



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO
DOCTORADO EN CIENCIAS BIOMÉDICAS
INSTITUTO DE NEUROBIOLOGÍA

ANÁLISIS FUNCIONAL DEL PROCESAMIENTO VISUAL DE ROSTROS HUMANOS EN
EL CEREBRO DEL PERRO

TESIS
QUE PARA OPTAR POR EL GRADO DE:
DOCTORA EN CIENCIAS

PRESENTA:
LAURA VERÓNICA CUAYA RETANA

DIRECTOR DE TESIS
DR. LUIS CONCHA LOYOLA
INSTITUTO DE NEUROBIOLOGÍA
COMITÉ TUTOR
DR. VÍCTOR HUGO DE LAFUENTE FLORES
INSTITUTO DE NEUROBIOLOGÍA
DR. JUAN FERNÁNDEZ RUIZ
FACULTAD DE MEDICINA

MÉXICO, QUERÉTARO. ABRIL DE 2018



Universidad Nacional
Autónoma de México

Dirección General de Bibliotecas de la UNAM

Biblioteca Central



UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

Todo el material contenido en esta tesis esta protegido por la Ley Federal del Derecho de Autor (LFDA) de los Estados Unidos Mexicanos (México).

El uso de imágenes, fragmentos de videos, y demás material que sea objeto de protección de los derechos de autor, será exclusivamente para fines educativos e informativos y deberá citar la fuente donde la obtuvo mencionando el autor o autores. Cualquier uso distinto como el lucro, reproducción, edición o modificación, será perseguido y sancionado por el respectivo titular de los Derechos de Autor.

Resumen

Los perros son un modelo único para estudiar la percepción de rostros, porque además de percibir los rostros de su propia especie, también han desarrollado la capacidad de extraer información importante de rostros humanos. El objetivo de este trabajo fue realizar un análisis funcional del procesamiento visual de rostros humanos en el cerebro del perro.

La primera parte, exploró la percepción de los rostros humanos. Para ello, les presentamos a los perros imágenes de objetos, así como rostros de humanos y de perros. Encontramos un patrón de actividad cerebral posterior-anterior dependiente de la categoría del estímulo visual: corteza occipital para todas las categorías, corteza temporal para los rostros de ambas especies, mientras que la corteza frontal y el caudado respondieron preferentemente a los rostros humanos. Nuestros resultados resaltan la importancia de la corteza temporal en el procesamiento de rostros, mientras que la corteza frontal y el caudado podrían ser el correlato cerebral de los patrones conductuales diferenciales que los perros muestran hacia los rostros humanos.

La segunda parte exploró la percepción de rostros humanos emocionales. Los perros observaron rostros felices y neutrales. Encontramos que la corteza temporal, el proreus y el caudado participan en el procesamiento de rostros felices. Finalmente, probamos si es posible predecir la emoción que los perros estaban observando (felicidad, tristeza, enojo o miedo) mediante los patrones de actividad cerebral. Mediante un análisis de patrones multivariados de la señal de resonancia magnética funcional, logramos predecir ($p < 0.05$) la emoción que los perros estaban observando. Nuestros resultados muestran que los perros tienen un patrón cerebral de actividad específico para cada emoción.

En conjunto, nuestros resultados muestran el alto nivel de especialización cerebral de los perros para interpretar rostros humanos. Es posible que estas adaptaciones les ayudaran a enfrentar los desafíos de vivir en un ambiente antropogénico. Con este estudio queremos contribuir a describir uno de los pilares de la cognición social de los perros: la percepción de rostros humanos, para entender la cognición de los perros como resultado de un camino evolutivo compartido entre ellos y los humanos.

Abstract

Dogs are a unique model in the study of face perception because they not only have the cognitive ability to perceive dog faces but they have also developed a remarkable ability to extract valuable information from human faces. Our goal was to analyze the cerebral process of human face perception in dogs.

The first part explored the perception to human faces. To this goal, we presented to images of objects, human faces and dog faces. We found a posterior to anterior pattern of cerebral activity depending on the category of visual stimuli: occipital cortex was responsive to all categories, while temporal cortex responds to all facial stimuli -regardless of species-, and frontal cortex and caudate respond preferentially to human faces. Our findings are consistent with the importance of temporal cortex in face processing in other species, the activity in frontal cortex and caudate could be the brain correlate of the differential behavioral patterns that dogs show towards human faces.

The second part explored the perception of emotional human faces. We presented images to dogs of happy and neutral faces. We found that the temporal cortex, prepus and caudate are related to processing of happy faces. Finally, we tested if it is possible to predict the emotion that dogs are observing (i.e. happiness, sadness, anger or fear) just by analyzing the patterns of activity in their brains. Using multivariate pattern analysis of the functional magnetic resonance signal, we were capable to predict ($p < 0.05$) the emotion that dogs were observing. Our results showed that dogs have a specific pattern of cerebral activity to each emotion tested.

Taken together, our results show a high degree of cerebral specialization in dogs to interpret human faces. These adaptations might have helped them to overcome the challenges of living in an anthropogenic environment. We want to contribute to describe one of the fundamentals of social cognition in dogs: the perception of human faces with the hope to get an understanding of dogs' cognition as a result of the shared evolutionary paths between them and humans.

Índice

RESUMEN	I
ABSTRACT	II
INTRODUCCIÓN	1
EL PERRO COMO MODELO DE ESTUDIO EN PSICOLOGÍA COMPARATIVA	1
COGNICIÓN SOCIAL EN PERROS	2
PERROS OBSERVANDO ROSTROS DE HUMANOS	4
PERROS OBSERVANDO ROSTROS DE PERROS	7
ROSTROS EMOCIONALES	8
LA PERCEPCIÓN DE ROSTROS EN OTRAS ESPECIES	10
HUMANOS	10
PRIMATES NO HUMANOS	13
OVEJAS	15
FUNDAMENTOS DE LA IRMF	17
NEUROETOLOGÍA CANINA	22
OBJETIVOS	25
OBJETIVO GENERAL	25
OBJETIVOS ESPECÍFICOS	25
HIPÓTESIS	26
JUSTIFICACIÓN	27
MÉTODO	28
EXPERIMENTO 1: ROSTROS DE HUMANOS	28
PARTICIPANTES	28
ENTRENAMIENTO	29
DISEÑO EXPERIMENTAL	31
ADQUISICIÓN DE DATOS	32
ANÁLISIS DE IMÁGENES	32
EXPERIMENTO 2: ROSTROS DE PERROS	33
PARTICIPANTES Y ADQUISICIÓN DE DATOS	33
DISEÑO EXPERIMENTAL	33
ANÁLISIS DE IMÁGENES	34
EXPERIMENTO 3: ROSTROS HUMANOS FELICES	34
PARTICIPANTES	34
DISEÑO EXPERIMENTAL	34
ADQUISICIÓN DE DATOS Y ANÁLISIS DE IMÁGENES	34
EXPERIMENTO 4: ROSTROS HUMANOS EMOCIONALES	35
PARTICIPANTES	35
DISEÑO EXPERIMENTAL	35
ADQUISICIÓN DE DATOS	36
ANÁLISIS DE IMÁGENES	36

RESULTADOS	38
EXPERIMENTO 1: ROSTROS HUMANOS	38
EXPERIMENTO 2: ROSTROS DE PERROS	41
EXPERIMENTO 3: ROSTROS HUMANOS FELICES	44
EXPERIMENTO 4: ROSTROS HUMANOS EMOCIONALES	46
EXPERIMENTO 4A	47
EXPERIMENTO 4B	48
DISCUSIÓN	53
LA PERCEPCIÓN DE ROSTROS DE HUMANOS	53
LA PERCEPCIÓN DE ROSTROS DE PERROS	55
SIMILITUDES ENTRE LA PERCEPCIÓN DE ROSTROS DE HUMANOS Y DE PERROS	55
DIFERENCIAS ENTRE LA PERCEPCIÓN DE ROSTROS DE HUMANOS Y DE PERROS	56
LA PERCEPCIÓN DE ROSTROS A NIVEL CEREBRAL EN PERROS	58
LA PERCEPCIÓN DE ROSTROS FELICES	59
ESPECIFICIDAD DEL PROCESAMIENTO DE LA FELICIDAD	61
DECODIFICACIÓN DE EMOCIONES HUMANAS EN EL CEREBRO DEL PERRO	61
LIMITACIONES	63
EXPERIENCIA DE LOS PARTICIPANTES	63
RAZAS	63
ESTADO ATENCIONAL	64
SEÑAL BOLD Y TAMAÑO DE LA MUESTRA	64
CONCLUSIONES	66
Referencias	68
ANEXO: ARTÍCULO PUBLICADO	80
OUR FACES IN THE DOG'S BRAIN: FUNCTIONAL IMAGING REVEALS TEMPORAL CORTEX ACTIVATION DURING PERCEPTION OF HUMAN FACES.	80

Introducción

El perro como modelo de estudio en psicología comparativa

Para el estudio comparativo de la cognición humana, el enfoque tradicional (por homología) emplea un modelo comparativo entre primates que describe qué es similar y qué es diferente, en las habilidades cognitivas entre especies de primates para inferir la evolución de dichas habilidades. Si se encontrara una habilidad cognitiva exclusiva de humanos se consideraría que ésta es producto de la hominización; por el contrario, si se encontrara una habilidad cognitiva compartida, se consideraría que ésta ya existía (al menos en una forma básica) en el ancestro común de ambas especies. Sin embargo es posible que algunas veces no se encuentren resultados positivos por limitaciones metodológicas, como el tamaño de la muestra o las diferencias entre los paradigmas. Desde que los humanos se separaron de otros primates, cada especie se ha adaptado a diferentes nichos ecológicos. Una limitación del enfoque por homología es que presta poca atención a la influencia del ambiente en la emergencia de habilidades cognitivas.

Por otra parte, el enfoque por convergencia compara las habilidades cognitivas en dos especies evolutivamente distantes pero que comparten un nicho ecológico. Para este enfoque, el perro (*Canis familiaris*), representa una especie ideal, ya que es un cánido que ha compartido el nicho ecológico con humanos por miles de años (1). Y aunque los perros son filogenéticamente lejanos a los humanos, desde hace miles de años los perros y los humanos han compartido el ambiente físico y social. Durante el proceso de domesticación, los perros modularon sus habilidades cognitivas para adaptarse a un nicho antropogénico, por lo que se considera a la cognición social de los perros como un ejemplo de evolución por convergencia (1–4). Durante el proceso de domesticación, los perros desarrollaron un conjunto de habilidades cognitivas, que hoy en día caracterizan a los perros como una especie diferente a los lobos (4).

Además, desde el punto de vista comparativo, los perros ofrecen la posibilidad de tener un panorama más completo al comparar sus habilidades cognitivas con humanos, primates no humanos y otros cánidos (2,3,5,6). Al estudiar a los perros, en comparación con otras especies, es posible tener muestras de estudio más grandes, hacer estudios menos

hostiles para los animales al reclutar perros de familias, y ya que los perros están adaptados para la interacción con humanos es posible diseñar experimentos más naturales para la especie (4).

Cognición social en perros

El dominio cognitivo en el que los perros sobresalen es en su cognición social, demostrada en su capacidad para interpretar y cooperar con los humanos. En conjunto, se ha sugerido que la cognición social de los perros es más cercana a la observada en niños que en lobos o primates no humanos (2,6–9). En estudios sobre las habilidades cognitivas de los perros, al compararlos con primates no humanos en diferentes tipos de razonamiento: los primates no humanos sobresalen en inferencias lógicas, mientras que los perros sobresalen en el uso de claves sociales. Debido a lo anterior, se ha propuesto que en general los perros interpretan mejor las claves sociales y los simios las claves causales (6).

Los perros pueden usar las claves comunicativas humanas para resolver problemas. En un experimento, se exploró el tipo de claves que los perros prefieren usar para resolver problemas (10); la tarea consistió en encontrar un premio eligiendo entre dos opciones y se registraba el porcentaje de éxito con diferentes tipos de claves. Los autores concluyeron que los perros tienen una jerarquía en el uso de estrategias para resolver esta tarea: prefieren utilizar una clave directa (i.e. ver en qué contenedor está el premio), si no tienen una clave directa optan por una clave social humana (i.e. señalamiento) y la última estrategia seleccionada es el uso de una clave no social (i.e., movimiento remoto del contenedor).

Incluso los errores que los perros cometen en sus elecciones, es evidencia de la importancia que tienen para ellos las claves sociales humanas. Gracias a los errores cometidos, se puede inferir el procesamiento de información que ocurre en determinada tarea. Un error de este tipo es el error A-no-B, que se presenta en niños entre 8 y 9 meses de edad. El procedimiento estándar consiste en tener dos contenedores (A y B) y un juguete que le interese al niño. Frente al niño se esconde el juguete en el contenedor A y se le permite recuperar el juguete; se realizan al menos dos ensayos. Después, con el niño observando se esconde el juguete en el contenedor B y se le permite buscarlo, lo que

ocurre es que, a pesar de haber visto que el juguete estaba en el contenedor B, el niño lo busca en el contenedor A. Este error aparece en el estadio cuarto de la etapa sensoriomotora y desaparece al año de edad, para Piaget este error ocurre porque aunque los niños comienzan aún no dominan la permanencia del objeto. Sin embargo, en el 2008 (11), se reportó la disminución de este error debido a la supresión de interacciones sociales entre el experimentador y el niño. Los investigadores concluyeron que este error en realidad ocurre porque los niños toman a los ensayos A como una enseñanza. Un año después se demostró que los perros también cometen el error A-no-B, pero los lobos, no; los autores consideraron sus resultados como evidencia de que los perros, a diferencia de los lobos, consideran a los humanos como fuentes de referencia social (12).

Otra clave social importante dada por humanos es el señalamiento. El uso del señalamiento para encontrar comida escondida es un marcador social importante; en una tarea estándar se esconde un premio (usualmente comida) en uno de dos recipientes opacos y se le señala al perro uno de dos recipientes y se registra su elección. Los resultados muestran que los perros eligen el recipiente señalado por arriba de lo esperado por azar. Estos resultados se interpretan como el entendimiento y uso del señalamiento como clave comunicativa; esta habilidad no se debe a la experiencia ya que cachorros de 9 semanas muestran resultados similares, pero no se ha reportado el mismo uso de señalamiento como clave comunicativa en lobos criados por humanos, ni en primates no humanos (2,4–6,8,13).

Por otra parte, el apego es un sistema conductual hacia una persona específica, que emerge ante situaciones de estrés y tiene influencias motivacionales, cognitivas y emocionales (14). En niños, se evalúa mediante la prueba de la situación extraña, que consiste en medir variables dependientes en la conducta del niño (e. g., exploración, llanto, movimiento) ante un desconocido y ante su figura de apego. El resultado principal es que el niño presenta una disminución en la exploración del ambiente cuando su figura de apego está ausente y una conducta de movimiento dirigida a la figura de apego al reencontrarse. Estos resultados se han replicado en numerosos estudios con perros (5,15–20). Aunque a diferencia de los niños, los perros pueden establecer apego en cualquier etapa de su vida, es decir, no tienen un período crítico (4,17). Además, se ha propuesto que los perros tienen una representación interna de sus cuidadores principales: observan diferencialmente

cuando el sonido de la voz de su cuidador va seguido de una imagen de la cara de su cuidador en comparación a cuando se acompaña de una imagen de una persona diferente (21). Esta representación mental de sus cuidadores tiene al menos, información visual y auditiva.

Tanto el señalamiento como el apego son muestra de conductas especializadas de los perros para cooperar y formar relaciones con otra especie: los humanos. El proceso de domesticación ocurrió en un nicho antropogénico, por lo que cooperar y formar relaciones con humanos fue adaptativo para los perros. Un enfoque para el estudio de la cognición es una perspectiva 'bottom-up' que consiste en estudiar los fundamentos o 'bloques' a partir de los cuales se construye un proceso cognitivo complejo (22). Considero que un bloque fundamental para la cognición social de los perros es el reconocimiento de rostros humanos.

Perros observando rostros de humanos

Los rostros son estímulos sociales importantes, porque nos brindan un flujo de información social acerca del otro, como su edad aproximada, sexo, identidad e incluso su estado de atención y emocional. El reconocimiento de rostros de congéneres es una habilidad que se sugiere está presente en todos los vertebrados e incluso en algunos invertebrados (23), esta habilidad es importante porque permite el reconocimiento social de individuos y sus relaciones, y puede llevar a la cooperación entre individuos (24,25).

Para describir el efecto de la edad y especie sobre la mirada espontánea hacia los rostros humanos, se comparó la conducta de perros y lobos socializados; los resultados mostraron que los perros tienen una preferencia a mirar hacia el rostro de los humanos en comparación a los lobos. Se registró la cantidad de veces que tanto los perros como los lobos miraban al rostro de las personas en un periodo de cuatro minutos, en dos sesiones. Las pruebas las hicieron a las tres, cuatro y cinco semanas de vida (Figura 1). A partir de la cuarta semana de vida, los perros mostraban una tendencia a mirar más a los humanos, pero fue en la quinta semana cuando las diferencias en el número de miradas fue significativamente diferentes entre perros y lobos (5). También, sólo los perros observan hacia el rostro de las personas cuando se encuentran ante un problema irresoluble (26). Los investigadores les enseñaron a un grupo de perros ($n = 7$) y a un grupo de lobos

socializados (n = 7) cómo obtener un premio en dos tareas diferentes. Una tarea consistía en abrir un cajón y la otra en jalar una cuerda. Una vez que todos los participantes aprendieron a obtener el premio, los investigadores modificaron la tarea para que no tuviera solución (i.e. impedir el acceso al premio). Los resultados mostraron que los perros miraban antes y por más tiempo a los humanos ante una tarea irresoluble en comparación a los lobos (Figura 2). De hecho, de los siete lobos, solamente dos miraron a los humanos. Los autores consideran que ambos estudios reflejan una predisposición genética de los perros a establecer comunicación con los humanos y que el desempeño de los lobos en ambos estudios puede explicar, al menos en parte, que éstos no utilicen el señalamiento.

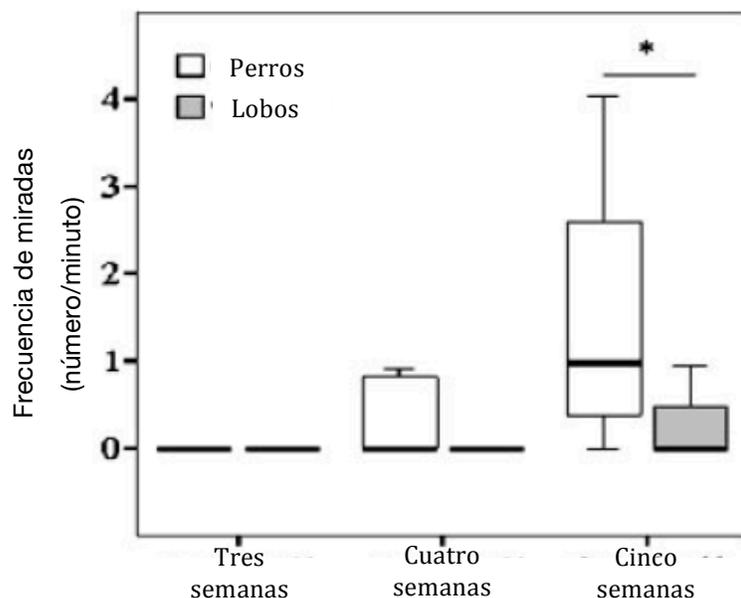


Figura 1. Frecuencia (número/minuto) de miradas hacia el rostro de un humano. Las líneas horizontales en negritas representan las medianas. * = $p < 0.05$. Imagen modificada de Gácsi et al., 2005 (5).

Dada la importancia de los rostros en las interacciones comunicativas y la tendencia de los perros a mirar hacia los rostros humanos, se han investigado más específicamente las capacidades de discriminación de rostros que poseen los perros. Observar los rostros de las personas provee a los perros de información social valiosa, desde la identidad de la persona hasta su estado de atención (26–28). Por ejemplo, los perros prestan más atención a su cuidador cuando éste tiene la cabeza descubierta, en comparación a cuando se cubre el rostro (29).

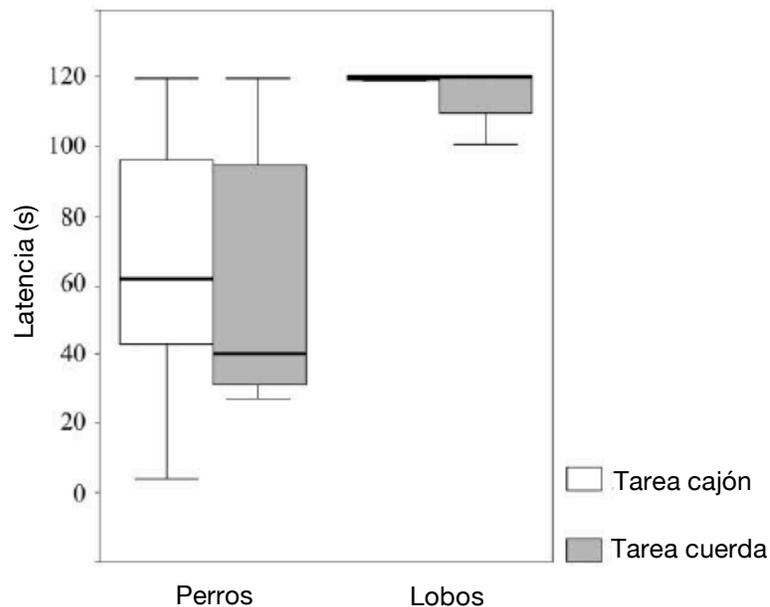


Figura 2. Latencia de mirada de perros y lobos hacia los humanos en dos tareas de resolución de problemas. En ambas tareas, los perros miraron significativamente antes y por más tiempo a los humanos que los lobos ($p < 0.03$). Imagen modificada de Miklósi et al., 2003 (26).

El paradigma de mirada preferencial se desarrolló para ser utilizado con niños. Consiste en presentar simultáneamente dos imágenes y registrar el tiempo que el participante pasa mirando cada imagen; este paradigma se ha adaptado exitosamente a los perros (Figura 3). Sus ventajas al usarlo con perros y niños, son que no es invasivo, es independiente del lenguaje y no requiere entrenamiento. En un estudio, los perros pasaron mirando más tiempo un rostro nuevo de un humano que un rostro familiar, el resultado opuesto se obtuvo cuando los estímulos eran rostros de perros (30). Esto sugiere que los perros son capaces de discriminar entre rostros tanto de humanos como de perros, utilizando como clave sólo la apariencia visual del rostro. En otro estudio probaron que los perros son capaces de discriminar entre rostros de personas familiares: es decir, no sólo pueden discriminar entre nuevo y familiar. Aunque la mayoría de los participantes (ocho perros de diez) no logró discriminar entre rostros familiares usando solamente las características internas del rostro (31).

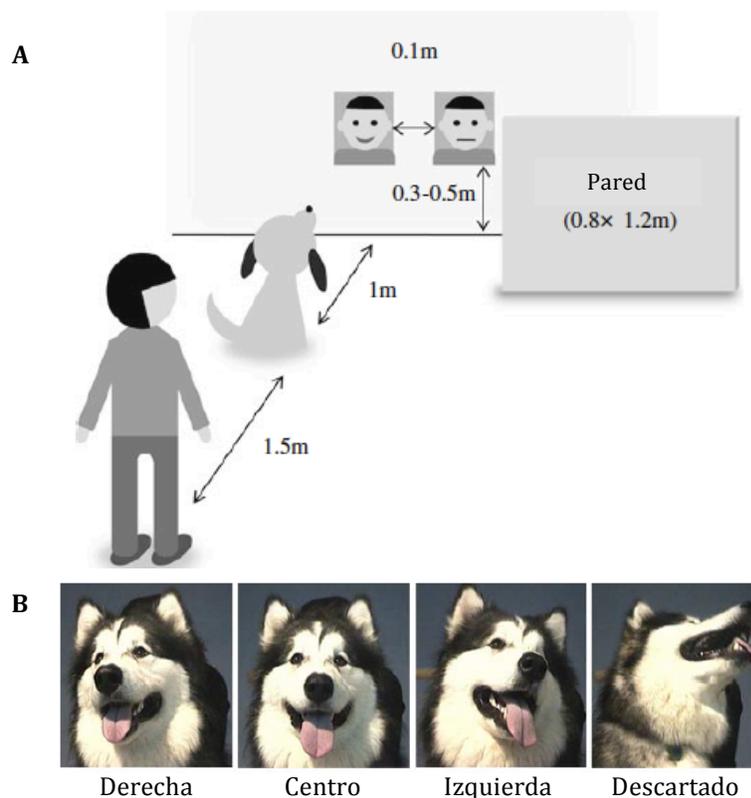


Figura 3. Situación experimental en un paradigma de mirada preferencial con perros. A. Las imágenes se presentan simultáneamente, están alineadas y con 10 cm de separación. El experimentador pone al perro a un metro de distancia al perro y permanece a 1.5 m de distancia. **B.** Ejemplos de respuesta de los perros en un paradigma de mirada preferencial. Imagen modificada de Nagasawa et al., 2011 y Racca et al., 2010 (32,33).

Perros observando rostros de perros

Además de discriminar entre rostros humanos, los perros son capaces de discriminar entre rostros de perros (33). Por ejemplo, los perros pueden aprender a discriminar entre imágenes de perros y paisajes, utilizando las características relevantes de cada categoría (34). También pueden discriminar entre perros (a pesar de la gran variabilidad visual entre razas) y otras especies (incluyendo especies domésticas) únicamente con imágenes de sus cabezas (35).

A pesar de que los perros pueden extraer información importante tanto de los rostros de perros como de humanos, hay evidencia que sugiere que los perros no procesan de manera idéntica los rostros de ambas especies. Con un procedimiento de mirada preferencial, se encontró que los perros son capaces de discriminar entre rostros de

perros, rostros de humanos y objetos, aunque no con el mismo patrón conductual: observaron más tiempo los rostros de perros familiares, en el caso de rostros de humanos y objetos observaron más tiempo los estímulos novedosos (30). Además, cuando se compara el tiempo que los perros observan imágenes, la proporción de tiempo total es mayor solamente hacia rostros humanos no invertidos en comparación a rostros humanos invertidos, objetos, rostros de perros o rostros de monos (36). Los perros muestran un sesgo hacia la mitad izquierda de la cara (i.e. mayor tiempo de observación y preferencia en la primera mirada) solamente hacia rostros humanos con una expresión positiva, este sesgo no se observa hacia rostros de perros (37). Se ha sugerido que este procesamiento diferencial en perros para la percepción de rostros de humanos y rostros de perros, refleja diferencias en la percepción inicial de cada tipo de rostro (30).

Algunas especies como ovejas (38,39), chimpancés (40) monos (japoneses, macacos, capuchinos) y humanos (41–43), presentan el efecto de "ventaja del congénere", que consiste en un mejor reconocimiento y discriminación de un miembro de la misma especie en comparación a un miembro de otra especie (23), aunque no hay evidencia directa de que los perros presentan este efecto, es posible que las diferencias en el procesamiento de rostros entre especies sean debido a la ventaja de congénere.

Rostros emocionales

Las emociones básicas son respuestas psicológicas, automáticas a estímulos específicos, son adaptativas y su expresión facial es universal en humanos (44). Los perros son sensibles a la expresión de emociones humanas: observan más tiempo un rostro emocional que uno neutral (45).

La felicidad es una emoción básica que promueve el acercamiento hacia quien la expresa (46). Es decir, a partir de un rostro humano feliz podemos inferir que el individuo tiene un estado emocional positivo y es seguro aproximarnos. Los perros también perciben la felicidad en un rostro humano. Los perros observan más tiempo a sus cuidadores cuando se ven felices en comparación a cuando se ven tristes (47), pueden aprender a discriminar entre rostros felices y neutrales de sus cuidadores, y generalizar este aprendizaje a desconocidos del mismo género que su cuidador (32).

También hay diferencias en el patrón de mirada que los perros realizan hacia rostros humanos felices. En un estudio con seguimiento ocular (*eye-tracking*) se encontró que los perros fijan su mirada en la cara interna (ojos, parte medial y la boca) para procesar rostros en general; pero cuando es un rostro con valencia positiva, los perros observan más tiempo los ojos (48). Sin embargo, un estudio reciente encontró que los perros no solamente reconocen emociones en rostros humanos por claves locales (e.g., ojos o boca). Los autores entrenaron a perros para discriminar entre rostros humanos felices y enojados, con una mitad de cara (i.e., superior o inferior), y en pruebas posteriores encontraron que los perros eran capaces de seleccionar la emoción aprendida en rostros desconocidos y con imágenes de la mitad opuesta con la que fueron entrenados (49). Es decir, durante el entrenamiento los perros no aprendieron a discriminar claves locales, sino la emoción, porque generalizaron a imágenes con diferentes claves locales que sólo compartían la emoción. Una limitación de estos estudios es que requieren un entrenamiento. Por otra parte, un estudio reciente con un diseño de mirada preferencial intermodal, mostró que perros sin entrenamiento tienen una representación de los estados emocionales positivos (y negativos) con integración de información visual y auditiva (50). Es posible que la habilidad de los perros para interpretar las emociones positivas humanas sean una adaptación a su entorno (32).

Por supuesto, la felicidad no es la única emoción que es importante interpretar. Aunque la percepción de la expresión de otras emociones ha sido menos estudiada, hay evidencia de que los perros pueden interpretar otras emociones básicas en rostros humanos: pueden discriminar rostros humanos que expresan enojo (49–52) (vs. neutral (53), vs. tristeza (54)); miedo (vs. felicidad (55); y asco (vs. felicidad (56)). La capacidad de los perros para discriminar entre emociones humanas, quizá explica en parte su asombrosa flexibilidad conductual en contextos sociales (4).

Interpretar apropiadamente las emociones de los otros es fundamental para la comunicación de las especies sociales (23,57). Hay evidencia de que los perros pueden usar la expresión de emociones humanas para modular su conducta. Los perros eligen explorar primero una caja relacionada a la expresión de felicidad de un humano que una caja relacionada a la expresión de asco o miedo, esto sugiere que los perros poseen algún grado de uso referencial de las expresiones emocionales humanas (55,56).

La evidencia conductual revisada, muestra que los perros pueden procesar los rostros a partir de información visual. Para procesar rostros, los perros usan elementos de primer orden, esto significa que pueden discriminar entre rostros y otros estímulos (29,58). Aunque para discriminar entre dos rostros se necesita usar elementos de segundo orden, que se refiere al arreglo específico de cada rostro, por ejemplo, la separación entre los ojos. Los perros usan elementos de segundo orden al procesar rostros, porque son capaces de discriminar entre dos imágenes de rostros (30,31,59). Por otra parte, la discriminación de la dirección de la mirada (27) y el estado emocional (32,49) muestra que los perros procesan incluso detalles dinámicos de los rostros. También, que los perros muestren el efecto de inversión (i.e. decremento en la discriminación de rostros al ser invertidos verticalmente) hacia los rostros de humanos y de perros, sugiere que realizan un procesamiento holístico (30). La evidencia acerca de las representaciones mentales que tienen los perros de sus cuidadores y emociones (positivas y negativas) es un avance importante porque va más allá de la mera percepción (21,50). Sin embargo, los estudios son escasos, por lo que es necesario que estos resultados sean replicados. Además, es necesario conocer los factores que modulan la percepción de rostros en perros, como la experiencia o la raza.

La percepción de rostros en otras especies

Conocer cómo otras especies perciben los rostros permite tener una visión más amplia de la emergencia de esta habilidad cognitiva. El reconocimiento de rostros está ampliamente distribuido entre especies (60), como bovinos (61), palomas (62), cuervos (63,64), reptiles (65) e incluso avispas de papel (66), las especies más estudiadas en la percepción de los rostros son primates y ovejas.

Humanos

Se ha argumentado que los rostros son especiales, es decir, son procesados de manera diferente a otras categorías visuales. Los rostros muestran firmas conductuales, esto significa que hay efectos que sólo se observan cuando los estímulos son rostros y no otras categorías visuales. Estas firmas son el efecto de inversión (67); efecto parte-todo (i.e. la discriminación entre partes de los rostros es mejor si son presentadas como parte de un rostro completo) (68); el efecto de composición (i.e. facilidad para percibir que una cara

está compuesta por dos rostros diferentes si se muestran desalineadas las mitades) (69). Estos efectos muestran que el procesamiento de los rostros es holístico a diferencia de otras categorías visuales (70).

A nivel cerebral, el procesamiento de rostros involucra una red cerebral distribuida dividida en dos sistemas: central y extendido (71). El sistema central (Figura 4) realiza el análisis visual, e incluye al giro occipital inferior (detección temprana de características faciales), el giro fusiforme lateral (aspectos estáticos de un rostro) y el surco temporal superior (aspectos dinámicos de un rostro) (72). El sistema extendido realiza el análisis posterior e involucra al surco intraparietal (atención espacial), corteza auditiva (percepción preléxica del discurso), amígdala, ínsula y sistema límbico (procesamiento emocional) y la corteza temporal anterior (memoria). De todas estas regiones cerebrales, el área fusiforme de los rostros (FFA, por sus siglas en inglés) es la región que muestra una selectividad en su actividad a los rostros en comparación a cualquier otro tipo de estímulos (73). Se ha demostrado que FFA responde tanto a la configuración específica de una cara, como a sus partes específicas y a los contornos ovals (70,74). Mediante potenciales relacionados a eventos se ha descrito que el componente N170 en la corteza temporal es específico al reconocimiento de rostros (75).

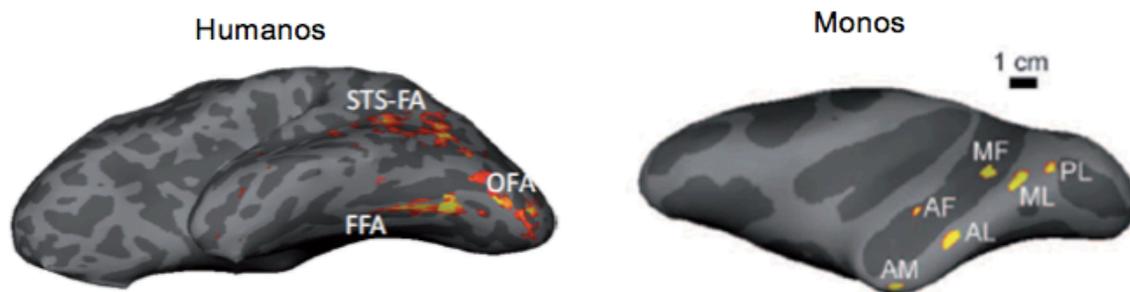


Figura 4. Regiones cerebrales selectivas a rostros en humanos y monos. A la izquierda se muestra el sistema central para el procesamiento de rostros en la corteza occipital (OFA), temporal ventral (FFA) y rostral (STS-FA). A la derecha se muestra el sistema de seis parches selectivos para el procesamiento de rostros en monos rhesus. Imagen modificada de Yovel & Freiwald, 2013 (72).

Existe una disociación neuropsicológica que apoya la hipótesis de que los rostros son estímulos especiales, porque hay lesiones cerebrales que afectan sólo la percepción de rostros y no a otras categorías visuales. Por una parte, la prosopagnosia es un déficit para

reconocer rostros (otras categorías visuales no se ven afectadas), generalmente consecuencia de un daño en FFA (76,77). Por otra, el paciente CK mostró un déficit en el reconocimiento de una categoría visual en la que era experto (i.e., soldados de juguete) pero no para rostros (78).

A partir del estudio de la percepción en rostros, se ha inferido la organización de la cognición. Considerar a los rostros como estímulos visuales especiales, es un argumento a favor de la modularidad de la cognición. Los argumentos en contra de que los rostros sean una categoría visual especial, sostienen que no hay un dominio específico de rostros (i.e. mecanismos que procesa un tipo de información) sino que el reconocimiento de rostros es de tipo dominio general (i.e. mecanismo que procesa cualquier tipo de información). Es decir, hay un debate sobre si los rostros se procesan en un módulo especializado en procesar rostros o en un módulo que procesa categorías familiares.

A nivel cerebral, se postula que FFA puede representar este módulo. El argumento central en contra de un módulo específico para el procesamiento de rostros es que el proceso que hace FFA es individualizar a los elementos dentro de una categoría en la que se tiene mucha experiencia (79,80). Sin embargo, durante una tarea de n-back, FFA responde menos cuando los estímulos son casas o manos, en comparación a cuando son rostros, a pesar de que es la misma tarea y todos estímulos son familiares (81). También se argumenta que a lo que responde FFA es a la vasta experiencia que tenemos con los rostros. En estudios de laboratorio, se les pide a los participantes que practiquen durante diez horas la discriminación de estímulos artificiales, llamados Greebles. Éstos son objetos compuestos por cuatro elementos sobresalientes con una orientación central vertical; por la configuración de sus partes pueden ser parte de una de cinco familias y uno de dos géneros, fueron creados por la psicóloga Isabel Gauthier. (82). Después del entrenamiento, los participantes mostraron un incremento en la actividad en FFA hacia los Greebles (83). Sin embargo, no hay un efecto de inversión hacia los Greebles. Desafortunadamente el área considerada como FFA en tal estudio fue muy grande, por lo que puede incluir otras regiones, y tampoco se comparó directamente la actividad cerebral hacia los Greebles y los rostros, además de que los Greebles recuerdan formas biológicas (84,85).

Tampoco el entrenamiento extenso con rostros invertidos promueve un procesamiento holístico (86). Por otra parte, en estudios con expertos en categorías visuales, como en

huellas dactilares, no se han encontrado efectos de inversión (87); con expertos en automóviles y aves sí se han reportado correlatos cerebrales similares a rostros (88), aunque no se comparó directamente con la respuesta de FFA hacia los rostros. Estudios de imagenología por resonancia magnética funcional (IRMf) muestran que FFA responde al menos el doble hacia los rostros en comparación a cualquier otro tipo de estímulo visual (89). Además, en FFA se encuentra un efecto de inversión que correlaciona con el desempeño conductual (90). Finalmente, aunque un estudio clásico (91) encontró un efecto de inversión en fotos de perros en expertos en perros (jueces de competencias), este resultado no ha sido replicado.

En conclusión, hay evidencia conductual, neurofisiológica y neuropsicológica que muestra la existencia de un mecanismo cognitivo especializado en el procesamiento de rostros en humanos. Es posible que este módulo sea resultado de la importancia que los rostros tienen para los humanos, desde un punto de vista adaptativo.

Primates no humanos

Tanto los monos como los chimpancés tienen una habilidad notable en el procesamiento de rostros de congéneres. Un estudio exploró la influencia de la privación y la experiencia en el reconocimiento de rostros; para ello criaron monos japoneses sin exposición a rostros por períodos de 6 a 24 meses (43). Después del período de privación, los monos -a diferencia de los monos controles- no mostraron preferencia por rostros de monos y podían discriminar rostros de monos y de humanos. Posteriormente se expuso a los monos a rostros de una especie (humanos o monos) por un mes. Los resultados mostraron que, independientemente del tiempo de privación, todos los monos adquirieron una preferencia y la habilidad de discriminar únicamente rostros de la especie a la que fueron expuestos (humanos o monos) durante el mes de exposición. Después, los monos vivieron en un ambiente donde había humanos y monos por un año, aún así conservaron su preferencia por los rostros de la especie a la que fueron expuestos y no podían discriminar entre los rostros de la especie a la que no fueron expuestos. No se encontraron diferencias entre los diferentes tiempos de privación (i.e., 6, 12 y 24 meses). Es interesante que los monos fueron capaces de discriminar entre rostros de humanos y de monos, inmediatamente después del tiempo de privación, es decir, sin experiencia. Esto sugiere que la experiencia no es indispensable para el funcionamiento de los mecanismos de reconocimiento de

rostros. Sin embargo, la experiencia tuvo un papel fundamental en la modulación del reconocimiento de rostros después del período de privación. Este estudio sugiere que hay un período crítico breve (menor a un mes) para el establecimiento de la preferencia, y que la habilidad para discriminar rostros de una especie es un mecanismo flexible porque puede especializarse para rostros de otras especies y no se ve afectado por una demora de dos años de privación.

Los monos rhesus de menos de un mes de edad muestran preferencia por rostros esquemáticos (92); en un rostro, los monos prestan atención especial a los ojos y después a la boca (características internas) (93). Los monos también presentan la ventaja del congénere (41). Para procesar rostros de congéneres los monos usan tanto estrategias basadas en características como basadas en claves de configuración de segundo orden (94). En cambio, para procesar rostros humanos, los monos usan estrategias basadas en características y no presentan el efecto de inversión (94,95). Existe un debate acerca de si los monos realizan un proceso holístico o no de los rostros; por ejemplo, no es claro si presentan efecto de inversión, porque a veces no se encuentra y otras veces no es específico a rostros (93,95). La evidencia con registro electrofisiológico (96) e IRMf (97–99) muestra que los monos procesan los rostros en el lóbulo temporal ventral. Específicamente, en monos rhesus se un sistema de seis parches selectivos a rostros en el lóbulo temporal (**Figura 4**); aunque a diferencia de los humanos, la mayoría de las regiones cerebrales selectivas a rostros están dentro o cercanas al surco temporal superior (100). Se considera que cada parche lleva a cabo un cómputo diferente para el procesamiento de rostros; por ejemplo, el parche medial lateral es crucial para la detección de rostros (101) y el parche medial anterior es el que responde a diferentes ángulos de un rostro con la misma identidad, además responde tanto a rostros de humanos como de monos (102); posiblemente este parche sea el equivalente a FFA en humanos.

Los chimpancés pueden discriminar entre congéneres desconocidos e incluso inferir el parentesco entre madres e hijos a partir de sus rostros (95,103). Además, procesan los rostros de sus congéneres, pero no de humanos, de forma holística, mediante estrategias de características de segundo orden (40), y muestran el efecto de inversión (104,105). Aunque también hay un efecto de la experiencia: los chimpancés que tienen más experiencia con humanos que con chimpancés son mejores discriminando imágenes de

humanos desconocidos que de chimpancés desconocidos (106). A nivel cerebral, los chimpancés muestran parches selectivos a los rostros en el giro fusiforme (107).

En conclusión, tanto los monos como los chimpancés son capaces de extraer información importante de rostros de sus congéneres. En monos japoneses se demostró que el mecanismo inicial para discriminar rostros no necesita de experiencia, aunque tanto en monos como en chimpancés la experiencia moldea sus capacidades de reconocimiento de rostros individuales. La evidencia sugiere que los chimpancés procesan los rostros de forma holística y los monos utilizan una combinación de estrategias de primer y segundo orden, tal vez no específicas para los rostros (108).

Ovejas

Las ovejas son una especie muy social, los individuos muestran preferencia por individuos específicos, por lo que el reconocimiento de rostros es importante en su entorno. Las ovejas son capaces de discriminar activamente entre fotos de rostros de ovejas y de humanos, de perros y de cabras; además en rostros de ovejas, pueden discriminar entre sexos (109). Asimismo, las ovejas pueden aprender a discriminar entre congéneres, aunque la experiencia influye: los adultos tienen el mejor desempeño y aprenden más rápido a discriminar entre individuos familiares que entre individuos desconocidos (110). Que las ovejas sean capaces de discriminar entre individuos y expresiones emocionales (ovejas calmadas vs. estresadas) (111) sugiere que usan claves de segundo orden en el procesamiento de rostros de congéneres. También se ha mostrado que las ovejas pueden recordar los rostros individuales de ovejas asociadas a comida sin diferencias significativas al entrenamiento inicial por 600 días y pueden generalizar la identidad de un individuo de imágenes de rostros de frente en el entrenamiento a fotos del mismo individuo visto de perfil (112). Estudios con marcadores genéticos (113) y electrofisiología han mostrado que el lóbulo temporal participa en el reconocimiento de rostros en ovejas (112,114) y en el hemisferio derecho se lleva a cabo la identificación inicial (< 200 ms) de la identidad (111,112,115).

Las ovejas también muestran un sesgo hacia la parte izquierda (i.e. es más probable que la primera mirada sea hacia la mitad izquierda del rostro) de los rostros de congéneres, lo que sugiere que emplean mecanismos cognitivos similares a los utilizados por humanos. Este sesgo está presente hacia rostros de congéneres desconocidos y conocidos; tanto los

rostros familiares como desconocidos de congéneres pueden identificarse por sus características externas (e.g., lana, orejas), pero sólo los rostros familiares pueden identificarse por sus características internas (e.g., nariz, ojos) (116). Además hay una disminución en el desempeño de discriminación al invertir los rostros de ovejas o al cubrir los ojos en las fotos (109,110), esto sugiere un procesamiento holístico de los rostros de congéneres.

Un experimento probó la habilidad de las ovejas para discriminar entre rostros de humanos, tanto familiares (convivencia de 2 a 3 horas por día, durante al menos tres años) como desconocidos (39). Las ovejas discriminaron entre imágenes de rostros humanos con un desempeño similar al de rostros de congéneres, también mostraron un desempeño mejor cuando son rostros familiares. Sin embargo, parece que las ovejas no utilizan los mismos mecanismos para el reconocimiento de rostros de humanos y de ovejas (i.e., características internas), incluso para rostros humanos familiares. Debido a que no muestran sesgo a la izquierda, ni efecto de inversión (después de controlar el género), esto es evidencia de la ventaja del congénere (23). Las ovejas obtuvieron los mejores resultados cuando solamente había características externas (partes internas revueltas) y los peores resultados cuando sólo se mostraban las características internas de los rostros humanos. Para los autores, la diferencia en el procesamiento de rostros familiares sugiere que también hay diferencias neurales en el procesamiento de ambos tipos de rostros, sugieren que a pesar de la experiencia con rostros humanos, no se recluta la misma red cerebral que la utilizada para rostros de ovejas.

En conclusión, hay robusta evidencia de que las ovejas pueden extraer información importante de los rostros de sus congéneres. Pueden discriminar entre ovejas y otras especies, entre individuos, entre sexos y el estado emocional. La duración de su memoria para rostros, sugiere que el reconocimiento de individuos es importante para esta especie. Una limitación de estos estudios es que requieren entrenamiento, aportaría información útil utilizar el método de mirada preferencial. Es interesante que, al parecer, la familiaridad con un individuo promueve un procesamiento holístico de su cara. Sin embargo, el efecto de la experiencia no se generaliza a los rostros humanos.

Estos resultados son muy importantes, porque muestran que al igual que en lobos, la experiencia con humanos no conlleva un procesamiento de rostros idéntico al utilizado

para los rostros de sus congéneres. Esto respalda la importancia del proceso de domesticación en el reconocimiento de rostros en perros y quizá su cognición social en conjunto hacia los humanos.

Al comparar la percepción de rostros en diferentes especies, podemos tener un entendimiento más integral de la emergencia de esta habilidad. Además, es posible que la percepción de rostros sea uno de los fundamentos de la cognición social en diferentes especies. Esta perspectiva 'bottom-up', que también incluye la descripción de los mecanismos cerebrales subyacentes de la percepción de rostros, ayuda a establecer puntos comunes entre especies, para después establecer especializaciones (22). Así, comenzando por el estudio de uno de los fundamentos de la cognición social de los perros, la percepción de rostros, podemos avanzar a otros procesos cognitivos sociales, como la cooperación o la empatía.

La predisposición de los perros para cooperar con los humanos, más el uso de metodologías no invasivas como la IRMf, hacen la combinación perfecta para estudiar la percepción de los rostros en perros a nivel cerebral.

Fundamentos de la IRMf

El resonador magnético es un electroimán que genera un potente campo magnético (el utilizado en este proyecto es de 3T lo que corresponde aproximadamente a 60 mil veces el campo magnético promedio del planeta). La imagenología por resonancia magnética (IRM) nos permite obtener una señal que puede ser usada para la construcción de una imagen que contrasta diferentes tejidos del cuerpo, a través de la medición de un vector de magnetización producido por todos los núcleos de hidrógeno en un volumen dado. Utiliza al hidrógeno porque es un elemento presente de manera abundante en los tejidos del cuerpo y tiene la capacidad de resonar. No hay una magnetización neta (i.e. los núcleos de los protones de hidrógeno están orientados aleatoriamente) en la ausencia de un campo magnético externo. Pero, cuando se introduce un campo magnético (como el generado por el resonador magnético), todos los momentos magnéticos de los núcleos de hidrógeno se alinean, lo que crea un vector de magnetización longitudinal (paralelo al campo magnético). Dentro de este campo magnético, los núcleos alineados precesan con una frecuencia

angular, pero desfasados entre sí. Para alinear la fase de precesión de los núcleos es necesario introducir un pulso de radiofrecuencia (radiación no ionizante), el cual provoca un decremento en la magnetización longitudinal y establece una magnetización transversal. Una vez retirado el pulso de radiofrecuencia, hay una relajación longitudinal para restaurar la magnetización neta. Simultáneamente a la relajación longitudinal, pero más rápidamente, existe un desfasamiento de la precesión entre los Hidrógenos excitados por el pulso de RF, con una consecuente disminución gradual de la magnetización transversal, y cuya caída exponencial es descrita por una constante de tiempo (T_2). Cuando la magnetización longitudinal crece, hay una recuperación longitudinal, descrita mediante un incremento exponencial caracterizado por una constante de tiempo (T_1). Distintos tejidos muestran fenómenos de relajación T_1 y T_2 de manera diferencial, lo que establece un contraste entre regiones anatómicas que puede ser explotado en las imágenes. Sin embargo, debido a distorsiones del campo magnético externo y a variaciones locales magnéticas, el tiempo de relajación transversal observado (T_2^*) es menor al esperado (T_2).

El tiempo de repetición (TR) se refiere al tiempo que ocurre entre los pulsos de excitación de los núcleos, mientras que el tiempo de eco (TE) describe el tiempo entre la excitación de los núcleos y la recolección de la señal mediante una antena. El protocolo de adquisición genera diferentes tipos de imágenes porque al considerar el tipo de tejido y los parámetros de TR y TE, enfatiza o atenúa las características de la imagen para pesarlas a T_1 o T_2 . Se dice que una imagen está pesada a T_2^* cuando usa gradiente de eco y valores de TE largos, estos parámetros enfatizan las distorsiones en los campos magnéticos locales. La posición de la fuente de señal se codifica manipulando la frecuencia y fase de precesión de los vectores de magnetización y a los datos obtenidos se les realiza una transformada de Fourier para construir una imagen. La imagen obtenida es una matriz de números que corresponden a una localización espacial, y a cada elemento de la imagen se le llama "vóxel" (derivado de *volume element*) que es un pixel (*picture element*) tridimensional (117).

Por su parte, la IRMf estudia el funcionamiento del cerebro, a través del cambio en el nivel de oxigenación del flujo sanguíneo en un tiempo determinado, es decir, mide el metabolismo cerebral indirectamente. La IRMf se basa en dos supuestos: 1) existe una especialización cerebral, es decir, que diferentes procesos cognitivos reclutan diferentes

redes cerebrales y, 2) el incremento en la actividad neuronal, provoca un incremento en las demandas energéticas y de oxígeno, por lo que aumenta el flujo sanguíneo local.

En la sangre, el oxígeno es transportado desde los pulmones por la proteína hemoglobina hasta las células. La hemoglobina puede presentarse en dos estados, y cada uno produce diferentes campos magnéticos locales (118): oxihemoglobina y desoxihemoglobina. Cuando la hemoglobina está saturada de oxígeno es oxihemoglobina y tiene propiedades diamagnéticas. Mientras que cuando la hemoglobina no tiene oxígeno, es llamada desoxihemoglobina y tiene propiedades paramagnéticas porque contiene cuatro electrones desapareados de hierro.

Los cambios en la proporción entre desoxihemoglobina y oxihemoglobina provocan cambios en la señal de imágenes pesadas a $T2^*$; debido a que el gradiente local de campo magnético de la desoxihemoglobina crea deformaciones en el campo magnético del tejido alrededor del vaso sanguíneo que acortan el decaimiento $T2$. Es decir, la propiedad paramagnética de la desoxihemoglobina brinda un contraste natural para la visualización de los cambios de concentración de oxígeno en el flujo sanguíneo cerebral; a este contraste se le conoce como dependiente del nivel de oxigenación en la sangre (BOLD, por sus siglas en inglés) (117,119). Por ello, las imágenes utilizadas para IRMf son pesadas a $T2^*$, tienen una baja resolución espacial pero una alta resolución temporal en comparación a imágenes pesadas a $T1$. En el presente estudio, utilizamos una resolución temporal de 1.75 s, es decir, durante la presentación del paradigma de estimulación visual, tomamos una imagen del cerebro completo cada 1.75 s.

El efecto BOLD reside en el principio de que el incremento de la actividad neuronal, provoca un incremento en la concentración local de oxihemoglobina mediante el acoplamiento neurovascular. El cambio en la proporción entre oxihemoglobina y desoxihemoglobina, se observa como un cambio cuantificable en la intensidad de la señal BOLD. Aunque aún existe controversia sobre los mecanismos generadores de la señal BOLD, se ha observado que ésta tiene una mayor correlación con los potenciales de campo locales que con los potenciales de acción, esto sugiriendo que refleja los cambios en la actividad postsináptica (120).

La función de la respuesta hemodinámica (HRF, por sus siglas en inglés) representa los cambios en la señal BOLD provocados por la actividad neuronal. Las características de la HRF canónica (Figura 5) son (117):

- Descenso inicial. Se ha identificado un descenso inicial en la señal BOLD que ocurre en los primeros 2 segundos. Tiene una baja amplitud.
- Pico máximo. Es normalmente la característica de mayor interés, ya que se relaciona directamente con la cuantificación de la actividad neuronal. La amplitud máxima es alrededor de 5% para estimulación sensorial primaria, mientras que para procesos cognitivos está en un rango de 0.1 a 0.5%. Refleja el mayor cambio en la señal BOLD un estímulo, se da por una sobrecompensación del flujo sanguíneo que ocasiona una mayor concentración de oxihemoglobina que de desoxihemoglobina.
- Tiempo hasta el pico. Tiempo desde que se presenta el estímulo hasta que se registra el pico máximo. Normalmente es entre 4 a 6 segundos.
- Anchura. La respuesta hemodinámica suele mantenerse entre 1 y 2 segundos, después regresa a su línea base. Representa la duración del incremento de la señal.
- Decremento postestímulo. La respuesta hemodinámica muestra un decremento tardío, con una amplitud pequeña. Se da por la combinación de reducir el flujo sanguíneo e incrementar el volumen sanguíneo.

La HRF regresa a su línea base entre 20 y 25 segundos después de la presentación del estímulo. Aunque la HRF puede ser diferente en las especies, por diferencias en la vasculatura cerebral y por la forma y tamaño del cerebro (por ejemplo, en ratas el pico de la señal BOLD ocurre en 2 s (121)), la HRF en perros es similar a la reportada en humanos (122).

Por las características de la HRF, se debe prestar atención a la elaboración de los diseños de estimulación. El diseño por bloques aprovecha la linealidad de la HRF (**Figura 5**): si dos eventos ocurren cercanos en el tiempo, la señal resultante será la suma de las señales independientes (propiedad aditiva) y, si la respuesta neural es escalada, la señal BOLD será escalada en la misma proporción (117). Los bloques son eventos de una misma condición agrupados en un período de tiempo y separados por un intervalo de

tiempo. Durante un bloque de estimulación, la señal BOLD esperada es una respuesta mantenida, por lo que se analiza el cambio promedio de la señal del bloque completo; el diseño por bloques tiene un alto poder estadístico para detectar activaciones.

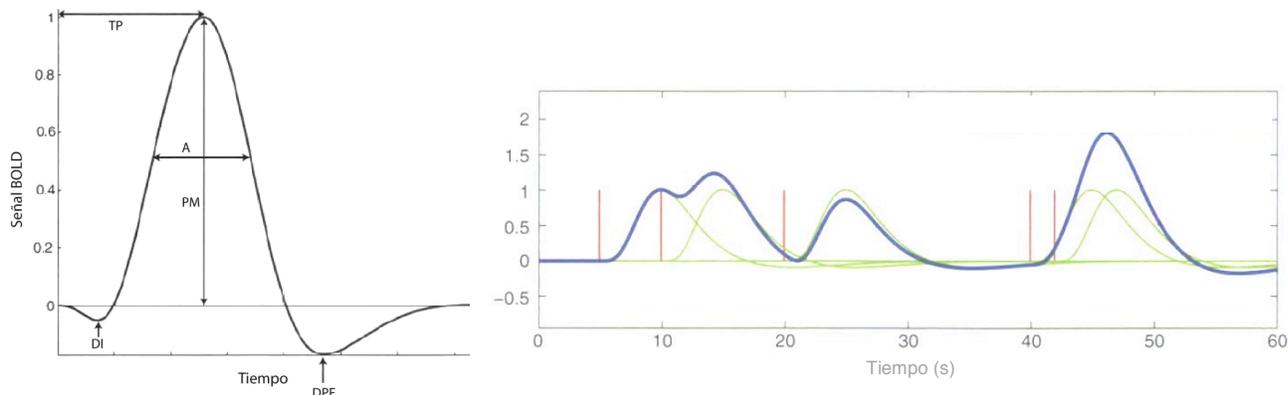


Figura 5. Respuesta hemodinámica. El panel de la izquierda muestra la respuesta hemodinámica canónica. Después de la presentación del estímulo, hay un corto decremento de la señal (DI), seguido por un tiempo (TP) para llegar al pico máximo (PM) de la señal BOLD. La anchura (A) representa la duración del incremento de la señal. Finalmente, hay un decremento de la señal (DPE) y un retorno al nivel basal. El panel de la derecha ejemplifica la linealidad de la señal BOLD. En verde se muestran diferentes eventos, en rojo la respuesta neural y en azul la activación de la señal BOLD. Imágenes modificadas de Poldrack, Mumford y Nichols, 2011 (117).

Posteriormente, se realiza una convolución que es la operación matemática por medio de la cual obtenemos una señal BOLD esperada a partir de nuestro diseño de estimulación y la HRF. En cada vóxel se compara mediante el modelo lineal general, la señal esperada con la señal obtenida. El resultado un mapa estadístico que muestra las regiones cerebrales cuya actividad correlacionó con la estimulación (117).

Entre las limitaciones de la IRMf, hay que considerar que los resultados muestran correlaciones y no causalidades, tiene mala resolución temporal, es una señal ruidosa, el tamaño del efecto es pequeño, y depende de análisis estadísticos univariados masivos que, por su número (tantos vóxeles como se analicen), están propensos a reportar falsos positivos si no se siguen procedimientos adecuados para su control. Podemos lograr mejores interpretaciones de nuestros resultados con IRMf si el mismo proceso se ha

estudiado conductualmente. Además, la interpretación de los resultados no es simple, porque una misma área es parte de diferentes redes cerebrales que participan en diferentes procesos cognitivos, por lo que una conclusión más atinada es decir que nuestra tarea requiere alguno de los tipos de procesamiento que realiza esa región cerebral (123,124). También, al conocer la localización cerebral de los procesos cognitivos podemos inferir la arquitectura de la mente a partir de la organización funcional del cerebro; en el caso del procesamiento cerebral de rostros en humanos, la especificidad que muestra el cerebro en FFA es un argumento a favor de la modularidad (84,89,125). En el mismo sentido, encontrar que una misma región cerebral participa en el procesamiento de dos estímulos diferentes, puede sugerir que ambos estímulos utilizan mecanismos comunes para su procesamiento (125,126). En este estudio, será importante comparar los correlatos cerebrales de la percepción de humanos y de perros para inferir los mecanismos que comparten para su procesamiento.

Neuroetología canina

En 2009, se reportó por primera vez que un perro fue entrenado para permanecer quieto dentro un resonador magnético (127). Este estudio, y los posteriores, tomaron ventaja de que la cooperación que los perros muestran hacia los humanos los hace entrenables. En 2012, el primer reporte de un estudio con IRMf (122), inauguró una nueva etapa en el estudio de la cognición de perros en un medio seguro y no invasivo. Las más de dos décadas de investigación etológica en perros (1) sentaron las bases para esta nueva etapa. Debido a que los perros pueden abandonar la sesión en cualquier momento y no están inmovilizados, su estado mental es más comparable al de los humanos (128).

El grupo dirigido por Gregory Berns, ha reportado que en perros, el caudado está relacionado con el procesamiento de las recompensas (129,130) e incluso en la predicción de su comportamiento como perros de asistencia (131). Su principal interés es generar métodos basados en IRMf para seleccionar perros para diferentes tareas. Por otra parte, el equipo dirigido por Ádám Miklósi se ha enfocado en el procesamiento neural de la percepción de vocalizaciones sociales. En un primer estudio, compararon directamente la respuesta cerebral en humanos y perros hacia vocalizaciones de ambas especies; encontraron en ambas especies regiones temporales especializadas en el procesamiento

de vocalizaciones con una preferencia hacia las vocalizaciones de congéneres, aunque también encontraron que la corteza auditiva humana está más optimizada para el procesamiento de vocalizaciones de congéneres en comparación a los perros (132). En otro estudio, mostraron que el procesamiento de palabras con significado positivo (en comparación a conjunciones) para los participantes muestra una lateralización hemisférica; además, encontraron una conectividad funcional entre el caudado y regiones auditivas solamente cuando los perros escuchaban palabras con significado positivo dichas en un tono positivo (133). Este equipo de investigación está interesado en conocer la emergencia filogenética del procesamiento cerebral de las habilidades sociales de los perros para conocer tanto la evolución del cerebro de los mamíferos como la influencia de la historia compartida entre perros y humanos en el procesamiento de estímulos sociales (134). En esta etapa inicial, los estudios se han enfocado en los límites inferiores de la cognición social en perros, principalmente la percepción pasiva de estímulos sociales relevantes.

Hay que considerar las limitaciones del uso de IRMf cuando los participantes son perros (128,135). El entrenamiento de los participantes para permanecer quietos dentro del resonador hace que sea difícil tener muestras grandes en comparación a experimentos con humanos adultos; para intentar maximizar la atención durante la presentación de los estímulos, las sesiones deben ser cortas; la señal es más ruidosa en comparación a la obtenida en humanos; falta optimizar los protocolos de adquisición de imágenes para mejorar su calidad; no hay antenas especializadas para la anatomía canina, por lo que se adaptan las existentes para humanos; los paradigmas son de estimulación pasiva; hay diferencias en la anatomía cerebral y forma del cráneo entre diferentes razas de perros; sólo hay un atlas digital para la normalización espacial de los cerebros y no tiene la posibilidad de generar máscaras anatómicas predefinidas; se desconoce el grado en el que las regiones cerebrales de perros son anatómica y funcionalmente comparables con los humanos. El gran reto, es encontrar la relación entre estructuras cerebrales, funcionamiento cerebral y conducta.

La IRMf es un método promisorio para el estudio de la cognición canina, porque al no comprometer el bienestar de los participantes, la pone por delante de otros enfoques; además ofrece la posibilidad de realizar análisis a nivel de redes cerebrales (134). Estamos en un momento emocionante para conocer más acerca de la emergencia de la cognición

canina, de las diferencias y las similitudes en el procesamiento de su entorno social con respecto a otras especies. Este es el momento para hacer las preguntas que guiarán a la neuroetología canina; además, al unir la evidencia conductual y las neurociencias, podremos conocer nuestro ambiente social desde la perspectiva de nuestros mejores amigos, los perros.

Objetivos

Objetivo general

Describir los correlatos cerebrales del procesamiento de rostros humanos en el cerebro del perro a través de IRMf.

Objetivos específicos

1. Describir los correlatos cerebrales de la percepción de rostros humanos en el cerebro del perro.

1.1. Describir la actividad cerebral relacionada a la percepción de rostros de humanos en comparación a la percepción de objetos.

1.2 Describir la actividad cerebral relacionada a la percepción de rostros de perros en comparación a la percepción de objetos.

1.3 Comparar los correlatos cerebrales entre la percepción de rostros de humanos y la percepción de rostros de perros.

2. Describir los correlatos cerebrales de la percepción de emociones de rostros humanos en el cerebro del perro.

2.1 Describir la actividad cerebral relacionada a la percepción de rostros felices en comparación a la percepción de rostros neutrales.

2.2 Determinar si en perros existen patrones de actividad cerebral específicos para rostros humanos expresando felicidad, tristeza, enojo y miedo que permitan predecir qué emoción estaba percibiendo el participante.

Hipótesis

1. La corteza temporal ventral participa en la percepción de rostros, tanto de humanos como de perros.
2. Existen diferencias en las regiones cerebrales reclutadas para la percepción de rostros de humanos y de perros.
3. La percepción de rostros humanos felices recluta una red cerebral que incluye a la corteza temporal.
4. Es posible predecir la emoción básica percibida por los perros a través de sus patrones de actividad cerebral.

Justificación

Muchas especies tienen la capacidad de reconocer los rostros de sus congéneres, y esta capacidad es vital para especies sociales como humanos y perros. Estudiar la actividad cerebral relacionada a la percepción de rostros en perros tiene validez ecológica, porque los perros extraen sin entrenamiento información importante de los rostros de humanos, posiblemente como consecuencia de compartir el ambiente social y físico con humanos desde hace miles de años. Además, la percepción de rostros humanos puede ser uno de los fundamentos de la cognición social de los perros hacia los humanos; estudiar los aspectos básicos (percepción de rostros) de un proceso complejo (cognición social) puede ayudar a entender tanto la emergencia de la percepción de rostros entre las especies, como a entender mejor la cognición social de los perros. Finalmente, conocer los correlatos cerebrales de la percepción de rostros, puede ayudar a conocer si hay homologías neurales entre especies (22).

Método

Diseñamos cuatro experimentos para realizar un análisis funcional del procesamiento visual de rostros humanos en el cerebro del perro para analizar en cada experimento diferentes aspectos del procesamiento de rostros. El Experimento 1, se realizó para describir los correlatos cerebrales de la percepción de rostros humanos. Para saber si los perros procesan los rostros de humanos y de perros de forma similar o no, se realizó el Experimento 2 donde se les presentó a los perros rostros de perros. Posteriormente, se compararon los resultados de ambos experimentos para describir las similitudes y diferencias en el procesamiento de rostros de humanos y de perros.

Por su parte, los Experimentos 3 y 4 exploraron los correlatos cerebrales de la percepción de rostros emocionales humanos. Iniciamos con la descripción de los correlatos cerebrales de la felicidad en el Experimento 3, porque la felicidad es una de las emociones con mayor evidencia conductual de su percepción en perros. Finalmente, en el Experimento 4, probamos si existen patrones de actividad cerebral para cuatro emociones básicas: felicidad, tristeza, enojo y miedo; esto nos permitió tener en el mismo experimento emociones de valencia positiva y negativa.

Experimento 1: Rostros de humanos

El objetivo de este experimento fue describir la actividad relacionada a la percepción de rostros de humanos.

Participantes

Participaron siete perros, todos de razas de trabajo: cinco border collies, un labrador y un golden retriever. Sus edades estuvieron entre el rango de 15 a 50 meses. De ellos, cuatro fueron machos esterilizados y cuatro hembras, una esterilizada. Todos los participantes viven con familias humanas y están socializados para convivir con humanos y con otros perros. Durante los experimentos no se alteraron sus rutinas ni su alimentación.

Criterios de inclusión

- Perros adultos de razas de trabajo.
- Rango de edad entre 1 y 10 años.
- Físicamente saludables (reportado por sus cuidadores).
- Socializados con humanos y con perros (reportado por sus cuidadores).

Criterios de exclusión

- Que el cuidador no acceda a firmar el consentimiento informado.
- Que el participante manifieste aversión al procedimiento experimental.

Criterios de eliminación

- Hallazgo mediante resonancia magnética de anomalías anatómicas.

El cuidador principal de cada participante dio su consentimiento informado. Todos los procedimientos cumplieron los criterios de ética establecidos por la Asociación para el Estudio de la Conducta Animal (ASAB por sus siglas en inglés) y el proyecto fue aprobado por el Comité de Bioética del Instituto de Neurobiología.

Entrenamiento

Antes de las sesiones de adquisición de imágenes funcionales todos los participante completaron un entrenamiento para permanecer quietos dentro del resonador magnético por al menos 5 minutos. Para ayudarlos a mantenerse quietos y ajustar las antenas, construimos una base de madera donde debían poner su barbilla (Figura 6).

Después de que los cuidadores de los perros aceptaban participar en el estudio, iniciamos una relación social con cada perro para que ganar su confianza. Todas las sesiones ocurrieron bajo los mismos criterios: al inicio de cada sesión los perros se habituaban a la situación y los nuevos elementos; cada sesión duraba máximo quince minutos -si había más de una sesión por día, las sesiones se separaban por periodos de descanso y juego-; los participantes podían abandonar la sesión en cualquier momento y siempre estuvieron despiertos y sin inmovilizar. Durante el entrenamiento usamos moldeamiento, reforzamiento positivo y aprendizaje social. Las sesiones de entrenamiento

ocurrieron en promedio una vez a la semana, dependiendo de la disponibilidad de las familias.

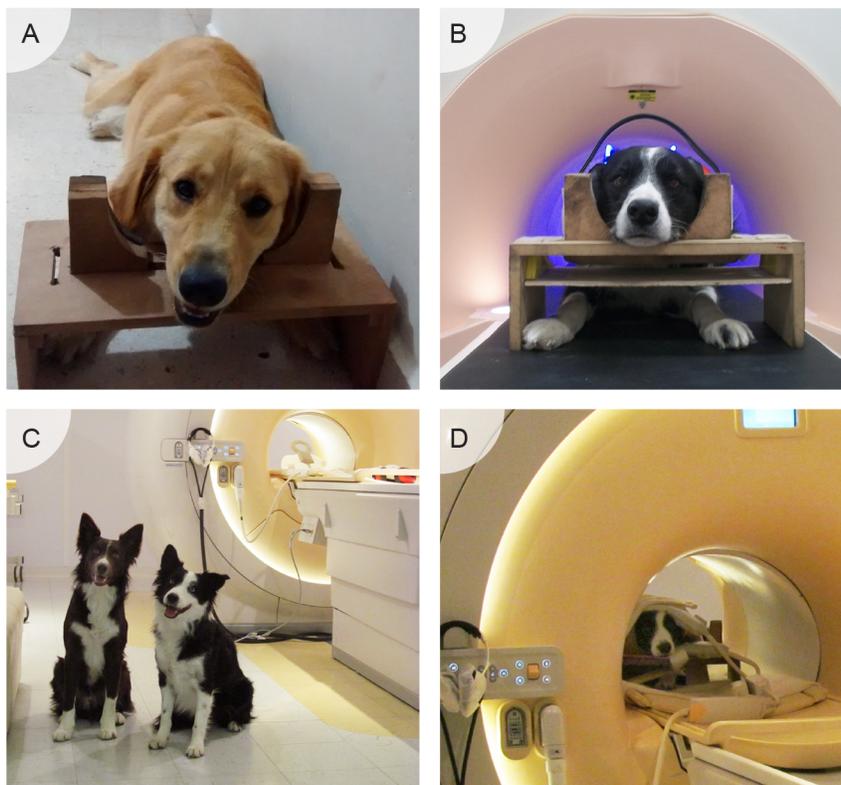


Figura 6. Fases del entrenamiento de los perros. **A.** Primera fase, mantener la posición de esfinge sin moverse por cinco minutos. Esta fase se realizó en la casa de los participantes. **B.** Los perros mantuvieron la misma posición dentro de una réplica de resonador. A partir de esta fase, usaban protección contra el ruido. **C.** Posteriormente, los participantes se habituaron al resonador. **D.** Finalmente, los perros mantenían la posición de esfinge dentro del resonador mientras se adquirían imágenes funcionales de su cerebro.

Las primeras sesiones ocurrieron en las casas de los participantes. Por aproximaciones sucesivas se moldeó la conducta de permanecer en posición de esfinge y descansar su barbilla en la base (Figura 6A). Esta fase concluía cuando el perro era capaz de mantener la posición de esfinge por cinco minutos. La siguiente fase del entrenamiento se llevó a cabo en un réplica de resonador, reproduciendo sonidos similares a los producidos en un equipo real, para completar esta fase el perro debía mantener la misma posición dentro de la réplica del resonador, a partir de esta fase, el perro usaba protección contra el ruido (Figura 6B). Posteriormente, los perros se habituaban al resonador (Figura 6C). Finalmente, los perros permanecían quietos dentro del resonador, con la protección contra

el ruido y las antenas colocadas, mientras se adquirían imágenes funcionales de su cerebro los perros observaban imágenes (Figura 6D). Como recompensa se utilizó comida, juego y felicitaciones, dependiendo de la sesión y del participante.

Diseño experimental

Como estímulos se utilizaron fotografías de rostros humanos de ambos géneros, vistos de frente con expresión neutral. Para el paradigma visual se utilizaron en total cien imágenes a color, 50 de rostros humanos de la base de datos AR Face (136) y 50 de objetos cotidianos. Todas las imágenes fueron editadas para tener las condiciones similares de brillo y contraste.

El paradigma visual tenía dos tipos de bloques: rostros y objetos (Figura 7). Cada bloque consistió en cuatro imágenes diferentes consecutivas, la duración de cada bloque fue de 7 s. Después de cada bloque y al inicio del paradigma, se presentó una pantalla en blanco por 12.25 s como línea base. El paradigma visual, duraba en total 190 s., estaba conformado por 5 bloques de cada tipo. El orden de los bloques fue pseudoaleatorio: nunca se presentaban más de dos bloques consecutivos del mismo tipo. El paradigma visual se programó en PsychoPy2 (137) y se proyectó desde fuera del cuarto del resonador hacia una pantalla frente a los participantes a 1.5 m de distancia, durante la presentación del paradigma las luces estaban apagadas. Las imágenes proyectadas medían 15 cm x 20 cm. Durante toda la sesión experimental, un investigador permanecía dentro del cuarto del resonador, pero fuera de la vista del participante. En total, cada perro participó hasta completar cinco sesiones, por día se adquirieron entre 1 y 3 sesiones dependiendo de cada participante.

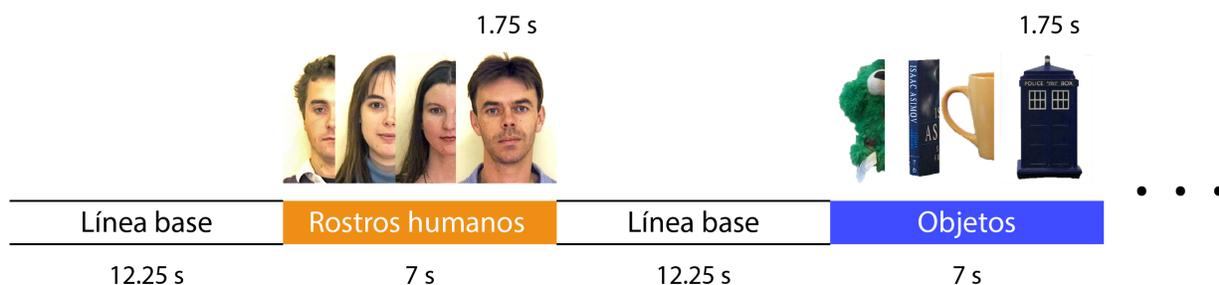


Figura 7. Paradigma visual, Experimento 1. Se presentaron 5 bloques de rostros humanos y 5 bloques de objetos, entre cada bloque se presentaba una pantalla blanca por 12.25 s. La duración total fue de 190 s.

Adquisición de datos

Todas las sesiones experimentales se llevaron a cabo en el Laboratorio Nacional Enfocado en Imagenología por Resonancia Magnética de la UNAM. Utilizamos un resonador magnético Philips Achieva TX de 3 T y una antena SENSE Flex Small que consiste en dos elementos circulares (11 cm. de diámetro), uno iba colocado sobre la cabeza del perro y el otro debajo de su barbilla.

Las imágenes BOLD abarcaban todo el cerebro de los perros en 28 rebanadas; fueron imágenes con contraste T2* y un eco de gradiente en una secuencia ecoplanar (EPI), TR = 1750 ms, TE = 30 ms, campo de visión (FOV por sus siglas en inglés) = 224 × 240 mm²; matriz de adquisición de 112 × 120 y una resolución espacial de 2 × 2 × 3 mm³. Cada sesión experimental estuvo conformada por 110 volúmenes. Además, se adquirió una imagen estructural de alta resolución con volúmenes 3D de cada participante para el registro anatómico, con contraste T1 secuencia turbo spin eco, 75 rebanadas que cubrían todo el cerebro de los perros con una resolución espacial de 1 × 1 × 1 mm³.

Análisis de imágenes

El cerebro fue aislado en las imágenes mediante segmentación manual. Todas las imágenes funcionales fueron analizadas con FEAT (fMRI Expert Analysis Tool, versión 5.98). El preprocesamiento incluyó corrección temporal y de movimiento, suavizado espacial (FWHM = 7 mm). La corrección de movimiento se realizó para cada imagen funcional, descartamos las sesiones con un movimiento de traslación mayor a 3 mm o con una rotación de cabeza mayor a 1° (132).

Utilizamos el modelo lineal general para el análisis estadístico de los cambios hemodinámicos relacionados a los bloques de estimulación. Para el análisis estadístico se construyó un diseño con dos regresores como variables explicativas: rostros y objetos. Los bloques de estimulación fueron convolucionados a la función de la respuesta hemodinámica canónica modelada como una función Gamma. Primero, se analizó cada sesión individualmente en un primer nivel. Las imágenes funcionales fueron espacialmente normalizadas al Atlas digital del cerebro del perro (Atlas de Datta) (138). Después, se analizaron con efectos fijos las cinco sesiones de cada participante. Finalmente, se realizó un análisis a nivel grupal con efectos aleatorios con los siete participantes.

Para describir los correlatos cerebrales de la percepción de rostros, se analizó el contraste de rostros vs. objetos en todo el cerebro. Los mapas paramétricos resultantes fueron umbralizados de acuerdo a la Teoría de Campos Aleatorios (corrección por clúster) para minimizar los errores estadísticos tipo I, introducidos por las comparaciones múltiples (139): $z > 2.2$ y $p_{\text{clúster}} < 0.05$. Todas las coordenadas fueron reportadas de acuerdo al Atlas de Datta (138). Además, para explorar el cambio de señal BOLD creamos esferas de 5 mm de radio con su centro en el vóxel de mayor valor z dentro del contraste. Para la identificación de las regiones cerebrales utilizamos el Atlas del Cerebro del Beagle (140) y el Atlas de Datta (138).

Experimento 2: Rostros de perros

El objetivo de este experimento fue describir la actividad cerebral relacionada a la percepción de rostros de perros.

Participantes y Adquisición de datos

Participaron los mismos perros y utilizamos los criterios descritos en el Experimento 1.

Diseño experimental

La única diferencia con respecto al Experimento 1, fue que para los bloques del paradigma visual se utilizaron 25 fotografías de objetos (todos mostrados en el Experimento 1) y 25 fotografías de rostros de perros con expresión neutral (Figura 8). Las fotos se obtuvieron de perros de la comunidad de diferentes edades y razas, todos desconocidos para los participantes.



Figura 8. Paradigma visual, Experimento 2. Se presentaron 5 bloques de rostros de perros y 5 bloques de objetos, entre cada bloque se presentaba una pantalla blanca por 12.25 s. La duración total fue de 190 s.

Análisis de Imágenes

Los mapas paramétricos fueron umbralizados con $z > 1.7$ y $p_{\text{clúster}} < 0.05$. Además, se realizó un análisis de conjunción para identificar las regiones cerebrales que comparten el procesamiento de la percepción de: 1) todas las categorías presentadas (i.e. objetos, rostros de perros y rostros de humanos) y, 2) rostros de perros y rostros de humanos. Es decir, buscamos regiones cerebrales que fueran modulados por más de una categoría para inferir la similitud en el procesamiento de diferentes categorías.

Experimento 3: Rostros humanos felices

El objetivo del Experimento 3 fue describir los correlatos cerebrales de la percepción de rostros humanos felices.

Participantes

Además de los participantes del Experimento 1, participó una border collie de 36 meses de edad, esterilizada. Fue entrenada con el mismo procedimiento descrito en el Experimento 1.

Diseño experimental

La diferencia del paradigma visual con respecto al Experimento 1, fue el tipo de bloques. Los dos tipos de bloques fueron: rostros humanos felices y neutrales (Figura 9). Las imágenes fueron seleccionadas de la base de datos AR Face (136). El género de los rostros presentados en el paradigma fue el mismo del cuidador principal de cada perro: cuatro perros (un macho y tres hembras) observaron rostros de mujeres y los otros cuatro perros observaron rostros de hombres. Decidimos presentar solamente un género a cada participante porque un estudio encontró que los perros muestran una mejor generalización de un aprendizaje de discriminación de rostros felices a rostros desconocidos de personas del mismo género al de su cuidador principal (32).

Adquisición de datos y Análisis de imágenes

Empleamos los mismos criterios que los descritos en el Experimento 1. Los mapas paramétricos grupales fueron corregidos por clúster y umbralizados con una $z > 2.3$ y $p_{\text{clúster}} < 0.05$.

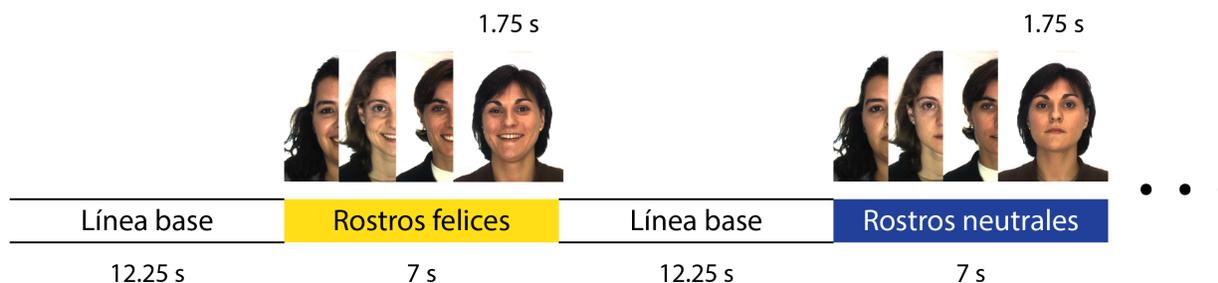


Figura 9. Paradigma visual, Experimento 3. Se presentaron 5 bloques de rostros felices y 5 bloques de rostros neutrales, entre cada bloque se presentaba una pantalla blanca por 12.25 s. La duración total fue de 190 s.

Experimento 4: Rostros humanos emocionales

El Experimento 4 tuvo dos objetivos. El primero fue probar si las regiones cerebrales encontradas en el Experimento 3 procesan rostros felices o rostros emocionales en general. Para esto, se probó si éstas regiones eran capaces de discriminar entre emociones o no. Es decir, si estas regiones procesan las emociones en general, serían capaces de discriminar entre cualquier par de emociones (*e.g.*, enojo vs. tristeza); por el contrario, si procesan específicamente la felicidad expresada en rostros, sólo será posible discriminar entre la felicidad y otras emociones.

El segundo objetivo fue describir si los perros tienen patrones cerebrales específicos para cuatro emociones humanas básicas: felicidad, tristeza, enojo y miedo. Elegimos usar sólo estas cuatro emociones básicas, porque incluso para los humanos es difícil discriminar entre miedo y sorpresa y entre enojo y asco (141).

Participantes

Participaron cuatro perros border collies (1 hembra y tres machos, todos esterilizados). Todos participaron en los experimentos previos.

Diseño experimental

Los estímulos fueron rostros humanos que expresaban: felicidad, tristeza, enojo y miedo. Todos los estímulos fueron seleccionados de la base de datos Karolinska Directed Emotional Faces (142). El paradigma tuvo un diseño de bloques, cada bloque fue

presentado por 7 s y estaba compuesto por cuatro imágenes consecutivas de cada emoción, había un intervalo entre bloques de 12.25 s (Figura 10). Había cuatro tipos de bloques (uno por emoción), cada uno se presentó dos veces por sesión en un orden pseudoaleatorio. Cada sesión duraba 166.25 s. En total, cada perro observó diez sesiones (cinco con rostros femeninos y cinco con rostros masculinos). El resto de los parámetros fueron idénticos a los descritos en el Experimento 1.

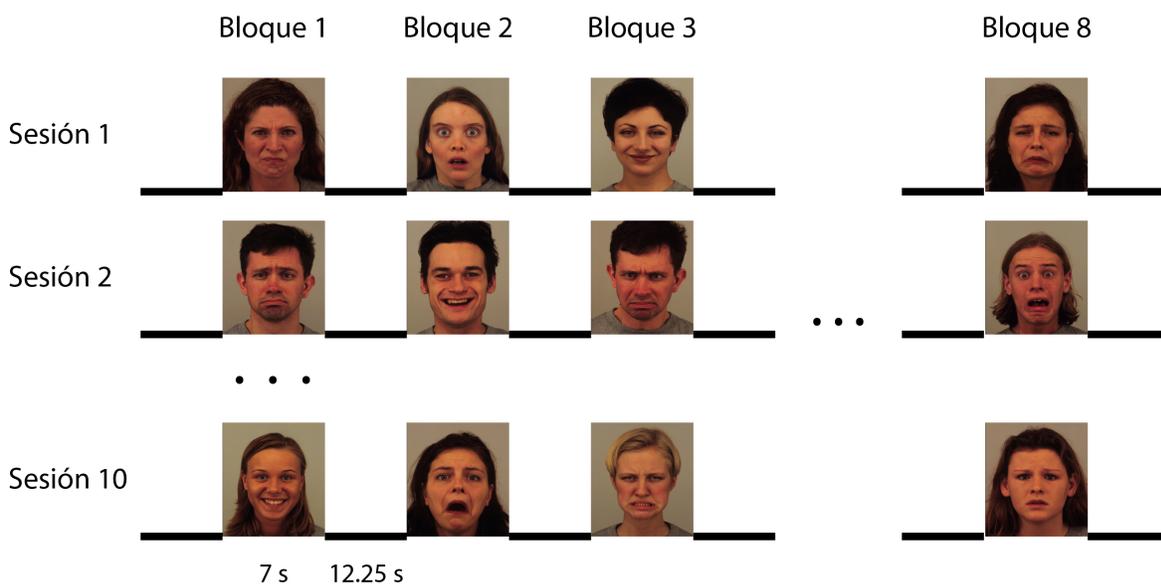


Figura 10. Paradigma visual, Experimento 4. Se presentaron bloques con cuatro tipos de emociones: felicidad, tristeza, enojo y miedo. Cada bloque se presentó dos veces. La duración total fue de 166.25 s.

Adquisición de datos

Cada sesión de imágenes funcionales estaba formado por 95 volúmenes. En total se adquirieron 10 sesiones por participante, por día se adquirirían un máximo de dos sesiones. El resto de los parámetros fue idéntico a los descritos en el Experimento 1.

Análisis de imágenes

Para el análisis de patrones multivariado (MVPA por sus siglas en inglés) la corrección de movimiento tomó como referencia para todas las sesiones, el primer volumen de la primera sesión de cada participante. Las imágenes no fueron suavizadas, ni filtradas. Utilizamos el software PyMVPA (143) con un algoritmo de clasificación “máquina de vectores de soporte

lineal” (LSVM, por sus siglas en inglés). A cada sesión se le aplicó una corrección temporal lineal. Los valores de la señal BOLD de cada sesión se convirtieron a puntaje Z, utilizando los volúmenes de línea base como referencia, y se desplazaron temporalmente 6 s para ajustarse a la respuesta hemodinámica. Los volúmenes correspondientes a cada tipo de bloque fueron promediados. Utilizamos un procedimiento de validación cruzada. En el cual, el clasificador LSVM fue entrenado con nueve sesiones y probado en una sesión; este procedimiento se repitió hasta que cada sesión fue utilizada en una sola ocasión como prueba. El clasificador utilizó cuatro categorías (por ser cuatro emociones), en las pruebas las clasificaciones se consideraban correctas o incorrectas.

Para obtener la distribución de la clasificación de nuestros datos bajo condiciones aleatorias, realizamos una prueba de permutación en la que las etiquetas de las emociones fueron cambiadas; se realizaron un total de 10,000 repeticiones por cada perro.

El análisis de similitud de representación (RSA, por sus siglas en inglés) representa cada emoción como un vector en un espacio hiperdimensional en el que cada vóxel representa una dimensión. Posteriormente se calcula la distancia euclidiana entre los vectores, lo que indica qué tan similares son dos emociones en su representación cerebral (144).

Finalmente, también se realizó un análisis de modelo lineal general similar al descrito en el Experimento 1. Aquí, cada emoción (i.e. felicidad, tristeza, enojo y miedo) fue usada como un regresor. Los mapas paramétricos grupales fueron corregidos por clúster y umbralizados con una $z > 2.3$ y $p_{\text{clúster}} < 0.05$.

Resultados

Experimento 1: Rostros humanos

Con el objetivo de describir los correlatos cerebrales de la percepción de rostros humanos, se realizó el contraste rostros > objetos. Los resultados mostraron dos clústeres: el primero tuvo su vóxel con mayor z en la corteza temporal izquierda y se extiende hasta la corteza frontal, el caudado y el tálamo; el segundo tuvo su vóxel con mayor z en la corteza frontal derecha y se extiende hasta la corteza temporal derecha (Figura 11). En la Tabla 1, se muestran las coordenadas de las máximas locales de cada clúster. Los resultados mostraron que la corteza temporal participa en el procesamiento de rostros a nivel grupal.

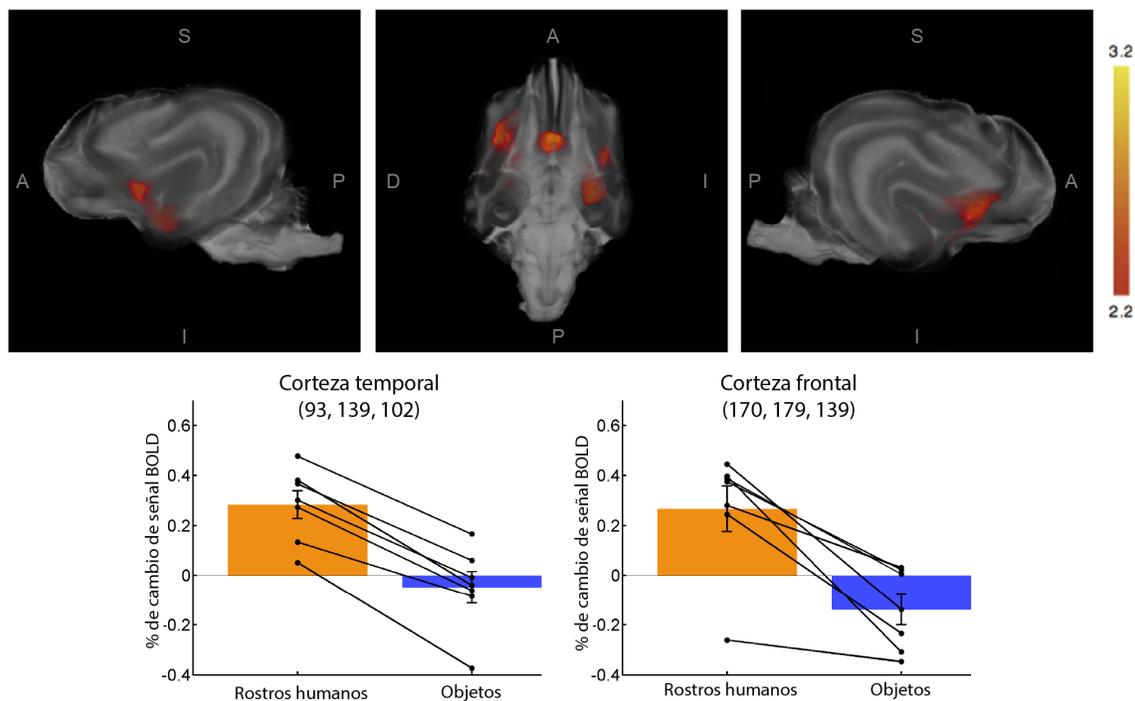


Figura 11. Rostros humanos > objetos (n = 7). La actividad cerebral es mostrada sobrepuesta al Atlas de Datta. Se muestra una vista lateral derecha, basal y lateral izquierda. Se encontraron dos clústeres de actividad cerebral que incluyen a la corteza temporal, frontal, tálamo y caudado. Se obtuvo la señal BOLD en una esfera de 5mm de radio alrededor del vóxel de mayor z en cada clúster. El porcentaje de cambio de la señal BOLD con respecto a la línea base se muestra en las gráficas inferiores. Las líneas de las gráficas muestran los resultados de cada participante. Las líneas verticales representan el error estándar. S = Superior, I = Inferior, A = Anterior, P = Posterior, D = Derecha, I = Izquierda.

Tabla 1

Máximas locales del contraste Rostros humanos > Objetos

Clúster	Valor de z	x	y	z
Temporal	2.96	93	139	102
	2.8	127	186	112
	2.76	132	184	112
	2.75	135	182	111
	2.74	132	181	111
	2.73	118	133	135
	Frontal	2.87	170	179
2.87		170	182	140
2.83		172	173	139
2.81		169	172	134
2.81		168	172	131
2.75		158	162	136

Las coordenadas (en mm) y la localización son de acuerdo al Atlas de Datta (138).

El siguiente paso, fue explorar la respuesta BOLD hacia los rostros a nivel individual. En cada participante, se encontró una mayor respuesta hacia los rostros en comparación a los objetos en la esfera alrededor del vóxel de mayor z en la corteza temporal izquierda (líneas las gráficas de la Figura 11). Para explorar la variabilidad en la localización de las regiones cerebrales más sensibles a los rostros, dentro de ambos giros Silvianos se buscó en esferas de 5 mm de radio la región más sensible a los rostros en cada participante. Encontramos que la localización de la región más sensible a los rostros varía entre participantes, aunque funcionalmente en todos los participantes encontramos una mayor respuesta hacia los rostros en comparación a los objetos (Figura 12). La Tabla 2 muestra la localización de las esferas de cada participante. Nuestros resultados muestran que también a nivel individual, la corteza temporal está relacionada al procesamiento de rostros en perros.

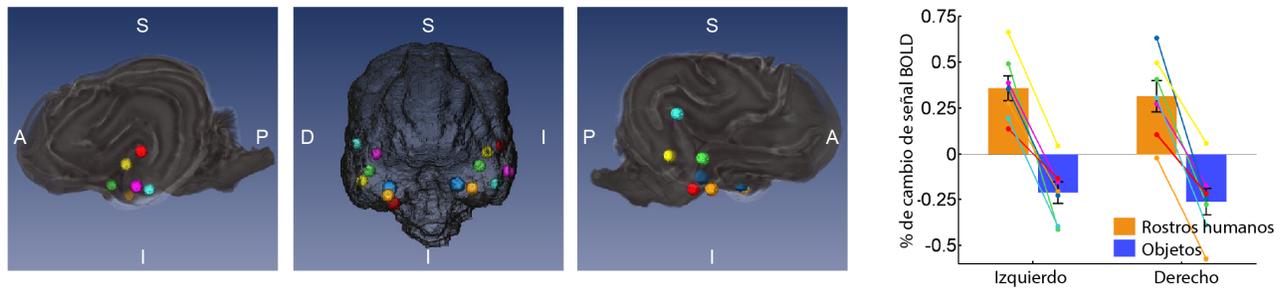


Figura 12. Localización de la región más sensible a rostros dentro de la corteza temporal en cada participante. Vistas lateral izquierda, frontal y lateral derecha. La gráfica muestra el cambio de señal BOLD grupal (barras) e individual (líneas) en ambos hemisferios, cada color representa a un participante. Las líneas verticales representan el error estándar.

Tabla 2

Localización del centro de las esferas individuales en el giro Silviano

Participante	Hemisferio izquierdo				Hemisferio derecho			
	Valor de z	x	y	z	Valor de z	x	y	z
Hera	3.3	89	154	111	2.6	182	152	108
Kora	3.8	63	130	113	3.5	182	112	136
Kun-kun	2.6	108	146	97	3.9	165	143	95
Morante	3.1	81	135	129	3.8	192	127	106
Morris	3.4	95	142	95	3.2	165	154	86
Odín	2.5	67	118	141	2.6	162	134	84
Zilla	3.3	73	121	104	3.4	198	131	139

Las coordenadas (en mm) son de acuerdo al Atlas de Datta (138).

Finalmente, exploramos la señal BOLD a través del tiempo. Para ello, extrajimos la señal BOLD de la esfera de 5 mm alrededor del vóxel de mayor valor z del contraste rostros > objetos a nivel grupal, ubicado en la corteza temporal. Se promediaron todos los bloques de todos los participantes en cada volumen, antes, durante y después de los bloques de estimulación. La Figura 13 muestra la gráfica periestímulo, se observan diferencias significativas en el porcentaje de cambio de señal BOLD hacia rostros y objetos en la corteza temporal desde los 3.5 s de estimulación, este patrón se mantiene por 7 s. En la

corteza temporal, los rostros se relacionan a un mayor cambio en el porcentaje de la señal BOLD, mientras que los objetos muestran un patrón opuesto.

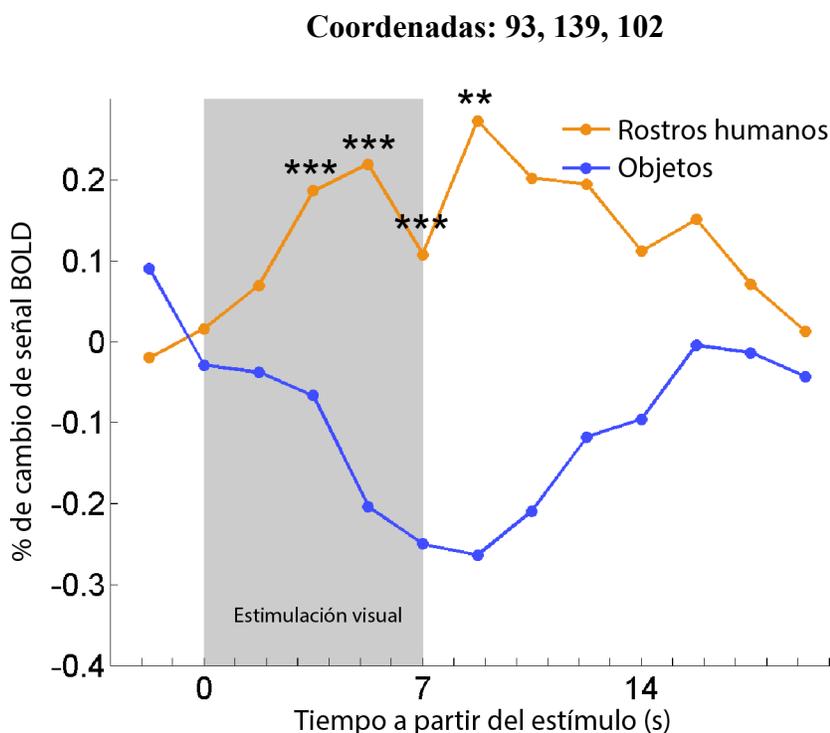


Figura 13. Respuesta temporal de la señal BOLD para rostros y objetos en la corteza temporal. Se muestra el promedio de todos los bloques de todos los participantes. El cuadro gris representa el tiempo de estimulación. * < 0.05, ** < 0.01, *** < 0.001.

Experimento 2: Rostros de perros

El Experimento 1 mostró que la corteza temporal, la corteza frontal y el caudado participan en el procesamiento de rostros humanos. Sin embargo, no es posible determinar si la actividad cerebral encontrada en el Experimento 1 está relacionada únicamente con rostros humanos o con rostros en general. El primer objetivo del Experimento 2 fue describir la actividad cerebral relacionada a la percepción de rostros de perros. El segundo objetivo fue comparar los correlatos cerebrales entre la percepción de rostros de humanos y de perros, para explorar las similitudes y diferencias en la percepción de rostros de ambas especies.

En el contraste rostros de perros > objetos, encontramos que las regiones cerebrales relacionada al procesamiento de rostros de perros son las cortezas occipital, temporal (giro

Silviano, giro Suprasiliviano medial y posterior, giro Ectosilviano medial y posterior, giro Lingual y giro Sigmoides posterior) y el cerebelo. Toda la actividad cerebral la encontramos en el hemisferio izquierdo. Aunque la corteza temporal participa en el procesamiento de rostros de perros, el vóxel con mayor z está localizado en la corteza occipital (Figura 14).

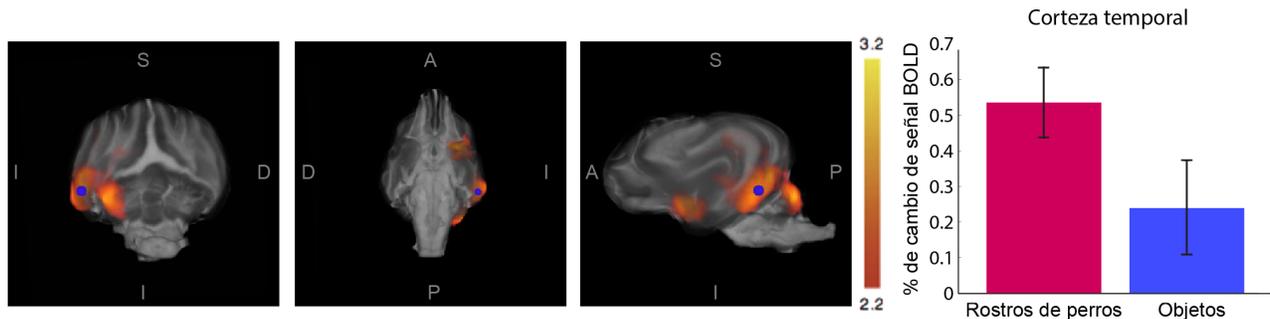


Figura 14. Rostros de perros > objetos (n = 7). Vistas posterior, ventral y lateral izquierda, se encontró actividad en regiones temporales, occipitales y el cerebelo. La gráfica muestra el porcentaje de cambio de la señal BOLD en una esfera de 5 mm de radio alrededor del vóxel con la mayor z (esfera azul en los cortes). Las líneas verticales representan el error estándar.

Para describir las similitudes en la actividad cerebral relacionada a la percepción de rostros de ambas especies, realizamos análisis de conjunción. El primero fue para conocer las regiones involucradas en el procesamiento de rostros de ambas especies; el análisis de conjunción mostró que los resultados de los contrastes Rostros de humanos > objetos y Rostros de perros > objetos comparten solamente la actividad de la corteza temporal izquierda (paneles superiores de Figura 15). Exploramos el porcentaje de cambio en la señal BOLD en un esfera de 5 mm de radio alrededor del vóxel de mayor z (ubicado en la corteza temporal), para los rostros de humanos, rostros de perros y objetos. En esta esfera se encontraron diferencias significativas entre rostros de perros y objetos ($p = 0.015$), y entre rostros de humanos y objetos ($p = 0.009$); no hubieron diferencias significativas entre los rostros de humanos y de perros ($p = 0.625$). Estos resultados sugieren que la corteza temporal participa en la percepción de rostros de ambas especies, pero no en la percepción de objetos. El siguiente análisis de conjunción tuvo el objetivo de describir las similitudes en la percepción todos los estímulos visuales (paneles inferiores de Figura 15). El resultado mostró que la corteza occipital es la única región que comparte la percepción de rostros de humanos, rostros de perros y objetos. No encontramos

diferencias significativas en el porcentaje de cambio de la señal BOLD en una esfera de 5 mm alrededor del vóxel con la mayor z (localizado en la corteza occipital) entre las categorías de estímulo (rostros de humanos vs. objetos, $p = 0.0739$; rostros de perros vs. objetos, $p = 0.0725$; rostros de humanos vs. rostros de perros, $p = 0.925$). Estos resultados sugieren que la corteza occipital de los perros participa en el procesamiento inicial de la percepción de estímulos visuales.

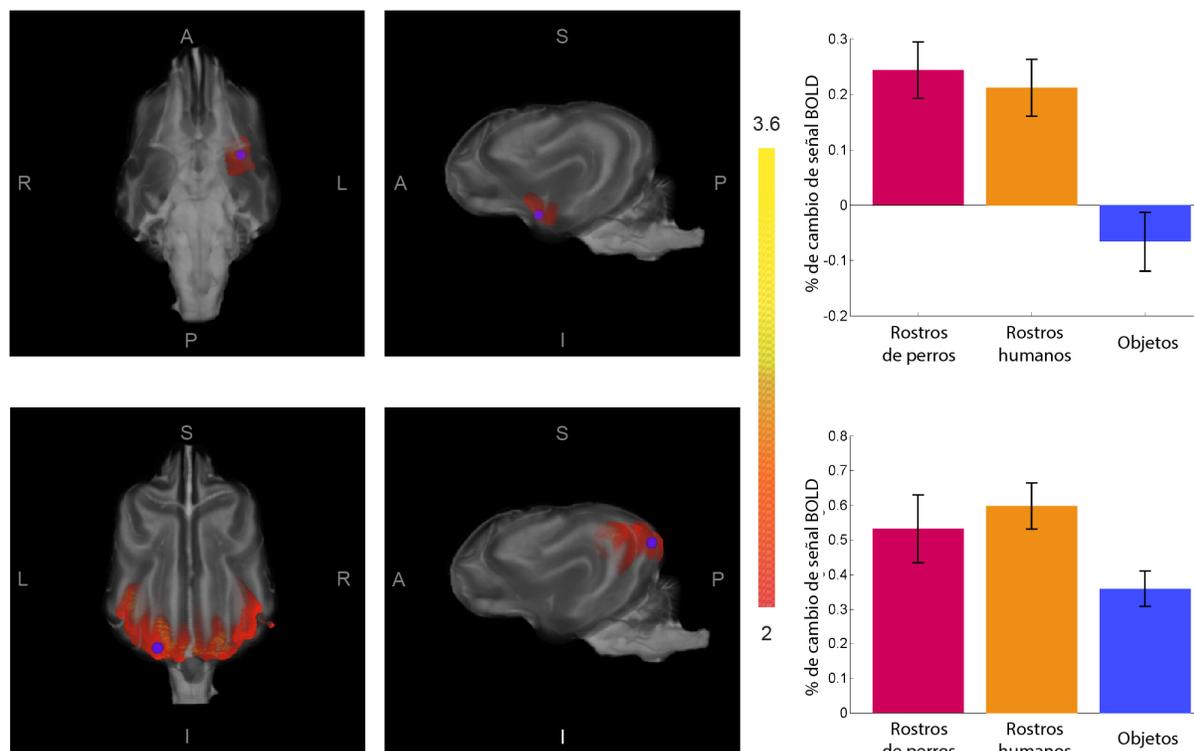


Figura 15. Análisis de conjunción para rostros y objetos (n = 7). Los paneles superiores muestran una vista inferior y lateral izquierda del análisis de conjunción; la actividad compartida para el procesamiento de rostros -de humano y de perros- está localizada en la corteza temporal izquierda. Los paneles inferiores muestran una vista superior y lateral derecha del análisis de conjunción; la actividad compartida para el procesamiento de todas las categorías visuales se encuentra en la corteza occipital. Las gráficas de la derecha muestra el porcentaje de cambio de la señal BOLD en una esfera de 5 mm de radio alrededor del vóxel con la mayor z. Las líneas verticales representan el error estándar.

Finalmente, para explorar las diferencias en el procesamiento cerebral entre la percepción de rostros de humanos y rostros de perros realizamos un contraste entre los resultados de Rostros de humanos > objetos y Rostros de perros > objetos. La Figura 16

muestra un resumen de las similitudes y diferencias en el procesamiento cerebral de la percepción de objetos, rostros de perros y rostros de humanos. Encontramos un patrón posterior - anterior, donde la corteza occipital se relaciona con el procesamiento inicial de todos los estímulos visuales (i.e., objetos, rostros de perros y rostros de humanos), mientras que la corteza temporal participa en la percepción de los rostros de ambas especies, pero no en los objetos y finalmente, la corteza frontal y el caudado están relacionados solamente a la percepción de rostros humanos, pero no con los rostros de perros ni objetos. El contraste Rostros de perros > rostros de humanos no mostró diferencias significativas.

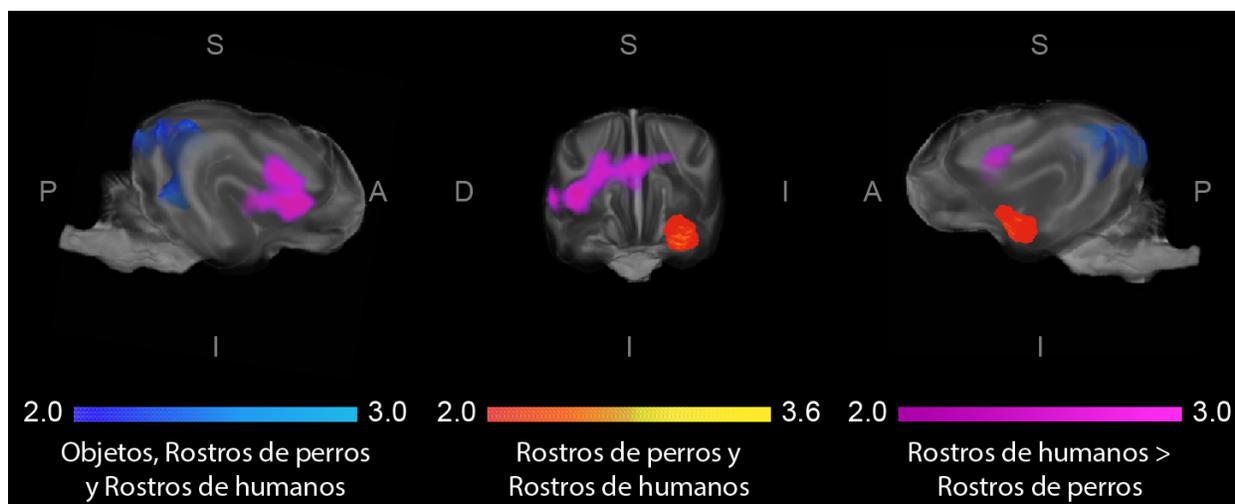


Figura 16. Actividad cerebral hacia objetos, rostros de perros y rostros de humanos (n = 7). Se muestra una vista lateral derecha, anterior y lateral izquierda. La escala de azules muestra la actividad cerebral compartida para todas las categorías, localizada en la corteza visual. La escala de rojos muestra la actividad cerebral compartida para el procesamiento de rostros, localizada en la corteza temporal izquierda. La escala de morados muestra que la actividad cerebral en la corteza frontal y el caudado, responde preferencialmente a los rostros de humanos en comparación a los rostros de perros y a los objetos.

Experimento 3: Rostros humanos felices

Los experimentos 3 y 4 evaluaron los correlatos cerebrales de la percepción de rostros humanos emocionales. Primero, describimos las regiones cerebrales relacionadas a la percepción de rostros, a través del contraste Rostros (felices y neutrales) > línea base (Figura 17). Los resultados mostraron que la corteza occipital bilateral y la corteza temporal izquierda están relacionadas a la percepción visual, el vóxel con mayor valor de z del

clúster está localizado en la corteza occipital izquierda (esfera azul en Figura 17). Posteriormente, para describir los correlatos cerebrales de la percepción de rostros felices realizamos el contraste Rostros felices > rostros neutrales. Los resultados mostraron un clúster, cuyo vóxel con mayor valor z está localizado en la corteza temporal superior (esfera morada en Figura 17). En el porcentaje de cambio en la señal BOLD hacia los rostros felices y neutrales puede observarse que la respuesta de la corteza occipital es similar para los rostros felices y neutrales, mientras que la respuesta de la corteza temporal es mayor para los rostros felices en comparación a los rostros neutrales. El clúster del contraste Rostros felices > Rostros neutrales, incluye a la corteza temporal y el caudado, ambos en el hemisferio derecho. Para conocer el porcentaje de cambio de la señal BOLD, creamos esferas de 5 mm de radio alrededor de los vóxeles de las tres máximas locales (Tabla 3). Además, creamos esferas contralaterales para explorar la actividad cerebral en el hemisferio izquierdo. No encontramos diferencias significativas en la actividad cerebral relacionada a los rostros felices entre hemisferios (prueba t pareada, $p < 0.05$). Estos resultados sugieren que la corteza temporal superior está involucrada en la percepción de rostros felices y que su procesamiento no está lateralizado.

Tabla 3.

Máximas locales del contraste Rostros felices > Rostros neutrales

Máxima local	Valor de z	x	y	Z	Localización
	2.85	184	126	135	Giro Silviano
	2.82	156	187	123	Proreus
	2.77	176	155	107	Giro recto

Las coordenadas (en mm) y la localización son de acuerdo al Atlas de Datta (138). Los colores corresponden a las esferas presentadas en la Figura 17.

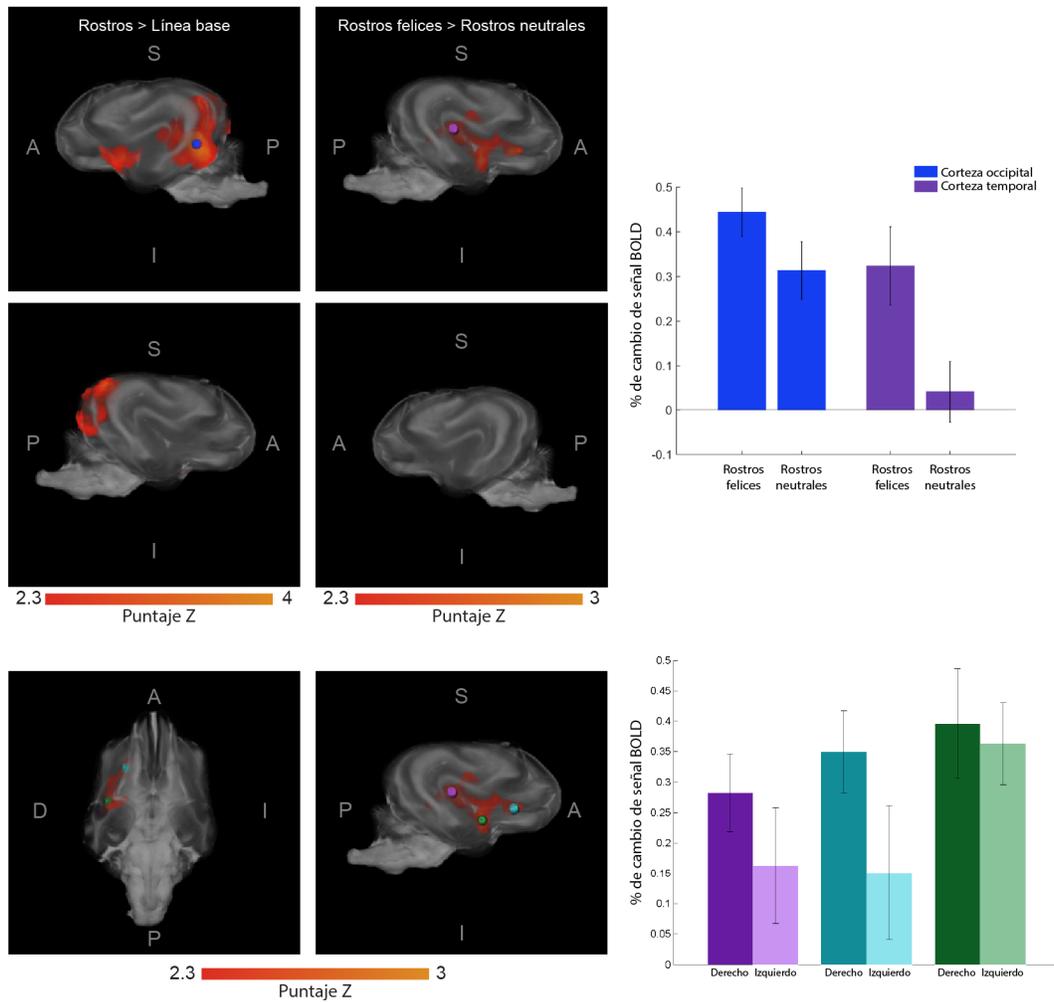


Figura 17. Diferencias en la respuesta cerebral hacia rostros felices y neutrales (n = 8). Los dos paneles superiores muestran vistas laterales del contraste rostros vs. línea base (paneles izquierdos) y rostros felices > rostros neutrales. El porcentaje de cambio en la señal BOLD alrededor del vóxel con mayor z de ambos contrastes se muestra en la gráfica superior. Los paneles inferiores muestran una vista inferior y lateral derecha con la ubicación de las tres máximas locales del contraste rostros felices > rostros neutrales. La gráfica inferior muestra el porcentaje de cambio en la señal BOLD en las máximas locales en ambos hemisferios. Las líneas verticales representan el error estándar.

Experimento 4: Rostros humanos emocionales

De acuerdo a evidencia conductual, los perros no sólo son capaces de percibir la felicidad, también pueden discriminar otras emociones básicas en rostros humanos. Sin embargo, es posible que diferentes emociones sean procesadas en regiones cerebrales compartidas, lo que dificulta su estudio con los modelos univariados clásicos (como el modelo lineal general). Una alternativa de análisis es MVPA, ya que permite que la

información relacionada a las representaciones neurales de patrones de actividad cerebral distribuidos sean decodificados. El objetivo del Experimento 4 fue decodificar la percepción de emociones a partir de la actividad cerebral de cuatro perros.

Experimento 4a

Los resultados del Experimento 3 mostraron áreas cerebrales relacionadas al procesamiento de rostros felices; sin embargo, debido al diseño experimental no es posible saber si esas regiones cerebrales procesan rostros felices o rostros emocionales en general. El objetivo del Experimento 4a, fue probar si los patrones cerebrales de las regiones cerebrales encontradas en el Experimento 3 son capaces de discriminar entre rostros con expresión feliz y de otras emociones con datos independientes obtenidos en el Experimento 4.

Para el análisis se utilizó como máscara el resultado del contraste Rostros felices > Rostros neutrales, del Experimento 3 (Figura 17). Los participantes observaron rostros con expresión de felicidad, tristeza, enojo y miedo; con MVPA utilizamos los patrones cerebrales para predecir la emoción que el participante observó de las cuatro posibles (Figura 18A). El clasificador LSVM predijo correctamente la emoción que los perros observaron (prueba binomial, $p < 0.05$). Posteriormente, realizamos un análisis más detallado para saber cuáles emociones tienen un patrón cerebral específico en el clúster del Experimento 3, para ello sólo analizamos cada par posible de emociones (Figura 18B). El clasificador LSVM solamente fue capaz de predecir correctamente (prueba binomial, $p < 0.05$) cuando se comparó la felicidad con otras emociones. En el Experimento 4a demostramos con datos independientes, que las áreas cerebrales encontradas en el Experimento 3 procesan la felicidad y no las emociones en general: porque a partir de los patrones cerebrales de estas regiones no es posible discriminar entre pares de emociones que no incluyen a la felicidad.

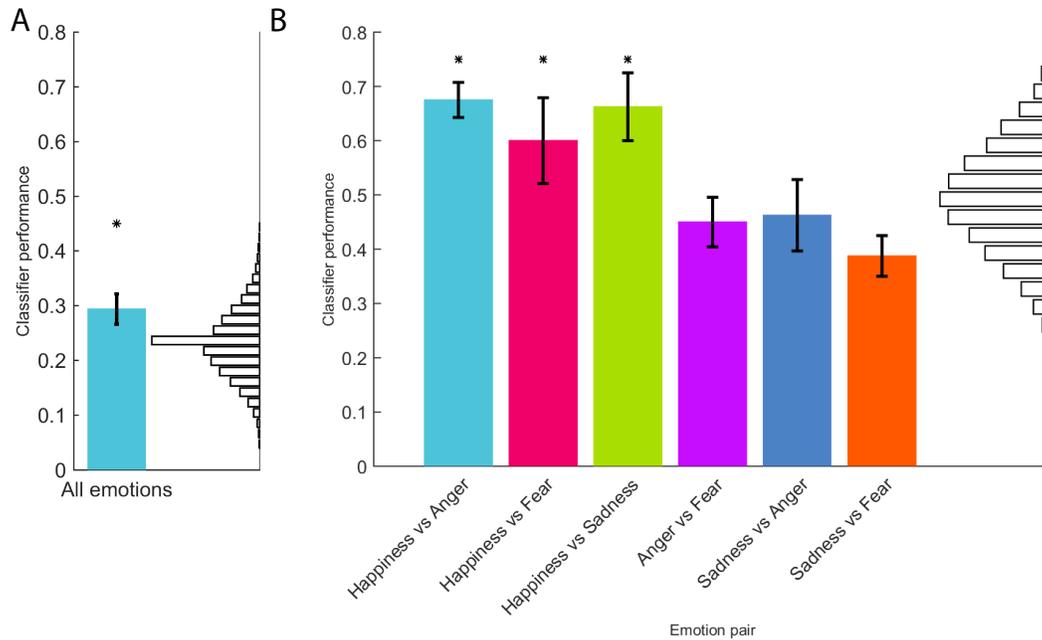


Figura 18. Discriminación de pares de emociones en la máscara del clúster Rostros felices > rostros neutrales (n = 4). Cada barra muestra el desempeño del clasificador LSVM al comparar todas las emociones (A) y al comparar entre cada par posible de emociones (B). A la derecha de cada gráfica se muestra la distribución de una clasificación aleatoria de los datos. Las líneas representan el error estándar. * = $p < 0.05$.

Experimento 4b

Con los resultados del Experimento 4a no podemos excluir que los perros sólo discriminen entre la valencia de las emociones. Es decir, que sólo discriminen entre valencia positiva (i.e., felicidad) y valencia negativa (i.e., tristeza, enojo y miedo). El objetivo del Experimento 4b fue determinar si a partir de los patrones cerebrales de los perros es posible discriminar entre cuatro emociones básicas (i.e., felicidad, tristeza, enojo y miedo).

Para explorar si las cuatro emociones presentadas tienen un patrón cerebral específico utilizamos los patrones cerebrales de cada hemisferio cerebral por separado y del todo cerebro para el análisis de MVPA con un clasificador LSVM. Al utilizar la información de todo el cerebro y las cuatro emociones, el clasificador predijo la emoción que se había presentado (prueba binomial, $p < 0.05$) tanto a nivel grupal (Figura 19A) como a nivel individual (Figura 19B). Aún así, con estos resultados no sabemos si las emociones negativas tienen patrones cerebrales específicos que permitan discriminarlas. Por ello, a nivel grupal probamos cada par posible de emociones, encontramos que el clasificador pudo discriminar entre cada par de emociones; incluso entre emociones negativas (Figura

19C). Este resultado sugiere que los perros no solamente procesan la valencia de las emociones, porque a nivel cerebral pueden discriminar entre emociones con la misma valencia (e. g., tristeza y enojo). Para conocer la similitud entre los patrones cerebrales de cada emoción, realizamos un análisis de RSA (Figura 19D), el resultado está representado en forma de dendrograma en la Figura 19E. De acuerdo a este análisis, las emociones más similares fueron la tristeza y el enojo, ambas son cercanas a la felicidad y finalmente, el miedo fue la emoción más diferente de las cuatro.

Finalmente, exploramos la localización anatómica de los patrones cerebrales para las emociones. Ningún lóbulo cerebral contuvo la información suficiente para realizar predicciones por arriba del azar en todos los perros a nivel individual. Los mejores vóxeles de cada participante mostraron un patrón distribuido (Figuras 20A y 21). El clasificador mejoró su desempeño cuando usamos información de alrededor de 50 vóxeles de ambos hemisferios (Figura 20B). Esto sugiere que los perros representan las emociones humanas, al menos las expresadas en rostros, en redes cerebrales distribuidas a través del cerebro (Figura 21). Con el modelo lineal general utilizando cada emoción como regresor, ninguno de los contrastes entre emociones mostró diferencias significativas.

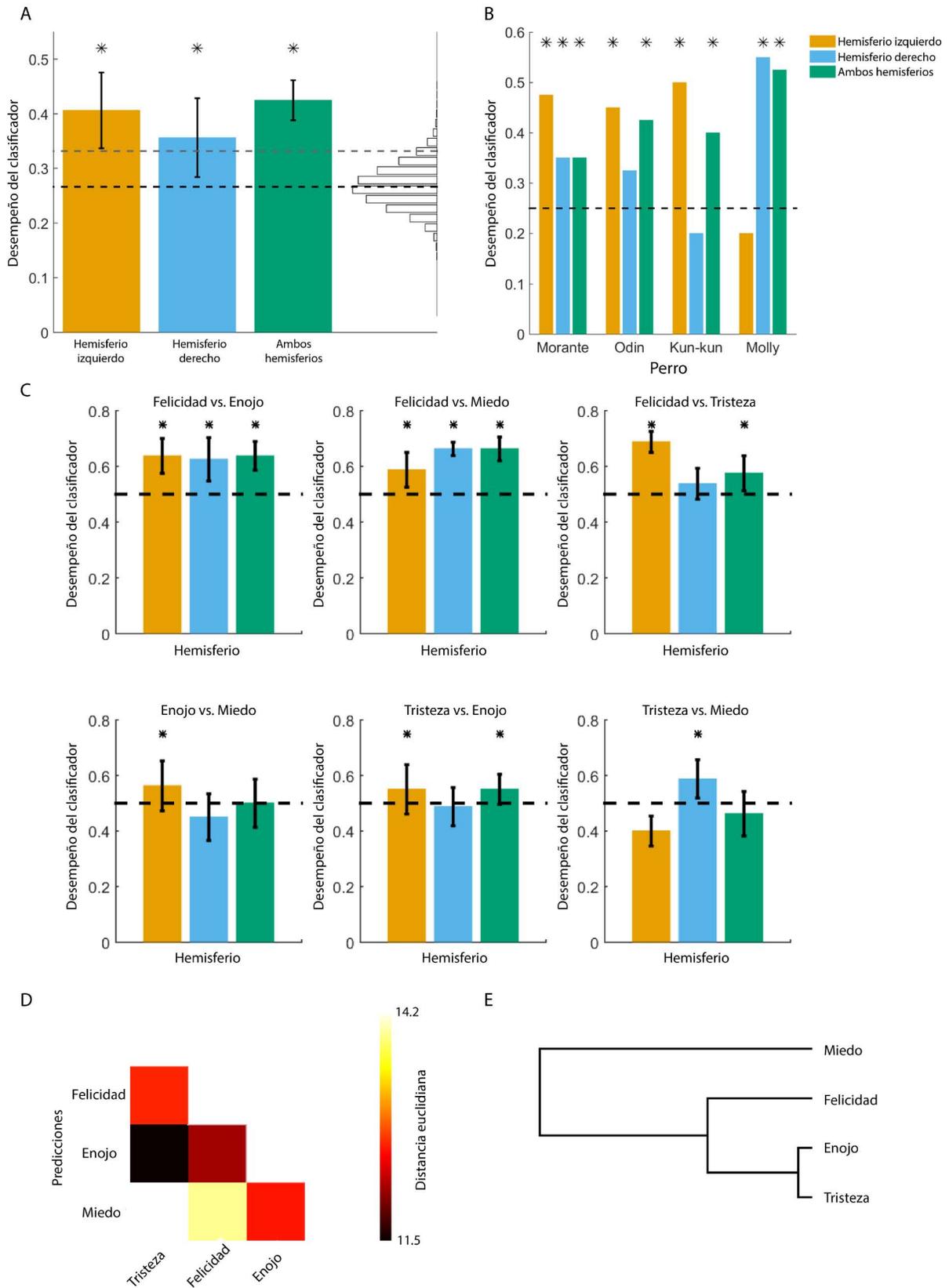


Figura 19. Clasificación de patrones cerebrales en perros para rostros emocionales (n = 4). Para decodificar los patrones cerebrales utilizamos MVPA. **A - C.** Desempeño del clasificador. Las líneas punteadas representan el desempeño esperado por azar; los asteriscos representan una predicción significativa (prueba binomial, $p < 0.05$). **A.** Predicciones grupales. A la derecha se muestra la distribución de una clasificación aleatoria, las clasificaciones arriba de la línea gris equivalen a $p < 0.05$. **B.** Predicciones individuales. **C.** Predicciones para cada par posible de emociones. **D.** Análisis de RSA. **E.** Dendrograma del análisis de RSA.

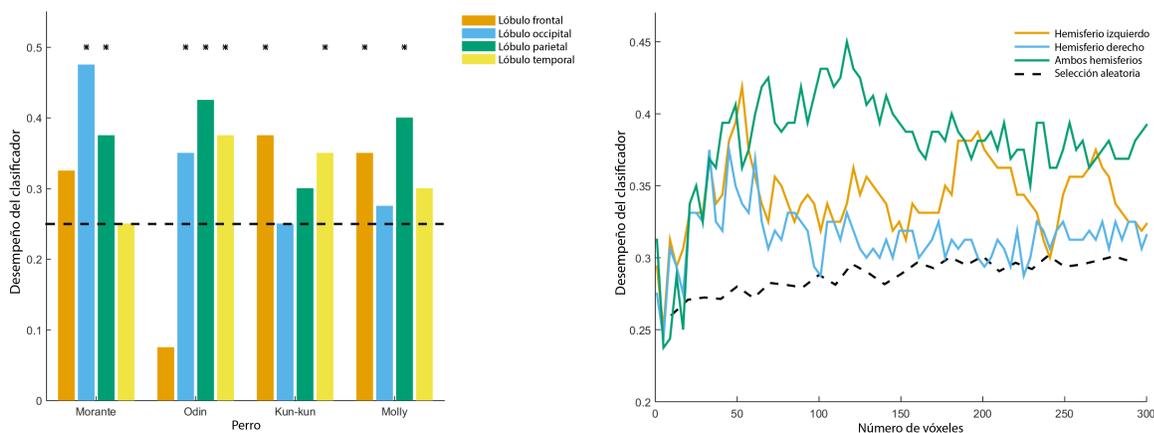


Figura 20. Los patrones cerebrales que representan a las emociones están distribuidos en el cerebro del perro. **A.** Desempeño del clasificador por lóbulo para las cuatro emociones, por participante. La línea punteada representa el desempeño esperado al azar. **B.** La clasificación se realizó con diferente número de vóxeles. La línea punteada representa la clasificación realizada al seleccionar vóxeles aleatorios. * = Prueba binomial, $p < 0.05$.

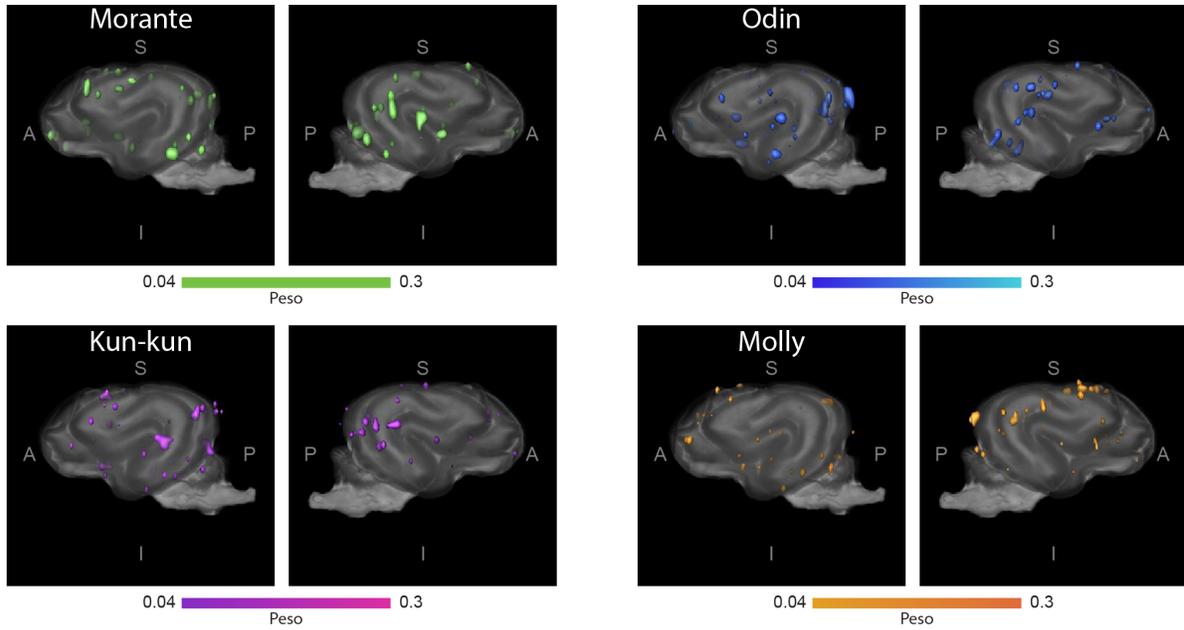


Figura 21. Redes cerebrales distribuidas para decodificar las emociones en perros. Presenta los vóxeles utilizados para la clasificación en cada participante. Los gradientes de color indican el peso asignado a cada vóxel por el clasificador LSVM. Los resultados se muestran en el Atlas de Datta (138).

Discusión

El objetivo principal de este proyecto fue describir los correlatos cerebrales del procesamiento de rostros humanos en el cerebro del perro. Para esto, comenzamos por describir la percepción de rostros humanos a nivel cerebral (Experimentos 1 y 2) y, posteriormente el procesamiento cerebral de rostros humanos emocionales (Experimentos 3 y 4).

La percepción de rostros de humanos

Con el objetivo de describir la actividad cerebral relacionada a la percepción de rostros humanos, realizamos el Experimento 1 en el que comparamos la actividad cerebral relacionada a la percepción de rostros humanos y objetos. La respuesta hemodinámica hacia los rostros de humanos fue similar a la reportada en perros con un pico en la respuesta entre 3 y 5 segundos después de la presentación del estímulo (122).

Nuestros resultados muestran que la corteza temporal está relacionada con el procesamiento de rostros humanos en los perros (Figuras 11 y 12, Tabla 1). La actividad cerebral de la corteza temporal fue bilateral y principalmente ventral y posterior, estos resultados son congruentes con la existencia de un mecanismo neural y cognitivo especializado en la percepción de rostros, localizado en la corteza temporal (25,81,97,145). Sugerimos que la corteza temporal en perros podría ser anatómica y funcionalmente equivalente en el procesamiento de rostros a las reportadas en otras especies, como humanos (89), primates no humanos (97) y ovejas (112). Es posible que la corteza temporal sea el primer paso en el procesamiento de rostros humanos para la obtención de información social relevante (3).

Además, encontramos evidencia del papel de la corteza temporal en la percepción de rostros humanos a nivel individual (Figuras 11 y 12, Tabla 2). En todos los participantes encontramos un mayor cambio en el porcentaje de la señal BOLD hacia los rostros, aunque también hay variabilidad entre los participantes en la localización de las regiones cerebrales más sensibles a los rostros (Figura 12 y Tabla 2). En humanos también se ha reportado variabilidad anatómica en el área más sensible a rostros, aunque menor que la encontrada en perros. Un estudio con metodología similar, también encontró que una

amplia variabilidad individual en la localización anatómica de las regiones más sensibles a rostros en perros (146). Tampoco podemos descartar que la variabilidad observada en nuestros resultados sea consecuencia de que la proporción señal/ruido de los estudios con humanos sea mayor que la obtenida en perros. Aún así, es notable que cada participante tenga una región cerebral dentro de la corteza temporal con un patrón de respuesta similar hacia rostros y objetos.

A pesar de que tanto en humanos (84), primates no humanos (97,107), ovejas (112), y perros (146,147), la corteza temporal se relaciona con la percepción de rostros no es exactamente la misma localización. Incluso entre primates, los humanos y macacos difieren en la localización y número de regiones sensibles a los rostros; por ejemplo, el parche anterior medial es la única región en macacos que responde a rostros presentados en cualquier ángulo (100), una característica observada en FFA en humanos (89). Por ahora, no sabemos si en el cerebro de los perros hay regiones sensibles al ángulo de presentación de los rostros. Sin embargo, al considerar que el uso de rostros para reconocer a los individuos y comunicarse es una habilidad presente en muchas especies, nuestros resultados respaldan una emergencia temprana de un mecanismo cerebral especializado en el procesamiento de rostros (23).

Además de la corteza temporal, la percepción de rostros reclutó otras regiones cerebrales, como la corteza frontal y el tálamo. Un estudio reportó que la corteza frontal de los perros está relacionada a la percepción de olores familiares (130). Es posible que la actividad en la corteza frontal refleje la familiaridad que los perros tienen hacia los rostros humanos. Otra posibilidad, es que la actividad en la corteza frontal refleje una mayor saliencia en los rostros en comparación a los objetos. Por su parte, el tálamo ha sido relacionado con la respuesta emocional generada por los rostros (148–150). En macacos, también se ha reportado que el tálamo participa en el procesamiento de rostros (151). Sin embargo, debido a nuestro diseño, resultados y falta de estudios similares, no podemos saber el papel de la corteza frontal y el tálamo en la percepción de rostros en perros.

En resumen, en el Experimento 1 encontramos que las cortezas temporal y frontal participan en la percepción de rostros humanos en perros. Proponemos que la participación de la corteza temporal refleja que la vía visual ventral está conservada entre especies, lo que apoya la importancia del reconocimiento de rostros en la conducta social.

Aunque no sabemos si las regiones frontales y el caudado se involucran en el procesamiento de rostros en general, o sólo cuando son rostros de humanos.

La percepción de rostros de perros

Los resultados del Experimento 1 no nos permiten saber si las áreas cerebrales encontradas participan en el procesamiento de rostros humanos exclusivamente. Por ello, en el Experimento 2 comparamos la actividad cerebral relacionada a la percepción de rostros de perros y objetos; con el objetivo inicial de describir los correlatos cerebrales de la percepción de rostros de perros. Utilizamos rostros de perros porque son otra especie ecológicamente relevante para los perros; ya que al igual que para la mayoría de las especies sociales, el reconocimiento facial de sus congéneres es importante (23).

En el contraste Rostros de perros > Objetos, los resultados mostraron que el cerebelo, las cortezas temporal y occipital están involucradas en la percepción de rostros de perros (Figura 14). Estos resultados enfatizan la importancia de la corteza temporal en la percepción de rostros de perros, además complementan lo encontrado en el Experimento 1.

Resalta que a pesar de que en ambos experimentos se mostraron rostros, las áreas cerebrales involucradas sean diferentes. El patrón que se encontró en el Experimento 1, incluía a la corteza temporal y regiones anteriores; por su parte, en el Experimento 2, se observa la corteza temporal y regiones posteriores, la actividad cerebral encontrada es similar a la reportada por otro grupo de investigación (146). Además, aunque fueron los mismos participantes se necesitó disminuir el umbral de z a 1.7 para encontrar resultados significativos y la respuesta sólo incluyó al hemisferio izquierdo. Estos resultados pueden sugerir que la respuesta cerebral hacia rostros de perros es menos robusta que la observada hacia rostros de humanos. Una posible explicación es que los rostros humanos sean una fuente de información social importante para los perros, pero para obtener información de otros perros otras modalidades sensoriales sean más importantes.

Similitudes entre la percepción de rostros de humanos y de perros

Para conocer las similitudes y diferencias en el procesamiento de rostros de humanos y rostros de perros, realizamos análisis de conjunción y nuevos contrastes utilizando los datos de los Experimentos 1 y 2. El análisis de conjunción mostró que la corteza temporal

izquierda es la única región cerebral que comparte el procesamiento cerebral tanto de rostros de humanos como de rostros de perros (Figuras 15 y 16). En esta región encontramos que la respuesta cerebral hacia los rostros de ambas especies es similar, mientras que su respuesta no es modulada por los objetos.

Al igual que en los perros, la corteza temporal de otras especies no son exclusivas para el procesamiento de rostros de una especie. En humanos, FFA no solamente procesa rostros humanos; esta región muestra una actividad similar hacia rostros de gatos (152) y de perros (153) (aunque un estudio encontró una mayor respuesta en FFA a cabezas humanas en comparación a cabezas de animales (154)). En monos, la corteza temporal tiene una respuesta similar hacia rostros de humanos y de monos (155). Por su parte, en las ovejas la corteza temporal participa en la percepción de rostros de ovejas, de humanos y de perros ovejeros (114,115). Además, se ha reportado que no hay diferencia en la respuesta de la corteza temporal de los perros hacia los rostros de perros y de humanos (146). Nuestros resultados sugieren que la corteza temporal de los perros participa tanto en el procesamiento de rostros de humanos como de rostros de perros (Figuras 15 y 16).

Diferencias entre la percepción de rostros de humanos y de perros

Los resultados muestran dos diferencias principales al comparar la actividad cerebral relacionada a la percepción de rostros de humanos y de perros. La primera diferencia es que el procesamiento cerebral de los rostros de perros no incluye actividad subcortical ni regiones frontales. La actividad hacia los rostros de humanos incluyó tálamo, caudado, cortezas frontal y temporal; mientras que la actividad cerebral hacia los rostros de perros fue más posterior (i.e. cerebelo, cortezas temporal y occipital). En diferentes especies como humanos, monos y ovejas se ha reportado la participación de la corteza frontal en la percepción de rostros (98,112,156). Aunque, de manera interesante, en el caso de los perros la actividad frontal se relacionó únicamente a la percepción de rostros humanos (Figura 16, escala de morados). En un estudio con potenciales relacionados a eventos, se encontraron diferencias significativas entre la percepción de rostros de humanos y de perros en los canales P3, F3 y Fp1; los autores consideraron que los canales F3 y Fp1 (ambos en la corteza frontal) podrían estar relacionados con el proceso de categorización (157). Aunque parece una explicación plausible, nuestros datos no nos permiten saber si

los perros realizaron un proceso de categorización mientras observaron los estímulos. Por otra parte, un estudio mostró que los perros observan por más tiempo imágenes de interacción entre humanos que entre perros, mientras que los humanos observan por más tiempo las imágenes de interacción entre perros; los autores sugirieron que el procesamiento de la información social de otras especies podría ser más demandante y requerir un análisis más detallado (59). Es posible que la percepción del rostro de otra especie (i.e. humanos) sea más demandante para los perros y por ello involucre regiones cerebrales anteriores (i.e. corteza frontal) a diferencia de la percepción de rostros de congéneres. En este trabajo sugerimos que la actividad de la corteza frontal podría ser el correlato cerebral de los patrones conductuales diferenciales que los perros muestran al observar rostros de humanos y de perros (36,37,158). La actividad en la corteza frontal hacia los rostros humanos podría ser resultado de vivir en un ambiente humano, para los perros la cooperación e interpretación de las claves humanas han sido rasgos esenciales para su adaptación.

Nuestros resultados sugieren que el caudado participa únicamente en el procesamiento de rostros de humanos. En perros, la actividad del caudado se ha relacionado con la recompensa (122,129), el olor tanto de humanos como de perros conocidos (aunque la mayor respuesta se relacionó al olor de un humano conocido) (130) y a la percepción de palabras con significado en un tono positivo (133). Nuestros resultados pueden interpretarse como que los perros procesaron a los rostros de humanos, incluso desconocidos, similar a las recompensas o con algún significado. Este resultado es inesperado porque utilizamos como estímulos rostros de personas desconocidas para los participantes; sin embargo, es importante recordar que nuestros participantes han vivido con familias humanas desde cachorros. El no encontrar actividad en el caudado relacionado a la percepción de rostros de perros, descarta la posibilidad de que el caudado participe en la percepción de rostros en general. Aunque aún falta evidencia que muestre los factores que modulan la participación del caudado en perros y el papel de esta estructura en la cognición social de los perros.

La segunda diferencia es la lateralización de la actividad cerebral. Cuando los perros procesaron los rostros humanos la actividad cerebral fue bilateral, en cambio, solamente se encontró actividad en el hemisferio izquierdo para el procesamiento de rostros de perros.

Hay otros reportes de lateralización izquierda en perros, por ejemplos para procesar las vocalizaciones de otros perros (sin consideran aquellas con carga emocional) y los comandos fonéticos con significado (159,160); por lo que, una hipótesis es que el hemisferio izquierdo procesa la información de congéneres, aunque no hay suficiente evidencia que soporte esta hipótesis; además, los rostros de humanos fueron procesadas bilateralmente. Sin embargo, debido al bajo número de participante, no puede descartarse que la lateralidad encontrada sea consecuencia de los umbrales estadísticos, es posible que dicha lateralidad no se observen en muestras más grandes.

Como punto de comparación, un estudio similar con participantes humanos mostró que el giro lingual/fusiforme medial tuvo la máxima respuesta hacia casa y rostros de perros, pero no hacia rostros de humanos, mientras que la actividad del giro parahipocampal y la amígdala fue exclusiva para rostros de humanos (153), no se encontraron áreas cerebrales relacionadas sólo para rostros de perros.

La percepción de rostros a nivel cerebral en perros

La Figura 16 resume nuestros resultados. Encontramos un patrón de activación posterior - anterior de acuerdo a la categoría de nuestros estímulos (i.e. objetos, rostros de perros, rostros de humanos). Todas las categorías comparten un procesamiento en áreas visuales (corteza occipital, en escala de azules). Los rostros, de ambas especies -perros y humanos- son procesadas dentro de la vía visual ventral (corteza temporal, en escala de rojos). Finalmente, la actividad cerebral relacionada solamente a rostros de humanos está localizada en áreas anteriores (corteza frontal y caudado en escala de morados). Esto muestra que la especificidad del estímulo (imágenes - rostros - rostros humanos) está representado en un patrón cerebral posterior - anterior (corteza occipital - corteza temporal - corteza frontal). Sugerimos que la actividad en la corteza temporal puede ser parte de un procesamiento tipo dominio cognitivo específico hacia los rostros en perros. En contraste, la actividad en la corteza frontal en perros puede ser parte de un procesamiento tipo dominio cognitivo general hacia los rostros humanos. El proceso de domesticación de los perros, incluye demandas cognitivas como la flexibilidad y quizás, adaptaciones específicas como atender a los rostros humanos. Por lo que, el procesamiento de rostros de humanos podría ser considerado una capacidad cognitiva dentro de un dominio general

controlado por la corteza frontal, a quien sugerimos como el sustrato neurofuncional de las diferencias conductuales al percibir rostros de humanos y de perros.

La percepción de rostros felices

En el Experimento 3 mostramos que existen diferencias en el procesamiento cerebral de rostros de humanos felices en comparación a rostros neutrales. La región cerebral con mayor respuesta hacia la percepción de rostros felices se localiza en el hemisferio derecho en la corteza temporal superior derecha (giro Silviano). A diferencia de la actividad cerebral relacionada a la percepción de rostros, la actividad cerebral relacionada a la percepción de felicidad está localizada en la parte superior (Figura 17, Tabla 3), aunque ambas están localizadas en la corteza temporal. En humanos, el surco temporal superior (STS) es crucial para la comunicación social, por su papel en el procesamiento de movimiento biológico -incluyendo aspectos dinámicos de la percepción de rostros, como las expresiones emocionales- (71,84,161,162). La corteza temporal superior en los perros podría desempeñar un papel similar en el procesamiento de los aspectos dinámicos presentes en un rostro feliz, aunque futuros estudios determinarán si la corteza temporal superior de los perros está involucrada en el procesamiento del movimiento biológico en general. Además de la corteza temporal superior, la actividad cerebral relacionada a la percepción de rostros felices también incluye a la corteza temporal ventral, regiones anteriores (proreus) y el caudado. Consideramos que en el caso de los perros, las regiones anteriores (proreus) y el caudado podrían ser parte del sistema extendido para el procesamiento de rostros emocionales.

La aparente lateralización de los resultados es efecto del umbral estadístico utilizado. En humanos, el procesamiento emocional de rostros es bilateral, aunque el STS derecho tiene una ventaja en el reconocimiento emocional en rostros (163,164). En perros, el hemisferio derecho se ha relacionado a la detección de novedad, emociones y comandos humanos con entonación (159,160,165–167). Además, el hemisferio derecho también se ha relacionado con palabras con un tono positivo (133,160) y con el procesamiento emocional de rostros (168). Para explorar una posible ventaja del hemisferio derecho en el procesamiento emocional, será necesario probar una mayor variedad de estímulos.

También encontramos que el caudado estaba relacionado con el procesamiento de rostros felices. Como se discutió antes, la explicación más probable es que esta actividad refleje que un rostro humano feliz es procesado como una recompensa por los perros, porque este es el proceso más específico relacionado al caudado en la cognición canina. Evidencia conductual apoya esta hipótesis. En un estudio se entrenó a perros para discriminar entre rostros felices y enojados, la mitad de los participantes aprendió a discriminar rostros felices y la otra mitad rostros enojados. Aunque ambos grupos aprendieron, el grupo que aprendió a discriminar rostros felices aprendió más rápido (49). Es posible, que este resultado sea debido a un efecto de facilitación, en el cual los rostros felices sean percibidos como recompensas por los perros. También un estudio de neuroimagen encontró que el caudado tiene una conectividad funcional con regiones auditivas solamente cuando los perros escuchaban una palabra tanto con significado (conocida por el perro como recompensa) dicha en un tono positivo (133); es decir, la entonación positiva no era suficiente para evocar la actividad del caudado. Es posible, que los rostros humanos felices no sólo sean recompensas para los perros, sino también representen un estímulo con significado, esta interpretación es congruente con la importancia de las emociones para las especies sociales.

Un aspecto interesante es que a diferencia de diversos estudios conductuales (48,56,168,169), encontramos diferencias al comparar rostros felices y neutrales. Consideramos que nuestros resultados reflejan la importancia de la expresión de la felicidad humana para los perros, porque les permite modular su comportamiento. Nuestra hipótesis es que el procesamiento de los rostros humanos felices promueve el mantenimiento del apego de los perros hacia los humanos, a través de la oxitocina. Esta hormona está involucrada en el establecimiento y mantenimiento del apego entre humanos y perros, se demostró que el incremento de la conducta de observar la cara de su cuidador, facilita un bucle positivo de oxitocina (170). Los perros observan espontáneamente más tiempo a sus cuidadores si estos expresan emociones positivas (54) y observar la cara de su cuidador promueve la liberación de oxitocina en perros (20) (en humanos, lo oxitocina incrementa la precisión en reconocer rostros felices y modela la atención visual hacia señales positivas (171–173)). Además, después de administrar a perros oxitocina, éstos tienen más fijaciones y un mayor diámetro pupilar hacia rostros felices en comparación a

rostros enojados (el patrón es opuesto cuando se administra un placebo); los autores sugirieron que la oxitocina modula el procesamiento emocional a través de un mecanismo facilitador de la comunicación entre perros y humanos (51). Sugerimos que los rostros felices pueden ser el desencadenante para el mantenimiento del apego entre perros y humanos, debido a la actividad del caudado hacia los rostros felices, ya que esta estructura está relacionada con el procesamiento de recompensas y además tiene una alta densidad de receptores a oxitocina (122).

Especificidad del procesamiento de la felicidad

El siguiente paso fue probar las regiones encontradas en el Experimento 3 en un conjunto de datos independientes. En el Experimento 4, los perros observaron rostros expresando felicidad, tristeza, enojo y miedo; de todos los pares posibles de emociones, el clasificador solamente fue capaz de predecir correctamente la emoción cuando se comparó a la felicidad con el resto de las emociones (Figura 18). Sin embargo, el clasificador fue incapaz de predecir correctamente la emoción en pares del resto de las emociones las otras emociones (e. g., enojo vs. tristeza).

Estos resultados mostraron, con datos independientes, que las áreas cerebrales reportadas en el Experimento 3 están involucradas en el procesamiento de rostros felices en particular y no sólo en el procesamiento de rostros emocionales en general. Estos resultados sugieren que la felicidad expresada en rostros tiene un patrón cerebral específico distribuido en el caudado, la corteza temporal y preceus que permite discriminar entre felicidad y otras emociones.

Decodificación de emociones humanas en el cerebro del perro

Los resultados de los experimentos 3 y 4A no nos permiten saber si los perros tienen patrones cerebrales de las emociones evaluadas lo suficientemente específicos para discriminar entre todas las emociones o sólo lo suficiente para discriminar la valencia de las emociones (i.e. positiva -felicidad- vs. negativa -enojo, tristeza y miedo). Para extraer los patrones cerebrales relacionados a cada emoción se utilizó la información de cada hemisferio y del cerebro completo.

Probamos que los perros no solamente tienen representaciones mentales de valencia de las emociones (i.e. positiva y negativa), porque también logramos discriminar entre emociones negativas. Además, demostramos que a partir de los patrones cerebrales de los perros puede decodificarse a emoción humana facial que percibían (Figuras 18 y 19). El hecho que incluso a nivel individual puedan discriminarse las emociones, resalta la importancia de las emociones humanas para los perros. Las emociones más similares fueron la tristeza y el enojo, mientras que la emoción más diferente fue el miedo. Un estudio reportó que en perros, el patrón de mirada es similar hacia rostros tristes y enojados, pero diferente hacia rostros felices (168); esto significa que tanto a nivel conductual como cerebral la tristeza y el enojo son similares entre sí y diferentes a la felicidad. Por su parte, es posible que el miedo cause la mayor activación y por ello sea la emoción más diferente.

Lamentablemente, no podemos determinar el papel del aprendizaje en nuestros resultados. Muchos autores han resaltado la importancia del aprendizaje en el procesamiento de rostros emocionales (49); por ejemplo, los perros aprenden mejor a discriminar las emociones positivas de sus cuidadores (55), y perros de laboratorio (con menos experiencia con humanos) muestran una conducta diferente hacia rostros emocionales (168).

Fue inesperado no encontrar un patrón cerebral similar entre perros, es decir, la información necesaria para decodificar cada emoción está distribuida en el cerebro y no es compartida entre participantes. Este resultado debe probarse con una muestra mayor y diferentes modalidades sensoriales. La idea de una amplia red cerebral es apoyada por el hecho de que las predicciones son mejores cuando toman información de ambos hemisferios (Figuras 20 y 21).

En resumen, encontramos que los perros tienen patrones cerebrales específicos para representar, al menos, cuatro emociones básicas humanas. Las firmas neurales para cada emoción pueden encontrarse incluso a nivel individual. Estos resultados muestran parte del procesamiento cerebral que muestra el grado de afinación que los perros muestran hacia las emociones humanas.

Limitaciones

Experiencia de los participantes

Nuestros resultados muestran que la corteza temporal de los perros participa en el procesamiento de los rostros, tanto de perros como de humanos (Figuras 15 y 16). Elegimos usar como estímulo rostros de perros y de humanos para tener validez ecológica, porque ambas especies son relevantes para los perros. Aunque por nuestros diseños no sabemos si el procesamiento de rostros que encontramos es extrapolable a rostros de otras especies. Estudios futuros determinarán la influencia de la experiencia de la especie en la respuesta de la corteza temporal, para determinar si esta región cerebral también participa en el procesamiento de caras de especies desconocidas para los participantes.

Por otra parte, tampoco conocemos el efecto de la edad de los participantes en nuestros resultados. Es decir, no sabemos si perros menores a un año de edad o con diferentes experiencias conviviendo con humanos o perros, tienen la misma respuesta cerebral hacia los rostros. En este estudio todos nuestros participantes fueron adultos que siempre han vivido con familias humanas, por lo que no podemos determinar cómo la experiencia modula el procesamiento cerebral de los rostros. Se ha sugerido que el aprendizaje influye en el procesamiento de rostros emocionales (49). Por ejemplo, los perros son mejores discriminando las emociones positivas de su cuidador (55), y los perros de laboratorio muestran conductas diferentes hacia los rostros emocionales. Aunque también se ha sugerido que el procesamiento básico de los estímulos visual importantes, no se ve afectado por la experiencia, debido a que no hay diferencias entre perros de refugios y de familias en la manera en la que atienden a imágenes sociales informativas (174).

Razas

La mayoría de nuestros participantes son border collie, por ello no sabemos que tan extrapolables son nuestros resultados a otras razas de perros. Hay reportes conductuales acerca de diferencias conductuales entre razas de perros (175,176) (aunque otro estudio no encontró diferencias entre diez razas de perros -incluyendo border collies- en aprendizaje social para resolver un problema (177)). Todos nuestros participantes son de razas de trabajo (razas que explícitamente han sido seleccionadas para cooperar y

comunicarse con humanos) las cuales suelen ser mejores utilizando claves sociales que el resto de las razas (178). Además, a diferencias de otras razas, los border collies muestran una mayor frecuencia de mirada hacia humanos (179) y una incrementada sensibilidad a los efectos sociales de la oxitocina (180). Por lo que es posible que los border collies tengan una mayor habilidad para interpretar los rostros humanos. Estudios futuros determinarán si hay diferencias en la percepción de rostros entre razas de perros.

Estado atencional

Durante la adquisición de datos, hubo un experimentador dentro del cuarto pero fuera de la vista del participante, para asegurarse que los perros permanecían despiertos y en la posición de esfinge; sin embargo, no podemos asegurar que los participantes mantuvieran el mismo nivel de atención entre sesiones. Aunque en humanos, se ha reportado que la atención es necesaria para reclutar a la corteza temporal superior en el procesamiento de rostros emocionales (164,181).

Además, por la falta de equipo apropiado, no podemos reportar a qué aspectos de las imágenes les presta atención el participante. Estudios conductuales reportan que el área alrededor de los ojos, la nariz y la boca son las que más tiempo observan los perros de un rostro (59,168); creemos que nuestros participantes exhibieron un patrón de mirada similar.

Señal BOLD y tamaño de la muestra

El tamaño de la muestra ($n = 8$) es una de las principales limitaciones de este estudio. La muestra fue pequeña por los retos intrínsecos necesarios para la obtención de imágenes, como la disponibilidad de la familia del participante, el largo tiempo de entrenamiento y los traslados necesarios. Además, para asegurar el bienestar de los perros y hacer más probable que prestaran atención a los estímulos, las sesiones fueron cortas por lo que se requirió de varias sesiones en diferentes días para cada experimento.

Además, la señal BOLD es inherentemente ruidosa tanto en humanos como en perros. También, las antenas de radiofrecuencia y los protocolos de neuroimagen no han sido diseñados considerando la especificidad de la neuroanatomía de los perros, lo que resulta en imágenes de menor calidad (135). Sin embargo, a medida que aumentan las publicaciones, se observa una reproducibilidad en los resultados y se generan nuevas hipótesis. Por ejemplo, este trabajo es similar a un estudio publicado (146) y a la vez, los

resultados de otras investigaciones permiten hacer inferencias acerca de la función de diversas regiones, como el caudado (130,133). Otro paso importante, será explorar muestras con diferentes características en edad, razas, temperamento para conocer el alcance de generalización de los resultados reportados hasta el momento. Todas estas estrategias, contribuirán la reproducibilidad de los hallazgos.

Conclusiones

Los Experimentos 1 y 2 nos permitieron comprobar las Hipótesis 1 y 2. Los resultados del análisis de conjunción mostraron que la corteza temporal ventral participa en la percepción de rostros, tanto de humanos como de perros. Estos resultados son similares a los reportados en ovejas y primates, por lo que podría haber una especialización cerebral evolutivamente antigua para el procesamiento de rostros en la vía visual ventral. Futuros estudios determinarán la influencia de la experiencia en el procesamiento de rostros en perros.

Por otra parte, encontramos que la corteza frontal y el caudado, participan solamente en la percepción de rostros de humanos, con lo que comprobamos que existen diferencias en las regiones cerebrales reclutadas para la percepción de rostros de humanos y de perros. Sin embargo, no encontramos regiones cerebrales significativamente más relacionadas a la percepción de rostros de perros que de humanos, además nuestro diseño no nos permite relacionar la actividad frontal con un proceso cognitivo específico. Sugerimos que la actividad en la corteza frontal y caudado es el correlato cerebral de las diferencias conductuales que los perros muestran hacia rostros de humanos en comparación a rostros de perros.

En el Experimento 3 obtuvimos evidencia a favor de la Hipótesis 3 debido a que la percepción de rostros humanos felices reclutó una red cerebral que incluye a la corteza temporal, especialmente a su porción superior. Aunque dicha red cerebral también incluye a otras regiones cerebrales como la corteza ventral, preceus y el caudado. Además, gracias a los resultados de MVPA mostramos, con datos independientes, que el patrón cerebral para la felicidad extraído de las regiones cerebrales encontradas en el Experimento 3 es lo suficientemente específico para discriminar entre felicidad y emociones negativas (i.e., tristeza, enojo y miedo). Además, con la información de las mismas regiones cerebrales no fue posible discriminar entre emociones negativas, por lo que sugerimos que estas regiones no procesan las emociones en general y están especializadas, al menos, procesan las emociones con valencia positiva como la felicidad.

El Experimento 4 mostró que es posible predecir una emoción básica percibida por los perros a través de sus patrones de actividad cerebral, de acuerdo a nuestra Hipótesis 4.

Sin embargo, dichos patrones cerebrales muestran una mayor variabilidad anatómica entre los participantes de la esperada. La principal contribución del experimento 4 es que logramos mostrar la existencia de patrones cerebrales específicos para cada una de las emociones probadas (i.e., felicidad, tristeza, enojo, miedo). Los siguientes pasos serán explorar las emociones secundarias y otras vías sensoriales.

Todos los experimentos resaltaron la importancia que tienen los rostros humanos para los perros y sugieren un nivel de especialización en su procesamiento cerebral. Nuestros resultados apoyan la idea de que los rostros humanos representan uno de los pilares de la cognición social de los perros. Los rostros humanos son un flujo de información social importante para los perros; para los perros interpretar y cooperar con los humanos los ayudó a adaptarse a su ambiente, por lo que la percepción de rostros humanos podría representar una ventaja adaptativa. Gracias a los enfoques comparativos podemos conocer más acerca de la influencia del ambiente y de la especie en la emergencia de la cognición. En los perros podemos ver a su cognición como el resultado de un largo camino que empezaron como lobos y después compartieron con humanos hasta que llegaron a ser nuestros compañeros. Y seguimos juntos en este camino.

Referencias

1. Miklósi Á. Dog behavior, evolution and cognition. New York: Oxford University Press; 2007.
2. Hare B, Brown M, Williamson C, Tomasello M. The domestication of social cognition in dogs. *Science* (80-) [Internet]. 2002;298:1634–6.
3. Topál J, Miklósi A, Gácsi M, Dóka A, Pongrácz P, Kubinyi E, et al. The dog as a model for understanding human social behavior. In: Brockmann J, Roper T, Naguib M, Wynne-Edwards K, Mitani J, Simmons L, editors. *Advances in the study of behavior*. Burlington: Academic Press; 2009. p. 71–116.
4. Miklósi A, Topál J, Csányi V. Comparative social cognition : what can dogs teach us ? *Anim Behav*. 2004;67:995–1004.
5. Gácsi M, Gyori B, Miklósi A, Virányi Z, Kubinyi E, Topál J, et al. Species-specific differences and similarities in the behavior of hand-raised dog and wolf pups in social situations with humans. *Dev Psychobiol*. 2005;47(2):111–22.
6. Bräuer J, Kaminski J, Riedel J, Call J, Tomasello M. Making Inferences about the location of hidden food : Social dog, causal ape. *J Comp Psychol*. 2006;120(1):38–47.
7. Hare B, Tomasello M. Human-like social skills in dogs? *Trends Cogn Sci*. 2005 Sep;9(9):439–44.
8. Soproni K, Miklósi Á, Topál J, Csányi V. Comprehension of human communicative signs in pet dogs (*Canis familiaris*). *J Comp Psychol*. 2001;115(2):122–6.
9. Tomasello M, Kaminski J. Like infant, like dog. *Science*. 2009;325:1213–4.
10. Erdőhegyi Á, Topál J, Virányi Z, Miklósi Á. Dog-logic: inferential reasoning in a two-way choice task and its restricted use. *Anim Behav*. 2007;74(4):725–37.
11. Topál J, Gergely G, Miklósi A, Erdőhegyi A, Csibra G. Infants' perseverative search errors are induced by pragmatic misinterpretation. *Science*. 2008;321:1831–4.
12. Topál J, Gergely G, Erdőhegyi A, Csibra G, Miklósi A. Differential sensitivity to human communication in dogs, wolves, and human infants. *Science*. 2009;325:1269–72.
13. Soproni K, Miklósi Á, Topál J, Csányi V. Dogs' (*Canis familiaris*) responsiveness to human pointing gestures. *J Comp Psychol*. 2002;116(1):27–34.
14. Ainsworth M. Object relations, dependency, and attachment: A theoretical review of the infant - mother relationship. *Child Dev*. 1969;40:969–1025.
15. Topál J, Miklósi Á, Csányi V, Dóka A. Attachment Behavior in Dogs (*Canis familiaris*): A New Application of Ainsworth ' s (1969) Strange Situation Test. 1998;112(3):219–29.

16. Palestrini C, Previde EP, Spiezio C, Verga M. Heart rate and behavioural responses of dogs in the Ainsworth's Strange Situation: A pilot study. *Appl Anim Behav Sci.* 2005;94(1-2):75–88.
17. Gàcsi M, Topál J, Miklósi Á, Dòka A, Csányi V. Attachment behavior of adult dogs (*Canis familiaris*) living at rescue centers: Forming new bonds. *J Comp Psychol.* 2001;115(4):423–31.
18. Nagasawa M, Kawai E, Mogi K, Kikusui T. Dogs show left facial lateralization upon reunion with their owners. *Behav Processes.* Elsevier B.V.; 2013 S;98:112–6.
19. Zaslouff RL. Measuring attachment to companion animals: a dog is not a cat is not a bird. *Appl Anim Behav Sci.* 1996;47(1-2):43–8.
20. Nagasawa M, Kikusui T, Onaka T, Ohta M. Dog's gaze at its owner increases owner's urinary oxytocin during social interaction. *Horm Behav.* 2009;55(3):434–41.
21. Adachi I, Kuwahata H, Fujita K. Dogs recall their owner's face upon hearing the owner's voice. *Anim Cogn.* 2007;10(1):17–21.
22. De Waal FBM, Ferrari PF. Towards a bottom-up perspective on animal and human cognition. *Trends Cogn Sci.* 2010;14(5):201–7.
23. Leopold DA, Rhodes GA comparative view of face perception. *J Comp Psychol.* 2010;124(3):233–51.
24. Alexander RD. The evolution of social behavior. *Annu Rev Ecol Syst.* 1974;5(1):325–83.
25. Tate AJ, Fischer H, Leigh AE, Kendrick KM. Behavioural and neurophysiological evidence for face identity and face emotion processing in animals. *Philos Trans R Soc Lond B Biol Sci.* 2006;361(1476):2155–72.
26. Miklósi Á, Kubinyi E, Topál J, Gács M, Virányi Z, Csányi V. A simple reason for a big difference: wolves do not look back at humans, but dogs do. *Curr Biol.* 2003;13:763–6.
27. Call J, Bräuer J, Kaminski J, Tomasello M. Domestic dogs (*Canis familiaris*) are sensitive to the attentional state of humans. *J Comp Psychol.* 2003;117(3):257–63.
28. Schwab C, Huber L. Obey or not obey? Dogs (*Canis familiaris*) behave differently in response to attentional states of their owners. *J Comp Psychol.* 2006;120(3):169–75.
29. Mongillo P, Bono G, Regolin L, Marinelli L. Selective attention to humans in companion dogs, *Canis familiaris*. *Anim Behav.* 2010;80(6):1057–63.
30. Racca A, Amadei E, Ligout S, Guo K, Meints K, Mills D. Discrimination of human and dog faces and inversion responses in domestic dogs (*Canis familiaris*). *Anim Cogn.* 2010;13(3):525–33.
31. Huber L, Racca A, Scaf B, Virányi Z, Range F. Discrimination of familiar human faces in dogs (*Canis familiaris*). *Learn Motiv.* 2013;44(4):258–69.

32. Nagasawa M, Murai K, Mogi K, Kikusui T. Dogs can discriminate human smiling faces from blank expressions. *Anim Cogn.* 2011;14(4):525–33.
33. Racca A, Amadei E, Ligout S, Guo K, Meints K, Mills D. Discrimination of human and dog faces and inversion responses in domestic dogs (*Canis familiaris*). *Anim Cogn.* 2010;13(3):525–33.
34. Range F, Aust U, Steurer M, Huber L. Visual categorization of natural stimuli by domestic dogs. *Anim Cogn.* 2008;11(2):339–47.
35. Autier-Dérian D, Deputte BL, Chalvet-Monfray K, Coulon M, Mounier L. Visual discrimination of species in dogs (*Canis familiaris*). *Anim Cogn.* 2013;16(4):637–51.
36. Guo K, Meints K, Hall C, Hall S, Mills D. Left gaze bias in humans, rhesus monkeys and domestic dogs. *Anim Cogn.* 2009;12(3):409–18.
37. Racca A, Guo K, Meints K, Mills DS. Reading faces: differential lateral gaze bias in processing canine and human facial expressions in dogs and 4-year-old children. *PLoS One.* 2012;7(4):e36076.
38. Da Costa AP, Leigh AE, Man MS, Kendrick KM. Face pictures reduce behavioural, autonomic, endocrine and neural indices of stress and fear in sheep. *Proc Biol Sci.* 2004;271(1552):2077–84.
39. Peirce JW, Leigh a. E, Dacosta APC, Kendrick KM. Human face recognition in sheep: Lack of configurational coding and right hemisphere advantage. *Behav Processes.* 2001;55(1):13–26.
40. Parr LA, Heintz M, Akamagwuna U. Three studies on configural face processing by chimpanzees. *Brain Cogn.* 2006;62(1):30–42.
41. Dufour V, Pascalis O, Petit O. Face processing limitation to own species in primates: A comparative study in brown capuchins, Tonkean macaques and humans. *Behav Processes.* 2006;73(1):107–13.
42. Pascalis O, Bachevalier J. Face recognition in primates: A cross-species study. *Behav Processes.* 1998;43(1):87–96.
43. Sugita Y. Face perception in monkeys reared with no exposure to faces. *Proc Natl Acad Sci.* 2008;105(1):394–8.
44. Ekman P, Cordaro D. What is Meant by Calling Emotions Basic. *Emot Rev.* 2011;3(4):364–70.
45. Hori Y, Kishi H, Inoue-Murayama M, Fujita K. Individual variability in response to human facial expression among dogs. *J Vet Behav Clin Appl Res.* 2011;6(1):70.
46. Ekman P. An argument for basic emotions. *Cogn Emot.* 1992;6(3):169–200.

47. Takaoka A, Morisaki A, Fujita K. Intermodal representation in dogs. *J Vet Behav Clin Appl Res.* 2009;4(2):54–5.
48. Somppi S, Törnqvist H, Kujala M V., Hänninen L, Krause CM, Vainio O. Dogs Evaluate Threatening Facial Expressions by Their Biological Validity – Evidence from Gazing Patterns. *PLoS One.* 2016;11(1):e0143047.
49. Müller CA, Schmitt K, Barber ALA, Huber L. Dogs can discriminate emotional expressions of human faces. *Curr Biol.* 2015;25(5):601–5.
50. Albuquerque N, Guo K, Wilkinson A, Savalli C, Otta E, Mills D. Dogs recognize dog and human emotions. *Biol Lett.* 2016;12(1):20150883.
51. Somppi S, Törnqvist H, Topál J, Koskela A, Hänninen L, Krause CM, et al. Nasal oxytocin treatment biases dogs' visual attention and emotional response toward positive human facial expressions. *Front Psychol.* 2017;8.
52. Albuquerque N, Guo K, Wilkinson A, Resende B, Mills DS. Mouth-licking by dogs as a response to emotional stimuli. *Behav Processes.* 2018;146:42–5.
53. Deputte BL, Doll a. Do dogs understand human facial expressions? *J Vet Behav Clin Appl Res.* 2011;6(1):78–9.
54. Morisaki A, Takaoka A, Fujita K. Are dogs sensitive to emotional state of humans? *J Vet Behav Clin Appl Res.* 2009;4(2):49.
55. Merola I, Prato-Previde E, Lazzaroni M, Marshall-Pescini S. Dogs' comprehension of referential emotional expressions: Familiar people and familiar emotions are easier. *Anim Cogn.* 2014;17(2):373–85.
56. Buttelmann D, Tomasello M. Can domestic dogs (*Canis familiaris*) use referential emotional expressions to locate hidden food? *Anim Cogn.* 2013;16(1):137–45.
57. Anderson DJ, Adolphs R. A framework for studying emotions across species. *Cell.* 2014;157(1):187–200.
58. Autier-Dérian D, Deputte BL, Chalvet-Monfray K, Coulon M, Mounier L. Visual discrimination of species in dogs (*Canis familiaris*). *Anim Cogn.* 2013;16(4):637–51.
59. Somppi S, Törnqvist H, Hänninen L, Krause C, Vainio O. Dogs do look at images: eye tracking in canine cognition research. *Anim Cogn.* 2012;15(2):163–74.
60. Tibbetts E a., Dale J. Individual recognition: it is good to be different. *Trends Ecol Evol.* 2007;22(10):529–37.
61. Coulon M, Baudoin C, Heyman Y, Deputte BL. Cattle discriminate between familiar and unfamiliar conspecifics by using only head visual cues. *Anim Cogn.* 2011;14(2):279–90.

62. Shimizu T. Conspecific recognition in pigeons (*Columba livia*). *Behaviour*. 1998;135(1):43–53.
63. Davidson GL, Clayton NS, Thornton A. Wild jackdaws, *Corvus monedula*, recognize individual humans and may respond to gaze direction with defensive behaviour. *Anim Behav*. 2015;108:17–24.
64. Von Bayern AMP, Emery NJ. Jackdaws Respond to Human Attentional States and Communicative Cues in Different Contexts. *Curr Biol*. 2009;19(7):602–6.
65. Van Dyk D a., Evans CS. Familiar-unfamiliar discrimination based on visual cues in the Jacky dragon, *Amphibolurus muricatus*. *Anim Behav*. 2007;74(1):33–44.
66. Sheehan MJ, Tibbetts E a. Specialized Face Learning Is Associated with Individual Recognition in Paper Wasps. *Science*. 2011;334(6060):1272–5.
67. Yin RK. Looking at upside-down faces. *J Exp Psychol [Internet]*. 1969;81(1):141–5.
68. Tanaka JW, Farah MJ. Parts and wholes in face recognition. *Q J Exp Psychol A*. 1996;46(2):225–45.
69. Young A, Hellawell D, Hay D. Configural information in face perception. *Perception*. 1987;16:747–59.
70. Tanaka JW, Farah MJ. The Holistic Representation of Faces. *Perception of Faces, Objects, and Scenes: Analytic and Holistic Processes*. 2006.
71. Haxby J, Hoffman E, Gobbini M. The distributed human neural system for face perception. *Trends Cogn Sci*. 2000;4(6):223–33.
72. Yovel G, Freiwald WA. Face recognition systems in monkey and human: are they the same thing? *F1000Prime Rep*. 2013;5(April):10.
73. Kanwisher N, McDermott J, Chun MM. The fusiform face area: a module in human extrastriate cortex specialized for face perception. *J Neurosci*. 1997;17(11):4302–11.
74. Liu J, Harris A, Kanwisher N. Perception of face parts and face configurations: an fMRI study. *J Cogn Neurosci*. 2010;22(1):203–11.
75. Navajas J, Ahmadi M, Quiñero R. Uncovering the mechanisms of conscious face perception: a single-trial study of the n170 responses. *J Neurosci*. 2013;33(4):1337–43.
76. Rossion B. Understanding face perception by means of prosopagnosia and neuroimaging. *Front Biosci*. 2014;6 E(2):258–307.
77. Garrido L, Duchaine B, Nakayama K. Face detection in normal and prosopagnosic individuals. *J Neuropsychol*. 2008;2(1):119–40.

78. Moscovitch M, Winocur G, Behrmann M. What Is Special about Face Recognition? Nineteen Experiments on a Person with Visual Object Agnosia and Dyslexia but Normal Face Recognition. *J Cogn Neurosci*. 1997;9(5):555–604.
79. Bukach CM, Gauthier I, Tarr MJ. Beyond faces and modularity: the power of an expertise framework. *Trends Cogn Sci*. 2006;10(4):159–66.
80. Gauthier I, Tarr MJ, Moylan J, Skudlarski P, Gore JC, Anderson AW. The Fusiform “Face Area” is Part of a Network that Processes Faces at the Individual Level. *J Cogn Neurosci*. 2000;12(3):495–504.
81. Yovel G, Kanwisher N. Face perception: domain specific, not process specific. *Neuron*. 2004;44(5):889–98.
82. Gauthier I, Williams P, Tarr MJ, Tanaka J. Training “greeble” experts: A framework for studying expert object recognition processes. *Vision Res*. 1998;38(15-16):2401–28.
83. Gauthier, Tarr MJ, Anderson AW, Skudlarski P, Gore JC. Activation of the middle fusiform “face area” increases with expertise in recognizing novel objects. *Nat Neurosci*. 1999;2(6):568–73.
84. Kanwisher N, Yovel G. The fusiform face area: a cortical region specialized for the perception of faces. *Philos Trans R Soc Lond B Biol Sci*. 2006;361(1476):2109–28.
85. Shafto J, Pyles J, Jew C, Tarr M. Greebles actually do look like faces (but not in the way you thought). *J Vis*. 2015;15(12):1161.
86. Robbins R, McKone E. Can holistic processing be learned for inverted faces? *Cognition*. 2003;88(1):79–107.
87. Busey TA, Vanderkolk JR. Behavioral and electrophysiological evidence for configural processing in fingerprint experts. *Vision Res*. 2005;45(4):431–48.
88. Gauthier I, Skudlarski P, Gore JC, Anderson AW. Expertise for cars and birds recruits brain areas involved in face recognition. *Nat Neurosci*. 2000;3(2):191–7.
89. Kanwisher N. Functional specificity in the human brain: A window into the functional architecture of the mind. *Proc Natl Acad Sci*. 2010;107(25):11163–70. Available from:
90. Yovel G, Kanwisher N. The neural basis of the behavioral face-inversion effect. *Curr Biol*. 2005;15(24):2256–62.
91. Diamond R, Carey S. Why faces are and are not special: an effect of expertise. *J Exp Psychol Gen*. 1986;115(2):107–17.
92. Kuwahata H, Adachi I, Fujita K, Tomonaga M, Matsuzawa T. Development of schematic face preference in macaque monkeys. *Behav Processes*. 2004;66(1):17–21.

93. Dittrich WH. Representation of faces in longtailed macaques (*Macaca fascicularis*). *Ethology*. 1990;85:265–78.
94. Gothard KM, Brooks KN, Peterson M a. Multiple perceptual strategies used by macaque monkeys for face recognition. *Anim Cogn*. 2009;12(1):155–67.
95. Parr LA, Winslow JT, Hopkins WD. Is the inversion effect in rhesus monkeys face-specific? *Anim Cogn*. 1999;2(3):123–9.
96. Desimone R. Face-Selective Cells in the Temporal Cortex of Monkeys. *J Cogn Neurosci*. 1991;3(1):1–8.
97. Tsao DY, Freiwald W a, Knutsen T a, Mandeville JB, Tootell RBH. Faces and objects in macaque cerebral cortex. *Nat Neurosci*. 2003;6(9):989–95.
98. Tsao DY, Schweers N, Moeller S. Patches of face-selective cortex in the macaque frontal lobe. *Nat Neurosci*. 2008;11(8):877–9.
99. Tsao DY, Livingstone MS. Mechanisms of Face Perception. *Annu Rev Neurosci*. 2008;31(1):411–37.
100. Tsao DY, Moeller S, Freiwald W a. Comparing face patch systems in macaques and humans. *Proc Natl Acad Sci U S A*. 2008;105:19514–9.
101. Sadagopan S, Zarco W, Freiwald WA. A causal relationship between face-patch activity and face-detection behavior. *Elife*. 2017;6.
102. Tsao D. The macaque face patch system: A window into object representation. *Cold Spring Harb Symp Quant Biol*. 2014;79:109–14.
103. Parr L a, Winslow JT, Hopkins WD, de Waal FB. Recognizing facial cues: individual discrimination by chimpanzees (*Pan troglodytes*) and rhesus monkeys (*Macaca mulatta*). *J Comp Psychol*. 2000;114(1):47–60.
104. Parr LA, Dove T, Hopkins WD. Why faces may be special: evidence of the inversion effect in chimpanzees. *J Cogn Neurosci*. 1998;10(5):615–22.
105. Parr LA, Heintz M. The perception of unfamiliar faces and houses by chimpanzees: Influence of rotation angle. *Perception*. 2006;35(11):1473–83.
106. Martin-Malivel J, Okada K. Human and chimpanzee face recognition in chimpanzees (*Pan troglodytes*): Role of exposure and impact on categorical perception. *Behav Neurosci*. 2007;121(6):1145–55.
107. Parr L a, Hecht E, Barks SK, Preuss TM, Votaw JR. Face processing in the chimpanzee brain. *Curr Biol*. 2009;19(1):50–3.
108. Parr L a. The evolution of face processing in primates. *Philos Trans R Soc Lond B Biol Sci*. 2011;366(1571):1764–77.

109. Kendrick KM, Atkins K, Hinton MR, Broad KD, Fabre-Nys C, Keverne B. Facial and vocal discrimination in sheep. *Anim Behav.* 1995;49(6):1665–76.
110. Kendrick KM, Atkins K, Hinton MR, Heavens P, Keverne B. Are faces special for sheep? Evidence from facial and object discrimination learning tests showing effects of inversion and social familiarity. *Behav Processes.* 1996;38(1):19–35.
111. Kendrick KM. Brain asymmetries for face recognition and emotion control in sheep. *Cortex.* 2006;42(1):96–8.
112. Kendrick KM, da Costa a P, Leigh a E, Hinton MR, Peirce JW. Sheep don't forget a face. *Nature.* 2011;414(6860):165–6.
113. Broad KD, Mimmack ML, Kendrick KM. Is right hemisphere specialization for face discrimination specific to humans? *Eur J Neurosci.* 2000;12(2):731–41.
114. Kendrick KM, Baldwin A. Cells in temporal cortex of conscious sheep can respond preferentially to the sight of faces. *Science.* 1987;236(4800):448–50.
115. Peirce JW, Kendrick KM. Functional asymmetry in sheep temporal cortex. *Neuroreport.* 2002;13(18):2395–9.
116. Peirce JW, Leigh a E, Kendrick KM. Configurational coding, familiarity and the right hemisphere advantage for face recognition in sheep. *Neuropsychologia.* 2000;38(4):475–83.
117. Poldrack RA, Mumford JA, Nichols TE. *Handbook of Functional MRI Data Analysis.* Cambridge University Press.; 2011.
118. Ogawa S, Lee TM, Kay AR, Tank DW. Brain magnetic resonance imaging with contrast dependent on blood oxygenation. *Proc Natl Acad Sc.* 1990;87(24):9868–72.
119. Menon RS. Imaging function in the working brain with fMRI. *Current Opinion in Neurobiology.* 2001. p. 630–6.
120. Logothetis NK, Pauls J, Augath M, Trinath T, Oeltermann A. Neurophysiological investigation of the basis of the fMRI signal. *Nature.* 2001;412(6843):150–7.
121. Martin C, Martindale J, Berwick J, Mayhew J. Investigating neural-hemodynamic coupling and the hemodynamic response function in the awake rat. *Neuroimage.* 2006;32(1):33–48.
122. Berns GS, Brooks AM, Spivak M. Functional MRI in awake unrestrained dogs. *PLoS One.* 2012;7(5).
123. Diener E. Neuroimaging: Voodoo, new phrenology, or scientific breakthrough? Introduction to special section on fMRI. *Perspect Psychol Sci [Internet].* 2010 Dec 7 [cited 2013 Nov 12];5(6):714–5.
124. Page MPA. What can't functional neuroimaging tell the cognitive psychologist? *Cortex.* 2006;42:428–43.

125. Berman MG, Jonides J, Nee DE. Studying mind and brain with fMRI. *Soc Cogn Affect Neurosci.* 2006;1(2):158–61.
126. Mather M, Cacioppo JT, Kanwisher N. How fMRI can inform cognitive theories. *Perspect Psychol Sci.* 2013;8(1):108–13.
127. Tóth L, Gácsi M, Miklósi Á, Bogner P, Repa I. Awake dog brain magnetic resonance imaging. *J Vet Behav Clin Appl Res.* 2009;4:50.
128. Bunford N, Andics A, Kis A, Miklósi Á, Gácsi M. *Canis familiaris* As a Model for Non-Invasive Comparative Neuroscience. *Trends in Neurosciences.* 2017. p. 438–52.
129. Berns GS, Brooks A, Spivak M. Replicability and heterogeneity of awake unrestrained canine fMRI responses. *PLoS One* [Internet]. 2013 Jan [cited 2014 Apr 28];8(12):e81698.
130. Berns GS, Brooks AM, Spivak M. Scent of the familiar: An fMRI study of canine brain responses to familiar and unfamiliar human and dog odors. *Behav Processes* [Internet]. Elsevier B.V.; 2014.
131. Berns GS, Brooks AM, Spivak M, Levy K. Functional MRI in Awake Dogs Predicts Suitability for Assistance Work. *Sci Rep.* 2017;7.
132. Andics A, Gácsi M, Faragó T, Kiz A, Miklósi Á. Report Voice-Sensitive Regions in the Dog and Human Brain Are Revealed by Comparative fMRI. *Curr Biol.* 2014;24:1–5.
133. Andics A, Gábor A, Gácsi M, Faragó T, Szabó D, Miklósi Á. Neural mechanisms for lexical processing in dogs. *Science* (80-). 2016;353(6303):1030–2.
134. Andics A, Miklósi Á. Neural processes of vocal social perception: Dog-human comparative fMRI studies. *Neuroscience and Biobehavioral Reviews.* 2018. p. 54–64.
135. Huber L, Lamm C. Understanding dog cognition by functional magnetic resonance imaging. *Learn Behav* [Internet]. *Learning & Behavior*; 2017;1–2.
136. Martinez AM, Benavente R. The AR face database. *CVC Tech Rep.* 1998;24.
137. Peirce JW. PsychoPy-Psychophysics software in Python. *J Neurosci Methods.* 2007;162(1-2):8–13.
138. Datta R, Lee J, Duda J, Avants BB, Vite CH, Tseng B, et al. A Digital Atlas of the Dog Brain. *PLoS One.* 2012;7(12).
139. Worsley KJ. Statistical analysis of activation images. In: Jezzard P, Matthews PM, Smith SM, editors. *Functional MRI: an introduction to methods.* New York: Oxford University Press; 2001. p. 251–70.
140. Palazzi X. *The Beagle Brain in Stereotaxic Coordinates.* New York: Springer; 2011. 115 p.

141. Jack RE, Garrod OGB, Schyns PG. Dynamic facial expressions of emotion transmit an evolving hierarchy of signals over time. *Curr Biol* [Internet]. Elsevier Ltd; 2014;24(2):187–92.
142. Lundqvist D, Flykt A, Öhman A. The Karolinska Directed Emotional Faces - KDEF, CD ROM from Department of Clinical Neuroscience, Psychology section. Karolinska Institut, ISBN 91-630-7164-9. 1998;
143. Hanke M, Halchenko YO, Sederberg PB, Hanson SJ, Haxby J V., Pollmann S. PyMVPA: A python toolbox for multivariate pattern analysis of fMRI data. *Neuroinformatics*. 2009;7(1):37–53.
144. Connolly AC, Guntupalli JS, Gors J, Hanke M, Halchenko YO, Wu Y-C, et al. The representation of biological classes in the human brain. *J Neurosci* [Internet]. 2012;32(8):2608–18.
145. Pascalis O, de Haan M, Nelson C a. Is face processing species-specific during the first year of life? *Science* [Internet]. 2002;296(5571):1321–3.
146. Dilks DD, Cook P, Weiller SK, Berns HP, Spivak M, Berns GS. Awake fMRI reveals a specialized region in dog temporal cortex for face processing. *PeerJ* [Internet]. 2015;3:e1115.
147. Cuaya L V., Hernández-Pérez R, Concha L. Our Faces in the Dog's Brain: Functional Imaging Reveals Temporal Cortex Activation during Perception of Human Faces. *PLoS One*. 2016;11(3):e0149431.
148. Vuilleumier P, Armony JL, Driver J, Dolan RJ. Distinct spatial frequency sensitivities for processing faces and emotional expressions. *Nat Neurosci*. 2003;6(6):624–31.
149. Fusar-Poli P, Placentino A, Carletti F, Landi P, Allen P, Surguladze S, et al. Functional atlas of emotional faces processing: A voxel-based meta-analysis of 105 functional magnetic resonance imaging studies. *J Psychiatry Neurosci*. 2009;34(6):418–32.
150. Adolphs R. Neural systems for recognizing emotion. *Curr Opin Neurobiol*. 2002;12(2):169–77.
151. Tanibuchi I, Goldman-Rakic PS. Dissociation of spatial-, object-, and sound-coding neurons in the mediodorsal nucleus of the primate thalamus. *J Neurophysiol*. 2003;89(2):1067–77.
152. Tong F, Nakayama K, Moscovitch M, Weinrib O, Kanwisher N. Response properties of the human fusiform face area. *Cogn Neuropsychol*. 2000;17:257–79.
153. Blonder LX, Smith CD, Davis CE, Kesler West ML, Garrity TF, Avison MJ, et al. Regional brain response to faces of humans and dogs. *Cogn Brain Res*. 2004;20(3):384–94.
154. Kanwisher N, Stanley D, Harris a. The fusiform face area is selective for faces not animals. *Neuroreport*. 1999;10(1):183–7.
155. Tsao DY, Freiwald W a, Tootell RBH, Livingstone MS. A cortical region consisting entirely of face-selective cells. *Science*. 2006;311(5761):670–4.

156. Joseph JE. Functional neuroimaging studies of category specificity in object recognition : A critical review and meta-analysis. *Cogn Affect Behav Neurosci*. 2001;1(2):119–36.
157. Törnqvist H, Kujala M V., Somppi S, Hänninen L, Pastell M, Krause CM, et al. Visual event-related potentials of dogs: A non-invasive electroencephalography study. *Anim Cogn*. 2013;16(6):973–82.
158. Racca A, Amadei E, Ligout S, Guo K, Meints K, Mills D. Discrimination of human and dog faces and inversion responses in domestic dogs (*Canis familiaris*). *Anim Cogn* [Internet]. 2010 May [cited 2014 May 27];13(3):525–33.
159. Siniscalchi M, Quaranta A, Rogers LJ. Hemispheric specialization in dogs for processing different acoustic stimuli. *PLoS One*. 2008;3(10):1–7.
160. Ratcliffe VF, Reby D. Orienting Asymmetries in Dogs' Responses to Different Communicatory Components of Human Speech. *Curr Biol* [Internet]. Elsevier Ltd; 2014;1–5.
161. Andrews TJ, Ewbank MP. Distinct representations for facial identity and changeable aspects of faces in the human temporal lobe. *Neuroimage*. 2004;23(3):905–13.
162. Allison T, Puce a, McCarthy G. Social perception from visual cues: role of the STS region. *Trends Cogn Sci* [Internet]. 2000 Jul;4(7):267–78.
163. Engell AD, Haxby J V. Facial expression and gaze-direction in human superior temporal sulcus. *Neuropsychologia*. 2007;45(14):3234–41.
164. Narumoto J, Okada T, Sadato N, Fukui K, Yonekura Y. Attention to emotion modulates fMRI activity in human right superior temporal sulcus. *Cogn Brain Res* [Internet]. 2001;12(2):225–31.
165. Siniscalchi M, Sasso R, Pepe AM, Dimatteo S, Vallortigara G, Quaranta A. Sniffing with the right nostril: Lateralization of response to odour stimuli by dogs. *Anim Behav*. 2011;82(2):399–404.
166. Quaranta A, Siniscalchi M, Vallortigara G. Asymmetric tail-wagging responses by dogs to different emotive stimuli. *Curr Biol*. 2007;17(6):199–201.
167. Siniscalchi M, Sasso R, Pepe AM, Vallortigara G, Quaranta A. Dogs turn left to emotional stimuli. *Behav Brain Res* [Internet]. Elsevier B.V.; 2010;208(2):516–21.
168. Barber AL a, Randi D, Muller C a., Huber L. The processing of human emotional faces by pet and lab dogs: Evidence for lateralization and experience effects. *PLoS One*. 2016;11(4):1–22.
169. Racca A, Guo K, Meints K, Mills DS. Reading faces: differential lateral gaze bias in processing canine and human facial expressions in dogs and 4-year-old children. *PLoS One* [Internet]. 2012 Jan [cited 2014 May 27];7(4):e36076.
170. Nagasawa M, Mitsui S, En S, Ohtani N, Ohta M, Sakuma Y, et al. Oxytocin-gaze positive loop and the coevolution of human-dog bonds. *Science* (80-). 2015;348(6232):333–6.

171. Shahrestani S, Kemp AH, Guastella AJ. The impact of a single administration of intranasal oxytocin on the recognition of basic emotions in humans: a meta-analysis. *Neuropsychopharmacology* [Internet]. Nature Publishing Group; 2013;38(10):1929–36.
172. Marsh A a., Yu HH, Pine DS, Blair RJR. Oxytocin improves specific recognition of positive facial expressions. *Psychopharmacology (Berl)*. 2010;209(3):225–32.
173. Domes G, Steiner A, Porges SW, Heinrichs M. Oxytocin differentially modulates eye gaze to naturalistic social signals of happiness and anger. *Psychoneuroendocrinology*. 2013;38(7):1198–202.
174. Törnqvist H, Somppi S, Koskela A, Krause CM, Vainio O, Kujala M V. Comparison of dogs and humans in visual scanning of social interaction. *R Soc Open Sci*. 2015;2:150341.
175. Mehrkam LR, Wynne CDL. Behavioral differences among breeds of domestic dogs (*Canis lupus familiaris*): Current status of the science. *Appl Anim Behav Sci*. 2014;155:12–27.
176. Gácsi M, McGreevy PD, Kara E, Miklósi Á. Effects of selection for cooperation and attention in dogs. *Behav Brain Funct* [Internet]. 2009;5(31):1.
177. Pongrácz P, Miklósi Á, Vida V, Csányi V. The pet dogs ability for learning from a human demonstrator in a detour task is independent from the breed and age. *Appl Anim Behav Sci*. 2005;90(3-4):309–23.
178. Wobber V, Hare B, Koler-Matznick J, Wrangham R, Tomasello M. Breed differences in domestic dogs' (*Canis familiaris*) comprehension of human communicative signals. *Interact Stud* [Internet]. 2009;10(2):206–24.
179. Kis A, Bence M, Lakatos G, Pergel E, Turcsán B, Pluijmakers J, et al. Oxytocin receptor gene polymorphisms are associated with human directed social behavior in dogs (*Canis familiaris*). *PLoS One* [Internet]. 2014;9(1):e83993.
180. Kovács K, Kis A, Topál J. Differential effects of oxytocin on social sensitivity in two distinct breeds of dogs (*Canis familiaris*). 2016;74:212–20.
181. Pessoa L, McKenna M, Gutierrez E, Ungerleider L. Neural processing of emotional faces requires attention. *Proc Natl Acad Sci U S A*. 2002;99(17):11458–63.

RESEARCH ARTICLE

Our Faces in the Dog's Brain: Functional Imaging Reveals Temporal Cortex Activation during Perception of Human Faces

Laura V. Cuaya, Raúl Hernández-Pérez, Luis Concha*

Instituto de Neurobiología, Universidad Nacional Autónoma de México, Querétaro, México

* lconcha@unam.mx



CrossMark
click for updates

OPEN ACCESS

Citation: Cuaya LV, Hernández-Pérez R, Concha L (2016) Our Faces in the Dog's Brain: Functional Imaging Reveals Temporal Cortex Activation during Perception of Human Faces. PLoS ONE 11(3): e0149431. doi:10.1371/journal.pone.0149431

Editor: Emmanuel Andreas Stamatakis, University Of Cambridge, UNITED KINGDOM

Received: July 15, 2015

Accepted: January 8, 2016

Published: March 2, 2016

Copyright: © 2016 Cuaya et al. This is an open access article distributed under the terms of the [Creative Commons Attribution License](https://creativecommons.org/licenses/by/4.0/), which permits unrestricted use, distribution, and reproduction in any medium, provided the original author and source are credited.

Data Availability Statement: All relevant data are available via Figshare (<https://dx.doi.org/10.6084/m9.figshare.2070007>).

Funding: LVC and RHP are doctoral students from Programa de Doctorado en Ciencias Biomédicas at the Universidad Nacional Autónoma de México (UNAM), and received fellowships 260381 and 260395 from the National Council of Science and Technology in Mexico (CONACyT). The funders had no role in study design, data collection and analysis, decision to publish, or preparation of the manuscript.

Abstract

Dogs have a rich social relationship with humans. One fundamental aspect of it is how dogs pay close attention to human faces in order to guide their behavior, for example, by recognizing their owner and his/her emotional state using visual cues. It is well known that humans have specific brain regions for the processing of other human faces, yet it is unclear how dogs' brains process human faces. For this reason, our study focuses on describing the brain correlates of perception of human faces in dogs using functional magnetic resonance imaging (fMRI). We trained seven domestic dogs to remain awake, still and unrestrained inside an MRI scanner. We used a visual stimulation paradigm with block design to compare activity elicited by human faces against everyday objects. Brain activity related to the perception of faces changed significantly in several brain regions, but mainly in the bilateral temporal cortex. The opposite contrast (i.e., everyday objects against human faces) showed no significant brain activity change. The temporal cortex is part of the ventral visual pathway, and our results are consistent with reports in other species like primates and sheep, that suggest a high degree of evolutionary conservation of this pathway for face processing. This study introduces the temporal cortex as candidate to process human faces, a pillar of social cognition in dogs.

Introduction

Faces provide us with valuable information about others, e.g., species, age, gender, motivational and attentional state. There is evidence from behavioral, neuropsychological and neurophysiological studies to suggest the existence of a specialized mechanism to process the perception of faces [1]. In humans, this mechanism is located in the temporal cortex, specifically in the fusiform face area [2], and fMRI studies have shown that this cerebral region responds at least twice as strongly when the participant observes faces in comparison to other classes of visual stimuli [3]. Electrophysiological studies have found that non-human primates have an anatomically and functionally equivalent region required for face perception called the inferotemporal region [4]. However, the processes involved in face perception and discrimination are not the

Competing Interests: The authors have declared that no competing interests exist.

same in all species. For example, Japanese monkeys (*Macaca fuscata*) are incapable of naturally discriminating between two human faces [5], even though they are able to discriminate between two Japanese monkey faces. Dogs (*Canis familiaris*), on the other hand, are perfectly adept at an equivalent task.

Unlike non-human primates, dogs are an excellent model to study the social cognition in a comparative approach, as they possess unique cognitive skills that make them more similar to a human infant than other species [6–10]. Although the ability to discriminate between two human faces is not exclusive to dogs (it has been observed in other species that are in close contact with humans, such as sheep), the detail of the information that a dog can acquire from a mere glimpse towards a human face, even without training [11], is extraordinary. Dogs are especially good at discriminating between two humans, even if they are both familiar to them [12], but also, they have a remarkable ability to pick up small but important signals in a human face, like the attentional state [13] (e.g., they prefer to ask for food from a human with whom they can establish eye contact), and the emotional state [14] (they can discriminate between smiling and neutral faces). Similarly, dogs spend more time looking at a new human face in an image than at a familiar one, which suggests that they can discriminate between individuals using only visual cues [15]. Also, dogs pay significantly less attention to their owner, if the owner has his or her head covered [16]. This tendency to look at a human face during interaction has not been found in other canids, not even in extremely socialized wolves [11]. Altogether, these findings show that dogs are capable of perceiving subtle traits in human faces and that they use this information to modulate their behavior.

Nevertheless, the canine cerebral correlates of face perception have not been addressed. Functional magnetic resonance imaging (fMRI) is a valuable tool to assess regional cortical activity, and has recently been successfully applied in dogs to study auditory [17], visual [18,19] and olfactory [20] processes. In this work we use fMRI to describe the cerebral correlates of human face perception in dogs. This will lead us closer to understanding the underlying cerebral activity of one of the foundations of the dog's social cognition. Our results show several brain regions involved in the processing of faces by dogs, including the bilateral temporal cortex, right frontal cortex, medial frontal cortex, thalamus and caudate nucleus.

Methods

Participants

Seven healthy dogs participated in the study (four neutered males and three females; ages 15 to 50 months). The sample included five Border Collies, one Labrador Retriever and one Golden Retriever, all recruited through local families. The main caretaker of each dog gave informed consent and the dogs lived with their human families throughout the study. All procedures were performed in compliance with international ethics and animal care guidelines, and the study was approved by the Bioethics Committee of the Institute of Neurobiology, Universidad Nacional Autónoma de México (File 26RM).

Training

All the dogs completed training prior to the imaging sessions, with the goal being that the dogs remain still inside the scanner while watching images projected during the acquisition of fMRI (Fig 1). To accomplish this, we first trained the dogs to remain still in sphinx position, with their head supported in a chin rest similar to the one reported in other studies [18]. The chin rest used is adjustable to different dog head sizes, and it helped the dogs maintain the sphinx position. The first part of the training was performed in the dog owner's house until the dog was able to stay still for five minutes. The next step consisted of training the same behavior in a

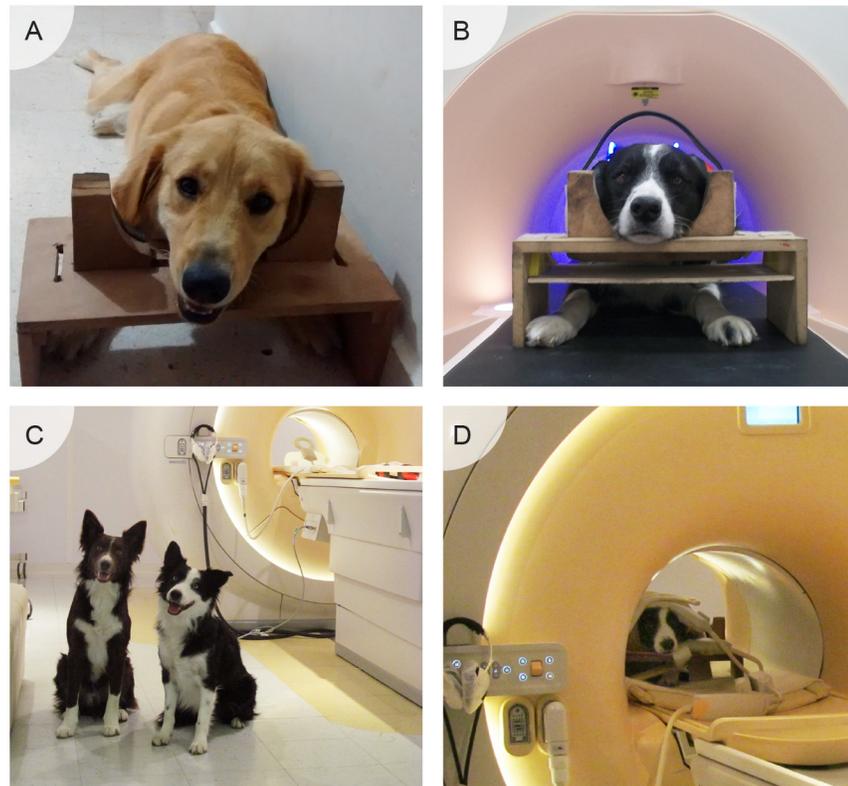


Fig 1. Training procedure for awake dog fMRI. During a period of approximately four months, dogs learned to stay still and attend to a visual stimulation paradigm within the MRI scanner. First, dogs learned to rest their chin and avoid movement (A), followed by habituation to the scanning environment, including scanner sounds and the use of protective headphones, in a mock MRI scanner (B). Next, dogs were further trained within the real MRI scanner (C) and habituated to the imaging coils (D). Upon completion of training, all dogs were able to lie still and awake for periods of up to 15 minutes.

doi:10.1371/journal.pone.0149431.g001

mock scanner. This part of the training included sounds similar to those produced by the real scanner, the use of noise protectors for dogs and staying still without seeing humans (to prepare for the projection of images). Finally, the last training step was inside the real scanner, adding the positioning of the MRI coil and projection of visual stimuli.

The three training stages were conducted under the same basic principles: at the beginning the dogs habituated to the situation and its new elements; all training sessions lasted a maximum of 15 minutes—if there were multiple sessions in a day, they were interspersed with periods of rest and play. The frequency of training sessions was, on average, once per week. We used shaping, chaining and positive reinforcement to train the behavior, and the dogs could leave the session at any time.

Stimuli

As stimuli, we used photographs of 50 human faces of both genders with a neutral expression extracted from the AR Face Database [21] (with the author's permission), and 50 everyday objects. All face images were presented in a frontal view. In order to have more natural stimuli, all photographs were in color. The images of everyday objects were original photographs. All photographs were taken under the same lighting conditions, were edited to maintain a similar size, and were adjusted to the same brightness and contrast conditions as the AR Face Database

photographs. Images were back-projected to a screen in front of the dogs, at a distance of 1.5 m (the maximum distance for a dog to be able to discriminate details on a face is close to six meters [12]). In order to preserve a natural appearance for the stimulus, the size of the projected images was similar to that of a real face (15 cm × 20 cm), as this size has been found to be adequate in other studies [12,14]. Each stimulus was presented only once in each run to avoid habituation to the images.

The visual stimulation paradigm had a block design, with each block lasting 7 s and including 4 images (Fig 2). There were two types of blocks: unfamiliar faces and everyday objects; blocks were separated by 12.25 s. The order of the blocks in each run was pseudo randomized. Each fMRI run had duration of 190 s and included 10 blocks (5 of human faces and 5 of everyday objects). Each participant observed 5 runs; in each run the types of block were presented in a different order. Visual stimulus presentation was controlled by PsychoPy2 [22]. The lights in the MRI suite were turned off during paradigm presentation. An experimenter was present in the MRI suite (out of the dog's sight) during image acquisition to ensure the dog's compliance with the task. To maximize compliance, only 1–3 runs were acquired per imaging session, with the dogs returning on subsequent days, until 5 runs were acquired successfully.

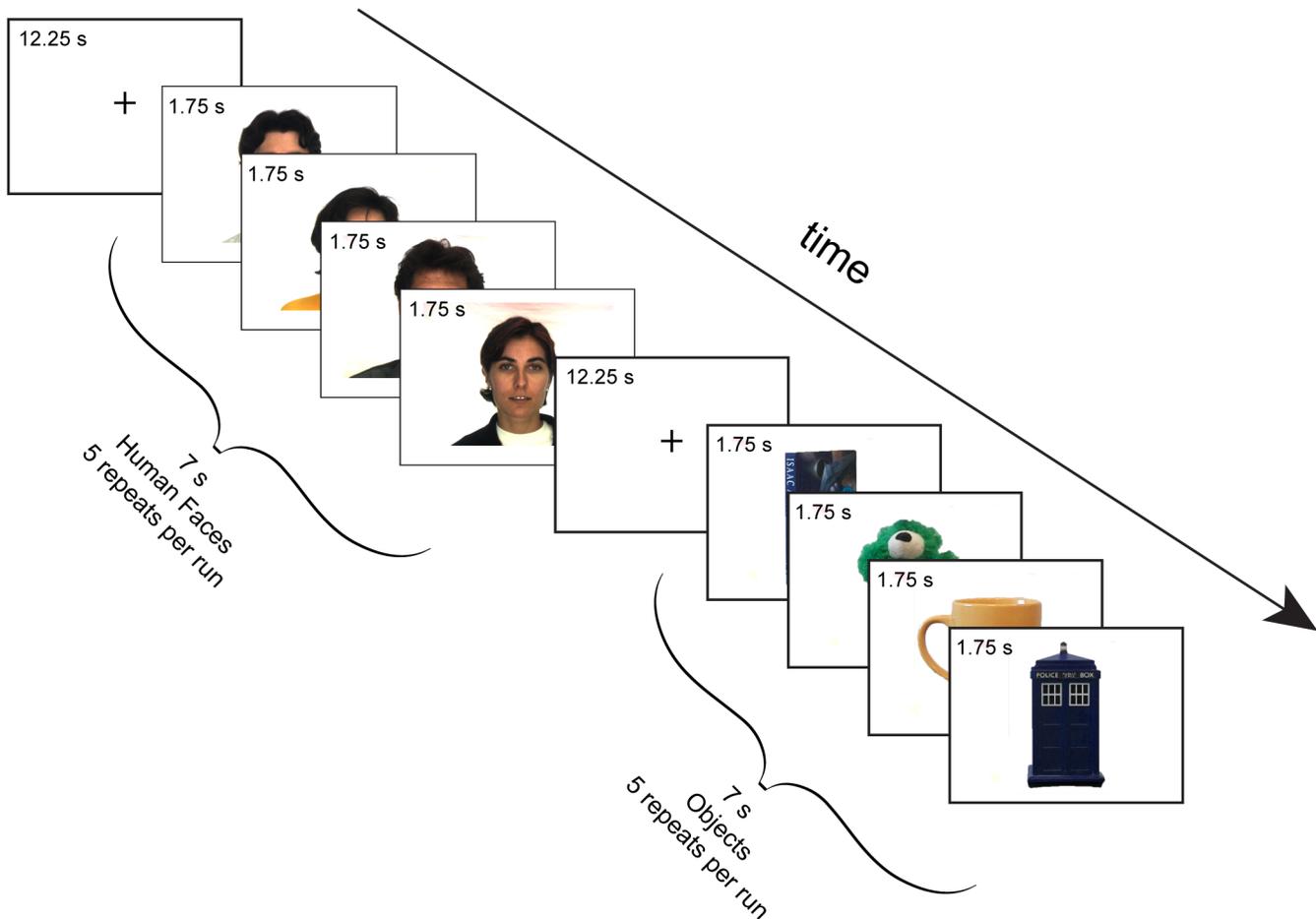


Fig 2. Visual stimulation paradigm. We used a block paradigm constituted by two types of blocks: Human faces and Objects. Each block was presented for 7 s, and it was composed of 4 different images (i.e., each image was visible for 1.75 s). At the beginning of each run and after each block, a fixation screen was presented for 12.25 s. The total duration of each run was 190 s, and each dog experienced 5 runs in total. Photographs of faces are reprinted from the AR face database [21] under a CC BY license, with permission from the author.

doi:10.1371/journal.pone.0149431.g002

Data acquisition

All images were acquired at the Institute of Neurobiology at the Universidad Nacional Autónoma de México. We used a 3 T Philips Achieva TX scanner equipped with a SENSE Flex Small coil which consists of two circular elements of 11 cm in diameter, one placed above the cranium and the second underneath the muzzle, both secured with velcro. This kind of coil was successfully used in a previous study, and it has the advantage of being able to fit any dog's head size [17]. The blood oxygen level dependent (BOLD) images covered the whole brain with 28 contiguous coronal slices acquired with a gradient-echo echo-planar imaging (EPI) sequence (TR/TE = 1750/30 ms; flip angle = 90°; FOV = 224×240 mm², acquisition matrix 112×120, resulting in 2×2×3 mm³ spatial resolution). Each run included 110 volumes and five dummy scans. Also, a standard T1-weighted structural image with a turbo spin echo sequence with 75 slices covering the whole brain (with 1×1×1 mm³ spatial resolution) was acquired for anatomical reference and registration.

Image Analysis

All functional images were preprocessed for temporal and motion correction using FSL [23] version 4.19. The brain was extracted using manual segmentation. Spatial smoothing was performed using a Gaussian kernel with FWHM = 7 mm. Motion correction was performed separately on each run. We discarded runs that showed motion throughout the scan, as defined by head rotation greater than 1° or translation greater than 3 mm [17]. Considering all sessions, less than 20% of functional images were discarded. Functional images were spatially normalized to a digital atlas of the dog's brain [24].

Statistical analyses of fMRI data were performed using the General Linear Model as implemented in FSL. The regressors in this model included stimuli vectors of human faces and everyday objects. Regressors were convolved with the canonical hemodynamic response function modeled as a Gamma function. First, each run was analyzed individually in a first level. Next, for each participant, we made a single subject fixed effect analysis with five runs. At the group level we made a random effects analysis with the seven participants. In order to describe the cerebral regions involved in the perception of human faces, we analyzed the contrasts faces vs. objects in a whole-brain, voxel-wise analysis. The resulting statistical parametric maps were threshold using random field theory [25] (thresholded at $z > 2.2$ and $p_{\text{cluster}} < 0.05$). To localize and label the cerebral structures, we used two atlases: the digital atlas of Datta et al. [24] that is derived from fifteen mesocephalic dogs (this category includes breeds similar to the ones used herein) and the Beagle Brain in Stereotaxic Coordinates of Palazzi [26]. Coordinates reported refer to the Datta atlas.

We created a sphere of 5 mm radius around the voxel with the maximum z value to extract the BOLD signal change. The BOLD responses for faces and objects derived from this spherical region of interest were compared using a two tailed paired t-test and differences were deemed significant if $p < 0.05$.

Results

The time to complete the training varied among participants because the frequency of the sessions differed and ranged from 1 to 4 months. The experimenter inside the scanner room visually monitored the dogs to make sure they were awake and attentive. As maintenance of the sphinx position requires muscle tone, loss of which would result in major head movement, the criteria used for motion correction of imaging data further guarantee that the dogs remained awake.

To describe the brain correlates of human face perception in dogs, we contrasted the activity of human faces and everyday objects (human faces > objects), which revealed two clusters (Fig 3). The first cluster (37,420 mm³) was located in the left temporal cortex and extended to the frontal cortex, the caudate nucleus and the thalamus. The second cluster (30,404 mm³) was

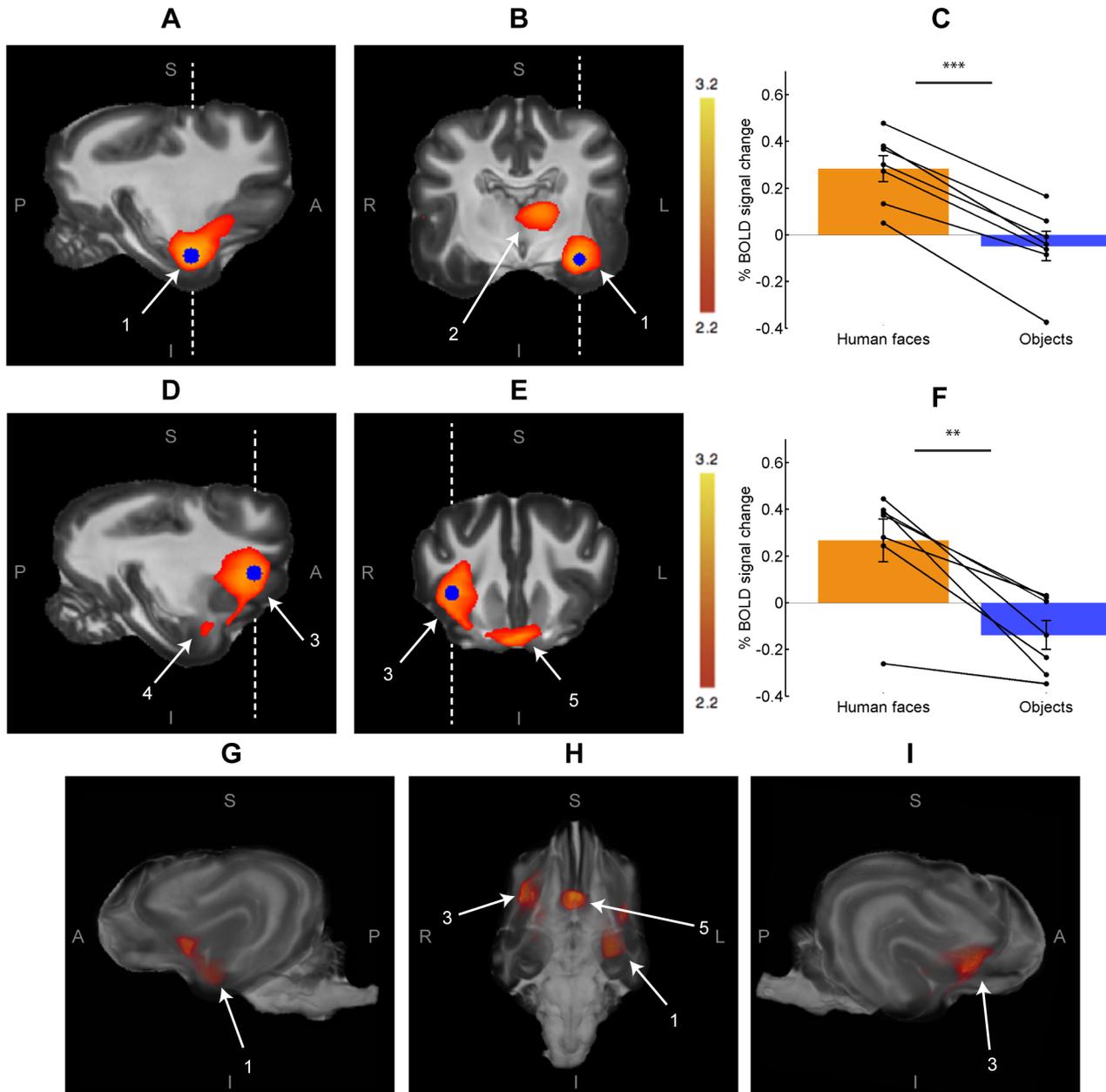


Fig 3. Human faces > Objects (n = 7). The two largest resulting clusters are shown overlaid on the Datta atlas [24]. **A.** Sagittal slice of the temporal cluster, which shows activity within the left temporal and frontal cortices. **B.** Coronal slice shows the left temporal cluster, which extends to the thalamus. **C.** BOLD signal change in a 5 mm of radius sphere around the voxel with maximum z value for the left temporal cluster (blue sphere in A and B). **D.** Sagittal slice of the frontal cluster, which is located in the right frontal temporal and cortices. **E.** Coronal slice of the frontal cluster. **F.** BOLD signal change in a 5 mm of radius sphere around the voxel with maximum z value for the right frontal cluster (blue sphere in D and E). **G-I.** Volume renderings of the same results, seen in left lateral, basal and right lateral views, respectively. S = Superior, I = Inferior, L = Left, R = Right, P = Posterior and, A = Anterior. 1 = Temporal Cortex, 2 = Thalamus, 3 = Lateral Frontal Cortex, 4 = Temporal Cortex, 5 = Medial Frontal Cortex. The oblique lines in C and F represent data of each participant, while vertical lines denote the standard error (***) < 0.001, ** < 0.01).

doi:10.1371/journal.pone.0149431.g003

located in the right frontal cortex and extended to the right temporal cortex (see [S1 Fig](#) and [S1 Table](#) for information about the location and BOLD signal change within local maxima of these clusters). All dogs showed a clearly different BOLD response to each stimulus category, which is evident from the data extracted from a sphere centered at the peak z value in each resulting cluster ([Fig 3C and 3F](#)).

The temporal cortex showed bilateral activation in the contrast human face > objects, as shown in [Fig 4](#). The left temporal lobe showed a greater extent of activation than the right temporal lobe. However, an analysis of BOLD signal of a spherical region (5 mm radius) in two homologous regions inside the temporal activations showed no inter-hemispheric asymmetry of the differential responses to faces and objects ($p = 0.95$). The opposite contrast (objects > human faces) showed no significant differences, even when the z value threshold was decreased to 1.6.

The peri-stimulus time course of the BOLD signal was extracted from a sphere (5 mm radius) centered at the voxel with the maximum z value for the contrast face > objects within the temporal cluster in each participant (blue sphere in [Fig 3A and 3B](#)). The average of all blocks for all participants showed significant differences between human faces and objects, 3.5 seconds after the start of the block; this difference was maintained for 7 seconds ([S2 Fig](#)). Interestingly, the hemodynamic response was modulated by human faces and objects in opposite directions, with an increase in response to human faces as large as the decrease in signal in response to objects. The hemodynamic response to human faces is consistent with a previous study in dogs, with a peak in the response 3–5 seconds after the stimuli [27].

At the subject level, there was variability in the location of regions most sensitive to faces ([Fig 5](#)). We specifically searched for these regions within the Sylvian gyrus bilaterally [24], and extracted BOLD signal change from spheres of 5 mm radius (see [S2 Table](#) for coordinates of each sphere). Despite slight anatomical variability, all dogs showed a very similar pattern of differential BOLD activity in response to each type of stimulus ([Fig 5D](#)).

In a separate analysis, we contrasted human faces > objects, but only within those voxels that had already shown a significant activity in response to any of the two types of visual stimuli, with respect to baseline. The cluster showing activity to any type of visual stimulus was large and, as expected, restricted to the occipital lobes ($164,443 \text{ mm}^3$). There were several regions within this large cluster that showed a differential activation favoring faces over objects ([S3 Fig](#)),

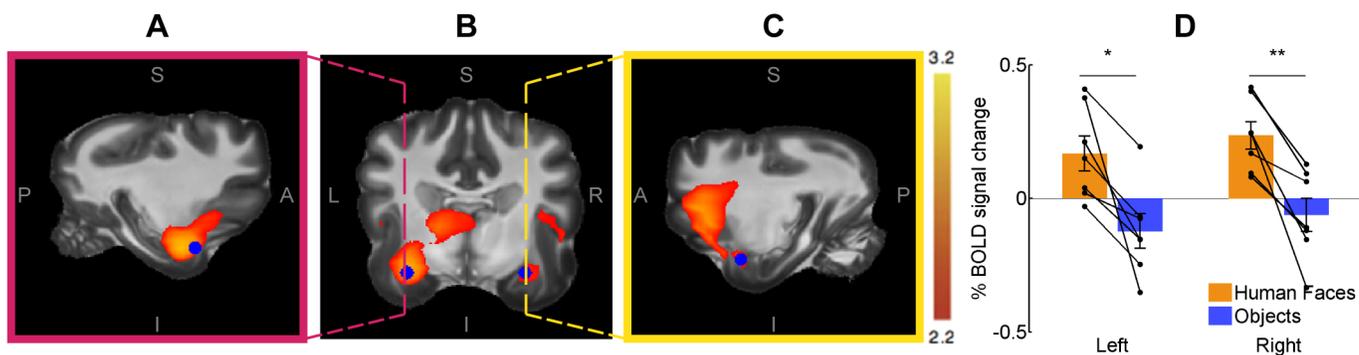


Fig 4. Bilateral temporal cortex in the contrast Human faces > Objects ($n = 7$). The cerebral activity focused in the temporal cortex is shown overlaid on the Datta atlas [24]. **A.** Left hemisphere in a sagittal slice. **B.** Bilateral temporal cortex in a coronal slice. **C.** Right hemisphere in a sagittal slice. Dashed lines in B show the location of the sagittal slices shown in A and C. **D.** BOLD signal change in a sphere of 5 mm radius sphere centered at the voxel with maximum z value for the both hemispheres (blue spheres show in A, B and C). Oblique lines represent the data of each participant and vertical lines represent standard error. * < 0.05; ** < 0.01.

doi:10.1371/journal.pone.0149431.g004

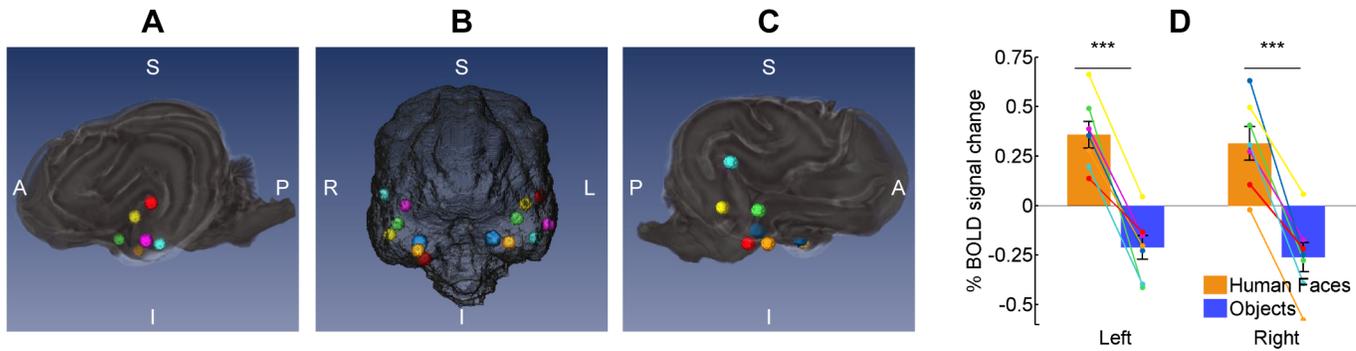


Fig 5. Location of the most sensitive region for faces in each participant in the temporal cortex. A-C: Left lateral, anterior and right lateral views showing spheres of 5 mm radius in each hemisphere, colored differently for each dog. D: BOLD signal change in both hemispheres in response to faces and objects within the sphere of each participant. Lines represent the data of each dog, colors according to spheres in A-C. Vertical lines represent the standard error (***) <math>< 0.001</math>).

doi:10.1371/journal.pone.0149431.g005

but these were only seen on uncorrected statistical maps (thresholded at $p_{\text{uncorr}} < 0.05$), and these regions were not significant after correction for multiple comparisons.

Discussion

The present study reveals fMRI evidence of cortical and subcortical activity related to visual processing of human faces in the dog brain, particularly within ventral-posterior regions of the temporal lobes (Figs 3 and 4). We suggest that this portion of the temporal cortex in dogs could be anatomically and functionally similar to regions found in other species, like humans [1], non-human primates [28] and sheep [29], which suggests a high degree of evolutionary conservation of the ventral visual pathway for face processing. The most consistent and robust face-selective activation in humans is located on the lateral side of the mid-fusiform gyrus [2] within the temporal lobe, which is in line with a recent report using similar methodology [19]. There are remarkable similarities in face processing in macaques and sheep, which suggest that they have a similar specialized mechanism for face perception localized in the temporal cortex [30]. Using fMRI, face-selective regions have been found in the inferior temporal lobe in macaques [28]. Similarly, electrophysiological studies have demonstrated that sheep have neuronal populations in the temporal cortex that respond preferentially to faces [30]. In the case of dogs, the Sylvian gyrus (ventral temporal cortex) displays robust activity to faces in comparison to objects. However, in comparison to studies performed on humans and non-human primates, the anatomical location of face sensitive regions we show in awake dogs is more variable amongst individuals (Fig 5); this variability could be due to anatomical or functional differences between subjects, but may also be due to the fact that primate studies have much higher signal-to-noise ratio than one achieved in this study. Humans, too, show some anatomic variability of FFA [31], albeit to a lesser degree than what we show in dogs. This variability was also noted in dogs in a recent study of face processing in dogs; in that study, similarly to our results, face processing regions were located within the temporal cortices in all participants [19]. It is interesting that in humans [1], non-human primates [28,32], sheep [29] and dogs, the processing of faces involves the temporal cortex, albeit not in the exact same location. Even across the primates, humans and macaques differ in terms of the location and number of regions sensitive to faces, suggesting a shift of the location of the face area throughout primate evolution [33]. While precise function of each patch sensitive to faces in the macaque brain is still unclear [33], the anterior medial patch is the only region that shows clear activity in

response to faces shown in any angle [34] making it a likely homologue to FFA in humans. Future studies are needed to test whether an analogue of these regions exists in dogs.

As has been seen in humans [1], face processing in dogs revealed activity in several brain areas beyond the temporal lobe, including the medial and lateral frontal cortex. A previous fMRI study with dogs reported activity in the medial frontal cortex related to familiar scents, especially to a familiar dog scent [20]. It is possible that the activity in the medial frontal cortex reflects familiarity with, or salience of, the kind of stimulus presented. In our case, it may be that dogs were more familiar with a human face than with objects and thus, showed enhanced activity in the medial frontal cortex. Alternatively, activation of the medial frontal cortex may be due to a greater salience of faces as compared with objects. The activity in the lateral frontal region was found mainly, but not exclusively, in the right hemisphere. There are behavioral traits that are suggestive of right hemispheric preference related to novel [35] or emotionally charged stimuli, such as listening to a thunderstorm [36] or to human commands with intonational salience [37]. The faces we used in our paradigm were not familiar to the dogs and qualified as emotionally neutral, yet it is known that these faces can often be interpreted as negative by humans [38]; the right hemispheric preference seen in our results could be due to the salience or valence assigned by dogs' perception of human faces. Nonetheless, we cannot rule out that, as with other species, the activity seen in the frontal cortex is related to other functional processes [39].

We also found activity in subcortical structures, namely in the caudate and the thalamus. The caudate activations are especially interesting, because this cerebral structure has been reported in several studies in dogs using fMRI. In the first study, the authors suggested that the caudate activation is associated with reward [27]. In a later study [18], the authors replicated the caudate activation and found that the activation was greater in service dogs when a human was showing them a sign related to a reward. In a different study, the caudate activation was related to a scent of familiar humans and dogs, but the maximum response was to the scent of a familiar human [20]. In this light, our data suggest that the caudate region is involved in reward processes, but not necessarily related to familiar stimuli. It is possible that, for a dog, observing a human face is intrinsically more rewarding than the sight of an object, in line with behavioral studies that have proven that dogs find human faces to be a salient stimulus [10]. The thalamus has been related in humans to an emotional response towards faces [40–42]. The face stimuli used in our study were neutral, although we don't have a way of knowing how dogs interpret faces and, given our current data, it is difficult to link the thalamic activity to a specific cognitive process.

There are other regions related to processing of faces in humans, such as the occipital face area and the posterior region of the superior temporal sulcus [1]. These regions are thought to be a set of stages in the hierarchical processing for face perception [43]. When we restricted our statistical analyses to regions active in response to visual stimuli (regardless their category) with respect to baseline, we found face-selective regions within the occipital lobes, (S3 Fig). However, these results were not corrected for multiple comparisons and we cannot conclude that this activity is similar to occipital face area seen in humans.

One limitation in our study is that the dogs passively viewed the stimuli; we minimized the potential of habituation by presenting each stimulus only twice throughout the experiment, but we cannot be certain if the dog has stopped paying attention. An open challenge is to receive an active behavioral response from the dogs without promoting movement. Also, we did not determine the spatial viewing pattern of images in our participants. There is evidence using eye tracking that dogs show significant differences in the number of fixations and total fixation duration between a blank screen and images, and dogs show a higher total duration time when observing a human in comparison to an object [44].

Given the importance of the faces for social behavior, we see this study as the beginning of new efforts to find the cerebral correlates of the perception and processing of faces in dogs. An important unclear issue is how dogs represent faces. In this study we focused only in human faces, mainly for the mutual attachment between dogs and humans [45,46] and because there is plenty of evidence that dogs can extract valuable information from human faces, like emotional state or identity [12,14]. The recognition of human faces in dogs may have been a crucial factor for their adaptation, given their natural anthropogenic niche, as some dogs can have more contact with human faces than with other dogs' faces [12]. The recognition of human faces by dogs could be an essential factor for establishing attachment with humans. This is supported by the evidence found so far, that dogs, and no other canids, are able to recognize and attend to human faces without training [11]. Nonetheless, it is important to recognize that, given our data, we cannot determine if the temporal cortex is involved in the representations of faces in general, as we did not include faces of other species, including dogs. A recent study [19], however, suggests that the temporal cortex is involved in processing of faces of humans, as well as dogs; our results confirm and expand these findings showing that the temporal cortex, in conjunction with frontal cortex, thalamus and caudate, is involved in the perception of human faces. Moreover, our experimental design allowed for comparison of visual stimulation to baseline activity, allowing the identification of occipital regions suggestive of face processing.

Given that face recognition is present in all major vertebrate taxa, it is possible that visual species recognition emerged early in the evolution of mammals [47]. Besides, many species exhibit a conspecific advantage (the recognition and discrimination of members of their own species more readily than other species) [47], and it is therefore possible that face recognition of humans in dogs occurs in the same specialized neural and cognitive mechanisms used to process faces of its own species. We suggest that a general face processing system is localized in the temporal cortex, while categorization between species occurs in other cerebral regions, although (given the stimulation paradigm used) our present data cannot test this.

The comparison of the cognitive processes across different species will allow us to broaden our understanding of cognition and will help us construct a bottom-up perspective focused on the underlying cerebral mechanisms [48]. The use of dogs as a model allows us to explore fascinating topics of comparative social cognition, like the refinements produced by adaptations to an anthropogenic niche. Dogs have a predisposition to cooperate with humans [6] that, combined with non-invasive methodologies, make a perfect marriage for their use as a model. More than ten years ago Miklósi, Topál & Csányi wrote about "The beginning of an adventure" [7], and thanks to them and other groups, we know more today about our best friend. This adventure now includes information derived from functional imaging studies with awake and unrestrained dogs, as pioneered by Berns, Brooks & Spivak [27]. We hope that our study contributes to a better understanding of one of the foundations of social cognition in dogs: the perception of human faces.

Supporting Information

S1 Fig. BOLD signal change in the local maxima of each of the two clusters resulting from the contrast faces > objects. The BOLD signal change was extracted from a sphere of 5 mm of radius around each local maxima (see S1 Table for corresponding spatial information). **A.** Local maxima within the Temporal cluster. **B.** Local maxima within the Frontal cluster. The vertical lines represent the standard error (* < 0.05, ** < 0.01; *** < 0.001). (TIF)

S2 Fig. Peri-stimulus BOLD time course for faces and objects in temporal cortex (n = 7). The responses of all blocks for all participants were averaged. Dotted lines mark the start and

end of the stimulation block. There are significant differences in the response between human faces and objects between 3.5 and 10.5 seconds after the presentation of the stimuli. * < 0.05 , ** < 0.01 ; *** < 0.001 .

(TIF)

S3 Fig. Human faces > Objects in visual areas (n = 7). Volume renderings of the Datta atlas (grayscale) and statistical parametric maps. Hot colors indicate the regions showing increased BOLD activity in response to visual stimuli (regardless of category), with respect to baseline. Cool colors show regions within the already identified visual areas that showed a differential activation favoring faces over objects, thresholded at $p_{\text{uncorr}} < 0.05$. **A.** Posterior view. **B.** Superior view. **C.** Lateral view of the left hemisphere. **D.** Lateral view of the right hemisphere.

(TIF)

S1 Table. Local Maxima of the temporal and frontal clusters resulting from the Contrast Faces > Objects. Coordinates are given according to the Datta atlas [24].

(PDF)

S2 Table. Localization of the center of individual spheres in the Sylvian gyrus. Coordinates are given in mm, according to Datta atlas [24].

(PDF)

Acknowledgments

Our thanks to our participants and their caregivers for their cooperation, patience and friendship: Andrea Dávila and Lourdes Guajardo (Zilla), Ariadna Ríos and Ariel Mendoza (Hera), Daniel Ramírez (Kora), Lenin Ochoa and Jessica Moreno (Morris), Luis Nájera and Liza Guerrero (Morante), and of course to Odín and Kun-kun. We also thank Javier García, Ángeles Zavala, Humberto Jackson, Juan Ortiz and Erick Pasaye for their support during image acquisition, and Víctor de Lafuente, Juan Fernández Ruiz, Sarael Alcauter, Daniel Ríos, Azalea Reyes and Eduardo Rojas for their helpful comments and support during the different stages of this project. We are grateful to Dorothy Pless for proofreading and editing, and V. Garciadiego Cano for the photographs shown in Fig 1C and 1D. LVC and RHP are doctoral students from Programa de Doctorado en Ciencias Biomédicas, Universidad Nacional Autónoma de México (UNAM). Finally, we thank the reviewers for their valuable suggestions and comments that improved this study.

Author Contributions

Conceived and designed the experiments: LVC RHP LC. Performed the experiments: LVC RHP LC. Analyzed the data: LVC LC. Contributed reagents/materials/analysis tools: RHP LC. Wrote the paper: LVC RHP LC.

References

1. Kanwisher N, Yovel G. The fusiform face area: a cortical region specialized for the perception of faces. *Philos Trans R Soc Lond B Biol Sci.* 2006; 361: 2109–28. doi: [10.1098/rstb.2006.1934](https://doi.org/10.1098/rstb.2006.1934) PMID: [17118927](https://pubmed.ncbi.nlm.nih.gov/17118927/)
2. Kanwisher N, McDermott J, Chun MM. The fusiform face area: a module in human extrastriate cortex specialized for face perception. *J Neurosci.* 1997; 17: 4302–4311. doi: [10.1098/Rstb.2006.1934](https://doi.org/10.1098/Rstb.2006.1934) PMID: [9151747](https://pubmed.ncbi.nlm.nih.gov/9151747/)
3. Kanwisher N. Functional specificity in the human brain: A window into the functional architecture of the mind. *Proc Natl Acad Sci.* 2010; 107: 11163–70. doi: [10.1073/pnas.1005062107](https://doi.org/10.1073/pnas.1005062107) PMID: [20484679](https://pubmed.ncbi.nlm.nih.gov/20484679/)
4. Parr LA. The evolution of face processing in primates. *Philos Trans R Soc Lond B Biol Sci.* 2011; 366: 1764–77. doi: [10.1098/rstb.2010.0358](https://doi.org/10.1098/rstb.2010.0358) PMID: [21536559](https://pubmed.ncbi.nlm.nih.gov/21536559/)

5. Sugita Y. Face perception in monkeys reared with no exposure to faces. *Proc Natl Acad Sci U S A*. 2008; 105: 394–8. doi: [10.1073/pnas.0706079105](https://doi.org/10.1073/pnas.0706079105) PMID: [18172214](https://pubmed.ncbi.nlm.nih.gov/18172214/)
6. Hare B, Tomasello M. Human-like social skills in dogs? *Trends Cogn Sci*. 2005; 9: 439–44. doi: [10.1016/j.tics.2005.07.003](https://doi.org/10.1016/j.tics.2005.07.003) PMID: [16061417](https://pubmed.ncbi.nlm.nih.gov/16061417/)
7. Miklósi A, Topál J, Csányi V. Comparative social cognition: what can dogs teach us? *Anim Behav*. 2004; 67: 995–1004. doi: [10.1016/j.anbehav.2003.10.008](https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2003.10.008)
8. Topál J, Gergely G, Erdohegyi A, Csibra G, Miklósi A. Differential sensitivity to human communication in dogs, wolves, and human infants. *Science* (80-). 2009; 325: 1269–72. doi: [10.1126/science.1176960](https://doi.org/10.1126/science.1176960)
9. Bräuer J, Kaminski J, Riedel J, Call J, Tomasello M. Making Inferences about the location of hidden food: Social dog, causal ape. *J Comp Psychol*. 2006; 120: 38–47. doi: [10.1037/0735-7036.120.1.38](https://doi.org/10.1037/0735-7036.120.1.38) PMID: [16551163](https://pubmed.ncbi.nlm.nih.gov/16551163/)
10. Miklósi Á. Dog behavior, evolution and cognition. New York: Oxford University Press; 2007.
11. Miklósi Á, Kubinyi E, Topál J, Gácsi M, Virányi Z, Csányi V. A simple reason for a big difference: wolves do not look back at humans, but dogs do. *Curr Biol*. 2003; 13: 763–766. PMID: [12725735](https://pubmed.ncbi.nlm.nih.gov/12725735/)
12. Huber L, Racca A, Scaf B, Virányi Z, Range F. Discrimination of familiar human faces in dogs (*Canis familiaris*). *Learn Motiv*. Elsevier Ltd; 2013; 44: 258–269. doi: [10.1016/j.lmot.2013.04.005](https://doi.org/10.1016/j.lmot.2013.04.005)
13. Gácsi M, Miklód Á, Varga O, Topál J, Csányi V. Are readers of our face readers of our minds? Dogs (*Canis familiaris*) show situation-dependent recognition of human's attention. *Anim Cogn*. 2004; 7: 144–153. doi: [10.1007/s10071-003-0205-8](https://doi.org/10.1007/s10071-003-0205-8) PMID: [14669075](https://pubmed.ncbi.nlm.nih.gov/14669075/)
14. Nagasawa M, Murai K, Mogi K, Kikusui T. Dogs can discriminate human smiling faces from blank expressions. *Anim Cogn*. 2011; 14: 525–33. doi: [10.1007/s10071-011-0386-5](https://doi.org/10.1007/s10071-011-0386-5) PMID: [21359654](https://pubmed.ncbi.nlm.nih.gov/21359654/)
15. Racca A, Amadei E, Ligout S, Guo K, Meints K, Mills D. Discrimination of human and dog faces and inversion responses in domestic dogs (*Canis familiaris*). *Anim Cogn*. 2010; 13: 525–33. doi: [10.1007/s10071-009-0303-3](https://doi.org/10.1007/s10071-009-0303-3) PMID: [20020168](https://pubmed.ncbi.nlm.nih.gov/20020168/)
16. Mongillo P, Bono G, Regolin L, Marinelli L. Selective attention to humans in companion dogs, *Canis familiaris*. *Anim Behav*. Elsevier Ltd; 2010; 80: 1057–1063. doi: [10.1016/j.anbehav.2010.09.014](https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2010.09.014)
17. Andics A, Gácsi M, Faragó T, Kiz A, Miklósi Á. Report Voice-Sensitive Regions in the Dog and Human Brain Are Revealed by Comparative fMRI. *Curr Biol*. 2014; 24: 1–5.
18. Berns GS, Brooks A, Spivak M. Replicability and heterogeneity of awake unrestrained canine fMRI responses. *PLOS One*. 2013; 8: e81698. doi: [10.1371/journal.pone.0081698](https://doi.org/10.1371/journal.pone.0081698) PMID: [24324719](https://pubmed.ncbi.nlm.nih.gov/24324719/)
19. Dilks DD, Cook P, Weiller SK, Berns HP, Spivak M, Berns GS. Awake fMRI reveals a specialized region in dog temporal cortex for face processing. *PeerJ*. 2015; 3: e1115. doi: [10.7717/peerj.1115](https://doi.org/10.7717/peerj.1115) PMID: [26290784](https://pubmed.ncbi.nlm.nih.gov/26290784/)
20. Berns GS, Brooks AM, Spivak M. Scent of the familiar: An fMRI study of canine brain responses to familiar and unfamiliar human and dog odors. *Behav Processes*. Elsevier B.V.; 2014; doi: [10.1016/j.beproc.2014.02.011](https://doi.org/10.1016/j.beproc.2014.02.011)
21. Martinez AM, Benavente R. The AR face database. *CVC Tech Rep*. 1998; 24.
22. Peirce JW. PsychoPy-Psychophysics software in Python. *J Neurosci Methods*. 2007; 162: 8–13. doi: [10.1016/j.jneumeth.2006.11.017](https://doi.org/10.1016/j.jneumeth.2006.11.017) PMID: [17254636](https://pubmed.ncbi.nlm.nih.gov/17254636/)
23. Jenkinson M, Beckmann CF, Behrens TEJ, Woolrich MW, Smith SM. Fsl. *Neuroimage*. 2012; 62: 782–790. doi: [10.1016/j.neuroimage.2011.09.015](https://doi.org/10.1016/j.neuroimage.2011.09.015) PMID: [21979382](https://pubmed.ncbi.nlm.nih.gov/21979382/)
24. Datta R, Lee J, Duda J, Avants BB, Vite CH, Tseng B, et al. A Digital Atlas of the Dog Brain. *PLOS One*. 2012; 7. doi: [10.1371/journal.pone.0052140](https://doi.org/10.1371/journal.pone.0052140)
25. Worsley KJ. Statistical analysis of activation images. In: Jezzard P, Matthews PM, Smith SM, editors. *Functional MRI: an introduction to methods*. New York: Oxford University Press; 2001. pp. 251–270.
26. Palazzi X. *The Beagle Brain in Stereotaxic Coordinates*. New York: Springer; 2011.
27. Berns GS, Brooks AM, Spivak M. Functional MRI in awake unrestrained dogs. *PLOS One*. 2012; 7. doi: [10.1371/journal.pone.0038027](https://doi.org/10.1371/journal.pone.0038027)
28. Tsao DY, Freiwald WA, Knutsen TA, Mandeville JB, Tootell RBH. Faces and objects in macaque cerebral cortex. *Nat Neurosci*. 2003; 6: 989–95. doi: [10.1038/nn1111](https://doi.org/10.1038/nn1111) PMID: [12925854](https://pubmed.ncbi.nlm.nih.gov/12925854/)
29. Kendrick KM, da Costa AP, Leigh E, Hinton MR, Peirce JW. Sheep don't forget a face. *Nature*. 2001; 414: 165–6. doi: [10.1038/35102669](https://doi.org/10.1038/35102669) PMID: [11700543](https://pubmed.ncbi.nlm.nih.gov/11700543/)
30. Tate AJ, Fischer H, Leigh AE, Kendrick KM. Behavioural and neurophysiological evidence for face identity and face emotion processing in animals. *Philos Trans R Soc Lond B Biol Sci*. 2006; 361: 2155–2172. doi: [10.1098/rstb.2006.1937](https://doi.org/10.1098/rstb.2006.1937) PMID: [17118930](https://pubmed.ncbi.nlm.nih.gov/17118930/)
31. Saxe R, Brett M, Kanwisher N. Divide and conquer: A defense of functional localizers. *Neuroimage*. 2006; 30: 1088–1096. doi: [10.1016/j.neuroimage.2005.12.062](https://doi.org/10.1016/j.neuroimage.2005.12.062) PMID: [16635578](https://pubmed.ncbi.nlm.nih.gov/16635578/)

32. Parr LA, Hecht E, Barks SK, Preuss TM, Votaw JR. Face processing in the chimpanzee brain. *Curr Biol*. Elsevier Ltd; 2009; 19: 50–3. doi: [10.1016/j.cub.2008.11.048](https://doi.org/10.1016/j.cub.2008.11.048)
33. Tsao DY, Moeller S, Freiwald WA. Comparing face patch systems in macaques and humans. *Proc Natl Acad Sci U S A*. 2008; 105: 19514–19519. doi: [10.1073/pnas.0809662105](https://doi.org/10.1073/pnas.0809662105) PMID: [19033466](https://pubmed.ncbi.nlm.nih.gov/19033466/)
34. Freiwald WA, Tsao DY. Functional Compartmentalization and Viewpoint Generalization Within the Macaque Face-Processing System. *Science* (80-). 2010; 330: 845–852.
35. Siniscalchi M, Sasso R, Pepe AM, Dimatteo S, Vallortigara G, Quaranta A. Sniffing with the right nostril: Lateralization of response to odour stimuli by dogs. *Anim Behav*. 2011; 82: 399–404. doi: [10.1016/j.anbehav.2011.05.020](https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2011.05.020)
36. Siniscalchi M, Quaranta A, Rogers LJ. Hemispheric specialization in dogs for processing different acoustic stimuli. *PLOS One*. 2008; 3: 1–7. doi: [10.1371/journal.pone.0003349](https://doi.org/10.1371/journal.pone.0003349)
37. Ratcliffe VF, Reby D. Orienting Asymmetries in Dogs' Responses to Different Communicatory Components of Human Speech. *Curr Biol*. Elsevier Ltd; 2014; 1–5. doi: [10.1016/j.cub.2014.10.030](https://doi.org/10.1016/j.cub.2014.10.030)
38. Lee E, Kang JI, Park IH, Kim JJ, An SK. Is a neutral face really evaluated as being emotionally neutral? *Psychiatry Res*. 2008; 157: 77–85. doi: [10.1016/j.psychres.2007.02.005](https://doi.org/10.1016/j.psychres.2007.02.005) PMID: [17804083](https://pubmed.ncbi.nlm.nih.gov/17804083/)
39. Fuster J. *The prefrontal cortex*. Fourth. Londres: Elsevier; 2008.
40. Vuilleumier P, Armony JL, Driver J, Dolan RJ. Distinct spatial frequency sensitivities for processing faces and emotional expressions. *Nat Neurosci*. 2003; 6: 624–631. doi: [10.1038/nn1057](https://doi.org/10.1038/nn1057) PMID: [12740580](https://pubmed.ncbi.nlm.nih.gov/12740580/)
41. Fusar-Poli P, Placentino A, Carletti F, Landi P, Allen P, Surguladze S, et al. Functional atlas of emotional faces processing: A voxel-based meta-analysis of 105 functional magnetic resonance imaging studies. *J Psychiatry Neurosci*. 2009; 34: 418–432. PMID: [19949718](https://pubmed.ncbi.nlm.nih.gov/19949718/)
42. Adolphs R. Neural systems for recognizing emotion. *Curr Opin Neurobiol*. 2002; 12: 169–177. doi: [10.1016/S0959-4388\(02\)00301-X](https://doi.org/10.1016/S0959-4388(02)00301-X) PMID: [12015233](https://pubmed.ncbi.nlm.nih.gov/12015233/)
43. Haxby J, Hoffman E, Gobbini M. The distributed human neural system for face perception. *Trends Cogn Sci*. 2000; 4: 223–233. Available: <http://www.ncbi.nlm.nih.gov/pubmed/10827445> PMID: [10827445](https://pubmed.ncbi.nlm.nih.gov/10827445/)
44. Somppi S, Törnqvist H, Hänninen L, Krause C, Vainio O. Dogs do look at images: eye tracking in canine cognition research. *Anim Cogn*. 2012; 15: 163–74. doi: [10.1007/s10071-011-0442-1](https://doi.org/10.1007/s10071-011-0442-1) PMID: [21861109](https://pubmed.ncbi.nlm.nih.gov/21861109/)
45. Topál J, Miklósi Á, Csányi V, Dóka A. Attachment Behavior in Dogs (*Canis familiaris*): A New Application of Ainsworth 's (1969) Strange Situation Test. 1998; 112: 219–229.
46. Nagasawa M, Kikusui T, Onaka T, Ohta M. Dog's gaze at its owner increases owner's urinary oxytocin during social interaction. *Horm Behav*. 2009; 55: 434–441. doi: [10.1016/j.yhbeh.2008.12.002](https://doi.org/10.1016/j.yhbeh.2008.12.002) PMID: [19124024](https://pubmed.ncbi.nlm.nih.gov/19124024/)
47. Leopold DA, Rhodes G. A comparative view of face perception. *J Comp Psychol*. 2010; 124: 233–251. doi: [10.1037/a0019460](https://doi.org/10.1037/a0019460) PMID: [20695655](https://pubmed.ncbi.nlm.nih.gov/20695655/)
48. De Waal FBM, Ferrari PF. Towards a bottom-up perspective on animal and human cognition. *Trends Cogn Sci*. Elsevier Ltd; 2010; 14: 201–207. doi: [10.1016/j.tics.2010.03.003](https://doi.org/10.1016/j.tics.2010.03.003)