

Das soziale Gehirn – 1. Evolution, funktionelle Komponenten, neuronale Implementierung

W. Fries¹

¹ fries Neurokompetenz, Berlin

Zusammenfassung

Sich in der Interaktion mit anderen Menschen in einer Gruppe kooperativ und sozial zu verhalten, setzt eine Vielzahl von Fähigkeiten voraus. Die seit den letzten 20 Jahren rasant zunehmende Forschung mithilfe der funktionellen bildgebenden Verfahren hat gezeigt, dass die neuronalen Strukturen, die für dieses komplexe Verhalten aktiviert werden, sich nicht nur auf den präfrontalen Kortex beschränken, sondern

Schlüsselwörter: Evolution, frontaler Kortex, soziale Kompetenz, soziale Kognition, Kooperativität

auch weitere komplexe Netzwerke einbeziehen. Das soziale Gehirn als funktionelle Grundlage für die vielfältigen sozialen Interaktionen des Menschen muss daher als ein hochkomplexes strukturelles und dynamisches System verstanden werden. In der vorliegenden Literaturübersicht werden die essenziellen Komponenten dieses Systems und deren neuronale Implementierung beschrieben.

Einleitung

Menschen zeichnen sich – im Vergleich zu allen anderen Lebewesen, auch den nicht-menschlichen Primaten – durch ein außerordentlich hohes Maß an sozialer Interaktivität in allen Lebensphasen und Alltagsaufgaben aus. Wichtig ist besonders die Fähigkeit zu intensiver Kooperation, die letztendlich für die Entwicklung von Kognition, Technologie und Kultur verantwortlich ist. Die Elemente der menschlichen Kooperation entwickelten sich im Laufe der Evolution aus der gemeinsamen Futtersuche und der Konkurrenz mit anderen Gruppen von Menschen um die Nahrung [12, 78, 96]. Dieser prosoziale Prozess erforderte nicht nur Kooperation und Koordination in der Gruppe für Futtersuche und Verteidigung, sondern auch die Entwicklung sozialer Regeln für das Paarungsverhalten, den Wettbewerb und die Konkurrenz der Gruppenmitglieder untereinander. Das setzt die Fähigkeiten voraus, Anforderungen und Notwendigkeiten zu erkennen, die Perspektive des (der) anderen übernehmen zu können, Erwartungen zu entwickeln, was als Nächstes passieren muss, gemeinsame zeitliche Einschätzungen zu entwickeln, ebenso wie die Möglichkeiten zur Kommunikation [25, 93].

Die Gründe für diese evolutionäre Entwicklung sind im Einzelnen noch nicht vollständig aufgeklärt und im wissenschaftlichen Diskurs zum Teil umstritten [12]. Für den Erwerb dieser sozialen Kompetenzen mussten sich in der Evolution neue neuronale Strukturen entwickeln. Der empirisch nachgewiesene korrelative Zusammenhang zwischen der Größe des Gehirns bei verschiedenen Spezies nicht-menschlicher Primaten und bei Homo Sapiens mit dem Ausmaß sozialer Interaktivität (wie die Größe der Clique, in der sich die Tiere gegenseitig »lausen«, Häufigkeit des Spielens in der Gruppe, Einsatz von taktischen Täuschungsmanövern, Fähigkeit und Häufigkeit, Koalitionen einzugehen) und der Größe der

sozialen Gruppe (Anzahl der »Freunde«) führte zu der »Social Brain Hypothesis« [25]. Diese erklärt, warum es in der Evolution zu der im Vergleich zu anderen Primaten außergewöhnlichen Größenzunahme des präfrontalen Cortex im menschlichen Gehirn kam [91] (**Abb. 1**).

Als treibende Kräfte für die Größenzunahme des präfrontalen Cortex werden unterschiedliche Faktoren diskutiert:

- Konsequenz aus der Entwicklung des aufrechten Standes und Ganges, der sich mit der Gattung Homo vor ca. zwei Millionen Jahren (Homo erectus) ausbildete mit der evolutionären Größenzunahme des Gehirns [72, 110]:
 - Kinder werden vor Ausreifung des Gehirns geboren (»obstetric dilemma« [48]) mit verlängerter Reifungszeit post partum mit dreifacher Größenzunahme des Gehirnvolumens in den ersten zwei Lebensjahren und langsamer axonaler Myelinisierung (die bis in die dritte Dekade reicht) [33, 68]
 - Extensive allomaternal Brutpflege und Kindererziehung [12]

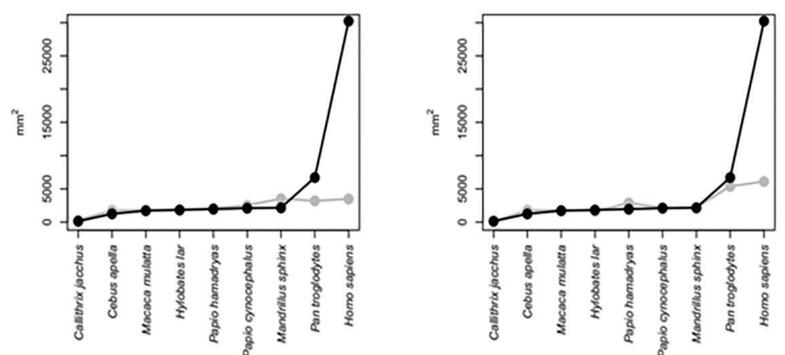


Abb. 1: Evolutionäre Größenzunahme des präfrontalen Cortex (schwarze Linie) im Vergleich zum visuellen und zum motorischen Cortex (jeweils graue Linie) bei nicht-menschlichen Primaten und bei Homo Sapiens (aus [91])

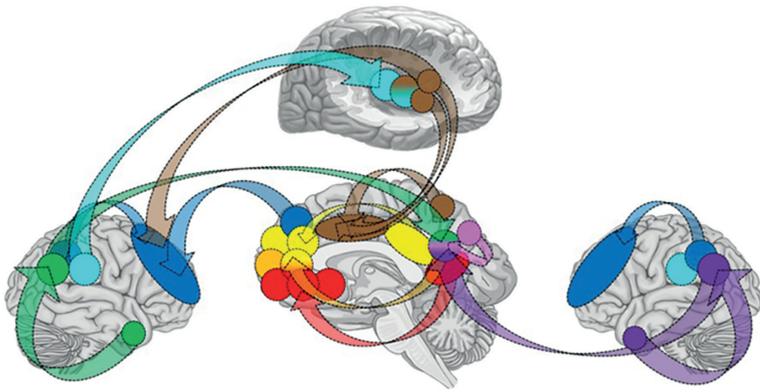


Abb. 2: ROIs (Regions Of Interest) und funktionelle Verbindungen, die der Bewusstheit über das Selbst zugrunde liegen (aus [36])

- Erweiterung der Kommunikation durch die Entwicklung von Sprache [19, 79] und durch den sozialen Kontext (»evolved nest« [95])
- Kooperative Nahrungssuche und -beschaffung [67]
- Bessere Energiegewinnung durch das Kochen von Nahrungsmitteln [16, 109], weil nur dadurch eine Vergrößerung des Gehirns als größter Energiekonsument möglich wurde

Sich in einer komplexen, oft auch rasch verändernden sozialen Welt zurechtzufinden, sich einzufügen und die sozialen Anforderungen erfolgreich zu bewältigen [29] erfordert besondere Fähigkeiten, die wir als »soziale Kompetenz« bezeichnen. Die nachfolgende Literaturübersicht stellt – ohne Anspruch auf Vollständigkeit – die essenziellen Komponenten für das Sozialverhalten dar und beschreibt deren neuronale Implementierung.

Funktionelle Komponenten des sozialen Gehirns

Selbst-Konzept (1.-Person-Singular-Perspektive)

Voraussetzung für jede soziale Interaktion ist, eine Wahrnehmung der Welt, des Gegenübers und der eigenen Person zu besitzen und sich als Autor (»Agent«) des eigenen Handelns zu verstehen, d.h. eine Bewusstheit von sich selber, dem »Selbst« zu besitzen – oder anders ausgedrückt, die 1. Person-Singular-Perspektive einnehmen zu können. Das Selbst bedeutet, dass jeder Mensch Urheber seiner Wahrnehmungen (sowohl von sich selbst als auch von der Welt) und seiner Handlungen, aber gleichzeitig auch Gegenstand seiner Wahrnehmungen, also Subjekt und Objekt zugleich ist [53, 73]. Dieses Selbst wurde als wissenschaftlicher Begriff erstmals von William James formuliert [53], wobei er das »empirische Selbst« in ein materielles (körperliches) Selbst, ein soziales Selbst und ein geistiges Selbst aufteilt.

Die Meta-Repräsentation des Selbst als selbst-referentielle Aktivität im Gehirn findet sich in den Studi-

en mit funktioneller Bildgebung vorwiegend in den medialen kortikalen Strukturen: medialer orbitaler präfrontaler Kortex, ventromedialer präfrontaler Kortex, anteriorer cingulärer Kortex, dorsomedialer präfrontaler Kortex, medialer parietaler Kortex, posteriorer cingulärer Kortex, retrosplenialer Kortex (sogenannte »cortical midline structures (CMS) [74]. Neuere bildgebende Studien bestätigen diese Befunde, zeigen aber ein noch komplexeres Bild [21, 32, 36, 58] (Abb. 2).

Die Entwicklung und Ausformung der neuronalen Netzwerke für die Repräsentation des Selbst zeigt sich im Wesentlichen in der mittleren Adoleszenz abgeschlossen (um das 14. Lebensjahr), auch wenn im Lebensverlauf noch eine weitere Reifung des Selbstkonzepts und der Repräsentation von anderen stattfindet [99].

Theory of Mind/Empathie (2.-Person-Singular-Perspektive)

Die Fähigkeit, die eigene Person als Autor (»Agent«) des eigenen Handelns und des eigenen Erlebens zu verstehen, d.h. eine Bewusstheit für das Selbst (siehe oben) zu besitzen, ist auch Voraussetzung dafür, einschätzen zu können und vorherzusagen, welche Vorstellungen und Handlungsabsichten eine andere Person hat, was sie als Nächstes tun wird und wie sie gestimmt ist [23]. Diese Fähigkeit wird als »Theory of Mind« bezeichnet [37]. Dabei lässt sich das Erkennen von Intentionen, Handlungen und Überzeugungen anderer als »kognitive Theory of Mind« von der »affektiven Theory of Mind« oder »Empathie« unterscheiden, d.h. dem Erkennen und Sich-Einfühlen-Können in Gestimmtheit und den affektiven Status anderer.

Die neuronale Basis für diese Fähigkeiten liegt zum einen in dem sogenannten Spiegelneuronen-System. Spiegelneurone, die zunächst im prämotorischen Kortex bei Primaten gefunden wurden, haben die Eigenschaft, sowohl bei der Beobachtung einer Handlung als auch bei der Durchführung dieser Handlung gleichermaßen aktiv zu werden. Sie liefern damit die Grundlage für das Verständnis und die Imitation gesehener Handlungen. Dieses Spiegel-Neuronen-Netzwerk wird deshalb als »soziales Detektionssystem« bezeichnet. Zum anderen besteht ein neuronales Netzwerk für die affektive »Theory of Mind«, das Mentalisierungs-Netzwerk, das als »soziales Bewertungssystem« definiert wird [106]. In einer Aufgabe, bei der anhand von animierten Bewegungen einer hölzernen Gliederpuppe entweder der Handlungsinhalt (aufwischen) oder der in der Tätigkeit ausgedrückte emotionale Zustand (fröhlich oder wütend/ärgerlich) erkannt werden musste, ließ sich experimentell nachweisen, dass diese beiden neuronalen Netzwerk-Systeme selektiv jeweils den Handlungsinhalt oder die Gestimmtheit bei der Handlungsdurchführung kodieren [44]. Die neuronalen Strukturen für das gesamte Theory-of-Mind-Netzwerk, d.h. das Spiegelneuronen-Netzwerk und das Empathie-Netzwerk, erstrecken sich überlappend im

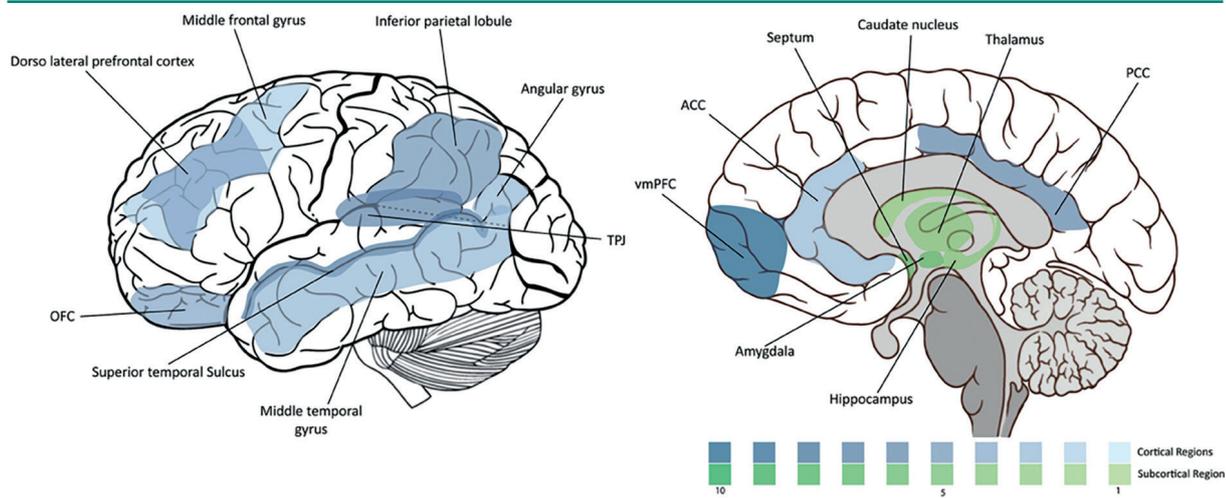


Abb. 3: Moralität: Aktivierungsmuster im Gehirn (fMRI, 38 Studien) (aus [76])

dorsalen und ventralen medialen präfrontalen Kortex, dem Praecuneus, der temporoparietalen Übergangsregion (»temporo-parietal junction«, TPJ) [2, 89]. Empathie – vor allem für Schmerz – ist verbunden mit Aktivierungen der anterioren Insula und dem dorsal-anterioren und mid-cingulären Kortex [9]. Die Mentalisierung, d. h. am Verhalten ablesen zu können, was in den Köpfen anderer vorgeht und das Geschehen aus der Perspektive der anderen sehen zu können, führt auch zu Aktivierungen des Cerebellums [50, 101].

Die genannten neuronalen Netzwerke sind weitgehend bilateral in beiden Hemisphären des Gehirns organisiert. Allerdings haben Untersuchungen an vier Patienten mit chirurgischer Hemisphärektomie im Alter von drei Monaten bis 20 Jahren (wegen ansonsten unbehandelbarer Epilepsie) überraschenderweise keine Einschränkungen der emotionalen sozialen Kompetenz finden lassen, was darauf hinweist, dass eine Reorganisation komplexer Netzwerke – mindestens bis zum Alter von 20 Jahren – unter derartigen Schädigungsbedingungen möglich ist [57].

Moralität

Moralität umfasst die Gesamtheit moralischer Prinzipien, d. h. Werturteilen über Verhalten, was »gut«, »tugendhaft« »ethisch« oder »richtig«, und was »böse« und »schlecht« ist. Sie ist universal für alle Menschen und findet sich in allen Kulturen, wenn auch in unterschiedlicher Ausformung, d. h. alle menschlichen Gemeinschaften haben für das soziale Zusammenleben auf diesen Prinzipien basierende Verhaltensregeln definiert und festgelegt [14, 27]. Aus einer evolutionären Perspektive lässt sich Moralität als eine Form der Kooperation verstehen, die die individuellen sozialen Interaktionen mit anderen im Sinne und zum Wohl der Gemeinschaft reguliert [97], während aus psychologischer und philosophischer Sicht die Funktion von Moralität in der Reduzierung von sozialen Spannungen und Konflikten

liegt, die dem Wohlergehen des Einzelnen dient (siehe [81, 92]). Die jeweilige Ausformung dient aber auch der Identität der Gruppe und der sozialen Identität ihrer Mitglieder [26].

Funktionelle kernspintopographische Untersuchungen haben ergeben, dass eine Vielzahl neuronaler Strukturen für die Moralität, d. h. bei moralischer Bewertung von eigenen Handlungen oder von Handlungen anderer, und bei moralischen Entscheidungen aktiviert werden (siehe **Abbildung 3**). Zusammengefasst sind hier kortikale frontale, temporale und cinguläre Regionen beteiligt, aber auch subkortikale Strukturen wie die Amygdala, der Hippocampus, die Basalganglien und das Cerebellum [18, 28, 38, 42, 51, 76].

Altruismus

Unter Altruismus, synonym mit prosozialem Verhalten (Prosozialität), werden Handlungen oder Verhalten Einzelner verstanden, die ausschließlich anderen nützen (»performing costly behaviors that benefit others«). Das altruistische Handeln ermöglicht Kooperation in der Gruppe [59]. Auch wenn der Altruismus das Wohlergehen der anderen zum Ziel hat – im Gegensatz zum Egoismus – liegt das motivationale Ziel dafür auch in dem eigenen Wohlergehen, in Erwartung der Reziprozität dieses Handelns [85, 103]. Altruistisches Handeln ist eng verknüpft mit empathischen Emotionen und einer Gruppenidentifikation, die eine Hilfsbereitschaft auslösen [69]. Dabei sind direkte und indirekte Reziprozität, d. h. die implizite Erwartung, bei einer altruistischen Handlung gegebenenfalls auch Empfänger von altruistischem Handeln werden zu können, fundamentale Mechanismen, die prosoziales Verhalten, das heißt Altruismus, innerhalb von Gruppen und zwischen verschiedenen Gruppen fördern. In großen Übersichtsarbeiten hat sich gezeigt, dass altruistisches Verhalten mit Aktivitäten in limbischen Regionen, wie dem Nucleus accumbens und dem anterioren cingulären Kortex, sowie kortikalen

Neurol Rehabil 2023; 29(4): 199–207 | <https://doi.org/10.14624/NR2304001> |
© Hippocampus Verlag 2023

The social brain – 1. Evolution, functional components, neuronal implementation

W. Fries

Abstract

Interacting cooperatively and socially with other people in a group requires a variety of skills. The rapid increase in research over the last 20 years using functional imaging techniques has shown that the neuronal structures that are activated for this complex behavior are not limited to the prefrontal cortex, but also include other complex networks. The social brain as the functional basis for complex human social interactions must therefore be understood as a highly complex structural and dynamic system. This literature review describes the essential components of this system and their neural implementation.

Keywords: evolution, frontal cortex, social interaction, social cognition, cooperativeness

Strukturen, wie dem medialen präfrontalen Kortex und der temporoparietalen Übergangsregion, verbunden war [8].

Das Funktionieren einer sozialen Gemeinschaft ist allerdings nicht nur auf prosoziales Verhalten ihrer Mitglieder angewiesen, sondern auch darauf, dass die von der sozialen Gemeinschaft aufgestellten Verhaltensregeln eingehalten werden, d. h. Regelverstöße müssen auch sanktioniert werden. Dabei werden, anstatt »Gleiches mit Gleichem« durch die geschädigten Person zu vergelten (Talionsprinzip, »second-party-punishment«), Sanktionen von unabhängigen Dritten, die von der Gesellschaft bestimmten werden (»third-party-punishment« [TPP]-Prinzip), festgelegt und ausgeführt. Eine Feststellung von Regelübertretung sozialer Normen ebenso wie die Festlegung einer adäquaten (»gerechten«) Strafe dafür und die Durchführung der Bestrafung, ist mit einem erheblichen Kostenaufwand für die soziale Gemeinschaft verbunden, dient ihr aber auch. Es entspricht damit auch dem Prinzip der Prosozialität. fMRI-Studien konnten zeigen, dass es bei Sanktionen im TPP-Prinzip zu vergleichbaren neuronalen Aktivierungen kommt wie bei altruistischen Handlungen [8].

Soziale Bindung – Zugehörigkeitsgefühl

»Social Bonding« meint die interpersonale Beziehung zwischen zwei oder mehreren Individuen aus einer oder aus unterschiedlichen sozialen Gruppen, die nicht als reines Zweckbündnis fungiert:

- Eltern-Kind-Beziehung (die über die biologisch notwendige Brutpflege hinausgeht)
- Paar-Beziehung (potenziell langfristig)
- Freundschaft (Beziehung zu einer oder mehreren Personen; Bindung durch gemeinsame Erfahrungen, gemeinsame Interessen, gemeinsame Ziele)
- Gruppenzugehörigkeit (»group affiliation« [z. B. Bayern-München-Fan])

Die Bindung ist durch reziproke Zuneigung (»attachment«) und Vertrauen (»trust«) charakterisiert. Die verschiedenen interpersonalen Beziehungen, besonders aber Paar-Beziehungen und Familienbeziehungen haben eine entscheidende Rolle in der Evolution von Homo Sapiens und seiner sozialen Organisation gespielt [34].

Das funktionale neuro-anatomische Modell der Repräsentation menschlicher Beziehungen umfasst an kortikalen Strukturen den anterioren cingulären Kortex, den ventromedialen präfrontalen und orbitofrontalen Kortex, die temporo-parietale Übergangsregion und den vorderen Gyrus temporalis superior, sowie an subkortikalen Strukturen das ventrale Striatum, die ventrale tegmentale Area (VTA), die Substantia nigra und den Hypothalamus [63]. Eine wesentliche Rolle für die soziale Bindung spielen hier auch die »sozialen Neuropeptide« Oxytoxin und Vasopressin sowie endogene Opiode [64]. Auch Musik gilt als ein in der Evolution entwickeltes Element für soziale Bindung [87].

Soziale Kognition

Eine weitere funktionelle Komponente des sozialen Gehirns lässt sich unter dem Begriff »soziale Kognition« einordnen. Hier wird eine Vielzahl von mentalen Fähigkeiten zusammengefasst, die als neuropsychologische Funktionen auch im Einzelnen geprüft werden können. Sie bilden gewissermaßen den »Werkzeugkasten« für Planung und Steuerung von sozialen Interaktionen [7]. Die sozialen kognitiven Prozesse können in drei Domänen zusammengefasst werden [3]:

- **soziale Wahrnehmung:** Wahrnehmung und Verarbeitung sozialer Information, wie etwa das Erkennen von Emotionen und von emotionalen Ausdrücken;
- **soziales Verständnis:** Fähigkeit, den kognitiven und affektiven Status des Gegenübers erfassen zu können;
- **soziale Entscheidungsfähigkeit:** bei Planung des Verhaltens die eigenen Ziele, aber auch diejenigen des Gegenübers in Betracht ziehen zu können.

Soziale Wahrnehmung

Die soziale Wahrnehmung hat zur Aufgabe, in der sozialen Interaktion den emotionalen Status des Gegenübers zu erkennen und von dem anderer unterscheiden zu können. Dafür können eine Vielzahl sensorischer Informationskanäle genutzt werden.

Sehen

Visuelle Information kann in unterschiedlicher Weise zur Emotionserkennung genutzt werden:

■ Emotionserkennung in Gesichtern (Face reading)

Diese Fähigkeit ist von besonderer Bedeutung für die direkte Kommunikation zwischen zwei Personen.

Gesichtsausdrücke liefern wichtige, nicht-verbale Mitteilungen über den emotionalen Zustand des Gegenübers, die Hinweise geben, wie in der sozialen Interaktion geantwortet werden kann/soll. Das Erkennen des emotionalen Status im Gesichtsausdruck ist auch in einer Situation mit stark reduzierter visueller Information – mittels 38 Lichtpunkten in einem schwarzen Hintergrund – möglich [11]. In einer Meta-Analyse, die 1.600 gesunde Teilnehmende umfasste, zeigte sich, dass die Verarbeitung von emotionalen Gesichtsausdrücken eine Vielzahl von Hirnstrukturen aktivierte, und zwar visuelle und limbische Areale, die Insula, temporo-parietale und präfrontale Areale, die Amygdala sowie das Putamen und das Cerebellum [39, 86, 98].

■ *Emotionserkennung in Körperhaltung und Bewegung*

Auch die Körperhaltung ist eine wichtige Quelle von Informationen über den emotionalen Status des Gegenübers. Ihre Beobachtung aktiviert den extra primären visuellen Kortex im Gyrus fusiformis und mittleren Gyrus temporalis [22, 77, 88]. Ebenso lässt sich aus den Körperbewegungen die emotionale Gestimmtheit erkennen. Hierbei werden das sogenannte Beobachtungsnetzwerk (prämotorischer Kortex, inferiorer Gyrus frontalis, inferiorer Parietallappen) und das Mentalisierungsnetzwerk (temporoparietale Übergangsregion, Temporalpol, dorsomedialer präfrontaler Kortex, lateraler orbitofrontaler Kortex) aktiviert [5]. Ebenso wie bei der Emotionserkennung in Gesichtern kann der emotionale Status einer Person erkannt werden, wenn Körperhaltung und Bewegung lediglich durch wenige Lichtpunkte in vollständiger Dunkelheit repräsentiert werden [1, 4].

Hören

■ *Prosodische Emotionserkennung*

In der sprachlichen Kommunikation gibt die Sprachmelodie, die Prosodie, wichtige Informationen über den emotionalen Zustand des Gesprächspartners und die emotionale Bedeutung des Gesprächsgegenstandes. Das gilt auch für das Sprechen in nicht vertrauten Sprachen, was auf eine Fähigkeit universaler Erkennung von vokalem Affekt hinweist. In der funktionellen Kernspintomographie zeigen sich Aktivierungen für die prosodische Emotionserkennung bilateral im Gyrus temporalis superior, posterolateral zu dem primären auditorischen Kortex, als eine »emotionale« Sprach-Area (emotional voice area [EVA]) [30, 66]. Darüber hinaus ließen sich auch Aktivierungen in der vorderen Insula, der Amygdala, den Basalganglien – hier besonders im Putamen und externen Globus pallidus –, im Nucleus subthalamicus und in mehreren Lobuli des Kleinhirns nachweisen [17, 111].

Fühlen (somatosensorisch)

■ *Berührung*

Auch körperliche Berührung zwischen zwei Personen kann soziale Wahrnehmung und Emotionserkennung

über die somatosensorische Information ermöglichen. Berührungen im sozialen Kontext lassen sich dabei in operationale Kategorien wie »einfach« (wie bei einem Klaps), »ausgedehnte« (wie bei einer Umarmung) oder »dynamisch« (wie bei Streicheln) einordnen. Die neuronale Aktivierung erfolgt in der Haut über die C-Fasern mit weiterer Aktivierung in der Insula, dem medialen präfrontalen und dem orbitofrontalen Kortex sowie dem anterioren cingulären Kortex [46, 55, 71].

Eine spezielle Form für die soziale Interaktion und deren emotionale Erkennung der somatosensorischen Informationen ist das Händehalten und das Händeschütteln, wobei ersteres eine intensivere Art der emotionalen Regulation in der sozialen Beziehung darstellt [90], während das Händeschütteln sowohl wohlwollende bis zärtliche, aber auch aggressive Emotionen vermitteln kann [83], wobei die Aktivierung in der Insula durch eine Übereinstimmung mit dem emotionalen Gesichtsausdruck verstärkt wird.

Riechen

Menschen können verlässlich bedeutungsvolle soziale Geruchssignale innerhalb sozialer Distanzen wahrnehmen. Die soziale Wertigkeit dieser Signale wird allerdings modifiziert durch den Zusatz von Düften (wie z. B. Parfüm) [40]. Die Bedeutung der Chemosignale für die soziale Interaktion liegt in der Regulation von Empathie und sozialer Bindung, sozialer Beurteilung, dem Erkennen von Gefahren, der Wahrnehmung von Glücklichkeit [15, 80, 84], wird aber auch durch die nachlassende Riechfähigkeit im Alter [45] beeinflusst. Die neuronale Repräsentation dieser Fähigkeiten liegt ausgehend vom primären olfaktorischen Kortex und der vorderen olfaktorischen kortikalen Region in der Amygdala, dem entorhinalen Kortex, dem orbitofrontalen Kortex und dem medialen präfrontalen Kortex [10].

Realitätsüberprüfung (»Reality monitoring«)

Um die Wahrnehmung emotionaler Zustände im sozialen Kontext in Handlungen umzusetzen, bedarf es einer Überprüfung in der Realität; es geht darum zu erkennen, ob ein wahrgenommenes Ereignis einen realen Ursprung hat oder nur eine selbst generierte Vorstellung ist. Für diese Funktionen zeigen sich in der funktionellen Bildgebung Aktivierungen im medialen präfrontalen Kortex, aber auch im Cerebellum (Lobulus VI) und in den vorderen thalamischen Projektionen [49, 60, 94].

Soziale Regelkenntnis

Für die erfolgreiche, d. h. konfliktfreie soziale Interaktion und Kooperation ist es notwendig, die sozialen Regeln der Gruppe und der Gesellschaft zu kennen, um ein Misslingen in der Kooperation oder Bestrafung zu vermeiden [62, 47]. Die neuronale Basis für die Regelkenntnis, die Regeleinhaltung und die Regelverletzung

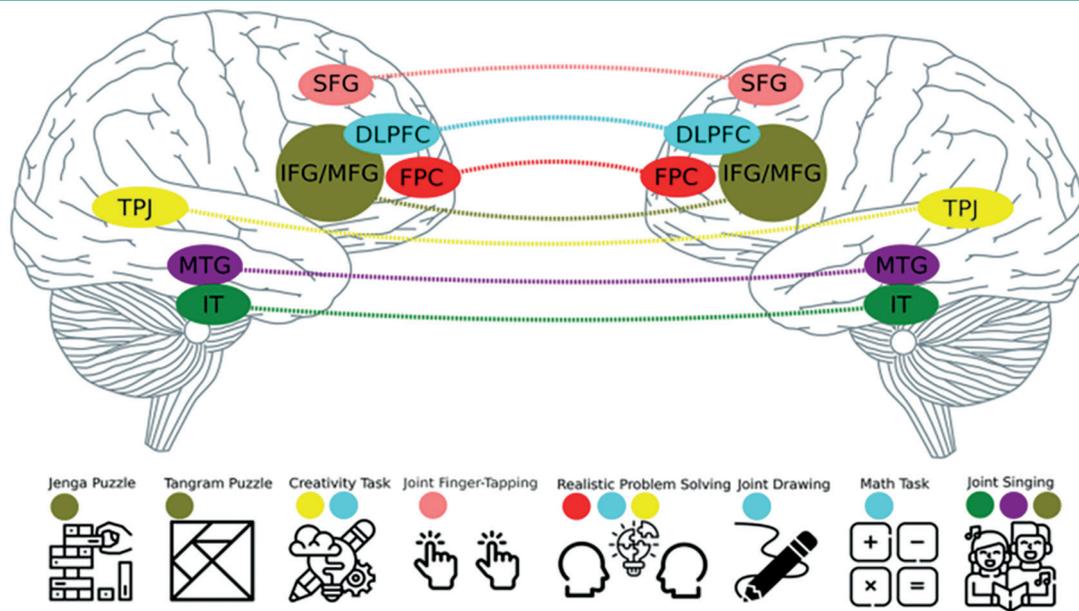


Abb. 4: Synchronisation der Aktivität zwischen Gehirnen in verschiedenen Teilen des präfrontalen und des temporo – parietalen Kortex bei der Kooperation in unterschiedlichen Aufgabenstellungen. IFG: inferior frontal gyrus; IFL: inferior frontal lobule; STG: superior temporal gyrus; TJP: temporo-parietale Übergangsregion; SFG: superior frontal gyrus; FPC: frontopolarercortex; DLPFC: dorsolateral prefrontal cortex; FPC: frontopolar cortex (aus [20])

liegt im rechten anterioren cingulären Kortex und dem medialen Gyrus frontalis sowie in der Insula und dem dorsalen cingulären Kortex [112]. Darüber hinaus erfordern die Veränderungen sozialer Normen in einer Gruppe oder ein Wechsel in eine andere soziale Gruppe, sich die geänderten oder anderen Regeln neu anzueignen. Dies geht mit einer Aktivierung des ventralen Striatums, des Nucleus accumbens, des ventralen und dorsalen anterioren cingulären Kortex und des medialen präfrontalen Kortex einher [111].

Soziale Entscheidungen treffen

Es geht hier um Entscheidungen in einem sozialen Zusammenhang, bei dem eine(r) oder mehrere andere von der Entscheidung oder von deren Konsequenzen direkt betroffen sind. Soziale Entscheidungen sind komplex, weil sie zu daraus folgenden Entscheidungen anderer führen können, die den Wert und die Grundlagen der eigenen Entscheidung infrage stellen können. Die Bewertung von sozialen Entscheidungsgründen erfolgt in komplexen neuronalen Netzwerken, in die die Amygdala, das Striatum, die anteriore Insula, der anteriore cinguläre Kortex, der orbitofrontale Kortex, der ventrale mediale präfrontale Kortex und das Cerebellum involviert sind [6, 50, 82].

Emotionsregulation

Um sich in sozialen Interaktionen adäquat verhalten zu können, ist es erforderlich, die eigenen Gedanken und Gefühle wahrnehmen, kontrollieren und gegebenenfalls hemmen zu können. Emotionsregulation meint

die Fähigkeit, die eigenen Emotionen zu erkennen und zu verstehen und die damit verbundenen Impulse im Hinblick auf die Absichten und Ziele der sozialen Interaktion kontrollieren zu können. Dafür sind verschiedene Strategien beschrieben und untersucht worden wie z.B. Ablenkung und Distanzierung von der Emotion, Neubewertung oder Akzeptanz. In der funktionellen Kernspintomographie haben sich dabei Aktivierungen im präfrontalen-parietalen Netzwerk rechts und im orbitofrontalen Kortex sowie eine signifikante Aktivitätsminderung in der Amygdala gezeigt [24]. In einer aktuellen Meta-Analyse [70] werden dagegen eine Aktivitätszunahme im Gyrus frontalis links sowie der Insula und einer Aktivitätsverminderung in limbischen Strukturen und in den Basalganglien beschrieben.

Neurale Synchronisation zwischen Gehirnen (»Inter-Brain Synchronization«)

Bei der Kooperation von Personen, die mit der gleichen Aufgabe (gemeinsam) befasst sind, kommt es zu einer neuronalen Synchronisation zwischen den Gehirnen, d. h. zeitgleicher und gleichlautender Aktivierung neuronaler Strukturen. Dieser Effekt hat sich sowohl in simultanen EEG-Ableitungen zeigen lassen [54, 104] als auch mit der simultanen NIRS (near-infrared spectroscopy)-Technologie. Eine Meta-Analyse aus 13 Studien, die 890 Teilnehmer umfasste [20], zeigte bei kooperativ zu bewältigenden Aufgaben mit Anforderungen an motorische Geschicklichkeit (Jenga-Puzzle), räumliches Vorstellungsvermögen (Tangram), gemeinsames Zeichnen, Mathematikaufgaben oder gemeinsames Singen übereinstimmende Aktivierungen in unterschiedlichen Regi-

onen des präfrontalen Kortex, in der temporoparietalen Übergangsregion und im Bereich des Sulcus temporalis Superior (Abb. 4).

Zusammenfassung

Sich in der Interaktion mit anderen Menschen in einer Gruppe kooperativ und sozial zu verhalten, setzt eine Vielzahl von Eigenschaften und Fähigkeiten voraus wie die, eine Selbstbewusstheit zu besitzen (erste Person-Singular-Perspektive), die Vorstellungen, Intentionen, Handlungen und Gefühle anderer zu verstehen und erkennen zu können (zweite Person-Singular-Perspektive), moralische Regeln zu kennen und auch zu befolgen, anderen in Not selbstlos altruistisch helfen und beistehen zu können, die eigenen Affekte verstehen und regulieren zu können. Trotz der Fülle dieser Anforderungen und ihrer oft erheblichen Komplexität gelingt es den meisten relativ anstrengungslos, d. h. automatisch, den Anforderungen des sozialen Miteinanders gerecht zu werden. Nach der Geburt eines Menschen nehmen das Erlernen und der Erwerb dieser Fähigkeiten einen relativ langen Zeitraum in Anspruch, was mit der funktionellen Organisation neuronaler Strukturen für die soziale Kompetenz zu begründen ist. Die Volljährigkeit, d. h. das Lebensalter, ab dem eine natürliche Person von Rechts wegen als erwachsen gilt, liegt für die Mehrzahl der Staaten (108 von 136) bei 18 Jahren, bei 6 Staaten von 136 bei 16 Jahren und bei 21 Staaten bei 19, 20 oder 21 Jahren (Quelle: Wikipedia). Die seit den letzten 20 Jahren rasant zunehmende Forschung mithilfe der funktionellen bildgebenden Verfahren hat gezeigt, dass die neuronalen Strukturen, die für dieses komplexe Verhalten aktiviert werden, sich nicht nur auf den präfrontalen Kortex (den im Laufe der Evolution des Menschen am stärksten vergrößerte Anteil des Gehirns) beschränken, sondern auch weitere komplexe Netzwerke einbeziehen. Diese umfassen die medialen kortikalen Strukturen der Hemisphären, die temporoparietale Übergangsregion und auch das Neocerebellum. Hinzu kommen die Beteiligung der Amygdala, der dopaminergen Mittelhirnstrukturen und die Basalganglien. Das soziale Gehirn als funktionelle Grundlage für die komplexen sozialen Interaktionen des Menschen muss daher als ein hochkomplexes strukturelles und dynamisches System verstanden werden, in dem auch Hormone wie Oxytocin und Vasopressin Bedeutung haben.

Literatur

1. Alaerts K, Nackaerts E, Meyns P, Swinnen SP, Wenderoth N (2011) Action and emotion recognition from point light displays: an investigation of gender differences. *PLoS One* 6(6): e20989
2. Alcalá-López D, Vogeley K, Binkofski F, Bzdok D (2019) Building blocks of social cognition: Mirror, mentalize, share? *Cortex* 118: 4–18
3. Arioli M, Crespi C, Canessa N (2018) Social Cognition through the Lens of Cognitive and Clinical Neuroscience. *Biomed Res Int* 2018: 4283427
4. Atkinson AP, Dittrich WH, Gemmell AJ, Young AW (2004) Emotion perception from dynamic and static body expressions in point-light and full-light displays. *Perception* 33(6): 717–746
5. Bachmann J, Munzert J, Krüger B (2018) Neural Underpinnings of the Perception of Emotional States Derived From Biological Human Motion: A Review of Neuroimaging Research. *Front Psychol* 9: 1763
6. Báez-Mendoza R, Vázquez Y, Mastrobattista EP, Williams ZM (2021) Neuronal Circuits for Social Decision-Making and Their Clinical Implications. *Front Neurosci* 15: 720294
7. Beaudoin C, Beauchamp MH (2020) Social cognition. *Handb Clin Neurol* 173: 255–264
8. Bellucci G, Camilleri JA, Eickhoff SB, Krueger F (2020) Neural signatures of prosocial behaviors. *Neurosci Biobehav Rev* 118: 186–195
9. Bernhardt BC, Singer T (2012) The neural basis of empathy. *Annu Rev Neurosci* 35: 1–23
10. Bhattarai JP, Etyemez S, Jaaro-Peled H, Janke E, Leon Tolosa UD, Kamiya A, Gottfried JA, Sawa A, Ma M (2022) Olfactory modulation of the medial prefrontal cortex circuitry: Implications for social cognition. *Semin Cell Dev Biol* 129: 31–39
11. Bidet-Ildei C, Decatoir Bhattarai JP, Etyemez S, Jaaro-Peled H, Janke E, Leon Tolosa UD, Kamiya A, Gottfried JA, Sawa A, Ma M (2022) Olfactory modulation of the medial prefrontal cortex circuitry: Implications for social cognition. *Semin Cell Dev Biol* 129: 31–39e
12. Burkart JM, Allon O, Amici F, Fichtel C, Finkenwirth C, Heschl A, Huber J, Isler K, Kosonen ZK, Martins E, Meulman EJ, Richiger R, Rueth K, Spillmann B, Wiesendanger S, van Schaik CP (2014) The evolutionary origin of human hyper-cooperation. *Nat Commun* 5: 4747
13. Burkart JM, van Schaik CP (2016) The cooperative breeding perspective helps in pinning down when uniquely human evolutionary processes are necessary. *Behav Brain Sci* 39: e34
14. Cain MJ (2019) What is the Function of Morality? In: Gibson W, O'Brien D, Turda M (Hrsg.) *Teleology and modernity*. Routledge, S. 165–184
15. Calvi E, Quassolo U, Massaia M, Scandurra A, D'Aniello B, D'Amelio P (2020) The scent of emotions: A systematic review of human intra- and interspecific chemical communication of emotions. *Brain & Behavior*, 10(5): e01585
16. Carmody RN, Dannemann M, Briggs AW, Nickel B, Groopman EE, Wrangham RW, Kelso J (2016) Genetic Evidence of Human Adaptation to a Cooked Diet. *Genome Biol Evol* 8(4): 1091–1103
17. Ceravolo L, Frühholz S, Pierce J, Grandjean D, Péron J (2021) Basal ganglia and cerebellum contributions to vocal emotion processing as revealed by high-resolution fMRI. *Sci Rep* 11(1): 10645
18. Cheng Q, Wen X, Ye G, Liu Y, Kong Y, Mo L (2021) Neural underpinnings of morality judgment and moral aesthetic judgment. *Sci Rep* 11(1): 18232
19. Corballis MC (2009) The evolution of language. *Ann N Y Acad Sci* 1156: 19–43
20. Czeszumski A, Liang SH, Dikker S, König P, Lee CP, Koole SL, Kelsen B (2022) Cooperative Behavior Evokes Interbrain Synchrony in the Prefrontal and Temporoparietal Cortex: A Systematic Review and Meta-Analysis of fNIRS Hyperscanning Studies. *eNeuro* 13; 9(2): ENEURO.0268-21.2022
21. Dary Z, Lopez C (2023) Understanding the neural bases of bodily self-consciousness: recent achievements and main challenges. *Front Integr Neurosci* 17: 1145924
22. de Gelder B (2009) Why bodies? Twelve reasons for including bodily expressions in affective neuroscience. *Philos Trans R Soc Lond B Biol Sci* 364(1535): 3475–3484
23. Dinulescu S, Alvi T, Rosenfield D, Sunahara C S, Lee J, Tabak B A (2021) Self-referential processing predicts social cognitive ability. *Social Psychological and Personality Science* 12(1): 99–107
24. Dörfel D, Lamke JP, Hummel F, Wagner U, Erk S, Walter H (2014) Common and differential neural networks of emotion regulation by Detachment, Reinterpretation, Distraction, and Expressive Suppression: a comparative fMRI investigation. *Neuroimage* 101: 298–309
25. Dunbar RIM (2009) The social brain hypothesis an its implications for social evolution. *Ann Hum Biol* 36(5): 562–572
26. Ellemers N, Pagliaro S, Barreto M (2013) Morality and behavioural regulation in groups: A social identity approach, *European Review of Social Psychology* 24:1, 160–193

27. Ellemers N, van den Bos K (2012). Morality in groups: On the social-regulatory functions of right and wrong. *Social and Personality Psychology Compass*, 6(12), 878–889
28. Eres R, Louis WR, Molenberghs P (2018) Common and distinct neural networks involved in fMRI studies investigating morality: an ALE meta-analysis. *Soc Neurosci* 13(4): 384–398
29. Eslinger PJ, Anders S, Ballarini T, Boutros S, Krach S, Mayer AV, Moll J, Newton TL, Schroeter ML, de Oliveira-Souza R, Raber J, Sullivan GB, Swain JE, Lowe L, Zahn R (2021) The neuroscience of social feelings: mechanisms of adaptive social functioning. *Neurosci Biobehav Rev* 128: 592–620
30. Ethofer T, Bretscher J, Gschwind M, Kreifelts B, Wildgruber D, Vuilleumier P (2012) Emotional voice areas: anatomic location, functional properties, and structural connections revealed by combined fMRI/DTI. *Cereb Cortex* 22(1): 191–200
31. Feldman R. The Neurobiology of Human Attachments. *Trends Cogn Sci*. 2017 Feb; 21(2): 80–99
32. Finlayson-Short L, Davey CG, Harrison BJ (2020) Neural correlates of integrated self and social processing. *Soc Cogn Affect Neurosci* 6; 15(9): 941–949
33. Flechsig P (1920) Anatomie des menschlichen Gehirns und Rückenmarks auf myelogenetischer Grundlage. Thieme, Leipzig 1920
34. Fletcher GJ, Simpson JA, Campbell L, Overall NC (2015) Pair-bonding, romantic love, and evolution: the curious case of Homo sapiens. *Perspect Psychol Sci* 10(1): 20–36
35. Francois P, Fujiwara T, van Ypersele T (2018) The origins of human prosociality: Cultural group selection in the workplace and the laboratory. *Sci Adv* 4(9): eaat2201
36. Frewen P, Schroeter ML, Riva G, Cipresso P, Fairfield B, Padulo C, Kemp AH, Palaniyappan L, Owolabi M, Kusi-Mensah K, Polyakova M, Fehertoi N, D'Andrea W, Lowe L, Northoff G (2020) Neuroimaging the consciousness of self: Review, and conceptual-methodological framework. *Neurosci Biobehav Rev* 112: 164–212
37. Frith CD, Frith U (2006) How we predict what other people are going to do. *Brain Res* 1079(1): 36–46
38. Fumagalli M, Priori A (2012) Functional and clinical neuroanatomy of morality. *Brain* 135(Pt 7): 2006–2021
39. Fusar-Poli P, Placentino A, Carletti F, Landi P, Allen P, Surguladze S, Benedetti F, Abbamonte M, Gasparotti R, Barale F, Perez J, McGuire P, Politi P (2009) Functional atlas of emotional faces processing: a voxel-based meta-analysis of 105 functional magnetic resonance imaging studies. *J Psychiatry Neurosci* 34(6): 418–432
40. Gaby JM, Zayas V (2017) Smelling is Telling: Human Olfactory Cues Influence Social Judgments in Semi-Realistic Interactions. *Chem Senses* 42(5): 405–418
41. Gantman A, Devraj-Kizuk S, Mende-Siedlecki P, Van Bavel JJ, Mathewson KE (2020) The time course of moral perception: an ERP investigation of the moral pop-out effect. *Soc Cogn Affect Neurosci* 15(2): 235–246
42. Garrigan B, Adlam AL, Langdon PE (2016) The neural correlates of moral decision-making: A systematic review and meta-analysis of moral evaluations and response decision judgements. *Brain Cogn* 108: 88–97
43. Gavrilets S, Richerson PJ (2017) Collective action and the evolution of social norm internalization. *Proc Natl Acad Sci U S A* 114(23): 6068 – 6073
44. Geiger A, Bente G, Lammers S, Tepest R, Roth D, Bzdok D, Vogeley K (2019) Distinct functional roles of the mirror neuron system and the mentalizing system. *Neuroimage* 202: 116102
45. Goldman AW (2023) Olfaction in (Social) Context: The Role of Social Complexity in Trajectories of Older Adults' Olfactory Abilities. *J Aging Health* 35(1-2): 108–124
46. Gordon I, Voos AC, Bennett RH, Bolling DZ, Pelphrey KA, Kaiser MD (2013) Brain mechanisms for processing affective touch. *Hum Brain Mapp* 34(4): 914–922
47. Gross J, Vostroknutov A (2022) Why do people follow social norms? *Curr Opin Psychol* 44: 1–6
48. Grunstra NDS, Betti L, Fischer B, Haesler M, Pavlicev M, Stansfield E, Trevathan W, Webb NM, Wells JCK, Rosenberg KR, Mitteroecker P (2023) There is an obstetrical dilemma: Misconceptions about the evolution of human childbirth and pelvic form. *Am J Biol Anthropol* 181(4): 535–544
49. Haggard P. Sense of agency in the human brain. *Nat Rev Neurosci*. 2017 Apr; 18(4): 196–207
50. Haihamo N, Ma Q, Baetens K, Pu M, Deroost N, Baeken C, van Overwalle F (2023) To Do or Not to Do: The cerebellum and neocortex contribute to predicting sequences of social intentions. *Cogn Affect Behav Neurosci* 23(2): 323–339
51. Han H (2022) Cerebellum and Emotion in Morality. In: In: Adamaszek M, Manto M, Schutter DJLG (Hrsg.), *The Emotional Cerebellum*. Springer Verlag 2022, S. 179–194
52. Hare B (2017) Survival of the Friendliest: Homo sapiens Evolved via Selection for Prosociality. *Ann Rev Psychol* 68: 155–186
53. James W. *The Principles of Psychology*. 2 Bände. New York/London: Holt and Macmillan, 1890
54. Kinreich S, Djalovski A, Kraus L, Louzoun Y, Feldman R (2017) Brain-to-Brain Synchrony during Naturalistic Social Interactions. *Sci Rep* 7(1): 17060
55. Kirsch LP, Krahé C, Blom N, Crucianelli L, Moro V, Jenkinson PM, Fotopoulou A (2018) Reading the mind in the touch: Neurophysiological specificity in the communication of emotions by touch. *Neuropsychologia* 116(Pt A): 136–149
56. Kleist K. (1934) *Gehirnpathologie*. Ambrosius Barth, Leipzig
57. Kliemann D, Adolphs R, Paul LK, Tyszka JM, Tranel D (2021) Reorganization of the Social Brain in Individuals with Only One Intact Cerebral Hemisphere. *Brain Sci* 11(8): 965
58. Koban L, Gianaros PJ, Kober H, Wager TD. The self in context: brain systems linking mental and physical health. *Nat Rev Neurosci*. 2021 May; 22(5): 309–322
59. Kurzban R, Burton-Chellew MN, West SA (2015) The evolution of altruism in humans. *Annu Rev Psychol* 66: 575–599
60. Lavallé L, Brunelin J, Jardri R, Haesebaert F, Mondino M (2023) The neural signature of reality-monitoring: A meta-analysis of functional neuroimaging studies. *Hum Brain Mapp* 44(11): 4372–4389
61. Lee D, Seo H. Neural Basis of Strategic Decision Making (2016) *Trends Neurosci* 39(1): 40–48
62. Legros S, Cislighi B (2020) Mapping the Social-Norms Literature: An Overview of Reviews. *Perspect Psychol Sci* 15(1): 62–80
63. Long M, Verbeke W, Ein-Dor T, Vrtička P (2020) A functional neuro-anatomical model of human attachment (NAMA): Insights from first- and second-person social neuroscience. *Cortex* 126: 281–321
64. Loth MK, Donaldson ZR (2021) Oxytocin, Dopamine, and Opioid Interactions Underlying Pair Bonding: Highlighting a Potential Role for Microglia. *Endocrinology* 162(2): bqaa223
65. Malatesta G, D'Anselmo A, Prete G, Lucafò C, Faieta L, Tommasi L (2023) The Predictive Role of the Posterior Cerebellum in the Processing of Dynamic Emotions. *Cerebellum*. 2023 Jun 7. doi: 10.1007/s12311-023-01574-w. Epub ahead of print
66. Mauchand M, Zhang S. Disentangling emotional signals in the brain: an ALE meta-analysis of vocal affect perception. *Cogn Affect Behav Neurosci*. 2023 Feb; 23(1): 17–29
67. Migliano AB, Vinicius L (2021) The origins of human cumulative culture: from the foraging niche to collective intelligence. *Phil. Trans. R. Soc. B* 377: 2020031
68. Miller DJ, Duka T, Stimpson CD, Schapiro SJ, Baze WB, McArthur MJ, Fobbs AJ, Sousa AM, Sestan N, Wildman DE, Lipovich L, Kuzawa CW, Hof PR, Sherwood CC (2012) Prolonged myelination in human neocortical evolution. *Proc Natl Acad Sci U S A* 109(41): 16480–16485
69. Miyazono K, Inarimori K (2021) Empathy, Altruism, and Group Identification. *Front Psychol* 12: 749315
70. Monachesi B, Grecucci A, Ahmadi Ghomroudi P, Messina I (2023) Comparing reappraisal and acceptance strategies to understand the neural architecture of emotion regulation: a meta-analytic approach. *Front Psychol* 14: 1187092
71. Morrison I, Löken LS, Olausson H (2010) The skin as a social organ. *Exp Brain Res* 204(3): 305–314
72. Niemitz C (2010) The evolution of the upright posture and gait - a review and a new synthesis. *Naturwissenschaften* 97(3): 241–263
73. Northoff G (2013) Brain and self - a neurophilosophical account. *Child Adolesc Psychiatry Ment Health* 7(1): 28
74. Northoff G, Heinzel A, de Greck M, Bermpohl F, Dobrowolny H, Panksepp J (2006) Self-referential processing in our brain--a meta-analysis of imaging studies on the self. *Neuroimage* 31(1): 440–457
75. Park B, Vepachedu S, Keshava P, Minns S (2022) Culture, theory-of-mind, and morality: How independent and interdependent minds make moral judgments. *Biol Psychol* 174: 108423
76. Pascual L, Rodrigues P, Gallardo-Pujol D (2013) How does morality work in the brain? A functional and structural perspective of moral behavior. *Front Integr Neurosci* 7: 65
77. Peelen MV, Downing PE (2007) The neural basis of visual body perception. *Nat Rev Neurosci* 8(8): 636–648
78. Rand DG, Nowak MA (2013) Human cooperation. *Trends Cogn Sci* 17(8): 413–425
79. Rautakoski P, Ursin PA, Carter AS, Kaljonen A, Nylund A, Pihlaja P (2021) Communication skills predict social-emotional competencies. *J Commun Disord* 93: 106138

80. Ravreby I, Snitz K, Sobel N (2022) There is chemistry in social chemistry. *Sci Adv* 8(25): eabn0154
81. Ray JL, Mende-Siedlecki P, Gantman A, Jay Van Bavel JJ (2021) The Role of Morality in Social Cognition. In: Gilead M, Ochsner KN (Eds.) *The neural basis of mentalizing*. Springer Nature Switzerland AG, S. 555–566
82. Rilling JK, Sanfey AG (2011) The neuroscience of social decision-making. *Annu Rev Psychol* 62: 23–48
83. Rizzolatti G, D'Alessio A, Marchi M, Di Cesare G (2021) The neural bases of tactile vitality forms and their modulation by social context. *Sci Rep* 11(1): 9095
84. Roberts SC, Třebická Fialová J, Sorokowska A, Langford B, Sorokowski P, Třebický V, Havlíček J (2022) Emotional expression in human odour. *Evol Hum Sci* 4: e44.
85. Romano A, Saral AS, Wu J (2022) Direct and indirect reciprocity among individuals and groups. *Curr Opin Psychol* 43: 254–259
86. Sato W, Kochiyama T, Uono S, Sawada R, Kubota Y, Yoshimura S, Toichi M (2019) Widespread and lateralized social brain activity for processing dynamic facial expressions. *Hum Brain Mapp* 40(13): 3753–3768
87. Savage PE, Loui P, Tarr B, Schachner A, Glowacki L, Mithen S, Fitch WT. (2021) Music as a coevolved system for social bonding. *Behavioral and Brain Sciences* 44, e59: 1–22
88. Schindler K, Van Gool L, de Gelder B (2008) Recognizing emotions expressed by body pose: a biologically inspired neural model. *Neural Netw* 21(9): 1238–1246
89. Schmidt SNL, Hass J, Kirsch P, Mier D (2021) The human mirror neuron system-A common neural basis for social cognition? *Psychophysiology* 58(5): e13781
90. Sened H, Levin C, Shehab M, Eisenberger N, Shamay-Tsoory S (2023) I wanna hold your hand: Handholding is preferred over gentle stroking for emotion regulation. *PLoS One* 18(4): e0284161
91. Smaers JB, Gómez-Robles A, Parks AN, Sherwood CC (2017) Exceptional Evolutionary Expansion of Prefrontal Cortex in Great Apes and Humans. *Curr Biol* 27(5): 714–720
92. Smyth, N (2017) The function of morality. *Philos Stud* 174: 1127 – 1144
93. Sobhani, M., Smith, J., Pipe, A. et al. (2023) A Novel Mirror Neuron Inspired Decision-Making Architecture for Human-Robot Interaction. *Int J of Soc Robotics*
94. Subramaniam K, Kothare H, Hinkley LB, Tarapore P, Nagarajan SS (2020) Establishing a Causal Role for Medial Prefrontal Cortex in Reality Monitoring. *Front Hum Neurosci* 14: 106
95. Tarsha MS, Narvaez D (2023) The evolved nest, oxytocin functioning, and prosocial development. *Front Psychol* 14: 1113944
96. Tomasello, M., Melis, A. P., Tennie, C., Wyman, E., Herrmann, E (2012). Two key steps in the evolution of human cooperation: The interdependence hypothesis. *Current Anthropology* 53(6): 673–692
97. Tomasello M, Vaish A (2013) Origins of human cooperation and morality. *Annu Rev Psychol* 64: 231–55
98. Uono S, Sato W, Kochiyama T, Sawada R, Kubota Y, Yoshimura S, Toichi M (2017) Neural substrates of the ability to recognize facial expressions: a voxel-based morphometry study. *Soc Cogn Affect Neurosci* 12(3): 487–495
99. van Buuren M, Sijtsma H, Lute N, van Rijn R, Hollarek M, Walsh RJ, Lee NC, Krabbendam L (2022) Development of the neural correlates of self- and other-referential processing across adolescence. *Neuroimage* 252: 119032
100. van de Riet WA, Grezes J, de Gelder B (2009) Specific and common brain regions involved in the perception of faces and bodies and the representation of their emotional expressions. *Soc Neurosci* 4(2): 101–120
101. Van Overwalle F, D'ae T, Mariën P (2015) Social cognition and the cerebellum: A meta-analytic connectivity analysis. *Hum Brain Mapp* 36(12): 5137–5154
102. Van Overwalle F, Pu M, Ma Q, Li M, Haihambo N, Baetens K, Deroost N, Baeken C, Heleven E (2022) The Involvement of the Posterior Cerebellum in Reconstructing and Predicting Social Action Sequences. *Cerebellum* 21(5): 733–741
103. Vearrier L. Enlightened Self-interest in Altruism (ESIA). *HEC Forum*. 2020 Jun; 32(2): 147–161
104. Vicente U, Ara A, Marco-Pallarés J (2023) Intra- and inter-brain synchrony oscillations underlying social adjustment. *Sci Rep* 13(1): 11211
105. Vijayakumar S, Hartstra E, Mars RB, Bekkering H (2021) Neural mechanisms of predicting individual preferences based on group membership. *Soc Cogn Affect Neurosci* 16(9): 1006–1017
106. Vogeley K (2017) Two social brains: neural mechanisms of intersubjectivity. *Philos Trans R Soc Lond B Biol Sci* 372(1727): 20160245
107. Vogeley K, Fink GR (2003) Neural correlates of the first-person-perspective. *Trends in Cognitive Sciences* 7: 38 – 42
108. Vogeley K, May M, Ritzl A, Falkai P, Zilles K, Fink GR (2004) Neural correlates of first-person perspective as one constituent of human self-consciousness. *Journal of Cognitive Neuroscience* 16(5): 817–827
109. Voytyuk, M. (2021). Brain Evolution Resulting from Cooking. In: Shackelford, T.K., Weekes-Shackelford, V.A. (eds) *Encyclopedia of Evolutionary Psychological Science*. Springer, pp 735–739
110. Wittman AB, Wall LL (2007) The evolutionary origins of obstructed labor: bipedalism, encephalization, and the human obstetric dilemma. *Obstet Gynecol Surv* 62(11): 739–748
111. Zhang W, Liu Y, Dong Y, He W, Yao S, Xu Z, Mu Y (2023) How we learn social norms: a three-stage model for social norm learning. *Front Psychol* 14: 1153809
112. Zinchenko O, Arsalidou M (2018) Brain responses to social norms: Meta-analyses of fMRI studies. *Hum Brain Mapp* 39(2): 955–970

Interessenvermerk

Der Autor erklärt, dass kein Interessenkonflikt besteht.

Korrespondenzadresse:

Prof. Dr. Wolfgang Fries
frieswolfgang6@gmail.com