

et komplekst materiale (f.eks. valgmuligheder) bliver bearbejdet i vmPfc. Gennem de omfattende forbindelser denne struktur har med amygdala, bliver selv denne 'neutrale' information tildelt en emotionel værdi. Amygdalas videre forbindelser til hypothalamus, striatum og insula kan give anledning til en emotionel respons, der igangsætter visse processer i det endokrine system og det autonome nervesystem. Gennem det sidste skridt i processen bliver kroppens signaler sendt tilbage til hjernen, herunder de områder, der repræsenterer kroppen. På denne måde kan man, specielt med henblik på Damasio's teori om 'somatiske markører', argumentere for, at en beslutning er resultatet af en række processer, der kombinerer kognitive og emotionelle funktioner i hjernen, og at disse igen inddrager kroppen i form af kropslige markører, som er en del af tankeprocesser. Damasio's teori er et godt billede på den udvikling, der foregår i dag, hvor man i højere grad begynder at se sammenhænge frem for forskelle mellem emotionelle og kognitive processer. Den kan også tjene som eksempel på den måde, de forskellige emotionelle strukturer og funktioner i hjernen er integreret.

KAPITEL 4

Emotioner og følelser i menneskehjernen

MORTEN L. KRINGELBACH

Herein too may be felt the powerlessness of mere Logic ...
to resolve these problems which lie nearer to our hearts.

GEORGE BOOLE (1815-1864)

Indledning

Gennem historien er rationalitet og logik tilsammen ofte blevet fremhævet som den bedste målestok for problemløsning. Vore dages computere benytter til overflod booleansk logik, hvilket burde indikere, at computere skulle være den bedste model for den optimale adfærd i enhver situation. Men computere er som bekendt ikke særlig gode til at løse komplekse problemer i den virkelige verden, med mindre problemet er velafgrænset og beskrevet i mindste detaljer. Matematikeren bag booleansk logik og algebra, George Boole (Boole 1854), mente også selv, at logik er magtesløs over for de problemer, der ligger vores hjerter nærmere, som det udtrykkes i citatet ovenfor.

I disse år får vi, blandt andet takket været nye revolutionerende hjerneforskningsteknikker, stadig større indsigt i de hjerneprocesser, der styrer vores adfærd i en kompleks verden. Videnskabelige studier af både mennesker og andre dyr har gennem de seneste år vist, at for at forstå grundlaget for megen adfærd, kan man med fordel inddrage studiet af emotioner og følelser. På baggrund af denne hjerneforskning er der meget, der tyder på, at valg kun sjældent alene er rationalt drevet, og at rationalitet dermed (trods rygterne om det modsatte) langt fra er menneskets adelsmærke, og at snart sagt alle valg bliver taget på baggrund af emotionelle og ikke-bevidste processer (Kringelbach 2004c).

Dette oversigtskapitel falder i tre dele og forsøger at indkredse vores nyvundne viden om den følelsesfulde hjerne og specifikt den orbitofrontale cortex' vigtige rolle. Kapitlet beskriver generelt den relevante videnskabelige litteratur og specifikt nogle af de hjerneskanningseksperimenter, som vores forskningsgruppe har publiceret over en årrække. Første del er en generel indføring i den videnskabelige forskning i emotioner. Anden del omhandler den subjektive oplevelse af emotioner, følelser og i særdeleshed den tætte forbindelse til fødeindtag og anden motiverende adfærd. Tredje del omhandler de sociale aspekter af emotioner. Til slut sammenfattes vores nuværende viden om den funktionelle betydning af den orbitofrontale cortex i menneskehjernen.

Emotioner og subjektive følelser

De fleste vil formodentlig være enige i, at et liv uden følelser ville være et liv uden mening. I det følgende skal vi se, hvordan følelser er centrale for menneskelivet, da følelser er styrende for menneskelig adfærd (Kringelbach 2004a). Men samtidig er følelser også intimt forbundet med bevidstheden, da det altid føles *som noget* at være bevidst. Denne subjektive følelse for eller oplevelse af vores bevidsthed, *qualia*, er uden tvivl det sværeste videnskabelige problem ved bevidstheden (Chalmers 1995): Hvorfor behøver det at føles som noget at være bevidst, og hvordan måler man kvaliteten ved subjektiv oplevelse? Historisk set har denne tætte forbindelse mellem følelser og bevidsthed ledt til, at det videnskabelige studium af følelser er blevet ignoreret sammenlignet med andre forskningsfelter, der blandt andet har haft stor succes med at undersøge hjernemekanismerne for sansesystemer (som for eksempel synssansen).

Men for at kunne studere noget så tilsyneladende subjektivt og vagt som følelser, må man forsøge at afgrænse dem for at kunne foretage videnskabelige målinger. En sådan afgrænsning er først for nylig kommet i stand, så der er i løbet af de sidste årtier for alvor kommet fart i den videnskabelige forskning i følelser, hvilket har ført til vigtige nye opdagelser af de underliggende hjernemekanismer (Ekman & Davidson 1994, Kringelbach 2004c, Panksepp 1998, Rolls 1998/1999).

Følelser kan med fordel opdeles i to komponenter. Dels de følelsesmæssige tilstande, *emotioner*, som kan måles som fysiologiske ændringer i for eksempel blodtryk, hjerteslag og andre udtryk for det autonome nervesy-

stem. Dels de *bevidste følelser*, der er del af den subjektive oplevelse og tæt forbundet med *qualia*. Det er disse bevidste følelser, som vi i daglig tale snakker om, når vi taler om vrede, væmmelse, frygt, tristesse, glæde, skam og skyld. Vi forstår stadig ikke i detaljer, hvordan bevidsthed opstår i hjernen, men vi er begyndt at forstå, hvilke dele af hjernen der er involveret i at skabe og repræsentere emotioner, og det er klart, at nogle af de samme hjernemekanismer må være involveret i bevidste følelser.

De gamle grækere og senere vestlige filosoffer har altid diskuteret følelser, men vægten har ligget næsten eksklusivt på den mere rationelle evaluering. Der er en lang tradition i vestlig filosofi og videnskab for eksklusivt at undersøge vores tankeprocesser rationelt, hvilket er blevet kaldt kognition, udledt fra det latinske *cognoscere*, der betyder at opfatte og vide. Kognition og emotion blev betragtet som adskilte områder, og efterfølgende i den største del af det 20. århundrede har det meste af den videnskabelige forskning fokuseret på kognition frem for emotioner. Ikke desto mindre begyndte pionerer som Charles Darwin (Darwin 1872) allerede i slutningen af det 19. århundrede at undersøge evolutionen af emotionelle reaktioner og – især – ansigtsudtryk hos mennesker og dyr. Det gav blandt andet den dybe evolutionære indsigt, at emotioner tillader en organisme at tilpasse sig bedst muligt til væsentlige stimuli i omgivelserne og dermed forbedrer organismens chancer for at overleve. Emotioner og den forbundne subjektive oplevelse er derfor blevet naturligt udvalgt og videreudviklet gennem pattedyrenes biologiske udvikling.

Kroppens emotioner

Det forekommer mange naturligt at betragte emotioner som indre reaktioner på stimuli fra omverdenen. Men i 1880'erne fremkom pionerer som amerikaneren William James (James 1890) og danskeren Carl Lange (Lange 1887) uafhængigt af hinanden med den idé, at den emotionelle oplevelse *ikke* er en reaktion på en stimulus, men snarere en sansning af kroppens *efterfølgende* fysiologiske ændringer. James og Langes kropslige teori foreslår således, at vi ikke løber fra en bjørn, fordi vi er bange, men at vi *bliver* bange, fordi vi løber. Teorien forklarer ikke, hvorfor vi løber til at starte med, men kun at vi bliver bange, når vi løber. Den giver derfor fortrinsret til kroppen frem for hjernen, hvilket synes at svare til den intuitive oplevelse af følelser, som alle, der kender til sommerfugle i maven, vil kunne nikke genkendende til.

Men intuitioner er ikke nødvendigvis rigtige, og det er ofte uheldigt at stole på vores intuitioner om hjernen, da vi kun har meget begrænset indsigt i vore grundlæggende hjerneprocesser. Diskussionerne har fokuseret på, i hvilket omfang sommerfuglene i maven er årsag til eller følge af emotioner. Senere forskning har kritiseret James og Langes teori, og allerede i 1920'erne blev det vist af amerikaneren William Cannon (Cannon 1927), at selvom man fjerner forbindelsen mellem hjernen og resten af kroppen – og dermed det perifere nervesystem – hos hunde, så forsvinder hundenes emotionelle reaktioner ikke, som James-Lange-teorien ellers ville forudsige. Dette fik interessen for James og Langes teori til at køle betydeligt, og yderligere undersøgelser viste, at kropslige tilstande må ledsages af kognitive vurderinger, for at følelser kan bringes til at opstå (Schachter & Singer 1962). Idet man løber fra bjørnen, må man med andre ord aktivt tænke over, hvorfor kroppen er blevet sat i beredskab, før man oplever den bevidste følelse af at være bange for bjørnen. Nogle gange er man ikke umiddelbart klar over, hvorfor ens håndflader bliver svedige, og pulsen stiger, og man ved ikke helt, om man er bange eller for eksempel ophidset, før man har tænkt nærmere over situationen. Dette fører til, at man nogle gange opfinder historier om årsagerne. Men grundlæggende løste forskningen i hundes perifere nervesystem imidlertid ikke problemet omkring, hvordan emotioner og kropslige tilstande hænger sammen.

For nylig genopstod James-Langes teori med neurologen Antonio Damasio's hypotese om såkaldte *somatiske markører*, hvor feedback fra kroppen og dermed det perifere nervesystem kontrollerer beslutningen om, hvilket valg man skal tage (Damasio 1994, se også indledningen til denne bog). Dette er forskelligt fra den oprindelige James-Lange-teori, hvor feedback kontrollerer *oplevelsen* af emotionerne snarere end *beslutningen* om et valg. Ifølge Damasio er det derfor vores krop, der fortæller os, hvad vi skal gøre i forhold til den bjørn, som løber efter os.

Damasio's hypotese lider imidlertid af de samme problemer som den oprindelige James-Lange-teori. Kropslige teorier for emotioner er nemlig alvorligt underspecificerede, da det ikke er muligt at afgøre, hvilke stimuli der vil give anledning til emotioner, og hvilke der ikke vil. Det er således ikke klart, hvorfor emotioner kun opstår på baggrund af specifikke klasser af stimuli som for eksempel bjørne og ikke for eksempel borde. Hvad bestemmer denne inddeling? Det er ligeledes svært for hjernen at aflæse kroppens signaler, da signalerne fra kroppen er meget støjfyldte. For eksempel giver

sommerfugle i maven meget uspecifikke signaler, der ikke skelner mellem forskellige følelser. Er disse sommerfugle således tegn på glæde, bekymring eller begyndende maveonde?

Det er desuden slet ikke klart, hvorfor et signal, der først kommer til hjernen via sanserne, dernæst skal løbe hele vejen tilbage gennem kroppen, hvor det bliver evalueret for følelsesmæssig mening, før det til slut igen kommer tilbage til hjernen og giver anledning til følelser. Ydermere er der ikke meget evidens for mangel på emotioner, følelser eller beslutningsmæssige problemer hos patienter, hvor forbindelsen til kroppen er gået i stykker i forbindelse med for eksempel rygskader, der har medført total lammelse.

Det faktum, at lamme mennesker stadig har normale følelser, er naturligvis ret problematisk for både James-Langes oprindelige teori og dermed også for Damasio's. Damasio har derfor foreslået, at der findes et *som-om* (engelsk: 'as-if') kredsløb i hjernen, som kan bruges i stedet for kroppen, når forbindelsen til kroppen ikke længere eksisterer og fungerer, *som om* kroppen stadig var der. Men dermed bryder logikken sammen, da det er svært at se, hvorfor hjernen så har brug for signaler fra kroppen til at starte med, hvis der også eksisterer andre mekanismer.

Når det er sagt, er der imidlertid ikke tvivl om, at kroppen benyttes som en slags forstærker af de bevidste følelser. Når vores hjerter banker hurtigere, og hænderne bliver svedige i emotionelle reaktioner, så forstærker disse signaler vores følelsesmæssige oplevelse og dermed vores bevidste følelser. Hvis man dæmper forbindelsen mellem krop og hjerne med medikamenter som for eksempel hjertepatienters betablokkere, kan man til en vis grad kontrollere følelsernes styrke, hvilket derfor ofte benyttes af musikere og andre med sceneskræk.

Krop og hjerne er således naturligvis forbundet, hvilket allerede Descartes var fuldt ud klar over og skrev indsigtsfuldt om (Descartes 1649, Sutton 2001). Det er derfor i bedste fald misvisende, at Descartes ofte bliver fremhævet som dualismens faderfigur, om end Descartes naturligvis var på vildspor, da han udnævnte en hjernestruktur midt i hjernen kaldet *corpus pineale* (koglekirtlen) som sjælens sæde. Vi ved i dag, at denne hjernestruktur spiller en væsentlig rolle i hormonbalancen og dermed er en usandsynlig bidragsyder til sjælens metafysiske konstruktion.

Emotionelle tilstande

På baggrund af de nævnte teorier synes det klart, at kroppen måske nok er vigtig for følelser, men langt fra spiller første violin i følelsernes orkester. I stedet for sådanne kropslige teorier om følelser er der derfor opstået en række alternative teorier. En række hjerneforskere har foreslået, at man med fordel kan betragte emotioner som tilstande skabt af belønninger og straf, hvilket følger en lang tradition i psykologien.

I psykologien kalder man belønninger og straf for *forstærkere* (reinforcers), som er et teknisk begreb, der kan defineres operationelt ud fra brug. *Positive primære forstærkere* er naturligt forekommende stimuli, som for eksempel sukker, som dyr gerne vil modtage som belønning. *Negative primære forstærkere* er stimuli, som for eksempel smerte, som dyr gerne vil undgå. Disse primære forstærkere kan associeres (eller parres) med arbitrære forstærkere, som kan være alt fra lyden af en klokke til tilfældige stimuli som pengesedler eller abstrakte figurer. Denne læringsproces kaldes *konditionering* (eller *betingning*), og mange psykologer har gennem tiden været interesseret i at forstå de grundlæggende principper for konditionering (Skinner 1938, Thorndike 1911).

Det vil føre for vidt at beskrive dette vigtige forskningsfelt, som har optaget psykologer i årtier, og som oprindeligt, med Skinner og behaviorismen i spidsen, så hjernen som en sort boks, hvor adfærd er det eneste interessante, hvor subjektive oplevelser ultimativt blot kan beskrives som mønstre af stimuli og respons, hvor respons slavisk følger stimuli, og hvor al adfærd kan ændres fuldstændigt fleksibelt som følge af den rette belønning (Skinner 1938, Thorndike 1911).

Megen senere forskning har vist, at denne forskningspræmis er forenklet. Hjernens artsspecifikke udformning er afgørende for vores læringsmuligheder, og subjektiv oplevelse er ikke kun stimuli og respons. Desuden er det blevet vist, at der for eksempel findes artsspecifik adfærd, som selv den mest udspekulerede belønningsmetode ikke kan ændre. Herudover findes der megen væsentlig adfærd, hvor belønningen kun sjældent er ekstern, men er naturligt indeholdt, som i børns leg (Lepper & Greene 1978; Lepper, Greene & Nisbett 1973; McGraw 1978).

Ikke desto mindre er eksperimenterne med konditionering (se ovenfor) naturligvis vigtige, fordi de giver indsigt i nogle af de fundamentale former for læring, og hjerneforskning kan derfor med fordel benytte disse paradigmer til at undersøge den neurale basis for læring. Hjerneforskning i både dyr

som rotter og højere primater som mennesker har således vist, at forskellige hjerneområder er involveret på forskellig vis i klassisk og instrumentel konditionering (Mackintosh 1983).¹

Emotionsforskningen kan med fordel definere emotioner som del af den proces, hvormed instrumentelle forstærkere ved hjælp af mønsterassociationslæring bliver parret med primære forstærkere. For at opnå belønning bliver dyr nødt til at lære, at kun visse stimuli fører til denne belønning, mens andre stimuli fører til negativ belønning eller straf/smerte. Denne læring er så vigtig for dyrets overlevelse, at den medfører de mentale og kropslige tilstande, som kaldes emotioner. Nedenfor skal vi se eksempler på denne emotionelle forskning – for eksempel i eksperimenter med frygtkonditionering.

Ifølge disse teorier er det derfor kun primære forstærkere og de specifikke typer af stimuli, der er blevet parret med primære forstærkere, der giver anledning til ændringer i kropslige reaktioner, altså emotioner, og siden bliver oplevet som subjektive følelser. En af de store fordele ved sådanne velspecificerede teorier er, at de har muliggjort udviklingen af nye eksperimentelle paradigmer til at undersøge emotioner i dyr og mennesker. Man kan under kontrollerede forhold undersøge effekten af forskellige typer forstærkere, og hvad der sker, hvis man ændrer på hjernen hos forsøgsdyr. Resultaterne fra disse forsøg har således på mange måder været meget mere indflydelsesrige end teoretiske debatter om følelsers sande subjektive natur.

Dyreeksperimenter

Bevidsthed hos dyr er et kontroversielt emne, og det er derfor også omstridt, om dyr har bevidste følelser. Det er imidlertid klart, at når dyr bliver udsat for bestemte typer stimuli, så har de samme karakteristiske adfærdsmæssige, fysiske og hormonelle reaktioner som mennesker. Dyr har derfor emotioner, men kan i sagens natur ikke fortælle os, hvordan de oplever disse emotioner. Vi kan derfor ikke udtale os om, hvorvidt dyr har bevidste følelser. Det er i øvrigt værd at huske på, at en egentlig bevisførelse for bevidsthed og

¹ Klassisk og instrumentel konditionering er to væsensforskellige former for konditionering. I klassisk konditionering konditioneres et dyr til at have en forventning om belønning, således at belønningssystemet aktiveres, uden at belønningen nødvendigvis optræder konkret. I instrumentel konditionering er belønningens konkrete optræden nødvendig for konditioneringen.

bevidste følelser hos andre er stort set umulig, da solipsismeargumentet ad absurdum betyder, at vi også er ude af stand til at bevise, at *andre* mennesker er bevidste, har bevidste følelser eller endsige eksisterer. Men vi kan teste emotionelle reaktioner hos dyr og på den måde lære noget om, hvilke dele af hjernen der er vigtige for disse reaktioner.

Et af hjerneforskningens mest succesfulde eksperimentelle paradigmer for at undersøge emotioner har været frygt-konditionering. En rotte i et bur hører en hyletone og modtager et elektrisk chok. Dermed lærer den at sammenholde hyletonen med elektrisk chok, og alene hyletonen kan efterfølgende udløse rottens frygtadfærd. Ved at fjerne udvalgte dele af rotters hjerner har hjerneforskere fundet ud af, hvilke hjernestrukturer der indgår i hjernens frygtssystem (LeDoux 1996, LeDoux et al. 1990).

Det viste sig, at amygdala spiller en helt central rolle for frygtsystemet i rottehjernen. Amygdala betyder *mandel* på latin, da de første anatomer fandt, at formen på denne lille hjernedel i overgangen mellem temporal- og frontal-lapperne i hver hjernehalvdel mindede om en mandel. Fjerner man således hele eller udvalgte dele af amygdala, frygter rotten ikke længere hyletonen.

Efterfølgende har meget hjernevidenskabelig forskning koncentreret sig om at undersøge betydningen af amygdala med hensyn til frygt, og nogle forskere har derfor udnævnt amygdala som hjernens frygtcenter. Men amygdala er imidlertid ikke en homogen hjernestruktur, men en samling af mindst 14 anatomisk forskellige strukturer (eller kerner), og det er derfor usandsynligt, at den kun har én funktion (Swanson & Petrovich 1998). Desuden har anden forskning forbundet amygdala med både positive og negative stimuli som for eksempel både sød og salt smag (O'Doherty et al. 2001b). Det er derfor mere sandsynligt, at amygdala fungerer som en generel mekanisme for mønsterassociationslæring og ikke kun i forbindelse med frygt. Ikke desto mindre har frygt-konditionering været et succesfuldt paradigme, der har været med til at skabe en god videnskabelig model for emotioner og til at etablere et egentligt forskningsfelt om emotioner. Det er også blevet klart, at amygdala måske nok er meget væsentlig for rotter, men at der desuden er sket meget i hjernens opbygning på den evolutionshistoriske vej til højere primater.

Ganske interessant er det i øvrigt blevet foreslået, at amygdala får information om mulige vigtige stimuli fra omgivelserne tidligere end andre hjerneområder i hjernebarken (LeDoux 1996). Det giver amygdala mulighed for lynhurtigt at sende signaler til resten af hjernen og kroppen. Går man for eksempel en tur i junglen og får pludselig øje på noget, der ligner en

slange, reagerer vores hjerne og krop straks ubevidst. Først ser man slangen (eller noget der ligner), så indtræder hurtigt en emotionel frygtreaktion, og dernæst får vi en bevidst følelse af at være bange. Vi opdager derfor nogle gange faren ved, at vi bliver bevidste om, at vores krop er gået i frygttilstand, og altså før vi faktisk bliver bevidst om årsagen til frygten (for eksempel slangen). Gennem evolutionshistorien har det uden tvivl været en fordel for os, at visse reaktioner foregår lynhurtigt, før vi bliver bevidste herom. En brøkdels af et sekund kan betyde forskellen på liv eller død. Sådanne ubevidste reaktioner kunne være en mulig forklaring på, hvorfor James-Lange fik ideen om, at det er kroppen, der fortæller os, vi har en emotion. Denne idé er blot et eksempel på, hvor beskeden en indsigt i vores hjernefunktion vi har, da det jo basalt set er en del af hjernen, amygdala, der sætter kroppen i beredskab, før vi bliver klar over det.

Universelle ansigtsudtryk og hjernen

I et forsøg på at indkredse de grundlæggende emotionelle stimuli hos højere primater som mennesker undersøgte den amerikanske neuropsykolog Paul Ekman i en række tværkulturelle studier de menneskelige ansigtsudtryk (Ekman 1982, Ekman & Friesen 1975, Ekman & Friesen 1971). Undersøgelserne viste, at mennesker på tværs af kulturer kan identificere emotionelle ansigtsudtryk med stor præcision, og at der derfor tilsyneladende findes en indbygget, biologisk basis for følelsesmæssig oplevelse. Hos sociale dyr som mennesker og andre primater spiller ansigtsudtryk en meget vigtig rolle for social kommunikation, og man har i fusiform cortex fundet specialiserede hjernesystemer, som repræsenterer ansigter (Bruce, Desimone & Gross 1981; Desimone & Gross 1979; Perrett, Rolls & Caan 1982).

Ekmans forskning i universelt genkendelige emotionelle ansigtsudtryk og de medfølgende analyser af ord brugt for følelser i verdens forskellige sprog har medført en diskussion om eksistensen og antallet af fundamentale følelser, som kan fungere som grundlæggende byggeblokke for vores fulde emotionelle og følelsesmæssige repertoire. På baggrund af disse analyser af ord og ansigtsudtryk er typisk syv emotioner – og dermed også bevidste følelser – blevet foreslået, som oftest inkluderer vrede, væmmelse, frygt, tristesse, glæde, skam og skyld. Det er et åbent spørgsmål, om disse emotioner virkelig er forskellige og dermed forbundet med forskellige hjernesystemer, eller om de kan findes på et kontinuum skabt af delte hjernemekanismer.

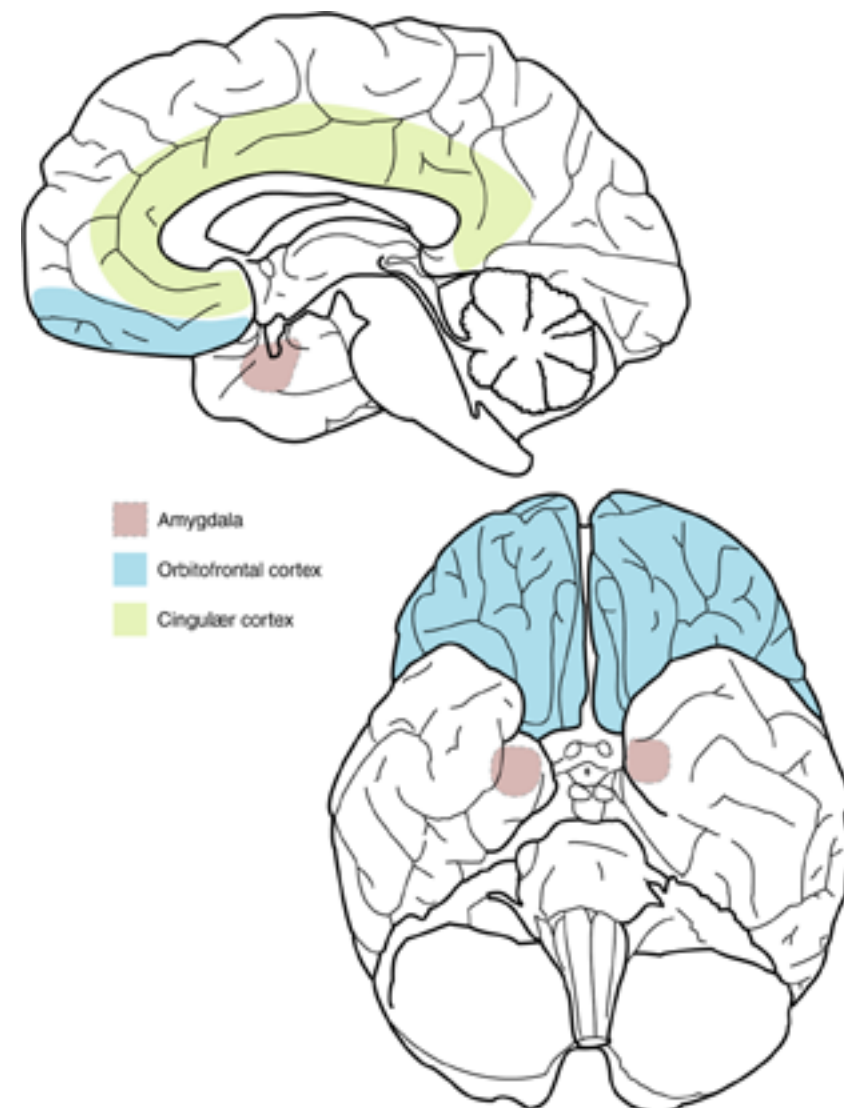
Spørgsmålet om, hvilke hjernestrukturer der skaber og repræsenterer emotioner hos mennesker, kan nu også besvares ved hjælp af hjerneskan- ninger, der som nævnt giver et unikt vindue til den levende menneske- hjerne. Eksperimenter med emotionelt vigtige stimuli har tilladt forskerne at undersøge emotioner i menneskehjernen. Negative følelser som frygt og væmmelse er forholdsvis nemme at fremkalde – særligt i ukendte og lidt skræmmende omgivelser som hjerneskan- ninger – mens positive følelser som glæde er meget sværere at fremkalde systematisk. Mange hjerneskan- ningsekspirerimenter bygger på konditioneringsekspirerimenter på dyr med primære forstærkere som blandt andet smag (O’Doherty et al. 2002) og lugt (Gottfried, O’Doherty & Dolan 2003), men forskere er også begyndt at un- dersøge mere kompleks menneskelig aktivitet som for eksempel hasardspil (O’Doherty et al. 2001a).

Opdagelserne fra hjerneskan- ning og anatomiske undersøgelser af læ- sioner hos mennesker og andre højere primater har peget på et netværk af hjernestrukturer involveret i fremkaldelsen af emotioner. Tidligt blev det foreslået, at hjernestrukturer fra det *limbiske system* (latin: limbus = grænse) er involveret, hvilket inkluderer de hjernedele, som danner en grænse til hjernestammen og hjernebjælken (Broca 1878, Papez 1927). Det er tilmed blevet foreslået, at menneskehjernen evolutionære opbygning skulle bestå af tre funktionelt forskellige systemer, hvoraf det limbiske system først og fremmest formidler følelser (MacLean 1949, MacLean 1990).

Nyere forskning har vist, at denne opdeling er forenklet. I stedet er front- forskningen som nævnt begyndt at samle sig om den orbitofrontale cortex samt om et hjerneområde kaldet *anterior cingulær cortex*, der er beliggende lige over hjernebjælken i den forreste del af hjernen.

Et af de første eksempler på, hvad en skade på den forreste del af hjernen kan fremkalde, er den tragiske historie om den unge jernbaneingeniør Phineas P. Gage, hvis orbitofrontale cortex på dramatisk vis blev gennemboret af en metalstang i 1848 (Harlow 1868, Harlow 1848). Gage overlevede mirakuløst ulykken, men gennemgik derefter ifølge samtidige beretninger en radikal ændring i sin adfærd. Han gik fra at være meget samvittighedsfuld, til hvad der bedst kan beskrives som afstumpet og hensynsløs (om end det er vigtigt at vide, at datiden kun har efterladt sparsomme oplysninger om ændringerne i Gages personlighed) (Macmillan 2000).

Nyere neuropsykologiske tilfælde har yderligere bekræftet betydningen



Figur 4.2. Emotionelle hjerneområder. Figuren viser hjernen set fra neden (nederst) og skåret over på midteraksen (øverst). De tre vigtigste hjerneområder, der er for- bundet med følelser og emotioner, er den orbitofrontale cortex (lyseblå), amygdala (i overgangen mellem frontal- og temporal-lapperne, lyserød) og cingulær cortex (gul).

af den orbitofrontale cortex og vist en forbindelse til alvorlige emotionelle problemer som psykopati. Disse patientobservationer har øget opmærk- somheden på betydningen af den orbitofrontale cortex i emotioner og social

adfærd (Anderson et al. 1999, Blair & Cipolotti 2000). Andre studier, der blandt andet har benyttet hjerneskanning af normale mennesker, har vist, at smag, lugt, hørelse og visuelle stimuli er repræsenteret her (Kringelbach & Rolls 2004). Den orbitofrontale cortex har stærke gensidige forbindelser med både amygdala og anterior cingulær cortex, og disse tre hjernestrukturer er vores bedste videnskabelige bud på, hvor emotioner er repræsenteret i hjernen. Men man skal i den forbindelse naturligvis ikke glemme de forskellige kerner i basalganglierne, om end disse formodentlig er tættere knyttet til output i det emotionelle system.

Emotionelle skader

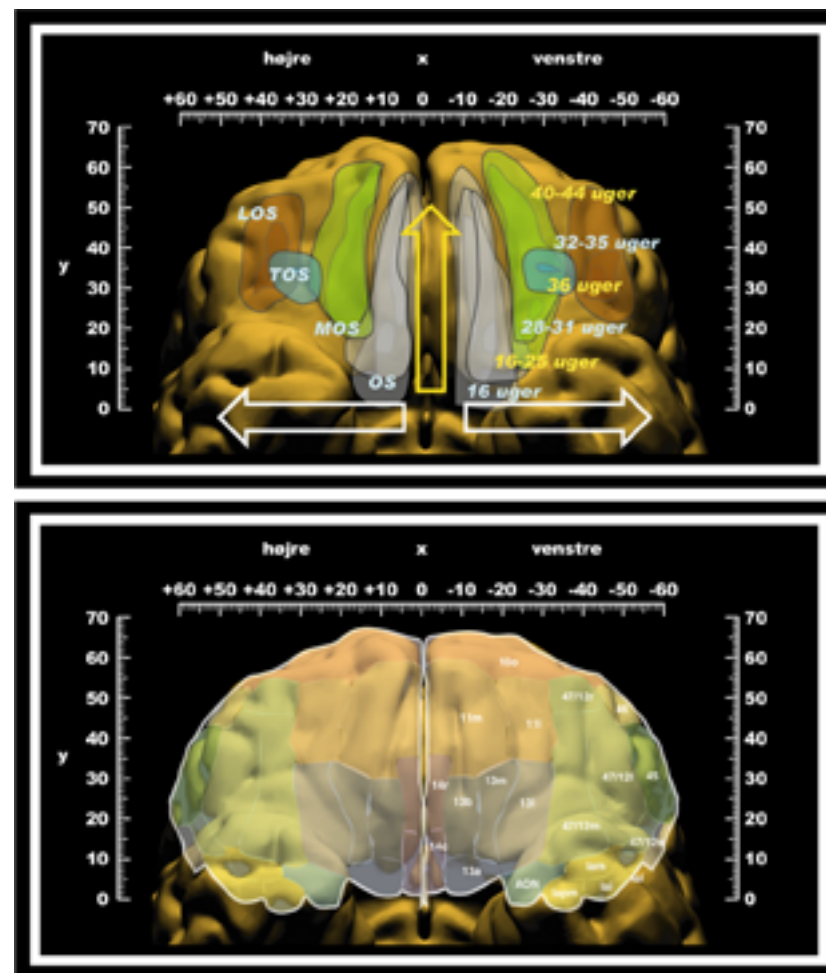
Emotionelle og sociale problemer som følge af hjerneskade er i sagens natur ofte ganske subtile og bliver ikke nødvendigvis fanget af neuropsykologernes standardtest, som først og fremmest er lavet til at finde graverende problemer med for eksempel motorik og hukommelse. Det betyder, at emotionelle skader ofte forbliver udiagnosticerede, hvilket skaber store problemer for den nærmeste familie, der må forsøge at leve med de radikale ændringer i den hjerneskadedes personlighed. Grundlæggende for menneskets sociale og emotionelle læring er vores tilpasningsevne, hvor de fleste hurtigt evner at modificere deres adfærd, når der sker ændringer i, hvad der fører til henholdsvis belønning og straf.

Livet er i sig selv et hasardspil, og sindsstemninger som tungsind, eufori eller angstneuroser er længerevarende fortsættelser af emotionelle tilstande, om end disse omfattende humørændringer påvirker store dele af befolkning-



Figur 4.3. Individuelle forskelle i orbitofrontal cortex. Der er meget stor forskel på, hvordan den orbitofrontale cortex ser ud hos forskellige mennesker. Her er vist eksempler på tre forskellige hovedtyper. (Baseret på Chiavaras & Petrides 2000).

gen. Nogle statistikker viser, at op til en tredjedel af befolkningen kommer til at opleve en større depression i løbet af deres livstid, og at disse depressioner ofte er livsfarlige. Et meget vigtigt mål ved at forsøge at forstå den



Figur 4.4. Udvikling og anatomi. Øverst ses, hvordan de forskellige foldninger udvikler sig efter undfangelsen i den orbitofrontale cortex. Udviklingen er tydelig: Foldningerne starter fra midten og spreder sig til de andre dele og bevæger sig ligeledes fra bagest til forrest. Nederst vises, hvordan undersøgelser af den mikroskopiske struktur i den orbitofrontale cortex har givet anledning til yderligere opdeling af hjerneområderne i forhold til den klassiske Brodmann-klassificering (en histologisk klassificering af hjernens anatomiske struktur). Figuren viser den orbitofrontale cortex i hjernens anatomiske standardrum med MNI-koordinater.

neurale basis for emotioner er netop at kunne udvikle bedre strategier for at behandle disse sygdomme.

Misforhold mellem signalstoffer i hjernen spiller en rolle i tungsind og andre sindsstemninger – særligt de signalstoffer, som påvirker den frontale cortex, såsom serotonin, dopamin og andre catecholaminer (kemiske stoffer, som hjernen selv fremstiller). Dette har medført udviklingen af antidepressive midler, som har hjulpet mange, men dels er det et åbent videnskabeligt spørgsmål, om disse lægemidler er væsentligt bedre end ingen behandling og tid, og dels har det ikke medført en større forståelse for, hvordan disse medikamenter præcist virker i hjernen.

Der er mange andre interessante ubesvarede spørgsmål i forskningen om emotioner og følelser. Det er klart, at personlighed spiller en væsentlig rolle ved skabelsen af følelser, men vi er stadig langt fra at forstå, hvordan personlighed er repræsenteret i hjernen. Studier af patienter, hvor hjernebjælken er blevet skåret over, tyder på, at der er forskel på, hvordan emotioner bliver behandlet i de to hjernehalvdele, men hvorvidt det er en signifikant forskel er stadig meget diskuteret blandt forskere (Gazzaniga & LeDoux 1978, Gazzaniga & Sperry 1967, Sperry 1961). Det er også klart, at selvom bevidste vurderinger af emotioner er vigtige for udtryk af emotioner, så kan mange emotionelle stimuli blive behandlet på et ikke-bevidst niveau for først langt senere at stå til rådighed for bevidst introspektion (eller slet ingen introspektion, som det gælder for patienter med blindsyn; jf. Weiskrantz 1997). Emotioner og bevidste følelser hjælper læring og hukommelse, og der er stærke bånd mellem dem, dog er den præcise sammenhæng mellem disse størrelser endnu ikke fuldt forstået.

Det vigtigste ubesvarede spørgsmål i forskningen i emotioner er spørgsmålet om, hvor og hvordan *qualia* skabes i hjernen. Videnskaben har endnu ikke fundet en god model for vores subjektive oplevelse af emotioner, og nogle forskere tvivler på, at det nogensinde vil ske (Chalmers 1995). Ikke desto mindre er det klart, at emotioner er evolutionært vigtige for dyr. Udviklingen af bevidste emotioner kan siges at være en fordel evolutionært, fordi disse tillader os bevidst at vurdere vores emotioner og handlinger og efterfølgende at lære at manipulere dem, som det passer bedst i den givne situation. Emotioner er måske blandt evolutionens mest produktive nybrud, der konstant minder os om, at vi dybest set stadig er dyr, men begavet med muligheden for bevidst vurdering og forstærket kontrol med den subjektive oplevelse, som er en del af emotioner.

Nydelse og hjernens ligevægt

Den nødvendige energi til at opretholde livet kommer fra fødeindtag. Hos andre dyr – og selv dem med minimal hjerne – er fødeindtag reguleret af ligevægtsmekanismer i organismens homøostase. Men udfordringerne ved fødeindtag er langt større for pattedyr, som må vedligeholde en stabil kropstemperatur i en lang række forskellige og ofte decideret fjendtlige klimaer. Dette kræver komplekse neurale mekanismer, og højere primater som mennesker bruger store dele af vores hjerner til fødevalg, fødeindsamling, fødeforberedelse og fødeindtag. Den særlige betydning af føde i menneskelivet er blandt andet understreget af de mange fødesymboler og fødemetaforer i menneskelige udtryk på tværs af kulturer, som blandt andet er beskrevet af den franske antropolog Claude Lévi-Strauss (Lévi-Strauss 1964). Desuden opretholder alle menneskelige kulturer et utal af detaljerede renlighedskrav og sociale tabuer i forbindelse med føde, som er beskrevet af antropologen Mary Douglas (Douglas 1966).

Fødeindtag og -valg er med andre ord en fundamental og hyppigt forekommende del af menneskelivet. Biologen Jared Diamond har overbevisende dokumenteret, hvordan føde i tidens løb gennem oprettelse af landbrug og tæmning af husdyr har spillet en afgørende rolle i udviklingen af den kulturelle evolution af forbundne systemer som ritualer, religion og social udveksling – såvel som for udviklingen af teknologi, skabelsen af byer, udbredelse af sygdomme og krig (Diamond 1999).

Vores hjerne kontrollerer fødeindtag ved først at bestemme sanskvaliteterne ved føde, ved derefter at evaluere hvor attråværdig en bestemt føde er og til sidst vælge den rette adfærd. Dele af denne proces hænger naturligvis tæt sammen med simple ligevægtsmekanismer, som vi deler med andre dyr, og som særligt er undersøgt med rotter som forsøgsdyr. Denne proces afhænger grundlæggende af basal aktivitet i hjernestammen og af molekylære processer. Men fødeindtag hos mennesker handler ikke kun om homøostase, da vi ellers alle ville have vores ideelvægt som følge af ligevægtsprincippet. I stedet er det kun alt for nemt at tilfredsstille sin søde tand og hedonistiske nydelse af mad, hvilket i en vestlig verden med rigelig mad har ført til stadig voksende overvægt i befolkningen.

Fødeindtag afhænger dermed af samspillet mellem homøostase og hedonistisk nydelse. Hjerneaktiviteten bag dette samspil er kompleks og involverer hjerneområder i både hjernestammen og cortex, der giver mulighed for den nødvendige læring, hukommelse, planlægning og forudsigelse. Dette

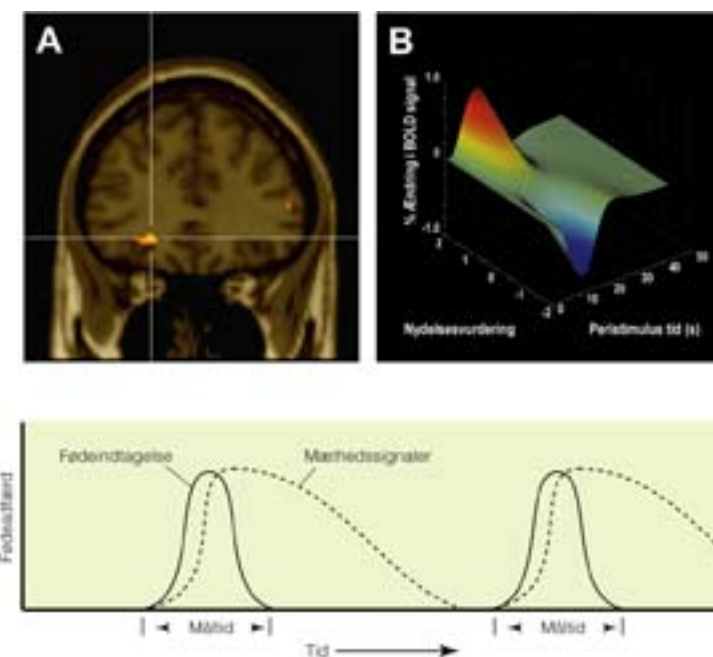
giver i sidste ende anledning til vores bevidste erkendelse af ikke blot sansekvaliteten ved føde (såsom identitet, intensitet, temperatur, fedtindhold og struktur), men også den subjektive oplevelse, som føden giver (herunder og vigtigst den hedonistiske nydelse; se Kringelbach 2004b).

Der kan således argumenteres for, at hjerneskningsstudier af fødeindtag hos mennesker giver mulighed for at undersøge den subjektive nydelse og glæde ved at spise. Denne oplevelse er tæt forbundet med bevidsthedens svære problem, *qualia*, der som nævnt er den subjektive oplevelse af at være bevidst. Ofte bliver problemet beskrevet med eksemplet om, hvorfor det behøver at føles som noget at se farven rød. Mange filosoffer mener grundlæggende ikke, at vi nogensinde vil kunne besvare dette spørgsmål, men ikke desto mindre giver hjerneskningsstudier af hedonistisk nydelse af føde og andre stimulanser en interessant metode til at undersøge dette spørgsmål.

Selektiv mæthed

Fødeindtag er en præcist kontrolleret handling, som har potentialet til at dræbe, hvis den forkerte beslutning bliver taget om at sluge giftstoffer, farlige mikroorganismer eller ikke-føde-relaterede objekter. Mennesker har derfor udviklet en meget omhyggelig fødeadfærd, som i forenklet form kan ses som en balance mellem konservativ risikominimering og livsbevarende strategier til engang imellem at forsøge nye typer føde i håbet om at finde nye næringsstoffer (Rozin 2001).

Fødeindtag er dermed en kompliceret proces, der afhænger af mange faktorer, hvoraf særligt læring spiller en stor rolle. Når vi har spist noget mad, går der timer, før føden bliver nedbrudt og omdannet til næringsstoffer, som kan give os tilstrækkelig energi til at fortsætte. Fødeindtag handler derfor om at kunne forudsige, hvornår et måltid skal begyndes og afsluttes. Eftersom vi først får information om fødens energiindhold fra maven efter mange timer, må hjernen i stedet over tid lære, hvor meget vi skal spise for at opretholde ligevægt i vores energi og kropsvægt. En vigtig mekanisme er princippet om 'sansespecifik mæthed', som vi alle kender fra den 'selektive mæthed' ved et stort måltid, hvor man kan være helt mæt af hovedretten, men stadig have plads til desserten. Fra et evolutionært synspunkt giver denne mekanisme den klare fordel, at man får tilstrækkelig med forskellige næringsstoffer.



Figur 4.6. Glæden ved føde. Øverst til højre er vist den del af den orbitofrontale cortex, som repræsenterer korrelationen mellem hjerneaktivitet og den subjektive glæde ved føde (vist øverst til venstre). Basalt set handler fødeindtagelse om at vide, hvornår man skal begynde og slutte et måltid. Det gælder om at kunne forudsige (se nederst på figuren), hvornår man har fået netop nok mad til at kunne klare sig indtil næste måltid, men dog ikke så meget, at man får det dårligt. (Baseret på Kringelbach et al. 2003).

Vores forskningsgruppe var interesseret i at undersøge de neurale mekanismer forbundet med denne selektive mæthed, da dette princip også kan fortælle os om subjektiv nydelse. Vi foretog derfor et hjerneskningseksperiment, hvor vi skannede mandlige forsøgspersoner, der holder af både chokolademælk og tomatjuice (dog ikke indtaget samtidigt; se Kringelbach et al. 2003). Forsøgspersonerne blev bedt om at faste inden skanningen, så de var motiverede til at smage begge dele. Typisk gav forsøgspersonerne disse to stimuli en nydelsesvurdering på +1 på en skala fra +2 (meget behagelig) over 0 (neutral) til -2 (meget ubehagelig). Forsøgspersonerne blev også bedt om at give en styrkevurdering af begge stimuli.

Når forsøgspersonen var på plads i skanneren, gav vi først vedkommende en lille smule tomatjuice (0,75 ml) via et plastikrør til munden, hvorefter forsøgspersonen blev bedt om at smage og sluge smagsprøven på ti sekunder

efter at have fået et visuelt signal herom. Dernæst gav vi forsøgspersonen den samme lille mængde saltvand (med den samme saltkoncentration som i spyt) til at skylle smagen væk. Det er vigtigt, at skyllet ikke er rent vand (som i mange tidligere forsøg), da vand i sig selv er en belønning, som vi vil gøre meget for at opnå. Vi gav nu forsøgspersonen chokolademælk i samme lille mængde fulgt af et skyl. Denne sekvens af tomatjuice, skyl, chokolademælk og skyl gentog vi i alt 16 gange. Undervejs bad vi forsøgspersonerne om at vise på en visuel skala, hvor behageligt de fandt en stimulus (på samme skala fra +2 til -2 som beskrevet ovenfor).

Vi tog nu forsøgspersonerne ud af hjerneskanneren og gav halvdelen af de ti forsøgspersoner tomatjuice, indtil de absolut ikke ville have mere (men inden de fik kvalme), mens den anden halvdel af forsøgspersonerne fik chokolademælk, indtil det nærmest kom ud af deres ører. Vi fremkaldte med andre ord sensorisk mæthed for enten tomatjuice eller chokolademælk, hvilket kunne måles ved, at forsøgspersonen nu ikke længere fandt for eksempel tomatjuice behagelig (subjektiv score var nu typisk -2, hvor den før var +1), men stadig kunne lide chokolademælk i samme grad som før. En vigtig pointe, vi var i stand til at vise, var, at i modsætning til den subjektive nydelsesoplevelse, havde den subjektive styrkeoplevelse af tomatjuice og chokolademælk ikke ændret sig før og efter mæthed.

Den væsentligste del af forsøget blev nu foretaget. Forsøgspersonerne blev lagt tilbage i skanneren, og vi gentog forsøget som før. Forskellen mellem de to forsøg var kun den subjektive oplevelse af de fuldstændigt ens stimuli, og på den måde kunne vi undersøge, hvor subjektiv nydelse er repræsenteret i menneskehjernen. Forsøget gav os mulighed for at sammenholde forsøgspersonernes subjektive vurderinger med hjerneskannings-signalerne i hjernen gennem hele eksperimentet. Med andre ord var vi i stand til at finde de hjerneområder, hvor hjerneaktiviteten fulgte de subjektive vurderinger og dermed formentlig repræsenterede den subjektive oplevelse. Vi fandt denne type aktivitet i en region af den forreste del af den orbitofrontale cortex.

Eftersom forsøget var balanceret på en sådan måde, at den ene halvdel af forsøgspersonerne blev givet tomatjuice, mens den anden halvdel blev givet chokolademælk, kan aktiviteten i den orbitofrontale cortex ikke være knyttet specifikt og udelukkende til hverken tomatjuice eller chokolademælk, men må være et mål for, hvor nydelse af en føde med smag, lugt og struktur er repræsenteret i hjernen.

Andre studier i både vores laboratorium og i andre laboratorier verden over har siden fundet lignende korrelater af subjektiv nydelse (de Araujo et al. 2003a; de Araujo et al. 2003b; de Araujo et al. 2003c; Gottfried & Dolan 2003; Gottfried, O'Doherty & Dolan 2003). Ganske interessant har vi siden foretaget et studium, hvor vi undersøgte den subjektive effekt af amfetamin (speed; Völlm et al. 2004); og fandt, at aktiviteten i den orbitofrontale cortex også fulgte med den subjektive oplevelse af amfetamin, hvilket derudover passer med andre forsøg, der har vist, at stimulanser som opium, kokain og amfetamin (foruden sex) giver anledning til aktivitet i de samme hjerneområder som føde, men blot i meget stærkere grad (Breiter et al. 1997, Holstege et al. 2003).

Hjernens sociale valg

Menneskelig social adfærd er om noget karakteriseret af at være meget dynamisk. Vore liv er fulde af alle de mere eller mindre beskidte tricks, som vi bruger mod hinanden. Niccolò Machiavelli (Machiavelli 1513/1532 [1998]) var en af de første til at beskrive de magtmidler, som særligt politikere synes at benytte til overmål, og megen af den hensynsløse og intrigante adfærd, som kendetegner dele af vores sociale spejl, bliver derfor kaldt machiavelistisk. Mens videnskab måske udefra kan synes fjernt fra en sådan adfærd, er dette langt fra sandheden, og de fleste videnskabsmænd vil kunne fortælle, hvordan videnskab på godt og ondt i allerhøjeste grad deler mange karakteristika med anden menneskelig adfærd.

Mennesker bruger uforholdsmæssigt meget tid på at pleje komplekse sociale relationer med andre mennesker, og det er her, de fleste finder mest glæde, og hvor manges mentale evner for alvor blomstrer. Vi begynder at udvikle disse evner som børn og bliver bedre til det som unge, hvor meget af vores tid bruges på at etablere en identitet ved at etablere og bryde alliancer både i og mellem grupper.

Denne type social intelligens, der er afgørende for social adfærd, bliver ikke testet af konventionelle intelligens-test, på trods af at man kan argumentere for, at den er en af grundene til menneskets relative evolutionære succes og formentlig er et bedre mål end IQ til at forudsige, hvor godt et menneske vil klare sig i livet.

En grundlæggende egenskab ved social intelligens er evnen til hurtig at ændre sin adfærd. Kompleks adfærd afhænger ikke kun af at kunne lære

arbitrære forbindelser mellem stimuli og handlinger, men i lige så høj grad af nemt at kunne aflære disse forbindelser og lære andre forbindelser. Når vi har lært, at et bestemt stimuli fører til belønning, ville det være højst uheldigt, hvis vi blev ved med at vælge dette stimuli, hvis det ændrede sig til at føre til straf. Vi er derfor nødt til at kunne tilpasse vores læringsprocesser dynamisk, når omgivelserne ændrer sig.

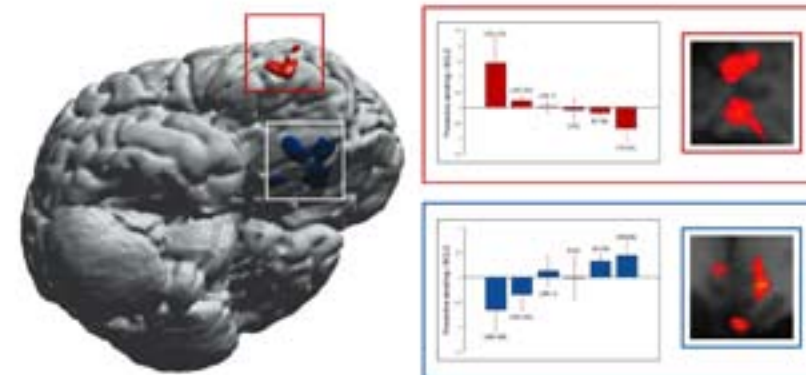
En klassisk artikel beskriver denne form for læring, der i psykologien kaldes 'ombytningslæring' (fra det engelske udtryk 'reversal learning'; jf. Iversen & Mishkin 1970, Kringelbach 2004d). Englænderen Susan Iversen og amerikaneren Mortimer Mishkin lavede læsioner i hjernen på rhesusaber og viste, at forskellige dele af den orbitofrontale cortex indvirkede forskelligt på ombytningslæring. Læsioner af den yderste del af den orbitofrontale cortex gjorde, at aberne var meget dårligere til at genlære nye forbindelser, mens læsioner i den midterste del af den orbitofrontale cortex tværtimod ikke gjorde nogen forskel ².

Hjerneskaninger af emotionelle skader

Andre undersøgelser af både aber og mennesker med læsioner har siden bekræftet resultaterne. I særdeleshed har det som tidligere nævnt vist sig, at skader i den orbitofrontale cortex fører til ændringer i social adfærd. Emotionelle og sociale problemer som følge af hjerneskaade er i sagens natur ofte ganske subtile og bliver ikke nødvendigvis fanget af neuropsykologers standardtest, som først og fremmest er lavet til at finde graverende problemer med for eksempel motorik og hukommelse. Det betyder, at emotionelle skader ofte forbliver udiagnosticerede, hvilket skaber store problemer for den nærmeste familie, der må forsøge at leve med de radikale ændringer i den hjerneskaadedes personlighed.

Antonio Damasio og kollegaer skabte en test med spillekort for at finde disse subtile skader hos patienter, der var ude af stand til at ændre deres adfærd i forbindelse med valg af spillekort med tilhørende størrelse af tab og gevinst (Bechara et al. 1994). Selvom patienterne udmærket var i stand til at fortælle, at det ville være bedre at vælge kort med små gevinster og

² Denne adskillelse af funktion mellem to dele af den orbitofrontale cortex var et væsentlig fund, der har haft stor indflydelse på efterfølgende forskning. Artiklen var i øvrigt forud for sin tid, og det tog næsten ti år, før den begyndte at blive citeret af andre videnskabelige artikler.



Figur 4.5. Tab og gevinst i hjernen. Som beskrevet i teksten har vores forskningsgruppe vist, at forskellige dele af den orbitofrontale cortex har forskellige funktioner i forbindelse med hasardspil. Den midterste del synes at holde rede på pengegevinster, således at når man vinder meget, stiger aktiviteten meget, og når man vinder lidt, stiger aktiviteten kun lidt. I modsætning hertil viser den yderste, laterale del af den orbitofrontale cortex det modsatte mønster, således at der er meget aktivitet, når man taber mange penge, og dermed når man har brug for at ændre sin adfærd. (Baseret på O'Doherty et al. 2001a).

små tab end kort med store gevinster og store tab, så blev de ved med at vælge kortene med store gevinster. Patienterne viste sig at have skader i den orbitofrontale cortex, men også i andre hjernestrukturer. For at lokalisere de nødvendige hjernestrukturer kunne man derfor ønske sig at hjerneskanne normale mennesker, mens de udfører spillekortsopgaven. Desværre er denne opgave ikke velegnet til hjerneskaninger, og det er endnu ikke lykkedes at lave et veludført eksperiment.

Sideløbende har vores forskningsgruppe designet og benyttet et lignende hasardspil, som deler en række karakteristika med spillekortsopgaven (Hornak et al. 2004, O'Doherty et al. 2001a). Man skal lære, hvilken af to abstrakte figurer, der giver pengegevinst, og vedblive med at vælge denne 'gode' figur og undgå den anden 'dårlige' figur. For at gøre testen lidt mere interessant og sværere at verbalisere i sit hoved kan man imidlertid også tabe lidt på den 'gode' figur og vinde lidt på den 'dårlige' figur. Efter et stykke tid bytter de to figurer roller, så man nu vinder på den tidligere 'dårlige' figur og taber på den tidligere 'gode' figur.

Patienter med præcise skader i den yderste del af den orbitofrontale cortex har på samme måde som i Damasio's spillekortsopgave store problemer med at opnå gevinst i hasardspillet. Men i modsætning til spillekortsopgaven er vores hasardspil mere velegnet til hjerneskanning og kan bruges til at undersøge, hvordan hjernen holder styr på tab og gevinst.

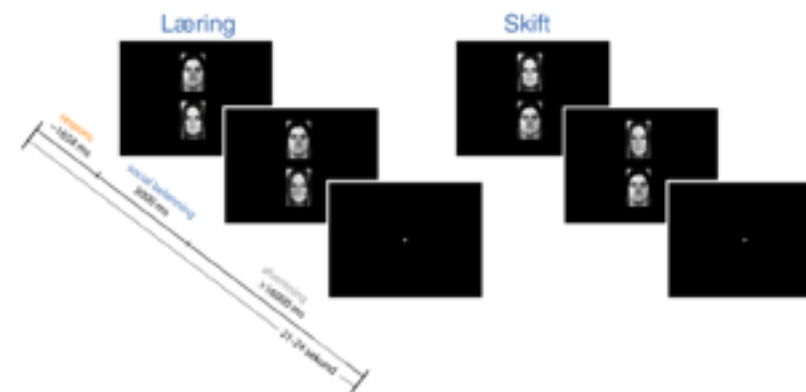
Vi skannede en gruppe normale mennesker og viste, at de som forventet benytter den orbitofrontale cortex til at holde styr på, hvilken stimulus der giver gevinst. Men på samme måde som i andre eksperimenter viste det sig, at der er en opdeling mellem den midterste og yderste del af den orbitofrontale cortex, hvor hjerneaktiviteten er korreleret med størrelsen af henholdsvis gevinst og tab³.

Sociale ansigtsudtryk

Selvom vi på denne måde fik indsigt i, hvordan hjernen holder rede på abstrakte stimuli som penge, hjælper det os ikke nødvendigvis til at forstå social adfærd. Vi designede derfor en opgave, hvor vi som primære stimuli benyttede ansigtsudtryk, som gav os mulighed for at undersøge nogle af de fundamentale egenskaber ved simple sociale relationer (Kringelbach & Rolls 2003).

I opgaven ser man to billeder af ansigter med neutrale ansigtsudtryk og får at vide, at en af disse to personer er glad og den anden sur (se figur 4.8). Når man rører ved billedet af den glade person, så smiler vedkommende, og modsat giver den sure person et vrissent ansigtsudtryk. Man skal nu bare blive ved med at røre ved den glade person, hvormed man så får gentagne smil som belønning. Selv med billeder af mennesker man ikke kender (og som er kontrolleret af en computer), føles det faktisk ganske rart at se disse smil. Men pludselig ændrer den glade person humør og bliver nu sur, mens den anden person bliver glad. Man skal nu lære at røre ved billedet af den anden person og lære at afstå fra at røre ved den tidligere glade person. Langt de fleste af os har nemt ved denne opgave

³ I modsætning til tidligere forsøg hos både aber og mennesker, så benyttede vores forsøg penge, der er en af de mest abstrakte typer stimuli for belønning og straf. Det er en højst interessant opdagelse, som for første gang har givet os indsigt i, hvordan vores hjerne holder styr på tab og gevinst af selv abstrakte stimuli. Disse tab og gevinster er vigtige delkomponenter i vores følelsesfulde hjerne.

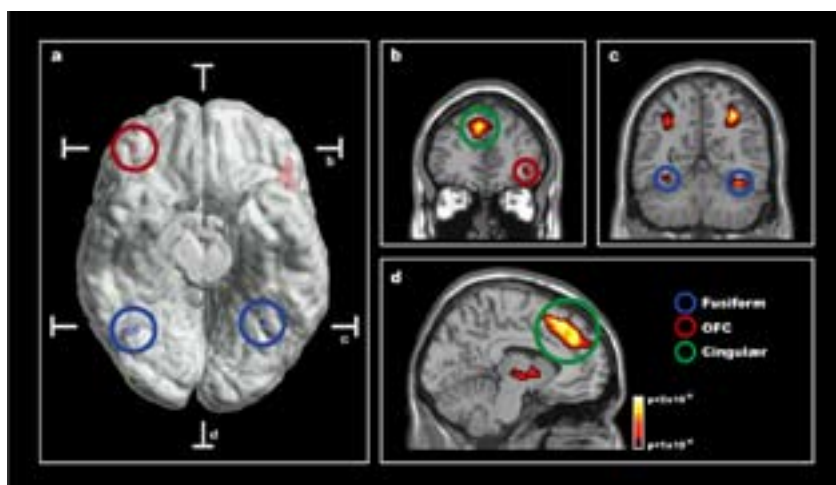


Figur 4.8. Sociale valg – forsøgsopstilling. Vi lavede en serie hjerneskanningsforsøg for at undersøge, hvor i hjernen der tages beslutninger om at ændre adfærd i sociale situationer. Hovedforsøget var ganske enkelt. To neutrale ansigter blev vist på skærmen, og man skulle nu finde ud af, hvem af personerne som ville smile, når man rørte ved ansigtet, og dermed hvilken der var den glade person (se kolonnen Læring). Den anden person var derimod sur og ville vise et surt ansigt. Når man havde fundet ud af, hvem der var den glade person, skulle man blive ved med at røre ved dette ansigt, indtil det pludselig ændrede sig, således at den tidligere glade person nu var sur (se kolonnen Skift), og man skulle nu skifte til at røre ved det andet ansigt. Det var de samme ansigter, der blev vist, og for at se hvilken del af hjernen der er involveret i sociale valg, behøvede vi nu kun direkte at sammenligne skiftet med læringsfasen. (Baseret på Kringelbach & Rolls 2003).

og lærer at skifte med det samme efter at have fået et surt ansigtsudtryk, hvor vi forventede et smil.

Når man hjerneskanner, er det meget vigtigt at kontrollere for alle fejlmuligheder, så vi lod også forsøgspersonerne lave en opgave, hvor den sure person ikke gav et surt ansigtsudtryk, men blot forblev udtryksløs som tegn på, at man skulle skifte. Ellers kunne man have argumenteret for, at den første opgave blot viste den del af hjernen, som behandler sure ansigtsudtryk.

I stedet fik vi nu et meget præcist billede af, hvilke dele af hjernen der er forbundet med hurtigt at ændre social adfærd (se figur 4.9). Det viste sig, at der var signifikant hjerneaktivitet i den forreste del af hjernen og specifikt i den laterale del af den orbitofrontale cortex og dele af anterior cingulær cortex. I modsætning hertil så vi kun hjerneaktivitet i den bagerste del af hjernen, når man bare så på ansigterne uden at skulle ændre adfærd. Mere præcist fandt vi, at en del af den underste del af hjernen, fusiform cortex, var specifikt aktiveret af ansigter.

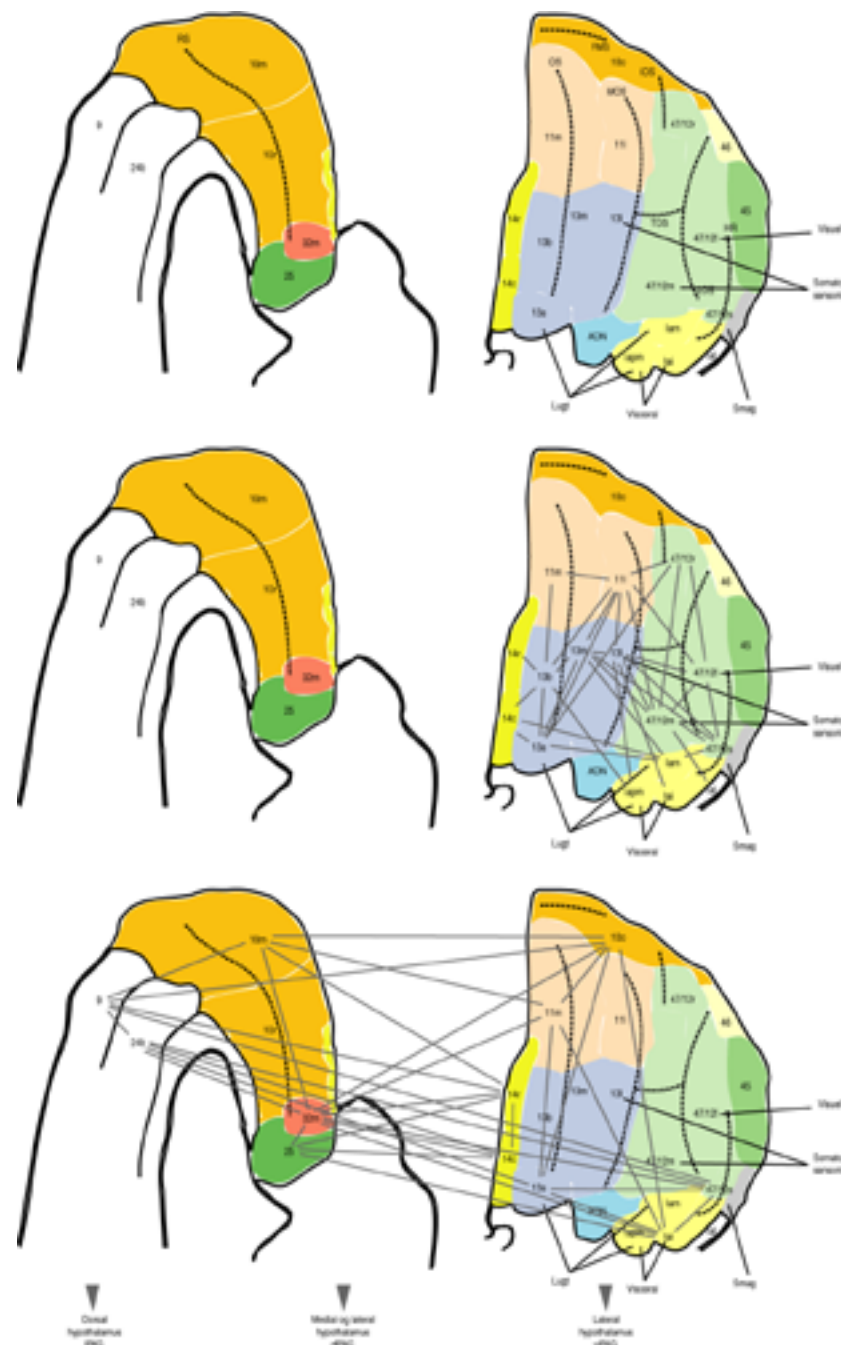


Figur 4.9. Sociale valg. Resultatet af vores hjerneskanningsforsøg med sociale valg var meget klare. Den orbitofrontale cortex og anteriore cingulære cortex er begge aktive i forbindelse med sociale valg. Vi var også i stand til at vise, at disse hjerneområder kun er aktive i den kontekst, hvor man skal ændre sit valg. Dette er i direkte modsætning til hjerneaktiviteten i fusiform gyrus, som er aktiv, hver gang vi ser et ansigt – uanset konteksten. (Baseret på Kringelbach & Rolls 2003).

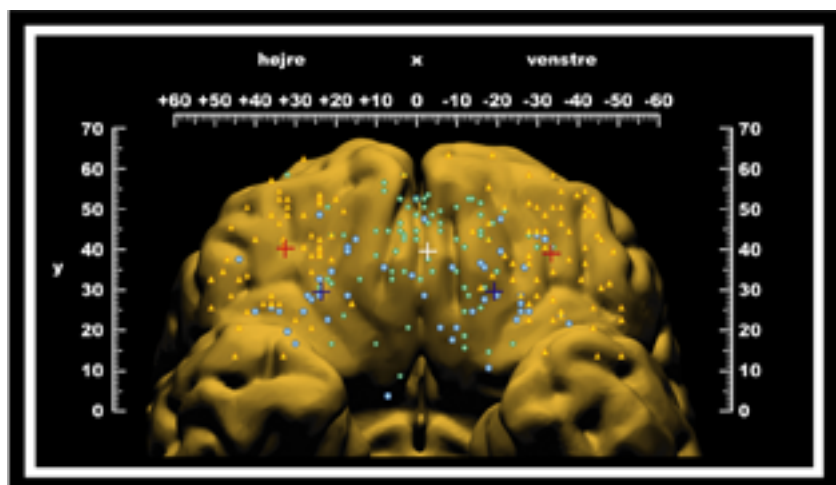
Konklusion

Den videnskabelige udforskning af emotioner og følelser i hjernen er kun lige begyndt, men på baggrund af den eksisterende forskning er det blevet klart, at nogle hjernestrukturer er mere centrale end andre. For menneskehjernen peger de videnskabelige data først og fremmest på den orbitofrontale cortex som den vel nok vigtigste hjernestruktur. Dette oversigtskapitel har forsøgt at sammenfatte resultaterne fra nye hjerneskanninger af menneskehjerner hos normale mennesker, der har vist, hvordan den orbitofrontale cortex spiller en hovedrolle for blandt andet den subjektive oplevelse af emotioner og for de sociale aspekter af vores følelsesliv (Kringelbach 2004c).

Figur 4.10. Funktionelle forbindelser i orbitofrontal cortex. For at forstå funktionen af den orbitofrontale cortex er det vigtigt at kortlægge, hvordan de forskellige hjerneområder er forbundet til andre områder. Denne figur er baseret på data fra både mennesker og rhesus-aber, da det er stort set umuligt at få den rette anatomiske information om forbindelser mellem hjerneområder alene fra mennesker. (Baseret på Kringelbach & Rolls 2004 samt Öngür & Price 2000).

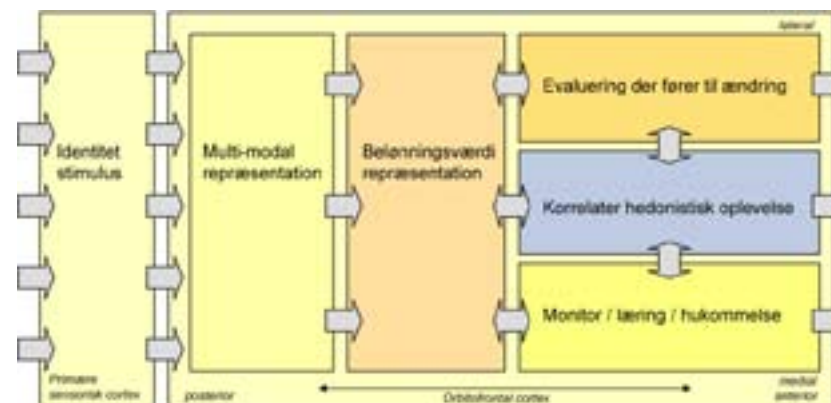


Den orbitofrontale cortex har direkte forbindelser til andre dele af hjernen, som derfor også spiller en væsentlig rolle for emotioner. Disse vigtige hjerne-strukturer for emotioner inkluderer cingulær cortex (både dens anteriore og posteriore dele), basalganglierne (blandt andet den ventrale del af striatum, nucleus caudatus), insula (særligt den posteriore del), den periaqueductale grå substans (i hjernestammen) og amygdala.



Figur 4.11. Meta-analyse. En anden systematisk måde at kortlægge funktionen i den orbitofrontale cortex er at sammenholde resultaterne af så mange hjerneskanningsforsøg som muligt. Figuren opsummerer data fra 87 publicerede eksperimenter med 267 datapunkter fra forskellige hjerneskanningslaboratorier over det meste af verden. Resultatet af denne meta-analyse af ofte meget forskellige eksperimenter viser, at der er signifikant forskel på gennemsnittet (blå kors) for motivationsuafhængig hjerneaktivitet i den orbitofrontale cortex (blå cirkler) og i centermassen (hvidt kors) og for aktivitet, der korrelerer med den orbitofrontale cortex' overvågning af de forskellige stimuli belønningsværdi (lyseblå diamanter). På samme måde er der signifikant forskel på centermassen (røde kors) for hjerneaktiviteten forbundet med stimuli, der medfører ændringer i adfærd (gule triangler). Det betyder med andre ord, at der er signifikant forskel på funktionen af bagerste og forreste del af den orbitofrontale cortex, hvor den bagerste del repræsenterer den motivationsuafhængige repræsentation af sanseindtryk, mens forreste del holder rede på belønningsværdien af stimuli. Der er også signifikant forskel på funktionen af den midterste og de yderste dele af den orbitofrontale cortex, hvor de yderste dele er forbundet med ændringer i adfærd. Der er med sikkerhed langt mere subtile forskelle mellem de forskellige dele af den orbitofrontale cortex, og denne analyse er et første skridt på vejen til at klarlægge disse. (Baseret på Kringelbach & Rolls 2004).

Man kan sammenfatte de anatomiske data fra både aber og mennesker (figur 4.10) og hjerneskanningsdata fra mennesker (figur 4.11) til en model for funktionen af den orbitofrontale cortex (figur 4.12) (Kringelbach 2004b, Kringelbach & Rolls 2004). Diverse stimuli og forstærkere fra de forskellige sansemodaliteter bliver sendt til den orbitofrontale cortex, hvor de bliver viderebehandlet med henblik på at hjælpe med at vælge den bedste adfærd. Den orbitofrontale cortex er hierarkisk opbygget således, at information flyder fra den bagerste til den forreste del med stadig større specificitet. Den bagerste del af den orbitofrontale del repræsenterer med andre ord den motivations-uafhængige repræsentation af sanseindtryk, mens forreste del holder rede på belønningsværdien af stimuli. Den midterste del af den orbitofrontale cortex har flere forskellige funktioner, som eksempelvis læring



Figur 4.12. Nydelse i hjernen. Vi sanser verden, og denne sansning fører os vidt omkring. Sansningerne blander sig og giver anledning til en genkendelse eller opdagelse af et objekt med dets forskellige sansekvaliteter, som siden fører til en subjektiv oplevelse og undertiden til ændringer i vores adfærd. Et eksempel er, når vi spiser en ny ret, hvori 'den femte smag', umami, indgår, hvilket giver farvning til vores subjektive oplevelse af maden. Efter nogle timer, når vi har sikret os, at maden ikke gør os syge, lærer vi, at denne type mad ikke er farlig, men måske endda er god. Vi lærer med andre ord at forbinde umami med specifikke sansninger og tilskriver denne mad en belønningsværdi, som påvirker os næste gang, vi skal vælge mellem forskellige retter. Figuren viser, hvordan man kan forsøge at give mening til, hvor disse funktioner foregår i hjernen og specifikt i den orbitofrontale cortex, der tydeligvis er hierarkisk opbygget, således at information flyder fra den bagerste til den forreste del med stadig større specificitet. Den midterste del af den orbitofrontale cortex har desuden andre funktioner – som læring og hukommelse – end den yderste del, som er forbundet med evalueringer, der skal føre til adfærdsændringer. (Baseret på Kringelbach, 2004b).

og hukommelse, end den yderste del, som er forbundet med evalueringer, der skal føre til adfærdsmæssige ændringer.

Denne model er naturligvis stærkt forenklet og medtager slet ikke de store variationer i overfladeanatomien af den orbitofrontale cortex hos forskellige mennesker, der også må give anledning til funktionelle forskelle. Disse strukturelle og funktionelle forskelle spiller sandsynligvis en stor rolle for subjektive forskelle i emotionalitet og dermed også for psykiske problemer som afsind og depression. En af de store udfordringer for fremtiden er at identificere og afhjælpe problemer i den orbitofrontale cortex for derigennem at lindre den unødige psykiske smerte, som mange mennesker gennemgår dagligt.

Alt i alt er mennesker og andre biologiske væsener ikke særligt gode til at håndtere logiske problemer, da evolutionen først og fremmest har udviklet os til at reproducere og overleve. Udviklingen af emotioner og bevidste følelser er en vigtig tilpasning, fordi de tillader os bevidst at vurdere vores emotioner og handlinger og derefter at lære at manipulere disse på den bedst mulige måde. Emotioner er måske en af evolutionshistoriens mest produktive nyskabelser, som konstant minder os om, at vi er stadig er dyr. Emotionerne giver os dog også muligheden for at foretage bevidste vurderinger via den forøgede kontrol over vores subjektive oplevelse.

Hjernens belønnings- og strafsysteem

ERLING MELLERUP & GITTA WÖRTWEIN

Længe før man havde forståelse for en sammenhæng mellem hjerne, adfærd og bevidsthed, havde filosoffer i århundreder betragtet opsøgning af behag og undgåelse af smerte som en nøgle til forståelse af menneskelig adfærd. Den engelske psykolog Edmund Rolls har nu fremsat den hypotese, at hjernens evolutionære udvikling generelt skal ses i lyset af de mekanismer, der ligger bag belønning og straf (Rolls 1998/1999). Det såkaldte belønningssystem er en afgørende del af hjernens emotionssystem. I dette kapitel gennemgår vi kort dets opbygning og funktion.

Belønningssystemets funktion

Fra et rent biologisk synspunkt er der kun to funktioner, der har betydning for en organisme, nemlig stofskifte og forplantning. Uden stofskifte ville man dø øjeblikkeligt, og uden forplantning var man aldrig blevet til. Alle andre funktioner på det biologiske, det adfærdsmæssige og det bevidsthedsmæssige plan er derfor udviklet som støtte for disse to fundamentale funktioner. Det er Rolls' idé, at disse funktioner er snævert knyttet til belønnings- og strafsysteemene.

1. På det biologiske niveau er biokemiske processer involveret i stofskifte og forplantning, og anatomisk og fysiologisk er kroppen udstyret med fordøjelsesorganer og forplantningsorganer. Ud over de processer, som direkte støtter stofskifte og forplantning, spiller biokemiske og fysiologiske