

UNIVERZA NA PRIMORSKEM
FAKULTETA ZA MATEMATIKO, NARAVOSLOVJE IN
INFORMACIJSKE TEHNOLOGIJE

ZAKLJUČNA NALOGA

AMIGDALA KOT SREDIŠČE V NEVRONSKI MREŽI,
KI JE POMEMBNA ZA NAŠE SOCIALNO ŽIVLJENJE

JANA DOLENC

UNIVERZA NA PRIMORSKEM
FAKULTETA ZA MATEMATIKO, NARAVOSLOVJE IN
INFORMACIJSKE TEHNOLOGIJE

Zaključna naloga

**Amigdala kot središče v nevronske mreži, ki je pomembna za
naše socialno življenje**

(The amygdala as a centre in brain networks that support our social life)

Ime in priimek: Jana Dolenc

Študijski program: Biopsihologija

Mentor: izr. prof. dr. Anton Grad

Koper, avgust 2018

Ključna dokumentacijska informacija

Ime in PRIIMEK: Jana DOLENC

Naslov zaključne naloge: Amigdala kot središče v nevronske mreži, ki je pomembna za naše socialno življenje

Kraj: Koper

Leto: 2018

Število listov: 65 Število slik: 6

Število referenc: 190

Mentor: izr. prof. dr. Anton Grad

Ključne besede: amigdala, socialni možgani, frontotemporalna demenca, socialne mreže, socialna kognicija

Izvleček:

Amigdala ima v socialnem življenju osrednjo vlogo, saj je povezana s skoraj vsemi deli možganov, ki so pomembni za socialno kognicijo. Ljudje s poškodbami amigdale in z njo povezanih struktur so prikrajšani na širokem področju socialnega procesiranja.

Avtorica v zaključnem delu poda razlago o vlogi amigdale, kot središča v nevronske mreži možganov in njeno povezavo s socialnim življenjem. Osredotoči se predvsem na povezave, ki jih amigdala tvori z drugimi deli možganov in procese socialne kognicije, ki te nadzorujejo. Študentka navede tudi posledice disfunkcij in poškodb teh možganskih struktur.

Amigdala deluje skupaj s široko mrežo drugih možganskih regij, ki so prav tako pomembne pri socialni kogniciji. Kot skupino jih pogosto poimenujejo »socialni možgani«. S serijo eksperimentov na živalih in funkcionalnih eksperimentov na ljudeh in primatih, so izdelali nevroanatomski okvir, v katerem amigdala nadzira omrežje socialne percepcije, pripadnosti in averzije, tri različne kortikolimbicne mreže z nepovezanimi socialnimi funkcijami. Znotraj socialnih možganov najverjetneje obstaja široka delitev dela med posameznimi omrežji, ki jih nadzoruje amigdala ter drugimi omrežji pomembnimi za socialno kognicijo, ki niso povezana z amigdalo. Številne strukture znotraj omrežij amigdale, igrajo vloge v mentalnih procesih kot je čustvovanje ter drugih procesih vključenih v učenje, zaznavanje objektov, pozornost, in spomin. Na socialnem področju,

amigdalo obravnavajo kot središče, kjer se ti procesi srečajo in so uporabljeni za dekodiranje informacij, ki jih posameznik prejme od drugih ljudi.

Key words documentation

Name and SURNAME: Jana DOLENC

Title of the final project paper: The amygdala as a centre in brain networks that support our social life

Place: Koper

Year: 2018

Number of pages: 65 Number of figures: 6

Number of references: 190

Mentor: Assoc. Prof. Anton Grad, PhD

Keywords: amygdala, social brain, frontotemporal dementia, social networks, social cognition

Abstract:

The amygdala plays a key role in social life due to its connections to almost every part of the brain involved in social cognition. People with lesions of the amygdala and its connected structures have deficits in a wide area of social processing.

In the final thesis the author provides an explanation about the role of the amygdala as a centre of the brain networks and its connection to social life. She focuses mainly on amygdaloid connections to other parts of the brain and the processes controlling the latter. The student also lists some of the consequences following the disfunctions and damages of these brain structures.

The amygdala works together with a wide network of other brain regions that are equally important in social cognition. As a group, these structures are often referred to as »the social brain«. With a series of experiments involving animals, as well as functional experiments with humans and primates, a neuroanatomical framework was created, in which the amygdala controls the networks of social perception, affiliation and aversion, three distinct corticolimbic networks with unconnected social functions. It is likely that within the social brain a wide division of work exists among specific networks controlled by the amygdala and other networks important for social cognition, which are not connected to the amygdala. Several structures inside amygdaloid networks play roles in mental processes, such as emotions and other processes involved in learning, object perception, attention and memory. In a social aspect the amygdala is considered as a centre

where those processes meet and are then used to decode information an individual receives from others.

ZAHVALA

Svoje delo posvečam Tebi Očka.

Hvala Ti!

KAZALO VSEBINE

1	UVOD.....	1
2	SOCIALNI MOŽGANI.....	3
2.1	Struktura socialnih možganov.....	3
2.1.1	Velikost.....	3
2.1.2	Regije socialnih možganov.....	4
2.2	Socialna kognicija.....	5
2.2.1	Funkcija socialnih možganov	5
3	AMIGDALA	6
3.1	Struktura	6
3.2	Povezanost amigdale z drugimi možganskimi sistemi	6
3.3	Vloga amigdale.....	7
3.4	Študije lezij amigdale	8
4	MOŽGANSKA OMREŽJA S SREDIŠČEM V AMIGDALI, KI SO POMEMBNA ZA SOCIALNO ŽIVLJENJE.....	10
4.1	Povezave, ki izhajajo iz amigdale in podpirajo socialno percepcijo	11
4.1.1	Dokazi anatomskega sledenja v omrežju, ki podpira socialno percepcijo	11
4.1.2	Dokazi funkcionalnega nevrološkega slikanja in elektrofiziologije v omrežju, ki podpira socialno percepcijo	12
4.2	Povezave, ki izhajajo iz amigdale in podpirajo socialno pripadnost.....	18
4.2.1	Dokazi anatomskega sledenja v omrežju, ki podpira socialno pripadnost.....	18
4.2.2	Dokazi funkcionalnega nevrološkega slikanja in elektrofiziologije v omrežju, ki podpira socialno pripadnost.....	19
4.3	Povezave, ki izhajajo iz amigdale in podpirajo socialno averzijo	22
4.3.1	Dokazi anatomskega sledenja v omrežju, ki podpira socialno averzijo	22
4.3.2	Dokazi funkcionalnega nevrološkega slikanja in elektrofiziologije v omrežju, ki podpira socialno averzijo.....	23
4.4	Moč povezav v intrinzičnih omrežjih, ki služi socialni percepciji in pripadnosti ter predvideva večje, kompleksnejše socialne mreže pri zdravih posameznikih.....	26
5	NEVROPSIHOLOŠKE LEZIJE IN FRONTOTEMPORALNA DEMENCA	27
5.1	Nevropsihološke lezije in mreža, ki podpira socialno percepcijo	27
5.2	Nevropsihološke lezije in mreža, ki podpira socialno pripadnost	28
5.2.1	Empatija in izguba empatije pri nevrodegenerativnih stanjih	29
5.2.2	Osebnostne značilnosti in sprejemljivost ob nevrodegenerativnih stanjih.....	30
5.3	Nevropsihološke lezije in mreža, ki podpira socialno averzijo	30
6	NEAMIGDALSKA OMREŽJA	32
6.1	Mentalizacijsko omrežje.....	32
6.2	Zrcalno omrežje	33

6.3 Ventromedialni in dorzomedialni prefrontalni korteks	34
7 ZAKLJUČEK	35
8 LITERATURA IN VIRI.....	37

KAZALO SLIK

<i>Slika 2.01.</i> Komponente socialnih možganov.....	4
<i>Slika 4.01.</i> Podregije amigdale in mreže, ki služijo socialni kogniciji.....	10
<i>Slika 4.02.</i> Povezave z amigdalo, ki podpirajo socialno percepcijo.....	11
<i>Slika 4.03.</i> Povezave z amigdalo, ki podpirajo socialno pripadnost.....	19
<i>Slika 4.04.</i> Povezave z amigdalo, ki podpirajo socialno averzijo.....	22
<i>Slika 6.01.</i> Mentalizacijsko in zrcalno omrežje.....	32

1 UVOD

Sposobnost ustvarjanja in ohranjanja raznolikih socialnih odnosov je ključna za preživetje primatov. Družbene spretnosti so še posebno pomembne pri ljudeh. Socialni odnosi imajo pri človeku vlogo varovalnih dejavnikov, saj napovedujejo širok nabor pozitivnih zdravstvenih izidov (House, Landis in Umberson, 1988). Po drugi strani pa osamljenost ubija (Hawkley in Cacioppo, 2010).

Več raziskav na opicah (Barton, 2006; Barton in Aggleton, 2000, po Bickart, Dickerson in Barrett, 2014), je večje socialne mreže povežalo z obsežnejšimi možganskimi regijami, odgovornimi za spoprijemanje z zahtevami kompleksnega socialnega življenja. Mednje umeščamo tudi amigdalo (Bickart, Dickerson in Barrett, 2014). Individualne razlike v velikosti le-te lahko pri človeku napovedo raznolikost, velikost in kompleksnost socialnih mrež (Bickart, Wright, Dautoff, Dickerson in Barrett, 2011).

Amigdala je del limbičnega sistema. Slednji predstavlja skupino jeder, ki večinoma ležijo v predelu možganov pod anteriornimi regijami neokorteksa (Kolb in Whishaw, 2003). Amigdaloidni kompleks je sestavljen iz številnih med seboj nepovezanih jeder. Vsako izmed njih ima najverjetneje specifične funkcije. Povezujejo jih z emocionalnimi, olfaktornimi in visceralnimi dogodki (Kolb in Whishaw, 2003). Amigdala tvori recipročne povezave z mnogimi predeli možganov, med temi pa je verjetno najpomembnejša prefrontalna možganska skorja (Bickart idr., 2014).

Amigdala deluje skupaj s široko mrežo drugih možganskih regij, ki so prav tako pomembne pri socialni kogniciji. Kot skupino jih pogosto poimenujejo »socialni možgani« (Bickart idr., 2014). Tako pri primatih, kot tudi pri človeku ima amigdala za socialno življenje osrednjo vlogo (Kanai, Bahrami, Roylance in Rees 2011; Sallet idr., 2011; Von Der Heide, Vyas in Olson 2014). Raziskave na opicah razkrivajo, da je povezana s skoraj vsemi deli socialnih možganov (Bickart idr., 2014). Organiziranost povezav znotraj socialnih možganov amigdalo umešča na osrednji položaj za modulacijo številnih možganskih omrežij, ki so pomembna za normalno socialno kognicijo (Bickart idr., 2014). S serijo eksperimentov na živalih in funkcionalnih eksperimentov na ljudeh in primatih, so izdelali nevroanatomski okvir, v katerem amigdala nadzira tri različne kortikolimbične mreže z nepovezanimi socialnimi funkcijami (Bickart idr., 2014).

Prva med njimi je mreža, ki podpira percepcijo. Ta glede na pretekle izkušnje in trenutne cilje posameznika, izvaja senzorne procese, vključene v zaznavanje, dekodiranje in interpretacijo socialnih signalov drugih ljudi (Bickart idr., 2014). Druga je mreža, ki podpira pripadnost in je pomembna pri procesih, povezanih z motivacijo za prosocialno

vedenje (Bickart idr., 2014). Zadnja je mreža, ki podpira socialno averzijo. Pomembna je pri procesih, ki omogočajo izogibajoče vedenje, kot na primer izogibanje tujcem, ki ne delujejo zaupanja vredni (Bickart idr., 2014).

S preučevanjem pacientov s frontotemporalno demenco (FTD) so raziskovalci odkrili pomembno vlogo, ki jo pri socialni kogniciji igrajo omrežja, ki podpirajo socialno percepcijo, pripadnost in averzijo (Bickart, Brickhouse, Negreira, Sapolsky, Barrett in Dickerson, 2013). Frontotemporalna demenca je nevrodegenerativna bolezen za katero so značilne vedenjske motnje, ki kažejo na nepravilnosti v emocionalnem procesiranju. Pacienti s temporalno različico te bolezni, so še posebno občutljivi za razvoj deficitov v čustvenem procesiranju (Rosen idr., 2002).

Znotraj socialnih možganov najverjetneje obstaja široka delitev dela med posameznimi omrežji, ki jih nadzoruje amigdala ter drugimi omrežji, pomembnimi za socialno kognicijo, ki niso povezana z amigdalo. Pri sklepanju o socialnih informacijah sta zlasti pomembni dve omrežji, ki ju ne povezujejo z amigdalo. To sta zrcalno in mentalizacijsko omrežje (Bickart idr., 2014). Mentalizacijsko omrežje je pomembno pri interpretaciji v bolj abstraktnih pogojih, ko do konkretnih informacij ne moremo dostopati (Van Overwalle in Baetens, 2009, po Baetens, Vandekerckhove in Van Overwalle, 2015). Regije v mentalizacijskem omrežju imajo torej pomembno vlogo pri sklepanju o mislih, namenih in prepričanjih drugih (Buckner, Andrews-Hanna in Schacter, 2008; Saxe, 2006). Zrcalno omrežje je vpleteno v razmišljanje o drugih na podlagi konkretnih senzornih informacij (Baetens idr., 2015). Verjamejo, da regije znotraj te mreže podpirajo socialno kognitivno strategijo, ki utemelji sposobnost posameznika, da ve za cilje in namene drugih (Blakemore in Frith, 2004; Frith, 2007; Frith in Frith, 2007; Saxe, 2006) ali njihove afektivne izkušnje, ki so povezane z njihovim notranjim fizičnim stanjem (Zaki, Hennigan, Weber in Ochsner, 2010).

2 SOCIALNI MOŽGANI

Sposobnost ustvarjanja in ohranjanja raznolikih socialnih odnosov je ključna za preživetje primatov. Socialne sposobnosti so še posebno pomembne pri ljudeh, saj imajo socialni odnosi pri človeku vlogo varovalnih dejavnikov. Predvidijo lahko namreč široko paleto pozitivnih zdravstvenih izidov (House, Landis in Umberson, 1988). Nasprotno velja za osamljenost, ki je v skrajnih primerih lahko smrtonosna (Hawkley in Cacioppo, 2010). Med strukturami, ki so pomembne za socialno življenje, ima tako pri človeku kot tudi pri opicah osrednjo vlogo amigdala (Kanai, Bahrami, Roylance in Rees 2011; Sallet idr., 2011; Von Der Heide, Vyas in Olson, 2014). Omenjena struktura pa ni edina, ki je pomembno vključena v socialne procese, kar so ugotovili s pomočjo obsežnih nevroanatomskih in nevropsiholoških raziskav ter se jasno kaže na nevroloških slikah. Amigdala namreč deluje skupaj s široko mrežo drugih možganskih regij, ki so prav tako vključene v socialno kognicijo in jih kot skupino pogosto poimenujejo »socialni možgani«. Sklepajo, da je med posameznimi omrežji znotraj socialnih možganov prisotna široka delitev dela (Bickart, Dickerson in Barrett, 2014).

2.1 Struktura socialnih možganov

2.1.1 Velikost

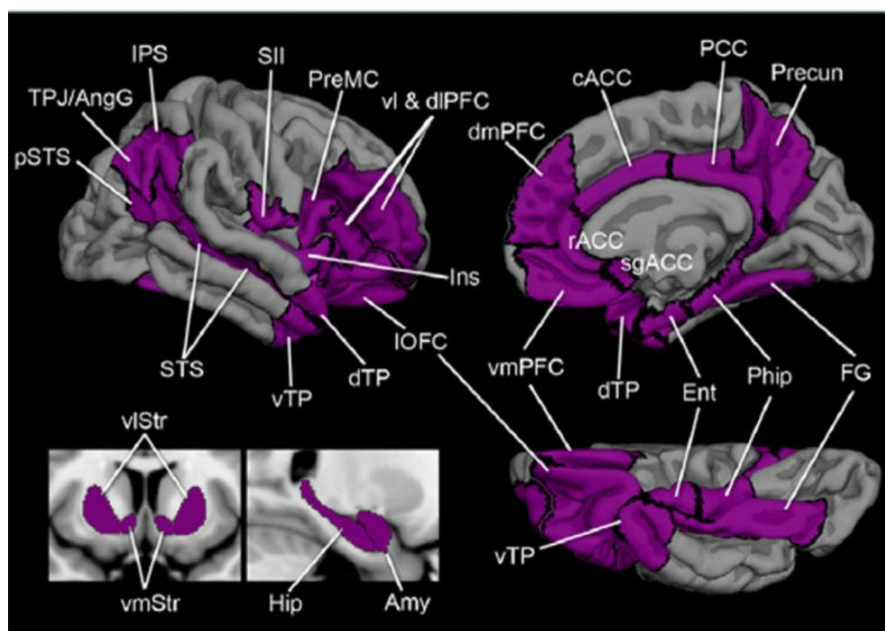
S hipotezo o socialnih možganih so znanstveniki skušali razložiti neverjetno velikost in kompleksnost človeških možganov (Adolphs, 2009). Pomembno dejstvo, ki združuje evolucijski in razvojni pogled na velikost človeških možganov je, da je človek ob rojstvu izredno nebogljen. Možgani novorojenčka so relativno nerazviti in predstavljajo le okrog 25% velikosti odraslih možganov. Njihov razvoj, ki vključuje tudi socialno komponento, se odvija skozi obdobje več let. Po drugi strani so možgani mladičev šimpanza veliki približno polovico odraslih, pri opici rhesus pa je velikost mladičevih možganov 70% v primerjavi z odraslimi. Razlike v dolžini razvojnega obdobja in odvisnost od socialne podpore v tem času so posledica razlik v velikosti pri novorojenih osebkih (Adolphs, 2009).

Ljudje se izrazito razlikujejo glede na obseg njihovih socialnih mrež (Dunbar in Spoors, 1995; Hill in Dunbar, 2003). Več študij, ki so vključevale primare (Barton, 2006; Barton in Aggleton, 2000, po Bickart idr., 2014), je večje socialne mreže povežalo z obsežnejšimi možganskimi regijami, odgovornimi za spoprijemanje z zahtevami kompleksnega socialnega življenja. Mednje umeščamo tudi amigdalo (Bickart idr., 2014). Individualne razlike v velikosti le-te lahko pri človeku napovedo raznolikost, velikost in kompleksnost socialnih mrež (Bickart, Wright, Dautoff, Dickerson in Barrett, 2011). Poleg samega

volumna možganov in posamičnih struktur pa na različna področja socialne kognicije vplivajo tudi nekateri specifični nevralni sistemi (Adolphs, 1999).

2.1.2 Regije socialnih možganov

Izraz socialni možgani se navadno nanaša na možganske regije, ki pri študijah z zdravimi odraslimi na nevroloških slikah vedno znova kažejo povečano aktivacijo. Prav tako se izraz lahko nanaša na regije, ki jih povezujejo s poslabšano socialno kognicijo (na primer zmanjšana empatija ali toplina do drugih, nerazumevanje namenov drugih in motnje v socialnem razumevanju). Kljub raznolikim mnenjem o tem, kateri deli možganov sodelujejo pri socialni kogniciji (Slika 1.01), se večina strinja o pomembnosti amigdale in povezanih tarčnih regij, ki vključujejo ventromedialni prefrontalni korteks, superiorni temporalni sulkus, predele orbitalne in medialne površine prefrontalnega korteksa, predele cingulatnega korteksa, območje vizualnih asociacij v temporalnem korteksu, inzularni korteks in območje ob junktiji parietalnega in temporalnega režnja (Adolphs, 1999; 2001; 2009; Blakemore in Frith, 2004; Frith, 2007; Frith in Frith, 2007; Lieberman, 2007; Ochsner in Lieberman, 2001; Saxe, 2006). Glede ostalih struktur in njihovih morebitnih funkcij v socialnih možganih si avtorji niso enotni.



Slika 2.01. Shema možganskih regij, ki jih navajajo kot komponente socialnih možganov (povzeto po Bickart idr., 2014).

2.2 Socialna kognicija

Izraz socialna kognicija navadno povezujejo s procesi, ki so podvrženi odzivanju na dražljaje in vedenju v interakcijah s pripadniki iste vrste. Socialna kognicija sodeluje predvsem pri višjih kognitivnih procesih, vpletenih v najrazličnejša vedenja, značilna za primata (Adolphs, 1999). Evolucijski pristop k socialni kogniciji zato predvideva, da obstajajo mehanizmi sodelovanja, altruizma in drugih oblik prosocialnega vedenja, ter na drugi strani mehanizmi za prevare, prisilo in manipulacijo drugih (Adolphs, 1999). Ideja o socialnih možganih se v skladu s tem opira na določene okoljske pritiske, s katerimi so se spopadale vrste, prilagojene na socialno interakcijo (Barrett in Henzi 2005; Dunbar in Shultz 2007a; 2007b).

2.2.1 Funkcija socialnih možganov

Socialni možgani človeku torej omogočajo interakcijo z drugimi ljudmi. Tako kot pri vseh drugih interakcijah s svojo okolico lahko posameznik veliko bolje funkcionira, če je sposoben predvideti, kaj se bo zgodilo v naslednjem trenutku. Bolje kot lahko napove, kaj bo druga oseba storila, bolj uspešen bo pri interakciji s to osebo (Frith, 2007). Ena najpomembnejših sposobnosti socialnih možganov je predvidevanje dejanj drugih ljudi na podlagi njihovih mentalnih stanj. To je večinoma avtomatiziran proces, s pomočjo katerega posameznik razbere mentalno stanje drugega. Imenuje se mentalizacija (Frith, 2007). Obstaja veliko različnih vrst mentalnih stanj, ki vplivajo na človekovo vedenje. Najprej je potrebno omeniti dolgoročna stanja, na primer zanesljivost oziroma nezanesljivost določene osebe. Po drugi strani so tu emocionalna stanja, kot sta jeza in strah. Poznamo potrebe in prepričanja o svetu, ki določajo vedenje, četudi so napačna. Na koncu pa je tu še posebno nagnjenje h komunikaciji z drugimi in sposobnost prepoznavanja komunikativnega vedenja (Frith, 2007).

Socialni možgani so torej zelo pomembni pri predvidevanju med samo socialno interakcijo. Klasično pogojevanje po Pavlovu posamezniku na primer omogoči, da sklepa o dogodku, ki se bo zgodil za pogojenim dražljajem. Tako pogojevanje je socialno pomembno, če je pogojeni dražljaj na primer obraz z določenim izrazom. Predvidevanja niso nujno zavedna, niti namerna (Frith, 2007).

3 AMIGDALA

3.1 Struktura

Limbični sistem predstavlja skupino jeder, ki večinoma ležijo v predelu možganov pod anteriornimi regijami neokorteksa (Kolb in Whishaw, 2003). Mednje sodi tudi amigdala, ki predstavlja edinstven del velikih možganov. Pri primatih se pojavlja kot mandljasto oblikovana struktura, ki leži v anteriornem temporalnem režnju, nekoliko proti medialni strani. Čeprav jo nekateri opisujejo kot enotno strukturo, amigdala vključuje veliko različnih jeder in tipov celic (Murray, 2007).

Številna med seboj nepovezana jedra, ki sestavljajo amigdaloidni kompleks (Kolb in Whishaw, 2003), sodelujejo pri mnogih raznolikih funkcionalnih sistemih (Swanson in Petrovich, 1998). Amigdala je sestavljena iz treh glavnih razdelkov (Kolb in Whishaw, 2003). Prvi izmed njih je kortikomedialna skupina, ki zajema kortikalna in medialna jedra. Drugi je centralni nukleus, tretja pa je bazolateralna skupina, ki vključuje lateralna, bazalna in acesorna bazalna jedra (de Olmos, 2004, po Solano-Castiella idr., 2010; Mai, Paxinos in Voss, 2008, po Solano-Castiella idr., 2010; Nieuwenhuys, Voogd in van Huijzen, 2008, po Solano-Castiella idr., 2010). Vsako od treh jeder ima najverjetneje specifične funkcije. Povezujejo jih z emocionalnimi, olfaktornimi in visceralnimi dogodki (Kolb in Whishaw, 2003).

3.2 Povezanost amigdale z drugimi možganskimi sistemi

Amigdala prejema podatke iz vseh senzornih sistemov in z mnogimi predeli možganov tvori recipročne povezave (Kolb in Whishaw, 2003). Projekcije prejema iz večine kortikalnih območij (Stefanacci in Amaral, 2000), med katerimi je verjetno najpomembnejša prefrontalna možganska skorja (Bickart idr., 2014). Te projekcije navadno tudi vrne (Ghashghaei in Barbas, 2002).

Glede na široko razvejanost topografije anatomskih povezav amigdale (Freese in Amaral, 2009, po Bickart idr., 2014) sklepajo, da je slednja središče socialnih možganov (Bickart idr., 2014). Organiziranost povezav znotraj socialnih možganov jo umešča na osrednji položaj za modulacijo številnih možganskih omrežij, ki so pomembna za normalno socialno kognicijo (Bickart idr., 2014).

Amigdala je na primer povezana s področjem vidnih asociacij, ki se nahaja v ventralnem in lateralnem temporalnem korteksu in je odgovorna za procesiranje socialnih signalov (kot so premiki na obrazu), ki jih dobimo od drugih (Freese in Amaral, 2005; 2006). Amigdala

tvori povezave tudi s prefrontalnimi in striatnimi območji, ki jih povezujejo s pripadnostjo oziroma izogibanjem socialnim partnerjem (McDonald, 1991a, po Bickart idr., 2014).

Tudi raziskave na opicah navajajo dokaze o tem, da je amigdala povezana s skoraj vsemi deli socialnih možganov (Bickart idr., 2014). Te povezave so pomembne zlasti za manj laminirane oziroma manj razslojene limbične dele skorje in druge subkortikalne strukture (Bickart idr., 2014).

Gostotni gradienti povezanosti amigdale označujejo široko funkcionalno porazdelitev znotraj socialnih možganov. Amigdala si z limbičnimi strukturami deli najvidnejše povezave, gostota le-teh znotraj kortikalnih struktur se manjša z večanjem laminiranosti. Gradient povezanosti in arhitektonski gradient kažeta, da je delo znotraj socialnih možganov široko razdeljeno (Bickart idr., 2014).

Manj granularni korteks, z več vidnimi povezavami amigdale, služi socialnim vedenjem, ki informacije večinoma pridobivajo iz telesnih znakov, na primer sklepanje o čustvih na podlagi očesne regije obraza (Stone, Cosmides, Tooby, Kroll in Knight, 2002). Takemu tipu informacij navadno pravimo informacije afektivne narave (Barrett in Bliss-Moreau, 2009). V nasprotju pa bolj granularni korteks, ki ga najdemo v drugih socialno kognitivnih mrežah (mentalizacijsko in zrcalno omrežje), služi funkcijam, ki iz afektivnih informacij črpajo manj (Bickart idr., 2014).

3.3 Vloga amigdale

Amigdala sodeluje pri številnih kognitivnih procesih. Pomembno vlogo ima med drugim pri zaznavnem in motivacijskem vidiku socialnega vedenja (Bickart idr., 2014), pozornosti (Murray, 2007) ter usmerjanju le-te k relevantnim socialnim dražljajem (Bickart idr., 2014). Nekateri njeni nevroni se odzivajo na vidne, slušne, somatske, gustatorne in olfaktorne dražljaje, njene celice pa se vzdražijo le ob kompleksnih dražljajih, kot je na primer človeški obraz (Kolb in Whishaw, 2003). Amigdala poleg tega sodeluje tudi pri nagrajevanju in učenju (Murray, 2007).

Njena primarna funkcija je verjetno povezovanje zaznavnih reprezentacij s kognicijo in vedenjem, ki izhajata iz čustvene ali socialne vrednosti dražljaja (Adolphs, 2001). Vključena je tudi v spominske procese, ki so povezani s čustveno pomembnimi dogodki v življenju oseb (Sarter in Markowitsch, 1985, po Kolb in Whishaw, 2003).

Amigdala je torej ena od komponent nevralskega sistema, preko katerega dražljaji sprožijo čustvene odzive. Med slednje prištevajo avtonomne, endokrine in somatomotorične

spremembe v telesu, kot tudi nevrofiziološke in nevromodulatorne spremembe v možganskih funkcijah. Sklepajo, da ima amigdala pomembno vlogo pri relativno hitrih avtomatskih ocenah biološko pomembnih dražljajev in predvidevajo, da pri tem deluje vzporedno z drugimi sistemi (Adolphs, 1999).

Najbolj trdni dokazi o vlogi amigdale izhajajo iz raziskav z ljudmi, ki so proučevale odzivanje na ogrožajoče dražljaje (Adolphs, 2001), toda širša funkcija amigdale močno presega zgolj prepoznavanje potencialne nevarnosti. Nekateri amigdali pripisujejo tudi vključenost v prepoznavanje in presojo ter jo povezujejo s procesi kot sta pozornost in spomin. Študije z živalmi jasno kažejo, da amigdala pomembno prispeva k tem procesom (Holland in Gallagher, 1999, po Adolphs, 1999).

3.4 Študije lezij amigdale

Študije lezij amigdale so zelo mikroskopske, zaradi česar amigdalo pogosto obravnavajo kot eno komponento širšega nevrálnega sistema socialne kognicije (Adolphs, 1999).

Ljudje s poškodbami amigdale so prikrajšani na širokem področju socialnega procesiranja (Bickart idr., 2014). Tudi opice s poškodbami te strukture kažejo motnje v socialnem vedenju (Adolphs, 2001). Na podlagi študij pacientov s poškodbami amigdale zato sklepajo, da ima ta pomembno vlogo pri socialni kogniciji (Bickart idr., 2014).

Študije z lezijami so dokazale, da je amigdala vpletena v prepoznavanje čustev z obraznih izrazov, še posebno tistih z negativno valenco, kot je na primer strah (Adolphs, 2001). Na podlagi študije sklepajo, da je amigdala ključna pri prepoznavi, ne pa tudi pri izražanju. S proučevanjem pacientke z bilateralno lezijo so odkrili, da je bila ta oseba sposobna normalno izražati čustva na svojem obrazu, kljub znatni omejenosti pri prepoznavanju čustev na obrazih drugih ljudi (Anderson in Phelps, 2000).

Na podlagi rezultatov raziskave s pacienti s poškodovano amigdalo sklepajo, da take lezije vplivajo na vzpostavljjanje očesnega stika (Spezio, Huang, Castelli in Adolphs, 2007), zmanjšan občutek za osebni prostor (Kennedy, Glascher, Tyszka in Adolphs, 2009), težave pri spontanem osredotočanju na očesno regijo obrazov drugih (Adolphs, Gosselin, Buchanan, Tranel, Schyns in Damasio, 2005) in interpretacijo signalov, ki prihajajo iz omenjene regije (Kennedy in Adolphs, 2010).

Rezultati fMRI v študiji kažejo, da obravnavani bolniki ob izpostavljenosti obraznim izrazom niso kazali normalnega povečanja fMRI signala v fuziformnem girusu in superiornem temporalnem sulku (Vuilleumier, Richardson, Armony, Driver in Dolan,

2004). Jakost zmanjšane fMRI signala v teh regijah je bila v korelaciji s stopnjo poškodovanosti amigdale. Zmanjšano sposobnost interpretacije pogleda glede na dokaze povezujejo tudi s poškodbami orbitofrontalnega korteksa (Vecera in Rizzo, 2004) in superiornega temporalnega girusa (Akiyama, Kato, Muramatsu, Saito, Nakachi, Kashima, 2006, po Bickart idr., 2014).

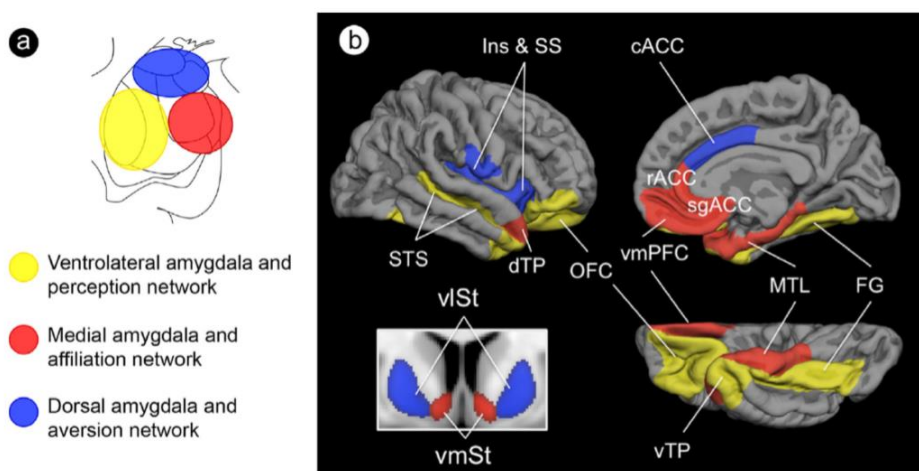
Različni pacienti s poškodbami amigdale so v več raziskavah pokazali tudi izrazito zmanjšanje sposobnosti socialnega spoprijemanja, kar se je izrazilo kot primanjkljaj v motivaciji za interpersonalno vedenje (Adolphs, Tranel, Damasio in Damasio, 1995; Bechara, Damasio, Damasio in Lee, 1999). Prav tako taki ljudje druge pogosto ocenijo kot zaupanja vredne in dostopne, kljub jasnim znakom, ki kažejo nasprotno (Adolphs, Tranel in Damasio, 1998). Z njimi sodelujejo, kljub očitnim kršitvam zaupanja, na katere se zdrava oseba odzove z zavrnitvijo kršitelja (Koscik in Tranel, 2011).

Primanjkljaji v presojanju in sprejemanju odločitev pri tem, kdaj se je potrebno izogniti socialni situaciji, se pri bolnikih kažejo na primer kot spogledljivost in neprimerna vsiljivost do tujcev (Adolphs idr., 1995; Bechara idr., 1999).

Primer je pacient, ki je bil oviran pri prepoznavanju goljufov in je v eksperimentalni nalogi pokazal tudi težave pri sprejemanju finančnih odločitev. Po podatkih bližnjih sorodnikov ni opazil, če ga je kdo izkoriščal (Stone idr., 2002). Sodelavci so ga imeli radi, bil je zelo družaben, a so ga socialne interakcije občasno zmedle. Avtorji študije razlagajo, da so taki pacienti v vsakdanjem življenju pogosto žrtve prevar, slabih poslovnih sporazumov in izkoriščevalskih odnosov, kar je lahko posledica deficitov na specifičnih področjih socialne kognicije (Stone idr., 2002).

4 MOŽGANSKA OMREŽJA S SREDIŠČEM V AMIGDALI, KI SO POMEMBNA ZA SOCIALNO ŽIVLJENJE

Raziskovalci so kot vodilo k razumevanju domnevne organizacije širšega možganskega omrežja znotraj socialnih možganov uporabili organiziranost povezav amigdale (Bickart idr., 2014). S sintezo eksperimentov na živalih in funkcionalnih eksperimentov na ljudeh in primatih, so izdelali nevroanatomski okvir, v katerem amigdala nadzira tri različne kortikolimbne mreže z nepovezanimi socialnimi funkcijami.



Slika 4.01. Topografska shema podregij amigdale in z njimi povezanih mrež, ki služijo socialni kogniciji. Leva stran slike prikazuje podregije amigdale v koronarnem prerezu. Desna stran prikazuje tri razvejana omrežja, ki so pomembna za socialno kognicijo (povzeto po Bickart idr., 2014).

Prva je mreža, ki podpira percepcijo, ta izvaja senzorne procese vključene v zaznavanje, dekodiranje in interpretacijo socialnih signalov drugih, glede na pretekle izkušnje in trenutne cilje posameznika. Druga je mreža, ki podpira pripadnost, pomembna je pri procesih, povezanih z motivacijo za prosocialno vedenje. Zadnja pa je mreža, ki podpira averzijo oziroma nenaklonjenost in je pomembna pri procesih, ki omogočajo izogibajoče vedenje (Bickart idr., 2014).

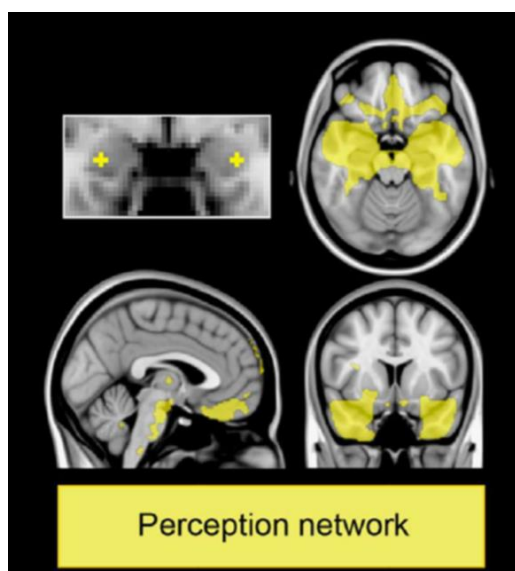
V raziskavi (Bickart, Hollenbeck, Barrett in Dickerson, 2012), so za razmejevanje intrinzičnih omrežij amigdale uporabili metodo funkcionalne povezanosti v stanju mirovanja (fcMRI). Identificirali so tri možganske regije, ki se nahajajo zunaj amigdale in predstavljajo ključne vozle znotraj mreže, ki temelji na amigdali. Lateralni orbitofrontalni korteks so povezali z mrežo percepcije, ventromedialni prefrontalni korteks z mrežo pripadnosti in kaudalni anteriorni cinguladni korteks z mrežo, ki podpira averzijo (Bickart

idr., 2014). Nadalje so konektivno definirane podregije amigdale uporabili kot zametke v drugi fMRI analizi celotnih možganov, da bi razkrili tri mreže, ki so zelo podobne poznani anatomski organiziranosti povezav v amigdali pri primatih (Bickart idr., 2014).

4.1 Povezave, ki izhajajo iz amigdale in podpirajo socialno percepcijo

4.1.1 Dokazi anatomskega sledenja v omrežju, ki podpira socialno percepcijo

Povezave, ki so pomembne za percepcijo (*Slika 4.02*), nadzoruje ventrolateralni sektor amigdale (vključno z njenim lateralnim in bazolateralnim jedrom) in lateralni orbitofrontalni korteks ter vključuje povezave s tarčami na območju senzornih asociacij v ventralnem in lateralnem temporalnem korteksu (Barbas in De Olmos, 1990, po Bickart idr., 2014; Carmichael in Price, 1995, po Bickart idr., 2014).



Slika 4.02. Lokalizacija povezav s podregijami amigdale, ki podpirajo socialno percepcijo (povzeto po Bickart idr., 2014).

Ventrolateralna amigdala in lateralni orbitofrontalni korteks prejemata aferentne signale z območja senzornih asociacij. To so območja v temporalnem korteksu, ki vključujejo srednji in rostralni del temporalnega girusa, superiorni temporalni sulkus, fuziformni girus, ventralno temporalni pol in senzorno inzulo, ki skupaj prikažejo panoramski pogled na zunanje in notranje okolje (Ghashghaei in Barbas, 2002; Hoistad in Barbas, 2008). Ventrolateralna amigdala in lateralni orbitofrontalni korteks se odzoveta z glutamatergičnimi projekcijami, ki jih pošljeta v senzorno asociativno skorjo. Projekcije iz

amigdale segajo vse do primarne senzorne skorje in lahko vplivajo na zaznavanje pomembnih dražljajev v povezavi s trenutnim afektivnim stanjem in kontekstom situacije (Barbas, Zikopoulos in Timbie, 2010; Freese in Amaral, 2006).

4.1.2 Dokazi funkcionalnega nevrološkega slikanja in elektrofiziologije v omrežju, ki podpira socialno percepcijo

Regije znotraj mreže, ki je odgovorna za percepcijo, so pomembne pri detekciji in dekodiranju relevantnih in dvoumnih dražljajev iz okolja. Na socialnem področju verjetno ni ničesar bolj relevantnega in dvoumnega kot značilnosti in dejanja pripadnikov iste vrste. Značilnosti in izrazi obraza in telesa, vključno s prepoznavanjem obraza, obraznih premikov, pogleda in premikanja ustnic, pri opici rhesus selektivno aktivirajo nevrone znotraj ventrolateralne amigdale, orbitofrontalnega korteksa, inferotemporalnega korteksa, superiornega temporalnega sulka in medialnega temporalnega režnja (Baylis, Rolls in Leonard, 1985; Hasselmo, Rolls in Baylis, 1989; Haxby Hoffman in Gobbini, 2002; Rolls, 2007; Rolls, Critchley, Browning in Inoue, 2006).

fMRI študije so pri človeku pokazale topografsko podobno možgansko odzivanje na socialno pomembne dražljaje, med katerimi so tudi obrazni izrazi (Haxby, Hoffman in Gobbini, 2000; Phillips idr., 1997; Winston, O'Doherty in Dolan, 2003), pogled (George, Driver in Dolan 2001; Kawashima idr., 1999; Richeson, Todd, Trawalter in Baird, 2008), prepoznavanje obraza (Gobbini in Haxby, 2006; Iidaka, Terashima, Yamashita, Okada, Sadato, in Yonekura, 2003; Pourtois, Schwartz, Seghier, Lazeyras in Vuilleumier, 2005), rasna ali skupinska identiteta (Cunningham, Johnson, Raye, Gatenby, Gore in Banaji, 2004; Freeman, Schiller, Rule in Ambady, 2010; Hart, Whalen, Shin, Mcinerney, Fischer in Rauch, 2000; Phelps, 2001; Phelps idr., 2000), socialna hierarhija (Kumaran, Melo in Duzel, 2012) in zaupanja vrednost (Bzdok idr., 2011; Cunningham idr., 2004; Engell, Haxby in Todorov, 2007; George idr., 2001; Gobbini in Haxby, 2006; Hart idr., 2000; Phelps idr., 2000; Richeson idr., 2008; Said, Baron in Todorov, 2009; Todorov in Engell, 2008; Todorov, Baron in Oosterhof 2008; Winston, Strange, O'Doherty in Dolan, 2002).

4.1.2.1 Prepoznavanje obraznih izrazov

Prepoznavanje obraznih izrazov je ključnega pomena za razumevanje socialnega in fizičnega okolja, pri čemer ima vsako posamezno čustvo svoj obrazni izraz (Ekman, 1992, po Phillips idr., 1997).

Vizualna analiza obraznih izrazov primarno vključuje ekstrastriatni korteks v posteriornem superiornem temporalnem sulku. Prepoznavanje pomembnosti obraznih izrazov in

zaznavanje izražanja pa vključuje in sproži aktivnost v številnih možganskih območjih, ki sodelujejo pri razumevanju akcij in čustev (Haxby in Gobbini, 2011).

V raziskavi (Winston idr., 2003) so osebe gledale obraze, ki so izražali visoko ali nizko intenziteto gnusa, strahu, veselja in žalosti. Amigdala in fuziformni korteks sta se odzivala na izraze z visoko intenziteto pri vseh čustvih, neodvisno od naloge. Desni superiorni temporalni sulcus je kazal dodatni učinek ob čustvih z visoko intenziteto. Ventromedialni prefrontalni in somatosenzorni korteks ter regije, povezane s pridobivanjem reprezentacij o somatskih stanjih, so kazali povečano aktivnost med eksplicitnim čustvenim presojanjem. V raziskavi niso uspeli odkriti razlik med posameznimi čustvi. Rezultati so pokazali, da amigdala prispeva k zaznavnemu procesiranju čustev.

Amigdala se odziva na številne obrazne izraze (Breiter idr., 1996, po Haxby in Gobbini, 2010; Morris idr., 1996, po Haxby in Gobbini, 2010). Obsežne obravnave v številnih študijah ugotavljajo, da je od nje veliko odvisno predvsem pri prepoznavanju obraznih izrazov, ki izražajo strah (Adolphs idr., 1995; Adolphs, Tranel, Damasio in Damasio, 1994, po Phillips idr., 1997). Amigdala je namreč najbolj znana po svoji vključenosti v pogojevanje strahu, toda očitno je pomembna več kot le pri zrcaljenju tega čustva. Njena vloga pri zaznavi različnih obraznih izrazov se namreč zdi večplastna, saj se aktivira tudi ob pozitivnih čustvih in izkušnjah (Haxby in Gobbini, 2011).

Amigdala je del sistema vigilance oziroma previdnosti, ki se aktivira v biološko relevantnih, a dvoumnih situacijah (Whalen, 1998, po Haxby in Gobbini, 2010). Kritičnega pomena pri tej razlagi ni samo čustvo strahu ampak dvoumnost, ki je lahko pozitivna ali negativna (Haxby in Gobbini, 2011).

Tudi gnus se izraža preko določenih obraznih izrazov (Rozin, Lowery in Ebert, 1994, po Phillips idr., 1997). Z uporabo fMRI so raziskali nevralni substrat za zaznavanje izrazov gnusa. Zdravim prostovoljcem so pokazali obraze, ki so kazali bolj ali manj izrazit izraz gnusa. Ob teh dražljajih je bila možganska aktivacija v kontrastu z aktivacijo ob nevtralnih obraznih izrazih. Tako močni kot šibki izrazi gnusa so aktivirali anteriorno inzularno skorjo, ne pa tudi amigdale (Phillips idr., 1997). Anteriorno inzulo posledično povezujejo tudi z odzivi na neprijeten okus (Phillips idr., 1997) in izkušnjo gnusa ob neprijetnih vonjavah (Wicker, Keysers, Plailly, Royet, Gallese in Rizzolatti, 2003).

4.1.2.2 Zaznavanje pogleda

Pogled je še ena spremenljiva lastnost obraza, ki ima pomembno vlogo pri socialni komunikaciji (Haxby in Gobbini, 2011). Stik s pogledom pogosto nastopi prej kot socialna

interakcija in zato predstavlja signal za alokacijo procesa k pogledu na obrazu druge osebe (George idr., 2000). Socialni kontakt je sprva pogosto odvisen od ugotavljanja smeri, v katero gleda druga oseba (Kawashima idr., 1999).

Neposredni pogled oziroma očesni stik lahko kaže na zanimanje ali predstavlja poskus pridobivanja pozornosti, lahko je znak vključenosti v socialno interakcijo ali grožnja. Odvrnjenost pogleda je lahko posledica nezanimanja, neogroženosti ali pa kaže usmerjenost pozornosti drugega človeka na dogodek v okolju, ki bi lahko bil pomemben tudi za ostale (Haxby in Gobbini, 2011). Zaznava odmaknjenosti pogleda pri drugi osebi posledično sproži premik posameznikove lastne pozornosti v isto smer (Friesen in Kingstone, 1998).

S študijo funkcionalnega nevrološkega slikanja (Kawashima idr., 1999) so določili možganske regije, ki sodelujejo pri uravnavanju pogleda. Pri pogoju z očesnim stikom je razločevanje smeri pogleda specifično aktiviralo regijo v desni amigdali. Regija v levi amigdali pa se je odzivala tako ob pogoju z očesnim stikom, kot tudi brez tega. Rezultati so potrdili, da leva amigdala igra pomembno vlogo pri interpretaciji smeri pogleda. Po drugi strani pa se aktivnost v desni amigdali pri osebi poveča, ko je pogled drugega posameznika usmerjen proti njej. Vpletenost amigdale se torej odraža z emocionalnim odzivom posameznika ob tem, ko ga nekdo gleda (Haxby in Gobbini, 2011). Na podlagi tega sklepajo, da ima amigdala pri človeku pomembno vlogo ob branju socialnih signalov, ki prihajajo z obraza (Kawashima idr., 1999).

Zaznavanje pogleda aktivira tudi številne druge možganske regije, ki igrajo vlogo pri ekstrakciji informacij iz pogledov drugih oseb. S pomočjo meta analize slikovnih študij (Nummenmaa in Calder, 2009) so poleg vključenosti amigdale našli tudi dokaze o sodelovanju medialnega prefrontalnega korteksa. Na podlagi rezultatov predvidevajo, da je vloga medialnega prefrontalnega korteksa verjetno povezana s sklepanjem o mentalnih stanjih, ki jih nakazuje pogled.

Tudi posteriorni superiorni temporalni sulkus ima osrednjo vlogo pri zaznavanju smeri pogleda drugih ljudi, njegova aktivnost pa je odvisna od tega, ali je pogled neposredno usmerjen v posameznika ali ne (Nummenmaa in Calder, 2009).

4.1.2.3 Prepoznavanje obraza

Kognitivna nevroznanost spomina obravnava obraz kot dražljaj, saj je v vsakdanjem okolju to eden najpogostejših stimulusov. Pomnjenje psihognomskih lastnosti obraza in

prepoznavanje določenih ljudi in obraznih izrazov je za socialno vedenje pomembna kognitivna funkcija (Iidaka idr., 2003).

S študijo (Iidaka idr., 2003) pacientov z možganskimi poškodbami in eksperimentalnimi živalmi so odkrili kritično vlogo, ki jo pri določanju deklarativnega in epizodičnega spomina igra medialni temporalni režanj skupaj s hipokampusom in parahipokampalnim girusom. Raziskava je potekala pod dvema pogojem, in sicer pod pogojem identitete in čustvenim pogojem. Pri prvem so udeleženci sodelovali pri testu prepoznavanja obrazov, naučenih pred fMRI slikanjem. Pri drugem so si najprej zapomnili obraze s pozitivnimi in negativnimi izrazi in nato te priklicali na podlagi nevtrálnih obrazov. Rezultati so pokazali, da je leva stran hipokampusa primarno vključena v identifikacijo naučenih obrazov, parahipokampalni girus pa se v večji meri odziva na specifične tarče, kot na druge dejavnike v okolju. Vse to kaže na specifično vključenost levih hipokampalnih regij v zavedno pomnjenje in identifikacijo psihognomskih obraznih potez. Aktivnost na desni strani hipokampusa se je povečala pod obema pogojem. Rezultati se povezujejo s funkcionalnim modelom obrazne prepoznavne, pri katerem leva hemisfera sodeluje pri procesiranju obraznih podrobnosti, desna pa je učinkovita pri procesiranju globalnih lastnosti obraza (Iidaka idr., 2003).

S posameznikovim odzivom na tarčne dogodke pod pogojem identitete so povezali tudi levo ventralno striatalno amigdaloidno regijo (Iidaka idr., 2003). Te strukture so med seboj anatomsko povezane in imajo pomembno vlogo pri kogniciji (Swanson in Petrovich, 1998). Predvidevajo, da aktivnost v ventralni striatalni amigdali s facilitacijo (Ikegaya, Hiroshi in Abe, 1995) ali modulacijo (Packard, Cahill in McGaugh, 1994) ojača spominske sposobnost znotraj medialnega temporalnega režnja.

Prepoznavanje poznanih obrazov je rezultat prostorsko razporejenega procesa, ki vključuje zaznavna območja in območja, ki igrajo vlogo pri drugih kognitivnih in socialnih funkcijah. To so anteriorni paracingulatni korteks, precuneus in amigdala ter tudi inzula (Gobbini in Haxby, 2006). Zadnji dve strukturi sta poleg vizualne percepcije vključeni tudi v emocionalni odziv (Leibenluft, Gobbini, Harrison in Haxby, 2004).

Rezultati raziskave fMRI so pokazali, da v pride precuneusu do močnejših odzivov ob gledanju znanih obrazov, kar je skladno s študijami, ki navajajo to regijo kot pomembno pri priklicu informacij iz dolgoročnega spomina. To odkritje potrjuje tudi hipotezo o pomembnosti precuneusa pri usvajanju in spoznavanju obrazov (Kosaka idr., 2003).

Vizualno poznani obrazi so šibkejši odziv sprožili v fuziformem girusu, kar je verjetno posledica zmanjšane pozornosti ob procesiranju dražljajev, ki jih že poznamo. Prav tako so

poznani obrazi šibkejši odziv sprožili v amigdali, kar bi lahko bilo povezano z vlogo te strukture, ki uravnava previdno vedenje ob srečanje z neznanim človekom. Šibkejši odziv ob poznanih obrazih so kazala tudi območja, povezana s spominom, kot sta intraparietalni sulkus ter srednji in inferiorni frontalni girus (Gobbini in Haxby, 2006).

4.1.2.4 Rasna ali skupinska identiteta

S pomočjo fMRI so raziskovali možganske strukture, vključene v nezavedno vrednotenje socialnih skupin glede na raso. Osredotočili so se predvsem na amigdalo. Reprezentacije socialnih skupin druge rase so sprožale diferencialno aktivnost amigdale, kar pripisujejo nezavednemu socialnemu vrednotenju (Phelps idr., 2000).

Študije so pokazale, da amigdala ni potrebna pri zavednem učenju o emocionalni naravi dražljajev (Bechara, Tranel, Damasio, Adolphs, Rockland in Damasio, 1995; LaBar, Ledoux, Spencer in Phelps, 1995). Zaradi tega sklepajo, da verjetno nima vloge pri ustvarjanju zavednih odnosov do socialnih skupin. Rezultati kažejo, da je amigdala najverjetneje specifično vključena v posredne oziroma nezavedne odzive na rasne skupine (Phelps idr., 2000). Eden od mehanizmov, ki kaže, da bi amigdala lahko imela vpliv na rasne odzive, predvideva njeno vpletenost v nezavedno signaliziranje prisotnosti čustveno pomembnega dražljaja, ki temelji na predhodnih izkušnjah (Whalen, Rauch, Etcoff, McInerney, Lee in Jenike, 1998).

Podana je bila interpretacija, da sta tako aktivacija amigdale, kot tudi vedenjski odziv na rasne predsodke, posledica družbenega učenja znotraj specifičnih kultur v določenem trenutku zgodovine. Vplivi, ki predvidevajo možganske in vedenjske odzive, verjetno vključujejo znanje kulturnega vrednotenja socialne skupine in osebne izkušnje posameznih članov skupine (Phelps idr., 2000).

4.1.2.5 Hierarhija

Tako ljudje kot opice so dobro prilagojeni na razporejanje drug drugega znotraj socialnih hierarhij. Ta sposobnost je kritičnega pomena za uspešno delovanje in življenje v skupini. Primati imajo sofisticirane kognitivne sposobnosti, ki jim omogočajo spoprijemanje z zahtevnimi pritiski življenja v večjih skupinah (Byrne in Bates, 2010). Med drugim je to tudi sposobnost presojanja relativnega položaja drugih, kar omogoči ugodno izbiro koalicijskih partnerjev in izogibanje potencialno škodljivim konfliktom (Tomasello in Call, 1997, po Kumaran idr., 2012).

Za določanje socialnega položaja sta lahko uporabljena dva vira informacij. Najprej je to lahko fizični izgled posameznika (Karafin, Tranel in Adolphs, 2004; Marsh, Blair, Jones, Soliman in Blair, 2009; Todorov, Said, Engell in Oosterhof, 2008; Zink, Tong, Chen, Bassett, Stein in Meyer-Lindenberg, 2008), na drugi strani pa specifično znanje o hierarhični strukturi socialne skupine, pridobljeno preko izkušenj in interakcij (Byrne in Bates, 2010).

Medtem ko lahko zaznavni znaki prispevajo uporabne, a relativno ne točne heuristike, s katerimi lahko hitro ocenimo neznanega posameznika (Marsh idr., 2009; Todorov idr., 2008; Whalen, 1998), je za pravilnejšo presojo posameznika potrebno specifično znanje o njegovem položaju v socialni skupini (Tomasello in Call, 1997, po Kumaran idr., 2012).

Pri pridobivanju znanja o socialni hierarhiji na podlagi izkušenj ima amigdala pomembno vlogo. Številne študije lezij amigdale s primati (Machado in Bachevalier, 2006, po Kumaran idr., 2012) so pokazale, da lahko posameznikom s takimi poškodbami znotraj skupine močno upade socialni položaj. Odkrili so tudi, da nevrnalna aktivnost v amigdali selektivno prikaže vrednost drugih posameznikov glede na njihov socialni status. Slednje bi bilo lahko uporabno pri selekciji ugodnih partnerjev (Tomasello in Call, 1997, po Kumaran idr., 2012).

4.1.2.6 Zaupanja vrednost

Odločitev o tem, koliko lahko zaupamo nepoznani osebi, je ena izmed najpomembnejših v socialnem okolju (Engell idr., 2007). Obstajajo hipoteze, ki predvidevajo, da je več človekovih prednikov umrlo zaradi pripadnikov iste vrste, kot zaradi napadov živali (Öhman, 2009). Posledično so postavili hipotezo, da je bilo sklepanje o mislih drugih posameznikov lastne vrste pomembno, saj je omogočilo predvidevanje njihovega vedenja, kar pa je bila evolucijska prednost (Frith in Frith, 2010). Sposobnost učinkovitega procesiranja socialno pomembnih informacij je torej optimalna adaptacija na kompleksne socialne sisteme (Bzdok idr., 2011).

Ocena zanesljivosti oziroma zaupanja vrednosti je odločilnega pomena, saj ima lahko zaupanje nezanesljivemu posamezniku hude negativne posledice, po drugi strani pa lahko izogibanje zanesljivemu posamezniku pomeni izgubljeno priložnost za sodelovanje (Cosmides in Tooby, 2000, po Bzdok idr., 2011).

Študija je pokazala, da pri vrednotenju zaupanja vrednosti sodelujejo diskretne možganske regije, kot so amigdala, orbitofrontalni korteks, fuziformni girus in superiorni temporalni sulcus (Winston idr., 2002).

Amigdala je vpletena v generalne previdnostne funkcije (Davis in Whalen, 2001; Whalen idr., 1998). Z uporabo fMRI so pokazali, da je vključena v implicitno vrednotenje obrazov in njihove zanesljivosti (Engell idr., 2007). Sklepajo, da amigdala avtomatično kategorizira obraze glede na njihove značilnosti, njena aktivnost pa se poveča ob prisotnosti dražljajev, ki signalizirajo nezanesljivost oziroma nevrednost zaupanja (Winston idr., 2002).

Pacienti z bilateralno poškodbo amigdale ne morejo ločiti med zaupanja vrednimi in nezaupanja vrednimi obrazi (Engell idr., 2007). Na podlagi tega sklepajo, da ima amigdala ključno vlogo pri odločanju o zanesljivosti posameznika (Adolphs idr., 1998). Slednje namreč določa, ali bo posameznik pristopil k določeni osebi ali ne in služi kot pregradni mehanizem za socialne interakcije (Engell idr., 2007).

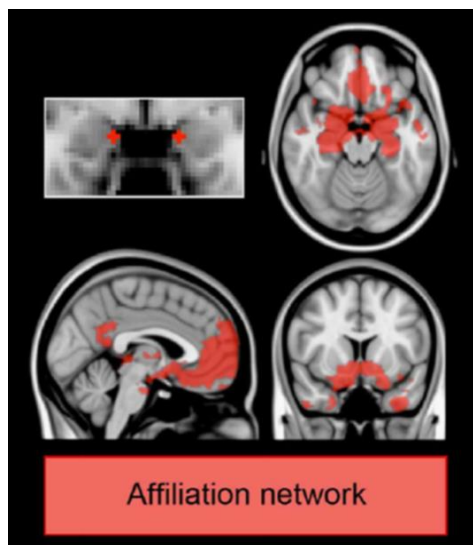
Povečan odziv amigdale na nezaupanja vredne obraze je torej skladen z njeno funkcijo, saj skrajno nezanesljivi obrazi v socialnih interakcijah navadno predstavljajo ogrožajoče dražljaje z negativno valenco. Kljub temu pa lahko na podlagi dokazov o odzivanju amigdale na dražljaje s pozitivno valenco sklepajo, da se bo aktivnost amigdale povečala tudi ob skrajno zanesljivih obrazih (Said idr., 2009).

Precenjenost dostopnosti druge osebe je bila opažena le pri ljudeh z bilateralno lezijo amigdale kar pomeni, da je odziv te strukture na nezaupanja vredne obraze bilateralen. To podpirajo tudi nevropsihološki dokazi o tem, da pacienti z unilateralno lezijo amigdale nimajo težav pri ocenjevanju zaupanja vrednosti na podlagi obraza (Adolphs idr., 1998).

4.2 Povezave, ki izhajajo iz amigdale in podpirajo socialno pripadnost

4.2.1 Dokazi anatomskega sledenja v omrežju, ki podpira socialno pripadnost

Mrežo, ki podpira pripadnost (*Slika 4.03.*) pri opici rhesus, nadzirata jedro znotraj medialnega sektorja amigdale in ventromedialni prefrontalni korteks. Omrežje vključuje povezave z mezolimbicnimi tarčami v rostralnem in subgenualnem anteriornem cingulatnem korteksu, ventromedialnem striatumu, ventromedialnem hipotalamusu, dorzomedialnem temporalnem polu in medialnem temporalnem režnju (An, Bandler, Ongur in Price, 1998; Carmichael in Price, 1996; Ferry, Ongur, An in Price, 2000; Haber in Calzavara, 2009; Haber in Knutson, 2010; Haber, Kim, Mailly in Calzavara, 2006; Hsu in Price, 2007; Kondo, Saleem in Price, 2003; 2005; Ongur, An in Price, 1998; Ongur in Price, 2000; Ongur, Ferry in Price, 2003; Price, 2007; Price in Drevets, 2010; Saleem, Kondo in Price 2008).



Slika 4.03. Lokalizacija povezav s podregijami amigdale, ki podpirajo socialno pripadnost (povzeto po Bickart idr., 2014).

Vozlišča v omrežju pripadnosti si z nukleusom v medialnem sektorju amigdale delijo konvergentne povezave. Vključeni so kortikalni nukleus, magnocelularna subdivizija akcesornega bazalnega nukleusa, medialni podaljšek parvicelularne subdivizije bazolateralnega nukleusa, amigdalohipokampalno prehodno območje in deli medialnega nukleusa (Fudge, Kunishio, Walsh, Richard in Haber, 2002, po Bickart idr., 2014; McDonald, 1987, po Bickart idr., 2014).

4.2.2 Dokazi funkcionalnega nevrološkega slikanja in elektrofiziologije v omrežju, ki podpira socialno pripadnost

Regije znotraj mreže, ki nadzira pripadnost, so pri glodavcih, opicah in ljudeh vključene v ciljno usmerjeno inštrumentalno učenje in vedenje (Balleine in O'Doherty, 2010; Knapska, Radwanska, Werka in Kaczmarek, 2007; Murray, 2007). Te funkcije so verjetno podvržene učenju o apetitivnih dražljajih in odzivanju nanje (Balleine in O'Doherty, 2010; Knapska idr., 2007; Murray, 2007).

Področja znotraj tega omrežja so na socialnem področju odzivna ob gledanju slik ljubljenih oseb in pri pozitivnih socialnih povratnih informacijah (na primer kompliment s strani partnerja), torej ob dražljajih, ki izzovejo prosocialno mišljenje, kot sta sočutje in empatija. Prav tako so ta območja pomembna pri motivaciji in odločitvi za altruistično in sodelovalno vedenje (Bickart idr., 2014).

Številne študije z nevrološkim slikanjem so pokazale, da se pri ljudeh aktivnost v omrežju pripadnosti poveča ob gledanju slik lastnih dojenčkov ali romantičnih partnerjev, ob dražljajih, ki izzovejo prosocialne sentimente, poštenem ravnanju drugih in ob sprejemanju prosocialnih odločitev (Bickart idr., 2014).

4.2.2.1 Aktivacija mreže pripadnosti ob slikah lastnih dojenčkov ali romantičnih partnerjev

Romantična in materinska ljubezen sta zelo zadovoljujoči izkušnji. Znanstveniki obe povezujejo s težnjo po ohranitvi vrste in ju zato prištevajo h ključnim biološkim funkcijam z evolucijsko pomembnostjo (Bartels in Zeki, 2004).

S pomočjo študij so pokazali, da se pri ljudeh ob gledanju slik lastnih dojenčkov ali romantičnih partnerjev aktivnost poveča v ventralno tegmentalnih in striatnih območjih (Aron, Fisher, Mashek, Strong, Li in Brown, 2005; Bartels in Zeki, 2004) in amigdali (Leibenluft idr., 2004).

Ob pogledu na lastnega otroka se aktivirajo regije, ki posredujejo čustvene odzive, kot sta amigdala in inzula ter območja, povezana s funkcijami mentalizacije, ki vključujejo anteriorni paracingulatni korteks in posteriorni superiorni temporalni sulkus. Njihova aktivacija je posledica intenzivne navezanosti, previdnega zaščitništva in empatije, kar je značilno za normalno materinsko navezanost (Leibenluft idr., 2004).

Tako materinska kot tudi romantična navezanost poleg zase specifičnih regij aktivirata tudi področja možganskega nagrajevalnega sistema. Ta območja se prekrivajo z regijami, kjer se nahajajo številni oksitocinski in vazopresinski receptorji. Obe vrsti navezanosti sta poleg tega deaktivirali skupino regij, povezanih z negativnimi čustvi, socialnim presojanjem in mentalizacijo. Na podlagi tega sklepajo, da človeška navezanost vključuje mehanizem, ki s pomočjo deaktivacije omrežij sodelujočih pri socialni oceni in negativnih čustvih preide socialno distanco in obenem povezuje posameznike preko vključenosti nagrajevalnega sistema (Bartels in Zeki, 2004).

4.2.2.2 Aktivacija mreže pripadnosti ob prosocialnih sentimentih

Dražljaji in situacije, ki izzovejo prosocialne sentimente kot so sočutje, krivda, pomilovanje, hvaležnost in ponos, med drugim aktivirajo ventromedialni prefrontalni korteks, subgenualni anteriorni cingulatni korteksom, ventralni striatum in septalna ter hipotalamična območja (Moll idr., 2007; Zahn idr., 2009).

Rezultati raziskave so pokazali, da je ob čustveni nevtralnosti posameznika ob dražljaju spodbujeno delovanje omrežij, ki so vpletena tudi pri moralni kogniciji, namenih in vpletenosti tega človeka. Ta območja zajemajo ventralne in subgenualne sektorje medialni prefrontalni korteks, inzulo, anteriorni temporalni korteks in STS. V primerjavi z emocionalno nevtralnimi dražljaji pa so različne kategorije moralnih emocij pokazale različne vzorce aktivacije. Prosocialna čustva kot so krivda, sram in sočutnost, so aktivirala anteriorni medialni prefrontalni korteks in superiorni temporalni sulcus. Empatična čustva, na primer krivda in sočutje, pa so dodatno aktivirala še mezolimbčno pot (Moll idr., 2007).

4.2.2.3 Aktivacija mreže pripadnosti ob poštenem ravnanju

Pošteno ravnanje s strani drugih v simuliranih socialnih situacijah ali njihova pozitivna ocena sproži nevrološke odzive v ventromedialnih prefrontalnih in mezolimbicnih strukturah (Izuma, Saito in Sadato, 2008) ter tudi v amigdali (Tabibnia, Satpute in Lieberman, 2008).

V študiji (Tabibnia idr., 2008) so raziskovali pozitivne čustvene vplive poštenosti in procese reševanja konfliktov med poštenostjo in finančnimi interesi. V primerjavi z nepravilnimi ponudbami denarne vrednosti so poštene ponudbe aktivirale številne možganske regije, povezane z nagrajevanjem, kar je vodilo v višjo stopnjo sreče pri posameznikih. Nagnjenost k sprejemanju nepoštenih ponudb so povezali s povečano aktivnostjo v desnem ventrolateralnem prefrontalnem korteksu, ki sodeluje pri regulaciji čustev, ter zmanjšano aktivnost v anteriorni inzuli, ki jo povezujejo z negativnimi afekti (Tabibnia idr., 2008).

4.2.2.4 Aktivacija mreže pripadnosti ob prosocialnih odločitvah

Sodelovanje, ki temelji na recipročnem altruizmu se je razvilo le pri manjšem številu vrst, kljub temu pa predstavlja ključni del človekovega načina vedenja (Rilling, Gutman, Zeh, Pagnoni, Berns in Kilts, 2002).

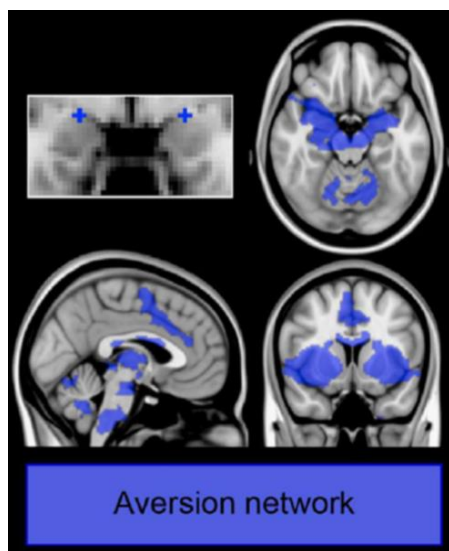
Ob tem, ko ljudje sprejemajo prosocialne odločitve, kot je pošteno ravnanje z drugimi ali sodelovanje v simuliranih interakcijah (Delgado, Frank in Phelps, 2005; King-Casas, Tomlin, Anen, Camerer, Quartz in Montague, 2005; Li, Xiao, Houser in Montague, 2009; Rilling idr., 2002; Rilling, Sanfey, Aronson, Nystrom in Cohen, 2004) ter doniranje denarja v dobrodelne namene (Harbaugh, Mayr in Burghart, 2007; Moll, Krueger, Zahn, Pardini, de Oliveira-Souza in Grafman, 2006), kažejo povečano aktivnost ventromedialna prefrontalna, mezolimbčna območja in amigdala.

Medsebojno sodelovanje so povezali tudi z aktivacijo možganskih območij, povezanih z nagrajevanjem. To so nukleus akumbens, kavdalni nukleus, ventromedialni frontalni in orbitofrontalni korteks ter rostralni anteriorni cingulatni korteks. Predvidevajo, da aktivacija tega nevralnega omrežja okrepi recipročni altruizem in posledično motivira posameznike, da se uprejo sebičnemu sprejemanju uslug, ne da bi jih tudi vračali (Rilling idr., 2002).

4.3 Povezave, ki izhajajo iz amigdale in podpirajo socialno averzijo

4.3.1 Dokazi anatomskega sledenja v omrežju, ki podpira socialno averzijo

Omrežje povezano s socialno averzijo (*Slika 4.04.*) pri opici rhesus nadzirata jedro rostrodorzalne amigdale in kavdalni anteriorni cingulatni korteks. Ta mreža vključuje povezave z interoceptivnimi in bolečinsko občutljivimi tarčami v anteriorni inzuli in njenem rostralno sosednjem orbitofrontalnem podaljšku, somatosenzornem operculumu, ventrolateralnem striatumu, kavdolateralnem hipotalamusu ter avtonomni in dopaminergičnem nukleusu možganskega debla (An idr., 1998; Carmichael in Price, 1996; Ferry idr., 2000; Haber in Calzavara, 2009; Haber in Knutson, 2010; Haber idr., 2006; Hsu in Price, 2007; Kondo idr., 2003; 2005; Ongur in Price, 2000; Ongur idr., 1998; 2003; Price, 2007; Price in Drevets, 2010; Saleem idr., 2008).



Slika 4.04. Lokalizacija povezav s podregijami amigdale, ki podpirajo socialno averzijo (povzeto po Bickart idr., 2014).

Vozli znotraj mreže, ki nadzira socialno averzijo, si z nukleusom rostrodorzalnega sektorja amigdale delijo konvergentne povezave. Te povezave dosega tudi centralni in medialni nukleus, njune celularne podaljške do substance inominate ter magnocelularni del bazolateralnega nukleusa, vključno z najbolj rostralnim sektorjem (Stefanacci in Amaral, 2002).

4.3.2 Dokazi funkcionalnega nevrološkega slikanja in elektrofizilogije v omrežju, ki podpira socialno averzijo

Regije znotraj mreže, ki podpira socialno averzijo, so vključene v instrumentalno proceduralno učenje in vedenje (Balleine in O'Doherty, 2010; Knapska idr., 2007; Murray, 2007). Te funkcije prednostno služijo učenju o averzivnih dražljajih in odzivanju nanje (Balleine in O'Doherty, 2010; Hayes in Northoff, 2011; Knapska idr., 2007; Murray, 2007).

Na socialnem področju so regije znotraj mreže socialne averzije odgovorne za odzivanje na obraze, ki ne izgledajo vredni zaupanja in negativne socialne povratne informacije, ki izzovejo misli, povezane s socialno averzijo ter po drugi strani motivirajo odločitve za nesodelovanje z nekom ali odhod iz skupine (Bickart idr., 2014).

4.3.2.1 Misli povezane s socialno averzijo

Dražljaji ali dogodki, ki izzovejo misli povezane s socialno averzijo, kot so gnus, prezir, jeza ali ogorčenost, navadno aktivirajo območja znotraj omrežja, ki podpira socialno averzijo (Buckholtz idr. 2008a; Decety, Jackson, Sommerville, Chaminade in Meltzoff, 2004; Moll idr., 2007; Phillips idr., 1998; Wicker idr., 2003; Zahn idr., 2009).

Čustva kot so gnus, prezir in ogorčenost so osnova za ločevanje med dobrim in slabim (Haidt, 2001). Njihovo doživljanje je prisotno, če druga oseba krši posameznikove norme ali pravice. Kot posledica se pojavijo agresija, kaznovanje, razpad skupine ali socialna reorganizacija (Moll idr., 2005). Taka čustva sprožajo aktivnost v možganskih regijah, povezanih z averzivnimi odzivi, med katerimi so tudi parahipokampalno območje, amigdala, dorzalni anteriorni cingulatni korteks in lateralni orbitofrontalni korteks (Moll idr., 2007).

Ogorčenost in jezo povezujejo z aktivacijo levega lateralnega OFC, dorzolateralnega PFC in anteriorne inzule (Zahn idr., 2009). Aktivacijo slednje pa povezujejo z averzivnimi dražljaji (Seymour, Singer in Dolan, 2007).

Številne raziskave so pokazale, da sta med drugimi ob izpostavljenosti gnusnim vonjavam in okusom aktivni predvsem amigdala in inzula (Royet, Plailly, Delon-Martin, Kareken in Segebarth, 2003, po Wicker idr., 2003; Small, Gregory, Mak, Gitelman, Mesulam in Parrish, 2003, po Wicker idr., 2003).

V naravnem okolju zastrupitev s hrano predstavlja resno grožnjo. Ko posameznik vidi, da pripadnik iste vrste po zaužitju neke hrane na obrazu kaže izraz gnusa, avtomatično sklepa, da je hrana slaba in je boljše, če je ne poje. Tak obrazni izraz opazovalec procesira v vizualnem korteksu, kjer se oblikuje predstava in nato sklep o gnusu. Te predstave nato opazovalca pripeljejo do odločitve, da hrane ne bo zaužil (Wicker idr., 2003). Druga hipoteza navaja, da mora opazovalec sam izkusiti gnus, če hoče razumeti obrazni izraz tega čustva, ki se pojavi pri drugem. Hipoteza predvideva, da so možganska območja, ki omogočijo izkustvo gnusa, aktivna tudi ob opazovanju drugih, ki ga izkušajo (Wicker idr., 2003).

4.3.2.2 Nepoštenost in nrecipročno sodelovanje

Nepoštenost (Sanfey, 2007), socialna izključitev (Eisenberger, Lieberman in Williams, 2003) ali nrecipročno sodelovanje (Rilling, King-Casas in Sanfey, 2008) lahko sprožijo aktivnost v ventralni anteriorni inzuli. Na podlagi tega pa lahko napovedo verjetnost, da bodo udeleženci zavrnili sodelovanje z nekom, ki je z njimi v preteklih interakcijah ravnal nepravilno (Sanfey, Rilling, Aronson, Nystrom in Cohen 2003).

4.3.2.3 Negativna povratna informacija in sprememba vedenja

Negativna socialna povratna informacija aktivira kaudalni anteriorni cingulatni korteks in ventralno anteriorno inzulo. Osebe, ki kažejo največ povečanj v kaudalnem anteriornem cingulatnem korteksu, najbolj spremenijo svoje vedenje, ko se odzovejo na negativno socialno povratno informacijo (Klucharev, Hytonen, Rijpkema, Smidts in Fernandez, 2009).

Rezultati študije podpirajo idejo socialne psihologije in ekonomije o tem, da konformnost temelji na krepitvi socialne povratne informacije. Namen nevrološkega mehanizma konformnosti pa je skladen s konceptom o učenju s pomočjo okrepitev (Klucharev idr., 2009). Rezultati fMRI so pokazali, da socialna konformnost izhaja iz mehanizmov, ki upoštevajo učenje z okrepitvami. Proces se začne, ko nevrološka aktivnost v paracingulatni regiji in ventralnem striatumu zazna razlike med posameznikovim mnenjem in mnenjem skupine. Te regije nato proizvedejo nevrološki signal, podoben tistemu, ki pri učenju z ojačitvijo napove napako in posledično sproži potrebo po konformnosti (Klucharev idr.,

2009). To je močan signal, povezan s konfliktom, ki v rostralnem cingulatnem območju in nukleus akumbensu sproži prilagoditev presojanja na podlagi skupinskega mnenja (Schultz, 2006, po Klucharev idr., 2009).

4.3.2.4 Socialna zavrnitev

Regije v omrežju, ki podpira socialno averzijo, najverjetneje služijo splošnim odzivom izogibanja, delno preko njihovih odzivov na bolečino. Študije z nevrološkim slikanjem razkrivajo, da se poleg odzivanja na direktno fizično bolečino območja v kavdalnem anteriornem cingulatnem korteksu in anteriornem talamusu, dorzalnem in posteriornem delu inzule ter sosednjem parietalnem operculumu (vključno s sekundarnim somatosenzornim korteksom) in amigdali, odzivajo tudi na drugotno bolečino in bolečino ob socialni zavrnitvi (Benuzzi, Lui, Duzzi, Nichelli in Porro, 2008; Cheng idr., 2007; Decety, Jackson, Brunet in Meltzoff, 2006; Eisenberger, Jarcho, Lieberman in Naliboff, 2006; Kross, Egner, Ochsner, Hirsch in Downey, 2007).

Zavrnitev je pogosta in potencialno stresna človeška izkušnja. Kljub temu pa se reakcije nanjo med posamezniki močno razlikujejo. Nekateri ostanejo mirni in zbrani, kadar se srečajo z interpersonalnimi grožnjami. Spet drugi pa se odzovejo z vedenjem, ki škoduje njihovemu dobremu počutju in odnosom, postanejo na primer jezni, potrti ali pa se umaknejo (Kross idr., 2007).

Bolj občutljivi posamezniki občutijo več stresa, če so izpostavljeni znakom zavrnitve, kot manj občutljivi. Povečana odzivnost na grožnje se odraža v diferencialni vključitvi omrežja v možganih, ki je odgovorno za vrednotenje pomembnosti averzivnih dražljajev (Kross idr., 2007).

Model občutljivosti na zavrnitev pojasnjuje, zakaj so nekateri posamezniki bolj občutljivi na izkušnje zavrnitve kot drugi (Downey in Feldman, 1996). Glede na to teorijo naj bi bile pretirane reakcije posledica naravnega procesa učenja. Visok nivo občutljivosti naj bi se razvil zaradi zgodnjih, dolgotrajnih ali akutnih izkušenj zavrnitve s strani skrbnikov in ljubljenih oseb. Preko takih izkušenj se posamezniki naučijo pričakovati zavrnitev v situacijah, ki vključujejo bližnje osebe. Ker so taki odnosi pomembni pa so pričakovanja, ki jih ljudje razvijejo, polna tesnobe. Slednje vodi bolj občutljive posameznike k večji pozornosti na zaznavanje negativnosti v situacijah in pri dražljajih povezanih z zavrnitvijo (Kross idr., 2007). To se kaže v obliki intenzivnih reakcij (Downey, Freitas, Michaelis in Khouri, 1998).

4.4 Moč povezav v intrinzičnih omrežjih, ki služi socialni percepciji in pripadnosti ter predvideva večje, kompleksnejše socialne mreže pri zdravih posameznikih

V kontekstu s preteklimi nevrološkimi slikanji in nevropsihološkimi eksperimenti na ljudeh so s pomočjo funkcionalne magnetne resonance (fMRI) odkrili, da se mreže, ki podpirajo socialno percepcijo, pripadnost in averzijo, ločijo glede na njihovo topografijo ter funkcionalne vloge. Pri ljudeh, ki so spodbujali in ohranjali večjo in kompleksnejšo socialno mrežo, so odkrili močnejšo intrinzično povezanost v amigdali, znotraj mreže percepcije in pripadnosti, ne pa tudi v mreži, ki podpira averzijo (Bickart et al., 2012). Te relacije so se izkazale za bolj pomembne od individualnih razlik v volumnu amigdale.

Individualne razlike v intrinzični povezanosti (vključno z volumnom amigdale) so napovedale precejšnje razlike v velikosti socialnih mrež. Ljudje z največjimi socialnimi mrežami so imeli najmočnejše povezave med medialno amigdalo in ventromedialnim prefrontalnim korteksom znotraj omrežja socialne pripadnosti ter med ventrolateralno amigdalo in številnimi regijami socialnih možganov v temporalnem korteksu (vključno s superiornim temporalnim sulkusom, fuziformnim girusom in hipokampusom) znotraj mreže socialne percepcije (Bickart idr., 2014). Ta odkritja nakazujejo, da večja funkcionalna koherenca znotraj omrežij, ki jih nadzira amigdala, pripomore k upravljanju zahtev kompleksnega socialnega življenja.

Posamezniki, ki imajo močnejše povezave v mreži socialne percepcije, imajo verjetno povečane sposobnosti za zaznavanje in dekodiranje socialnih signalov drugih (Bickart idr., 2014). Sklepajo tudi, da se ti posamezniki več zanašajo na to, kar so drugi povedali, ko skušajo priklicati določene dogodke (Edelson, Sharot, Dolan in Dudai, 2011). Posamezniki z močnejšo povezanostjo v mreži socialne pripadnosti so verjetno večkrat motivirani za sodelovanje ali sklepanje vezi z drugimi (Bickart idr., 2014).

Povezava med intrinzično povezanostjo in velikostjo socialne mreže je anatomske specifična za omrežji percepcije in pripadnosti. Druge mreže, pomembne za socialno kognicijo, ki jih ne nadzira amigdala, namreč niso pojasnile pomembne raznolikosti v velikosti in kompleksnosti socialne mreže (Bickart idr., 2014).

5 NEVROPSIHOLOŠKE LEZIJE IN FRONTOTEMPORALNA DEMENCA

S preučevanjem pacientov s frontotemporalno demenco (FTD) so raziskovalci odkrili pomembno vlogo, ki jo pri socialni kogniciji igrajo omrežja, ki podpirajo socialno percepcijo, pripadnost in averzijo (Bickart, Brickhouse, Negreira, Sapolsky, Barrett in Dickerson, 2013).

Frontotemporalna demenca je nevrodegenerativna bolezen, za katero so značilne vedenjske motnje, ki kažejo na nepravilnosti v emocionalnem procesiranju. Pacienti s temporalno različico te bolezni so še posebno občutljivi za razvoj deficitov v čustvenem procesiranju, kar je posledica atrofije v amigdali, anteriornem temporalnem korteksu in orbitofrontalnem korteksu, torej strukturah, ki predstavljajo komponente možganskih sistemov za emocionalno procesiranje (Rosen idr., 2002).

5.1 Nevropsihološke lezije in mreža, ki podpira socialno percepcijo

Z uporabo meritev na nivoju mreže, pridobljenih s pomočjo strukturne MRI in ocenjevalno lestvico socialne prizadetosti (SIRS) so odkrili, da pacienti z večjo atrofijo v mreži percepcije kažejo selektivno pomanjkanje zavedanja oziroma razumevanja socialnega in čustvenega vedenja drugih. Ti pacienti so manj pogosto vzpostavljali očesni stik, imeli so težave pri sledenju in interpretaciji govorice telesa in gest, bili so relativno neobčutljivi za obrazne izraze drugih ter se niso odzvali na kršitve osebnega prostora ali prekinjanje pogovora (Bickart idr., 2013).

Profil simptomov je konsistenten z vedenjskimi študijami socialne percepcije pri pacientih s FTD, ki običajno kažejo nenormalnosti pri očesnem stiku (Sturm idr., 2010), deficite pri zaznavanju (Rosen idr., 2002) in interpretaciji obraznih izrazov drugih ljudi (Keane, Calder, Hodges in Young, 2002; Rosen idr., 2002), pogledu (Keane idr., 2002; Kessels, Gerritsen, Montagne, Ackl, Diehl in Danek, 2007; Kipps, Mioshi in Hodges, 2009a; Kipps, Nestor, Acosta-Cabronero, Arnold in Hodges, 2009b; Lough, Kipps, Treise, Watson, Blair in Hodges, 2006; Rankin idr., 2009; Rosen idr., 2002; Werner idr., 2007), vokalni prozodiji (Keane idr., 2002; Rankin idr., 2009), govorici telesa (Kipps idr., 2009b; Kosmidis, Aretouli, Bozikas, Giannakou in Ioannidis, 2008; Rankin idr., 2009) ter razumevanju sarkazma (Kipps idr., 2009b).

Pri frontotemporalni demenci pride do sprememb v socialnem vedenju, primanjkljaji pa se pri tej bolezni pojavijo že v zgodnjih fazah (Seeley idr., 2005; Seeley idr., 2007). Osebe, ki so skrbale za obbolele osebe, so poročale o njihovi afektivni zadržanosti in monotonosti ter

izogibajočem vedenju v socialnih interakcijah. V raziskavi so te osebe izražale nižjo stopnjo očesnega stika, kar bi lahko bila posledica zmanjšane interesa za druge ljudi (Sturm idr., 2010). Zmanjšan očesni stik povezujejo predvsem z dezinhibicijo in apatijo, socialno čustvenimi simptomi, ki za skrbnike povzročajo največji stres (de Vugt, Riedijk, Aalten, Tibben, van Swieten in Verhey, 2006, po Sturm idr., 2010).

Bolniki s temporalno različico FTD so pomembno prikrajšani na področju razumevanja čustvenih obraznih izrazov. Motnje pri razumevanju čustev so najbolj opazne pri čustvih z negativno valenco (žalost, strah, jeza) in v manjši meri tistih s pozitivno valenco (veselje) (Rosen idr., 2002).

Te primanjkljaje povezujejo predvsem z bilateralno poškodbo amigdale, ki sicer najbolj vpliva na razumevanje strahu, kljub temu pa pacienti kažejo tudi motnje pri interpretaciji drugih čustev (Adolphs idr., 1999; Scott, Young, Calder, Hellowell, Aggleton in Johnson, 1997).

Pri pacientih s FTD so opazili tudi motnje pri prepoznavanju obraznih izrazov. Ni pa jasno, ali ti primanjkljaji izvirajo iz motenj, povezanih s splošnim procesiranjem obraza, splošnim procesiranjem čustev ali iz samega prepoznavanja obraza (Lavenex, Pasquier, Lebert, Petit in Van der Linden, 1999, po Keane idr., 2002).

V raziskavi so oboleli za frontotemporalno demenco poleg nenormalnosti pri prepoznavanju obraznih izrazov pokazali tudi deficite ob prepoznavanju čustev na podlagi glasu. Slednje se sklada z idejo, da FTD vpliva na prepoznavo emocionalnih signalov iz več kanalov in ne le tistih, ki jih zaznamo na podlagi obraznih izrazov. Verjetno je, da motnje pri prepoznavanju čustev veliko prispevajo k abnormalnemu socialnemu vedenju, ki je značilno za omenjeno stanje (Keane idr., 2002).

5.2 Nevropsihološke lezije in mreža, ki podpira socialno pripadnost

Delo s pacienti s FTD in fokalno lezijo možganov je pokazalo, da je omrežje socialne pripadnosti pomembno pri motiviranju topline in sodelovalnega vedenja do drugih. Pacienti s FTD, ki imajo največjo atrofijo v tem omrežju, so kazali najhujšo socialno in emocionalno odtujenost do drugih (Bickart idr., 2013). Ti pacienti so komaj kdaj tolažili bližnje, jim pomagali ali kazali naklonjenost. To je bila v vseh primerih velika sprememba glede na stanje pred boleznijo. Mnogi so postali ravnodušni in neodzivni na čustva, želje in potrebe drugih, vključno z družinskimi člani in zakonskimi partnerji.

Prizadetost pri prosocialnosti in navezanosti je povezana s poškodbami možganskih regij na območju omrežja socialne pripadnosti. Dve izmed študij, ki so raziskovale to področje, sta odkrili korelacijo med zmanjšanjem sive substance v desnem ventromedialnem prefrontalnem korteksu, subgenualnem anteriornem cingulatnem korteksu in dorzomedialnem temporalnem polu ter simptomi zmanjšane empatije (Rankin idr., 2006) in interpersonalne topline (Sollberger idr., 2009).

Podobno kot pacienti s FTD so tudi bolniki s poškodbami vmPFC, ki imajo prav tako pogosto poškodovan tudi subgenualni in rostralni anteriorni cingulatni korteks, kazali zmanjšano empatijo glede na to, kar so povedali njihovi skrbniki (Hornak idr., 2003). Ti pacienti so pogosto izražali odkrito hladno vedenje, ki ga je spremljalo nepravično in nezaupanja vredno obnašanje do drugih v simuliranih socialnih interakcijah (Krajbich, Adolphs, Tranel, Denburg in Camerer, 2009).

5.2.1 Empatija in izguba empatije pri nevrodegenerativnih stanjih

Empatija je kompleksna oblika socialnega vedenja, ki ga nadzira mreža možganskih struktur. Temeljila naj bi na treh ključnih kognitivnih procesih. V prvem koraku druga oseba s posameznikom »deli« svoje čustvo. Ob tem se pri posamezniku aktivirajo možganske regije, ki sodelujejo pri subjektivnih čustvenih izkušnjah. To so inferiorni frontalni korteks, superiorni temporalni korteks, amigdala, desni somatosenzorni korteks, desni temporalni reženj in desna inzula (Carr, Iacoboni, Dubeau, Mazziotta in Lenzi, 2003; Reiman idr., 1997).

Drugi korak je spoznanje, da je čustvo sprožil nekdo drug in ne oseba sama. Sposobnost določanja lokacije notranjih emocij in ciljev zunaj samega sebe zahteva zasedanje druge perspektive. Sklepajo, da ta proces nadzoruje možganski krog, ki vključuje medialni prefrontalni korteks (Gallagher in Frith, 2003, po Rankin idr., 2006). Po drugi strani sta v proces verjetno vključena tudi heteromodalno asociativno območje in junkcija temporalnega, parietalnega ter okcipitalnega režnja (Farrer, Franck, Georgieff, Frith, Decety in Jeannerod, 2003; Ruby in Decety, 2004; Saxe in Wexler, 2005).

Zadnji korak zahteva namensko potlačitev lastne perspektive in sposobnost pravilnega sklepanja o tuji perspektivi (Keysar, Lin in Barr, 2003; Van Boven in Loewenstein, 2003). Študije predvidevajo, da to nalogo opravlja frontalni reženj v sodelovanju z Broadmannovim območjem in sicer tako, da aktivno zavira lastno perspektivo in s tem omogoči upoštevanje tuje (Anderson, Bechara, Damasio, Tranel in Damasio, 1999; Moll, Eslinger in Oliveira-Souza, 2001; Ruby in Decety, 2004).

Skupina bolezni, ki so še posebno zanimive pri vprašanju o tem, kako možganske poškodbe vplivajo na izgubo empatije, so nevrodegenerativna stanja, ki se pojavijo po normalnem socialnem razvoju. Huda izguba empatije je pogosta pri frontotemporalni demenci (Rankin idr., 2006).

Tako stanje se pojavi med prvimi in je poglavitni simptom degeneracije frontotemporalnega režnja, osrednje nevrodegenerativne motnje, ki primarno vključuje frontalne in temporalne režnje. Pacienti s takimi degeneracijami, ki so imeli bolj poškodovana temporalna območja, so kazali veliko povečanje interpersonalne hladnosti in imeli patološko nizke ravni kognitivne in emocionalne empatije. Po drugi strani so tisti z večjo frontalno atrofijo kazali izgubo sposobnosti empatičnega zavzemanja druge perspektive (Rankin idr., 2006).

5.2.2 Osebnostne značilnosti in sprejemljivost ob nevrodegenerativnih stanjih

Osebnost je vzorec posameznikove kognicije, čustvovanja in vedenja in je relativno stabilna (Endler, 2000, po Sollberger idr., 2009). Kljub temu pa ni nespremenljiva, saj so nihanja prisotna v določenih razvojnih obdobjih, kot sta zgodnja in pozna odraslost (Roberts, Walton in Viechtbauer, 2006, po Sollberger idr., 2009). Na spremembe lahko deloma vpliva genetska predispozicija (McCrae idr., 2000) ali okolje ter z njim povezane življenjske izkušnje in pričakovanja (Roberts in Caspi, 2003, po Sollberger, 2009). Vlogo pri tem verjetno igrajo tudi stalne spremembe v možganski strukturi in funkcijah, ki se pojavljajo skozi življenje. V povezavi s tem se pri ljudeh s poškodbami možganov pojavijo velike spremembe v osebnosti, ki hitro zamenjajo ustaljene osebnostne značilnosti (Sollberger idr., 2009).

Raziskave so zmanjšano sprejemljivost pacientov s FTD povezale z zmanjšanjem volumna desnega orbitofrontalnega korteksa (Rankin idr., 2004). Ugotovili so, da je interpersonalne značilnosti, povezane z antisocialnim vedenjem, kot sta povečana hladnost in aroganca, mogoče napovedati na podlagi kortikalne atrofije desnega ventromedialnega prefrontalnega in desnega anteriornega temporalnega območja. To še dodatno potrjuje, da so poškodbe teh možganskih regij povezane z motenim emocionalnim in socialnim vedenjem (Hornak idr., 2003; Mychack, Kramer, Boone in Miller, 2001; Rosen, Allison, Schauer, Gorno-Tempini, Weiner in Miller, 2005).

5.3 Nevropsihološke lezije in mreža, ki podpira socialno averzijo

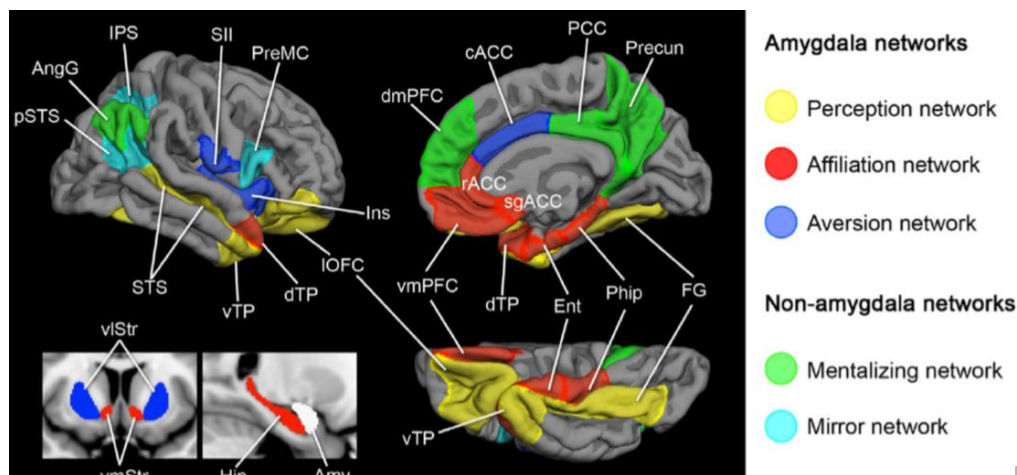
Nevralno omrežje, ki je odgovorno za socialno averzijo, primarno povezujejo s previdnim vedenjem do drugih. To potrjujejo tudi dokazi raziskav z bolniki, ki imajo

frontotemporalno demenco. Pacienti s frontotemporalno demenco, ki imajo največjo atrofijo v tem omrežju, so namreč pokazali najbolj hudo pomanjkanje socialne previdnosti (Bickart idr., 2013). Taki ljudje so okrog tujcev postali manj pozorni, prej so pokazali zaupanje, pristopili ali začeli pogovor z njimi. Prav tako so brez meja darovali dobrodelnim organizacijam, podlegli zvijačam prodajalcev, drugi pa so jih lažje izkoriščali (Bickart idr., 2013; Mendez, Chen, Shapira, Lu in Miller, 2006; Snowden, Bathgate, Varma, Blackshaw, Gibbons in Neary, 2001).

Odkritje, da pacienti z atrofijo averzivne mreže v največji meri kažejo zmanjšano socialno previdnost podpira idejo, da strukture v tem omrežju igrajo pomembno vlogo pri pravilnem ocenjevanju drugih kot nevrednih zaupanja, nepoštenih in zavajajočih. Prav tako ti dokazi krepijo vlogo mreže povezane s socialno averzijo pri sprejemanju odločitev, kot je izogibanje nevarnim osebam, kaznovanje ali zavrnitev (Bickart idr., 2013).

6 NEAMIGDALSKA OMREŽJA

Znotraj socialnih možganov najverjetneje obstaja široka delitev dela med posameznimi omrežji, ki jih nadzoruje amigdala ter drugimi omrežji, pomembnimi za socialno kognicijo, ki niso povezana z amigdalno. Pri sklepanju o socialnih informacijah sta zlasti pomembni dve omrežji, ki ju ne povezujejo z amigdalno. To sta zrcalno in mentalizacijsko omrežje (Bickart idr., 2014).



Slika 6.01. Shema, ki poleg amigdalskih omrežij, prikazuje še mentalizacijsko (mentalizing) in zrcalno (mirror) omrežje (povzeto po Bickart idr., 2014).

6.1 Mentalizacijsko omrežje

Mentalizacijsko omrežje zajema medialni prefrontalni korteks, temporoparietalno junkcijo in precuneus. Pomembno je pri interpretaciji v bolj abstraktnih pogojih, ko do konkretnih informacij ne moremo dostopati (Van Overwalle in Baetens, 2009, po Baetens, Vandekerckhove in Van Overwalle, 2015). Regije v mentalizacijskem omrežju imajo torej pomembno vlogo pri sklepanju o mislih, namenih in prepričanjih drugih (Buckner, Andrews-Hanna in Schacter, 2008; Saxe, 2006).

Ta mreža je konsistentno vključena v socialno sklepanje, kar je še bolj očitno ob neposredni primerjavi z nesocialnim sklepanjem. Nekateri na podlagi tega ocenjujejo, da sklepanje ni glavna domena omrežja, temveč je veliko odvisno od vsebine. Posledično predvidevajo, da je mentalizacijska mreža aktivna le, ko je vsebina socialna. Številni predvidevajo, da je tu ključnega pomena mPFC, ki ga priključujejo med regije, pomembne za socialno sklepanje (Baetens idr., 2015).

Vloga mentalizacijskega omrežja pa kot kaže ni povezana z razumevanjem čustev drugih (Saxe, 2006; Shaw Bramham, Lawrence, Morris, Baron-Cohen in David, 2005; Stone idr., 2002; Zaki in Ochsner, 2012).

6.2 Zrcalno omrežje

Zrcalno omrežje vključuje anteriorni intraparietalni sulkus in premotorični korteks. Vpleteno je v razmišljanje o drugih na podlagi konkretnih senzornih informacij (Baetens idr., 2015). Verjamejo, da regije znotraj te mreže podpirajo socialno kognitivno strategijo, drugačno od mentalizacije, ki utemelji sposobnost posameznika, da interpretira cilje in namene drugih preko simulacije njihovega vedenja (Blakemore in Frith, 2004; Frith, 2007; Frith in Frith, 2007; Saxe, 2006) ali njihove afektivne izkušnje, ki so povezane z njihovim notranjim fizičnim stanjem (Zaki, Hennigan, Weber in Ochsner, 2010).

Zrcalni sistem lajša razumevanje dejanj, kar pomeni, da naj bi dejanja drugih ljudi razumeli s pomočjo preslikave opazovane aktivnosti na lastne motorične reprezentacije istega dejanja (Blakemore in Frith, 2003). Predvidevajo, da se je zrcalno omrežje razvilo, da bi olajšalo komunikacijo, empatijo in razumevanje misli drugih ljudi (Gallese in Goldman, 1998, po Blakemore in Frith, 2004).

Simuliranje dejanja druge osebe sproži reprezentacijo aktivnosti, ki omogočijo, da lahko na podlagi lastnih ciljev in namenov sklepamo o osnovnih ciljih in namenih te osebe (Blakemore in Frith, 2004). Odkrili so, da opazovanje drugega človeka, ki premika roko, vpliva na lastno izvedbo različnih premikov roke (Kilner, Paulignan in Blakemore, 2003). To bi lahko bila posledica interference znotraj zrcalnega omrežja, ki je odgovorno tako za proces opazovanja premikanja, kot tudi za samo izvedbo (Blakemore in Frith, 2004).

Ideja o obstoju zrcalnega sistema v možganih izhaja iz opažanj, da so iste možganske regije aktivne tako ob opazovanju druge osebe, ki izkuša določeno čustvo, kot tudi ob tem, ko isto čustvo izkušamo sami (Wicker idr., 2003). Možganski zrcalni sistem se vključi ob aktivnostih in čustvih, motorična območja v možganih pa se aktivirajo ob opazovanju drugih ljudi (Rizzolatti in Craighero, 2004). Človek je nagnjen k avtomatičnem posnemanju njihovega gibanja (Chartrand in Bargh, 1999), tudi če to vpliva na njegove lastne aktivnosti (Kilner idr., 2003). Zrcalni sistem sodeluje tudi pri dotiku in bolečini. Somatosenzorne možganske regije se aktivirajo ob tem, ko oseba vidi, da se je nekdo dotaknil drugega človeka (Keysers, Wicker, Gazzola, Anton, Fogassi in Gallese, 2004; Blakemore, Bristow, Bird, Frith in Ward, 2005). Možganska območja, vključena v procesiranje bolečine, se aktivirajo, ko vidimo drugega pri zaznavanju bolečih dražljajev (Morrison, Lloyd, Pellegrino in Roberts, 2004; Jackson, Meltzoff in Decety, 2005) ter tudi

ob tem, ko nam simbolični namig pove, da druga oseba izkuša bolečino (Singer, Seymour, O'Doherty, Kaube, Dolan in Frith, 2004). Ti zrcalni efekti se lahko pojavijo ob avditornih in vizualnih dražljajih (Kohler, Keysers, Umiltà, Fogassi, Gallese in Rizzolatti, 2002).

Predvidevajo, da je aktivacija zrcalnega sistema večinoma avtomatski proces, ki ni pod zavestno kontrolo. Kljub temu pa ne posnemamo vsega, kar vidimo in naše empatije ne prejmejo vsi. Opazovanje premikov človeške roke lahko vpliva na človekove lastne premike, enako pa ne velja za opazovanje robotske roke (Kilner idr., 2003). Uглаšenost zrcalne mreže za smiselne dražljaje, ne pa tudi za stroje, je opazna v možganski aktivnosti in vedenju (Tai, Scherfler, Brooks, Nobukatsu, Sawamoto in Castiello, 2004).

Funkcije te mreže so v kontrastu z regijami omrežja socialne averzije, vključno s kavdalnim anteriornim cingulatnim korteksom in inzulo, ki so prednostno vključene v simuliranje čustev drugih (Blakemore in Frith, 2004; Frith, 2007; Frith in Frith, 2007; Saxe, 2006).

6.3 Ventromedialni in dorzomedialni prefrontalni korteks

Na socialnem področju je ventromedialni prefrontalni korteks pogosto vpleten v motiviranje odločitev za sodelovanje ali zaupanje drugim na podlagi moralnih prepričanj (Moll idr., 2005, po Bickart idr., 2014), emocionalnega vedenja drugih ali njihovega videza (O'Doherty, Winston, Critchley, Perrett, Burt in Dolan, 2003).

Nasprotno je dorzomedialni prefrontalni korteks pogosteje vključen v razmišljanje o prepričanjih in namenih drugih na podlagi njihovega vedenja (Buckner idr., 2008; Saxe, 2006), kar pa načeloma ne motivira adaptivnega interpersonalnega odziva.

7 ZAKLJUČEK

Dokazi številnih metodologij pri različnih vrstah, kažejo na osrednjo vlogo amigdale v obširnih nevrnalnih omrežjih, ki sestavljajo socialne možgane. Ta odkritja pripomorejo k močnemu okviru za začetek razčlenjevanja socialne kognicije, na njene komponentne procese, ki so si, glede na njihovo nevrnalno podlago, vsaj deloma različni. Komponentni pristop bodočim študijam omogoča raziskovanje tega kako se ločene domene socialne kognicije in njihovi nevrobiološki korelati razlikujejo pri zdravih ljudeh in populaciji z nevropsihiatričnimi motnjami, zaznamovani s socialno prizadetostjo, na primer avtizmom, motnjo antisocialne osebnosti in frontotemporalno demenco.

V prihodnosti bi bilo s študijami vloge amigdale v možganskih mrežah, ki podpirajo socialno življenje, smiselno določiti če in do katere stopnje ter v katerem obdobju, razlike v povezanosti amigdaličnih omrežij podpirajo (oziroma povzročajo) socialne funkcije. Prav tako bi bilo pomembno določiti socialne prednosti, ki jih imajo večja funkcionalna koherenca in večje strukture znotraj omrežij pod nadzorom amigdale ter njihovo morebitno povezanost z velikostjo socialne mreže.

Prihodnje študije bi se lahko osredotočile na vključitev neuropeptidov, genetskega slikanja in optogenetike v klinične metode. Predstavniki nonapeptidne družine, predvsem oksitocin, so obetavne tarče za zdravljenje motenj v socialnem vedenju, glede na to, da je amigdala eno glavnih vozlišč akcije oksitocina v možganih. Študije genetskega slikanja razkrivajo variacije alelov, ki so podlaga za razlike v možganski povezanosti in aktivaciji posameznih delov možganov ter druge vidike človeške socialnosti. Optogenetika ponudi še en pristop, ki bi pomagal pri nadaljnem odkrivanju nevrnalnih sistemov, ki predstavljajo podlago za socialno vedenje. Pristop omogoča edinstveno anatomske natančnost pri načrtovanju funkcij specifičnih možganskih krogov.

Pomembno bo tudi razumevanje tega, kako amigdala in njene povezave podpirajo socialno povezanost v kontekstu njihove vloge pri afektivni odzivnosti in povečanju anksioznosti. Strukturne abnormalnosti amigdale so namreč povezali z različnimi nevrorazvojnimi motnjami, vključno z motnjami afektov in anksioznosti ter njihovih interakcij s socialnim vedenjem.

Funkcije amigdale seveda niso specifične za socialno kognicijo ali anksioznost. Številne strukture znotraj omrežij amigdale, igrajo različne vloge v mentalnih procesih kot so čustvovanje in drugih procesih vključenih v učenje, zaznavanje objektov, pozornost in spomin. Taka odkritja kažejo, da integriran model tega, kako možgani ustvarijo um in omogočijo posameznim umom delovanje v socialni skupini, zahteva eksplisitno

razumevanje teh odvisnosti. Na socialnem področju, amigdalo obravnavajo kot središče, kjer se ti procesi srečajo in so uporabljeni za dekodiranje multimodalnih, dinamičnih in pogosto nejasnih informacij, ki jih posameznik prejme od drugih ljudi.

Iz tega vidika so amigdala in njene povezave znotraj socialnih možganov zelo pomembne za razločevanje pomembnih signalov od šumov, grožnje od nagrade ali sovražnika od prijatelja, ter posledično pri vodenju prilagoditvenih interpersonalnih vedenj.

8 LITERATURA IN VIRI

Adolphs, R. (1999). Social cognition and the human brain. *Trends in Cognitive Sciences*, 3 (12), 469-479.

Adolphs, R., Tranel, D., Hamann, S., Young, A., Calder, A., Phelps, E., Anderson, A., Lee, G.P. in Damasio, A. (1999). Recognition of facial emotion in nine individuals with bilateral amygdala damage. *Neuropsychologia*, 37 (10), 1111-1117.

Adolphs, R. (2001). The neurobiology of social cognition. *Current Opinion in Neurobiology*, 11 (2), 231-239.

Adolphs, R. (2009). The Social Brain: Neural Basis of Social Knowledge. *Annual Review of Psychology*, 60 (1), 693-716.

Adolphs, R., Gosselin, F., Buchanan, T. W., Tranel, D., Schyns, P. in Damasio, A. R. (2005). A mechanism for impaired fear recognition after amygdala damage. *Nature*, 433 (7021), 68-72.

Adolphs, R., Tranel, D. in Damasio, A. R. (1998). The human amygdala in social judgment. *Nature*, 393 (6684), 470-474.

Adolphs, R., Tranel, D., Damasio, H. in Damasio, A. (1995). Fear and the human amygdala. *The Journal of Neuroscience*, 15 (9), 5879-5891.

An, X., Bandler, R., Öngür, D. in Price, J. (1998). Prefrontal cortical projections to longitudinal columns in the midbrain periaqueductal gray in Macaque monkeys. *The Journal of Comparative Neurology*, 401 (4), 455-479.

Anderson, S. W., Bechara, A., Damasio, H., Tranel, D. in Damasio, A. R. (1999). Impairment of social and moral behavior related to early damage in human prefrontal cortex. *Nature Neuroscience*, 2 (11), 1032-1037.

Anderson, A. K. in Phelps, E. A. (2000). Expression Without Recognition: Contributions of the Human Amygdala to Emotional Communication. *Psychological Science*, 11 (2), 106-111.

Aron, A., Fisher, H., Mashek, D. J., Strong, G., Li, H. in Brown, L. L. (2005). Reward, Motivation, and Emotion Systems Associated With Early-Stage Intense Romantic Love. *Journal of Neurophysiology*, 94 (1), 327-337.

Baetens, K., Vandekerckhove, M. in Overwalle, F. V. (2015). Social Versus Nonsocial Reasoning. *Brain Mapping*, 3, 227-230.

Balleine, B. W. in Odoherthy, J. P. (2010). Human and Rodent Homologies in Action Control: Corticostriatal Determinants of Goal-Directed and Habitual Action. *Neuropsychopharmacology*, 35 (1), 48-69.

Barbas, H., Zikopoulos, B. in Timbie, C. (2010). Sensory Pathways and Emotional Context for Action in Primate Prefrontal Cortex. *Biological Psychiatry*, 69 (12), 1133-1139.

Barrett, L. F. in Bliss-Moreau, E. (2009). Chapter 4 Affect as a Psychological Primitive. *Advances in Experimental Social Psychology*, 167-218.

Barrett, L. in Henzi, P. (2005). The social nature of primate cognition. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 272 (1575), 1865-1875.

Bartels, A. in Zeki, S. (2004). The neural correlates of maternal and romantic love. *NeuroImage*, 21 (3), 1155-1166.

Barton, R. A. (2006). Olfactory evolution and behavioral ecology in primates. *American Journal of Primatology*, 68 (6), 545-558.

Baylis, G., Rolls, E. in Leonard, C. (1985). Selectivity between faces in the responses of a population of neurons in the cortex in the superior temporal sulcus of the monkey. *Brain Research*, 342 (1), 91-102.

Bechara, A., Damasio, H., Damasio, A. R. in Lee, G. P. (1999). Different Contributions of the Human Amygdala and Ventromedial Prefrontal Cortex to Decision-Making. *The Journal of Neuroscience*, 19 (13), 5473-5481.

Bechara, A., Tranel, D., Damasio, H., Adolphs, R., Rockland, C. in Damasio, A. (1995). Double dissociation of conditioning and declarative knowledge relative to the amygdala and hippocampus in humans. *Science*, 269 (5227), 1115-1118.

Benuzzi, F., Lui, F., Duzzi, D., Nichelli, P. F. in Porro, C. A. (2008). Does It Look Painful or Disgusting? Ask Your Parietal and Cingulate Cortex. *Journal of Neuroscience*, 28 (4), 923-931.

Bickart, K. C., Brickhouse, M., Negreira, A., Sapolsky, D., Barrett, L. F. in Dickerson, B. C. (2013). Atrophy in distinct corticolimbic networks in frontotemporal dementia relates to social impairments measured using the Social Impairment Rating Scale. *Journal of Neurology, Neurosurgery in Psychiatry*, 85 (4), 438-448.

Bickart, K. C., Dickerson, B. C. in Barrett, L. F. (2014). The amygdala as a hub in brain networks that support social life. *Neuropsychologia*, 63, 235-248.

Bickart, K. C., Hollenbeck, M. C., Barrett, L. F. in Dickerson, B. C. (2012). Intrinsic Amygdala-Cortical Functional Connectivity Predicts Social Network Size in Humans. *Journal of Neuroscience*, 32 (42), 14729-14741.

Bickart, K. C., Wright, C. I., Dautoff, R. J., Dickerson, B. C. in Barrett, L. F. (2011). Amygdala volume and social network size in humans. *Nature Neuroscience*, 14 (2), 163-164.

Blakemore, S., Bristow, D., Bird, G., Frith, C. in Ward, J. (2005). Somatosensory activations during the observation of touch and a case of vision–touch synaesthesia. *Brain*, 128 (7), 1571-1583.

Blakemore, S. in Frith, U. (2004). How does the brain deal with the social world? *NeuroReport*, 15 (1), 119-128.

Buckholz, J. W., Asplund, C. L., Dux, P. E., Zald, D. H., Gore, J. C., Jones, O. D. in Marois, R. (2008). The Neural Correlates of Third-Party Punishment. *Neuron*, 60 (5), 930-940.

Buckner, R. L., Andrews-Hanna, J. R. in Schacter, D. L. (2008). The Brains Default Network. *Annals of the New York Academy of Sciences*, 1124 (1), 1-38.

Byrne, R. W. in Bates, L. A. (2010). Primate Social Cognition: Uniquely Primate, Uniquely Social, or Just Unique? *Neuron*, 65 (6), 815-830.

Bzdok, D., Langner, R., Caspers, S., Kurth, F., Habel, U., Zilles, K., Laird, A. in Eickhoff, S. B. (2010). ALE meta-analysis on facial judgments of trustworthiness and attractiveness. *Brain Structure and Function*, 215 (3-4), 209-223.

Carmichael, S. in Price, J. (1996). Connectional networks within the orbital and medial prefrontal cortex of macaque monkeys. *The Journal of Comparative Neurology*, 371 (2), 179-207.

Carr, L., Iacoboni, M., Dubeau, M., Mazziotta, J. C. in Lenzi, G. L. (2003). Neural mechanisms of empathy in humans: A relay from neural systems for imitation to limbic areas. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 100 (9), 5497-5502.

Chartrand, T. L. in Bargh, J. A. (1999). The chameleon effect: The perception-behavior link and social interaction. *Journal of Personality and Social Psychology*, 76 (6), 893-910.

Cheng, Y., Lin, C., Liu, H., Hsu, Y., Lim, K., Hung, D. in Decety, J. (2007). Expertise Modulates the Perception of Pain in Others. *Current Biology*, 17 (19), 1708-1713.

Cunningham, W. A., Johnson, M. K., Raye, C. L., Gatenby, J. C., Gore, J. C. in Banaji, M. R. (2004). Separable Neural Components in the Processing of Black and White Faces. *Psychological Science*, 15 (12), 806-813.

Davis, M. in Whalen, P. J. (2001). The amygdala: Vigilance and emotion. *Molecular Psychiatry*, 6 (1), 13-34.

Decety, J., Jackson, P. L., Brunet, E. in Meltzoff, A. N. (2006). Empathy examined through the neural mechanisms involved in imagining how I feel versus how you feel pain. *Neuropsychologia*, 44 (5), 752-761.

Decety, J., Jackson, P. L., Sommerville, J. A., Chaminade, T. in Meltzoff, A. N. (2004). The neural bases of cooperation and competition: An fMRI investigation. *NeuroImage*, 23 (2), 744-751.

Delgado, M. R., Frank, R. H. in Phelps, E. A. (2005). Perceptions of moral character modulate the neural systems of reward during the trust game. *Nature Neuroscience*, 8 (11), 1611-1618.

Downey, G., Freitas, A. L., Michaelis, B. in Khouri, H. (1998). The self-fulfilling prophecy in close relationships: Rejection sensitivity and rejection by romantic partners. *Journal of Personality and Social Psychology*, 75 (2), 545-560.

Downey, G. in Feldman, S. I. (1996). Implications of rejection sensitivity for intimate relationships. *Journal of Personality and Social Psychology*, 70 (6), 1327-1343.

Dunbar, R. I. in Spoors, M. (1995). Social networks, support cliques, and kinship. *Human Nature*, 6 (3), 273-290.

Dunbar, R. I. in Shultz, S. (2007). Evolution in the Social Brain. *Science*, 317 (5843), 1344-1347.

Dunbar, R. in Shultz, S. (2007). Understanding primate brain evolution. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 362 (1480), 649-658.

Edelson, M., Sharot, T., Dolan, R. J. in Dudai, Y. (2011). Following the Crowd: Brain Substrates of Long-Term Memory Conformity. *Science*, 333 (6038), 108-111.

Eisenberger, N. I., Jarcho, J. M., Lieberman, M. D. in Naliboff, B. D. (2006). An experimental study of shared sensitivity to physical pain and social rejection. *Pain*, 126 (1), 132-138.

Eisenberger, N. I., Lieberman, M. D. in Williams, K. D. (2003). Does rejection hurt? An fMRI study of social exclusion. *Science*, 302, 290-292.

Engell, A. D., Haxby, J. V. in Todorov, A. (2007). Implicit Trustworthiness Decisions: Automatic Coding of Face Properties in the Human Amygdala. *Journal of Cognitive Neuroscience*, 19 (9), 1508-1519.

Farrer, C., Franck, N., Georgieff, N., Frith, C., Decety, J. in Jeannerod, M. (2003). Modulating the experience of agency: A positron emission tomography study. *NeuroImage*, 18 (2), 324-333.

Ferry, A. T., Ongur, D., An, X. in Price, J. L. (2000). Prefrontal cortical projections to the striatum in macaque monkeys: Evidence for an organization related to prefrontal networks. *The Journal of Comparative Neurology*, 425 (3), 447-470.

Freese, J. L. in Amaral, D. G. (2005). The organization of projections from the amygdala to visual cortical areas TE and V1 in the macaque monkey. *The Journal of Comparative Neurology*, 486 (4), 295-317.

Freese, J. L. in Amaral, D. G. (2006). Synaptic organization of projections from the amygdala to visual cortical areas TE and V1 in the macaque monkey. *The Journal of Comparative Neurology*, 496 (5), 655-667.

Freeman, J. B., Schiller, D., Rule, N. O. in Ambady, N. (2009). The neural origins of superficial and individuated judgments about ingroup and outgroup members. *Human Brain Mapping*, 31, 150-159.

Friesen, C. K. in Kingstone, A. (1998). The eyes have it! Reflexive orienting is triggered by nonpredictive gaze. *Psychonomic Bulletin in Review*, 5 (3), 490-495.

Frith, C. D. (2007). The social brain? *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 362 (1480), 671-678.

Frith, C. D. in Frith, U. (2007). Social Cognition in Humans. *Current Biology*, 17 (16).

Frith, U. in Frith, C. (2010). The social brain: Allowing humans to boldly go where no other species has been. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 365 (1537), 165-176.

George, N., Driver, J. in Dolan, R. J. (2001). Seen Gaze-Direction Modulates Fusiform Activity and Its Coupling with Other Brain Areas during Face Processing. *NeuroImage*, 13 (6), 1102-1112.

Ghashghaei, H. in Barbas, H. (2002). Pathways for emotion: Interactions of prefrontal and anterior temporal pathways in the amygdala of the rhesus monkey. *Neuroscience*, 115 (4), 1261-1279.

Gobbini, M. I. in Haxby, J. V. (2006). Neural response to the visual familiarity of faces. *Brain Research Bulletin*, 71 (1-3), 76-82.

Haber, S. N. in Calzavara, R. (2009). The cortico-basal ganglia integrative network: The role of the thalamus. *Brain Research Bulletin*, 78 (2-3), 69-74.

Haber, S. N. in Knutson, B. (2010). The Reward Circuit: Linking Primate Anatomy and Human Imaging. *Neuropsychopharmacology*, 35 (1), 4-26.

Haber, S. N., Kim, K., Mailly, P. in Calzavara, R. (2006). Reward-Related Cortical Inputs Define a Large Striatal Region in Primates That Interface with Associative Cortical Connections, Providing a Substrate for Incentive-Based Learning. *Journal of Neuroscience*, 26 (32), 8368-8376.

Haidt, J. (2001). The emotional dog and its rational tail: A social intuitionist approach to moral judgment. *Psychological Review*, 108 (4), 814-834.

Harbaugh, W. T., Mayr, U. in Burghart, D. R. (2007). Neural Responses to Taxation and Voluntary Giving Reveal Motives for Charitable Donations. *Science*, 316 (5831), 1622-1625.

Hart, A. J., Whalen, P. J., Shin, L. M., Mcinerney, S. C., Fischer, H. in Rauch, S. L. (2000). Differential response in the human amygdala to racial outgroup vs ingroup face stimuli. *NeuroReport*, 11 (11), 2351-2354.

Hasselmo, M. E., Rolls, E. T. in Baylis, G. C. (1989). The role of expression and identity in the face-selective responses of neurons in the temporal visual cortex of the monkey. *Behavioural Brain Research*, 32 (3), 203-218.

Hawkey, L. C. in Cacioppo, J. T. (2010). Loneliness matters: a theoretical and empirical review of consequences and mechanisms. *Annals of Behavioral Medicine*, 40 (2), 218-227.

Haxby, J. V., Hoffman, E. A. in Gobbini, M. (2000). The distributed human neural system for face perception. *Trends in Cognitive Sciences*, 4 (6), 223-233.

Haxby, J. V., Hoffman, E. A. in Gobbini, M. (2002). Human neural systems for face recognition and social communication. *Biological Psychiatry*, 51 (1), 59-67.

Haxby, J. V. in Gobbini, M. I. (2011). Distributed Neural Systems for Face Perception. *Oxford Handbooks Online*.

Hayes, D. J. in Northoff, G. (2011). Identifying a Network of Brain Regions Involved in Aversion-Related Processing: A Cross-Species Translational Investigation. *Frontiers in Integrative Neuroscience*, 5.

Hill, R. A. in Dunbar, R. I. (2003). Social network size in humans. *Human Nature*, 14 (1), 53-72.

Hoistad, M. in Barbas, H. (2008). Sequence of information processing for emotions through pathways linking temporal and insular cortices with the amygdala. *NeuroImage*, 40 (3), 1016-1033.

Hornak, J., Bramham, J., Rolls, E. T., Morris, R. G., O'Doherty, J., Bullock, P. R. in Polkey, C. E. (2003). Changes in emotion after circumscribed surgical lesions of the orbitofrontal and cingulate cortices. *Brain*, 126 (7), 1691-1712.

House, J. S., Landis, K. R. in Umberson, D. (1988). Social relationships and health. *Science*, 241 (4865), 540-545.

Hsu, D. T. in Price, J. L. (2007). Midline and intralaminar thalamic connections with the orbital and medial prefrontal networks in macaque monkeys. *The Journal of Comparative Neurology*, 504 (2), 89-111.

Iidaka, T., Terashima, S., Yamashita, K., Okada, T., Sadato, N. in Yonekura, Y. (2003). Dissociable neural responses in the hippocampus to the retrieval of facial identity and emotion: An event-related fMRI study. *Hippocampus*, 13 (4), 429-436.

Ikegaya, Y., Saito, H. in Abe, K. (1995). High-frequency stimulation of the basolateral amygdala facilitates the induction of long-term potentiation in the dentate gyrus in vivo. *Neuroscience Research*, 22 (2), 203-207.

Kanai, R., Bahrami, B., Roylance, R. in Rees, G. (2011). Online social network size is reflected in human brain structure. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 279 (1732), 1327-1334.

Karafin, M. S., Tranel, D. in Adolphs, R. (2004). Dominance Attributions Following Damage to the Ventromedial Prefrontal Cortex. *Journal of Cognitive Neuroscience*, 16 (10), 1796-1804.

Kawashima, R., Sugiura, M., Kato, T., Nakamura, A., Hatano, K., Ito, K., Fukuda, H., Kojima, S. in Nakamura, K. (1999). The human amygdala plays an important role in gaze monitoring. *Brain*, 122 (4), 779-783.

Keane, J., Calder, A. J., Hodges, J. R. in Young, A. W. (2002). Face and emotion processing in frontal variant frontotemporal dementia. *Neuropsychologia*, 40 (6), 655-665.

Kennedy, D. P. in Adolphs, R. (2010). Impaired fixation to eyes following amygdala damage arises from abnormal bottom-up attention. *Neuropsychologia*, 48 (12), 3392-3398.

Kennedy, D. P., Glascher, J., Tyszka, J. M. in Adolphs, R. (2009). Personal space regulation by the human amygdala. *Nature Neuroscience*, 12 (10), 1226-1227.

Kessels, R. P., Gerritsen, L., Montagne, B., Ackl, N., Diehl, J. in Danek, A. (2007). Recognition of Facial Expressions of Different Emotional Intensities in Patients with Frontotemporal Lobar Degeneration. *Behavioural Neurology*, 18 (1), 31-36.

Keysar, B., Lin, S. in Barr, D. J. (2003). Limits on theory of mind use in adults. *Cognition*, 89 (1), 25-41.

Keysers, C., Wicker, B., Gazzola, V., Anton, J., Fogassi, L. in Gallese, V. (2004). A Touching Sight. *Neuron*, 42 (2), 335-346.

Kilner, J., Paulignan, Y. in Blakemore, S. (2003). An Interference Effect of Observed Biological Movement on Action. *Current Biology*, 13 (6), 522-525.

King-Casas, B., Tomlin, D., Anen, C., Camerer, C. F., Quartz, S. R. in Montague, P. R. (2005). Getting to Know You: Reputation and Trust in a Two-Person Economic Exchange. *Science*, 308 (5718), 78-83.

Kipps, C. M., Nestor, P. J., Acosta-Cabronero, J., Arnold, R. in Hodges, J. R. (2009). Understanding social dysfunction in the behavioural variant of frontotemporal dementia: The role of emotion and sarcasm processing. *Brain*, 132 (3), 592-603.

Kipps, C. M., Mioshi, E. in Hodges, J. R. (2009). Emotion, social functioning and activities of daily living in frontotemporal dementia. *Neurocase*, 15 (3), 182-189.

Klucharev, V., Hytonen, K., Rijpkema, M., Smidts, A. in Fernandez, G. (2009). Reinforcement Learning Signal Predicts Social Conformity. *Neuron*, 61 (1), 140-151.

Kohler, E., Keysers, C., Umlita, M. A., Fogassi, L., Gallese, V. in Rizzolatti, G. (2002). Hearing Sounds, Understanding Actions: Action Representation in Mirror Neurons. *Science*, 297 (5582), 846-848.

Knapska, E., Radwanska, K., Werka, T. in Kaczmarek, L. (2007). Functional Internal Complexity of Amygdala: Focus on Gene Activity Mapping After Behavioral Training and Drugs of Abuse. *Physiological Reviews*, 87 (4), 1113-1173.

Kolb, B. in Whishaw, I. Q. (2003). *Fundamentals of human neuropsychology*. New York: Macmillan.

Kondo, H., Saleem, K. S. in Price, J. L. (2003). Differential connections of the temporal pole with the orbital and medial prefrontal networks in macaque monkeys. *The Journal of Comparative Neurology*, 465 (4), 499-523.

Kondo, H., Saleem, K. S. in Price, J. L. (2005). Differential connections of the perirhinal and parahippocampal cortex with the orbital and medial prefrontal networks in macaque monkeys. *The Journal of Comparative Neurology*, 493 (4), 479-509.

Kosaka, H., Omori, M., Iidaka, T., Murata, T., Shimoyama, T., Okada, T., Sadato, N., Yonekura, Y. in Wada, Y. (2003). Neural substrates participating in acquisition of facial familiarity: An fMRI study. *NeuroImage*, 20 (3), 1734-1742.

Koscik, T. R. in Tranel, D. (2011). The human amygdala is necessary for developing and expressing normal interpersonal trust. *Neuropsychologia*, 49 (4), 602-611.

Kosmidis, M. H., Aretouli, E., Bozikas, V. P., Giannakou, M. in Ioannidis, P. (2008). Studying Social Cognition in Patients with Schizophrenia and Patients with Frontotemporal Dementia: Theory of Mind and the Perception of Sarcasm. *Behavioural Neurology*, 19 (1-2), 65-69.

Krajbich, I., Adolphs, R., Tranel, D., Denburg, N. L. in Camerer, C. F. (2009). Economic Games Quantify Diminished Sense of Guilt in Patients with Damage to the Prefrontal Cortex. *Journal of Neuroscience*, 29 (7), 2188-2192.

Kross, E., Egner, T., Ochsner, K., Hirsch, J. in Downey, G. (2007). Neural Dynamics of Rejection Sensitivity. *Journal of Cognitive Neuroscience*, 19 (6), 945-956.

Kumaran, D., Melo, H. in Duzel, E. (2012). The Emergence and Representation of Knowledge about Social and Nonsocial Hierarchies. *Neuron*, 76 (3), 653-666.

LaBar, K., Ledoux, J., Spencer, D. in Phelps, E. (1995). Impaired fear conditioning following unilateral temporal lobectomy in humans. *The Journal of Neuroscience*, 15 (10), 6846-6855.

Leibenluft, E., Gobbini, M., Harrison, T. in Haxby, J. V. (2004). Mothers neural activation in response to pictures of their children and other children. *Biological Psychiatry*, 56 (4), 225-232.

Li, J., Xiao, E., Houser, D. in Montague, P. R. (2009). Neural responses to sanction threats in two-party economic exchange. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 106 (39), 16835-16840.

Lieberman, M. D. (2007). Social Cognitive Neuroscience: A Review of Core Processes. *Annual Review of Psychology*, 58 (1), 259-289.

Lough, S., Kipps, C. M., Treise, C., Watson, P., Blair, J. R. in Hodges, J. R. (2006). Social reasoning, emotion and empathy in frontotemporal dementia. *Neuropsychologia*, 44 (6), 950-958.

Marsh, A. A., Blair, K. S., Jones, M. M., Soliman, N. in Blair, R. J. (2009). Dominance and Submission: The Ventrolateral Prefrontal Cortex and Responses to Status Cues. *Journal of Cognitive Neuroscience*, 21 (4), 713-724.

McCrae, R. R., Costa, P. T., Ostendorf, F., Angleitner, A., Hrebickova, M., Avia, M. D., Sanz, J., Sanchez-Bernardos, M. L., Kusdil, M. E., Woodfield, R., Saunders, P. R. in Smith, P. B. (2000). Nature over nurture: Temperament, personality, and life span development. *Journal of Personality and Social Psychology*, 78 (1), 173-186.

Mendez, M. F., Chen, A. K., Shapira, J. S., Lu, P. H. in Miller, B. L. (2006). Acquired Extroversion Associated With Bitemporal Variant of Frontotemporal Dementia. *Journal of Neuropsychiatry*, 18 (1), 100-107.

Moll, J., Eslinger, P. J. in Oliveira-Souza, R. D. (2001). Frontopolar and anterior temporal cortex activation in a moral judgment task: Preliminary functional MRI results in normal subjects. *Arquivos De Neuro-Psiquiatria*, 59 (3B), 657-664.

Moll, J., Krueger, F., Zahn, R., Pardini, M., Oliveira-Souza, R. D. in Grafman, J. (2006). Human fronto-mesolimbic networks guide decisions about charitable donation. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 103 (42), 15623-15628.

Moll, J., Oliveira-Souza, R. D., Garrido, G. J., Bramati, I. E., Caparelli-Daquer, E. M., Paiva, M. L., Zahn, R. in Grafman, J. (2007). The self as a moral agent: Linking the neural bases of social agency and moral sensitivity. *Social Neuroscience*, 2 (3-4), 336-352.

Moll, J., Oliveira-Souza, R. D., Moll, F. T., Ignacio, F. A., Bramati, I. E., Caparelli-Daquer, E. M. in Eslinger, P. J. (2005). The Moral Affiliations of Disgust. *Cognitive and Behavioral Neurology*, 18 (1), 68-78.

Morrison, I., Lloyd, D., Pellegrino, G. D. in Roberts, N. (2004). Vicarious responses to pain in anterior cingulate cortex: Is empathy a multisensory issue? *Cognitive, Affective, & Behavioral Neuroscience*, 4 (2), 270-278.

Murray, E. A. (2007). The amygdala, reward and emotion. *Trends in Cognitive Sciences*, 11 (11), 489-497.

Mychack, P., Kramer, J. H., Boone, K. B. in Miller, B. L. (2001). The influence of right frontotemporal dysfunction on social behavior in frontotemporal dementia. *Neurology*, 56. Nummenmaa, L. in Calder, A. J. (2009). Neural mechanisms of social attention. *Trends in Cognitive Sciences*, 13 (3), 135-143.

O'Doherty, J., Winston, J., Critchley, H., Perrett, D., Burt, D. in Dolan, R. (2003). Beauty in a smile: The role of medial orbitofrontal cortex in facial attractiveness. *Neuropsychologia*, 41 (2), 147-155.

Ochsner, K. N. in Lieberman, M. D. (2001). The emergence of social cognitive neuroscience. *American Psychologist*, 56 (9), 717-734.

Ohman, A. (2009). Of snakes and faces: An evolutionary perspective on the psychology of fear. *Scandinavian Journal of Psychology*, 50 (6), 543-552.

Ongur, D. in Price, J. L. (2000). The Organization of Networks within the Orbital and Medial Prefrontal Cortex of Rats, Monkeys and Humans. *Cerebral Cortex*, 10 (3), 206-219.

Ongur, D., An, X. in Price, J. L. (1998). Prefrontal cortical projections to the hypothalamus in Macaque monkeys. *The Journal of Comparative Neurology*, 401 (4), 480-505.

Ongur, D., Ferry, A. T. in Price, J. L. (2003). Architectonic subdivision of the human orbital and medial prefrontal cortex. *The Journal of Comparative Neurology*, 460 (3), 425-449.

Packard, M. G., Cahill, L. in Mcgaugh, J. L. (1994). Amygdala modulation of hippocampal-dependent and caudate nucleus-dependent memory processes. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 91 (18), 8477-8481.

Phelps, E. A. (2001). Faces and races in the brain. *Nature Neuroscience*, 4 (8), 775-776.

Phelps, E. A., Oconnor, K. J., Cunningham, W. A., Funayama, E. S., Gatenby, J. C., Gore, J. C. in Banaji, M. R. (2000). Performance on Indirect Measures of Race Evaluation Predicts Amygdala Activation. *Journal of Cognitive Neuroscience*, 12 (5), 729-738.

Phillips, M. L., Young, A. W., Scott, S. K., Calder, A. J., Andrew, C., Giampietro, V., Williams, S. C., Bullmore, E. T., Brammer, M. in Gray, J. A. (1998). Neural responses to facial and vocal expressions of fear and disgust. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 265 (1408), 1809-1817.

Phillips, M. L., Young, A. W., Senior, C., Brammer, M., Andrew, C., Calder, A. J., Bullmore, E. T., Perrett, D. I., Rowland, D., Williams, S. C., Gray, J. A. in David, A. S. (1997). A specific neural substrate for perceiving facial expressions of disgust. *Nature*, 389 (6650), 495-498.

Pourtois, G., Schwartz, S., Seghier, M. L., Lazeyras, F. in Vuilleumier, P. (2005). Portraits or People? Distinct Representations of Face Identity in the Human Visual Cortex. *Journal of Cognitive Neuroscience*, 17 (7), 1043-1057.

Price, J. L. (2007). Definition of the Orbital Cortex in Relation to Specific Connections with Limbic and Visceral Structures and Other Cortical Regions. *Annals of the New York Academy of Sciences*, 1121 (1), 54-71.

Price, J. L. in Drevets, W. C. (2010). Neurocircuitry of Mood Disorders. *Neuropsychopharmacology*, 35 (1), 192-216.

Rankin, K. P., Gorno-Tempini, M. L., Allison, S. C., Stanley, C. M., Glenn, S., Weiner, M. W. in Miller, B. L. (2006). Structural anatomy of empathy in neurodegenerative disease. *Brain*, 129 (11), 2945-2956.

Rankin, K. P., Salazar, A., Gorno-Tempini, M. L., Sollberger, M., Wilson, S. M., Pavlic, D., Stanley, C.M., Glenn, S., Weiner, M. W. in Miller, B. L. (2009). Detecting sarcasm from paralinguistic cues: Anatomic and cognitive correlates in neurodegenerative disease. *NeuroImage*, 47 (4), 2005-2015.

Rankin, K. P., Rosen, H. J., Kramer, J. H., Schauer, G. F., Weiner, M. W., Schuff, N. in Miller, B. L. (2004). Right and Left Medial Orbitofrontal Volumes Show an Opposite Relationship to Agreeableness in FTD. *Dementia and Geriatric Cognitive Disorders*, 17 (4), 328-332.

Reiman, E. M., Lane, R. D., Ahern, G. L., Schwartz, G. E., Davidson, R. J., Friston, K. J., Yun, L. S. in Chen, K. (1997). Neuroanatomical correlates of externally and internally generated human emotion. *American Journal of Psychiatry*, 154 (7), 918-925.

Richeson, J. A., Todd, A. R., Trawalter, S. in Baird, A. A. (2008). Eye-Gaze Direction Modulates Race-Related Amygdala Activity. *Group Processes in Intergroup Relations*, 11 (2), 233-246.

Rilling, J. K., Gutman, D. A., Zeh, T. R., Pagnoni, G., Berns, G. S. in Kilts, C. D. (2002). A Neural Basis for Social Cooperation. *Neuron*, 35 (2), 395-405.

Rilling, J. K., King-Casas, B. in Sanfey, A. G. (2008). The neurobiology of social decision-making. *Current Opinion in Neurobiology*, 18 (2), 159-165.

Rilling, J. K., Sanfey, A. G., Aronson, J. A., Nystrom, L. E. in Cohen, J. D. (2004). Opposing BOLD responses to reciprocated and unreciprocated altruism in putative reward pathways. *NeuroReport*, 15 (16), 2539-2243.

Rizzolatti, G. in Craighero, L. (2004). The Mirror-Neuron System. *Annual Review of Neuroscience*, 27 (1), 169-192.

Shaw, P., Bramham, J., Lawrence, E. J., Morris, R., Baron-Cohen, S. in David, A. S. (2005). Differential Effects of Lesions of the Amygdala and Prefrontal Cortex on Recognizing Facial Expressions of Complex Emotions. *Journal of Cognitive Neuroscience*, 17 (9), 1410-1419.

Rolls, E. T. (2007). The representation of information about faces in the temporal and frontal lobes. *Neuropsychologia*, 45 (1), 124-143.

Rolls, E. T., Critchley, H. D., Browning, A. S. in Inoue, K. (2006). Face-selective and auditory neurons in the primate orbitofrontal cortex. *Experimental Brain Research*, 170 (1), 74-87.

Rosen, H. J., Allison, S. C., Schauer, G. F., Gorno-Tempini, M. L., Weiner, M. W. in Miller, B. L. (2005). Neuroanatomical correlates of behavioural disorders in dementia. *Brain*, 128 (11), 2612-2625.

Rosen, H. J., Perry, R.J., Murphy, J., Kramer, J.H., Mychack, P., Schuff, N., Weiner, M., Levenson, R.W. in Miller, B.L. (2002). Emotion comprehension in the temporal variant of frontotemporal dementia. *Brain*, 125 (10), 2286-2295.

Ruby, P. in Decety, J. (2004). How Would You Feel versus How Do You Think She Would Feel? A Neuroimaging Study of Perspective-Taking with Social Emotions. *Journal of Cognitive Neuroscience*, 16 (6), 988-999.

Said, C. P., Baron, S. G. in Todorov, A. (2009). Nonlinear Amygdala Response to Face Trustworthiness: Contributions of High and Low Spatial Frequency Information. *Journal of Cognitive Neuroscience*, 21 (3), 519-528.

Saleem, K. S., Kondo, H. in Price, J. L. (2008). Complementary circuits connecting the orbital and medial prefrontal networks with the temporal, insular, and opercular cortex in the macaque monkey. *The Journal of Comparative Neurology*, 506 (4), 659-693.

Sallet, J., Mars, R. B., Noonan, M. P., Andersson, J. L., O'Reilly, J. X., Jbabdi, S., Croxon, P. L., Jenkinson, M., Miller, K., L. in Rushworth, M. F. S. (2011). Social network size affects neural circuits in macaques. *Science*, 334 (6056), 697-700.

Sanfey, A. G. (2007). Social Decision-Making: Insights from Game Theory and Neuroscience. *Science*, 318 (5850), 598-602.

Sanfey, A. G., Rilling, J. K., Aronson, J. A., Nystrom, L. E. in Cohen, J. D. (2003). The Neural Basis of Economic Decision-Making in the Ultimatum Game. *Science*, 300 (5626), 1755-1758.

Saxe, R. (2006). Uniquely human social cognition. *Current Opinion in Neurobiology*, 16 (2), 235-239.

Saxe, R. in Wexler, A. (2005). Making sense of another mind: The role of the right temporo-parietal junction. *Neuropsychologia*, 43 (10), 1391-1399.

Scott, S. K., Young, A. W., Calder, A. J., Hellawell, D. J., Aggleton, J. P. in Johnsons, M. (1997). Impaired auditory recognition of fear and anger following bilateral amygdala lesions. *Nature*, 385 (6613), 254-257.

Seeley, W. W., Bauer, A. M., Miller, B. L., Gorno-Tempini, M. L., Kramer, J. H., Weiner, M. in Rosen, H. J. (2005). The natural history of temporal variant frontotemporal dementia. *Neurology*, 64 (8), 1384-1390.

Seeley, W. W., Menon, V., Schatzberg, A. F., Keller, J., Glover, G. H., Kenna, H., Reiss, A. L. in Greicius, M. D. (2007). Dissociable Intrinsic Connectivity Networks for Salience Processing and Executive Control. *Journal of Neuroscience*, 27 (9), 2349-2356.

Seymour, B., Singer, T. in Dolan, R. (2007). The neurobiology of punishment. *Nature Reviews Neuroscience*, 8 (4), 300-311.

Singer, T., Seymour, B., O'Doherty, J., Kaube, H., Dolan, R. J. in Frith, C. D. (2004). Empathy for Pain Involves the Affective but not Sensory Components of Pain. *Science*, 303 (5661), 1157-1162.

Snowden, J. S., Bathgate, D., Varma, A., Blackshaw, A., Gibbons, Z. C. in Neary, D. (2001). Distinct behavioural profiles in frontotemporal dementia and semantic dementia. *Journal of Neurology, Neurosurgery in Psychiatry*, 70 (3), 323-332.

Solano-Castiella, E., Anwender, A., Lohmann, G., Weiss, M., Docherty, C., Geyer, S., Reimer, E., Friederici, A. D. in Turner, R. (2010). Diffusion tensor imaging segments the human amygdala in vivo. *NeuroImage*, 49 (4), 2958-2965.

Sollberger, M., Stanley, C. M., Wilson, S. M., Gyurak, A., Beckman, V., Growdon, M., Jang, J., Weiner, M. W., Miller, B. L. in Rankin, K. P. (2009). Neural basis of interpersonal traits in neurodegenerative diseases. *Neuropsychologia*, 47 (13), 2812-2827.

Spezio, M. L., Huang, P. S., Castelli, F. in Adolphs, R. (2007). Amygdala Damage Impairs Eye Contact During Conversations with Real People. *Journal of Neuroscience*, 27 (15), 3994-3997.

Stefanacci, L. in Amaral, D. G. (2000). Topographic organization of cortical inputs to the lateral nucleus of the macaque monkey amygdala: A retrograde tracing study. *The Journal of Comparative Neurology*, 421 (1), 52-79.

Stefanacci, L. in Amaral, D. G. (2002). Some observations on cortical inputs to the macaque monkey amygdala: An anterograde tracing study. *The Journal of Comparative Neurology*, 451 (4), 301-323.

Stone, V. E., Cosmides, L., Tooby, J., Kroll, N. in Knight, R. T. (2002). Selective impairment of reasoning about social exchange in a patient with bilateral limbic system damage. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 99 (17), 11531-11536.

Sturm, V. E., McCarthy, M. E., Yun, I., Madan, A., Yuan, J. W., Holley, S. R., Ascher, E. A., Boxer, A. L., Miller, B. L. in Levenson, R. W. (2010). Mutual gaze in Alzheimers disease, frontotemporal and semantic dementia couples. *Social Cognitive and Affective Neuroscience*, 6 (3), 359-367.

Swanson, L. W. in Petrovich, G. D. (1998). What is the amygdala? *Trends in Neurosciences*, 21 (8), 323-331.

Tabibnia, G., Satpute, A. B. in Lieberman, M. D. (2008). The Sunny Side of Fairness. *Psychological Science*, 19 (4), 339-347.

Tai, Y. F., Scherfler, C., Brooks, D. J., Sawamoto, N. in Castiello, U. (2004). The Human Premotor Cortex Is Mirror Only for Biological Actions. *Current Biology*, 14 (2), 117-120.

Todorov, A., Baron, S. G. in Oosterhof, N. N. (2008). Evaluating face trustworthiness: A model based approach. *Social Cognitive and Affective Neuroscience*, 3 (2), 119-127.

Todorov, A. in Engell, A. D. (2008). The role of the amygdala in implicit evaluation of emotionally neutral faces. *Social Cognitive and Affective Neuroscience*, 3 (4), 303-312.

Todorov, A., Said, C. P., Engell, A. D. in Oosterhof, N. N. (2008). Understanding evaluation of faces on social dimensions. *Trends in Cognitive Sciences*, 12 (12), 455-460.

Vecera, S. P. in Rizzo, M. (2004). What are you looking at? *Neuropsychologia*, 42 (12), 1657-1665.

Van Boven, L. in Loewenstein, G. (2003). Social Projection of Transient Drive States. *Personality and Social Psychology Bulletin*, 29 (9), 1159-1168.

Von Der Heide, R., Vyas, G. in Olson, I. R. (2014). The social network-network: Size is predicted by brain structure and function in the amygdala and paralimbic regions. *Social Cognitive and Affective Neuroscience*, 9 (12), 1962-1972.

Vuilleumier, P., Richardson, M. P., Armony, J. L., Driver, J. in Dolan, R. J. (2004). Distant influences of amygdala lesion on visual cortical activation during emotional face processing. *Nature Neuroscience*, 7 (11), 1271-1278.

Werner, K. H., Roberts, N. A., Rosen, H. J., Dean, D. L., Kramer, J. H., Weiner, M. W., Miller, B. L. in Levenson, R. W. (2007). Emotional reactivity and emotion recognition in frontotemporal lobar degeneration. *Neurology*, 69 (2), 148-155.

Whalen, P. J., Rauch, S. L., Etcoff, N. L., Mcinerney, S. C., Lee, M. B. in Jenike, M. A. (1998). Masked Presentations of Emotional Facial Expressions Modulate Amygdala Activity without Explicit Knowledge. *The Journal of Neuroscience*, 18 (1), 411-418.

Wicker, B., Keysers, C., Plailly, J., Royet, J., Gallese, V. in Rizzolatti, G. (2003). Both of Us Disgusted in My Insula. *Neuron*, 40 (3), 655-664.

Winston, J., O'Doherty, J. in Dolan, R. (2003). Common and distinct neural responses during direct and incidental processing of multiple facial emotions. *NeuroImage*, 20 (1), 84-97.

Winston, J., Strange, B., O'Doherty, J. in Dolan, R. (2002). Automatic and intentional brain responses during evaluation of trustworthiness of faces. *Nature Neuroscience*, 5 (3), 277-283.

Zahn, R., Moll, J., Paiva, M., Garrido, G., Krueger, F., Huey, E. D. in Grafman, J. (2009). The Neural Basis of Human Social Values: Evidence from Functional MRI. *Cerebral Cortex*, 19 (2), 276-283.

Zaki, J., Hennigan, K., Weber, J. in Ochsner, K. N. (2010). Social Cognitive Conflict Resolution: Contributions of Domain-General and Domain-Specific Neural Systems. *Journal of Neuroscience*, 30 (25), 8481-8488.

Zaki, J. in Ochsner, K. N. (2012). The neuroscience of empathy: Progress, pitfalls and promise. *Nature Neuroscience*, 15 (5), 675-680.

Zink, C. F., Tong, Y., Chen, Q., Bassett, D. S., Stein, J. L. in Meyer-Lindenberg, A. (2008). Know Your Place: Neural Processing of Social Hierarchy in Humans. *Neuron*, 58 (2), 273-283.