

**APRECIACIÓN ESTÉTICA DE ESTÍMULOS ABSTRACTOS Y FIGURATIVOS:  
DATOS CONDUCTUALES Y REGISTROS CEREBRALES**

Tesis Doctoral

AUTOR:  
Albert Flexas Oliver

DIRECTORES:  
Camilo J. Cela-Conde  
Enric Munar

Departamento de Psicología  
Departamento de Filosofía y Trabajo Social

Universitat de les Illes Balears  
4 de novembre de 2013

# CONTENIDO

INTRODUCCIÓN .....	2
Conducta y cognición moral .....	2
Producción y apreciación estética .....	4
Claves cerebrales de la apreciación estética .....	5
PARTE 1 - ESTADO DE LA CUESTIÓN EN NEUROESTÉTICA.....	6
PARTE 2 - NUEVOS ANÁLISIS DE MEG EN NEUROESTÉTICA .....	8
Campos Evocados (ERF).....	8
Tiempo-Frecuencia (TF).....	8
Análisis adicionales.....	9
PARTE 3 – IMPRESIÓN ESTÉTICA INICIAL NEGATIVA .....	10
PARTE 4 – EL PRIMING AFECTIVO MODULA LA APRECIACIÓN ESTÉTICA .....	11
PARTE 5 – APRECIACIÓN ESTÉTICA ANTE ESTÍMULOS ABSTRACTOS Y FIGURATIVOS.....	13
Resultados adicionales .....	14
CONCLUSIONES .....	16
REFERENCIAS .....	19

## INTRODUCCIÓN

Este trabajo doctoral, organizado como un compendio de artículos, ha sido realizado con el apoyo de la beca de Formación de Profesorado Universitario (FPU) con referencia AP2008/02284 (Ministerio de Educación) otorgada a Albert Flexas Oliver. Las investigaciones de este doctorando se enmarcan en el trabajo del grupo *Evolución y Cognición Humana* (EvoCog), asociado al Instituto de Física Interdisciplinar y Sistemas Complejos (IFISC) del Consejo Superior de Investigaciones Científicas (CSIC) y la Universidad de las Islas Baleares (UIB). Dicho grupo se centra en el estudio de los rasgos que nos hacen específicamente humanos, desde un enfoque evolutivo-cognitivo.

Aunque el consenso no es unánime, hay ciertos indicios que apuntan que el lenguaje, la capacidad moral y la apreciación estética son las principales apomorfias (rasgos exclusivos) funcionales de la especie humana. Sin embargo, de estos tres rasgos sólo el lenguaje tiene algunas características anatómicas y genéticas a las que se puede seguir una pista, más o menos clara, a través de la comparación tanto de fósiles como de genomas recuperados. En cambio, la evolución del comportamiento moral requiere una deducción más indirecta, por ejemplo a través de la presencia de lesiones o señales de envejecimiento en los fósiles que pueden indicar el cuidado de ancianos y enfermos, o mediante la comparación con las conductas “altruistas” de otros primates. Por otra parte, la evolución de la capacidad estética se interpreta a través del registro arqueológico.

Así pues, moral y estética suponen todo un reto para el estudio de la cognición humana y su evolución, por lo que el grupo EvoCog está centrando sus esfuerzos en desvelar algunas de las incógnitas de estos dos rasgos específicamente humanos a través de distintos proyectos de los que el más reciente, aún en activo, es el de “La naturaleza moral y estética humana. Caracterización sistemática de los rasgos derivados humanos de moral y estética” (referencia FFI2010-20759 del Ministerio de Economía y Competitividad). Dicho proyecto se plantea profundizar en la naturaleza de dichos valores de moral y estética, así como de sus posibles rasgos evolutivos comunes. El trabajo doctoral que se presenta está enmarcado en el mencionado proyecto, con el objetivo principal de conseguir una caracterización más detallada de lo que supone a nivel cognitivo y neural el proceso de apreciación estética. Además, comparte con el proyecto, y como objetivo secundario de este trabajo, la detección de posibles circuitos neuronales compartidos por los procesos de estética y moral.

### CONDUCTA Y COGNICIÓN MORAL

Charles Darwin indicó que el *moral sense* es el más notorio de los caracteres que nos distinguen de cualquier otro animal, incluidos el resto de primates, cuando se habla de capacidades intelectuales. Darwin se refiere a la capacidad de evaluación de los comportamientos, distinguiendo “buenos” y “malos”, no a la ejecución de dichos comportamientos. De hecho, es importante señalar que dicha capacidad moral no nos da el monopolio de conductas que pueden considerarse genuinamente “morales”, como puede ser la conducta altruista.

La conducta altruista es un fenómeno que se da en diferentes especies. Llevada al extremo va aparentemente en contra de la selección natural planteada por la teoría de la evolución: una variante genética que promueva comportamientos encaminados a favorecer la adaptación de otros individuos en detrimento de la de uno mismo es, en principio, poco adaptativa y no será seleccionada porque sus individuos perderán aptitud biológica, definida como la capacidad de transmisión de las características personales a la progenie. Ni Darwin ni la llamada teoría de la “selección de parentesco” (Wynne-Edwards, 1962) pudieron ofrecer explicaciones convincentes acerca de comportamientos altruistas como el de los insectos sociales. Fue el modelo de Hamilton (1964) el que proporcionó una explicación capaz de hacer compatible el comportamiento altruista con la selección de genes que promueven la adaptación. La *inclusive fitness* de Hamilton se basa en el hecho de que los individuos estrechamente emparentados comparten muchos genes. La presencia de los genes comunes en generaciones posteriores puede conseguirse por tanto favoreciendo la reproducción de los familiares cercanos. Aunque un acto altruista impida transmitir los propios genes, como es el caso del cuidado de las larvas por parte de las castas estériles en hormigas, termitas, abejas y avispas, las posibilidades de transmisión

de otras copias de esos genes aumentan porque el beneficiario es un pariente cercano. Otros modelos como la reciprocidad directa e indirecta (que podrían resumirse con un instintivo “hoy por ti, mañana por mí o por uno de los nuestros”) pueden explicar niveles menos extremos de conductas altruistas (Nowak & Highfield, 2011), y también la reciprocidad en redes y la selección grupal (como un instintivo “uno para todos y todos para uno”). Lo que está claro en toda conducta altruista es que se da en especies de naturaleza social. Así, es razonable pensar que nuestros antepasados, como seres sociales que eran, debían mostrar este tipo de conductas. La incógnita es: ¿cuándo apareció ese “sentido moral” que va más allá de la mera conducta altruista? ¿qué indicios quedan en el registro fósil y arqueológico para rastrear la conducta y la cognición moral?

Se ha defendido que los enterramientos encontrados en yacimientos antiguos son muestras de comportamiento moral, en tanto que su intencionalidad sugiere creencias religiosas. Pero también podría ser que fueran simples conductas higiénicas. Sea cual fuere el caso, este tipo de comportamientos fúnebres nos proporciona una excelente conservación de los fósiles enterrados y esto permite detectar presuntas dolencias letales en individuos que las sobrevivieron más o menos tiempo, probablemente debido a la ayuda de otros miembros del grupo. Parece indiscutible que este tipo de cuidado a los enfermos sucedía hace aproximadamente 200.000 años (Bonmatí et al., 2010) pero algunas pruebas podrían indicar que estos comportamientos ya habrían sucedido hace más de 1.7 millones de años (Lordkipanidze et al., 2005).

Más allá de estos indicios, se hace difícil rastrear la conducta y la cognición moral de nuestros antepasados. Aún así, disponemos de otros enfoques para investigar la evolución de este rasgo cognitivo, al igual que el de la estética. Dichos enfoques pasan por estudiar el comportamiento humano moderno: los estudios conductuales y la variabilidad entre diferentes culturas, los estudios comparativos con otros primates, la neuroimagen y los modelos computacionales nos permiten entender mejor estas capacidades y plantear hipótesis sobre su evolución.

En este sentido, el estudio de la cognición moral ha avanzado mediante experimentos conductuales y de neuroimagen (Greene, Sommerville, Nystrom, Darley, & Cohen, 2001; Greene, Nystrom, Engell, Darley, & Cohen, 2004). Estas investigaciones han sentado las bases de una interesante forma de aproximación a la naturaleza de la capacidad moral humana. Se trata del análisis de las respuestas conductuales y cerebrales de participantes que deben emitir un juicio moral sobre unos dilemas concretos. En particular, se trata de dilemas en los que el protagonista tiene la oportunidad de matar una persona para salvar a otras varias (o muchas). Dichos dilemas están contruidos con el objetivo de determinar básicamente cómo influyen 4 dimensiones en la respuesta del participante (Moore, Clark, & Kane, 2008):

- la dimensión personal/impersonal distingue si hay un contacto más o menos directo del protagonista con la persona que “sacrifica” a través de su acción para salvar a los demás, o por el contrario hay algún tipo de mecanismo que media la acción.
- la dimensión instrumental/accidental distingue si la acción que provoca la muerte es en sí misma un instrumento de salvación, o por el contrario se trata de un daño colateral inevitable.
- la dimensión beneficio propio/ajeno distingue si el protagonista está incluido entre las personas que se salvan si realiza la acción, o por el contrario no está en peligro.
- la dimensión muerte evitable/inevitable distingue si la persona a la que el protagonista mata para salvar a las demás moriría de todas maneras (con los demás, por ejemplo) o por el contrario es una persona que no está en peligro.

En este marco, desde el grupo EvoCog se planteó la influencia que puede tener la religión en el momento de emitir este tipo de juicios. Por ello se decidió comparar las respuestas a esos dilemas entre dos grupos de participantes: religiosos y ateos. Como primera aproximación se estudió un grupo de mujeres cristianas y se compararon sus respuestas comportamentales y cerebrales con las de un grupo de mujeres ateas. El planteamiento, métodos, resultados y conclusiones de esta investigación pueden

encontrarse en el **primer artículo anexo** a este documento (Christensen, Flexas, de Miguel, Cela-Conde, & Munar, 2012). El análisis de datos de neuroimagen de ambas muestras como único grupo de participantes mostró que la tarea de juicio moral activaba diferencialmente regiones de procesamiento visual y de monitorización del conflicto y toma de decisiones, singularmente giro cingulado anterior (ACC) y otras regiones frontales y prefrontales.

#### PRODUCCIÓN Y APRECIACIÓN ESTÉTICA

Para estudiar la evolución estética tampoco disponemos de claros indicios fósiles, más bien tenemos que servirnos de pruebas arqueológicas que ponen de manifiesto la presencia de objetos manipulados sin ninguna utilidad aparente más allá de la de ser apreciados. Piedras alteradas, conchas y huesos perforados, figuras talladas y pinturas que carecen, en principio, de utilidad son indicios de una estética incipiente.

Para determinar el momento en que aparece ese comportamiento estético, juntamente con otros comportamientos propios del humano moderno, debemos tener en cuenta dos hipótesis contrarias y mutuamente excluyentes. Una de ellas puede llamarse "hipótesis de la revolución", pues sugiere que el comportamiento humano moderno emergió rápidamente hace entre 50.000 y 40.000 años coincidiendo, pues, con la entrada de los humanos modernos en Europa. Aunque nuestra especie surge hace alrededor de 200.000 años, los entierros, la ornamentación de herramientas, cuerpos y paredes de las cuevas, la elaboración de objetos de hueso y marfil, las cuchillas más afiladas e incluso los indicios de relaciones de intercambio complejas aparecen de forma relativamente súbita en los yacimientos del Paleolítico Superior europeo. Este registro arqueológico tan rico contrasta con los restos del Paleolítico Medio, en los que no se halla sino una menos variada y más simple tecnología lítica, indicios de una menor efectividad en la explotación de recursos y la ausencia total de comportamiento simbólico (Henshilwood & Marean, 2003).

La otra hipótesis a considerar cuestiona esta interpretación del registro arqueológico. Esta "hipótesis gradualista" remarca la importancia de los movimientos de población y, por tanto, analiza las diferencias de abundancia y riqueza entre yacimientos europeos, africanos y asiáticos en cada etapa evolutiva (Mcbrearty & Brooks, 2000). Así, es posible que el conjunto de comportamientos modernos no aparecieran a la vez ni en el mismo lugar. El registro arqueológico africano ha desvelado la presencia de conchas ornamentadas, cáscaras de huevo y huesos perforados en yacimientos de 100.000 años de antigüedad. También han aparecido piedras decorativas en excavaciones de hace 130.000 años y el uso del ocre está documentado en yacimientos que cubren los últimos 300.000 años. El registro arqueológico asiático, por otra parte, muestra una gradual aunque más tardía transición a este tipo de comportamientos (James & Petraglia, 2005).

Así, parece que la explosión artística que muestra Europa en el Paleolítico Superior no debería sorprendernos y, atendiendo a los hallazgos de los defensores de la hipótesis gradualista, probablemente tampoco fue tan súbita como podría parecer. De hecho, parece más plausible que el origen del arte, los símbolos y la apreciación estética fuese difuso, extendido en el espacio y gradual en el tiempo. Los murales de las cuevas de Altamira son manifestaciones sofisticadas de procesos cognitivos que probablemente ya estaban presentes desde los inicios de la especie, e incluso algunos podrían haber sido heredados de ancestros (se han encontrado objetos presuntamente decorativos en la cultura achelense del *Homo erectus* (Washburn & Lancaster, 1968). Más aún, si la capacidad creativa y de apreciación de la belleza es el resultado de la interacción de diferentes procesos cognitivos, tal como señalan los modelos más recientes sobre la experiencia estética (Chatterjee, 2003; Leder, Belke, Oeberst, & Augustin, 2004), es posible que la aparición de algunos de esos procesos cognitivos pudiera preceder a los humanos mismos, es decir, que aparecieran antes de que los linajes humano y chimpancé divergieran. Un ejemplo algo burdo, pero sencillo, es el siguiente: para apreciar una pintura hay que verla, y está claro que una percepción visual similar a la nuestra debía estar presente en los antepasados de humanos y chimpancés, como en otras especies. Se trata de un proceso necesario pero no suficiente, que requiere de la interacción con otros procesos para dar lugar a una experiencia estética. De esta forma, para entender en su totalidad la capacidad estética debemos estudiar todos los procesos implicados, y, de ser posible, profundizar en el nivel de sus correlatos cerebrales.

## CLAVES CEREBRALES DE LA APRECIACIÓN ESTÉTICA

Los modelos de Chatterjee (2003) y de Leder et al. (2004) suponen una razonable forma de dividir el proceso cognitivo de apreciación estética en componentes básicos. A grandes rasgos, la experiencia estética se compone de:

- procesos perceptivos (y su integración en la memoria –la experiencia previa siempre es importante),
- procesamiento del contenido y significado (en el que intervienen, entre otros, los intereses y el conocimiento del perceptor),
- y procesos emocionales y de toma de decisiones (de los que derivan la emoción estética y el juicio estético, respectivamente).

En la última década se han llevado a cabo numerosos estudios para revelar los correlatos neurales de estos procesos que componen la experiencia estética. En resumen, en el caso de la experiencia estética visual, los procesos perceptivos se asocian a la corteza occipital (Vartanian & Goel, 2004); el reconocimiento y la atribución de significado se ha relacionado con actividad en el polo temporal (Jacobsen, Schubotz, Höfel, & Cramon, 2006); los procesos afectivos parecen mediados por la corteza orbitofrontal (Kawabata & Zeki, 2004), el núcleo caudado, el córtex cingulado anterior y la propia corteza occipital (Vartanian & Goel, 2004); y las decisiones se atribuyen a la corteza prefrontal lateral y medial, y el polo frontal (Cela-Conde et al., 2004; Jacobsen et al., 2006).

En el año 2009, el grupo EvoCog publicó un artículo en el que se estudiaban los correlatos neurales de la apreciación estética mediante el uso de la magnetoencefalografía (MEG), y por tanto enmarcado en lo que se ha denominado “neuroestética”. Poco después, ese mismo año se empezó a gestar lo que ha sido el trabajo del doctorando que ha devenido en la elaboración del presente documento. En concreto, este trabajo se ha desarrollado siguiendo una de las posibles líneas que surgen a partir de los artículos de Cela-Conde y colaboradores del año 2004 y 2009 (Cela-Conde et al., 2004, 2009).

## PARTE 1 - ESTADO DE LA CUESTIÓN EN NEUROESTÉTICA

En el año 2009 se contaba con varios estudios germinales de neuroimagen en el campo de la neuroestética. En concreto, tres de ellos (Cela-Conde et al., 2004; Kawabata & Zeki, 2004; Vartanian & Goel, 2004) compartían un mismo objetivo a grandes rasgos: determinar los correlatos neurales diferenciales entre la percepción de estímulos visuales apreciados por el espectador como bellos o no bellos. Sin embargo, cada uno de ellos obtuvo resultados relacionados con diferentes procesos de la experiencia estética. La revisión llevada a cabo por Nadal, Munar, Capó, Rosselló y Cela-Conde (2008) indica que tales diferencias pueden deberse a la técnica de neuroimagen usada, al tipo de respuesta, a la composición de los grupos de participantes, al tipo de estímulos usados, el procedimiento de recolección y análisis de datos o a una determinada combinación de estos factores. En cuanto a las técnicas de neuroimagen, se había usado Imagen por Resonancia Magnética funcional (fMRI) y la ya citada MEG. Los tipos de respuesta consistían en escalas Likert de diferente número de puntos, o bien en respuestas dicotómicas (bello versus no bello / feo). La composición de los grupos de participantes era diversa, con relativamente pocos participantes o muestras no equilibradas por sexo o compuestas únicamente por mujeres. En cuanto al tipo de estímulos, aunque todos los estudios utilizaban estímulos figurativos y abstractos, no en la misma proporción. Finalmente, los procedimientos tenían ciertas diferencias entre sí como la inclusión de una tarea preselección de los estímulos o la homogeneización de los mismos.

A partir de dicha revisión se decidió avanzar en dos vías, una que utilizaría fMRI y que posteriormente devino en la parte 5 de este trabajo; y otra que trataría de incidir en el uso de la MEG si bien con nuevas técnicas de análisis e interpretación. Así la revisión de Nadal et al. (2008) da sentido al estudio publicado en 2009 (Cela-Conde et al., 2009), que usa exactamente la misma técnica de neuroimagen (MEG), la misma tarea (los participantes debían ver una serie de imágenes e indicar si cada una era bella o no), con estímulos muy similares (imágenes de cuadros poco conocidos de artistas consagrados y el mismo número de fotografías), siguiendo prácticamente el mismo procedimiento que Cela-Conde et al. (2004). Asimismo, se tuvo especial cuidado en la composición del grupo de participantes, que se equilibró en cuestión de género (10 hombres y 10 mujeres). Se utilizaron nuevas técnicas de análisis en neuroimagen y los resultados indicaban que entre los 300 y 700 milisegundos se incrementaba la actividad en el lóbulo parietal superior e inferior, bilateralmente en las mujeres, y lateralizado a la derecha en los hombres. El **segundo artículo anexo** (Nadal, Flexas, Gálvez, & Cela-Conde, 2012), hace una revisión de estos resultados, entre otros. Dicha revisión nos sirve de marco de reflexión teórica para este trabajo, que se centra metodológicamente en el campo de la estética experimental en general y la neuroestética en particular, con el objetivo de aportar nuevos resultados de neuroimagen y de psicología experimental sobre los procesos cognitivos y las áreas cerebrales relacionadas con la capacidad de apreciación estética, y de interpretarlos según un marco evolutivo.

En este sentido, compartimos la opinión de Skov y Vartanian (2009): “la neuroestética debería englobar más que el mero estudio neurocientífico de las artes”. Por tanto, este trabajo es un esfuerzo más por entender la capacidad humana de apreciación estética, que no se circunscribe únicamente a la capacidad de apreciación artística. Siguiendo a Skov y Vartanian (2009) “las funciones estéticas son fenómenos comunes que caracterizan nuestras interacciones con un gran número de objetos, mucho más allá de los puramente artísticos [...] aunque el estudio actual de las obras de arte es un punto de arranque justificable.” Es por ello que, continuando con la tradición de anteriores trabajos del grupo (Cela-Conde et al., 2004, 2009), los estímulos usados en los artículos en los que ha participado el doctorando son cuadros y fotografías, analizados inicialmente en conjunto, y finalmente concretando las peculiaridades de los cuadros abstractos en contraposición con las imágenes figurativas.

Otro detalle a tener en cuenta sobre la neuroestética es que no se nutre únicamente de los estudios de neuroimagen. Como indica Jacobsen (2009), podríamos decir que la neuroestética es el redescubrimiento de la disciplina clásica de la estética experimental por parte de la neurociencia cognitiva. En este sentido, la revisión de Zaidel (2010) sobre el arte en el cerebro nos recuerda que la neurociencia dispone de otros enfoques y teorías, más allá de la neuroimagen, desde los que estudiar

las bases biológicas de la experiencia estética. Los datos neuropsicológicos de artistas con patologías o daño cerebral son muy útiles, y de hecho sus problemas con la producción (más que la apreciación) del arte fueron clave para establecer el marco de estudio (Chatterjee, 2003). Otro tipo de estudios en neuroestética es el que nos ofrece la manipulación de los niveles de hormonas, como la oxitocina, que podría influir en la experiencia que los participantes tienen ante tareas de valoración estética (Zaidel, 2010). En la misma línea, Biederman y Vessel (2006) estudian el componente placentero de la experiencia estética mediante el análisis de la liberación de endorfinas en el cerebro y de las áreas relacionadas con los mecanismos de recompensa. Un análisis cuidadoso de las áreas visuales revela que también contienen receptores de opioides implicados en la modulación del dolor y el placer en otras partes del cerebro. Dichos receptores son muy escasos en las áreas de procesamiento visual temprano pero van creciendo en número en estadios posteriores de procesamiento, por ejemplo en la corteza parahipocampal. Según la hipótesis de Biederman y Vessel (2006), los estímulos visuales que contienen una mayor cantidad de información interpretable activarán un mayor número de canales de opioides y por tanto proveerán de mayor placer. Esta hipótesis sugiere que las grandes cantidades de endorfinas que se liberan en la corteza parahipocampal determinan, al menos parcialmente, la preferencia humana por experiencias que son a la vez nuevas y ricas.

Desde un punto de vista más epistemológico, Cross y Ticini (2011) apuntan que el objetivo de la neuroestética no debería ser la búsqueda de reglas que hacen que una experiencia como la visión de una obra de arte resulte placentera. Según estos autores es más importante proveer a los artistas de información sobre cómo su arte afecta la neurofisiología de los espectadores. Siguiendo esta misma línea de razonamiento, todos los experimentos llevados a cabo en el presente trabajo son analizados según las respuestas de los propios participantes. No hay un estímulo predeterminadamente "bello". Cada participante decide qué estímulos son bellos y cuáles no lo son, y buscamos cuál es la activación compartida por todos los participantes ante sus propios estímulos bellos y no bellos, es decir, ante la experiencia compartida de juzgar un estímulo, sea cuál sea, como bello.

Cross y Ticini (2011) especulan que esa activación compartida ante experiencias similares puede ser una de las razones por las que los humanos comunican a través del arte impresiones y emociones que no es sencillo expresar con palabras. En la línea de los argumentos expuestos, el presente trabajo es una continuación directa de los artículos de Cela-Conde et al. (2004, 2009), y está compuesto por publicaciones que reportan resultados de neuroimagen obtenidos a partir de nuevos registros, en particular de MEG y fMRI, aplicando nuevos enfoques y analizando asimismo datos conductuales con el objetivo de complementar los hallazgos de neuroestética en general y en concreto nuestro conocimiento sobre las particularidades de la apreciación de estímulos abstractos y figurativos.



## PARTE 2 - NUEVOS ANÁLISIS DE MEG EN NEUROESTÉTICA

El **tercero de los artículos anexados** (Munar, Nadal, Castellanos, et al., 2012) deriva directamente del artículo de Cela-Conde y colaboradores (2009), con un método experimental idéntico pero con dos análisis nuevos. En primer lugar un análisis de campos evocados (ERF por sus siglas en inglés), y en segundo lugar un análisis de tiempo frecuencia (TF).

### CAMPOS EVOCADOS (ERF)

Se considera que cualquier suceso cognitivo elicitado por un estímulo genera una respuesta en alguno o varios lugares del cerebro que puede ser medida por la variación local de voltaje emitido por las neuronas. Dicha medición se realiza con el electroencefalograma (EEG), registrando de forma efectiva esos cambios locales de voltaje mediante electrodos sobre el cuero cabelludo. Dichos cambios son los llamados potenciales evocados por el evento (“event-related potentials”, ERP). Sin embargo, también podemos utilizar la técnica MEG, que registra los cambios en el campo magnético emitido por las neuronas mediante sensores colocados a cierta distancia del cuero cabelludo. Dichos cambios, así pues, no son potenciales sino campos evocados (“event related fields”, ERF).

Al igual que los ERP, los ERF son cambios muy pequeños comparados con el registro continuo de MEG en el que tenemos que detectar dichos cambios. De ahí la necesidad de utilizar técnicas de procesamiento para extraer la “señal” (el verdadero ERF) del “ruido” (el registro MEG de fondo). El método más ampliamente utilizado es el promediado (Rugg & Coles, 1996). Esto implica que necesitamos varias épocas (períodos de tiempo) en las que sucedan eventos iguales en las mismas condiciones. En el caso que nos ocupa, se calcularon los ERF promedio para cada condición del estudio, para cada sensor individual, y para cada participante. En concreto:

- 2 tipos de eventos: “bello” (el participante consideraba el estímulo bello) y “no bello” (el participante consideraba el estímulo como no bello). Cada participante elegía qué estímulos le parecían bellos o no, por lo que el número de épocas para el promediado era distinta en cada participante y condición, si bien rondaba las 80 épocas.
- 148 bobinas de magnetómetros del escáner Magnes 2500 WH, 4D Neuroimaging.
- 20 participantes.

Los resultados revelaron que la tarea de apreciación estética, fuera cual fuera la respuesta (no hubo diferencias significativas entre la condición “bello” y “no bello”), produce un ERF con tres componentes y localizado en la región temporal anterior. La componente principal se da alrededor de los 170 ms posteriores a la presentación del estímulo y los dos picos más tardíos parecen una consecuencia del primero, lo que sugiere que la activación se sostiene hasta alrededor de los 500 ms. Estos resultados guardan una estrecha similitud con los hallados por Peyk, Schupp, Elbert y Junghöfer (2008) y D’Hondt et al (2010), hecho que podría indicar que esta componente M170 guarda relación con el procesamiento perceptivo y del contenido de los estímulos.

Precisamente el hecho de que no encontramos diferencias significativas entre la condición bello y no bello podría deberse a que las decisiones sobre la belleza de los estímulos requieren un procesamiento más preciso y refinado, que sucede en estadios posteriores y que, al contrario que otras técnicas de análisis como las usadas previamente (Cela-Conde et al., 2004, 2009), los ERF no pueden detectar por alguna razón. Sin embargo, una de las motivaciones de este experimento era estudiar las diferencias entre la respuesta bello y no bello. Por esa razón llevamos a cabo el análisis de tiempo-frecuencia (TF).

### TIEMPO-FRECUENCIA (TF)

Como toda función, la oscilación de los campos magnéticos puede ser descompuesta en frecuencias utilizando procedimientos matemáticos como la transformada de Fourier. En este caso, la transformada corta de Fourier y la transformación wavelet son procedimientos más adecuados porque mantienen la información temporal. Nuestro análisis se realizó mediante la aplicación de la función wavelet Morlet al

promedio de todos los ensayos, entendidos como los 500 ms previos y los 1000 ms posteriores a la presentación de cada estímulo. El análisis de los 500 ms previos fue utilizado como corrección de línea base para el análisis del período posterior. Se tuvieron en cuenta las dos condiciones (bello y no bello) y los sensores fueron agrupados según 5 regiones (frontal, temporal derecho, temporal izquierdo, occipital y central). Así, se calculó la potencia en las bandas de frecuencia estándar:

- theta: 4-8 Hz
- alpha: 8-12 Hz
- beta: 12-30 Hz
- gamma: 30-50 Hz

Los patrones resultantes de comparar la actividad anterior y posterior a la presentación del estímulo en cada banda de frecuencia fueron muy similares entre ambas condiciones (bello y no bello). La mayor actividad aparece en torno a los 200 ms en la banda alpha de regiones temporales, coincidiendo con los resultados de ERF. Sin embargo, la diferencia de potencia entre la condición bello y la condición no bello revela un notable incremento de potencia de la banda theta en regiones temporales y frontales cuando los participantes consideran un estímulo bello ( $p < .001$ , corregida). Las otras bandas de frecuencia y regiones también muestran mayor potencia en la condición bello pero la diferencia es menor. El contraste inverso (no bello mayor que bello) apenas reveló diferencias significativas con una  $p < .05$  (corregida). Estos resultados podrían estar indicando la coordinación subyacente de los diversos procesos que conforman la experiencia estética (Nadal et al., 2008; Nadal & Pearce, 2011), hipótesis que a nivel cerebral se podría traducir en cambios en sincronización.

#### ANÁLISIS ADICIONALES

Con el objetivo de contrastar diferentes hipótesis sobre la sincronización de fase y potencia, conjuntamente con algunos investigadores del IFISC, se han llevado a cabo diversos análisis adicionales utilizando índices basados en la sincronización general, índices de coherencia de fase e índices de sincronía de fase basados en la entropía. También se han llevado a cabo análisis utilizando técnicas de *reservoir computing* para intentar caracterizar la respuesta “bello” y “no bello”. Sin embargo, ninguno de estos análisis obtuvo diferencias significativas que permitieran distinguir los parámetros de sincronización de los estímulos bellos y los no bellos. No obstante, recientemente se llevó a cabo un estudio con análisis de redes que ha obtenido resultados interesantes para nuestros objetivos. El **cuarto artículo anexo** (Cela-Conde et al., 2013) describe esta investigación, cuyos resultados sugieren que existe una red de apreciación estética tardía estrechamente relacionada con la red cerebral por defecto (*Default Mode Network*, Raichle et al., 2001), y una red de apreciación estética temprana, en la que se ubicarían los resultados que relatamos a continuación.

### PARTE 3 – IMPRESIÓN ESTÉTICA INICIAL NEGATIVA

Visto que los estudios de sincronización no nos aportaban resultados interesantes, se llevó a cabo un nuevo experimento con el objetivo de completar la línea iniciada por el artículo de 2009 (Cela-Conde et al., 2009). Así, al margen de los análisis novedosos del tercer artículo anexado (Munar, Nadal, Castellanos, et al., 2012) y de las pruebas de sincronización, seguimos el mismo método de análisis que en Cela-Conde et al. (2009), la reconstrucción de fuentes. En este caso se decidió explorar el contraste inverso, esto es, no bello versus bello. De esta manera pretendíamos determinar qué región se activaba diferencialmente ante los estímulos no bellos.

Tal y como se puede ver en el **quinto artículo anexado** (Munar, Nadal, Rosselló, et al., 2012), los resultados revelaron que las imágenes calificadas como no bellas estaban asociadas con actividad en la corteza orbitofrontal (OFC) lateral derecha, únicamente entre los 300 y 400 ms tras la aparición del estímulo. Estos resultados están en relativa consonancia con los obtenidos con EEG por Jacobsen y Höfel (2003) y Jacobsen et al. (2006). Aunque ellos usaron otro tipo de estímulos, los aspectos espaciales y temporales de sus resultados son similares a los nuestros. Nuestros resultados también refuerzan los hallazgos de Kirk (2008), sugiriendo que la actividad de la OFC, especialmente la derecha y su vertiente más lateral, parece relacionada con el procesamiento de estímulos clasificados como no bellos.

A primera vista, estos resultados parecen contradecir hallazgos previos que habían relacionado la OFC con el procesamiento de los estímulos bellos (Kawabata & Zeki, 2004). Sin embargo, en los estudios previos que hallaban actividad diferencial en la OFC ante la visión de estímulos que el participante calificaba de bellos o placenteros, dicha activación era eminentemente medial. En cambio la actividad encontrada en nuestro experimento y relacionada con los estímulos clasificados como no bellos tiene una topografía más lateral. De esta manera, en consonancia con otros estudios (Kirk, 2008; Liang, Zebrowitz, & Zhang, 2010), podemos concluir que la OFC lateral parece tener un papel diferente a la OFC medial. Esta última estaría relacionada con el procesamiento del valor de recompensa ante estímulos agradables mientras que la primera iría asociada a una impresión estética temprana de valencia negativa.

Por otra parte, se ha demostrado que la OFC puede codificar valores de recompensa relativos más que absolutos (Elliott, Agnew, & Deakin, 2010; Grabenhorst & Rolls, 2009). Nuestra propuesta sobre la función de la OFC lateral derecha se centra en su implicación en la valoración negativa relativa de los estímulos clasificados como no bellos en la tarea determinada. Dicha tarea, en la que el participante está expuesto cada 4 segundos aproximadamente a un nuevo estímulo, se presta claramente a la comparación con el estímulo previo y de ahí su valor relativo.

De esta forma nos pareció adecuado examinar las cuestiones que guardan relación con la valoración relativa de los estímulos. Si el valor de un estímulo dado es relativo al contexto y la estimulación previa, sería conveniente explorar esa relatividad. En esta línea, consideramos oportuno utilizar el paradigma de priming afectivo para estudiar cómo la agradabilidad de un estímulo puede estar modulada por el afecto inducido a través de estimulación previa.

## PARTE 4 – EL PRIMING AFECTIVO MODULA LA APRECIACIÓN ESTÉTICA

Nuestra aproximación a la apreciación estética como proceso cognitivo se basa en los modelos arriba comentados (Chatterjee, 2003; Leder et al., 2004) que confieren un papel activo al espectador. En dichos modelos, la respuesta estética no depende únicamente del estímulo concreto, sino también de otras variables contextuales y en gran medida del bagaje personal del propio espectador. El caso de la visita al museo es paradigmático: el espectador ve una serie de obras de arte, una tras otra, y su experiencia estética podría verse influida por estímulos, procesados de forma consciente o no, que rodean la situación, como también por su experiencia previa en otros museos. Así, la interacción entre emoción y cognición es especialmente relevante en tareas de evaluación estética (Leder et al., 2004), aunque pocos estudios experimentales han examinado directamente cómo tiene lugar esa interacción.

El paradigma del priming afectivo parece muy adecuado para explorar el impacto del estado afectivo sobre una tarea de evaluación de estímulos ambiguos, como puede ser la apreciación estética de cuadros abstractos. Se sabe que la cualidad afectiva de un estímulo puede influir en la evaluación de otro estímulo o situación subsiguiente, incluso cuando el procesamiento del estímulo inicial, o “prime”, no es consciente (Klauer & Musch, 2003; Murphy & Zajonc, 1993). De esta manera, la respuesta afectiva de un estímulo prime se puede transferir en parte al estímulo objetivo, y por tanto afectar su evaluación.

Los factores más estudiados en este procedimiento son la asincronía estimular (SOA por sus siglas en inglés), que es el tiempo que pasa entre la aparición de un estímulo (prime) y la aparición del siguiente (objetivo), y el tipo de estímulo usado como prime. En cuanto al SOA, parece ser que 300 ms van asociados a los efectos de priming más robustos (Hermans, De Houwer, & Eelen, 2001) y que 30 ms es un tiempo suficientemente corto para evitar que el prime sea consciente, al menos cuando no hay intervalo interestimular (Li, Zinbarg, Boehm, & Paller, 2008). Por otra parte, varios tipos de estímulo prime tienen el potencial de transferir su valencia afectiva a estímulos objetivo, entre los que destacan las imágenes de expresiones faciales (Murphy & Zajonc, 1993; Wong & Root, 2003).

En este ámbito, hay cierta controversia sobre qué expresiones faciales son más “salientes” y por tanto mejor percibidas y con mayor capacidad de transferir el afecto que transmiten al estímulo subsiguiente. Mientras algunos estudios muestran que las expresiones de felicidad son más efectivas, especialmente con SOAs cortos (Rotteveel, de Groot, Geutskens, & Phaf, 2001; Sweeny, Grabowecky, Suzuki, & Paller, 2009; Wong & Root, 2003), otros apuntan que las expresiones negativas elicitaban mayores sesgos de respuesta, incluso con SOAs más largos (Ohman, 2009).

En el **sexto artículo anexo** (Flexas et al., en prensa) examinamos esta cuestión mediante un experimento que trata de incrementar nuestro conocimiento del efecto de los procesos afectivos y su influencia sobre la apreciación estética. Partimos de dos hipótesis principales. (1) Puesto que el afecto elicitado por primes de expresiones faciales (alegría, asco o neutra) se transfiere a los estímulos objetivo, debería haber diferencias en la evaluación de dichos estímulos objetivo cuando se trata de pinturas, en nuestro caso concreto de cuadros abstractos. La dirección del efecto debería depender del tipo de prime: menor agradabilidad después de los primes de asco, y mayor agradabilidad elicitada por la alegría. (2) En línea con investigaciones previas, el efecto del priming afectivo, tanto para asco como alegría, será mayor en la condición de SOA corto (20 ms) que en la condición de SOA largo (300 ms).

Nuestros resultados revelaron que, efectivamente, los diferentes primes produjeron diferentes efectos. Tanto para el SOA de 300 ms como de 20 ms, las puntuaciones dadas a los cuadros fueron más altas (mayor agradabilidad) cuando dichos cuadros iban precedidos por primes de alegría que por primes neutros o de asco. Además, dicho efecto era más fuerte para el SOA corto. Sin embargo, aunque los primes de asco elicitan una puntuación estética inferior a los primes neutros, tal como esperábamos, dicho efecto sólo se dio en el SOA de 300 ms, contradiciendo nuestra hipótesis de mayor efecto en SOA corto.

En cualquier caso, estos resultados muestran que los efectos de priming afectivo sobre la evaluación de estímulos ambiguos descritos en la literatura también son aplicables en el caso de la evaluación del arte abstracto. Esto indica que el estado afectivo previo puede contribuir significativamente a la apreciación estética del arte. El afecto positivo incrementa la agradabilidad por el arte abstracto, mientras que el afecto negativo la reduce, especialmente cuando es inducido por tiempos de exposición largos. El ejemplo paradigmático de la visita al museo se adecua precisamente a estas características temporales, lo que sugiere que el estado afectivo inducido por un cuadro en un museo puede influir la experiencia estética del siguiente.

## PARTE 5 – APRECIACIÓN ESTÉTICA ANTE ESTÍMULOS ABSTRACTOS Y FIGURATIVOS

El experimento con priming afectivo nos da algunas pistas sobre la relatividad de las respuestas estéticas, poniendo de manifiesto que el afecto elicitado por unos estímulos influencia la apreciación estética de otros. Sin embargo, quedaba pendiente explorar otros presuntos determinantes de la relatividad de las respuestas en una tarea de apreciación estética como la utilizada en Munar et al. (2012). En dicha tarea, los estímulos se suceden rápidamente y parecía interesante estudiar si alguna propiedad de los estímulos afectaba relativamente a la respuesta estética.

Para ello, diseñamos un experimento similar a los experimentos previos, pero en este caso con el objetivo de analizar una variable que había mostrado efectos interesantes en trabajos anteriores: el tipo de estímulos dependiendo de su nivel de abstracción. En la literatura se ha descrito la tendencia que los participantes sin formación artística tienen por considerar bellos a los cuadros figurativos y no bellos a los cuadros abstractos (Cusack, Lankston, & Isles, 2010; Furnham & Walker, 2001; Hekkert & vanWieringen, 1996; Nadal, Munar, Marty, & Cela-Conde, 2010; Pihko et al., 2011; Vessel & Rubin, 2010). Sin embargo, no se ha explorado a fondo esta tendencia, especialmente no se ha analizado la interacción entre el tipo de estímulo (abstracto/figurativo) y la respuesta (bello/no bello). ¿Qué sucede cuando se considera bello un cuadro abstracto, y no bello a un cuadro figurativo o una fotografía?

El **séptimo artículo anexo** (Flexas, Rosselló, de Miguel, Nadal, & Munar, enviado) es una primera aproximación a la respuesta a esa pregunta. Nuestra hipótesis era que las respuestas contra la tendencia (a partir de ahora “inusuales”) supondrían un mayor esfuerzo cognitivo y por tanto un tiempo de reacción (RT) más largo que las respuestas a favor de la tendencia (a partir de ahora “usuales”). Los resultados del experimento conductual muestran que, efectivamente, participantes no expertos en arte tienen tendencia a considerar bellos los estímulos figurativos, y no bellos los abstractos (respuestas usuales) y que las respuestas inusuales suponen un mayor RT.

En neuroestética, los juicios y el procesamiento de alto nivel se han relacionado con activación en la corteza prefrontal izquierda (IPFC), la corteza frontal medial, el polo temporal izquierdo y el surco temporoparietal (Jacobsen et al., 2006). Por otra parte, la monitorización del conflicto ha sido asociada con actividad en la corteza cingulada anterior (ACC) (Brown, Martinez, & Parsons, 2004; Cupchik, Vartanian, Crawley, & Mikulis, 2009; Kirk, Skov, Hulme, Christensen, & Zeki, 2009; Vartanian & Goel, 2004). Algunos de estos estudios muestran el mismo fenómeno conductual que describimos: los cuadros abstractos son significativamente menos apreciados. En este trabajo, uno de nuestros objetivos fue conocer si existía una activación diferencial en determinadas áreas cerebrales entre situaciones que seguían esa tendencia “usual” y situaciones en las que se contravenía. De ahí que diseñáramos nuestro experimento conductual para poder ser replicado con fMRI.

A la luz de la literatura citada, hipotetizamos que el procesamiento extra que supone dar una respuesta inusual a una tarea de apreciación estética implicaría una mayor activación en áreas del lóbulo frontal. Por eso analizamos los datos en una determinada región de interés (ROI) creada *a priori*. Los resultados muestran una activación diferencial bilateral en la ACC y estructuras adyacentes más dorsales, así como en la región de la OFC derecha más cercana a la insula, estructura que también se activa bilateralmente. Estos resultados podrían ser diferentes con participantes expertos en arte, es decir, familiarizados no solamente con los estímulos figurativos, sino también con el arte abstracto.

La hipótesis de la familiaridad podría ser una explicación subyacente a nuestros resultados, pero también proponemos varias alternativas complementarias, entre las que destaca la teoría cognitiva del procesamiento estético de Martindale (1984). Dicha teoría asume que los estímulos son procesados por nodos cognitivos estructurados jerárquicamente y agrupados en diferentes niveles. Los estímulos más frecuentes y prototípicos para los participantes no expertos, los figurativos, serían representados por muchos nodos, y nodos fuertes. Los abstractos, por el contrario, activarían un menor número de nodos

más débiles. Desde este punto de vista, y considerando la propuesta de Biederman y Vessel (2006) de que la preferencia estética es resultado de la interacción entre la novedad subjetiva y su relación con el conocimiento previo, los estímulos figurativos son más fáciles de interpretar, porque se conectan a un mayor número de nodos y, por tanto, preferidos.

Siguiendo a Martindale (1984) y Biederman y Vessel (2006), las respuestas inusuales necesitarían un procesamiento extra para contrarrestar la respuesta usual, activando y fortaleciendo nodos en el caso de los abstractos bellos, y desactivando y debilitando nodos en el caso de los figurativos no bellos. Dicho procesamiento extra implicaría un mayor RT. El hallazgo de actividad en la ACC, relacionada con la integración de múltiples parámetros de decisión, y la OFC, relacionada con el valor relativo de esos parámetros (Kennerley, Behrens, & Wallis, 2011; Wallis & Kennerley, 2011) apoyan la idea de ese procesamiento extra que integra toda la información relacionada y relativa a la tarea, y que deviene en contra de la respuesta usual.

Los anteriores estudios de neuroestética que describen activaciones en la ACC (Kawabata & Zeki, 2004; Kirk et al., 2009; Vartanian & Goel, 2004), indican una localización más ventral que se conecta mayormente con áreas límbicas (Bush, Luu, & Posner, 2000). El metaanálisis de Brown, Gao, Tisdelle, Eickhoff y Liotti (2011) sugiere un modelo en el que la apreciación estética surge de la comparación entre información exteroceptiva (OFC) e interoceptiva (ínsula), y de la monitorización emocional (ACC). Sin embargo, nuestra activación en la ACC es mucho más dorsal, por lo que consideramos que el papel de la ACC está relacionado con un procesamiento más cognitivo que emocional.

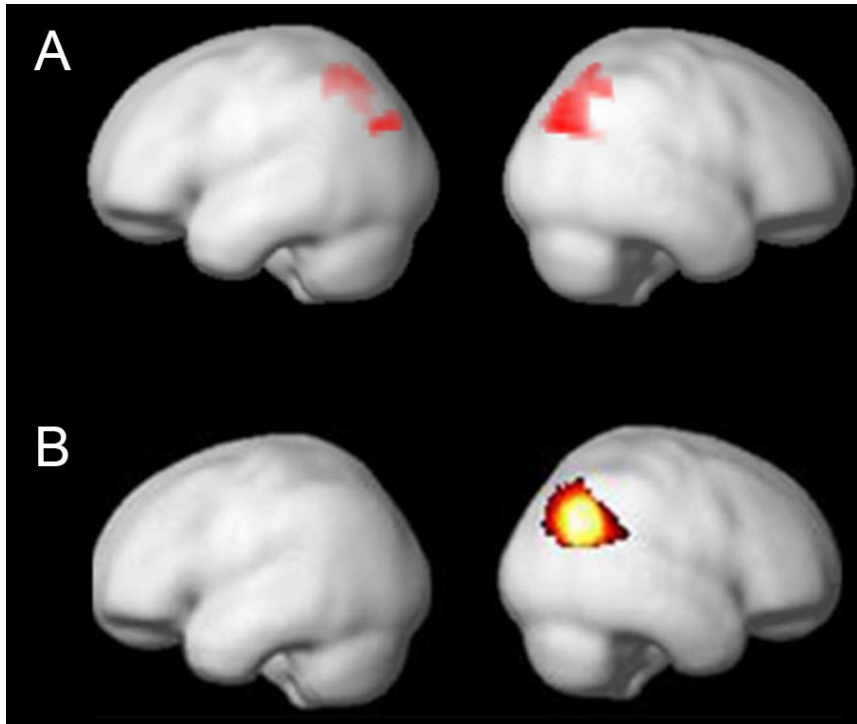
#### RESULTADOS ADICIONALES

Otro estudio llevado a cabo en colaboración con investigadoras de la Universidad de Milano-Bicocca, el **octavo artículo anexo** (Cattaneo et al., 2013) podría suponer un importante hallazgo para nuestro conocimiento de la neuroestética en general y la apreciación estética de estímulos figurativos y abstractos en particular. Como técnica relativamente novedosa en el campo de la neuroestética, se aplicó estimulación transcraneal directa (tDCS) sobre la corteza prefrontal dorsolateral izquierda (IDLDFC) de participantes mientras visualizaban una selección de estímulos de Cela-Conde et al. (2004) y les otorgaban una puntuación de belleza. Los resultados muestran que la aplicación de dicha estimulación sobre la IDLDFC incrementa significativamente la experiencia estética de los estímulos figurativos pero no la de los abstractos. Esto indicaría que el juicio de belleza de estímulos abstractos y figurativos no se procesa de la misma manera, al menos a nivel cerebral.

Estos resultados, en conjunto con los hallazgos de Flexas et al. (enviado), podrían sugerir que el procesamiento estético de estímulos abstractos es diferente del procesamiento estético de los estímulos figurativos. La activación en la IDLDFC fortalece la respuesta usual de estímulos figurativos pero, en todo caso, se necesita un procesamiento extra en regiones más ventrales (ACC y OFC) para que se produzca una respuesta inusual, tanto en estímulos figurativos como abstractos.

Por otra parte, siguiendo a Nadal et al. (2008), las razones por las que los experimentos en neuroestética obtienen resultados diferentes son los diversos procedimientos, métodos, muestras y técnicas de neuroimagen. Por ello, el grupo EvoCog realizó en 2009 un experimento con MEG idéntico al publicado en 2004 pero equilibrando hombres y mujeres en su muestra (Cela-Conde et al., 2004, 2009). Ese mismo año se empezó a gestar el experimento aquí expuesto (Flexas et al., enviado) con la intención original de llevar a cabo el mismo procedimiento con una técnica de neuroimagen diferente, la fMRI. Dado que el presente estudio cumplió finalmente objetivos distintos a los originales, el artículo no incide en los resultados del contraste bello vs. no bello ni en la comparación de los resultados de MEG.

En este sentido, si bien la técnica de fMRI tiene una menor resolución temporal que la MEG, encontramos que la misma tarea de Cela-Conde et al. (2009) adaptada a la fMRI produce resultados similares a la activación más tardía encontrada en MEG. Se trata de regiones del lóbulo occipital superior y el lóbulo parietal inferior, como puede observarse en la siguiente figura.



*Los resultados del contraste bello vs no bello con fMRI (A) muestran activación cortical bilateral en las regiones parietal inferior y occipital superior. Dicha activación coincide con la activación resultante del mismo contraste bello vs. no bello en el experimento con MEG (B), alrededor de los 800-900 ms después de la presentación del estímulo.*



## CONCLUSIONES

Decíamos en la introducción de esta memoria que el objetivo principal era conseguir una caracterización más detallada del proceso de apreciación estética por lo que se refiere a su nivel cognitivo y neuronal. Desde un punto de vista evolutivo-cognitivo, nuestros resultados, tomados en conjunto y en consonancia con la mayoría de estudios actuales de neuroestética, sugieren que la capacidad de apreciación estética se sirve de un conjunto de procesos cognitivos y neuronales, cada uno de los cuales parece imprescindible pero no suficiente para dar cuenta de este rasgo exclusivo del ser humano. Dicho rasgo habría ido surgiendo en la medida que esos procesos o mecanismos habrían evolucionado y se habrían combinado entre sí. Este argumento apoya la hipótesis gradualista que propone una aparición progresiva de la conducta estética y otros comportamientos humanos modernos. El presente trabajo arroja algo de luz tanto en los procesos que intervienen como también en su plausible combinación. Vayamos en primera instancia con los procesos, mecanismos o componentes con los que hemos tratado a lo largo de nuestro trabajo.

Entre estos componentes, en primer lugar, la apreciación estética requiere un determinado procesamiento perceptivo. A nivel cerebral, esto se traduce en un incremento de actividad cortical visual, somatosensorial y auditiva, según los participantes aprecien cuadros y fotografías (Cela-Conde et al., 2009; Cupchik et al., 2009; Vartanian & Goel, 2004; Yue, Vessel, & Biederman, 2007), movimientos de danza y posturas corporales (Calvo-Merino, Jola, Glaser, & Haggard, 2008; Calvo-Merino, Urgesi, Orgs, Aglioti, & Haggard, 2010), o bien extractos musicales (Brown et al., 2004; Koelsch, Fritz, Von Cramon, Muller, & Friederici, 2006). El presente trabajo contribuye a corroborar que las regiones del lóbulo occipital superior y el lóbulo parietal inferior están implicadas en la tarea de apreciación estética visual (Flexas et al., enviado).

En segundo lugar, el cerebro debe procesar el contenido y el significado de los estímulos en relación con el perceptor y sus experiencias previas. Los resultados del presente trabajo doctoral revelan que alrededor de los 170-200 ms se produce un ERF y un aumento de la potencia de la banda alpha en regiones temporales (Munar, Nadal, Castellanos, et al., 2012). Tanto la oscilación M170 como la actividad en el polo temporal se ha relacionado con el procesamiento del significado de los estímulos (D'Hondt et al., 2010; Peyk et al., 2008).

En tercer lugar, un considerable número de estudios han hallado activación en estructuras corticales y subcorticales del circuito neural relacionado con el valor de recompensa y castigo. La OFC se ha asociado a este circuito y a la vez a experiencias estéticas relacionadas con la arquitectura (Kirk et al., 2009), con las obras de arte visual (Cupchik et al., 2009; Kawabata & Zeki, 2004; Kirk et al., 2009) y con la música (Blood, Zatorre, Bermudez, & Evans, 1999; Blood & Zatorre, 2001). Varios de los estudios presentados en este documento aportan nuevos datos sobre el papel que juega la OFC en la experiencia estética visual y a su posible funcionamiento como mecanismo de recompensa/castigo. En concreto, la OFC derecha contribuye al procesamiento de respuestas inusuales, por ejemplo que un cuadro abstracto sea considerado bello por un participante sin formación artística (Flexas et al., enviado). Dichas respuestas son relativas a una tendencia, y de hecho la actividad de la OFC derecha en su región más lateral parece estar asociada a un rápido procesamiento relativo de los estímulos, particularmente a los considerados como no bellos (Munar, Nadal, Rosselló, et al., 2012).

En cuarto lugar, la monitorización del propio estado afectivo se ha atribuido a la ACC (Blood et al., 1999; Cupchik et al., 2009; Kirk et al., 2009; Vartanian & Goel, 2004), en su región más ventral. Sin embargo, los resultados de nuestro estudio sobre la respuestas estéticas en contra de la tendencia usual (Flexas et al., enviado) revelan que la región dorsal de la ACC puede jugar un papel más cognitivo, quizá integrando los múltiples parámetros de decisión, teniendo en cuenta la información del valor relativo procesada por la OFC (Kennerley et al., 2011; Wallis & Kennerley, 2011). En conjunto con estos datos, los resultados del estudio con priming afectivo aquí presentado (Flexas et al., en prensa), sugieren que, en efecto, la respuesta estética puede ser relativa. Por tanto, parece plausible que exista un proceso cognitivo que evalúe los componentes afectivos en consonancia con las propiedades relativas de los

estímulos. Otros componentes relacionados con la evaluación, el juicio y el procesamiento top-down, han sido asociados con otras estructuras frontales y prefrontales (Cela-Conde et al., 2004; Cupchik et al., 2009; Jacobsen et al., 2006; Lengger, Fischmeister, Leder, & Bauer, 2007).

Por otra parte, el segundo de los principales objetivos de este trabajo consiste, como hemos dicho, en evaluar la posible existencia de redes cerebrales compartidas por la capacidad de juicio moral y la de apreciación estética. Esa hipótesis de las redes compartidas ha sido enunciada, por ejemplo, por Agnati, Agnati, Mora y Fuxe (2007). Para someterla a prueba parece obvio que se debe contar con una caracterización suficiente de las redes cerebrales activadas en las tareas de juicio moral y apreciación estética. El cuarto artículo anexo a este trabajo supone el primer estudio acerca de las redes cerebrales activadas en la percepción estética (Cela-Conde et al., 2013). Parece ser que existe una red de apreciación estética temprana y una red de apreciación estética tardía que guarda estrecha similitud con la red cerebral por defecto, y que se activa cuando el sujeto se encuentra en reposo con los ojos abiertos (activación cerebral no relacionada con una tarea específica). Esto nos lleva a sugerir que los procesos de apreciación estética se pueden poner en marcha aunque no exista el propósito concreto de evaluar la belleza. Los seres humanos vemos el mundo con nuestra capacidad inconsciente de percibir la belleza y en ocasiones dicha experiencia se vuelve consciente. Esto puede ser casi instantáneo, de súbito, en los casos bottom-up, como por ejemplo, cuando una puesta de sol nos llama la atención por su belleza. En los casos top-down, por el contrario, el juicio estético es intencionado, como en nuestras tareas de neuroestética. Así, la red de apreciación estética y la red de reposo no son mutuamente excluyentes y es plausible hipotetizar que los procesos y componentes relacionados con la apreciación estética habrían evolucionado sobre una red fronto-parietal que nos permite estar alerta en situaciones de reposo.

También parece plausible, aunque no se cuenta todavía con resultados experimentales, que la capacidad de juicio moral se sustente sobre redes cerebrales similares a la apreciación estética. En un nivel intuitivo, moral y estética parecen guardar algún tipo de relación, pues el propio vínculo entre bondad y belleza es un estereotipo ampliamente estudiado (Dion, Berscheid, & Walster, 1972; Tsukiura & Cabeza, 2011). Por otra parte, en base a resultados conductuales, Haidt (2001) propuso la existencia de juicios morales automáticos, rápidos e inconscientes (intuición moral) que solo se vuelven conscientes a través de un proceso de razonamiento que justifique el juicio intuitivo (razonamiento moral). Se trata de una propuesta muy similar a la que se deriva de nuestros resultados sobre las redes cerebrales de apreciación estética. Recientemente, Avram et al. (2013) han llevado a cabo un estudio para determinar los correlatos neurales coincidentes entre juicios morales y estéticos. Ciertas regiones frontales, entre las que destacan la ACC, la OFC y la PFC medial (mPFC) se activan en ambos juicios, mientras que la tarea de juicio moral recluta significativamente más activación en la ACC y mPFC, además de regiones parietales como el precuneus y el surco temporoparietal (TPJ). Nuestro estudio sobre cognición moral (Christensen et al., 2012) obtiene resultados similares respecto a los correlatos neurales del juicio moral, aunque muestra que, respecto de las participantes ateas, las participantes católicas tienen mayor activación en precuneus y TPJ cuando emiten respuestas deontológicas (no es apropiado que unas pocas personas mueran para salvar a muchas) y mayor activación de mPFC y precuneus cuando dan respuestas utilitaristas (sí es apropiado). Si bien las participantes católicas tienen tendencia a contestar con respuestas deontológicas (no es apropiado), los dilemas de tipo impersonal (el participante no tiene contacto físico directo con la víctima) son a menudo contestados con respuestas utilitaristas. A nivel cerebral, esto se asocia con una mayor implicación de la mPFC en la evaluación de dilemas impersonales por parte de las participantes católicas, así como una mayor activación de la ACC en los dilemas personales. Regiones frontales mediales y ACC también parecen estar implicadas en la tendencia a considerar ciertos estímulos como bellos en relación con otros (Flexas et al., enviado), y esto sugiere que, en efecto, moral y estética tienen importantes coincidencias a nivel cerebral. En este sentido, podríamos estar ante nuevos indicios de una posible evolución conjunta de ambos rasgos cognitivos, y de su aparición a partir de una combinación de procesos y componentes preexistentes y de otros nuevos. Sin embargo, el objetivo de la comparación de las redes cerebrales en la apreciación estética con las propias de la apreciación (juicio) moral no podrá llevarse a cabo mientras no se cuente con estas últimas.

En general, consideramos que el conjunto de los trabajos presentados en este documento ha contribuido significativamente en dos líneas: (a) en desvelar posibles componentes cognitivos y neurales del rasgo de la estética y la potencial sinergia que se produce entre ellos; y (b) en apuntar posibles mecanismos comunes entre los rasgos derivados en el ser humano de moral y estética.

Sin embargo, el estudio sobre la evolución de la cognición humana en general, y los rasgos de moral y estética en particular, está lejos de concluir. El presente trabajo doctoral no supone una tesis en el sentido más clásico, sino una de las posibles líneas a seguir en el marco de los trabajos de un grupo de investigación consolidado, que ha sido seguida y tiene visos de seguir en el futuro. Los componentes y procesos cognitivos y cerebrales que configuran la capacidad de apreciación estética se deben continuar estudiando por separado y en su conjunto. Las variables más relevantes a tener en cuenta que se desprenden de los resultados de este trabajo doctoral son de dos tipos: en primer lugar, aquellas variables relativas a la propia experiencia estética, como pueden ser la valencia de los estímulos o el conocimiento previo; y en segundo lugar las variables intrínsecas de los estímulos, como pueden ser las propiedades de abstracción de las obras de arte utilizadas como estímulos. Hemos apuntado que existe una tendencia a dar una respuesta usual concreta a los cuadros abstractos, y en base a nuestros datos (Flexas et al., enviado) hipotetizamos la necesidad de un procesamiento extra en las respuestas inusuales. Futuras investigaciones en esta línea deberían medir la valencia de cada estímulo e incluir un grupo de participantes expertos en arte, con el objetivo de contrastar la hipótesis de que existe un procesamiento estético diferenciado entre estímulos abstractos y figurativos que repercute en la respuesta conductual y cerebral del participante. En cuanto a dicha respuesta cerebral, debería ser estudiada desde los enfoques de la conectividad y la sincronización neuronal (Munar, Nadal, Castellanos, et al., 2012), completando la información sobre las presuntas redes de apreciación estética y su relación con la red cerebral de reposo que han sido sugeridas en este trabajo (Cela-Conde et al., 2013).

## REFERENCIAS

- Agnati, L. F., Agnati, A., Mora, F., & Fuxe, K. (2007). Does the human brain have unique genetically determined networks coding logical and ethical principles and aesthetics? From Plato to novel mirror networks. *Brain research reviews*, *55*(1), 68-77. doi:10.1016/j.brainresrev.2007.03.008
- Avram, M., Gutyrchik, E., Bao, Y., Pöppel, E., Reiser, M., & Blautzik, J. (2013). Neurofunctional correlates of esthetic and moral judgments. *Neuroscience letters*, *534*, 128-132. doi:10.1016/j.neulet.2012.11.053
- Biederman, I., & Vessel, E. A. (2006). Perceptual pleasure and the brain. *American Scientist*, *94*(3), 247-253. doi:10.1511/2006.59.995
- Blood, A., & Zatorre, R. (2001). Intensely pleasurable responses to music correlate with activity in brain regions implicated in reward and emotion. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, *98*(20), 11818-11823.
- Blood, A., Zatorre, R., Bermudez, P., & Evans, A. (1999). Emotional responses to pleasant and unpleasant music correlate with activity in paralimbic brain regions. *Nature Neuroscience*, *2*(4), 382-387.
- Bonmatí, A., Gómez-Olivencia, A., Arsuaga, J.-L., Carretero, J. M., Gracia, A., Martínez, I., ... Carbonell, E. (2010). Middle Pleistocene lower back and pelvis from an aged human individual from the Sima de los Huesos site, Spain. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, *107*(43), 18386-18391.
- Brown, S., Gao, X., Tisdelle, L., Eickhoff, S. B., & Liotti, M. (2011). Naturalizing aesthetics: brain areas for aesthetic appraisal across sensory modalities. *NeuroImage*, *58*(1), 250-258. doi:10.1016/j.neuroimage.2011.06.012
- Brown, S., Martinez, M., & Parsons, L. (2004). Passive music listening spontaneously engages limbic and paralimbic systems. *Neuroreport*, *15*(13), 2033-2037.
- Bush, Luu, & Posner. (2000). Cognitive and emotional influences in anterior cingulate cortex. *Trends in cognitive sciences*, *4*(6), 215-222.
- Calvo-Merino, B., Jola, C., Glaser, D., & Haggard, P. (2008). Towards a sensorimotor aesthetics of performing art. *Consciousness and Cognition*, *17*(3), 911-922. doi:10.1016/j.concog.2007.11.003
- Calvo-Merino, B., Urgesi, C., Orgs, G., Aglioti, S., & Haggard, P. (2010). Extrastriate body area underlies aesthetic evaluation of body stimuli. *Experimental Brain Research*, *204*(3), 447-456. doi:10.1007/s00221-010-2283-6
- Cattaneo, Z., Lega, C., Flexas, A., Nadal, M., Munar, E., & Cela-Conde, C. J. (2013). The world can look better: enhancing beauty experience with brain stimulation. *Social Cognitive and Affective Neuroscience*, nst165. doi:10.1093/scan/nst165
- Cela-Conde, C. J., Ayala, F. J., Munar, E., Maestú, F., Nadal, M., Capó, M. A., ... Marty, G. (2009). Sex-related similarities and differences in the neural correlates of beauty. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, *106*(10), 3847-3852. doi:10.1073/pnas.0900304106

- Cela-Conde, C. J., García-Prieto, J., Ramasco, J. J., Mirasso, C. R., Bajo, R., Munar, E., ... Maestú, F. (2013). Dynamics of brain networks in the aesthetic appreciation. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, *110 Suppl 2*, 10454-10461. doi:10.1073/pnas.1302855110
- Cela-Conde, C. J., Marty, G., Maestú, F., Ortiz, T., Munar, E., Fernandez, A., ... Quesney, F. (2004). Activation of the prefrontal cortex in the human visual aesthetic perception. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, *101*(16), 6321-6325. doi:10.1073/pnas.0401427101
- Chatterjee, A. (2003). Prospects for a cognitive neuroscience of visual aesthetics. *Bulletin of Psychology and the Arts*, 100805073601068-10.
- Christensen, J. F., Flexas, A., de Miguel, P., Cela-Conde, C. J., & Munar, E. (2012). Roman Catholic beliefs produce characteristic neural responses to moral dilemmas. *Social cognitive and affective neuroscience*. doi:10.1093/scan/nss121
- Cross, E. S., & Ticini, L. F. (2011). Neuroaesthetics and beyond: new horizons in applying the science of the brain to the art of dance. *Phenomenology and the Cognitive Sciences*, *11*(1), 5-16. doi:10.1007/s11097-010-9190-y
- Cupchik, G. C., Vartanian, O., Crawley, A., & Mikulis, D. J. (2009). Viewing artworks: contributions of cognitive control and perceptual facilitation to aesthetic experience. *Brain and Cognition*, *70*(1), 84-91. doi:10.1016/j.bandc.2009.01.003
- Cusack, P., Lankston, L., & Isles, C. (2010). Impact of visual art in patient waiting rooms: survey of patients attending a transplant clinic in Dumfries. *JRSM Short Reports*, *1*(6), 52. doi:10.1258/shorts.2010.010077
- D'Hondt, F., Lasseigne, M., Collignon, O., Dubarry, A.-S., Robert, M., Rigoulot, S., ... Sequeira, H. (2010). Early brain-body impact of emotional arousal. *Frontiers in Human Neuroscience*, *4*, 33. doi:10.3389/fnhum.2010.00033
- Dion, K., Berscheid, E., & Walster, E. (1972). What is beautiful is good. *Journal of personality and social psychology*, *24*(3), 285.
- Elliott, R., Agnew, Z., & Deakin, J. F. W. (2010). Hedonic and informational functions of the human orbitofrontal cortex. *Cerebral cortex (New York, N.Y.: 1991)*, *20*(1), 198-204. doi:10.1093/cercor/bhp092
- Flexas, A., Rosselló, J., Christensen, J. F., Nadal, M., Olivera La Rosa, A., & Munar, E. (en prensa). Affective priming using facial expressions modulates liking for abstract art. *PLOS one*.
- Flexas, A., Rosselló, J., de Miguel, P., Nadal, M., & Munar, E. (enviado). Cognitive control and unusual decisions about beauty: An fMRI study. *Frontiers in Human Neuroscience*.
- Furnham, A., & Walker, J. (2001). The influence of personality traits, previous experience of art, and demographic variables on artistic preference. *Personality and Individual Differences*, *31*(6), 997-1017. doi:10.1016/S0191-8869(00)00202-6
- Grabenhorst, F., & Rolls, E. T. (2009). Different representations of relative and absolute subjective value in the human brain. *NeuroImage*, *48*(1), 258-268. doi:10.1016/j.neuroimage.2009.06.045

- Greene, J. D., Sommerville, R. B., Nystrom, L. E., Darley, J. M., & Cohen, J. D. (2001). An fMRI investigation of emotional engagement in moral judgment. *Science (New York, N.Y.)*, *293*(5537), 2105-2108. doi:10.1126/science.1062872
- Greene, Joshua D., Nystrom, L. E., Engell, A. D., Darley, J. M., & Cohen, J. D. (2004). The neural bases of cognitive conflict and control in moral judgment. *Neuron*, *44*(2), 389-400. doi:10.1016/j.neuron.2004.09.027
- Haidt, J. (2001). The emotional dog and its rational tail: a social intuitionist approach to moral judgment. *Psychological review*, *108*(4), 814-834.
- Hamilton, W. D. (1964). The genetical evolution of social behaviour. I. *Journal of theoretical biology*, *7*(1), 1-16.
- Hekkert, P., & vanWieringen, P. (1996). The impact of level of expertise on the evaluation of original and altered versions of post-impressionistic paintings. *Acta Psychologica*, *94*(2), 117-131. doi:10.1016/0001-6918(95)00055-0
- Henshilwood, C. S., & Marean, C. W. (2003). The origin of modern human behavior. *Current Anthropology*, *44*(5), 627-651.
- Hermans, D., De Houwer, J., & Eelen, P. (2001). A time course analysis of the affective priming effect. *Cognition & Emotion*, *15*(2), 143-165. doi:10.1080/0269993004200033
- Jacobsen, T. (2009). Neuroaesthetics and the Psychology of Aesthetics. En *Neuroaesthetics*. Amityville, New York: Baywood Publishing Company.
- Jacobsen, T., & Höfel, L. (2003). Descriptive and evaluative judgment processes: behavioral and electrophysiological indices of processing symmetry and aesthetics. *Cognitive, Affective & Behavioral Neuroscience*, *3*(4), 289-299.
- Jacobsen, T., Schubotz, R. I., Höfel, L., & Cramon, D. Y. V. (2006). Brain correlates of aesthetic judgment of beauty. *NeuroImage*, *29*(1), 276-285. doi:10.1016/j.neuroimage.2005.07.010
- James, H. A., & Petraglia, M. (2005). Modern Human Origins and the Evolution of Behavior in the Later Pleistocene Record of South Asia. *Current Anthropology*, *46*(S5), S3-S27.
- Kawabata, H., & Zeki, S. (2004). Neural Correlates of Beauty. *Journal of Neurophysiology*, *91*(4), 1699-1705. doi:10.1152/jn.00696.2003
- Kennerley, S. W., Behrens, T. E. J., & Wallis, J. D. (2011). Double dissociation of value computations in orbitofrontal and anterior cingulate neurons. *Nature Neuroscience*, *14*(12), 1581-1589.
- Kirk, U. (2008). The neural basis of object-context relationships on aesthetic judgment. *PloS One*, *3*(11), e3754. doi:10.1371/journal.pone.0003754
- Kirk, U., Skov, M., Hulme, O., Christensen, M. S., & Zeki, S. (2009). Modulation of aesthetic value by semantic context: an fMRI study. *NeuroImage*, *44*(3), 1125-1132. doi:10.1016/j.neuroimage.2008.10.009
- Klauer, K. C., & Musch, J. (2003). Affective priming: Findings and theories. En J. Musch & K. C. Klauer (Eds.), *The psychology of evaluation: Affective processes in cognition and emotion* (pp. 7-49). Mahwah, NJ: Erlbaum.

- Koelsch, S., Fritz, T., Von Cramon, D., Muller, K., & Friederici, A. (2006). Investigating emotion with music: An fMRI study. *Human Brain Mapping, 27*(3), 239-250. doi:10.1002/hbm.20180
- Leder, H., Belke, B., Oeberst, A., & Augustin, D. (2004). A model of aesthetic appreciation and aesthetic judgments. *British journal of psychology, 95*(Pt 4), 489-508. doi:10.1348/0007126042369811
- Lengger, P., Fischmeister, F., Leder, H., & Bauer, H. (2007). The influence of stylistic information on the perception of modern art: A DC-EEG study on aesthetic experience. *Perception, 36*, 187-188.
- Li, W., Zinbarg, R. E., Boehm, S. G., & Paller, K. A. (2008). Neural and behavioral evidence for affective priming from unconsciously perceived emotional facial expressions and the influence of trait anxiety. *Journal of Cognitive Neuroscience, 20*(1), 95-107. doi:10.1162/jocn.2008.20006
- Liang, X., Zebrowitz, L. A., & Zhang, Y. (2010). Neural activation in the «reward circuit» shows a nonlinear response to facial attractiveness. *Social neuroscience, 5*(3), 320-334. doi:10.1080/17470911003619916
- Lordkipanidze, D., Vekua, A., Ferring, R., Rightmire, G. P., Agusti, J., Kiladze, G., ... Tappen, M. (2005). The earliest toothless hominin skull. *Nature, 434*(7034), 717-718.
- Martindale, C. (1984). The pleasures of thought: A theory of cognitive hedonics. *Journal of Mind and Behavior; Journal of Mind and Behavior, 5*(1), 49-80.
- Mcbrearty, S., & Brooks, A. S. (2000). The revolution that wasn't: a new interpretation of the origin of modern human behavior. *Journal of human evolution, 39*(5), 453-563. doi:10.1006/jhev.2000.0435
- Moore, A. B., Clark, B. A., & Kane, M. J. (2008). Who shalt not kill? Individual differences in working memory capacity, executive control, and moral judgment. *Psychological science, 19*(6), 549-557. doi:10.1111/j.1467-9280.2008.02122.x
- Munar, E., Nadal, M., Castellanos, N. P., Flexas, A., Maestú, F., & Mirasso, C. (2012). Aesthetic appreciation: event-related field and time-frequency analyses. *Frontiers in Human Neuroscience, 5*, 185. doi:10.3389/fnhum.2011.00185
- Munar, E., Nadal, M., Rosselló, J., Flexas, A., Moratti, S., Maestú, F., ... Cela-Conde, C. J. (2012). Lateral Orbitofrontal Cortex Involvement in Initial Negative Aesthetic Impression Formation. *PLoS ONE, 7*(6), e38152. doi:10.1371/journal.pone.0038152
- Murphy, S. T., & Zajonc, R. B. (1993). Affect, cognition, and awareness: affective priming with optimal and suboptimal stimulus exposures. *Journal of Personality and Social Psychology, 64*(5), 723-739. doi:10.1037/0022-3514.64.5.723
- Nadal, M., Flexas, A., Gálvez, Á., & Cela-Conde, C. J. (2012). Neuroaesthetics: themes from the past, current issues, and challenges for the future. *Rendiconti Lincei*. doi:10.1007/s12210-012-0185-1
- Nadal, M., Munar, E., Capó, M. A., Rosselló, J., & Cela-Conde, C. J. (2008). Towards a framework for the study of the neural correlates of aesthetic preference. *Spatial Vision, 21*(3-5), 379-396. doi:10.1163/156856808784532653
- Nadal, M., Munar, E., Marty, G., & Cela-Conde, C. J. (2010). Visual Complexity and Beauty Appreciation: Explaining the Divergence of Results. *Empirical Studies of the Arts, 28*(2), 173-191.

- Nadal, M., & Pearce, M. T. (2011). The Copenhagen Neuroaesthetics conference: Prospects and pitfalls for an emerging field. *Brain and Cognition*. doi:10.1016/j.bandc.2011.01.009
- Nowak, M., & Highfield, R. (2011). *SuperCooperators: Altruism, evolution, and why we need each other to succeed*. Free Press. Recuperado a partir de [http://books.google.es/books?hl=es&lr=&id=icUApNfFrMC&oi=fnd&pg=PA1&dq=Supercooperators:+Altruism,+Evolution,+and+Why+We+Need+Each+Other+to+Succeed&ots=qYRsnUaMAJ&sig=EYIK5ImHn0KyGteFF\\_QrwcGupkw](http://books.google.es/books?hl=es&lr=&id=icUApNfFrMC&oi=fnd&pg=PA1&dq=Supercooperators:+Altruism,+Evolution,+and+Why+We+Need+Each+Other+to+Succeed&ots=qYRsnUaMAJ&sig=EYIK5ImHn0KyGteFF_QrwcGupkw)
- Ohman. (2009). Of snakes and faces: an evolutionary perspective on the psychology of fear. *Scandinavian Journal of Psychology*, 50(6), 543-552. doi:10.1111/j.1467-9450.2009.00784.x
- Peyk, P., Schupp, H. T., Elbert, T., & Junghöfer, M. (2008). Emotion processing in the visual brain: a MEG analysis. *Brain Topography*, 20(4), 205-215. doi:10.1007/s10548-008-0052-7
- Pihko, E., Virtanen, A., Saarinen, V.-M., Pannasch, S., Hirvenkari, L., Tossavainen, T., ... Hari, R. (2011). Experiencing art: the influence of expertise and painting abstraction level. *Frontiers in Human Neuroscience*, 5, 94. doi:10.3389/fnhum.2011.00094
- Raichle, M. E., MacLeod, A. M., Snyder, A. Z., Powers, W. J., Gusnard, D. A., & Shulman, G. L. (2001). A default mode of brain function. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 98(2), 676-682. doi:VL - 98
- Rotteveel, M., de Groot, P., Geutskens, A., & Phaf, R. H. (2001). Stronger suboptimal than optimal affective priming? *Emotion*, 1(4), 348. doi:10.1037/1528-3542.1.4.348
- Rugg, M. D., & Coles, M. G. H. (1996). *Electrophysiology of Mind*. Oxford University Press. Recuperado a partir de <http://www.oxfordscholarship.com/view/10.1093/acprof:oso/9780198524168.001.0001/acprof-9780198524168>
- Skov, M., & Vartanian, O. (2009). Introduction: What is Neuroaesthetics. En *Neuroaesthetics*. Amityville, New York: Baywood Publishing Company.
- Sweeny, T. D., Grabowecy, M., Suzuki, S., & Paller, K. A. (2009). Long-lasting effects of subliminal affective priming from facial expressions. *Consciousness and Cognition*, 18(4). doi:10.1016/j.concog.2009.07.011
- Tsukiura, T., & Cabeza, R. (2011). Shared brain activity for aesthetic and moral judgments: implications for the Beauty-is-Good stereotype. *Social Cognitive and Affective Neuroscience*, 6(1), 138-148. doi:10.1093/scan/nsq025
- Vartanian, O., & Goel, V. (2004). Neuroanatomical correlates of aesthetic preference for paintings. *Neuroreport*, 15(5), 893-897.
- Vessel, E. A., & Rubin, N. (2010). Beauty and the beholder: highly individual taste for abstract, but not real-world images. *Journal of Vision*, 10(2), 18, 1-14. doi:10.1167/10.2.18
- Wallis, J. D., & Kennerley, S. W. (2011). Contrasting reward signals in the orbitofrontal cortex and anterior cingulate cortex. *Annals of the New York Academy of Sciences*, 1239(1), 33-42.
- Washburn, S. L., & Lancaster, J. B. (1968). Human evolution. *International encyclopedia of the social sciences*, 3, 215-221.



Wong, P. S., & Root, J. C. (2003). Dynamic variations in affective priming. *Consciousness and Cognition*, 12(2), 147-168. doi:10.1016/S1053-8100(03)00007-2

Wynne-Edwards, V. C. (1962). Animal dispersion in relation to social behaviour. Recuperado a partir de <http://193.190.8.15/afriplib/handle/0/2350>

Yue, X., Vessel, E. A., & Biederman, I. (2007). The neural basis of scene preferences. *Neuroreport*, 18(6), 525-529. doi:10.1097/WNR.0b013e328091c1f9

Zaidel, D. W. (2010). Art and brain: insights from neuropsychology, biology and evolution. *Journal of Anatomy*, 216(2), 177-183. doi:10.1111/j.1469-7580.2009.01099.x