



**CONFERENCIA DE LA LECCIÓN INAUGURAL
ESCUELA DE MEDICINA DE LA UNIVERSIDAD DE COSTA RICA
CÁTEDRA DR. RODRIGO LORÍA CORTÉS
I CICLO LECTIVO 2013**

NEUROBIOLOGÍA DE LA CONDUCTA MORAL HUMANA

Blázquez Arroyo, Juan Luis y Peláez Pezzi, M^a Belén

Departamento de Anatomía e Histología Humanas, Facultad de Medicina, Universidad de Salamanca, España

Resumen: En los últimos años se han realizado numerosos estudios, con diferentes enfoques, cuyo objetivo es conocer las bases neurales de nuestra conducta social y moral. Las nuevas aportaciones muestran que la moralidad tiene ciertos componentes innatos, que serían comunes a todos los humanos, mientras que otros son adquiridos (se aprenden y se graban en el cerebro), y específicos de cada cultura.

Los estudios neurocientíficos han puesto de manifiesto que ciertas regiones cerebrales, particularmente de la corteza prefrontal, son esenciales para la conducta moral, pues los individuos lesionados en estos territorios evidencian déficits muy severos en las decisiones morales. Además, en los últimos años, basándose en la clínica neurológica y en las técnicas de neuroimagen funcional, los neurocientíficos han podido analizar los mecanismos neurales que están en la base de la conducta moral. De los datos obtenidos se desprende que muchas de las estructuras emocionales del cerebro, cuya función primigenia sería facilitarnos la vida en sociedad, tienen un papel esencial en el juicio y en la conducta moral, generando intuiciones rápidas de lo que está bien y mal. Dicho sistema trabajaría de manera integrada junto con el sistema responsable de la deliberación consciente, al objeto de resolver los dilemas más complejos o ambiguos.

Palabras clave: cerebro moral, neuroimagen, corteza prefrontal, conducta moral, neuronas espejo

Recibido: 15 febrero 2013. Aceptado: 22 marzo 2013. Publicado: 10 abril 2013.



NEUROBIOLOGY OF HUMAN MORAL BEHAVIOR

Abstract: In recent years there have been numerous studies, with different approaches, whose goal is to understand the neural basis of our social and moral behavior. New findings show that morality has certain innate components, that would be common to all human beings, while others are acquired (learned and recorded in the brain) and culturally specific.

Neuroscientific studies have shown that some brain regions, particularly in the prefrontal cortex, are essential to moral behavior, as individuals injured in these territories show serious deficits in moral decisions. Moreover, in the last years, based on clinical neurology and functional neuroimaging, neuroscientists have been able to analyze the neural mechanisms that underlie moral behavior. The data obtained suggests that many of the emotional brain structures whose primary function would be to make easier our social life, have an essential role in judgment and moral behavior, generating quick intuitions of what is right and wrong. Such a system would work integrated with the system responsible for conscious deliberation in order to solve the most complex or ambiguous dilemmas.

Key words: moral brain, neuroimaging, prefrontal cortex, moral behavior, mirror neurons

INTRODUCCIÓN

Hoy nadie puede ignorar que cualquiera de las actividades mentales que realizamos requiere, como condición necesaria, del buen funcionamiento del sistema nervioso. Sabemos asimismo que ciertas patologías degenerativas, que se extienden conforme avanza la esperanza de vida en nuestra sociedad (enfermedad de Alzheimer, por ejemplo) muestran efectos devastadores sobre la personalidad, la memoria y la conducta.

En lo que va de siglo y en los últimos años del pasado se ha producido una avalancha de publicaciones que, mediante el empleo de las técnicas de neuroimagen como la Resonancia Magnética funcional (RMf), pretenden analizar y comprender las bases neurales de la conducta humana. Uno de los campos más activos en estos estudios es el de los correlatos neurales de los juicios y la conducta moral [1].

A los datos obtenidos por medio de las técnicas de neuroimagen se suman otros procedentes de la

psicología, de la clínica psiquiátrica o neurológica (accidentados con traumatismos cerebrales o afectados por tumores), del estudio de la conducta animal (primatología, etología) etc., de manera que el cuadro que se nos dibuja comienza a adquirir perfiles más netos y entendibles [1].

También conviene recordar que los seres humanos somos criaturas muy sociales, y que compartimos este carácter con otras muchas especies, incluyendo nuestros parientes primates; es decir, fuimos sociales antes que humanos. El análisis del comportamiento social de los animales que viven en grupo viene aportando numerosas pruebas de que vivir en sociedad incluye restricciones en el comportamiento, el establecimiento de reglas de conducta, jerarquía, sentimiento de pertenencia al grupo, penalización y castigo, etc., [2].

Ya no puede mantenerse que la ciencia no tiene nada que decir en el dominio de la moral, que quedaría, como hasta hace poco tiempo, bajo el magisterio de la filosofía y la religión. Entendemos que el conocimiento científico del funcionamiento cerebral y, en consecuencia,

de la naturaleza humana, nos ayuda a entender el surgimiento y prevalencia de las conductas morales, y nos permite reflexionar sobre las creencias y tradiciones culturales que sostienen valores que no son universales.

Este trabajo de revisión pretende poner al día los conocimientos científicos sobre el origen de la conducta moral, así como el funcionamiento cerebral en la toma de decisiones morales. Una mejor comprensión de estos aspectos de la conducta puede traer consigo un mejor entendimiento de lo que es innato y lo que es aprendido en los códigos morales de cada cultura, y nos dirá cómo estos códigos cambian entre generaciones; además nos mostrará la manera en que aprendemos los valores aceptados por nuestro grupo. Por otro lado se nos ofrece una nueva perspectiva para conocer las bases de la conducta inmoral, y sus repercusiones en la esfera social y legal.

Nuestra exposición se inicia con la búsqueda del origen de la conducta moral en animales sociales, para analizar más tarde los correlatos neurales de los sentimientos y los juicios morales. Al final revisaremos la participación de ciertas neuronas y genes en estos sentimientos, juicios y conductas.

ORIGEN DE LA MORAL. LA CONDUCTA MORAL NO ES EXCLUSIVA DE LOS HUMANOS

La existencia de cierta tendencia natural a tener una conducta moral ya fue señalada por Darwin (1871) en "El linaje del hombre", donde afirmó: *el desarrollo de cualidades morales es un problema más interesante. Su fundamento radica en los instintos sociales... Los animales provistos de instintos sociales disfrutan con la compañía de un congénere, previenen al otro del peligro y se defienden y ayudan de muchas maneras. Ya que tales conductas son beneficiosas para la especie, con toda probabilidad han sido adquiridas mediante la selección natural"*

Como hemos apuntado más arriba, los humanos somos animales sociales. Y la vida social exige –también a los no humanos- el establecimiento de "hábitos o normas" de conducta. Los animales sociales controlan los ataques a otros miembros del grupo y de producirse, la pelea suele estar ritualizada y no tiende a la muerte del

adversario; más bien acaba cuando uno de los contendientes muestra una conducta de sumisión. Pero hay más, muchos animales sociales evidencian comportamientos que benefician a otros miembros del grupo, incluso con riesgo o coste para el que actúa: los babuinos macho se enfrentan a los depredadores cubriendo la retirada del grupo, las hienas son capaces de colaborar para alcanzar sus objetivos, los gibones y chimpancés que tienen comida pueden compartirla con otros en respuesta a ciertos gestos, los delfines ayudan a los miembros heridos del grupo nadando debajo de ellos durante horas y subiéndolos a la superficie para respirar, los vampiros regurgitan para alimentar a los compañeros de cueva que no encontraron alimento en la última salida. Los ejemplos se multiplican [3].

Podría pensarse que tales conductas altruistas son extrañas a la teoría de la evolución y su implacable selección natural, pero en animales sociales la investigación comprueba que la evolución no es tan implacable después de todo. Para explicar la permanencia de estas conductas se recurre a la selección de parentesco, cuyo ejemplo más obvio en mamíferos es el sacrificio de los padres por la prole [4]. Pero entre animales sociales sin emparentar también existe altruismo; en este caso se basa en la reciprocidad que se expresa en forma de compartición de alimento (murciélagos, monos), desparasitación (monos) o comportamientos en que el coste de ayudar es menor que los beneficios de ser ayudado [5].

Si bien hoy tenemos datos sobre la existencia de altruismo en muchas especies de mamíferos e incluso aves, también parece claro que con el aumento de las capacidades cognitivas (cetáceos, primates) surgen formas más complejas de colaboración, como las sustentadas en la teoría de la mente, la empatía o el respeto por los otros [6, 7].

Por otro lado entre los monos está bien desarrollada la noción de equidad. Brosnan y de Wall entrenaron monos capuchinos para recoger un guijarro que se les lanzaba a la jaula. Si los monos devolvían el guijarro obtenían como premio unas rodajas de pepino. Una vez entrenados realizaron el experimento con dos monos situados en jaulas vecinas que podían verse. Tras recoger el guijarro el primero fue recompensado con su

pepino y el segundo con un racimo de uvas (un premio más apetitoso). La respuesta fue que alguno de los que tenían pepino se lo tiraron al investigador; otros rehusaron devolver el guijarro (colaborar). En otros casos recompensaron con uvas a un mono que no había devuelto el guijarro; los demás reaccionaron dejando de colaborar. Advirtieron que no habían sido tratados de manera justa [8, 9].

Los monos capuchinos reconocen incluso la reciprocidad y sus violaciones en intercambios entre humanos, y prefieren aceptar comida de los que se muestran colaboradores antes que de los egoístas, lo mismo que los niños pequeños [10]. Más aún, en macacos también está bien demostrado el sentido de la empatía. En el experimento más llamativo unos macacos permanecieron varios días sin comer ya que la obtención de comida suponía administrar una descarga eléctrica a un compañero en otra jaula [11].

De los estudios animales también se deduce que, en cuanto a la reciprocidad, la clave está en escoger bien el compañero; es decir, identificar a los que devuelven los favores y evitar a los egoístas que no colaboran. De esta manera, en el proceso, se desarrollan nociones rudimentarias de justicia o fraude. Así se reforzarán los lazos con los que hayan adquirido la reputación de amistosos o leales.

En los grupos animales en que se instaura la reciprocidad los tramposos y no colaboradores son identificados, y reciben respuestas hostiles de los que devuelven los favores, con lo que se produce la identificación de que lo correcto es la colaboración y lo incorrecto el fraude, la no reciprocidad. De aquí hay sólo un paso a la conclusión de que los aprovechados deben ser castigados o separados del grupo (sociedad) para evitar que sigan aprovechándose. El otro lado del altruismo sería pues la noción del castigo y, en términos humanos, tal vez la xenofobia, la reserva, la desconfianza y hasta el odio ante el extraño [12].

El altruismo recíproco es, a juicio de Franz de Waal, la fuerza moral más potente. Los monos que comparten comida son invitados más tarde a compartir la de otros y no son rechazados con agresividad. Algunos chimpancés buscan a los que han sido golpeados en una pelea y los

consuelan con abrazos. La simpatía por el que es maltratado forma la base de nuestros sistemas morales, y emerge naturalmente de la interacción social [13].

Durante la mayor parte de su existencia como especie el hombre moderno (*Homo sapiens*) fue un cazador/guerrero/tribal. Los ancestros homínidos y del género *homo* han sido animales tribales los pasados 4 millones de años. El hombre se hizo valeroso, inteligente, tenaz y capaz de sobrevivir bajo condiciones físicas y mentales muy duras. Esta historia podría explicar la selección de las virtudes morales como un caso particular de la selección sexual, es decir, las hembras habrían tendido a reproducirse más con aquellos individuos más colaboradores [14]. También se entiende la importancia del grupo, su paraguas protector para el individuo y su exigencia de lealtad cuando se trata de competir con otros grupos. Todas las culturas promueven la devoción al grupo, exaltan a los que se sacrifican por él y rechazan a los que ponen sus propios intereses por delante de los de su tribu. De ahí que siempre se haya considerado una virtud la valentía y la defensa de la patria, la nación, el partido o la secta [15, 16, 17, 18].

DESARROLLO ONTOGÉNICO DE LA CONDUCTA MORAL EN LOS HUMANOS

Ya vemos que, aunque pueda sonar extraño, nuestro sentido moral puede haber sido construido por la evolución sobre unos cimientos que compartimos con otras especies. Ahora bien, ¿cuándo se desarrolla en la vida de los humanos? Según los últimos estudios el impulso inicial de la gente es cooperar, y se advierte ya en niños de un año, que ayudan y comparten de manera natural, mientras que a los 2 o 3 años se han vuelto más cautelosos [19]. Otros autores han señalado que antes de los 4 años los juicios morales de los niños sobre los actos de otros tienen que ver con el resultado, pero entre los 4 y los 8 años se empieza a tener en cuenta la intención del agente [20].

Durante la infancia no es raro advertir conductas egoístas, que no se deberían a una falta de entendimiento de las nociones bueno/malo, sino a la incapacidad para implementar un control que requiere el

funcionamiento de regiones cerebrales que maduran más tarde [21].

Los humanos también tenemos un sentido innato de la justicia/equidad que se manifiesta desde muy temprano. Esto se comprueba experimentalmente en el juego del Ultimátum, que tiene lugar entre dos jugadores (A y B). Se trata de repartir una cantidad de dinero que se le da al jugador A, que también decide el reparto con el otro jugador. Este último (B) decide si acepta o no, de manera que si no acepta, ninguno gana nada. Un economista diría que lo racional es aceptar cualquier oferta (más vale algo que nada), pero en la realidad, las ofertas mayoritariamente se acercan al 50/50 y, normalmente, se rechazan ofertas menores del 20-30%. El rechazo se corresponde con una respuesta aversiva y activación de la ínsula y de la corteza prefrontal dorsolateral [22].

¿CÓMO EXPLICAR LA DIVERSIDAD DE CONDUCTAS MORALES?

Una característica de los actos morales en cualquier cultura es que el que comete un acto inmoral debe ser castigado. Por otro lado se advierte que la moralización de una conducta cambia con el tiempo dentro de una misma cultura: recientemente, en occidente, han perdido carga moral el divorcio, la homosexualidad o los hijos ilegítimos, mientras que se han moralizado actos como el fumar.

La moral de una sociedad o cultura se aprende durante la infancia y juventud. Este aprendizaje es de tipo implícito, y se realiza mediante refuerzos positivos o negativos, de tal manera que queda fuera de la conciencia y es difícil de modificar, lo mismo que la memoria a que da lugar. Así se entiende que exista tal diversidad de conductas morales, que haya casi necesariamente una brecha entre generaciones que se han criado con vivencias distintas y que la moral ni siquiera sea la misma a lo largo de una vida. También se explica el que a veces tengamos el convencimiento de que algo está mal y no seamos capaces de explicarlo con claridad [23].

EN BUSCA DEL ÓRGANO MORAL. BASES NEURALES DE LOS SENTIMIENTOS Y DECISIONES MORALES

El sistema nervioso es el sistema de integración por excelencia del cuerpo humano. A lo largo de la evolución el sistema nervioso se ha ido haciendo más y más complejo, mejorando sus sistemas de información (tanto del mundo exterior como del interior), diversificando su capacidad de respuestas y, sobre todo, incrementando las unidades de procesa-miento que se sitúan entre las entradas y las salidas. Seguramente una de las características del cerebro humano es el gran volumen de los lóbulos frontales.

Por otro lado, compartimos con muchos mamíferos un cerebro más antiguo, el cerebro emocional, conocido también como Sistema Límbico, cuya labor fundamental es la dirección de la conducta mediante una brújula emocional; es decir, tiene mucho que ver con las experiencias de recompensa o castigo, el placer y el dolor, el miedo, la agresividad y la memoria. En este cajón de sastre podemos incluir la corteza que rodea al cuerpo caloso (cingular), el hipocampo, la amígdala, el núcleo accumbens, los núcleos septales, así como el hipotálamo y ciertas formaciones del tronco encefálico. Además, en el cerebro humano hay otras regiones cerebrales cuyo desarrollo en nuestra especie es desproporcionadamente grande. La mayoría de estas áreas están en el lóbulo frontal, por delante de las áreas motoras y reciben en conjunto el nombre de corteza prefrontal (CPF). Esta región es donde pensamos que asienta lo que conocemos como memoria de trabajo, así como la facultad para planificar el futuro y prever las consecuencias de nuestra conducta, nuestra gran capacidad para el pensamiento abstracto, etc. Tiene también la CPF una relación estrecha con el resto del cerebro emocional y el poder de frenar las conductas instintivas o las respuestas agresivas que pueden originarse en otras regiones, por lo que es, en buena medida, el asiento de nuestra humanidad. En de la CPF se distinguen varios territorios (fig. 1) que se activan de manera diferenciada. Aunque el conocimiento es todavía incompleto sí se puede distinguir la porción dorsolateral (CPF dl), relacionada con el procesamiento cognitivo de estímulos no emocionales, de las partes ventral-medial

(CPFvm) y orbitaria (COF) de esta corteza, ambas implicadas en la toma de decisiones emocionales y

morales [24].

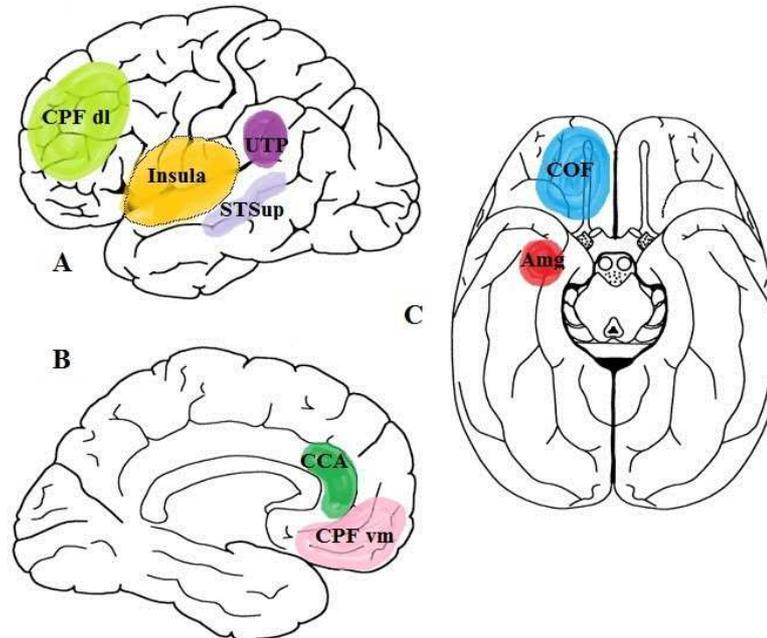


Figura 1. Territorios corticales y subcorticales que participan en la toma de decisiones morales. A: CPFdl, corteza prefrontal dorsolateral; UTP, unión temporoparietal; STUup, surco temporal superior. B: CCA, corteza cingular anterior; CPFvm, corteza prefrontal ventromedial. C: COF, corteza orbitofrontal; Amg, amígdala.

Ya hemos señalado que los humanos somos sociales, que vivimos en grupos de manera que nuestro éxito en la obtención de alimento, pareja y otros recursos, depende de la capacidad para valorar los deseos y acciones de otros humanos. Los primates somos expertos en producir y percibir movimientos sutiles, gestos y expresiones faciales así como movimientos de manos para comunicarnos con los demás. Dichos mensajes, honestos o engañosos, de agresión o sumisión, son claves que hemos de descifrar para sobrevivir con éxito dentro del grupo. Somos seres visuales. En la corteza que rodea al surco temporal superior (STSup) hay neuronas que responden a los gestos faciales, movimientos corporales o de las manos. Estas células constituyen la base para entender cómo los primates (y nosotros) percibimos las acciones de los otros.

Esta percepción social se complementa con la “cognición social” que tendría lugar en la amígdala y la CPF. La amígdala es importante en descifrar las expresiones faciales emocionales, de manera que la lesión de la región del STSup y la amígdala produce alteraciones en el comportamiento relacionadas con el estímulo, mientras que la lesión de la CPFvm lleva a una incapacidad para planear la actividad futura y maneras sociales inapropiadas (ceguera de futuro), pero no altera el pensamiento abstracto.

En la actualidad está surgiendo una aproximación científica a la moralidad tras la constatación de cambios en la conducta moral en pacientes con alteraciones cerebrales. Esto es, la neurociencia cognitiva de la moral pretende dilucidar los mecanismos neurales que están en la base del comportamiento moral [25, 26].

LOS TRASTORNOS CEREBRALES COMO VENTANAS PARA OBSERVAR LA MORALIDAD

Desde hace mucho tiempo se han descrito conductas antisociales persistentes, aunque en la medicina sus referencias son más recientes. La evidencia de que ciertas regiones cerebrales son esenciales para la conducta moral proviene de relatos de lesiones del lóbulo frontal o de la cirugía de heridas de guerra.

Más recientemente los investigadores han relacionado dichas patologías con la esfera de la cognición moral. Tal vez el grupo más influyente es el de Antonio Damasio, que ha descrito déficits en la conducta moral tras la lesión en la vida adulta de la CPFvm, coexistiendo con normalidad en el razonamiento moral [27, 28, 29]. También ha comprobado que las lesiones a edad más temprana afectan tanto a la conducta como al razonamiento, lo que indicaría que la lesión precoz de la CPFvm altera el desarrollo moral. Estos trastornos en la conducta moral se asemejan a los que se observan en algunas psicopatías [30].

Además de las afecciones neurológicas por traumatismos o tumores, otro modelo muy estudiado en los últimos tiempos es la psicopatía. Los psicópatas tienen un trastorno de la personalidad que se caracteriza por su frialdad, emociones superficiales, ausencia de empatía y egocentrismo. También suelen ser manipuladores, irresponsables y antisociales. En la base de este trastorno se han implicado un gran número de regiones cerebrales, incluyendo la corteza frontal COF/CPF vm, la ínsula, la corteza cingular anterior y posterior, la amígdala y el giro temporal superior [31, 32]. Los psicópatas tienen reducida la actividad en la amígdala durante la toma de decisiones morales. Los individuos más manipuladores tienen reducida la actividad en todo el circuito moral [33].

En un estudio reciente 30 sujetos fueron sometidos a resonancia magnética funcional (RMf) mientras jugaban una versión del dilema del prisionero. Los sujetos además completaron un cuestionario de psicopatía. Los sujetos que puntuaron alto en test, especialmente varones, colaboraron menos con los compañeros. También mostraron menor activación en la COF al cooperar, así como menor activación en la CC y

CPF dl cuando eligieron no cooperar. La conclusión obtenida es que los sujetos sin rasgos psicopáticos tienen tendencia emocional hacia la cooperación, que pueden superar con esfuerzo de control cognitivo, mientras que los psicópatas tienden hacia la no colaboración, aunque también pueden superar su tendencia con esfuerzo cognitivo [34].

LOS ESTUDIOS DE NEUROIMAGEN Y LAS DECISIONES MORALES

En estos últimos años son muchos los estudios que han explorado el cerebro con técnicas de neuroimagen mientras el individuo trata de resolver alguno de los clásicos dilemas morales, como el dilema del tranvía o su variante de la pasarela. En el primer caso se plantea que un tranvía avanza sin control por una vía en la cual trabajan cinco personas que, de no desviarse, morirán. El examinado se encuentra cerca y junto a una palanca o interruptor que permitiría desviar el tranvía hacia otra vía en la cual trabaja una persona. La pregunta que han de responder es: ¿usted cambiaría la trayectoria del tranvía? ¿entiende que es lícito hacerlo?

En la variante de la pasarela el tranvía avanza igualmente hacia los trabajadores que laboran en la vía, pero el espectador se encuentra en una pasarela por debajo de la cual ha de pasar dicho tranvía. Junto a él hay una persona voluminosa que, de ser empujada a la vía, conseguiría detener el curso del vehículo. De nuevo se pregunta ¿usted empujaría al otro individuo para salvar a los cinco?; ¿entiende que sería moral hacerlo?

Se sabe desde hace tiempo que más del 90% de los analizados responden sí en el primer caso, pero sólo un 10% contesta afirmativamente en el segundo supuesto. Teniendo en cuenta que el resultado neto (fríamente considerado) es el mismo, se trata de explicar el porqué de tales respuestas. Curiosamente los territorios que se activan en la RMf son distintos; en el dilema del tranvía se activa sobre todo la región que razona y planea, la CPF dl, mientras que en el dilema de la pasarela se activa más bien la CPFvm y la CCA, que tienen más que ver con las emociones [35].

La interpretación (todavía discutida) es que los humanos disponemos de dos sistemas de evaluación de las experiencias de tipo moral; un primer sistema de naturaleza emocional, que genera intuiciones rápidas acerca de lo que está bien o está mal, y que sería la expresión de las tendencias innatas y de lo que aprendimos a lo largo de la infancia. Este sistema emocional tiene su representación cortical en la región ventral (orbitaria) y medial de la corteza prefrontal, procesa de manera integral e inconsciente y no verbaliza. Además tenemos un sistema más nuevo, que se localiza en la región de la CPD dl, que razona conscientemente y precisa del lenguaje. Cuando hay disparidad de criterios habría una especie de disputa entre ambos y se suele activar también la corteza cingular (detector de conflictos).

Para el grupo de Greene las áreas cognitivas, como la CPF dl, son capaces de modular las respuestas emocionales que se originan en la CPFvm, STSup y CCP, en orden a producir conductas adaptadas y útiles ante dilemas morales [36].

En el 2008, Moll y su grupo propusieron un enfoque motivacional para explicar cómo pueden interactuar, las intuiciones, emociones y valores morales para generar el fenómeno de la moralidad en la cognición humana. Una de sus principales propuestas es que nuestra conducta moral está condicionada por predisposiciones biológicas, las cuales provocan emociones morales que son de vital importancia para modular las conductas ulteriores. Dichas predisposiciones habrían evolucionado a lo largo de la evolución humana, como fuerzas tendentes a fomentar comportamientos prosociales según aumentaban las demandas de una vida en grupos progresivamente mayores [37]. Es cierto que estos autores no especifican de qué predisposiciones biológicas se trata, pero podemos completar la imagen con las propuestas de Haidt, para el cual, los fundamentos de la moralidad dentro del grupo serían: evitación del daño/cuidado, equidad/justicia, lealtad, autoridad/ jerarquía y pureza/santidad [38].

Por otro lado Damasio ha completado nuestra visión desde la clínica, al constatar que los individuos con daño en la CPFvm pueden detectar las implicaciones de

una situación social, pero son incapaces de tomar las decisiones apropiadas en la vida real. Este autor sugiere que tales pacientes son incapaces de etiquetar tales implicaciones con una señal que automáticamente distinga las acciones ventajosas de las perjudiciales [39]. Este modelo explica por qué los pacientes con lesión de la CPFvm pueden razonar sobre problemas sociales pero fallan en la vida real y en los dilemas adoptan con mucha frecuencia decisiones utilitarias [27, 29].

Es posible que los resultados de los estudios de neuroimagen obtenidos en la resolución de dilemas morales sean preliminares, que los procedimientos deban todavía estandarizarse, que la interpretación pueda revisarse, pero hoy ya parece claro que han tenido el acierto de señalar la importancia de los procesos emocionales en la toma de las decisiones morales.

UN POCO MÁS ALLÁ: NEURONAS PARA LA CONDUCTA MORAL.

Descubiertas a mediados de los 90 en el área premotora de primates, las neuronas espejo han supuesto uno de los avances más reconocidos de los últimos años en el campo de la neurociencia. Estas neuronas se activan en un individuo (primate) cuando éste realiza actos motores dirigidos a un objeto, pero también cuando el animal observa a otro individuo, o incluso a un experimentador humano, realizar el mismo tipo de acciones. En el macaco se han identificado en la corteza frontal inferior y en la corteza parietal inferior. También se han descrito en los mismos territorios en los humanos [40].

En 2005 se publicó que neuronas de la CCA con actividad espejo se activaban al pinchar con una aguja, pero también disparaban cuando el sujeto veía cómo pinchaban a otro y se denominaron “neuronas de la empatía”. Estas neuronas espejo parece que disuelven la barrera entre el yo y los otros; la disolución de tal barrera es la base de muchos sistemas éticos y de gran parte de las religiones [41].

En humanos los estudios de neuroimagen ha revelado que la misma estructura cerebral (ínsula) que se activa cuando una persona experimenta una emoción

básica como la repugnancia producido por un mal olor, también se activa cuando la misma persona percibe la cara de otro que experimenta el mismo malestar. Así se están sentando las bases de una teoría de la cognición social basada en la actividad “resonante o espejo” de ciertas estructuras y mecanismos cerebrales [42].

Se ha sugerido que la emergencia de un sistema complejo de neuronas espejo supone el gran paso adelante en la evolución humana y marca la etapa en que debieron surgir una serie de capacidades únicas en nuestro género tales como el protolenguaje, la humanización de la empatía, la capacidad de ponerse en lugar del otro. También haría posible el aprendizaje por imitación [40].

El descubrimiento de este sistema ha permitido un nuevo enfoque y una mejor comprensión de problemas clínicos, como los observados en los niños con trastornos de la interacción y comunicación social de tipo autista [43].

Por otro lado las neuronas fusiformes (spindle) fueron descritas en la primera mitad del siglo XX por el barón Constantin Von Economo. Estas células son numerosas en los humanos e inexistentes en los demás mamíferos a excepción de algún cetáceo, los grandes simios y los elefantes. Se da la circunstancia que estas neuronas existen sólo en animales muy sociales y por ello se han relacionado con la vida social, sin embargo, el número que hay en el cerebro humano nos distingue de todos los demás animales [44].

Las neuronas fusiformes se localizan mayoritariamente en la ínsula y en la corteza cingular anterior y casi todas se generan en los primeros años de la vida postnatal. Resulta llamativa su lateralización, con mayor abundancia en el hemisferio derecho [44]. Aunque su estudio experimental es muy difícil (dadas las especies que las tienen), los investigadores han propuesto que estas células están involucradas en la producción y organización de la intuición, las emociones, la conciencia y la teoría de la mente. También sabemos que las neuronas fusiformes resultan afectadas y degeneran en un cuadro conocido como demencia frontotemporal, cuyas repercusiones en cuanto a sentimientos morales son devastadoras [45].

Esperamos mejorar pronto nuestra comprensión del papel que juegan las neuronas espejo y las neuronas fusiformes en las esferas emocional y cognitiva. Entre las habilidades cognitivas sociales de los humanos se incluye la de leer la mente; es decir, ponerse en el lugar de los otros, representarse sus estados mentales, lo que es crucial en la comunicación, tanto verbal como no verbal.

Todavía más allá: Genes para la conducta moral

Los estudios sobre genética de la conducta están entre los tópicos más vivos y con más futuro dentro de la investigación neurocientífica. De hecho ya se han publicado algunos estudios que aportan datos relevantes en relación con la participación de los genes en el control de la conducta social/moral.

Seguramente la línea más fructífera es la que trata de comprender el papel de los péptidos hipotalámicos vasopresina (VP) y oxitocina (OXT). Estas sustancias son bien conocidas como hormonas que se liberan en la neurohipófisis y participan en los mecanismos del parto y la lactación (OXT), y en el equilibrio hidroelectrolítico y el volumen/presión sanguínea (VP), pero han cobrado nueva vida al demostrarse que desempeñan un papel clave en la conducta social [46, 47].

Hoy sabemos que la OXT liberada centralmente coordina la conducta maternal y juega un papel en el establecimiento del vínculo madre-hijo. También se ha comprobado que la OXT cumple una función más general en ambos sexos, modulando las conductas afiliativas, la unión de las parejas o el cuidado alop parental en roedores. En los seres humanos la OXT aumenta la confianza interpersonal y la capacidad para inferir las emociones de otros a partir de señales faciales [46, 47]. Asimismo se afirma que la OXT facilita las conductas cooperativas y altruistas [48].

En cuanto a la interacción con otros sistemas cerebrales, parece que la acción moduladora de los neuropéptidos tiene lugar tanto inhibiendo conductas defensivas como estimulando el sistema dopaminérgico de recompensa. Por otro lado esta acción está influida

por experiencias tempranas y modulada por esteroides sexuales, con consecuencias sexualmente dimórficas [49].

En humanos uno de los estudios más completos plantea de importancia de los genes y el medio utilizando gemelos. La conclusión parece decirnos que la influencia de los genes no es nunca determinante y que los mismos genes que definen el temperamento tendrían que ver con nuestro humor, tono vital y actitudes ante la cría de los hijos, los valores y la política. Los genes más relevantes en conducta prosocial y empatía (apego) son los de la vasopresina (AVP) y su receptor AVPR1a, así como el de la oxitocina (OXT) y su receptor OXTR. En el estrés social tienen un papel los genes del receptor de glucocorticoides (el nivel de estrés influye notablemente en la toma de decisiones morales). Finalmente, en las decisiones sociales influyen los receptores y el transportador de dopamina (DRD4, DAT1) así como los receptores y el transportador de serotonina (5HT) [50]. Es más, investigando el gen OXTR, se ha postulado que los portadores de alelos C hacen juicios morales más emocionales que los otros [51].

En suma, conocido el papel de las hormonas neurohipofisarias, se ha desarrollado un modelo de regulación de la conducta social que explicaría la evolución del papel de estos péptidos. Según este modelo las mismas sustancias pasarían de regular el parto y la salida de la leche al establecimiento de vínculos, inicialmente entre la madre y el hijo para la crianza, luego la unión con la pareja, y más tarde, la empatía y la cohesión del grupo [47, 52].

PERSPECTIVAS DE CARA A LOS PRÓXIMOS AÑOS

Es casi seguro que los próximos años asistiremos a una profundización y mejor definición de los conocimientos que hemos esbozado aquí. En este camino no nos cabe duda de que una etapa esencial será la identificación de los genes y proteínas que guardan relación con los aspectos innatos de la conducta, así como de las modificaciones epigenéticas en su expresión y los factores que influyen en ellas. También es de esperar que

la mejora en las técnicas (escáneres, dispositivos de estimulación cerebral, registro de actividad neuronal, etc.) nos permita conocer con más fiabilidad el origen y la expresión de las conductas puramente humanas, las que nos distinguen de otros primates. Finalmente debemos mantener la esperanza de que un mejor conocimiento de nuestro cerebro moral pueda contribuir a encontrar terapias efectivas (fármacos, psicoterapia, estimulación cerebral) que ayuden en la recuperación social de psicópatas, sociópatas, o desviados sexuales para los cuales hoy apenas tenemos posibilidad de ayuda.

REFERENCIAS

1. Verplaetse, J., Braeckman, J., De Schrijver, J. Introduction. En: *The Moral Brain. Essays on the Evolutionary and Neuroscientific Aspects of Morality*. Verplaetse, J., Vanneste, S., Braeckman, J., De Schrijver, J. (eds.) Springer. Heidelberg. 2009, pp 1-43.
2. Decety, J., Norman, G.J., Berntson, G.G., Cacioppo, J.T. A neurobehavioral evolutionary perspective on the mechanisms underlying empathy. *Prog Neurobiol*. 2012;98:38-48.
3. Allchin, D. The evolution of morality. *Evo. Edu. Outreach* 2009;2:590-601.
4. Hamilton, W.D. The genetical evolution of social behavior. *J. Theoret. Biol.* 1964;7:1-52.
5. Trivers, R.L. The evolution of reciprocal altruism. *The Quarterly Review of Biology* 1971;46(1):35-57.
6. de Waal, F.B.M. Putting the altruism back into altruism: The evolution of empathy. *Annu. Rev. Psychol.* 2008;59:279-300.
7. Hirata, S. Chimpanzee social intelligence: selfishness, altruism, and the mother-infant bond. *Primates* 2009; 50:3-11.
8. Brosnan, S.F., de Waal F.B.M. Monkeys reject unequal pay. *Nature* 2003; 425:297-299.
9. Brosnan, S.F. Responses to inequity in non-human primates. En *Neuroeconomics: Decision making and the brain*. Glimcher, P.W., Camerer, C.F., Fehr, E., Poldrack, R.A. (eds.) Academic Press. London. 2009, pp 285-301.



10. Anderson, J.R., Takimoto, A., Kuroshima, H., Fujita, K. Capuchin monkeys judge third-party reciprocity. *Cognition* 2013; 127:140-146.
11. Lehrer, J. The moral mind. En: *How we decide*. HMH books. Boston. 2009, pp 167-195.
12. Boyd, R., Gintis, H., Bowles, S., Richerson, P.J. The evolution of altruistic punishment. *PNAS*. 2003;100(6):3531-3535.
13. de Waal, F.B.M. Putting the altruism back into altruism: The evolution of empathy. *Annu. Rev. Psychol.* 2008;59:279-300.
14. Miller, G.F. Sexual selection for moral virtues. *The Quarterly Review of Biology* 2007;82(2):97-124.
15. Fritsche, I., Jonas, E., Ablasser, C., Beyer, M., Kuban, J., Manger, A.M., et al. The power of we: Evidence for group-based control. *J. Exper. Soc. Psychol.* 2013; 49(1):19-32.
16. Falomir-Pichastor, J.M., Frederic, N.S. The dark side of heterogeneous ingroup identities: National identification, perceived threat, and prejudice against immigrants. *J. Exper. Soc. Psychol.* 2013;49(1):72-79.
17. Culotta, E. Roots of racism. *Science* 2012;336:825-827.
18. Ellemers, N. The group self. *Science* 2012;336:848-852.
19. Tomasello, M. Why be nice? *TICS* 2012;16:580-581.
20. Cushman, F., Sheketoff, R., Wharton, S., Carey, S. The development of intent-based moral judgment. *Cognition* 2013;127:6-21.
21. Steinbeis, N., Bernhardt, B.C., Singer, T. Impulse control and underlying functions of the left DLPFC mediate age-related and age-independent individual differences in strategic social behavior. *Neuron* 2012;73:1040-1051.
22. Sanfey, A.G., Rilling, J.K., Aronson, J.A., Nystrom, L.E., Cohen, J.D. The neural basis of economic decision-making in the Ultimatum Game. *Science* 2003;300:1755-1758.
23. Pinker, S. The moral instinct. *The New York Times Magazine*. 2008, enero, 13.
24. Forbes, C.E., Grafman, J. The role of the human prefrontal cortex in social cognition and moral judgment. *Annu. Rev. Neurosci.* 2012;33:299-324.
25. Mendez, M.F. The Neurobiology of moral behavior: Review and neuropsychiatric implications. *CNS Spectr.* 2009;14(11):608-620.
26. Greene, J. Cognitive neuroscience and the structure of the moral mind. En: *The innate mind: Structure and contents*. Carruthers, P., Laurence, S., Stich, S. (eds.) 2005, pp 338-352.
27. Bechara, A., Damasio, A.R., Damasio, H., Anderson, S.W. Insensitivity to future consequences following damage to human prefrontal cortex. *Cognition* 1994;50:7-15.
28. Damasio, H., Grabowski, T., Frank, R., Galaburda, A.M., Damasio, A.R. The return of Phineas Gage: clues about the brain from the skull of a famous patient. *Science* 1994;264:1102-1105.
29. Koenigs, M., Young, L., Adolphs, R., Tranel, D., Cushman, F., Hauser, M., Damasio, A. Damage to the prefrontal cortex increases utilitarian moral judgements. *Nature* 2007;446:908-911.
30. Anderson, S.W., Bechara, A., Damasio, H., Tranel, D., Damasio, A.R. Impairment of social and moral behavior related to early damage in human prefrontal cortex. *Nat. Neurosci.* 1999;2:1031-1037.
31. Blair, R.J.R. The amygdala and ventromedial prefrontal cortex in morality and psychopathy. *TICS* 2007;11(9):387-392.
32. Blair, R.J.R. Neuroimaging of psychopathy and antisocial behavior: A targeted review. *Curr. Psychiatry Rep.* 2010;12:76-82.
33. Glenn, A.L., Lyer, R., Graham, J., Koleva, S., Haidt, J. Are all types of morality compromised in psychopathy? *J. Personality Disorders* 2009;23(4):384-398.
34. Rilling, J.K., Glenn, A.L., Jairam, M.R., Pagnoni, G., Goldsmith, D.R., Elfenbein, H., Lilienfeld, S.O. Neural correlates of social cooperation and non-cooperation as a function of psychopathy. *Biol. Psychiatry* 2007;61:1260-1271.
35. Greene, J.D., Sommerville, R.B., Nystrom, L.E., Darley, J.M., Cohen, J.D. An fMRI investigation of emotional engagement in moral judgment. *Science* 2001;293:2105-2108.



36. Greene, J.D., Nystrom, L.E., Engell, A.D., Darley, J.M., Cohen, J.D. The neural bases of cognitive conflict and control in moral judgment. *Neuron*. 2004;44:389-400.
37. Moll, J., De Oliveira-Souza, R., Zahn, R. The neural basis of moral cognition: sentiments, concepts, and values. *Ann. NY Acad. Sci.* 2008;1124:161-180.
38. Graham, J., Haidt, J., Koleva, S., Motyl, M., Iyer, R., Wojcik, S.P. et al. Moral Foundations Theory: The Pragmatic Validity of Moral Pluralism (2012). *Adv Experl Soc Psychol.*, En preparación. Disponible en: <http://ssrn.com/abstract=2184440>
39. Damasio, A. En busca de Spinoza: Neurobiología de la emoción y los sentimientos. Barcelona: Crítica, 2005.
40. Fabbri-Destro, M., Rizzolatti, G. Mirror neurons and mirror systems in monkeys and humans. *Physiology* 2008;23:171-179.
41. Jackson, P.L., Meltzoff, A.N., Decety, J. How do we perceive the pain of others? A window into the neural processes involved in empathy. *NeuroImage* 2005;24:771-779.
42. Wicker, B., Keysers, C., Plailly, J., Royet, J.P., Gallese, V., Rizzolatti, G. Both of us disgusted in my insula. The common neural basis of seeing and feeling disgust. *Neuron* 2003;3:655-664.
43. Rizzolatti, G., Fabbri-Destro, M., Cattaneo, L. Mirror neurons and their clinical relevance. *Nature Clinical Practice* 2009;5(1):24-34.
44. Allman, J.M., Tetreault, N.A., Hakeem, A.Y., Manaye, K.F., Semendeferi, K., Erwin, J.M., et al. The von Economo neurons in fronto-insular and anterior cingulate cortex in great apes and humans. *Brain Struct. Funct.* 2010;214:495-517.
45. Seeley, W.W. Selective functional, regional, and neuronal vulnerability in frontotemporal dementia. *Curr. Opin. Neurol.* 2008;21:701-707.
46. Ross, H.E., Young, L.J. Oxytocin and the neural mechanisms regulating social cognition and affiliative behavior. *Front. Neuroendocrinol.* 2009;30:534-547.
47. Young, L.J., Flanagan-Cato, L.M. Editorial comment: Oxytocin, vasopressin and social behavior. *Horm. Behav.* 2012;61:227-229.
48. Israel, S., Weisel, O., Ebstein, R.P., Bornstein, G. Oxytocin, but not vasopressin, increases both parochial and universal altruism. *Psychoneuroendocrinol.* 2012;37 (8):1341-1344.
49. Skuse, D.H., Gallagher, L. Dopaminergic-neuropeptide interactions in the social brain. *TICS* 2009;13:27-35.
50. Ebstein, R.P., Israel, S., Chew, S.H., Zhong, S., Knafo, A. Genetics of human social behavior. *Neuron* 2010;65:831-844.
51. Walter, N.T., Montag, C., Markett, S., Felten, A., Voigt, G., Reuter, M. Ignorance is no excuse: Moral judgments are influenced by a genetic variation on the oxytocin receptor gene. *Brain and Cognition* 2012;78 (3):268-273.
52. Moll, J., Oliveira-Souza, R. "Extended attachment" and the human brain: Internalized cultural values and evolutionary implications. En: *The Moral Brain. Essays on the Evolutionary and Neuroscientific Aspects of Morality.* Verplaetse, J., Vanneste, S., Braeckman, J., De Schrijver, J. (eds.) Springer. Heidelberg. 2009, pp 69-85.

INFORMACION DE AUTOR:

Blázquez Arroyo, Juan Luis. jlba@usal.es

Profesor Titular del Departamento de Anatomía e Histología Humanas. Facultad de Medicina, Universidad de Salamanca, España.

