
DINÁMICA DE LAS REDES CEREBRALES EN LA APRECIACIÓN ESTÉTICA

CAMILO J. CELA-CONDE ^a, JUAN GARCÍA-PRIETO ^b
JOSÉ J. RAMASCO ^c CLAUDIO R. MIRASSO ^c,
RICARDO BAJO ^b, ENRIC MUNAR ^a,
ALBERT FLEXAS ^a FRANCISCO DEL-POZO ^b
FERNANDO MAESTÚ ^b

ABSTRACT. Neuroimage experiments have been essential for identifying active brain networks. During cognitive tasks as in, e.g., aesthetic appreciation, such networks include regions that belong to the default mode network (DMN). Theoretically, DMN activity should be interrupted during cognitive tasks demanding attention, as is the case for aesthetic appreciation. Analyzing the functional connectivity dynamics along three temporal windows and two conditions, beautiful and not beautiful stimuli, here we report experimental support for the hypothesis that aesthetic appreciation relies on the activation of two different networks, an initial aesthetic network and a delayed aesthetic network, engaged within distinct time frames. Activation of the DMN might correspond mainly to the delayed aesthetic network. We discuss adaptive and evolutionary explanations for the relationships existing between the DMN and aesthetic networks and offer unique inputs to debates on the mind/brain interactions.

Desde la aparición de los primeros artículos de neuroimagen sobre la estética (1-3), un número considerable de estudios ha dibujado un cuadro complejo de los procesos neuronales que subyacen a las preferencias estéticas de las personas frente a estímulos visuales y auditivos. Numerosas regiones cerebrales parecen relevantes para la apreciación estética. No obstante, tres de ellas se mencionan a menudo en los resultados experimentales: las relacionadas con (i) recompensa/placer y emoción, (ii) juicio/toma de decisiones, y (iii) percepción (*Supp. Inf, sección de Methods y Tablas S1 y S2*).

La mayor parte de los experimentos se propusieron identificar regiones cerebrales cuya activación varía con la experiencia estética. Algunos de

^a Evocog Group, Instituto de Física Interdisciplinar y Sistemas Complejos (IFISC), Universidad de las Islas Baleares y Consejo Superior de Investigaciones Científicas, 07122 Palma de Mallorca, España; ^b Centro de Tecnología Biomédica, Universidad Politécnica y Universidad Complutense, 28223 Madrid, España; ^c IFISC, 07122 Palma de Mallorca, España. / cjcela@atlas.com.es / CJC-C-C diseñó la investigación; CJC-C, EM, AF y FM llevaron a cabo la investigación; JG-P, JJR, CRM, RB, FFP y FM proporcionaron nuevos componentes/herramientas de análisis; CJC-C, JG-P, JJ, CRM, RB, EM, AF, FD y FM analizaron los datos; CJC-C, JG-P, JJR, CRM y FM escribieron el artículo. / Este artículo contiene información suplementaria online en www.pnas.org/lookup/suppl/doi:10.1073/pnas.1302855110/-/DCSupplemental.

ellos, sin embargo, como los de Jacobsen, et al. (4) y Vessel, et al. (5), han indicado la actividad cerebral en términos de posibles redes, apuntando la presencia de una que incluye, entre otras regiones, partes mediales de la corteza frontal (FMC), el precúneo (PCUN) y la corteza posterior cingulada (PCC). Estas regiones interconectadas coinciden en parte con la Red por Defecto (DMN) que corresponde a un estado basal del cerebro humano en condiciones de reposo en vigilia (estado de reposo) (6).

CONECTIVIDAD CEREBRAL RELACIONADA CON LA DMN

El argumento de que existe una red cerebral descansa en el supuesto de que existe algún tipo de conectividad entre las áreas implicadas. De acuerdo con Von der Malsburg y Schneider (7), la conectividad se asocia a una presumible sincronización de conjuntos de neuronas —un “encendido” sincrónico. En último término, las redes de neuronas localmente distribuidas quedarían transitoriamente unidas por conexiones recíprocas dinámicas (8).

La “conectividad funcional” (9,10) se define como la dependencia temporal estadística de pautas de activación neuronal entre regiones anatómicamente separadas del cerebro (11). Para poner de manifiesto esa dependencia es necesario comparar series temporales de activación/desactivación de regiones cerebrales hipotéticamente sincronizadas. Tales series temporales pueden ser obtenidas, por ejemplo, detectando cambios en el contenido de oxígeno en la sangre que se deben a la actividad neuronal (BOLD, señales dependientes del nivel de oxígeno en la sangre) (12).

Raichle, et al. (6) lograron identificar, por medio de tomografía de emisión de positrones (PET), la DMN, más tarde confirmada mediante resonancia magnética funcional (fMRI) (13). Diferentes variables, como la edad, experiencia y patologías influyen en la actividad de la DMN (6). Pese a esa variabilidad, los estudios del estado de reposo sobre distintos sujetos, con diferentes métodos y protocolos de adquisición, han puesto de manifiesto de forma consistente que la DMN está formada al menos por el precúneo, frontal medial, parietal inferior y áreas temporales mediales (121). El alcance de la DMN ha sido extendido hasta incluir la corteza cingulada ventral anterior, parietal bilateral, temporal inferolateral izquierdo (14) e incluso el hipocampo (14,15).

Aunque, como veremos más tarde, existen algunas relaciones entre la DMN y las tareas ejecutivas —en particular las que implican memoria de trabajo— la actividad de la DMN disminuye cuando los participantes llevan a cabo actividades que exigen atención encaminadas a un fin (6,13,16). Las tareas que Jacobsen, et al. (4) y Vessel, et al. (5) encomendaron a sus participantes requerían procesos cognitivos que implican recursos aten-

cionales. En consecuencia, la activación de la DMN durante la apreciación estética parece sorprendente.

PROCESOS RELACIONADOS CON LA APRECIACIÓN ESTÉTICA

Las tareas que se suelen encomendar a los participantes en los experimentos de neuroestética implican al menos los procesos de (i) ver los estímulos, (ii) apreciar sus cualidades estéticas, (iii) asignarles un valor, y (iv) formular una respuesta. Parecer que esos procesos cognitivos no tienen lugar de forma simultánea. Por medio de electroencefalografía (EEG), Jacobsen, et al. descubrieron que los juicios descriptivos de simetría se llevan a cabo con mayor rapidez que la apreciación evaluativa de su belleza (17). A su vez, Locher, et al., de acuerdo con experimentos conductuales y juicios semánticos, interpretaron que la percepción del arte “comienza con la generación rápida de una reacción esencial seguida del escrutinio de los rasgos pictóricos” (ref. 18, p. 55). De manera similar, Winkielman y Cacioppo (19) sostuvieron que al menos los objetos bellos generan emociones positivas antes de que los sujetos hagan juicios manifiestos. En un dominio distinto, Haidt propuso la existencia en los juicios morales de una evaluación rápida, inconsciente y automática (intuición moral) seguida de un razonamiento posterior (razonamiento moral) en el que los sujetos buscan justificar su juicio intuitivo (20). Aunque el modelo de Haidt se basa en experimentos conductuales es en particular interesante porque varios autores —incluyendo a Jacobsen, et al. (4)— han sostenido la posible existencia de mecanismos cerebrales compartidos por los juicios morales y estéticos (21-24). De tal forma, podría darse una coincidencia entre las redes cerebrales morales y estéticas.

Respecto de la percepción estética cabe sostener las siguientes hipótesis nulas:

- i) Una estimación inicial y general de las cualidades estéticas, que consiste en la percepción de un estímulo visual como “bello” o “no-bello”, se lleva a cabo muy rápidamente. Los correlatos neuronales de tal apreciación estética forman un red. Denominaremos “apreciación estética *sensu stricto*” este proceso general y “red estética inicial” a la red de la que depende.
- ii) Las estimaciones particulares de los aspectos detallados de la belleza, como apreciar el grado en que el estímulo es atractivo, si es interesante u original, cómo puntuarlo, las razones para considerarlo bello, etc., se llevan a cabo más tarde. Denominaremos “apreciación estética *sensu lato*” esos procesos detallados. Las posibles redes que forman los correlatos neuronales de esos aspectos detallados podrían reducirse a una: la “red estética tardía”.

¿A qué red correspondería la DMN? ¿La inicial, la tardía, ambas o ninguna? Para dar una respuesta es necesario determinar de forma empírica qué redes cerebrales están implicadas en la apreciación estética y en qué lapsos temporales se encuentran activas. Una vez que se haya clarificado este panorama puede discernirse la posible coincidencia entre la DMN y una o más de las redes estéticas.

EXPERIMENTO SOBRE LA CONECTIVIDAD CEREBRAL DURANTE LA APRECIACIÓN ESTÉTICA

Nuestras hipótesis nulas se refieren a los procesos cognitivos que tienen lugar en una escala temporal corta comparada con la condición relativamente estable de la actividad cerebral de los sujetos durante el estado de reposo. Algunos estudios se han centrado, utilizando fMRI, en los cambios dinámicos de las redes cerebrales (25), pero cuando se considera el cerebro completo, sus ventanas temporales cubren varios segundos. Para comprobar nuestras hipótesis es preciso utilizar técnicas de mayor resolución temporal.

Con una resolución temporal de milisegundos (ms), la magnetoencefalografía (MEG), que detecta cambios en los campos magnéticos generados por la actividad postsináptica de las neuronas, es una de dichas técnicas. Mediante MEG hemos obtenido series temporales de la actividad cerebral de 24 participantes en el estado de reposo y la apreciación estética de estímulos visuales. Cuatrocientos estímulos fueron proyectos de forma sucesiva y los participantes decidieron si cada estímulo era bello o no-bello (*SI Métodos*).

Las señales MEG fueron divididas en tres ventanas temporales y dos condiciones de evaluación. Para el análisis de la conectividad se extrajeron manualmente ventanas libres de artefactos de 500 ms antes de la proyección de los estímulos, constituyendo la ventana temporal TW0. Tras el comienzo de la proyección de cada estímulo, las épocas libres de artefactos fueron divididas en dos ventanas temporales adicionales: TW1, 250-750 ms; y TW2, 1.000-1.500 ms (Fig. 1, *Arriba*). El tamaño de las ventanas se determinó teniendo en cuenta el lapso temporal en que la actividad cerebral puede alcanzar las áreas frontales en la apreciación estética (3). Antes de 250 ms los procesos cognitivos relacionados con la apreciación estética descansan en su mayoría en las áreas de procesamiento visual occipitales (26). A su vez, las señales MEG correspondientes a la apreciación de los estímulos por parte de los participantes se agruparon constituyendo las condiciones bello y no bello.

Se llevaron a cabo dos distintas estrategias comparativas. Las comparaciones entre ventanas evaluaron diferencias en conectividad entre las ventanas temporales a lo largo de cada condición (Fig. 1, *Abajo izquierda*).

Las comparaciones entre condiciones evaluaron las diferencias en conectividad entre estímulos bellos y no-bellos en cada ventana temporal (Fig. 1 *Abajo derecha*). La sincronización de las series temporales en la banda beta fue calculada mediante el Coeficiente de correlación de Pearson y el método de *Phase Locking Value* (PLV) (27,28) (para una justificación de la banda seleccionada véase *SI Methods*, sección *Bands*; el algoritmo PLV está descrito también en *SI Methods*). En todos los casos $p < 0.05$.

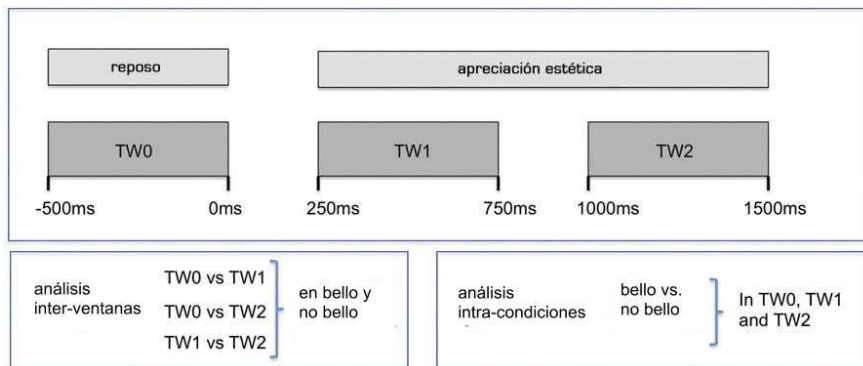


FIGURA 1. Ventanas temporales, condiciones y análisis comparativos utilizados en nuestro experimento.

RESULTADOS

Nuestro análisis midió sincronización de fase y correlación de amplitud entre las trazas temporales de activación de los sensores MEG. En nuestro caso, la conectividad se expresa por un peso limitado [0-1] respecto del peso total de la sincronización de los canales. La conectividad funcional se infiere de esas medidas. De tal forma, “conectividad” y “sincronización” pueden tomarse como conceptos equivalentes desde el punto de vista de la comunicación cerebral pese a la falta de información, tanto acerca de la conectividad anatómica que pueda existir entre regiones neuronales, como de la localización precisa de éstas. Aunque la correlación toma en cuenta la amplitud de la señal, la sincronización de fase puede observarse incluso en ausencia de sincronización de amplitud (*SI Methods*).

Análisis entre ventanas

Las diferencias de sincronización aparecen en la Tabla 1 (para los resultados completos, véase *Tabla S3*).

TW0 vs. TW1. Comparada con TW1, TW0 muestra más pares de sensores MEG sincronizados en ambas condiciones (Tabla 1). La mayor conectividad de TW0 se extiende contralateralmente desde el occipital anterior al parietal anterior uniendo ambos hemisferios (Fig. 2, *Arriba*).

Ventanas	BELLO		NO BELLO	
	S	L	S	L
TW0 > TW1	117	1,012	98	695
TW1 > TW0	58	310	58	328
TW0 > TW2	13	8	23	15
TW2 > TW0	0	0	0	0
TW1 > TW2	51	282	63	389
TW2 > TW1	112	1,087	83	431

TABLA 1. Número de sensores (S) y enlaces (L) más sincronizados en las comparaciones entre ventanas a $p < 0.05$.

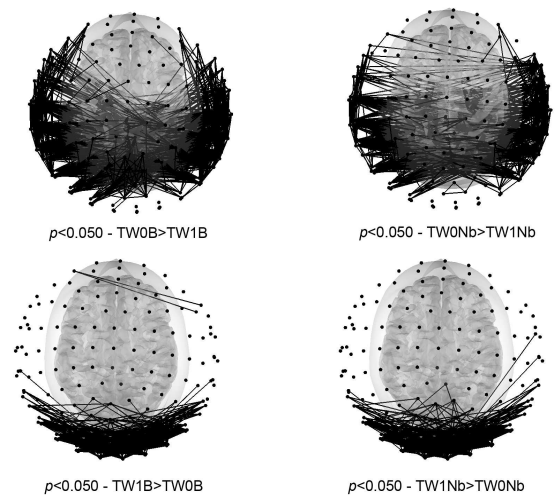


FIGURA 2. Diferencias de sincronización entre TW0 y TW1. (Izquierda) Para la condición bello (regiones del cerebro más conectadas ante estímulos calificados como bellos por los participantes). (Derecha) Para la condición no-bello. (Arriba) sincronización TW0 > TW1. (Abajo) sincronización TW1 > TW0.

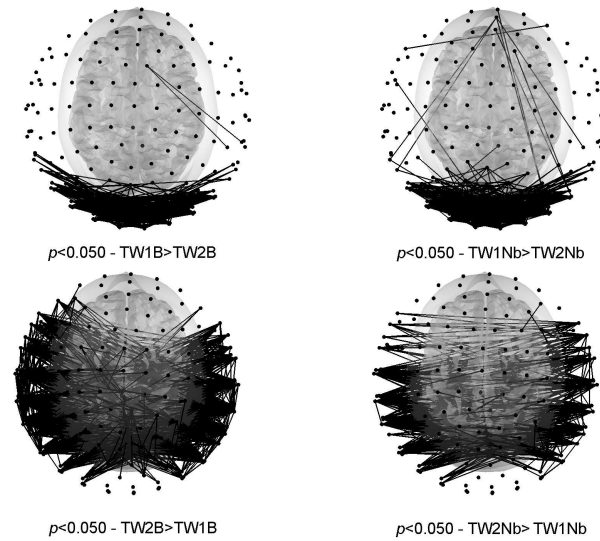


FIGURA 3. Sincronización en TW1 y TW2 para las condiciones bello (Izquierda) y no-bello (Derecha).

Ventanas	BELLO > NO BELLO		NO BELLO > BELLO	
	S	L	S	L
TW0	6	3	0	0
TW1	2	1	0	0
TW2	19	10	0	0

TABLA 2. Número de sensores y enlaces más sincronizados en la comparación entre condiciones a $p < 0.05$.

A su vez, TW1>TW0 muestra un número similar de sensores sincronizados para ambas condiciones (Tabla 1), con la mayor conectividad en TW1 situada en las regiones occipitales (Fig. 2, *Abajo*).

TW0 vs. TW2. Las diferencias en conectividad son menores en el caso de TW0 > TW1 si se comparan con las de TW0 > TW1 (Tabla 1 y Fig. S1, *Arriba*). TW2 > TW0 no muestra ningún sensor (Tabla 1 y Fig. S1, *Abajo*).

TW1 vs. TW2. La conectividad TW1 > TW2 es más notoria en los estímulos no-bellos (Tabla 1). La sincronización mayor para TW1 aparece en enlaces desde el occipital al parietal bajo ambas condiciones. Por añadidura, en la condición no bello se extiende desde el occipital y parietal hasta la región orbitofrontal (Fig. 3, *Arriba derecha*).

TW2 > TW1 muestra una tendencia contraria: el número de enlaces y sensores más activados es mayor para la condición bello (Tabla 1). Además, la pauta de sincronización difiere. TW2 > TW1 revela una mayor sincronización bilateral compartida desde la región parietal a la temporal. En la condición bello está situada más medial y frontalmente. En la condición no-bello, aparte de ser más reducida, se encuentra situada más lateralmente (Fig. 3, *Abajo*).

Análisis entre condiciones

Las diferencias de sincronización aparecen en la Tabla 2 (los resultados completos figuran en la *Tabla S4*).

TW0. Las comparaciones entre condiciones muestran diferencias significativas mínimas ya sea en bello > no-bello o en el caso contrario (Tabla 2 y Fig. S2).

TW1. Las comparaciones entre condiciones también muestran diferencias significativas mínimas tanto en bello > no-bello como en el caso contrario (Tabla 2 y Fig. S2).

TW2. En TW2, no-bello > bello tampoco manifiesta diferencias. Por el contrario, el análisis bello > no-bello muestra 19 sensores más conectados (Tabla 2) con enlaces que se extienden desde las regiones occipitales y parietales a las frontales dentro del hemisferio izquierdo (Fig 4, *Abajo*).

DISCUSIÓN

Si comparamos los análisis entre ventanas y entre condiciones, la diferencia más notoria aparece en el número de sensores y enlaces implicados (Tablas 1 y 2 y Figs. 3 y 4). Las diferencias entre ventanas alcanzan redes amplias en todos los casos mientras que las diferencias entre condiciones son escasas. Se trata de algo previsible. Los análisis entre ventanas se refieren a la dinámica de un proceso cognitivo, el de la apreciación de la belleza, que como sostienen nuestras hipótesis puede sufrir cambios considerable a lo largo de las distintas ventanas temporales. Eso supone que se activarán distintas redes cerebrales en cada caso conduciendo a diferencias acusadas en la conectividad. Por su parte, los análisis entre condiciones se refieren al proceso de apreciación de la belleza dentro de una misma

ventana temporal. Las diferencias aparecerán sólo tras alcanzarse el resultado de bello o no-bello e implicarán cambios sutiles en la conectividad porque la mayoría de los recursos cognitivos son los mismos cuando un objeto es considerado como poseedor o no de belleza.

La cuestión del estado de reposo

Tanto la experiencia reciente como las habilidades consolidadas dejan huellas de memoria que afectan a las redes cerebrales del estado de reposo (15, 29). Se trata de algo en especial importante respecto de las condiciones específicas de TW0, ventana tomada como estado de reposo en nuestro experimento. Los participantes se dieron muy pronto cuenta de la tarea cognitiva a realizar de acuerdo con la experiencia reciente. Además, se habituaron pronto a la tarea de juicio de belleza de los estímulos. Así pues, es probable que nuestros participantes tuviesen en TW0 una organización de redes sesgada por las tareas cognitivas a realizar.

Sin embargo, nuestros sujetos no podían anticipar la condición del estímulo siguiente. Por consiguiente, la sincronización de TW0 debería ser similar en los estímulos bellos y no-bellos. Los análisis entre condiciones indican esa sincronización coincidente (Tabla 2). Las pocas diferencias azarosas que aparecen (Tabla 2) pueden atribuirse a fluctuaciones estadísticas debidas al número pequeño de individuos en la muestra.

La Figura 2, *Arriba* muestra en vista sagital cómo TW0 está más conectada que TW1, principalmente en las áreas occipital, temporal y parietal. A su vez, el análisis entre ventanas TW0 > TW1 indica una reducción en TW1 de la conectividad del estado de reposo que afecta a ambas condiciones (Tabla 1). Como es sabido, la DMN se desvanece cuando se llevan a cabo tareas atencionales, como la de ver los estímulos proyectados. Nuestros resultados apoyan esa reducción en TW1.

Las diferencias entre redes cerebrales en la dinámica que lleva de TW0 a TW1 desaparecen cuando TW0 se compara con TW2 (Tabla 1). Este resultado indica que las redes cerebrales activas durante el estado de reposo y disminuidas en TW1 se recuperan de alguna forma en TW2. Volveremos sobre este asunto cuando discutamos la red estética tardía.

Modelo doble de la apreciación estética

La ventana TW1, comparada con TW2, muestra una pauta de sincronización diferente en las condiciones bello y no-bello (Figura 3). Los resultados, por tanto, apoyan nuestra hipótesis acerca de la existencia de acontecimientos cognitivos distintos que tienen lugar en lapsos temporales diferentes —los que denominamos procesos de apreciación estética *sensu stricto* y *sensu lato*. La identificación de tales procesos destaca la existencia de una estructura dinámica contenida en el episodio completo de la apreciación estética. Además, una red distinta se relaciona con cada pro-

ceso: red estética inicial/apreciación estética *sensu stricto* vs. red estética tardía/apreciación estética *sensu lato*. Este modelo doble de la apreciación estética es probablemente el mayor logro de nuestro trabajo.

Red estética inicial

Las comparaciones entre TW0 y TW1 reflejan, en ambas condiciones de belleza, que la conectividad del cerebro presente en el estado de reposo se sustituye durante la apreciación estética *sensu stricto* por una red que conecta principalmente regiones occipitales: la red estética inicial. La tarea de identificar los procesos cognitivos relacionados con esa dinámica de redes no es sencilla. Comparada con TW2, la sincronización de TW1 es mayor en el caso no-bello (Tabla 1). Incluye enlaces que se extienden desde la región occipital a la frontal, especialmente el córtex orbitofrontal (OFC) (Fig. 3, *Arriba derecha*). La activación del OFC ha sido relacionada con la apreciación de estímulos no-bellos (30), por lo que, al comparar TW1 > TW2, la falta de sincronización frontal en los estímulos bellos puede sugerir que éstos no activan el OFC durante TW1. Sin embargo, semejante conclusión podría deberse a un malentendido. Como ya hemos mencionado, nuestros análisis se basan en comparaciones de conectividad, por lo que las regiones por igual sincronizadas no dan diferencias. Un OFC conectado por igual en TW1 y TW2 no aparecerá en la comparación entre esas ventanas. Para comprobar el posible grado distinto de sincronización de OFC —o cualquier otra área— en los estímulos bellos frente a los no-bellos es necesario utilizar los análisis entre condiciones.

Los análisis de sincronización entre condiciones en TW1 apenas dan diferencias significativas entre los estímulos bellos y no bellos (Fig. 4, *Arriba*). Eso significa que, en TW1, todas las regiones cerebrales alcanzadas en nuestros análisis —OFC entre ellas— estarían sincronizadas por igual en ambas condiciones. La conectividad de las regiones frontales en TW1 > TW2 para la condición no-bello se debe, pues, a su disminución en TW2. Podemos sostener que la apreciación estética *sensu stricto* (la que corresponde a TW1) implica unos procesos cognitivos comunes compartidos al margen de la belleza del estímulo o la falta de ella, con un papel importante del OFC en la red estética inicial.

La activación del OFC se ha relacionado de manera consistente con la recompensa y castigo (31-33). Procesa información sobre la identidad y el valor de recompensa, asociando el estímulo visual a los reforzadores primarios del gusto y el tacto (34). No obstante, nuestro interés se refiere a sus pautas de enlace. El OFC, el prefrontal medial y el núcleo central de la amígdala forman parte de la red central autonómica que controla la conducta apetitiva (acercamiento) y aversiva (retirada) (35). El OFC recibe en los primates información acerca del aspecto de los objetos desde las áreas visuales corticales del lóbulo temporal, contribuyendo al aprendizaje

de la asociación estímulo-refuerzo (34, 36-38). Como Elliott, et al. sostuvieron (39), el OFC parece activarse cuando el problema de “qué hacer” ante un estímulo visual se resuelve mejor tomando en cuenta más el valor de recompensa que su identidad o emplazamiento.

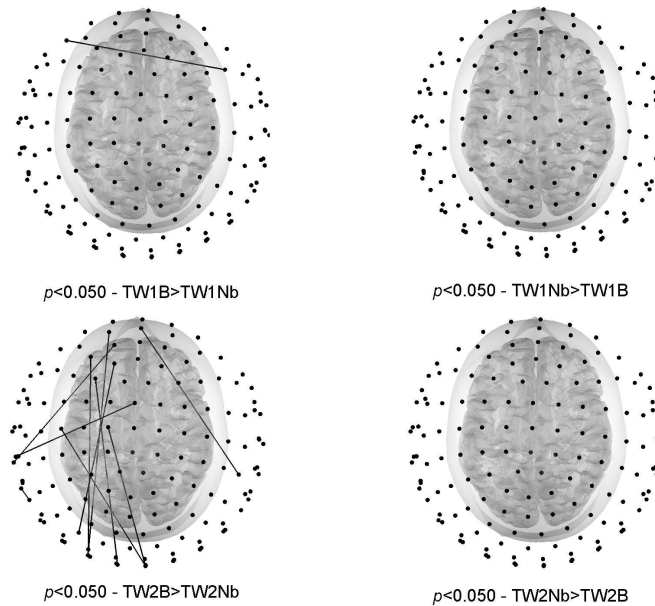


FIGURA 4. Diferencias entre condiciones en la sincronización en TW1 y TW2. (Izquierda) Sincronización mayor para la condición bello. (Derecha) Sincronización mayor para la condición no-bello.

Los mecanismos emotivos relacionados con la activación del OFC que aparecen en numerosos experimentos de neuroestética podrían también contribuir al incremento de los recursos atencionales teniendo, por tanto, un papel importante en la toma de decisiones (31,38,40). Brown, et al. (41) han señalado que el placer estético es una emoción relacionada con el objeto, conduciendo al placer y la repulsión, mientras que la emoción relacionada con la obtención de resultados conduce a la felicidad y la decepción. Los estímulos visuales, tales como los que se utilizan normalmente en neuroestética, serían ejemplos de “objetos”, mientras que las acciones utilizadas en neuroética—véase Greene, et al. (42), por ejemplo—constituirían “resultados”. La evaluación de los objetos está fuertemente asociada con el OFC (40), algo que es consistente con la idea de que esta región es “una forma de corteza de alto nivel sensorial que recibe señales

de las pautas sensoriales ‘qué’ implicadas en el procesamiento del objeto” (ref. 41, p. 251).

La evaluación de la belleza parece surgir en el tránsito dinámico desde TW1 a TW2, porque en las latencias más tardías se manifiestan —como veremos de inmediato— diferencias en la sincronización que dependen de los supuestos resultados anteriores de apreciación de la belleza. La red estética inicial es visible durante las primeras latencias (250-750 ms). Si este proceso temprano sigue un paralelismo con la intuición moral de Haidt, se realizaría de forma automática e inconsciente aunque con fácil acceso desde la conciencia.

La red estética tardía

La conectividad TW2 > TW1 se refleja en el patrón y el número de sensores/enlaces sincronizados bajo las condiciones bello y no-bello, que muestran importantes diferencias en cada caso (Tabla 1). El alcance y el significado de estas diferencias se comprenden mejor por medio de los análisis entre condiciones para TW2. La Tabla 2 y la Fig. 4, *Abajo* muestran la conectividad bello > no-bello en TW2. No aparece ninguna sincronización mayor en el caso inverso no-bello > bello (Tabla 2) (tampoco aparece en ningún nivel de significación entre $p < 0.01$ y $p < 0.1$; Fig. S3). Estos resultados apoyan nuestra segunda hipótesis de existencia de una red estética tardía que se encuentra sólo activa durante la apreciación estética *sensu lato* de estímulos bellos. La Fig. 5 muestra la red estética tardía bajo diferentes perspectivas.

La red estética tardía cuenta principalmente con actividad sincronizada a lo largo de las regiones del hemisferio izquierdo. El medial occipital, el occipital lateral, el parietal lateral posterior, el medial parietal, el medial frontal y el prefrontal en el hemisferio izquierdo están enlazados en ella. Es importante subrayar que (i) nos estamos centrando en la conectividad de sensores MEG, y (ii) sólo aparecen los sensores más sincronizados en la condición bello, comparada con la no-bello.

Teniendo en cuenta estas limitaciones, se puede indicar la relación que hay entre la red estética tardía y las regiones indicadas con anterioridad como activas durante la apreciación estética. Existen muchos ejemplos de activación en el frontal, parietal y occipital (Tabla S1). No obstante, se han llevado a cabo hasta el momento pocos estudios sobre la conectividad funcional. Brown, et al. (Ref. 41, p. 256) propusieron un modelo de procesamiento estético consistente en “la interacción entre procesamiento interoceptivo y exteroceptivo a través de conectividad recurrente entre la ínsula anterior y el OFC”, indicando que este circuito “no queda en forma alguna restringido al procesamiento estético, sino que puede estar relacionado con todos los procesos cognitivos que implican visceralidad [...] Proponemos que conectividad recurrente entre la ínsula anterior y el OFC

puede mediar [...] en la asignación de valencia a objetos". Siendo así, el modelo de Brown, et al. correspondería mejor a la red estética inicial en la que, por cierto, el OFC tiene un papel importante, como ya hemos visto. Similares patrones de conectividad funcional a lo largo del circuito de recompensa fueron indicados por Tsukiura y Cabeza (22), Lacey, et al. (43) y Faivre, et al. (44). A falta de estudios dinámicos más precisos, todas estas obras parecen cubrir los procesos de apreciación estética *sensu stricto* en los que la sincronización del estado de reposo queda en gran medida disminuida. ¿Qué sucede con la supuesta coincidencia de la DMN con las redes estéticas?

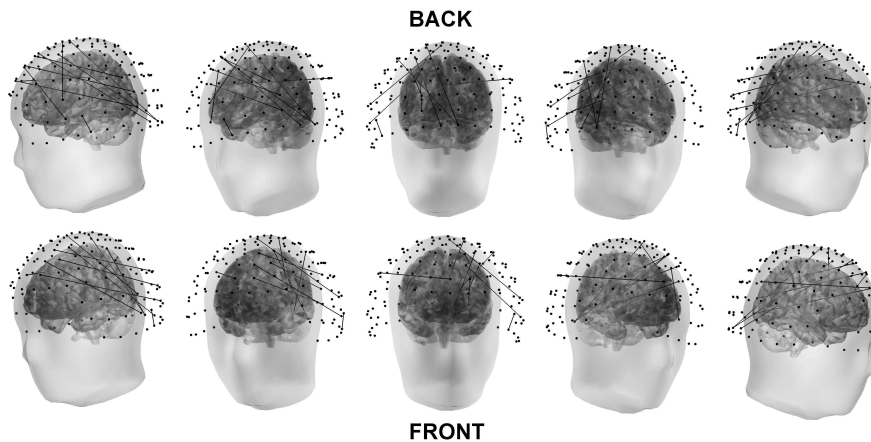


FIGURA 5. Red estética tardía en el análisis entre condiciones (TW2, bello > no-bello).

El papel de la DMN en la apreciación estética

Como hemos visto, el guión dinámico de la apreciación estética implica una recuperación tardía, durante TW2, de la sincronización cerebral de TW0. La DMN debería, por lo tanto, coincidir con algunas de las redes activas durante este episodio tardío.

Bajo la comparación TW2 > TW1, las condiciones bello y no-bello comparten una sincronización bilateral que une regiones laterales a lo largo de las áreas frontal-parietal-temporal-occipital (Fig. 3, *Abajo*). Por su parte, las diferencias de sincronización en favor de los estímulos bellos parecen afectar principalmente a las partes mediales del cerebro. Estas diferencias se muestran mejor en el análisis entre condiciones en TW2 (Figs. 4, *Abajo* y 5). En función de los análisis entre condiciones y entre ventanas combinados, parece que, a pesar de la precisión espacial mode-

rada de las señales MEG a nivel de los sensores, la red estética tardía coincide con áreas mediales frontales, parietales y temporales pertenecientes a la DMN (Figs. 3 y 4). Además, esta coincidencia tiene lugar sólo en TW2, y sólo bajo la condición bello. La Figura 6 indica en diferentes perspectivas las redes más sincronizadas en TW2 vs. TW1 para cada condición.

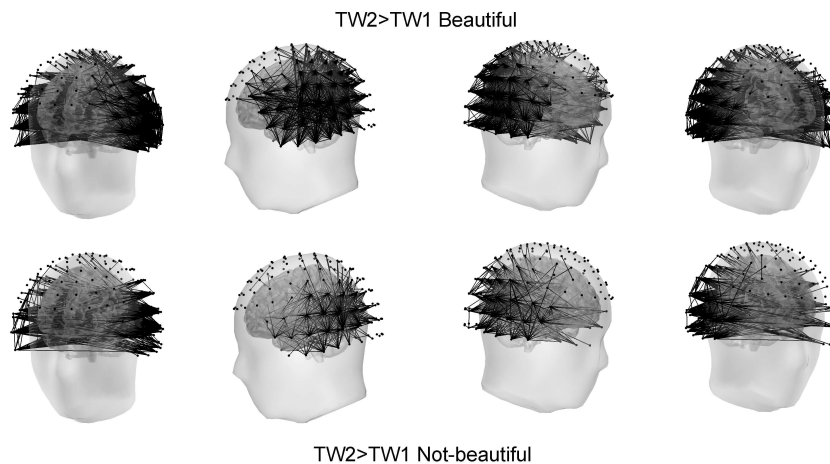


FIGURA 6. Sincronización TW2 > TW1 en las condiciones bello (Arriba) y no-bello (Abajo).

Una cuestión intrigante se refiere a la recuperación de parte de la conectividad de TW0 durante TW2 cuando están involucrados los estímulos no-bellos. Como ya hemos mencionado, en la comparación TW2 > TW1 ambas condiciones comparten una sincronización más alta que se expresa bilateralmente a lo largo de los enlaces temporal-parietal-occipital (Fig. 3, *Abajo*). Este patrón coincide con la sincronización bilateral similar durante TW0 (Fig. 2, *Arriba*). Estas regiones altamente conectadas en TW0 y TW2, debido a su emplazamiento lateral, deberían tener escasa relación con la DMN medial.

De acuerdo con He, et al. (45), durante el estado de reposo la red funcional del cerebro no sólo consta de la DMN. Además, otros cuatro módulos se encuentran activos. Entre ellos, el módulo III incluye principalmente partes laterales de las regiones frontal y parietal, que se encuentran relacionadas con el procesamiento atencional (45).

Dos redes diferentes relacionadas con la atención se han indicado como relevantes para dirigir la conducta ante estímulos de especial importancia.

Una red frontoparietal dorsal en el hemisferio derecho mantiene señales endógenas basadas en la expectativa de ver un objeto en un lugar determinado, vinculando los estímulos relevantes a las respuestas (46). Un segundo sistema, la red frontoparietal ventral, responde junto con la red dorsal cuando son detectados objetos u objetivos pertinentes para la conducta. Esta segunda red desaparece cuando se centra la atención, para evitar distracciones, pero se reactiva durante la reorientación de eventos como la que es necesaria cuando se produce una aparición inesperada de objetos (46). Este tipo de tareas, presentes también en la apreciación estética, sería el responsable de la activación de una supuesta red de reorientación durante TW2 compartida por las condiciones bello y no-bello (Fig. 7). Sin embargo, debido a la falta de precisión espacial de MEG al nivel de sensores, su coincidencia con el módulo III He, et al. (45) es tentativa,

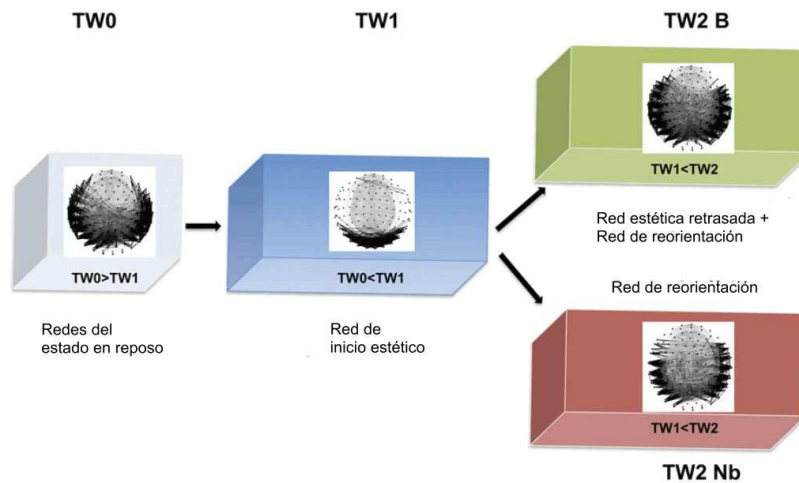


FIGURA 7. Dinámica de la apreciación de la belleza. Las redes presentes en TW0 (la imagen corresponde a la comparación $TW0 > TW1$) se desvanecen durante TW1, siendo sustituidas por una red compartida entre las condiciones bello y no-bello (la imagen corresponde a la comparación $TW1 > TW0$ en la condición bello). Durante TW2, los estímulos no-bellos activan una red bilateral de reorientación, mientras que los estímulos bellos añaden a ésta la red estética tardía, más medialmente situada (en cada condición, la imagen de las redes de TW2 corresponde a la comparación $TW2 > TW1$).

Se ha propuesto que la activación de la DMN se produce durante la toma de decisiones morales (47-49), apoyando la existencia de mecanismos cerebrales compartidos entre la moral y la apreciación estética. Estos recursos comunes fortalecerían los vínculos entre nuestras hipótesis y el modelo de procesos morales de Haidt (20). Los primeros episodios (el juicio moral y la apreciación estética *sensu stricto*) parecen tener características comunes. Sin embargo, el razonamiento moral posterior, con su papel como dispositivo de autojustificación, se diferencia de nuestra apreciación estética *sensu lato*. Esta última parece ser más rápida, al no tener ningún propósito justificativo. En realidad, para decidir hasta qué punto las redes del cerebro activas durante el razonamiento moral y la apreciación estética son equivalentes necesitaríamos disponer de la conectividad cerebral y los procesos de juicio moral y su dinámica. A pesar de que existen algunos resultados sobre la presencia de redes cerebrales durante el razonamiento moral (50), se carece de momento de análisis dinámicos.

Aspectos adaptativos

Está bien establecido que el cerebro es un órgano metabólicamente caro. En el estado de reposo y con el sujeto despierto el cerebro consume un 20 por ciento del total de oxígeno en el cuerpo, a pesar de que sólo representa el 2 por ciento del peso corporal (51). Para explicar los cambios evolutivos del cerebro deben aclararse sus proporciones de costes/beneficios (52). Dicho de otro modo, deben explicarse las ventajas adaptativas de toda actividad cerebral. ¿Cuál podría ser el valor adaptativo de la apreciación estética?

Se ha sostenido que la estética podría ser sólo una exaptación (53). Centrándose en las valencias positivas de las apreciaciones estéticas, Brown, et al. (ref. 41, p. 257) sostuvieron que “[el procesamiento estético] evolucionó primero para la valoración de los objetos útiles para la supervivencia, como las fuentes de alimentos, y más tarde fue cooptado en seres humanos para la apreciación de obras de arte de cara a la satisfacción de las necesidades sociales”. Obviamente, esta hipótesis es difícil de comprobar, aunque parece razonable cuando se trata de relacionar la apreciación estética con las ventajas adaptativas de las emociones. Sin embargo, la manera en que apareció esta exaptación continúa sin explicarse. El lazo entre la DMN y la apreciación estética puede servir para justificarlo.

Raichle, et al. (ref. 6, p. 681) postularon que la función de la primera región de la DMN, formada por la corteza cingulada posterior y el precúneo adyacente, consiste en “reunir continuamente información sobre el mundo circundante y posiblemente dentro de nosotros”. En cuanto a la segunda región de la DMN, la corteza prefrontal medial reflejaría “una interacción dinámica entre los procesos cognitivos en curso y los estados emocionales del sujeto [jugando un papel] en la integración de los proce-

sos emocionales y cognitivos” (ref. 6, p. 682). Ambas capacidades funcionales de la DMN parecen lo suficientemente adaptativas para justificar sus costes metabólicos. Una cuestión diferente es la de explicar cómo apareció este enlace entre la DMN y la apreciación estética o, en otras palabras, qué características de la DMN podrían dar lugar a las experiencias repentinas de la belleza de una imagen o de un paisaje.

Una función adicional de la DMN se relaciona con los procesos de “mente divagadora” (*mind wandering*). La mente divagadora se refiere a las imágenes, pensamientos, voces y sentimientos que el cerebro produce de forma espontánea en ausencia de estímulos externos [pensamiento independiente de estímulo (SIT)] (54). El SIT es lo que podríamos llamar la mente hablando consigo misma.

Los SIT podrían ser el subproducto de una capacidad general para gestionar tareas mentales concurrentes, adquirido durante la evolución humana (54). Mason, et al. (54) ofrecieron dos explicaciones posibles del significado funcional de la mente errante. Los SIT permitirían a los sujetos mantener un nivel óptimo de excitación (*arousal*), a la vez que darían coherencia a la experiencia propia pasada y presente.

La activación de la DMN en tareas ejecutivas

Recordar el pasado e imaginar el futuro son procesos que activan la DMN (55). En principio, las simulaciones mentales del futuro no tienen conexión con el logro de un objetivo concreto, algo que encaja bien con el hecho de que la DMN disminuye su actividad durante tareas atencionales o ejecutivas. Sin embargo, cuando a los sujetos se les presentan situaciones imaginarias en las que tienen que resolver problemas específicos, aparece alguna actividad compartida entre la DMN y las regiones DMN ejecutivas (56). Parece que simular la forma de resolver un problema futuro permite que “las regiones de la red de trabajo se activen a la vez que las regiones de la DMN sin que se suprima la contribución de ninguna de las dos redes” (ref. 56, p. 1823). Para lograrlo, la DMN parece abarcar dos funciones aparentemente opuestas: la cognición espontánea y la vigilancia del medio ambiente. Esas funciones no tienen por qué ser mutuamente excluyentes, ya que “representan instancias complementarias de experiencias conscientes que tienen lugar durante momentos de ocio de la vida cotidiana” (ref. 57, p. 76). Hay un creciente cuerpo de evidencias que muestra las complejas relaciones existentes entre el pensamiento interior y el procesamiento de acontecimientos externos. Ese hecho demuestra que las dicotomías tradicionales, como *task-on vs. task-off*, fin-libre vs. fin-dirigido o *mind-wandering* vs. objetivo mental, son inadecuadas para describir algunos procesos de pensamiento.

Este parece ser el caso de la apreciación estética.

La apreciación estética no es un ejemplo de SIT. Salvo al recordar experiencias pasadas o imaginar objetos o lugares, la detección de la belleza depende de los estímulos externos. Aun así, la apreciación estética podría ser un subproducto de la capacidad de la mente divagadora. La mente divagadora es un proceso de percepción general y extendido que no está guiado por ningún objetivo ni aspecto particular. Una capacidad para asignar belleza o fealdad a los estímulos visuales cercana a la mente divagadora podría, por ello, dar lugar a procesos continuos y rápidos de apreciación estética. La combinación de EEG y fMRI (58) nos permite relacionar la súbita comprensión que acompaña a la resolución de un problema o una ambigüedad perceptiva —lo que se conoce como el “momento ¡Ajá!”— con la culminación de una serie de eventos cognitivos que comienzan en el estado de reposo. Por lo que hace a la apreciación estética, nuestro trabajo sugiere que la apreciación de la belleza también podría ser un momento ¡Ajá!. Sería el resultado repentino de un proceso complejo en el que contribuyen la DMN y otras redes.

Los procesos de apreciación estética pueden aparecer incluso si no existe ningún propósito previo de evaluar la belleza. La capacidad humana para la apreciación estética podría ser descrita tentativamente como algo parecido a ver el mundo de forma continua, no orientada, con una capacidad inconsciente para percibir la belleza que puede volverse consciente casi instantáneamente constituyendo un momento ¡Ajá!. La percepción cotidiana de las imágenes y la capacidad de contemplar los objetos como susceptibles de generar belleza son diferentes orientaciones que pueden conducir a distintos procesos cognitivos (59). Sin embargo, podemos postular que el momento ¡Ajá! aparece también bajo condiciones experimentales cuando se sabe que los estímulos que van a verse deben ser juzgados en términos estéticos. Las dos condiciones, la natural y la experimental, se refieren a procesos que deben descansar en los mismos mecanismos cognitivos de apreciación de la belleza fijados durante la filogénesis; unos mecanismos que incluyen la cooperación de la DMN con otras redes perceptivas, decisorias y emocionales. De acuerdo con nuestros resultados, el momento ¡Ajá! tendría lugar cuando los resultados de la apreciación estética *sensu stricto* se vuelve consciente. Si la DMN ayuda en este logro, el momento ¡Ajá! podría constituir uno de los primeros episodios de la apreciación estética *sensu lato*, es decir, de TW2. La primera consideración que los sujetos realizan, al principio de TW2, podría ser la conciencia de la belleza o la fealdad de los estímulos.

La eventual relación de este momento ¡Ajá! estético con otros episodios, como la solución de problemas, no se puede determinar de momento. Los procesos cognitivos relacionados con la solución de problemas y con el aprecio de la belleza parecen muy diferentes entre sí, por lo que podrían estar implicadas diferentes redes del cerebro. Una vez más, necesitamos

de estudios sobre la dinámica de sincronización de otros momentos ¡Ajá! para poder comprobar su eventual coincidencia con las redes estéticas identificados por nosotros.

Alteraciones patológicas

La complejidad de los procesos de apreciación estética recibe apoyo a través de las alteraciones patológicas de la cognición. La DMN disminuye su actividad en el estado de reposo en los pacientes con enfermedad de Alzheimer (14,60,61). Algunos componentes esenciales de la DMN están dañados, obstaculizando las tareas cognitivas relacionadas con la memoria explícita. Pese a ello, los pacientes con enfermedad de Alzheimer son capaces de disfrutar de las cualidades estéticas de los objetos y de expresar sus preferencias estéticas de una manera consistente, indicada por la capacidad de ordenar de forma muy similar en diferentes momentos a lo largo del tiempo cuadros figurativos, cuasifigurativos y abstractos de acuerdo con sus preferencias (62). Los resultados de Halpern, et al. (62) indican que los pacientes con enfermedad de Alzheimer son muy conscientes de su apreciación de la belleza personal, intrínseca, y también son capaces de comunicar su contenido. Este hecho implica que estos pacientes (i) aprecian la belleza en las imágenes, (ii) pueden comparar las imágenes, y (iii) pueden ordenarlas en consecuencia. El proceso no sólo afecta a la apreciación estética *sensu stricto*. Clasificar la belleza de cada estímulo, compararla, darle una calificación y comunicar la respuesta son procesos que forman parte de la apreciación estética *sensu lato* y se realizan de manera estable en el tiempo. La capacidad de apreciar la belleza, a pesar del deterioro de los componentes de la DMN, apoya la idea que la apreciación estética se logra por medio de una actividad general compartida de distintas redes del cerebro. Aunque los pacientes con enfermedad de Alzheimer tengan una experiencia probablemente alterada de la belleza, mantienen los suficientes recursos cognitivos para alcanzar la apreciación estética, incluso en etapas avanzadas de la enfermedad (63).

Síntesis comparativa

La combinación de los logros anteriormente obtenidos con nuestros resultados MEG actuales dan lugar al siguiente panorama:

- i) Una rápida percepción apreciativa estética (apreciación estética *sensu stricto*) se forma dentro de la ventana temporal entre 250-750 ms (TW1), activando la red estética inicial.
- ii) Procesos cognitivos posteriores —la apreciación estética *sensu lato*— se llevan a cabo en la ventana temporal entre 1.000-1.500 ms (TW2), por medio de la red estética tardía.

- iii) La red estética inicial está involucrada en ambas condiciones (bello y no-bello) y el OFC tiene un papel importante en ella.
- iv) La red estética tardía tiene enlaces más sincronizados en la condición bello. Se puede postular que la coincidencia con la DMN se produce sólo en ese momentos, durante la apreciación estética *sensu lato*.
- v) Las redes estéticas inicial y tardía aparecen como claramente separadas en nuestro análisis. Sin embargo, ese hecho podría ser el resultado de la distribución de las ventanas temporales. Debido a que hemos considerado TW0, TW1 y TW2 separadas por lapsos de tiempo de 250 ms, una posible transición gradual de la apreciación estética *sensu stricto* a la apreciación estética *sensu lato* quedaría oculta por la falta de información correspondiente a las fronteras temporales. Para decidir el carácter gradual o abrupto de la transición, identificando con precisión el momento ¡Ajá!, deben llevarse a cabo análisis más precisos.

El problema fuerte

La apreciación visual de la belleza, que es interna aunque depende de estímulos externos, es una experiencia subjetiva, lo que los filósofos llaman un "*quale*". ¿Hasta dónde hemos llegado en la comprensión acerca de cómo produce el cerebro este resultado mental?

El problema débil de la cuestión mente/cerebro (64), que consiste, en nuestro caso, en la localización de las áreas del cerebro activas cuando los sujetos aprecian la belleza de un objeto visual, ya se ha aclarado muchas veces bajo diferentes tareas y condiciones experimentales. Combinando los resultados de fMRI, MEG y estudios conductuales, parece que hemos comenzado a arañar la superficie del problema fuerte (65), es decir, la forma en que la experiencia de la belleza podría derivar de forma dinámica de las acciones del cerebro. Este aspecto sólo está resuelto en parte hasta el momento. Parece que a la estructura del *quale* puede accederse por medios científicos a través una descripción de los procesos mentales a través de la conectividad cerebral y su flujo a lo largo del tiempo. En el mejor de los casos, podría decirse que hemos ofrecido algunos aspectos genuinos de la dinámica de la apreciación estética. Co todo, de momento, el contenido del *quale*, es decir, el resultado final de la belleza o su ausencia como una sensación interna, está fuera de nuestro alcance. Muchas circunstancias personales, desde las experiencias previas a los rasgos de carácter, además de la salud, la edad, y tal vez el sexo, al igual que las particularidades culturales e históricas de cada sujeto y época, sin duda contribuyen a la experiencia ¡Ajá! de apreciación de la belleza.

AGRADECIMIENTOS. Damos las gracias a dos revisores anónimos por sus sugerencias importantes para mejorar el artículo. Este trabajo fue apoyado por los siguientes proyectos del gobierno español: Ministerio de Economía y Competitividad y el Fondo Europeo de Desarrollo Regional FFI2010-20759 y FIS2012-30634, y Ministerio de Ciencia e Innovación FIS2007-60327. Asimismo, agradecemos el apoyo de la Comunidad Autónoma de les Illes Balears.

REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

1. Kawabata, H. & S. Zeki (2004), "Neural correlates of beauty", *J Neurophysiol* 91(4): 1699–1705.
2. Vartanian, O. & V. Goel (2004), "Neuroanatomical correlates of aesthetic preference for paintings", *Neuroreport* 15(5): 893–897.
3. Cela-Conde, C. J. et al. (2004), "Activation of the prefrontal cortex in the human visual aesthetic perception", *Proc Natl Acad Sci USA* 101(16): 6321–6325.
4. Jacobsen, T., R. I. Schubotz, L. Höfel & D. Y. Cramon (2006), "Brain correlates of aesthetic judgment of beauty", *Neuroimage* 29(1): 276–285.
5. Vessel, E. A., G. G. Starr & N. Rubin (2012), "The brain on art: Intense aesthetic experience activates the default mode network", *Front Hum Neurosci* 6: 66.
6. Raichle, M. E., et al. (2001), "A default mode of brain function", *Proc Natl Acad Sci USA* 98(2): 676–682.
7. von der Malsburg, C. & W. Schneider (1986), "A neural cocktail-party processor", *Biol Cybern* 54(1): 29–40.
8. Varela, F., J. P. Lachaux, E. Rodríguez & J. Martinerie (2001), "The brainweb: Phase synchronization and large-scale integration", *Nat Rev Neurosci* 2(4): 229–239.
9. Friston, K. J., C. D. Frith, P. F. Liddle & R. S. Frackowiak (1993), "Functional connectivity: The principal component analysis of large (PET) data sets", *J Cereb Blood Flow Metab* 13(1): 5–14.
10. Friston, K. J. et al. (1995), "Statistical parametric maps in functional imaging: A general linear approach", *Hum Brain Mapp* 2(4): 189–210.
11. van den Heuvel, M. P. & H. E. Hulshoff Pol (2010), "Exploring the brain network: A review on resting-state fMRI functional connectivity", *Eur Neuropsychopharmacol* 20(8): 519–534.
12. Ogawa, S., T. M. Lee, A. R. Kay & D. W. Tank (1990), "Brain magnetic resonance imaging with contrast dependent on blood oxygenation", *Proc Natl Acad Sci USA* 87(24): 9868–9872.
13. Greicius, M. D., B. Krasnow, A. L. Reiss & V. Menon (2003), "Functional connectivity in the resting brain: A network analysis of the default mode hypothesis", *Proc Natl Acad Sci USA* 100(1): 253–258.

14. Greicius, M. D., G. Srivastava, A. L. Reiss & V. Menon (2004), "Default-mode network activity distinguishes Alzheimer's disease from healthy aging: Evidence from functional MRI", *Proc Natl Acad Sci USA* 101(13): 4637–4642.
15. Rosazza, C. & L. Minati (2011), "Resting-state brain networks: Literature review and clinical applications", *Neurol Sci* 32(5): 773–785.
16. Fox, M. D., et al. (2005), "The human brain is intrinsically organized into dynamic, anticorrelated functional networks", *Proc Natl Acad Sci USA* 102(27): 9673–9678.
17. Jacobsen, T. & L. Höfel (2003), "Descriptive and evaluative judgment processes: Behavioral and electrophysiological indices of processing symmetry and aesthetics", *Cogn Affect Behav Neurosci* 3(4): 289–299.
18. Locher, P., E. A. Krupinski, C. Mello-Thoms & C. F. Nodine (2007), "Visual interest in pictorial art during an aesthetic experience", *Spat Vis* 21(1–2): 55–77.
19. Winkielman, P. & J. T. Cacioppo (2001), "Mind at ease puts a smile on the face: Psychophysiological evidence that processing facilitation elicits positive affect", *J Pers Soc Psychol* 81(6): 989–1000.
20. Haidt, J. (2001). "The emotional dog and its rational tail: A social intuitionist approach to moral judgment", *Psychol Rev* 108(4): 814–834.
21. Agnati, L. F., A. Agnati, F. Mora & K. Fuxe (2007), "Does the human brain have unique genetically determined networks coding logical and ethical principles and aesthetics? From Plato to novel mirror networks", *Brain Res Brain Res Rev* 55(1): 68–77.
22. Tsukiura, T. & R. Cabeza (2011), "Shared brain activity for aesthetic and moral judgments: Implications for the beauty-is-good stereotype", *Soc Cogn Affect Neurosci* 6(1): 138–148.
23. Zaidel, D. W. M. Nadal (2011), "Brain intersections of aesthetics and morals: Perspectives from biology, neuroscience, and evolution", *Perspect Biol Med* 54(3): 367–380.
24. Avram, M., et al. (2012), "Neurofunctional correlates of aesthetic and moral judgments", *Neurosci Lett* 534: 128–132.
25. Bassett, D. S., et al. (2011), "Dynamic reconfiguration of human brain networks during learning", *Proc Natl Acad Sci USA* 108(18): 7641–7646.
26. Mormann, F. (2000), "Mean phase coherence as a measure for phase synchronization and its application to the EEG of epilepsy patients", *Physica D* 144: 358–369.
27. Pereda E., R. Q. Quiroga & J. Bhattacharya (2005), "Non-linear multivariate analysis of neurophysiological signals", *Prog Neurobiol* 77(1–2): 1–37.
28. Wang, X., Y. Huang, Q. Ma & N. Li (2012), "Event-related potential P2 correlates of implicit aesthetic experience", *Neuroreport* 23(14): 862–866.
29. Waites, A. B., A. Stanislavsky, D. F. Abbott G. D. Jackson (2005), "Effect of prior cognitive state on resting state networks measured with functional connectivity", *Hum Brain Mapp* 24(1): 59–68.
30. Munar, E., et al. (2012), "Lateral orbitofrontal cortex involvement in initial negative aesthetic impression formation", *PLoS ONE* 7(6): e38152.
31. Bechara, A., H. Damasio & A. R. Damasio (2000), "Emotion, decision making and the orbitofrontal cortex", *Cereb Cortex* 10(3): 295–307.
32. Kringelbach, M. L. & E. T. Rolls (2004), "The functional neuroanatomy of the human orbitofrontal cortex: Evidence from neuroimaging and neuropsychology", *Prog Neurobiol* 72(5): 341–372.

33. Nadal, M., E. Muna, M. A. Capó, J. Rosselló & C. J. Cela-Conde (2008), "Towards a framework for the study of the neural correlates of aesthetic preference", *Spat Vis* 21(3-5): 379-396.
34. Rolls, E.T. (2004), "The functions of the orbitofrontal cortex", *Brain Cogn* 55(1): 11-29.
35. Agnati, L. F., et al. (2011), "A new theoretical approach to the functional meaning of sleep and dreaming in humans based on the maintenance of 'predictive psychic homeostasis'", *Commun Integr Biol* 4(6): 1-16.
36. Rolls, E. T. (1999), "The functions of the orbitofrontal cortex", *Neurocase* 5: 301-312.
37. Rolls, E. T. & A. Treves (2011), "The neuronal encoding of information in the brain", *Prog Neurobiol* 95(3): 448-490.
38. Kable, J. W. y P. W. Glimcher (2009), "The neurobiology of decision: Consensus and controversy", *Neuron* 63(6): 733-745.
39. Elliott, R., R. J. Dolan & C. D. Frith (2000), "Dissociable functions in the medial and lateral orbitofrontal cortex: Evidence from human neuroimaging studies", *Cereb Cortex* 10(3): 308-317.
40. Rushworth, M. F. S., T. E. J. Behrens, P. H. Rudebeck & M. E. Walton (2008), "Contrasting roles for cingulate and orbitofrontal cortex in decisions and social behavior", *Trends Cogn Sci* 11(4): 168-176.
41. Brown, S., X. Gao, L. Tisdelle, S. B. Eickhoff & M. Liotti (2011), "Naturalizing aesthetics: Brain areas for aesthetic appraisal across sensory modalities", *Neuroimage* 58(1): 250-258.
42. Greene, J. D., R. B. Sommerville, L. E. Nystrom, J. M. Darley & J. D. Cohen (2001), "An fMRI investigation of emotional engagement in moral judgment", *Science* 293(5537): 2105-2108.
43. Lacey, S., et al. (2011), "Art for reward's sake: Visual art recruits the ventral striatum", *Neuroimage* 55(1): 420-433.
44. Faivre, N., S. Charron, P. Roux, S. Lehericy & S. Kouider (2012), "Nonconscious emotional processing involves distinct neural pathways for pictures and videos", *Neuropsychologia* 50(14): 3736-3744.
45. He, Y., et al. (2009), "Uncovering intrinsic modular organization of spontaneous brain activity in humans", *PLoS ONE* 4(4): e5226.
46. Corbetta, M., G. Patel & G. L. Shulman (2008), "The reorienting system of the human brain: From environment to theory of mind", *Neuron* 58(3): 306-324.
47. Greene, J. D., L. E. Nystrom, A. D. Engell, J. M. Darley & J. D. Cohen (2004), "The neural bases of cognitive conflict and control in moral judgment", *Neuron* 44(2): 389-400.
48. Amodio, D. M. & C. D. Frith (2006), "Meeting of minds: The medial frontal cortex and social cognition", *Nat Rev Neurosci* 7(4): 268-277.
49. Reniers, R. L. E. P. et al. (2012), "Moral decision-making, ToM, empathy and the default mode network", *Biol Psychol* 90(3): 202-210.
50. Xue, S. W., Y. Wang, Y. Y. Tang (2013), "Personal and impersonal stimuli differentially engage brain networks during moral reasoning", *Brain Cogn* 81(1): 24-28.
51. Gusnard, D. A., M. E. Raichle (2001), "Searching for a baseline: Functional imaging and the resting human brain", *Nat Rev Neurosci* 2(10): 685-694.
52. Aiello, L. C. & P. Wheeler (1995), "The expensive tissue hypothesis: The brain and the digestive system in human and primate evolution", *Curr Anthropol* 36: 199-221.
53. Kaplan, S. (1987), "Aesthetics, affect, and cognition", *Environ Behav* 19: 3-32.

54. Mason, M. F., et al. (2007), "Wandering minds: The default network and stimulus-independent thought", *Science* 315(5810): 393–395.
55. Schacter, D. L. & D. R. Addis (2007), "The cognitive neuroscience of constructive memory: Remembering the past and imagining the future", *Philos Trans R Soc Lond B* 362: 7737–7786.
56. Gerlach, K. D., R. N. Spreng, A. W. Gilmore & D. L. Schacter (2011), "Solving future problems: Default network and executive activity associated with goal-directed mental simulations", *Neuroimage* 55(4): 1816–1824.
57. Mantini, D. W. Vanduffel (2013), "Emerging roles of the brain's default network", *Neuroscientist* 19(1): 76–87.
58. Kounios, J. M. Beeman (2009), "The Aha! moment. The cognitive neuroscience of insight", *Curr Dir Psychol Sci* 18: 210–216.
59. Cupchik, G. C., O. Vartanian, A. Crawley & D. J. Mikulis (2009), "Viewing artworks: Contributions of cognitive control and perceptual facilitation to aesthetic experience", *Brain Cogn* 70(1): 84–91.
60. Zhou, J., et al. (2010), "Divergent network connectivity changes in behavioural variant frontotemporal dementia and Alzheimer's disease", *Brain* 133(Pt 5): 1352–1367.
61. Bai, F., et al. (2011), "Specifically progressive deficits of brain functional marker in amnesic type mild cognitive impairment", *PLoS ONE* 6(9): e24271.
62. Halpern, A. R., J. Ly, S. Elkin-Frankston & M. G. O'Connor (2008), "'I know what I like': Stability of aesthetic preference in Alzheimer's patients", *Brain Cogn* 66(1): 65–72.
63. Graham, D., S. Stockinger & H. Leder (2013), "An island of stability: Art images and natural scenes—but not natural faces—show consistent aesthetic response in Alzheimer's-related dementia", *Front Psychol* 4: 107.
64. Crick, F. & C. Koch (1990), "Towards a neurobiological theory of consciousness", *Semin Neurosci* 2: 263–275.
65. Crick, F. & C. Koch (2003), "A framework for consciousness", *Nat Neurosci* 6(2): 119–126.