durante los ensayos suficientes como para que el tiempo de fijación visual decrezca. A la fase de familiarización le sucede otra de discriminación en la que se presenta una expresión facial distinta, en la que cabe esperar que si el niño percibe la diferencia entre la expresión habituada y la nueva aumente el tiempo de fijación visual a esta última. En el procedimiento de preferencia visual, se muestran simultáneamente dos expresiones faciales iguales durante varios ensayos y se estima el tiempo que atiende a cada una de ellas; cuando desciende la fijación a las dos expresiones, se varía una y se estima si hay un incremento en el tiempo que el niño mira a la expresión nueva. Se asume que el aumento en el tiempo de fijación implica que diferencia entre las dos expresiones faciales. Dependiendo de los objetivos de la investigación, ambos paradigmas ofrecen la posibilidad de variar las características de los estímulos mostrados, de manera que las expresiones diferentes pueden corresponder a la misma persona, a distintas personas, a intensidades diferentes de la misma expresión, o se pueden combinar las dimensiones de identidad facial, tipo de emoción e intensidad de la misma.

Los resultados obtenidos mediante las medidas de fijación visual indican que los lactantes son capaces de diferenciar las distintas emociones básicas, desde los primeros meses de vida. Diversos estudios muestran como entre los tres y los seis meses de edad se discriminarían las expresiones faciales de las emociones básicas (Young-Browne, Rosenfeld y Horowitz, 1977; Nelson, Morse y Leavitt, 1979; Schwartz, Izard y Ansel, 1985; Nelson, 1987; Caron, Caron y McLean, 1988; Iglesias, Loeches y Serrano, 1989; Montague y Walker-Andrews, 2001).

Otros estudios ponen de manifiesto además que esta capacidad para discriminar se basa en la percepción de los rasgos expresivos definitorios de la emoción, más que en aspectos físicos de los estímulos que se presentan (por ejemplo, contrastes de luz entre los dientes y la boca) (Caron, Caron y Myers., 1985; Ludeman y Nelson, 1988; Kestembaum y Nelson, 1992; Walker-Andrews, 1997; de Haan, Pascalis y Johnson, 2002; Bornstein y Arterberry, 2003).

No obstante, la discriminación de los rasgos expresivos característicos de las emociones no constituye un indicador directo de la habilidad para reconocer el significado afectivo que conllevan dichas expresiones. Por ello, otros estudios han investigado esta cuestión a través de procedimientos específicos que requieren la percepción categorial de la expresión, independientemente del modelo que exprese la emoción y de la intensidad de la misma. Los resultados de estos estudios muestran que en torno al primer semestre de vida se percibe cada expresión facial como una categoría diferenciada del resto, por sus rasgos distintivos, es decir, aquellos que poseen valor para comunicar el afecto, más que por otras características de los estímulos (Caron, Caron y McLean., 1988; Ludemann y Nelson, 1988; Serrano, Iglesias y Loeches, 1992; de Haan y Nelson, 1997). En apoyo de estas conclusiones, algunos estudios que han utilizado medidas complementarias a la fijación visual, como la respuesta motora manifiesta del lactante, han comprobado que las expresiones faciales de emoción provocan respuestas de aproximación o evitación dependientes del carácter positivo o negativo de las mismas (Serrano, Iglesias y Loeches, 1995; Bornstein Arterberry, 2003).

Estos resultados adquieren mayor alcance cuando se comparan con los procedentes de diversos estudios que han evaluado la capacidad para la percepción categorial de otros estímulos y que han utilizado procedimientos semejantes. En general, la capacidad para percibir como categorías otros estímulos de complejidad configuracional similar sigue un curso diferente y se manifiesta algo más tarde que la capacidad para categorizar expresiones. Si se

comparan las capacidades para reconocer rostros y las de reconocimiento de expresiones faciales aparecen diferencias reseñables, también en la forma de percibir ambos tipos de estímulos. En concreto, parece que existen más dificultades cuando la categorización de las expresiones debe hacerse atendiendo a la región de los ojos que cuando se realiza atendiendo a la boca, pero sucede lo contrario cuando se trata de reconocer la identidad facial (Davies, Ellis y Shepherd, 1978; Field y Walden, 1982; Haig, 1986). Esta diferencia parece estar en línea con los datos observados en los adultos, en los que los trastornos en la identificación de caras y de expresiones faciales pueden cursar de forma independiente (Marinkovic y Halgren, 1999). Tales resultados avalarían la conclusión de que desde etapas tempranas del desarrollo existe cierta separación entre el procesamiento de la identidad facial y el de la expresión facial emocional. De alguna forma, parece que el reconocimiento del mensaje afectivo de una expresión facial podría preceder al desarrollo de la capacidad cognitiva para percibir como categorías otros objetos. Por ello, cabe pensar que es posible que la percepción del afecto a través de la expresión facial conlleve la puesta en marcha de mecanismos cerebrales al menos parcialmente distinguibles de los mecanismos que subyacen a la percepción categorial de otros objetos que no conllevan una carga emocional determinada. Posiblemente los circuitos de naturaleza subcortical que se encuentran implicados en la emoción puede madurar con anterioridad a los sistemas corticales que permitirían el desarrollo de funciones cognitivas, como la capacidad para formar categorías (Nelson *et al.*, 2003).

Como señalamos al inicio del apartado, las variaciones en la percepción de expresiones faciales resultan menos evidentes después del primer año de vida. No obstante, aún se aprecian una serie de cambios importantes que afectan a la forma de reconocer expresiones. Así, por ejemplo, es sabido que los adultos tienen un estilo de procesamiento de la información facial preferentemente gestáltico (véase, entre otros, Donnelly y Davidoff, 1999; Seitz,

2002), sin embargo, todavía no existe un acuerdo acerca del momento en el que los niños adquieren dicho patrón. Algunos autores consideran que podría ser alrededor de los 10 años (Diamond y Carey, 1977; Carey, Diamond y Woods, 1980; Chung y Thomson, 1995; Schwarzer, 2000; Wild *et al.*, 2000; Schwarzer y Massaro, 2001), otros consideran que dicha adquisición podría tener lugar en la etapa anterior a los 6 (Carey y Diamond, 1994; Tanaka *et al.*, 1998), o incluso antes de los 4 (Freire y Lee, 2001). Para tratar de explicar estas discrepancias se alude a la maduración de los mecanismos atencionales, que actuarían sobre propiedades físicas aisladas o sobre toda la configuración expresiva dependiendo, entre otros factores, de las exigencias de la tarea (Munar, Rosello y Sánchez-Cabaco, 2004). Los niños podrían utilizar una de estas dos formas de percibir el estímulo dependiendo de los requerimientos que se les plantean. Esto implicaría que desde edades tempranas, probablemente antes de los 4 años, los niños tendrían capacidad para percibir la información facial de forma global.

Un último aspecto a considerar se refiere a los cambios dependientes de la edad en la habilidad para identificar expresiones faciales. Algunos autores consideran que la precisión en el reconocimiento de expresiones faciales de emociones mejora durante la primera década de vida. Otros autores, en cambio, señalan que los niveles característicos del adulto se alcanzan más precozmente, entre los cinco y siete años, si bien se han constatado diferencias entre las emociones de valencia positiva y negativa. Mientras en el reconocimiento de expresiones faciales de alegría la exactitud varía poco con la edad, el de emociones negativas, especialmente de tristeza, mejora al menos hasta los 10 años. Es probable que este fenómeno esté relacionado con variaciones paralelas en el estilo de procesamiento, que culminaría más tarde en el caso de emociones de valencia negativa que en el caso de emociones de valencia positiva (Sonneville *et al.*, 2002).

1.1.2. Correlatos neurobiológicos

El hecho de que la percepción de expresiones faciales sea selectiva puede deberse a que haya genes directamente involucrados en este proceso, de forma que la experiencia podría afectar a la regulación de su expresión y, por lo tanto, al tipo de especialización que seguirían los circuitos nerviosos relacionados con el reconocimiento de expresiones (véase Haan *et al.*, 2002). Sin embargo, por el momento, no se dispone de estudios que indiquen que en el recién nacido humano haya neuronas que respondan selectivamente a expresiones faciales. De hecho, las investigaciones se han centrado en adultos y no se sabe con certeza cuáles son los circuitos neurales que subyacen a la percepción de expresiones faciales en niños (Adolphs, 2002).

Cuando se plantea esta misma cuestión desde la neuropsicología y desde la psicofisiología, los datos indican que en los lactantes el hemisferio derecho muestra cierta ventaja sobre el hemisferio izquierdo en el procesamiento de la información facial. Así, se reconocen más rápidamente las caras presentadas en el hemisferio visual izquierdo y, por lo tanto, dirigidas al hemisferio derecho, que en el hemisferio visual derecho y, en correspondencia, dirigidas al hemisferio izquierdo (de Schoen y Mathivet, 1989). También los potenciales cerebrales provocados por las caras familiares tienen mayor amplitud en el hemisferio derecho que en el hemisferio izquierdo, con patrones diferenciados al menos para las expresiones faciales de alegría y miedo (Nelson y de Haan, 1996; de Haan y Nelson, 1997). Además, en un estudio clínico realizado con tomografía de emisión de positrones en niños de dos meses, el único conocido en el que se emplean técnicas de neuroimagen funcional en niños de corta edad, también se pone de manifiesto esta superioridad del hemisferio derecho sobre el izquierdo (Nelson, 2001, 2003). En este mismo trabajo se indica además que, aparte de aumentar la actividad en las áreas relacionadas con el procesamiento de caras, tales como el giro fusiforme, también se detecta el incremento en regiones

como el área de Broca, que en el adulto se asocian con otras funciones.

En el adolescente también los datos de actividad cerebral resultan interesantes para comprender los cambios ontogenéticos. Así, se aprecia que el nivel de actividad metabólica de la amígdala resulta similar en comparación con los adultos, con un incremento mayor de actividad ante expresiones faciales de miedo (Baird *et al.*, 1999). Sin embargo, sí se aprecian diferencias en la actividad del córtex cingulado anterior, que es precisamente una de las regiones cerebrales que sufre más cambios anatómicos y fisiológicos a lo largo de este periodo (Casey *et al.*, 1997; Bogaert *et al.*, 1998; Bush, Luu y Posner., 2000). Parece entonces que un proceso presumiblemente similar, el reconocimiento de expresiones faciales emocionales, puede involucrar circuitos corticales parcialmente diferentes según cuál sea el momento del desarrollo que estemos considerando.

Puesto que se dispone de pocos datos sobre la relación entre circuitos nerviosos y resultados conductuales en niños, pero en cambio sí se dispone de esta información en adultos, la aproximación alternativa ha sido estudiar cómo se produce el desarrollo de las estructuras implicadas en la percepción de emociones. Para ello, cabe referirse a algunos resultados encontrados sobre el desarrollo de estas estructuras en otros primates y que se tratarán posteriormente con mayor detalle, al referirnos a primates no humanos adultos. En el córtex temporal inferior de monos rhesus (*Macaca mulatta*) de entre 1 y 3 meses de edad, cuyo desarrollo madurativo equivaldría al de niños de entre 4 y 12 meses, se encuentran neuronas que responden de manera selectiva a caras, sin bien en número inferior al que se ha determinado en los monos adultos. Además, mientras que en el adulto las lesiones restringidas a esta región afectan de forma drástica al reconocimiento visual, estas mismas lesiones tienen efectos escasos cuando ocurren en el primer año de vida. A diferencia del córtex temporal inferior, la amígdala muestra un alto grado de maduración en el nacimiento y de hecho las lesiones practicadas en monos recién nacidos afectan a la producción y

a la percepción de expresiones faciales de emociones en la vida adulta. Tomados en conjunto, estos resultados indican que mientras la amígdala puede contribuir al procesamiento facial desde el principio de la vida, los circuitos temporales relacionados con la emoción tendrían un desarrollo más lento (para una revisión véase, Nelson y de Haan, 1996). Estos hallazgos podrían relacionarse con lo avanzado anteriormente respecto a las diferencias que se han encontrado en los estudios conductuales entre el desarrollo de la percepción de expresiones faciales emocionales y de otros estímulos no emocionales, como las caras (Nelson *et al.*, 2003).

Los datos procedentes de los estudios morfométricos pueden arrojar información adicional. Por ejemplo, se sabe que existe una asimetría del hemisferio derecho que afecta al lóbulo temporal en general y a la amígdala en particular, que se observaría al menos desde los cuatro años. Además, se produce un aumento en el volumen de la amígdala desde este momento hasta la vida adulta que sería significativo en el caso de los hombres pero no tanto en el de las mujeres. Sin embargo, aunque los datos morfométricos invitan a realizar interpretaciones congruentes con lo observado respecto al desarrollo emocional, lo cierto es que, por el momento, solo suponen hipótesis que habría que contrastar correlacionando medidas estructurales y conductuales (Davidson y Slagter, 2000).

1.2. Producción de expresiones faciales

1.2.1. Estudios conductuales

Como ya se ha indicado, los estudios sobre expresión facial y emoción en humanos señalan que hay ciertas configuraciones faciales que se asocian con diferentes emociones básicas desde edades muy tempranas. Partiendo de posiciones neodarwinianas, se asume que al principio de la vida existe una concordancia invariable entre el sentimiento “subjetivo” y la expresión facial “objetiva” característica de cada una de estas emociones básicas, que posibilitaría la

comunicación entre el niño y las personas de su entorno (Izard *et al.*, 1991).

Los estudios conductuales sobre expresión facial de emociones en lactantes se han llevado a cabo siguiendo dos tipos de procedimientos: los juicios realizados por sujetos adultos y los códigos de observación de la conducta facial. Los estudios de juicios son los que tienen una mayor tradición y consisten en que sujetos adultos infieran cuál es el estado emocional que muestra el niño a partir de su expresión facial. Los estudios que emplean códigos de observación, también llamados estudios de componentes expresivos, permiten que cualquier observador especializado pueda codificar los cambios faciales que caracterizan una determinada expresión emocional, lo que añade una mayor fiabilidad al procedimiento. Entre los códigos de observación destacan el FACS de Ekman y Friesen (1978), el MAX de Izard (1979) o la versión del FACS para lactantes denominada BabyFACS (Oster, 2003).

Los resultados principales de estos estudios indican que: (1) los lactantes expresan las emociones básicas de alegría, ira, desagrado, miedo, tristeza y sorpresa; (2) las expresiones faciales correspondientes a las emociones básicas se manifiestan a lo largo del desarrollo en el momento en que adquieren un valor adaptativo para el individuo; (3) la expresión facial más frecuente en condiciones habituales es la correspondiente a la emoción de alegría; (4) las expresiones faciales de emociones básicas están compuestas por las mismas acciones musculares descritas en adultos y; (5) dichas expresiones aparecen en condiciones estímulares muy concretas, que resultan muy semejantes en las distintas culturas (Stenberg, Campos y Emde, 1983; Iglesias, Loeches y Serrano, 1989; Malatesta *et al.*, 1989; Weinberg y Tronick, 1994; Carvajal e Iglesias, 1997; Camras *et al.*, 1998).

Debido a su mayor frecuencia, la expresión facial que ha sido más estudiada ha sido la correspondiente a la emoción de alegría. Así, cabe destacar que la sonrisa se observa desde la primera semana de vida, normalmente en relación con momentos de somnolencia, por lo que a estas primeras sonrisas se les atribuye un carác-

ter endógeno. La sonrisa exógena, es decir, la sonrisa en respuesta a estímulos sociales, surge más tarde, a lo largo del segundo mes de vida y se asocia con dirigir la mirada hacia la cara de la persona con la que se interactúa (Emde, McCartney y Harmon, 1971). Las primeras sonrisas sociales suelen estar precedidas por ciertos movimientos de las cejas que parecen ser la consecuencia del elevado nivel de atención visual que al lactante le requiere formar un esquema de la cara del adulto (Lewis y Roseblum, 1978). Además, los lactantes son capaces de mostrar distintos tipos de sonrisas, de acuerdo con las demandas de la situación; entre estos tipos el más común es el que se denomina sonrisa Duchenne, en la que la elevación bilateral de las comisuras de los labios se asocia a la elevación de las mejillas (Fox y Davidson, 1984; Messenger, Fogel y Dickson, 1999). Hay que destacar también que, con un ligero retraso, este mismo tipo de sonrisa se observa igualmente en niños con trastornos del desarrollo tales como el síndrome de Down (Cicchetti y Sroufe, 1976; Berger y Cunningham, 1986; Carvajal e Iglesias, 2001).

1.2.2. *Correlatos neurobiológicos*

Los estudios psicofisiológicos y neuropsicológicos sobre expresión facial de emociones en lactantes resultan muy escasos y, por el momento, ninguno de ellos ha empleado técnicas de neuroimagen. Concretamente, los datos psicofisiológicos apuntan a que al igual que sucede en adultos, los niños en edades tan tempranas como los 10 meses, muestran ciertas asimetrías en áreas prerrolándicas mientras expresan emociones (Tucker, 1981; Davidson y Fox, 1982; Fox y Davidson, 1984; Ahern y Schwartz, 1985; Davidson *et al.*, 1990; Davidson, 1992). Dichas asimetrías apuntan hacia una mayor actividad del hemisferio izquierdo en estados emocionales positivos y una mayor actividad del hemisferio derecho en estados negativos. Los resultados con potenciales cerebrales relacionados con expresiones faciales se amplían con los datos procedentes de muestras en las que los niños son hijos de mujeres con de-

presión. Esta población es de especial interés en la medida en que se sabe que en la vida adulta estos niños presentan un mayor riesgo de presentar dificultades emocionales e incluso cuadros psicopatológicos de mayor o menor gravedad (Ghodsian, Zajicek y Wolkind, 1984; Redding, Harmon y Morgan, 1990). Cuando se ha estudiado a estos niños en el segundo año de vida, se pone de manifiesto que muestran menos expresiones positivas que los niños de madres no depresivas (Field, 1992). Además, se observa una reducción en la actividad del hemisferio izquierdo con respecto al hemisferio derecho, tanto en condiciones neutras como en situaciones que incluyen estados emocionales positivos (Field *et al.*, 1995; Dawson *et al.*, 1999).

Aunque se dispone de un cuerpo amplio de datos neuropsicológicos sobre niños con daños cerebrales tempranos, la mayor parte de ellos se refieren a características cognitivas generales o tratan el lenguaje de forma específica. Entre los estudios específicos sobre expresión facial de emociones, el mayor número de ellos han partido de muestras de niños en edad escolar y de adolescentes. Estos trabajos encuentran resultados similares a los obtenidos con muestras de adultos ya que, en términos generales, las lesiones en el hemisferio derecho producen problemas en el comportamiento socioemocional y suelen conllevar un manejo inadecuado de la conducta expresiva facial y del contacto ocular (Voeller, Hanson y Wendt 1988). Hay otras evidencias indirectas que avalan la misma conclusión, una de ellas es la procedente de la valoración neuropsicológica de niños con el trastorno de aprendizaje no verbal (Rourke, 1995; Ellis y Gunter, 1999). Esta denominación se emplea para designar a aquellos niños que presentan una serie de déficits no verbales que afectan tanto a su rendimiento escolar como a sus habilidades socioemocionales. Entre estos déficits se incluyen ciertos deterioros en la capacidad para producir y percibir correctamente expresiones faciales. El trastorno en el aprendizaje no verbal se ha relacionado con disfunciones del hemisferio derecho derivadas de malformaciones ligeras e inespecíficas de la sustan-

cia blanca cerebral. Aunque la evidencia neurobiológica en este caso resulta menos clara que la procedente de sujetos con daños cerebrales manifiestos, se dispone de resultados de estudios de neuroimagen funcional, que avalan este planteamiento (Maestú *et al.*, 2003).

Cuando se atiende a las consecuencias de los daños cerebrales en el periodo perinatal, tan sólo dos trabajos han considerado, entre ellas, posibles alteraciones en la conducta expresiva. Así, Nass y Koch (1987) diseñaron un cuestionario dirigido a padres de niños con edades comprendidas entre 1 y 3 años en el que se les pedía que valoraran distintas características del temperamento de sus hijos. Sus resultados indican que, a juicio de sus padres, los niños con lesiones en el hemisferio derecho puntuaban de forma más negativa que los niños con lesiones en el hemisferio izquierdo. Aunque este estudio presenta la limitación de recoger las impresiones generales de los padres, sus conclusiones apuntan que las lesiones perinatales en el hemisferio derecho tienen mayores consecuencias sobre el temperamento que las lesiones en el hemisferio izquierdo.

Por su parte, Snitzer *et al.* (1995) llevaron a cabo tres estudios complementarios en los que analizaban mediante el FACS el comportamiento expresivo de 12 niños normales y 12 con lesiones focales de origen perinatal, de edades comprendidas entre los 6 y los 24 meses. En 10 de estos niños las lesiones afectaban a regiones postrolándicas, 5 del hemisferio derecho y 5 del hemisferio izquierdo, y en dos casos las lesiones se localizaban en regiones prerrolándicas, una del hemisferio derecho y otra del izquierdo. Los resultados confirman en general lo encontrado previamente por Nass y Koch (1987). Los niños con daño en regiones postrolándicas del hemisferio derecho mostraron déficits expresivos que no se observaron en los que tenían daños homólogos en el hemisferio izquierdo. Ambos estudios coinciden globalmente con los resultados sobre la asimetría hemisférica del hemisferio derecho existente en el adulto (Anderson y Phelps, 2000). Sin embargo, de forma más pormenorizada se aprecian también ciertas diferencias: mientras en los

adultos el hemisferio izquierdo parece tener más relación con emociones positivas y el derecho con emociones negativas, los resultados de Snitzer y colaboradores indican que los niños con lesiones focales en el hemisferio derecho expresan menos emociones positivas y más emociones negativas que los niños con lesiones en áreas similares del hemisferio izquierdo. En cuanto a los niños con lesiones prerrolándicas, los resultados tienen un carácter tentativo puesto que se trabajó tan sólo con dos sujetos. Aún así, la tendencia es la esperada en el adulto y el niño con daño en el hemisferio izquierdo muestra una reducción en la frecuencia de emociones positivas y en cambio un incremento en la frecuencia de emociones negativas. En todo caso, estos estudios ofrecen una importante conclusión y es que la especialización hemisférica para la expresión facial de emociones parece producirse en etapas tempranas del desarrollo.

2. Expresión facial y percepción de emociones en primates no humanos

Como en el caso de los sujetos humanos, también en otros primates se ha considerado la expresión facial de algunas emociones como un buen indicador de la conducta emocional. Darwin (1872) fue uno de los primeros autores en identificar elementos expresivos similares en primates humanos y no humanos y en señalar su posible origen común, indicando que estos movimientos habrían evolucionado hasta convertirse en señales para comunicar emociones. Posteriormente, otros autores han puesto de manifiesto que ciertas expresiones faciales son asimismo comunes en distintas especies de primates no humanos, en los que parece existir una organización cerebral para la conducta emocional similar a la nuestra (Myers y Swett, 1970; Myers, 1972; deWall, 1989). Este argumento cobra más fuerza cuando los estudios se centran en aquellos primates genéticamente más próximos, como los grandes simios y, en particular, el chimpancé (*Pan troglodytes*) en los

que la conducta facial constituye uno de los canales más utilizados para comunicar y regular las relaciones sociales. Además, existe un alto grado de similitud entre su musculatura facial y la humana y también en su inervación a partir del nervio facial (Seiler, 1976). Sin embargo, los estudios concretos sobre la posible lateralización de la percepción y producción de expresiones faciales de emociones en primates no humanos son muy recientes y todavía escasos, pero señalan la existencia de asimetrías en la conducta emocional similares a las encontradas en el hombre. A continuación se revisan estos estudios, incluyendo aquellas aproximaciones neurobiológicas y conductuales que, aún no habiendo considerado aspectos directamente relacionados con la emoción, aportan algún tipo de información relevante y complementaria al respecto.

2.1. Percepción de expresiones faciales

2.1.1. Estudios de célula única

Una de las líneas de investigación más interesantes y con mayor tradición en el estudio de las bases neurobiológicas de la percepción de estímulos faciales en primates no humanos sugiere la presencia en el córtex temporal inferior de neuronas especializadas en el procesamiento de caras. En este sentido, durante más de dos décadas se han llevado a cabo investigaciones que, mediante microelectrodos, han registrado la actividad de células particulares ante tareas de discriminación de estímulos faciales en monos rhesus (para una revisión, ver Tovee y Cohen-Tovee, 1993) Para la mayor parte de los investigadores, los resultados sugieren que células localizadas en el córtex temporal inferior son muy sensibles a estímulos faciales, incluso cuando estos estímulos son sometidos a transformaciones que afectan a su orientación, tamaño o color. Además, cabe señalar que parece existir un mayor número de estas neuronas temporales, sensibles selectivamente a estímulos faciales, en el hemisferio derecho que en el izquierdo (Perret, Rolls y Caan, 1982) y que algunas de estas células responden de forma muy

específica a expresiones faciales particulares, con independencia de las distintas orientaciones de la cabeza (de frente o de perfil) (Perret *et al.*, 1988). Igualmente, se ha puesto de manifiesto que una pequeña porción de células localizadas en el giro temporal superior responde a ciertas expresiones faciales, con independencia de la identidad del sujeto, mientras que otras, en el giro temporal inferior responden a la identidad del sujeto, independientemente de la expresión (Hasselmo, Rolls y Baylis, 1989).

2.1.2. Estudios conductuales

Hamilton (1977) fue el primero en investigar la existencia de posibles asimetrías en la percepción de expresiones faciales en primates no humanos. Utilizando como muestra monos rhesus no halló evidencias de una especialización hemisférica que estuviera relacionada con procesos de discriminación basados en rasgos faciales. En un trabajo posterior, Overman y Doty (1982) obtuvieron resultados similares. Estos autores llevaron a cabo un estudio en el que presentaron a 20 sujetos humanos y a 6 monos rhesus estímulos quiméricos contruados a partir de la mitad izquierda o derecha, duplicada y rotada, de expresiones faciales neutras humanas y de rhesus. Solo los sujetos humanos, pero no los rhesus, señalaron los estímulos quiméricos compuestos por las dos mitades derechas como más parecidos al original, que los estímulos quiméricos formados por las mitades izquierdas, y solo cuando se trataba de expresiones faciales humanas. Este resultado es consistente, además, con la hipótesis de que existe una tendencia a prestar más atención a lo que aparece en el campo visual izquierdo, que se corresponde con el lado derecho de la cara del emisor, y, por tanto, con la hipótesis de la dominancia del hemisferio derecho para procesar información facial. El hecho de que la asimetría fuera hallada sólo en el caso de los seres humanos y sólo para caras humanas entra en contradicción parcialmente con los estudios de microelectrodo de célula única, que indican respuestas neurales relativamente indiscrimina-

das de los monos rhesus tanto ante caras humanas como no humanas.

Más recientemente, con la acumulación de datos sobre el procesamiento de caras, ha emergido un contexto diferente. Hamilton y Vermeire (1983, 1988) encontraron en monos rhesus comisuromizados una superioridad del hemisferio derecho en tareas de discriminación de individuos de su misma especie, así como de sus expresiones faciales. En 19 de los 27 monos comisuromizados estudiados el hemisferio derecho presentaba una clara ventaja sobre el izquierdo cuando se trataba de discriminar entre dos fotografías de dos individuos diferentes con la misma expresión facial y dos fotografías del mismo individuo con dos expresiones faciales diferentes. En un retest llevado a cabo 6 meses después, el hemisferio derecho continuaba mostrando superioridad frente al izquierdo en las mismas tareas de discriminación. Hamilton y Vermeire (1988), usando nuevas fotografías de los mismos sujetos, demostraron que estos procesos lateralizados implican la consideración de atributos faciales y no de detalles incidentales de las fotografías. En el mismo trabajo, estos autores encontraron también una superioridad del hemisferio izquierdo frente al derecho en la discriminación de la orientación de líneas. Sin embargo, la especialización del hemisferio izquierdo en la orientación de líneas no correlacionaba con la del hemisferio derecho en el procesamiento de caras, lo que indica que puede tratarse de funciones independientes.

Vermeire y Hamilton (1988) dieron cuenta de más similitudes entre primates humanos y no humanos al encontrar en 16 monos rhesus comisuromizados una clara superioridad del hemisferio derecho para el procesamiento de caras de individuos de la misma especie en posición normal, pero no cuando éstas eran presentadas en posición invertida. En un estudio posterior, Vermeire y Hamilton (1998) encontraron igualmente una ventaja del hemisferio derecho en monos rhesus comisuromizados, tanto en tareas de discriminación como en tareas de reconocimiento de caras de individuos de su especie. Cuando dichas caras aparecían

en posición invertida, los sujetos mostraban un peor rendimiento si eran presentadas en el hemicampo visual izquierdo y, por lo tanto, dirigidas al hemisferio derecho. Sin embargo, no se encontraron diferencias en las tareas de discriminación de los mismos estímulos invertidos respecto a estímulos en posición normal cuando estos se dirigían al hemisferio izquierdo. En conjunto, estos resultados sugieren que el reconocimiento de caras en monos rhesus es principalmente una función del hemisferio derecho y que la discriminación de caras en posición invertida se ve afectada cuando los estímulos son dirigidos lateralizadamente a este hemisferio.

El descenso en el rendimiento encontrado en la percepción de estímulos faciales cuando estos son presentados en posición invertida es conocido como el efecto inversión y ha sido extensamente estudiado en primates humanos, siendo considerado, a menudo, como un dato a favor de la existencia de un sistema específico para el procesamiento de caras, posiblemente localizado en el hemisferio derecho (Farah, Tanaka y Drain, 1995; Yin, 1969). Es objeto de debate la cuestión de en qué cantidad de especies distintas de primates no humanos aparece este mismo efecto. Por ejemplo, además de en monos rhesus, se ha observado también en chimpancés en tareas de percepción de caras humanas y sujetos de la misma especie, pero no con relación a caras de monos capuchinos (*Cebus apella*) o a estímulos consistentes en fotografías de coches (Parr et al., 1998) (Parr, Dove y Hopkins., 1998; Tomonaga, 1999) han interpretado estos resultados sugiriendo que el efecto inversión se produce en aquellos casos de percepción de estímulos con los que los sujetos han desarrollado cierta familiaridad. Ello apoyaría la idea de que este fenómeno es resultado del uso de estrategias perceptivas asociadas al patrón de procesamiento de la información del hemisferio derecho y perfiladas al tratar con estímulos familiares (Carey y Diamond, 1977; Diamond y Carey, 1986; Benton, 1980). En contraste con lo hallado en chimpancés, los datos procedentes de estudios con otros primates son menos claros, con cierta evidencia del efec-

to inversión para algunos autores (Dittrich, 1990; Swartz, 1983; Tomonoga, 1994) pero no para otros (Bruce, 1982; Parr, Winslow y Hopkins, 1999; Rosenfeld y Van Hoesen, 1979).

Aunque no sea un aspecto de especial relevancia en este apartado, más orientado a la revisión de las asimetrías que tienen lugar en la percepción de expresiones faciales, las cuestiones de la familiaridad de los estímulos y del uso de estrategias diferentes de análisis de la información por parte de cada uno de los dos hemisferios cerebrales están íntimamente relacionadas con una de las dicotomías globales que se proponen para explicar las asimetrías cerebrales en primates humanos y no humanos. Se ha sugerido que la actividad del hemisferio derecho se corresponde con un estilo holístico o configuracional de procesamiento de la información, mientras que el hemisferio izquierdo analizaría detalles o características aisladas (Bradshaw y Nettleton, 1981). Esta hipótesis fue puesta a prueba con babuinos (*Papio papio*) y chimpancés usando paradigmas experimentales comparables de división de los dos hemisferios visuales (Deruelle y Fagot, 1997; Fagot y Deruelle, 1997; Hopkins, 1997). Los sujetos debían emparejar un estímulo con el más parecido entre dos alternativas, basándose o bien en las características individuales o en la configuración global de los estímulos. Los chimpancés mostraron una ventaja del hemicampo visual derecho, hemisferio izquierdo, en el procesamiento analítico, y una ventaja, casi significativa, del hemicampo visual izquierdo, hemisferio derecho, en el configuracional (Hopkins, 1997). Los babuinos mostraron un patrón de lateralización similar, con una ventaja del hemicampo visual izquierdo en el holístico y una ventaja, casi significativa, del hemicampo visual derecho en el analítico.

Por último, tan solo un estudio ha explorado la existencia de asimetrías hemisféricas en la percepción de expresiones faciales de emociones en grandes simios. Morris y Hopkins (1993) encontraron una ventaja del hemicampo visual izquierdo en tres chimpancés en una tarea de discriminación de estímulos humanos. Utilizando el paradigma de discriminación visual li-

bre de Levy (Levy *et al.*, 1983), estos autores entrenaron a los sujetos para elegir la fotografía con la cara alegre frente a una fotografía del mismo individuo con una expresión facial compuesta por una mitad neutra y una mitad sonriente. Cada mitad podía ser la izquierda o la derecha de la expresión completa, y estar colocada en su lado original o en el opuesto. En el 62% del total de los ensayos los chimpancés seleccionaron los estímulos en los que se mostraba la mitad sonriente en el lado izquierdo y, por tanto, con mayor probabilidad de ser percibidos por su hemicampo visual izquierdo y analizados por su hemisferio derecho.

2.2. Producción de expresiones faciales

Se conoce muy poco acerca de la contribución relativa de los hemisferios cerebrales en la producción de expresiones faciales en primates no humanos. Ifune, Vermiere y Hamilton (1984) presentaron a monos rhesus comisuromizados secuencias de vídeo de primates humanos y no humanos, además de segmentos en los que aparecían otros animales y diferentes objetos. Observaron que se producían más expresiones faciales de sumisión y agresivas durante la estimulación del hemisferio derecho que durante estimulación del izquierdo.

Hauser (1993), trabajando con monos rhesus neurológicamente normales, encontró que durante la producción de expresiones faciales el lado izquierdo de la cara comienza a moverse antes y es más expresivo que el lado derecho, según se desprende del número de arrugas faciales producidas y de la altura en el desplazamiento de las comisuras de la boca. Esta asimetría facial se comprobó en el caso de 4 expresiones faciales diferentes originadas espontáneamente durante las interacciones sociales habituales de los sujetos (miedo, cópula, amenaza con boca abierta y amenaza con retracción de orejas). Además, este mismo autor creó estímulos quiméricos a partir de las expresiones de miedo de 3 monos rhesus, emparejando mitades izquierdas o derechas de expresiones faciales originales con su duplicado simétrico. De los 43 sujetos humanos que actuaron como

jueces en una tarea de percepción de estos estímulos, 41 seleccionaron los compuestos por las dos mitades izquierdas, atendiendo al criterio de mayor expresividad y semejanza con la expresión original.

En un estudio similar al de Hauser, Hook-Costigan y Rogers (1998) hallaron en marmosetes (*Callithrix jacchus*) resultados ligeramente diferentes. Estos autores evaluaron asimetrías en la producción de expresiones faciales provocadas por los autores, bajo situaciones experimentales controladas y grabadas en video. Dos expresiones faciales se daban acompañadas de vocalizaciones, la correspondiente a la expresión de miedo y la de contacto social y una tercera correspondió a una expresión de miedo sin vocalización. Para todas las imágenes dentro de cada categoría de expresión facial, los autores midieron el área de la apertura de la boca a la izquierda o derecha de la línea media de la cara, para cuantificar la intensidad de la expresión en uno y otro lado. Además, se tomó la distancia desde cada comisura a dicha línea media como otro índice de posible asimetría facial. Hook-Costigan y Rogers encontraron que el área del lado izquierdo de la boca era mayor en el caso de la expresión silenciosa de miedo y la expresión de miedo con vocalización, mientras que el área del lado derecho resultó mayor en la de contacto social. También se encontró asimetría facial para la medida de longitud de las comisuras de la boca, que fue mayor en el lado izquierdo de la cara para las dos expresiones de miedo.

Sólo recientemente se ha realizado una investigación sobre asimetrías en la producción de expresiones faciales en grandes simios, en particular en el chimpancé común. Fernández-Carriba *et al.*, (2002) estudiaron la posible existencia de asimetrías en la producción de expresiones faciales de emociones en 36 chimpancés de diferentes edades (adultos, subadultos y juveniles) durante sus interacciones naturales. Las expresiones seleccionadas fueron las de mirada hostil (ira), ladrido (ira), dientes descubiertos con chillido (ira-miedo), dientes descubiertos en silencio (miedo), gimoteo (frustración-tristeza-miedo), cara de juego (alegría), cara de

aullido (excitación-afecto), puchero (tristeza) y neutra, todas ellas correspondientes con las ya descritas por otros autores para esta especie (Van Hoof, 1962, Chevalier-Skolnikoff, 1973; Parr, Preuschoft y de Wall, 2002). La asimetría en la expresión se cuantificó atendiendo a los índices objetivos de estimación de área y longitud utilizados por Hook-Costigan y Rogers, en el estudio que se acaba de describir. Además de este índice, también se consideraron indicadores subjetivos basados en juicios de humanos sobre la intensidad emocional y la expresividad de uno y otro lado de la cara de los chimpancés. De acuerdo con el paradigma de presentación de estímulos quiméricos usado en humanos (Strauss y Moscovitch, 1981), se procedió a manipular las imágenes de las expresiones faciales de los chimpancés para construir estímulos quiméricos. Estos estímulos se consiguieron separando las dos mitades de la cara por la línea media perpendicular y uniendo posteriormente cada mitad con una copia reflejada de sí misma, de manera que de cada expresión original se obtuvieron dos expresiones quiméricas, derecha-derecha e izquierda-izquierda, del mismo tamaño que las normales. Estos estímulos se presentaron en pantalla de ordenador a sujetos humanos, con indicación de que seleccionaran la expresión facial que fuera más intensa de cada par de imágenes precedente de la misma expresión original.

Las medidas objetivas y los indicadores subjetivos pusieron de manifiesto que el lado izquierdo de la cara estaba más implicado que el derecho en la producción de las expresiones faciales de las emociones estudiadas. Ello podría sugerir, al igual que ocurre en nuestra especie, una mayor especialización del hemisferio derecho en la conducta emocional. Tal efecto se ha encontrado con independencia de la edad o sexo de los chimpancés, de que las expresiones faciales se acompañen o no de vocalizaciones, así como de que la valencia de la emoción subyacente sea positiva o negativa.

El hallazgo en chimpancés de una mayor especialización del hemisferio cerebral derecho en la percepción y producción de expresiones faciales de emociones es básicamente consis-

tente con lo encontrado sujetos humanos. A pesar del reducido número de investigaciones de las que se dispone en relación con la dimensión filogenética y de la falta de propuestas generales que permitan considerar e interpretar

de forma conjunta datos procedentes de humanos y de otros primates, esta especialización funcional para la emoción, podría ser un fenómeno surgido tempranamente en la filogenia de nuestra especie.

Referencias

- Adolphs, R. (2002). Neural systems for recognizing emotion. *Current Opinion in Neurobiology*, 12, 169-177.
- Adolphs, R., Jansari, A. y Tranel, D. (2001). Hemispheric perception of emotional valence from facial expressions. *Neuropsychology*, 15, 516-24.
- Adolphs, R., Tranel, D., Damasio, H. y Damasio, A. (1994). Impaired recognition of emotion in facial expressions following bilateral damage to the human amygdala. *Nature*, 372, 669-72.
- Ahern, G.L. y Schwartz, G.E. (1985). Differential lateralization for positive and negative emotion in the human brain: EEG spectral analysis. *Neuropsychologia*, 23, 745-55.
- Anderson, A.K. y Phelps, E.A. (2000). Expression without recognition: contributions of the human amygdala to emotional communication. *Psychology Science*, 11, 106-11.
- Baird, A.A., Gruber, S.A., Fein, D.A., Maas, L.C., Steingard, R.J., Renshaw, P.F., Cohen, B.M. y Yurgelun-Todd, D.A. (1999). Functional magnetic resonance imaging of facial affect recognition in children and adolescents. *Journal American Academy Child Adolescence Psychiatry*, 38, 195-199.
- Benton, A.L. (1980). The neuropsychology of facial recognition. *American Psychology*, 35, 176-86.
- Berger, J. y Cunningham, C.C. (1986). Aspects of early social smiling by infants with Down's syndrome. *Child Care and Health Development*, 12, 13-24.
- Bogaert, Van P., Wikler, D., Damhaut, P., Szliwowski, H.B. y Goldman, S. (1998). Regional changes in glucose metabolism during brain development from the age of 6 years. *Neuroimage*, 8, 62-8.
- Borod, J.C., Bloom, R.L. y Brickman, A.M. (2002). Emotional processing deficits in individuals with unilateral brain damage. *Applied Neuropsychology*, 9, 23-26.
- Borod, J.C., Cicero, B.A., Obler, L.K., Welkowitz, J., Erhan, H.M., Santschi, C., Grunwald, I.S., Agosti, R.M., Whalen, J.R. (1998). Right hemisphere emotional perception: evidence across multiple channels. *Neuropsychology*, 12, 446-58.
- Borod, J.C., Koff, E., Perlman, Lorch, M. y Nicholas, M. (1986). The expression and perception of facial emotion in brain-damaged patients. *Neuropsychologia*, 24, 169-80.
- Bornstein, M.H. y Arterberry, M.E. (2003). Recognition, discrimination and categorization of smiling by 5-month-old infants. *Developmental Science*, 6, 585-599.
- Bowers D, Blonder LX, Feinberg T, Heilman KM. (1991). Differential impact of right and left hemisphere lesions on facial emotion and object imagery. *Brain*, 114, 2593-609.
- Bradshaw, J.L. y Nettleton, N.C. (1983). *Human cerebral asymmetry*. Nueva Jersey: Prentice Hall.
- Braun, C.M., Denault, C., Cohen, H. y Rouleau, I. (1994). Discrimination of facial identity and facial affect by temporal and frontal lobectomy patients. *Brain Cognitive*, 24, 198-212.
- Bruce, V. (1982). Changing faces: visual and non-visual coding processes in face recognition. *British Journal Psychology*, 7, 3105-3116.
- Burton, L.A. y Labar, D. (1999). Emotional status after right vs. left temporal lobectomy. *Seizure*, 8, 116-119.
- Bush, G., Luu, P. y Posner MI. (2000). Cognitive and emotional influences in anterior cingulate cortex. *Trends Cognitive Science*, 4, 215-222.
- Campos, J. J., Barrett, K. C., Lamb, M. E., Goldsmith, H. H., & Stenberg, C. (1983). Socio-emotional development. In M. M. Haith & J. J. Campos (Eds.), *Handbook of child psychology* (Vol. 2, 783-915). Nueva York: Wiley.
- Camras, L.A., Oster, H., Campos, J., Campos, R., Ujiié, T., Miyake, K., Wang, L. y Meng, Z. (1998). Production of emotional facial expressions in European American, Japanese, and Chinese infants. *Development Psychology*, 34, 616-28.
- Carey, S. y Diamond, R. (1977). From piecemeal to configurational representation of faces. *Science*, 195, 312-4.
- Carey, S. y R., Diamond. (1994). Are faces perceived as configurations more by adults than by children?. *Visual Cognition*, 1, 253-274.
- Caron, A.J., Caron, R.F. y MacLean, D.J. (1988). Infant discrimination of naturalistic emotional expressions: the role of face and voice. *Child Development*, 59, 604-16.
- Caron, R.F., Caron, A.J. y Myers, R.S. (1985). Do infants see emotional expressions in static faces? *Child Development*, 56, 1552-60.
- Carvajal, F. e Iglesias, J. (1997). Mother and infant smiling exchanges during face-to-face interaction in infants with and without Down syndrome. *Developmental Psychology*, 31, 277-86.
- Carvajal F. e Iglesias J. (2001). Face-to-face emotion interaction studies in Down syndrome infants. *International Journal of Behavioral Development*, 26, 104-112.
- Casey, B.J., Trainor, R., Giedd, J., Vauss, Y., Vaituzis, C.K., Hamburger, S., Kozuch, P. y Rapoport, J.L. (1997). The role of the anterior cingulate in automatic

- and controlled processes: a developmental neuro-anatomical study. *Development Psychobiology*, 30, 61-69.
- Chevalier-Skolnikoff, S. (1973). Facial expressions of emotions in non-human primates. En P. Ekman (Ed). *Darwin and facial expressions* (11-89). Nueva York: Academic.
- Chung, M.S. y Thomson, D.M. (1995). Development of face recognition. *British Journal of Psychology*, 86, 55-87.
- Cicchetti, D. y Sroufe, L.A. (1976). The relationship between affective and cognitive development in Down's Syndrome infants. *Child Development*, 47, 920-9.
- Corbetta, M. y Shulman, G.L. (2002). Control of goal-directed and stimulus-driven attention in the brain. *Nature Review Neuroscience*, 3, 201-15.
- Darwin, C. (1872). *The expression of emotions in man and animals*. Londres: Oxford University.
- Davidson, R.J. (1992). Anterior cerebral asymmetry and the nature of emotion. *Brain Cognitive*, 20, 125-51.
- Davidson, R.J. y Fox, N.A. (1982). Asymmetrical brain activity discriminates between positive and negative affective stimuli in human infants. *Science*, 218, 1235-7.
- Davidson, R.J. y Slagter, H.A. (2000). Probing emotion in the developing brain: Functional neuroimaging in the assessment of the neural substrates of emotion in normal and disordered children and adolescents. *Mental Retardation and Developmental Disabilities Research Reviews*, 6, 166-170.
- Davidson, R.J., Ekman, P., Saron, C.D., Senulis, J.A., Friesen, W.V. (1990). Approach-withdrawal and cerebral asymmetry: emotional expression and brain physiology. *International Journal of Personality and Social Psychology*, 58, 330-41.
- Davies, G.M., Ellis, H.D. y Shepherd, J.W. (1978). Face recognition accuracy as a function of mode of representation. *Journal of Applied Psychology*, 63, 180-187.
- Dawson, G., Frey, K., Panagiotides, H., Yamada, E., Hessel, D. y Osterling, J. (1999). Infants of depressed mothers exhibit atypical frontal electrical brain activity during interactions with mother and with a familiar, nondepressed adult. *Child Development*, 70, 1058-66.
- Deruelle, C. y Fagot, J. (1997). Hemispheric lateralization and global preference effects in the processing of visual stimuli by humans and baboons (*Papio papio*). *Laterality*, 2, 233-246.
- Diamond, R. y Carey, S. (1986). Why faces are and are not special: an effect of expertise. *Journal Experimental Psychology: General*, 115, 107-17.
- Dittrich, W. (1990). Representation of faces in longtailed macaques (*Macaca fascicularis*). *Ethology*, 85, 265-278.
- Dolan, R.J. (2002). Emotion, cognition, and behavior. *Science*, 298, 1191-1194.
- Donnelly, N. y Davidoff, J. (1999). The mental representations of faces and houses: Issues concerning parts and wholes. *Visual Cognition*, 6, 319-343.
- Eibl-Eibesfeldt, I. (1989). *Human Ethology*. Nueva York: Aldine de Gruyter.
- Ekman, P. (1973) (Ed.). *Darwin and facial expression*. Nueva York: Academic.
- Ekman P. y Friesen W. (1978). *The facial action coding system*. California: Consulting Psychologists.
- Ellis, H.D. y Gunter, H.L. (1999). Asperger síndrome: a simple matter of white matter?. *Trends in Cognitive Sciences*, 3, 192-198.
- Emde, R.N., McCartney, R.D. y Harmon, R.J. (1971). Neonatal smiling in REM states, IV. Premature study. *Child Development*, 42, 1657-61.
- Fagot, J. y Deruelle, C. (1997). Processing of global and local visual information and hemispheric specialization in humans (*Homo sapiens*) and baboons (*Papio papio*). *Journal Experimental Psychology: Human Perception and Performance*, 23, 429-42.
- Farah, M.J., Tanaka, J.W. y Drain, H.M. (1995). What causes the face inversion effect? *Journal Experimental Psychology: Human Perception and Performance*, 21, 628-34.
- Fernandez-Carriba, S., Loeches, A., Morcillo, A. y Hopkins, W.D. (2002). Asymmetry in facial expression of emotions by chimpanzees. *Neuropsychologia*, 40, 1523-33.
- Field T. (1992). Infants of depressed mothers. *Development and Psychopathology*, 4, 49-66.
- Field, T.M. y Walden, T.A. (1982). Production and perception of facial expressions in infancy and early childhood. *Advances Child Development Behavior*, 16, 169-211.
- Field T., Fox N., Pickens, J. y Nawrocki, T. (1995). Relative right frontal EEG activation in 3- to 6-month-old infants of depressed mothers. *Developmental Psychology*, 31, 358-363.
- Fox, N.A. y Davidson, R.J. (1984) (Eds.). *The psychobiology of affective development*. Nueva Jersey: Erlbaum.
- Freire, A. y Lee, K. (2001). Face recognition in 4- to 7-year-olds: processing of configural, featural, and paralinguistic information. *Journal Experimental Child Psychology*, 80, 347-71.
- Fridlund, A.J. (1994). *Human facial expression: An evolutionary view*. San Diego: Academic.
- Galaburda, A.M. (1995). Anatomic basis of cerebral dominance. En R.J. Davidson y K. Hugdahl (Eds.): *Brain Asymmetry* (51-74). Londres: MIT Press.
- Ghodsian, M., Zajicek, E. y Wolkind, S. (1984). A longitudinal study of maternal depression and child behaviour problems. *Journal Child Psychology and Psychiatry*, 25, 91-109.
- de Haan, M. y Nelson, C.A. (1997). Recognition of the mother's face by six-month-old infants: a neurobehavioral study. *Child Development*, 68, 187-210.
- de Haan, M., Pascalis, O. y Johnson, M.H. (2002). Specialization of neural mechanism underlying face recognition in human infants. *Journal of Cognitive Neuroscience*, 14, 199-209.
- Haig, N.D. (1986). Exploring recognition with interchanged facial features. *Perception*, 15, 235-47.
- Hamilton, C.R. (1977). An assessment of hemispheric specialization in monkeys. *Annals of the New York Academy of Sciences*, 299, 222-232.
- Hamilton, C.R. y Vermeire, B.A. (1983). Discrimination of monkey faces by split-brain monkeys. *Behavioral Brain Research*, 9, 263-75.

- Hamilton, C.R. y Vermeire, B.A. (1988). Complementary hemispheric specialization in monkeys. *Science*, 242, 1691-4.
- Hasselmo, M.E., Rolls, E.T. y Baylis, G.C. (1989). The role of expression and identity in the face-selective responses of neurons in the temporal visual cortex of the monkey. *Behavioral Brain Research*, 32, 203-18.
- Hauser, M.D. (1993). Right hemisphere dominance for the production of facial expression in monkeys. *Science*, 261, 475-7.
- Hook-Costigan, M.A., Rogers, L.J. (1998). Lateralized use of the mouth in production of vocalizations by marmosets. *Neuropsychologia*, 36, 1265-73.
- Hopkins, W.D. (1997). Hemispheric specialization for local and global processing of hierarchical visual stimuli in chimpanzees (Pan troglodytes). *Neuropsychologia*, 35, 343-8.
- Humphreys, G.W., Donnelly, N. y Riddoch, M.J. (1993). Expression is computed separately from facial identity, and it is computed separately for moving and static faces: neuropsychological evidence. *Neuropsychologia*, 31, 173-81.
- Ifune, C.K., Vermeire, B.A. y Hamilton, C.R. (1984). Hemispheric differences in split-brain monkeys viewing and responding to videotape recordings. *Behavioral Neural Biology*, 41, 231-5.
- Iglesias, J., Loeches, A. y Serrano, J.M. (1989). Expresión facial y reconocimiento de emociones en lactantes. *Infancia y Aprendizaje*, 48, 93-113.
- Izard, C.E. (1979). *The maximally discriminative facial movement coding system (MAX)*. Newark: Delaware University.
- Izard, C.E., Haynes, O.M., Chisholm, G. y Baak, K. (1991). Emotional determinants of infant-mother attachment. *Child Development*, 62, 906-17.
- Kestenbaum, R. y Nelson, C.A. (1992). Neural and behavioral correlates of emotion recognition in children and adults. *Journal Experimental Child Psychology*, 54, 1-18.
- Kinsbourne, M. (1994). Neuropsychology of attention. In D. W. Zaidel (Ed.), *Handbook of Perception and Cognition, Volume 15: Neuropsychology* (105-123). Nueva York: Academic.
- Lee, M.A., Sundberg, J.L. y Bernstein, I.H. (1993). Concurrent processes: the affect-cognition relationship within the context of the "mere exposure" phenomenon. *Percept Psychophysic*, 54, 33-42.
- Levy, J., Heller, W., Banich, M.T. y Burton, L.A. (1983). Asymmetry of perception in free viewing of chimeric faces. *Brain Cognitive*, 2, 404-19.
- Lewis M. y Roseblum, L.A. (1978) (Eds.): *The development of affect*. Nueva York: Plenum.
- Ley, R.G. y Bryden, M.P. (1979). Hemispheric differences in processing emotions and faces. *Brain and Language*, 7, 127-138.
- Ludemann, P. y Nelson, C.A. (1988). Categorical representation of facial expressions by 7-month-old infants. *Developmental Psychology*, 4, 492-501.
- Maestu F., Quesney-Molina F., Ortiz-Alonso T., Campo P., Fernandez-Lucas A., y Amo C. (2003). Cognition and neural networks, a new perspective based on functional neuroimaging. *Revista de Neurología*, 37, 962-966.
- Malatesta, C.Z., Culver, C., Tesman, J.R. y Shepard, B. (1989). The development of emotion expression during the first two years of life. *Monographic Society Research Child Development*, 5, 1-104.
- Marinkovic, K., Halgren, E. (1999). Human brain potentials related to the emotional expression, repetition and gender of faces. *Psychobiology*, 26, 348-356.
- Marklan, R. y Adams, K. (1992). The effect of type of task on children's identification of facial expression. *Journal of Nonverbal Behavior*, 16, 21-39.
- Messinger, D.S., Fogel, A., Dickson, K.L. (1999). What's in a smile? *Development Psychology*, 35, 701-8.
- Montague, D.P., Walker-Andrews, A.S. (2001). Peekaboo: a new look at infants' perception of emotion expressions. *Development Psychology*, 37, 826-38.
- Morris R.D. y Hopkins, W.D. (1993). Perception of human chimeric faces by chimpanzees: evidence for a right hemisphere advantage. *Brain Cognitive*, 21, 111-22.
- Munar, E., Roselló, J. y Sánchez-Cabaco, A. (2004). *Percepción y atención*. Barcelona: Paidós.
- Munte, T.F., Brack, M., Grootheer, O., Wieringa, B.M., Matzke, M. y Johannes, S. (1998). Brain potentials reveal the timing of face identity and expression judgments. *Neuroscience Research*, 30, 25-34.
- Myers, R.E. (1972). Role of prefrontal and anterior temporal cortex in social behavior and affect in monkeys. *Acta Neurobiologie Experimentalis*, 32, 567-579.
- Myers, R.E. y Swett, C. (1970). Social behavior deficits of free-ranging monkeys after anterior temporal cortex removal: A preliminary report. *Brain Research*, 18, 551-556.
- Nelson C.A. (2003). Can we develop a neurobiological model of human social-emotional development? Integrative thoughts on the effects of separation on parent-child interactions. *Annals New York Academy Science*, 100, 48-54.
- Nelson, C.A. (1987). The recognition of facial expressions in the first two years of life: mechanisms of development. *Child Development*, 58, 889-909.
- Nelson, C.A. y De Haan, M. (1996). Neural correlates of infants' visual responsiveness to facial expressions of emotion. *Development Psychobiology*, 29, 577-95.
- Nelson, C.A., Morse, P.A. y Leavitt, L.A. (1979). Recognition of facial expressions by seven-month-old infants. *Child Development*, 50, 1239-42.
- Nelson, C.A. (2001). The development and neural bases of face recognition. *Infant and Child Development*, 10, 3-18.
- Nelson, E.E., McClure, E.B., Monk, Ch.S., Zarah, E., Leibenluft, E., Pine, D.S. y Ernst, M. (2003). Developmental differences in neuronal engagement during implicit encoding of emotional faces: An event-related fMRI study. *Journal of Child Psychology and Psychiatry*, 44, 1015-1024.
- Ortega, J.E., Iglesias, J., Fernández, J.M. y Corraliza, J.A. (1983). La expresión facial en ciegos congénitos. *Infancia y Aprendizaje*, 21, 83-96.

- Oster, H. (1981). Recognition of emotional expression in infancy?. En M. Lamb y C. Sherrod (Eds.) *Infant social cognition: empirical and theoretical considerations* (85-125). Nueva Jersey: Erlbaum.
- Oster, H. (2003). Emotion in the infant's face: insights from the study of infants with facial anomalies. *Annals of the New York Academy of Science*, 1000, 197-204.
- Overman, W.H. J. y Doty, R.W. (1982). Hemispheric specialization displayed by man but not macaques for analysis of faces. *Neuropsychologia*, 20, 113-28.
- Parr, L.A., Dove, T. y Hopkins, W.D. (1998). Why faces may be special: evidence of the inversion effect in chimpanzees. *Journal Cognitive Neuroscience*, 10, 615-22.
- Parr, L.A., Winslow, J.T. y Hopkins, W.D. (1999). Is the inversion effect in rhesus monkeys face-specific?. *Animal Cognition*, 2, 123-129.
- Parr, L.A., Preuschoft, S. y de Waal, F.B.M. (2002). Research on facial emotion in chimpanzees: 75 years since Kohts. En F.B.M. de Waal (Ed.): *Infant chimpanzee, human child* (411-452). Nueva York: Oxford University.
- Pascalis, O., Haan, M. y Nelson, Ch.A. (2002). Is face processing species-specific during the first year of life?. *Science*, 296, 1321-1323.
- Perret, D.I., Rolls, E.T. y Caan, W. (1982). Visual neurones responsive to faces in the monkey temporal cortex. *Experimental Brain Research*, 47, 329-42.
- Perret, D.I., Mistlin, A.J., Chitty, A.J., Smith, P.A., Potter, D.D., Broennimann, R. y Haries, M. (1988). Specialized face processing and hemispheric asymmetry in man and monkey: evidence from single unit and reaction time studies. *Behavioural Brain Research* 29, 245-258.
- Phillips, M.L., Bullmore, E.T., Howard, R., Woodruff, P.W., Wright, I.C., Williams, S.C., Simmons, A., Andrew, C., Brammer, M. y David, A.S. (1998). Investigation of facial recognition memory and happy and sad facial expression perception: an fMRI study. *Psychiatry Research*, 8, 127-38.
- Preuschoft, S. (2000). Primate faces and facial expressions. *Social Research*, 67, 245-271.
- Redding, R.E., Harmon, R.J., y Morgan, G.A. (1990). Relationships between maternal depression and infants' mastery behaviors. *Infant Behavior and Development*, 14, 395.
- Rinn, W.B. (1984). The neuropsychology of facial expression: A review of the neurological and psychological mechanisms for producing facial expression. *Psychological Bulletin*, 95, 52-77.
- Rosenfeld, S.A. y Van Hoesen, G.W. (1979). Face recognition in the rhesus monkey. *Neuropsychologia*, 17, 503-509.
- Rourke, B.P. (1995). *Syndrome of Nonverbal Learning Disabilities: Neurodevelopmental Manifestations*. Nueva York: Guilford.
- Royer, S., Martina, M., Paré, D. (2000). Polarized synaptic interactions between intercalated neurons of the amygdala. *Journal of Neurophysiology*, 83, 3509-3518.
- Scherer, K. y Ekman, P. (1984) (Eds.) *Approaches to emotion*. Nueva Jersey: LEA.
- Schmitt, J.J., Hartje, W., Willmes, K. (1997). Hemispheric asymmetry in the recognition of emotional attitude conveyed by facial expression, prosody and propositional speech. *Cortex*, 33, 65-81.
- de Schonen, S. y Mathivet, E. (1989). First come, first served: A scenario about the development of hemispheric specialization. *European Bulletin of Cognitive Psychology*, 9, 33-44.
- Schwarzer, G., Massaro, D.W. (2001). Modeling face identification processing in children and adults. *Journal Experimental Child Psychology*, 79, 139-61.
- Schwartz, G. M., Izard, C. E., y Ansel, S. E. (1985). The 5-month-old's ability to discriminate facial expressions of emotion. *Infant Behaviour & Development*, 8, 65-77.
- Seiler, R. (1976). *Die Gesichtsmuskeln der primaten. Kriterien zur homologie und vermutlichen phylogenese der Gesichtsmuskeln bei primaten einschliesslich mensh*. Habilitationsschrift: Universität Kiel.
- Seitz, K. (2002). Parts and wholes in person recognition: developmental trends. *Journal Experimental Child Psychology*, 82, 367-81.
- Serrano, J.M., Iglesias, J., Loeches, A. (1992). Visual discrimination and recognition of facial expressions of anger, fear, and surprise in 4- to 6-month-old infants. *Developmental Psychobiology*, 25, 411-25.
- Serrano, J.M., Iglesias, J., Loeches, A. (1995). Infants' responses to adult static facial expressions. *Infant Behavior and Development*, 18, 477-482.
- Sonneville, L.M.J., Verschoor, C.A., Njiokiktjien, C., Op het Veld, V., Toorenaar, N. y Vranken, M. (2002). Facial identity and facial emotions: Speed, accuracy, and processing strategies in children and adults. *Journal and Clinical and Experimental Neuropsychology*, 2, 200-213.
- Stevens, D.E. y Terrie E. (1988). Neuropsychological profiles of an Asperger's syndrome case with exceptional calculating ability. *Clinical Neuropsychologist*, 2, 228-238.
- Strauss, E. y Moscovitch, M. (1981). Perception of facial expressions. *Brain and Language*, 13, 308-32.
- Sutton, S.K., Davidson, R.J., Donzella, B., Irwin, W. y Dotts, D.A. (1997). Manipulating affective state using extended picture presentations. *Psychophysiology*, 34, 217-26.
- Swartz, K.B. (1983). Species discrimination in infant pigtail macaques with pictorial stimuli. *Development Psychobiology*, 16, 219-31.
- Tanaka, J.W., Kay, J.B., Grinell, E., Stansfield, B. y Szechter, L. (1998). Face recognition in young children: When the whole is greater than the sum of its parts. *Visual Cognition*, 5, 479-496.
- Tomonaga, M. (1999). Inversion effect in perception of human faces in a chimpanzee. *Primates*, 40, 417-438.
- Tovee, M.J. y Cohen-Tovee, E.M. (1993). The neural substrate of face processing models: a review. *Cognitive Neuropsychology*, 10, 505-528.
- Tucker, D.M. (1981). Lateral brain function, emotion and conceptualization. *Psychological Bulletin*, 89, 19-46.

- van Hoof, J.A.R.A.M. (1962). Facial expressions in higher primates. *Symposia of the Zoological Society of London*, 8, 97-125.
- Vermiere, B.A. y Hamilton, C.R. (1998). Inversion effect for faces in split-brain monkeys. *Neuropsychologia* 36, 1003-1014.
- Voeller, K.K., Hanson, J.A. y Wendt, R.N. (1988). Facial affect recognition in children: a comparison of the performance of children with right and left hemisphere lesions. *Neurology*, 38, 1744-8.
- Walker-Andrews, A.S. (1997). Infants' perception of expressive behaviors: differentiation of multimodal information. *Psychology Bulletin*, 12, 437-56.
- de Waal, F.B.M. (1989) *Peacemaking among primates*. Cambridge: Harvard University.
- Weinberg, M.K. y Tronick, E.Z. (1994). Beyond the face: an empirical study of infant affective configurations of facial, vocal, gestural, and regulatory behaviors. *Child Development*, 65, 1503-15.
- Wild, H.A., Barrett, S.E., Spence, M.J., O'Toole, A.J., Cheng, Y.D. y Brooke, J. (2000). Recognition and sex categorization of adults' and children's faces: examining performance in the absence of sex-stereotyped cues. *Journal Experimental Child Psychology*, 77, 269-91.
- Yin, R.K. (1969). Looking at upside-down faces. *Journal of Experimental Psychology*, 81, 141-145.
- Young-Browne, G.; Rosenfeld, H. y Horowitz, F. (1979). Infant discrimination of facial expressions. *Child Development*, 48, 555-562.

(Artículo recibido: 13-9-2004, aceptado: 28-9-2004)