

UDK: 159.942:611.81	Godišnjak za psihologiju, vol 5, No 6-7., 2008, pp. 41-62	ISSN 1451-5407
---------------------	--	----------------

Mirko Uljarević,
Milkica Nešić²,
Medicinski fakultet,
Niš

ULOGA POJEDINIH STRUKTURA MOZGA U PERCEPCIJI I EKSPRESIJI EMOCIJA³

Apstrakt

Nijedan aspekt našeg mentalnog života nije bitan za kvalitet i smisao naše egzistencije kao emocije. Pojam "emocija" obuhvata širok opseg stanja kojima je zajedničko povezivanje visceralnih motornih reakcija, somatskog ponašanja i snažnih subjektivnih osećanja. Ranije se smatralo, zahvaljujući saznanjima baziranim pre svega na animalnim modelima i istraživanjima na osobama sa različitim moždanim lezijama, da su za emocije odgovorne prvenstveno različite strukture limbičkog sistema. Razvojem različitih tehnika za vizuelizaciju ističe se specijalizovana funkcija pojedinih moždanih regija u obradi i ekspresiji emocija. Amigdala ima ulogu u uslovljavanju straha, medijalni prefrontalni korteks u samoregulaciji emocija i donošenju odluka vezanih za emocije, a insula se smatra „alarmnim centrom mozga“ i povezana je sa osećanjem gađenja. Rezultati brojnih istraživanja ukazuju da postoji lateralizovanost emocija. Doživljene emocije, čak i na podsvesnom nivou, imaju moćan uticaj na druge kompleksne moždane funkcije uključujući i sposobnost za racionalno donošenje odluka i interpersonalne sudove koji upravljaju socijalnim ponašanjem.

Ključne reči: emocije, amigdala, insula, cingularni korteks, prefrontalni korteks

² milkica@medfak.ni.ac.yu

³ Nastanak ovog rada delom je podržan sredstvima Ministarstva nauke republike Srbije u okviru projekta 149062D.

Uvod

Fundamentalni koncepti su najčešće najteži za definisanje a emocije su svakako jedan od takvih koncepata. Iako se čini da svako instinktivno zna šta su emocije, među istraživačima u ovoj oblasti retka su slaganja. Kako definisati emocije, koja je pogodna taksonomija, da li ima dve, šest ili možda čak jedanaest bazičnih emocija, da li životinje imaju emocije kao i ljudi, da li je svest neophodna za emocije, da li su urođene ili naučene, da li imaju zajedničke neuralne osnove samo su neka od pitanja.

Istorija zapadne misli je istorija dihotomija, te su i razmatranja emocija, kako u filozofiji tako i raznim disciplinama psihologije i psihijatrije obeležena metaforom o gospodaru i robu, o razumu i emocijama. Ova metafora još uvek određuje većinsko gledište na emocije, možda ne u vrednosnom ali svakako u fenomenološkom smislu. Iako se čini da u postmodernom dobu slika o razumu kao o mudrom gospodaru koji treba da kontroliše „nerazumne“ i opasne emocije nije tako jasna i ne deluje tako istinito kao pre jednog veka i dalje su ova dva koncepta izrazito suprotstavljena.

Nijedan aspekt našeg mentalnog života nije bitan za kvalitet i smisao naše egzistencije kao emocije. One čine život vrednim življenja ili, nekad, umiranja. Ovo nas obavezuje da u današnje vreme, vreme „metafizike tehnologije“ pri razmatranju emocija ali i drugih kompleksnih fenomena upotrebom „višestrukih perspektiva otkrijemo fundamentalnu prirodu jedinstvene stvarnosti“.

Subjektivna osećanja i srodna psihoška stanja poznata kao emocije osnovne su odlike normalnog ljudskog iskustva. Mada svakodnevne emocije mogu biti tako različite kao što su sreća, iznenađenje, bes, strah i tuga, one imaju neke zajedničke karakteristike. Sve emocije se izražavaju i putem visceralnih motornih promena i putem stereotipnih somatskih motornih odgovora, posebno pokreta facijalnih mišića. Ove reakcije prate subjektivna iskustva koja se ne daju lako opisati ali su veoma slična u svim ljudskim kulturama. Dakle, možemo zaključiti da savremena teorija emocija mora obuhvatiti sledeće komponente:

Fiziološku komponentu koja uključuje aktivnost centralnog i autonomnog nervnog sistema i rezultujuće promene u neurohumoralnoj i visceralnoj aktivnosti;

Karakteristična motorna ponašanja: facijalna ekspresija, boja glasa, stav;

Subjektivno iskustvo emocija;

Nesvesno ponašanje: kognitivni procesi utiču na naše ponašanje koga često nismo svesni.

Ranije se smatralo, zahvaljujući saznanjima baziranim pre svega na animalnim modelima i istraživanjima na osobama sa različitim moždanim lezijama da su za emocije odgovorne prvenstveno različite strukture limbičkog sistema. Razvojem različitih tehnika za vizuelizaciju moždanih struktura i funkcija (PET, fMRI) prethodna saznanja su obogaćena i polako se uobličuje slika o specijalizovanoj funkciji pojedinih moždanih regija u obradi emocija.

U daljem tekstu dat je kratak pregled bitnih otkrića koja su doprinela boljem razumevanju neuralnih osnova emocija, a zatim i razmatranje uloge svake strukture ponaosob.

Istorija istraživanja emocija

U knjizi „Ekspresija emocija kod čoveka i životinja“ objavljenoj 1872. Čarls Darwin (Charls Darwin) je izneo shvatanje da se ekspresija emocija kod ljudi može ispravno razumeti samo u kontekstu ekspresije emocija kod drugih životinjskih vrsta jer je emocionalno ponašanje determinisano evolucijom.

Krajem dvadesetih godina prošlog veka fiziolozi su počeli da ispituju odnos između autonomnih, endokrinih i neurohumoralnih faktora i izazvanih emocionalnih stanja prevashodno koristeći puls, krvni pritisak i telesnu temperaturu kao mere.

Filip Bard (Phillip Bard) je 1928. izvestio o rezultatima niza eksperimenata koji su ukazali na hipotalamus kao glavni centar za koordinisanje visceralnih i somatskih motornih komponenata emocija. Bard je odstranio obe moždane hemisfere (uključujući korteks, belu masu ispod njega i bazalne ganglije) kod jedne serije mačaka. Kada je prošlo dejstvo anestezije, životinje su se ponašale kao da su razjarene. Ljutito ponašanje se javilo spontano i bilo je praćeno uobičajenim autonomnim korelatima ove emocije: povećanim krvnim pritiskom, ubrzanim pulsom, širenjem zenica i nakostrešenim dlakama na leđima. Mačke su takođe ispoljile somatske motorne komponente besa kao što su izvijanje leđa, izbacivanje kandži, mahanje repom i režanje. Ovakvo ponašanje je nazvano lažni bes zato što nije bilo očiglednog povoda. Bard je pokazao da je kompletna reakcija trajala sve dok je kaudalni hipotalamus bio intaktan. Lažni bes, međutim,

nije bio prisutan kada je linija preseka bila na spoju hipotalamusa i srednjeg mozga (mada su neke nekoordinisane komponente reakcije bile prisutne).

O komplementarnim rezultatima izveštava Volter Hes (Walter Hess), koji je pokazao da električna stimulacija specifičnih mesta u hipotalamusu budnih, slobodno pokretnih mačaka može takođe dovesti do reakcije besa i do nasilnog ponašanja. Štaviše, stimulacija drugih mesta u hipotalamusu izazvala je odbrambeni stav koji je ličio na strah. Godine 1949. Nobelova nagrada u oblasti fiziologije i medicine dodeljena je Hesu "za njegovo otkriće funkcionalne organizacije hipotalamusa kao koordinatora aktivnosti unutrašnjih organa".

Bard je pokazao da, iako subjektivno iskustvo emocije može zavistiti od intaktnog cerebralnog korteksa, izraz koordinisanog emocionalnog ponašanja ne mora obavezno obuhvatiti kortikalne procese. On je takođe istakao da emocionalno ponašanje često ima za cilj samočuvanje (stanovište koje je zastupao Darwin u svojoj klasičnoj knjizi o evoluciji emocija) i da je funkcionalni značaj emocija kod svih sisara usklađen sa učešćem filogenetski starijih delova nervnog sistema.

Eksperimenti poput Bardovih i Hesovih doveli su do važnog zaključka da su osnovna kola za organizovano ponašanje praćeno emocijom u diencefalonu i strukturi moždanog stabla koja je s njim u vezi. Štaviše, njihov rad je istakao činjenicu da kontrola autonomnog (nevoljnog) motornog sistema nije u potpunosti odvojena od kontrole voljnih puteva, što je veoma važno za razumevanje motornih aspekata emocije. Putevi kojima hipotalamus i ostale strukture u prednjem mozgu utiču na visceralni i somatski motorni sistem su kompleksni. Najvažnije „mete“ hipotalamusa leže u retikularnoj formaciji, kompleksnoj mreži nervnih ćelija i vlakana u središtu moždanog stabla. Ova struktura sadrži preko stotine grupa ćelija koje se mogu identifikovati, uključujući neka jedra koja kontrolišu stanja mozga koja su u vezi sa snom i budnim stanjem. Ostala značajna kola u retikularnoj formaciji kontrolišu kardiovaskularnu funkciju, disanje, mokrenje, povraćanje i gutanje. Retikularni neuroni primaju ulazne informacije preko hipotalamusa iz somatskih i autonomnih efektornih sistema u moždanom stablu i kičmenoj moždini, gde ih i vraćaju. Njihova aktivnost, stoga, može proizvesti rasprostranjene visceralne motorne i somatske motorne reakcije, koje često prevazilaze refleksnu funkciju i ponekad uključuju skoro svaki organ u telu (kao što se spominje u Kenonovoj (Cannon) tvrdnji o simpatičkoj pripremi životinje na borbu ili bekstvo).

Limbički sistem

Džejms Papec (James Papez) je 1937. prvi ukazao da su za doživljaj i ekspresiju emocija predodređena specifična moždana kola. Pol Broka (Paul Broca) je 1850. prvi upotrebio izraz limbički (od reči limbus – rub, prsten) sistem kako bi označio deo moždanog korteksa koji formira prsten oko korpus kalozuma i diencefalona na medijalnoj strani hemisfera.

Dve važne strukture ove regije su cingularni girus, smešten iznad korpus kalozuma i parahipokampalni girus, koji leži u medijalnom temporalnom režnju. Mnogo godina se smatralo da su ove strukture zajedno sa olfaktivnim bulbusima, odgovorne za osećaj mirisa, što je bilo i Brokino mišljenje. Papec je, međutim, smatrao da limbički sistem ima ulogu u emocijama. Pokazao je da su cingularni korteks i hipotalamus međusobno povezani projekcijama koje se pružaju sa mamilarnih tela do prednjeg jedra dorzalnog talamusa i od njega do cingularnog korteksa. Cingularni korteks je povezan sa hipokampusom. Pokazao je, konačno, da je hipokampus povezan preko forniksa sa hipotalamusom. Papec je ukazao da ovi putevi obezbeđuju neophodne veze za kortikalnu kontrolnu emocionalne ekspresije pa su postali poznati kao „Papecov krug“.

Vremenom se način na koji je ovo kolo koncipirano menjao, te su u sastav kola ušli orbitalni i medijalni prefrontalni korteks, ventralni delovi bazalnih ganglija, mediodorzalno jedro talamusa i amigdala. Ovaj skup struktura, uz parahipokampalni girus i cingularni korteks, se generalno označava kao limbički sistem. Danas se čini da neke strukture na koje je prvobitno ukazao Papec nemaju presudnu ulogu u emocijama npr. hipokampus, dok druge, npr. amigdala, koju je Papec jedva i spomenuo, imaju neprocenjivu ulogu.

Amigdala

Amigdala je kompleksna struktura, sastavljena iz najmanje 13 jedara (Amaral i sar, 1991), smeštena ispod unkusa temporalnog režnja na prednjem kraju hipokampalne formacije (Barron-Cohen i sar, 2000). Razvija se relativno rano u toku gestacije (30–50 dan) ali se pojedinačna jedra ne diferenciraju do početka postnatalnog života (Kordower i sar, 1992).

Jedra amigdale

Brojne su debate kako i na osnovu kojih kriterijuma treba podeliti jedra amigdale. Tradicionalna podela amigdaloidnih jedara je u 3 grupe :

duboka jedra (lateralno, bazalno, akcesorno bazalno i paramamilarno) koja su pretežno povezana sa neokorteksom i hipokampalnom formacijom i uključena u obradu senzornih informacija;

površna jedra (medijalno, anteriorno i posteriorna kortikalna jedra) koja ostvaruju bliže veze sa olfaktornim regijama i hipotalamusom, smatra se da imaju ulogu u seksualnom ponašanju i

druga jedra (centralno, prednja amigdaloidna regija, amigdalohipokampalna regija i interkalatna jedra). Od ovih jedara jedino je centralno jedro ispitivano i smatra se da utiče na moždano stablo (LeDoux, 1996).

Emery je na bazi istraživanja makaki majmuna kod kojih su anatomske veze već definisane predložio drukčiju terminologiju za klasifikovanje amigdaloidnih jedara u 3 grupe (Emery i sar, 1997) :

bazolateralna grupa (lateralno, bazalno lateralno, medijalno bazalno i akcesorna bazalna jedra). Ova jedra sadrže neurone koji reaguju na lica i akcije drugih (Rolls, 1984, 1992; Leonard i sar, 1985; Brothers i sar, 1990; Brothers, 1990), a nisu nađeni u jedrima koja pripadaju drugim grupama;

centromedijalna grupa (centralno, medijalno, kortikalna jedra i periamigdaloidni kompleks). Centromedijalna grupa inerviše mnoge visceralne regione moždanog stabla (parabrahijalna jedra uključena u respiratornu kontrolu i dorzalno motorno jedro uključeno u kardiovaskularnu kontrolu) i

grupa perifernih jedara (kortikalna tranziciona regija, prednja amigdaloidna regija i amigdaloidno-hipokampalna regija).

Ipak sve je aktuelnije shvatanje da amigdala nije ni strukturna ni funkcionalna jedinica i da se sastoji od delova koji pripadaju drugim regijama i sistemima. Prema ovom shvatanju lateralnu i bazalnu amigdalnu bi trebalo smatrati nuklearnom ekstenzijom korteksa umesto delovima amigdale koji su povezani sa korteksom dok bi centralnu i medijalnu trebalo smatrati ventralnim ekstenzijama strijatuma.

Veze amigdale

Iako se ranije smatralo da je amigdala pretežno povezana samo sa hipotalamusom, brojna istraživanja su pokazala da postoje veze amigdale sa mnogim moždanim stukturama uključujući neokorteks, „limbički strijatum“ (nukleus akumbens i ventralni strijatum), neostrijatalne strukture (nukleus kaudatus i putamen), hipokampalnu formaciju i klastrum (Russchen i sar, 1985; Russchen i sar, 1985a).

Aferentne veze: amigdalarni inputi se mogu podeliti na one koji polaze iz hipotalamusa ili moždanog stabla i one koji polaze iz kortikalnih i talamičkih struktura. Kortikalni i talamički inputi obezbeđuju informacije iz senzornih area i struktura koje imaju ulogu u memoriji. Hipotalamički i inputi iz moždanog stabla nose informacije iz bihevioralnih i autonomnih sistema. Glavni izvor senzornih informacija za amigdalnu je cerebralni korteks, ove su projekcije glutaminergičke i pretežno polaze iz piramidalnih neurona petog sloja, najveći broj je ipsilateralan i ulaze u amigdalnu preko kapsule eksterne (Sah i sar, 2003). Većina kortikalnih projekcija vodi poreklo iz asocijativnih area i prenosi obrađene informacije. Ovi se inputi mogu podeliti na one koji odašilju modalno specifične senzorne informacije, polimodalne i one koje polaze iz memorijskog sistema medijalnih temporalnih režnjeva.

Jedra amigdale imaju široko rasprostranjene eferentne veze do kortikalnih, hipotalamičkih i delova moždanog stabla. Peririnalna area zajedno sa drugim areama frontalnog korteksa koje daju projekcije za amigdalnu dobijaju recipročne veze iz amigdale. Takođe kortikalna jedra koja primaju olfaktorne projekcije šalju značajne recipročne projekcije nazad u olfaktorni korteks.

Biohemijski aspekti

Amigdala ima najveću gustinu benzodiazepinskih/GABA receptora u mozgu kao i značajnu gustinu opijatskih receptora. Sadrži dopaminergičke, serotoninergičke, holinergičke i noradrenergičke ćelije i puteve (Aggleton, 1992; Nolte, 1993).

Funkcije amigdale

Nekoliko grupa dokaza podržava tvrdnju da je amigdala odgovorna za detekciju, generisanje i održavanje emocije straha. Istraživanja na životinjama, istraživanja koja ispituju efekte moždanih lezija kod ljudi kao i

istraživanja koja koriste tehnike vizuelizacije ukazala su na ulogu amigdale u uslovljavanju straha (LeDoux, 2000; Buchel i Dolan, 2000), prepoznavanju uplašenog izraza lica (Adolphs i sar, 1995; Adolphs i sar, 1998, 1999), osećanju straha nakon ubrizgavanja prokaina (Ketter i sar, 1996) i izazivanju reakcija karakterističnih za emociju straha nakon direktne stimulacije (Halgren i sar, 1978). Amigdala takođe ima ulogu u detekciji prisustva pretnje u okruženju (Phillips i sar, 1998) kao i u koordinaciji adekvatnog odgovora na prisustvo pretećeg stimulusa u okruženju (Kluver i Bucy, 1939). Aktivacija amigdale izazvana izrazom straha nađena je i za druge modalitete kao npr. za reči (Isenberg i sar, 1999). Moris i njegovi saradnici (Morris i sar, 1996) su otkrili da postoji interakcija reakcije amigdale na uplašen izraz lica i intenziteta emocije. Aktivacija amigdale nije bila izazvana eksplicitnom obradom facijalnih ekspresija zato što je ispitanicima bilo naloženo da klasifikuju ekspresije na osnovu pola, a ne emocija. U prilog ovakvoj interpretaciji idu i nalazi istraživanja koja beleže aktivaciju amigdale čak i kada uplašen izraz lica nije svesno opažen ili nije subjektivno proživljen (Whalen i sar, 1998). Alternativnu interpretaciju su dali Deivis i Valen (Davis i Whalen, 2001). Oni su zapazili da amigdala reaguje na uplašene izraze lica uprkos nedostatku eksplicitnog prepoznavanja izraza i da je verovatnije da uplašen izraz lica označava signal za opasnost nego li što izaziva istinski strah. U labaratorijskim uslovima većina ispitanika nije navela da je bila uplašena od uplašenog izraza lica. Dakle, aktivacija amigdale može imati ulogu da signalizuje pretnju i da upozori organizam na upečatljive nagoveštaje umesto da jednostavno izaziva strah. Interesantno je da je zapažena korelacija između aktivacija amigdale i rezultata na indirektnim merama evaluacije rasne pripadnosti (Phelps i sar, 2000).

Rezultati pojedinih istraživanja koji ukazuju da aktivacija amigdale nije nužno specifično vezana za negativne ili emocije straha npr. pokazali su da se aktivacija amigdale javlja kao odgovor na srećni izraz lica i različite prijatne ili pozitivne stimuluse (Breiter i sar, 1996). Iz svega navedenog se može zaključiti da amigdala ne mora isključivo reagovati na određenu valentnost, već i na upečatljive karakteristike emocionalnog stimulusa.

Rezultati različitih studija ukazuju na levu lateralizovanost amigdale za emocije (Anderson i Phelps, 2001; Phelps i sar, 2001). Skorašnje studije ukazuju na mogućnost da je lateralizovanost aktivacije amigdale vezana za polne razlike (Cahill i sar, 2001; Killgore i Yurgelun-Todd, 2001).

Generalno je mišljenje da je amigdala uključena u automatsko reagovanje na emocionalno upečatljive stimulse (LeDoux, 2000). Takvo automatsko reagovanje predstavlja adaptivnu prednost za uspešnu koordinaciju odgovarajućih reakcija uključujući izbegavanje, poboljšanu percepciju i memoriju (Canli i sar, 2000).

Skorašnja istraživanja ukazuju na mogućnost da aktivnost amigdale kao i drugih limbičkih struktura može biti modulirana zavisno od prirode zadatka i kognitivnih uticaja (Liberzon i sar, 2000; Ochsner i sar, 2002). Bitno je naglasiti da su ranije studije koje su ukazivale na aktivaciju amigdale nezavisno od prirode zadatka kao stimulus uključivale percepciju izraza a ne slika lica (Whallen i sar, 1998). Moguće je da emocionalna lica i slike imaju drukčije puteve ili izazivaju različite stepene aktivacije amigdale (Phan i sar, 2002) čime se mogu objasniti navedena zapažanja da amigdala ima „automatsku“ ulogu u emocijama.

Medijalni prefrontalni korteks

Čuveni slučaj Fineas Geidža (Phineas Gage) je sredinom devetnaestog veka ukazao na ulogu frontalnih režnjeva u socijalnom i emocionalnom ponašanju. Geidž, radnik na železnici, pretrpeo je nesreću u kojoj mu je metalna šipka prošla kroz jagodničnu kost, mozak i izašla kroz vrh lobanje. Dok je pre povrede Geidž bio socijalno dobro adaptirana osoba nakon nje je postao neodgovoran, nekulturan i nije se obazirao na socialne norme. Danas se smatra da medijalni prefrontalni korteks ima „generalnu“ ulogu u obradi emocija (ocenjivanje, doživljaj emocije i emocionalni odgovor). U istraživanjima koja zahtevaju od ispitanika da odrede da li se pridevi o crtama ličnosti odnose na te osobe ili neke druge, da procene sopstvene sposobnosti, osobine i stavove, da daju introspektivne sudove o svojim emocionalnim doživljajima posmatrajući upečatljive fotografije registrovana je aktivnost ventromedijalnog prefrontalnog korteksa (Johnson i sar, 2002; Kelley i sar, 2002). Mišljenje da ventromedijalni prefrontalni korteks ima značajnu ulogu u aktivnosti samoprocene takođe je podržano rezultatima neuropsiholoških studija (Kolb i Whishav, 2003). Nedostatak samorefleksije, introspekcije i samosvesti je odavno povezivano sa oštećenjem ventromedijalnog prefrontalnog korteksa. Aktivacija ventromedijalnog prefrontalnog korteksa može takođe uključivati i regulaciju emocionalnih stanja što je neophodno u velikom broju slučajeva kada je potrebno generisanje kontekstualno adekvatnih reakcija. Ventromedijalni prefrontalni korteks sa brojnim vezama sa subkortikalnim limbičkim strukturama, pre svega amigdalom, čini „paralimbički“ korteks obuhvatajući verovatno mesto za interakciju afektivne i kognitivne obrade

(Lane i sar, 1997; 1997a). Zahvaljujući povezanosti sa subkortikalnim strukturama ventromedijalni korteks može imati ulogu „odozgo-naniže“ („top-down“) modulatora emocionalnih reakcija, posebno onih generisanih u amigdali. Uz već pomenute podatke ovoj tezi u prilog ide i inverzni odnos između metabolizma glukoze u ventromedijalnom prefrontalnom korteksu i amigdali (Abercrombie, 1998). Od značaja je i nalaz da je aktivnost amigdale smanjena dok je ventromedijalni prefrontalni korteks aktiviran prilikom kognitivne procene averzivnog vizuelnog stimulusa (Taylor i sar, 2003). Inaktivacija amigdale je registrovana i u zadacima koji uključuju višu kognitivnu obradu i aktivaciju ventromedijalnog prefrontalnog korteksa. Međutim, pri interpretaciji ovih rezultata treba imati u vidu i mogućnost da amigdala u većoj meri reaguje na stimulse koji su više „emotivni“ na senzorno/perceptualnom nivou a manje je verovatno da bude uključena u kognitivno zahtevnije zadatke ili aktivirana kognitivno izazvanim emocijama.

Prednji cingularni korteks

Prednji cingularni korteks (Brodmanove aree 23–24, 32–33) se obzirom na veoma bogate veze sa subkortikalnim strukturama, naročito amigdalom, uglavnom opisuje kao deo limbičkog sistema. Od značaja su njegove veze sa frontalnim regijama uključujući ventralno-rostralne aree 9 i 10 ventromedijalnog prefrontalnog korteksa. Lezije prednjeg cingularnog korteksa za posledicu imaju brojne emocionalne poremećaje uključujući apatiju i emocionalnu nestabilnost (Devinsky i sar, 1995). Smatra se da je prednji cingularni korteks važan za procenu upečatljivosti u motivacionim i emocionalnim informacijama i regulaciji emocionalnih reakcija (Bush i sar, 2000). Aktivnost prednjeg rostralnog cingularnog korteksa je izraženija kada spoljašnja informacija zahteva dodatnu obradu uz suprotstavljena unutrašnja stanja. Emocija tuge je povezana sa aktivnošću subkalozalnog cingularnog korteksa, strukture unutar prednjeg cingularnog korteksa. Istraživanja u stanju mirovanja otkrila su promene aktivnosti subkalozalnog cingularnog korteksa kod pacijenata sa klinički manifestnom depresijom (Mayberg, 1997), tačnije aktivnost pregenualnog dela (Brodmanova area 25) je povećana tokom depresivne faze a nakon uspešne farmakološke terapije se normalizuje. Funkcije prednjeg cingularnog korteksa u modulaciji pažnje i egzekutivnim funkcijama kao i spomenute veze sa

subkortikalnim strukturama upućuju na njegovu ulogu u kognitivnoj indukciji emocionalnih reakcija (Teasdale i sar, 1999).

Insula

Insularni korteks je smešten u centru cerebralne hemisfere i poseduje veze sa brojnim moždanim strukturama. Primarne i sekundarne somatosenzorne aree, prednji cingularni korteks, prefrontalni korteks, primarni i asocijativni auditorni korteks, hipokampus, entorinalni korteks i amigdala samo su neke od njih.

Iako neka ranija istraživanja implikuju da je aktivacija insule specifična za emociju gađenja (Phillips i sar, 1997) kasnije studije to nisu potvrdile, tačnije, aktivacija insule je registrovana i za druge emocije. Smatra se da insula reaguje na averzivne i ugrožavajuće stimulse, uključujući ne samo gađenje već i strah. Skorašnja istraživanja povezuju aktivaciju insule sa percepcijom i doživljajem bola kao i sa drugim negativnim emocionalnim stanjima npr. krivicom (Shin i sar, 2000; Craig, 2002; Schienle i sar, 2002).

Interesantno je pomenuti istraživanje u kome su ispitanici bili izloženi mirisima koji izazivaju gađenje a zatim im je bila prikazana kratka video sekvenca na kojoj se mogla videti osoba sa facijalnom ekspresijom gađenja. U oba slučaja (izlaganje neprijatnom mirisu i gledanje video sekvence) zabeležena je aktivacija istog sektora prednje insule (Wicker i sar, 2003). Aktivacije prednje insule je nađena i prilikom posmatranja i imitacije facijalnih ekspresija bazičnih emocija (Carr i sar, 2003). Ovi nalazi jasno ukazuju da insula sadrži populaciju neurona koja je aktivna kada osoba sama doživi gađenje kao i kada se emocija gađenja javi kao odgovor na percepciju odgovarajuće facijalne ekspresije kod drugih osoba. Slični nalazi postoje i za doživljaj bola i percepciju bolne situacije u kojoj se nalazi voljena osoba ispitanika (Singer 2006; Saarela i sar, 2006). Zajedno ovi eksperimenti ukazuju da je osećanje emocija posledica aktivacije istih nervnih kola koja imaju ulogu u odgovarajućim emocionalnim reakcijama (Gallese i sar, 2004).

Insularni korteks zahvaljujući vezama sa ventromedijalnim prefrontalnim korteksom (Augustine, 1996) i amigdalom i ventralnim strijatumom (Reynolds i Zahm, 2005) ima važnu ulogu u emocionalnom odlučivanju. Prema hipotezi „somatskih-markera“ (Damasio, 1994; 1999) tokom donošenja odluka somatska stanja koja su bila prethodno povezana

sa izborom su ponovo aktivirana od ventromedijalnog prefrontalnog korteksa, dok su same somatske i visceralne reprezentacije smeštene u insularnom i somatosenzornom korteksu. Svrha ovog procesa stvorena kroz evoluciju je u obezbeđivanju osnove za implicitnu svest o fizičkom sopstvu kroz vreme. Ovi nevoljni «predosećaji» pomažu usmeravanju ponašanja kroz „perceptualni pejzaž“ koji predstavlja emocionalni značaj doživljenog stimulusa. Shodno tome smatra se da insula može učestvovati u evaluaciji „interoceptivnog emocionalnog značaja“ kao centra za upozorenje na interne opasnosti ili promene homeostaze.

Kortikalna lateralizacija emocionalnih funkcija

U prilog lateralizaciji emocija govore rezultati mnogobrojnih istraživanja i klinička zapažanja. U daljem tekstu dat je kratak pregled ovih zapažanja koja sugerišu superiornost desne hemisfere u obradi i ekspresiji emocija.

Lezije desne hemisfere češće za posledicu imaju teškoće u prepoznavanju emocionalnih izraza.

Bolesnici sa presečenim korpus kalozumom mogu prepoznati emocionalno značenje materijala samo ako se prikazuje u levom vidnom polju. Takođe, kada se facijalne ekspresije posebno prikazuju u desnom ili levom vidnom polju, prikazane emocije se brže i tačnije identifikuju iz informacija u levom vidnom polju.

Ispitanici brže i potpunije iskazuju emocije pomoću leve facijalne muskulature (Campbell, 1986).

Leva hemisfera se „bavi“ pretežno pozitivnim (dopaminski mezolimbokortikalni sistem je bolje razvijen na levoj strani), a desna hemisfera negativnim emocijama;

Lezije leve moždane hemisfere (naročito prednjih partija) za posledicu ima značajno veću incidencu i težinu depresije u odnosu na bilo koju drugu lokalizaciju. Takođe, kod bolesnika s depresijom, smanjen moždani protok krvi u levom ventralnom i dorzolateralnom prefrontalnom korteksu korelira s intenzitetom depresije.

Osobe sa lezijama desne hemisfere se često opisuju kao „nekritički vesele“.

Može se uopšteno reći da se elektroencefalografski registruje aktivacija desne prefrontalne i desne temporalne moždane kore pri negativnom afektu npr. strahu ili gađenju dok se aktivacija leve hemisfere beleži pri pozitivnom afektu.

Konačno, desna hemisfera je naročito bitna za ekspresiju i razumevanje afektivnih aspekata govora, te se kod specifičnih lezija javlja

aprozodija. Kod lezije dela desne hemisfere analognog Brokinov regiji u levoj, javlja se motorna aprozodija (nemogućnost produkcije afektivnih komponenti govora), dok se kod lezije Vernikeove (Wernicke) regije analogne lokalizacije desne hemisfere javlja senzorna aprozodija (nemogućnost interpretacije emocionalnih komponenti govora) (Ross, 1981).

Bitno je imati na umu da i pored dominantnije uloge desne hemisfere, kao i u slučaju drugih lateralizovanih moždanih funkcija obe hemisfere imaju ulogu u obradi emocija.

Emocije i socijalno ponašanje

Doživljene emocije, čak i na podsvesnom nivou, imaju moćan uticaj na druge kompleksne moždane funkcije. Obzirom na kompleksnost teme daćemo kratak pregled rezultata različitih istraživanja koja su ukazala na značaj amigdale u socijalnim interakcijama.

Oštećenje amigdale odraslih rezus majmuna iboteničkom kiselinom dovodi do socijalne izolovanosti životinja, koje gube sposobnost da spontano započnu socijalne interakcije i da adekvatno odgovore na gestove socijalne prirode (Kling i Brothers, 1992). Druge studije su pokazale da su ovakve životinje po puštanju u divljinu zadržale navedene obrasce ponašanja, te nisu bile sposobne da se ponovo vrate u svoju grupu i da su nakon određenog vremena ubijene.

U jednoj od najranijih studija ovog tipa Braun i Šafer (Brown i Shafer, 1988) su nakon oštećenja temporalnih režnjeva rezus majmuna takođe našli socijalne i emocionalne deficite. Ove rezultate su obogatili Kliver i Bak (Kliver i Bucy) pokazavši da obimne lezije prednjeg temporalnog korteksa (uključujući amigdalnu hipokampalnu formaciju i temporalni korteks) dovode do sindroma sa sledećom simptomatologijom: tendencija ka preteranim reakcijama na sve objekte, hiperemocionalnost i gubitak straha, izmenjeni obrasci seksualnog ponašanja, hiperoralnost i u nekim slučajevima vizuelna agnozija. Ovaj sindrom su nazvali „psihičko slepilo“ obzirom da su životinje prilazile na isti način živim bićima i neživim objektima i nisu ispoljavale strah od eksperimentatora.

Kasnije je otkriveno da je amigdala bila odgovorna za hiperemocionalnost, hiperoralnost i poremećaj seksualnog ponašanja a temporalni korteks za vizuelnu agnoziiju. Takođe selektivnom lezijom pojedinih jedara amigdale pokazano je da samo lezija čitave amigdale za posledicu ima ceo sprektar promena.

Bachevalier (Bachevalier, 1991) je vršila lezije ili medijalnog temporalnog režnja ili hipokampalne formacije i amigdale odvojeno. Takvi

mladunci se odrastali sa normalnim mladuncima svoje vrste. Mladunci sa lezijom medijalnog temporalnog korteksa su sa dva meseca bili pasivniji, inicirali malo socijalnih interakcija a sa šest meseci su aktivno izbegavali socijalne kontakte, bili su bez facijalne ekspresije, pokazivali su stereotipne obrasce ponašanja i bili više okrenuti sebi. Kod mladunaca sa lezijama amigdale bile su prisutne slične promene ali izražene u manjoj meri.

Rosvold i saradnici (Rosvold i sar, 1954) su pokazali da lezija amigdale kod majmuna ima direktne posledice na izmenu socijalnog statusa životinja – dolazilo je do izmena socijalne hijerarhije unutar grupe tj. životinje su gubile status u grupi koji su imale pre nanošenja lezija.

Interesantno je napomenuti da postoji izražena korelacija između veličine amigdale i veličine socijalne grupe (pozitivna za bazolateralnu, negativna za centromedijalnu grupu jedara). Do ovog se zaključka došlo nakon analize 44 vrsta primata ne uključujući ljudsku vrstu. Treba napomenuti da je ovde veličina socijalne grupe uzeta kao mera kompleksnosti socijalnih interakcija i kao indikator „pritiska“ koji je evolucija izvršila na razvoj socijalne inteligencije (mada prilikom ovakvih interpretacija treba imati rezervi obzirom na postojanje velikih grupa i kompleksnih interakcija i kod ne primatskih vrsta npr. termita (Baron-Cohen i sar, 2000). Slična korelacija postoji i za neokorteks.

Amigdala igra važnu ulogu u formiranju savezništva preko bištenja (Dunbar, 1991). Kada je bištenje usmereno na samu životinju ono ima ulogu u održavanju higijene ali kad je između dve životinje smatra se da ima ulogu u učvršćivanju socijalnih veza. Bištenje smanjuje tenziju preko smanjenja srčane frekvencije koju kontroliše centralno jedro amigdale. Jedan od uključenih mehanizama je opijatski sistem obzirom da administracija opijatskih antagonista povećava međusobno bištenje kod različitih vrsta majmuna. Takođe, nakon socijalnih kontakta beleži se porast nivoa opioida u krvi. Veza između nivoa opioida, bištenja i amigdale je jasna obzirom na visok nivo opijatskih receptora u amigdali.

Na kraju, interesantno je pomenuti slučaj pacijentkinje S. M. koja boluje od Urbah-Vajtove (Urbach-Wiethe) bolesti. U pitanju je izuzetno retko, autozomno recesivno dermatološko oboljenje koje se karakteriše prisustvom depozita kalcijuma u koži, ždrelu i često kalcifikacijom i atrofijom anteromedijalnih temporalnih režnjeva. Kod pacijentkinje S. M. postoji potpuna bilateralna destrukcija amigdale uz očuvanu hipokampalnu formaciju i temporalni korteks. Kod nje nisu prisutni motorni niti senzorni deficit, očuvana je inteligencija, jezička funkcija i memorija. Međutim, kada su joj u jednom od istraživanja bile prezentovane fotografije sa

facijalnim ekspresijama i od nje zatraženo da oceni intenzitet emocija, nije bila u stanju da prepozna emociju straha. Od nje je zatim bilo zatraženo da po sećanju nacrtta facijalne ekspresije ponuđenih emocija. Bila je u stanju da nacrtta facijalne ekspresije svih emocija izuzev straha uz odgovor da ne zna kako bi uplašen izraz lica trebalo da izgleda. Takođe nije bila sposobna da imitira uplašen izraz lica (Adolphs i sar, 1995). Iako S. M. na čisto intelektualnom nivou zna šta je strah, šta ga izaziva i šta osoba treba da preduzme u takvim situacijama to znanje nije u stanju da primeni u realnim životnim situacijama. S. M. ne može da na osnovu izraza lica prosudi kojoj osobi se može pokloniti poverenje a kojoj ne i u svakodnevnom životu često biva zloupotrebljena zbog činjenice da kao posledica bilateralne destrukcije amigdale nije bila u stanju da nauči značaj neprijatnih situacija i znake koji ukazuju na njih. Ovo jasno ukazuje na uticaj emocija na sposobnost za racionalno donošenje odluka i na interpersonalne sudove koji upravljaju našim socijalnim ponašanjem.

Literatura

- Abercrombie, HC, Schaefer, SM, Larson, CL, et al. (1998). Metabolic rate in the right amygdala predicts negative affect in depressed patients. *Neuroreport*, 9. 3301-3307.
- Adolphs, R, Tranel, D, Damasio, AR. (1998). The human amygdala in social judgment. *Nature*, 393. 470-474.
- Adolphs, R, Tranel, D, Damasio, H, Damasio, AR. (1995). Fear and the human amygdala. *J Neurosci.*, 15. 5879-5891.
- Adolphs, R, Tranel, D, Hamann, S, et al. (1999). Recognition of facial emotion in nine individuals with bilateral amygdala damage. *Neuropsychologia*, 37. 1111-1117.
- Aggleton, JP. (ed.). (1992). *The Amygdala: Neurobiological aspects of emotion, memory, and mental dysfunction*. New York: Wiley-Liss Inc.
- Amaral, DG., Price, JL., Pitkanen A., & Carmichael, ST. (1991). Anatomical organisation of the primate amygdaloid complex. In J. P. Aggleton (ed.), *The amygdala: neurobiological aspects of emotion, memory and mental dysfunction*, New York: Wiley-Liss; pp. 1-66.
- Anderson, AK, Phelps, EA. (2001). Lesions of the human amygdala impair enhanced perception of emotionally salient events. *Nature*, 411. 305-309.

- Augustine, JR. (1996). Circuitry and functional aspects of the insular lobe in primates including humans. *Brain Res Brain Res Rev*, 22. 229-244.
- Bachevalier, J. (1991). An animal model for childhood autism: memory loss and socioemotional disturbances following neonatal damage to the limbic system in monkeys. In: C. Tamminga, S. Schulz, (eds). *Schizophrenia research, Advances in Neuropsychiatry and Psychopharmacology*, 1. New York: Raven Press.
- Baron-Cohen, S, Ring, HA, Bullmore, ET, Wheelwright, S, Ashwin C, Williams, CR. (2000). The amygdala theory of autism. *Neuroscience and Biobehavioural Reviews*, 24. 355-364.
- Breiter, HC, Etcoff, NL, Whalen, PJ, et al (1996). Response and habituation of the human amygdala during visual processing of facial expression. *Neuron*; 17. 875-887.
- Brown, S, Shafer, E.A. (1988). An investigation into the functions of the occipital and temporal lobes of the monkey's brain. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London: Biological Sciences*, 179. 303-327.
- Brothers, L. (1990). The social brain: a project for integrating primate behaviour and neurophysiology in a new domain. *Concepts in Neuroscience*, 1, 27-51.
- Brothers, L, Ring, B, Kling, A. (1990). Responses of neurons in the macaque amygdala to complex social stimuli. *Behavioural Brain Research*, 41, 199- 213.
- Buchel, C, Dolan, RJ. (2000). Classical fear conditioning in functional neuroimaging. *Curr Opin Neurobiol*, 10. 219-223
- Bush G, Luu P, Posner MI. (2000). Cognitive and emotional influences in anterior cingulate cortex. *Trends Cogn Sci.*, 4. 215-222.
- Cahill, L, Haier RJ, White NS, et al. (2001). Sex-related difference in amygdala activity during emotionally influenced memory storage. *Neurobiol Learn Mem.*, 75. 1-9.
- Campbell R. (1986). Asymmetries of facial action: Some facts and fancies of normal face movement. In R. Bruyer (ed.) *The Neuropsychology of Face Perception and Facial Expression*, Hillsdale, NJ: Erlbaum; pp. 247-267.
- Canli, T, Zhao, Z, Brewer, J, Gabrieli, JD, Cahill, L. (2000). Event-related activation in the human amygdala associates with later memory for individual emotional experience. *J Neurosci.*, 20. RC99.
- Carr, L, Iacoboni, M, Dubeau, MC, Mazziotta, JC, Lenzi, GL (2003). Neural mechanisms of empathy in humans: a relay from neural

- systems for imitation to limbic areas. *Proc. Natl Acad. Sci. U.S.A.* 100: 5497-5502.
- Craig AD. (2002). How do you feel? Interoception: the sense of the physiological condition of the body. *Nat Rev Neurosci.*, 3. 655-666.
- Damasio, AR. (1994). *Descartes' Error*. New York, NY: Avon Books, Inc.
- Damasio, AR. (1999). *The Feeling of What Happens: Body and Emotion in the Making of Consciousness*. New York, NY: Harcourt Brace.
- Davis, M, Whalen, PJ. (2001). The amygdala: vigilance and emotion. *Mol Psychiatry*, 6. 13-34.
- Devinsky, O, Morrell, MJ, Vogt, BA. (1995). Contributions of anterior cingulate cortex to behaviour. *Brain*, 118(pt 1). 279-306.
- Dunbar, RIM. (1991). Functional significance of social grooming in primates. *Folia Primatologia*, 57. 121-31.
- Emery, NJ, Lorincz, EN, Perrett, DI, Oram, MW, Baker, CI. (1997). Gaze following and joint attention in rhesus monkeys (*Macaca mulatta*). *Journal of Comparative Psychology*, 111. 1-8.
- Gallese, V, Keysers, C, Rizzolatti, G. (2004). A unifying view of the basis of social cognition. *Trends in Cognitive Sciences*, 8: 396-403.
- Halgren E, Walter RD, Cherlow DG, Crandall PH. (1978). Mental phenomena evoked by electrical stimulation of the human hippocampal formation and amygdala. *Brain*, 101. 83-117.
- Isenberg, N, Silbersweig, D, Engelien, A, et al. (1999). Linguistic threat activates the human amygdala. *Proc Natl Acad Sci U S A*, 96. 10456-10459.
- Johnson, SC, Baxter, LC, Wilder, LS, Pipe, JG, Heiserman, JE, Prigatano, GP. (2002). Neural correlates of self-reflection. *Brain*, 125. 1808-1814.
- Kelley, WM, Macrae, CN, Wyland, CL, Caglar, S, Inati, S, Heatherton, TF. (2002). Finding the self? An event-related fMRI study. *J Cogn Neurosci*, 14. 785-794.
- Ketter, TA, Andreason, PJ, George, MS, et al. (1996). Anterior paralimbic mediation of procaine-induced emotional and psychosensory experiences. *Arch Gen Psychiatry*; 53. 59-69.
- Killgore, WD, Yurgelun-Todd, DA. (2001). Sex differences in amygdala activation during the perception of facial affect. *Neuroreport*, 12. 2543-2547.
- Kling, A, Brothers, L. (1992). The amygdala and social behavior. In J. Aggleton (ed.), *Neurobiological aspects of emotion, memory, and mental dysfunction*. New York: Wiley-Liss, Inc.

- Kluver, H, Bucy, PC. Preliminary analysis of functions of the temporal lobes in monkeys. *Arch Neurol Psychiatry* 1939; 42:979-1000.
- Kolb, B, Whishav, I. (2003). *Fundamentals of Human Neuropsychology*, New York: WH Freeman & Co.
- Kordower, JH, Piecinski, P, Rakic, P. (1992). Neurogenesis of the amygdaloid nuclear complex in the rhesus monkey. *Developmental Brain Research*, 68. 9-15.
- Lane, RD, Fink, GR, Chau, PM, Dolan, RJ. (1997). Neural activation during selective attention to subjective emotional responses. *Neuroreport*, 8. 3969-3672.
- Lane, RD, Reiman, EM, Ahern, GL, Schwartz, GE, Davidson, RJ. (1997a). Neuroanatomical correlates of happiness, sadness, and disgust. *Am J Psychiatry*, 154. 926-933.
- LeDoux, JE. (2000). Emotion circuits in the brain. *Annu Rev Neurosci*, 23. 155-184
- LeDoux, JE. (1996). *The emotional brain: the mysterious underpinnings of emotional life*. New York: Simon and Schuster.
- Leonard, CM, Rolls, ET, Wilson, FA, Baylis, GC. (1985). Neurons in the amygdala of the monkey with responses selective for faces. *Behav Brain Res*; 15: 159-76.
- Liberzon, I, Taylor, SF, Fig, LM, Decker, LR, Koeppe, RA, Minoshima, S. (2000). Limbic activation and psychophysiologic responses to aversive visual stimuli. Interaction with cognitive task. *Neuropsychopharmacology*, 23. 508-516.
- Mayberg, HS. (1997). Limbic-cortical dysregulation: a proposed model of depression. *J Neuropsychiatry Clin Neurosci*, 9. 471-481.
- Morris, JS, Frith, CD, Perrett, DI, et al. (1996). A differential neural response in the human amygdala to fearful and happy facial expressions. *Nature*, 383. 812-815
- Nolte J. (1993). *The human brain: an introduction to its functional anatomy*. (Third ed.). St Louis: Mosby-Year Book.
- Ochsner, KN, Bunge, SA, Gross, JJ, Gabrieli, JD. (2002). Rethinking feelings: an fMRI study of the cognitive regulation of emotion. *J Cogn Neurosci*, 14. 1215-1229.
- Phelps, EA, O'Connor, KJ, Cunningham, WA, et al. (2000). Performance on indirect measures of race evaluation predicts amygdala activation. *J Cogn Neurosci*, 12. 729-738.

- Phelps, EA, O'Connor, KJ, Gatenby, JC, Gore, JC, Grillon, C, Davis M. (2001). Activation of the left amygdala to a cognitive representation of fear. *Nat Neuroscience*, 4. 437-441.
- Phillips, ML, Young, AW, Scott, SK et al. (1998). Neural responses to facial and vocal expressions of fear and disgust. *Proc R Soc Lond B Biol Sci*, 265. 1809-1817.
- Phillips, ML, Young, AW, Senior, C, et al. (1997). A specific neural substrate for perceiving facial expressions of disgust. *Nature*, 389. 495-498.
- Purves, D. (2004). *Neuroscience*. Sinauer Associates, Inc.
- Reynolds, SM, Zahm DS. Specificity in the projections of prefrontal and insular cortex to ventral striatopallidum and the extended amygdala. *J Neurosci* (2005) 25:11757–67.
- Ross, E. D. (1981). The aprosodias: Functional-anatomical organization of the affective components of language in the right hemisphere. *Archives of Neurology*, 38. 561–569.
- Rolls, ET. (1984). Neurons in the cortex of the temporal lobe and in the amygdala of the monkey with responses selective for faces. *Hum Neurobiol*; 3: 209–22.
- Rolls, ET. (1992). Neurophysiology and functions of the primate amygdala. In: Aggleton JP, editor. *The amygdala: neurobiological aspects of emotion, memory and mental dysfunction*. New York: Wiley-Liss, 143–65.
- Rosvold, HE, Mirsky, AF, KH. (1954). Pribram, Influence of amygdectomy on social behaviour in monkeys. *Journal of Comparative and Physiological Psychology* 47. 173–178.
- Russchen, FT., Amaral, DG., & Price, JL. (1985). The afferent connections of the substantia innominata in the monkey, *Macaca fascicularis*. *Journal of Comparative Neurology*, 242, 1-27.
- Russchen, FT., Bakst, I., Amaral, DG., & Price, JL. (1985a). The amygdalostriatal projections in the monkey. An anterograde tracing study. *Brain Research*, 329, 241-257.
- Saarela, MV, Hlushchuk, Y, Williams, AC, Schurmann, M, Kalso, E, Hari, R. (2006). The Compassionate Brain: Humans Detect Intensity of Pain from Another's Face. *Cerebral cortex*. 17(1):230-237.
- Sah, P, Faber, ES, Lopez De Armentia, D, Power, J. (2003). The Amygdaloid Complex: Anatomy and Physiology. *Physiol. Rev*, 83: 803-834.

- Schienle, A, Stark, R, Walter, B, et al. (2002). The insula is not specifically involved in disgust processing: an fMRI study. *Neuroreport*, 13: 2023-2026.
- Shin, LM, Dougherty, DD, Orr, SP, et al. (2000). Activation of anterior paralimbic structures during guilt-related script-driven imagery. *Biol Psychiatry*. 48: 43-50.
- Singer, T. 2006 The neuronal basis and ontogeny of empathy and mind reading: review of literature and implications for future research. *Neuroscience and biobehavioral reviews*. 6: 855-63.
- Taylor, SF, Phan, KL, Decker, LR, Liberzon, I. (2003). Subjective rating of emotionally salient stimuli modulates neural activity. *Neuroimage*, 18. 650-659.
- Teasdale, JD, Howard, RJ, Cox, SG, et al. (1999). Functional MRI study of the cognitive generation of affect. *Am J Psychiatry*, 156. 209-215.
- Whalen, PJ, Rauch, SL, Etcoff, NL, McInerney, SC, Lee, MB, Jenike, MA. (1998). Masked presentations of emotional facial expressions modulate amygdala activity without explicit knowledge. *J Neurosci*, 18: 411-418.
- Wicker, B, Keysers, C, Plailly, J, Royet, JP, Gallese, V, Rizzolatti, G. (2003). Both of us disgusted in my insula: The common neural basis of seeing and feeling disgust. *Neuron* 40: 655-664.

**Uljarević Mirko
Milkica Nešić**

FUNCTIONS OF SOME BRAIN STRUCTURES IN THE PERCEPTION AND EXPRESION OF EMOTIONS

Abstract

No aspect of our mental life is more important to the quality and meaning of our existence than emotions. The word "emotion" covers a wide range of states that have in common the association of visceral motor responses, somatic behavior, and powerful subjective feelings. Traditionally, the neural substrates of emotion and emotional processing have been defined by models based on animal and brain lesion studies, which largely implicate the limbic system. Recently, the investigation has been aided by the emergence of functional neuroimaging techniques and

specific brain regions have been hypothesized to have specialized functions for emotional operations. The amygdala is postulated to be critical to fear-related processing, the medial prefrontal cortex for emotion-related decision making and emotional self-regulation, the insula as the brain's "alarm center," integrating internal somatic cues with emotional experience, and has been linked specifically to disgust. Several lines of research have implicated right hemisphere superiority for emotional processing. The experience of emotion – even on a subconscious level – has a powerful influence on other complex brain functions, including the neural faculties responsible for making rational decisions and the interpersonal judgments that guide social behavior.

Key words: *emotions, amygdala, prefrontal cortex, insula, insular cortex.*

