



UvA-DARE (Digital Academic Repository)

Your emotion moves into my motor system

Borgomaneri, S.

Publication date

2015

Document Version

Final published version

[Link to publication](#)

Citation for published version (APA):

Borgomaneri, S. (2015). *Your emotion moves into my motor system*. [Thesis, externally prepared, Universiteit van Amsterdam].

General rights

It is not permitted to download or to forward/distribute the text or part of it without the consent of the author(s) and/or copyright holder(s), other than for strictly personal, individual use, unless the work is under an open content license (like Creative Commons).

Disclaimer/Complaints regulations

If you believe that digital publication of certain material infringes any of your rights or (privacy) interests, please let the Library know, stating your reasons. In case of a legitimate complaint, the Library will make the material inaccessible and/or remove it from the website. Please Ask the Library: <https://uba.uva.nl/en/contact>, or a letter to: Library of the University of Amsterdam, Secretariat, Singel 425, 1012 WP Amsterdam, The Netherlands. You will be contacted as soon as possible.

Samenvatting

Dieren die in sociaal verband leven (ook mensen) hebben ten behoeve van hun welzijn en overlevingskansen in de maatschappij in de loop van de evolutie een hele reeks communicatievaardigheden ontwikkeld. De belangrijkste cognitieve vaardigheid van een sociale soort is de kunst om elkaars gedrag en emoties te herkennen en zich voortdurend aan te kunnen passen aan de sociale signalen die anderen afgeven. Als het om overleven gaat lijkt het van fundamenteel belang te zijn om emoties van anderen te herkennen en daarop te reageren.

Neurowetenschappers hebben nog niet zo heel lang geleden een speciaal soort neuronen ontdekt, de zogenaamde spiegelneuronen, die als eigenschap hebben dat ze gaan vuren wanneer iemand een handeling uitvoert, maar ook wanneer iemand diezelfde handeling ziet uitvoeren door een ander. Dit heeft geleid tot het idee dat het begrijpen van andermans innerlijke gevoelens afhangt van inherente motorsimulatie, namelijk, de activatie van motorprogramma's die wij zelf zouden gebruiken om dezelfde handelingen te verrichten die we een ander zien uitvoeren. Zo zou bijvoorbeeld het zien van een vriend die een glas water vasthoudt en wil gaan drinken in degene die hier naar kijkt het motorprogramma opstarten om hetzelfde te gaan doen, een glas vasthouden. Aangezien het logisch is dat dorst de reden is voor de vriend om het glas te pakken, zal in de toeschouwer tevens de neurale representatie worden geactiveerd die de achterliggende gedachte bij deze handeling weergeeft.

Recentelijk is geopperd dat hersengebieden die betrokken zijn bij het verwerken van emoties ook betrokken zouden kunnen zijn bij simulatieprocessen: ze zouden een 'emotionele simulatie' kunnen zijn van de ervaringen van een ander, waarbij ze activatie vertonen, niet alleen wanneer we zelf positieve of negatieve emoties ervaren, maar ook wanneer we zien dat anderen ze ervaren. Zo roept het zien van een glimlach bij een ander vergelijkbare neurale hersenactiviteit op bij de toeschouwer, én de bijbehorende gezichtsuitdrukking. Deze motorrepresentatie, alsmede de hiermee gepaard gaande somatosensorische representatie, worden verondersteld betrokken te zijn bij het begrip van de betekenis van andermans gezichtsuitdrukking. Het zien van handbewegingen bij een ander activeert

dus de motorische representatie van die handeling bij de toeschouwer, het zien van een emotie bij de ander activeert de neurale representatie van die emotie.

De huidige sociale cognitiemodellen houden daarom rekening met het idee dat gebieden die betrokken zijn bij onze motoriek en onze emoties kunnen bijdragen aan hoe anderen onze acties en emoties ervaren (belichaamde simulatietheorie). Echter, een andere onderzoekslijn oppert dat het motorsysteem tijdens de verwerking van emoties voornamelijk betrokken is bij de reacties op emotionele *cues*, door de meest bijpassende motoriek voor te bereiden.

Dit tweede idee wordt ondersteund door diverse gedragsstudies, bijvoorbeeld studies waarbij deelnemers sneller een hendel van zich weg duwen als ze negatieve woorden aangeboden krijgen en sneller een hendel naar zich toe trekken bij positieve woorden, hetgeen laat zien dat het motorsysteem een rol speelt bij het voorbereiden van de geschiktste motorreactie, namelijk toenadering in geval van positieve stimuli en ontwijking in geval van negatieve stimuli. Deze laatste theorie zou er op wijzen dat het motorsysteem niet zozeer een rol speelt bij het begrijpen van een situatie, maar slechts wordt ingezet om op gepaste wijze te kunnen reageren op de waargenomen stimuli.

Met inachtneming van het (voor het overleven van de soort) fundamentele belang van het begrijpen en adequaat reageren op sociale signalen, proberen we in dit proefschrift, door middel van het peilen van het motorsysteem op verschillende momenten - terwijl we de acties en emoties van anderen waarnemen - te ontdekken of de twee bovengenoemde theorieën met elkaar in strijd zijn of dat de kloof tussen die twee overbrugd kan worden. Dit doen we door het motor systeem te onderzoeken op verschillende momenten in tijd terwijl iemand de acties en emoties van een derde aanschouwt.

Onze interacties in een sociale context voorzien ons van informatie omtrent andermans gevoelens en emoties, vooral via gezichtsuitdrukking en lichaamshouding. Desondanks concentreert het merendeel van de emotieperceptiestudies zich op hersenactiviteit gegenereerd door gezichtsuitdrukkingen. Het aspect lichaamshouding wordt doorgaans genegeerd. Naar gezichten kijken wordt gezien als een meer automatische en directe manier om de gevoelens en bedoelingen van anderen te achterhalen. Echter, gezichten en lichamen kunnen niet los van elkaar gezien worden, maar zijn nauw

verwante entiteiten, zozeer zelfs dat het herkennen van emoties via gezichtsuitdrukkingen belemmerd wordt door lichaamstaal die hier niet mee overeenstemt. Dit ondersteunt het idee dat we in het dagelijks leven onze informatie betrekken uit gezichtsuitdrukkingen én uit lichaamstaal.

Zo biedt het observeren van een lichaam de mogelijkheid om signalen op te vangen en emoties waar te nemen van een grotere afstand dan het observeren van een gezicht. Bovendien verschuift dit de aandacht weg van de identiteit van de persoon dat normaliter zou vertoond worden door het gezicht, wat voor snelle ontcijfering van uitdrukkingen niet steeds noodzakelijk is. Een van de vragen die in het proefschrift behandeld wordt is daarom of de emotionele informatie die de lichaamstaal aangeeft volstaat voor het opstarten van de reeks hersenactiviteiten betrokken bij emotieverwerking. Helaas zijn er maar enkele imaging studies over emotionele lichaamsobservatie, en die suggereren dat het waarnemen van emotionele lichaamstaal hersengebieden die ook betrokken zijn bij de uitvoering van handelingen aanzet tot handelen. Wat echter niet duidelijk is, is of de aard van een dergelijke motorische activering een bijdrage levert wat betreft de planning van een reactie op of een codering van de waargenomen emotie. In dit proefschrift verzochten we de deelnemers om actief emotionele (blijdschap en angst), neutrale (uitbeelding van de mimiek van een handeling) en statische (rust) lichaamshoudingen geïsoleerd te categoriseren voor ons onderzoek naar het motorsysteem.

Voor het motorsysteemonderzoek hebben we gebruik gemaakt van Transcraniale Magnetische Stimulatie (TMS), een niet-invasieve techniek die onderzoekers in staat stelt bepaalde hersengebieden te stimuleren door middel van korte magnetische pulsen op de schedel via een spiraal. Na een enkele pulse stimulans (spTMS) in de primaire motorische cortex kan uit de spieren die hiermee verbonden zijn een motorische twitch vastgesteld worden, genaamd *motor-evoked potential* (MEP): de amplitude hiervan (in millivolts) vertegenwoordigt de hoofdmeting van de corticospinale excitabiliteit. Een voorbeeld dat de bovengenoemde belichaamde simulatietheorie ondersteunt betreft een TMS onderzoek waarbij handelingen geobserveerd werden. De onderzoekers troffen een vrijwel identiek patroon aan spiersamentrekkingen (vergelijkbare MEP amplitudes) tijdens het uitvoeren van dezelfde handeling. Deze bevindingen tonen duidelijk aan dat er een neuraal systeem is dat het zien

en uitvoeren van handelingen met elkaar in overeenstemming brengt. TMS lijkt daarom het ideale middel om direct, en met hoge temporele resolutie, potentiële, snelle modulaties van het motorsysteem tijdens het ondergaan van emotionele stimuli te behandelen. Tot op heden hebben slechts enkele TMS studies het effect van emotionele stimulusobservatie op de motorsysteemactiviteit van toeschouwers onderzocht, en deze studies testen vooral de excitabiliteit van de linker motorcortex, relatief laat in het proces (> 300 ms) tijdens het observeren van gezichten die emoties vertonen of bij het zien van complexe scenes. Door de temporele volgorde en de duur van de puls op de scalp te veranderen kan TMS ook gebruikt worden om de causale rol van het doelbrein in een gegeven proces (zoals het waarnemen van emotie) te beoordelen. Bijvoorbeeld, bij een TMS studie over het waarnemen van handelingen veranderden de onderzoekers tijdelijk de activiteit in het *extrastriate body area* en ontdekten dat dit het vermogen van de deelnemers om lichaamsvormen te onderscheiden belemmerde, terwijl tijdelijke verandering van de activiteit in de ventrale premotorische cortex het vermogen om lichaamsacties van elkaar te onderscheiden verstoort. Deze resultaten laten zien dat, terwijl het *extrastriate body area* vooral de lichaamsidentiteit verwerkt van degene die een handeling uitvoert, de premotorische cortex van cruciaal belang is voor het visueel onderscheiden van handelingen.

Tot op heden, en belangrijk voor de relevantie van mijn proefschrift, zijn er geen studies die de rol van het motorsysteem bij visuele herkenning van emotionele signalen behandelen.

In de vier hoofdstukken van dit proefschrift willen we de rol van het motorsysteem bij de herkenning van emotionele lichaamshoudingen onderzoeken. We willen voornamelijk testen of het motorsysteem simulatieprocessen implementeert of motorreacties op de stimuli voorbereidt, zoals de twee hierboven genoemde theorieën voorstellen. Om onze vraagstelling te onderzoeken combineren we twee verschillende TMS protocollen om de verschillende rollen van de linker- en rechter primaire motorische cortex tijdens het observeren van dynamische lichaamsstimuli te testen. Belangrijk voor dit onderzoek is of de verschillende processen op verschillende tijdstippen plaatsvinden. TMS stimulatie wordt toegepast tussen 100 tot 300 ms na aanvang van de stimulus. Vanwege de hoge

temporele resolutie van de TMS - en omdat TMS tijdelijk de activiteit van een specifiek hersengebied kan beïnvloeden – levert dit een duidelijker beeld op van het tijdsverloop en de causale rol van het motorsysteem wanneer we geconfronteerd worden met emotionele en neutrale stimuli.

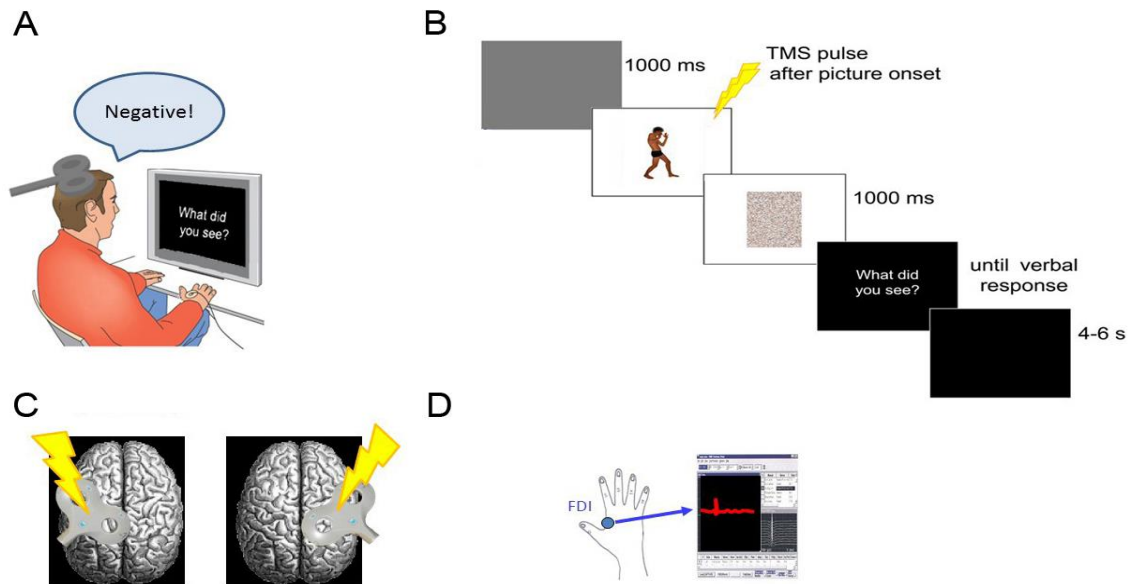


Fig 1A. De man achter de computer laat de algemene experimentele set-up zien; **B.** Voorbeeld van een trial; **C.** De twee renderings laten de plaats van de TMS stimulatie zien d.m.v. verschillende experimenten (linker of rechter primaire motorcortex); **D.** de hand laat een voorbeeld zien van de plek van de MEP recording (FDI spier) en een voorbeeld van hoe het EMG signaal eruit ziet.

Onze bevindingen schetsen de 3-lagige betrokkenheid van het motorsysteem bij het verwerken van de lichamelijke expressie van andermans emoties. In het allereerste stadium (in het timeframe tussen 100 en 125 ms) zien we dat, onafhankelijk van de hersenhelft die we stimuleren, de intracorticale verbindingen geremd worden wanneer deelnemers beangstigende en potentieel gevaarlijke stimuli te zien krijgen. Dit resultaat is een indicatie voor het bestaan van snelle motorreacties die we interpreteren als een onderdrukking van de motorreactie in het geval we angstige lichaamshoudingen waarnemen, en die mogelijk verkeerde handelingen voorkomen wanneer we iets potentieel

schadelijks in onze nabijheid waarnemen. Dit resultaat ondersteunt tevens het idee dat voorbereidingen voor actie in het brein gedreven worden door emotionele *cues* en dat potentiële dreigingen bijzonder snelle motorreacties vereisen als het organisme wil overleven.

Na 150 ms, onmiddellijk na de bovengenoemde snelle angst-gerelateerde motorreacties, zien we bewijs voor stadium twee, waarin de twee hersenhelften ieder een eigen rol lijken te spelen: de rechter motorcortex blijft remmende modulaties zien, maar ditmaal onafhankelijk van de emotionele lading van de stimuli (vergelijkbare remmende motorreactie gedurende het observeren van angstige en blijde lichaamshoudingen). We interpreteren de motorrespons die we zagen in de rechter M1 als een teken van een snelle oriëntatiereactie in de richting van emotioneel relevante stimuli. De data wijzen voorts op een positieve correlatie tussen de oriëntatiereactie en de herkenning van de emotie die de lichaamshouding laat zien: hoe meer deelnemers de oriëntatiereactie vertoonden, hoe beter zij in staat waren om de waargenomen lichaamshoudingen correct te identificeren. Deze correlatie wijst erop dat deze oriëntatiereactie die het motorsysteem gebruikt perceptie-gerelateerde processen ondersteunt. De resultaten van het selectief interfereren met de activiteit van de rechter M1 ondersteunen onze interpretatie dat de deelnemers minder accuraat presteren bij 150 ms (geen effect na stimuleren van de linker M1 of de sham groep). Samen wijzen deze bevindingen erop dat de oriëntatiereactie die we uit de rechter motorcortex verkrijgen niet alleen verband lijkt te houden met de perceptie van de waargenomen stimuli, maar hier zelfs noodzakelijk voor is. Op hetzelfde moment (150 ms) lijkt de linker motorcortex niet geremd maar juist geactiveerd te worden door de beangstigende stimuli (in lichaamshouding of complexe scenes) in vergelijking met de corresponderende blijde of neutrale stimuli. Dit effect is nog sterker wanneer deelnemers gevraagd wordt te kijken naar gewelddadige, walgelijke of beangstigende dynamische scenes in relatie tot angstige menselijke lichaamshoudingen, waarschijnlijk omdat deze laatste stimuli minder krachtig waren dan de geselecteerde scenes. We interpretern deze sterkere helpende respons van de linker hemisfeer op negatieve stimuli als een weerspiegeling van het signaal van de motorische voorbereiding van de dominante hand op de negatieve stimuli.

Als laatste rapporteren we dat zowel de rechterkant voor emotionele lichaamshoudingen als de linkerkant voor assistentie bij negatieve stimuli verband houden met angst-gerelateerde interindividuele trekken: hoe angstiger de deelnemers waren, hoe meer zij de bovengenoemde motoreffecten vertoonden. Samengevat wijzen deze data erop dat angst-gerelateerde trekken de manier beïnvloeden waarop sociale en emotionele signalen in de hersenen verwerkt worden.

In het derde en laatste stadium (300 ms), zien we dat zowel linker- als rechter motorische cortex gelijke betrokkenheid vertonen (facilitatie) bij het reageren op emotionele afbeeldingen en dat het waarschijnlijker is dat hun activatie de motorsimulatie van de impliciete stimuli weerspiegelt en niet zozeer de voorbereiding op een motorreactie. Zoals gesteld door de belichaamde simulatie-aanhangers, doen we aan interne simulatie (bij 300 ms vanaf de aanvang van de stimulus) wanneer we de acties en emoties van anderen waarnemen. Echter, onze resultaten duiden erop dat motorresonantie plaatsvindt nadat de emotionele signalen al in de rechter motorcortex zijn verwerkt. Hoewel onze data erop wijzen dat motorresonantie niet noodzakelijk is voor perceptie, althans niet voor simpele emotie-herkenningstaken, moeten we de mogelijkheid open houden dat resonantieprocessen die nodig zijn voor perceptie zich eerder zouden kunnen voordoen (bv. al vóór 150 ms) of in andere anatomische locaties (bv. in premotorgebieden of pariëtale gebieden) zonder dat dit onmiddellijk duidelijk is in de primaire motorcortexactiviteit zoals gemeten met TMS. Er zullen dus vervolgstudies moeten komen die de chronometrie en de causale betrokkenheid van motorresonantie bij visuele perceptie van emotionele lichaamstaal testen.

Conclusie: de data in dit proefschrift werpen nieuw licht op de temporele relatie tussen motorprocessen zoals gesteld door simulatie- en non-simulatietheorieën over emotieverwerking. Enerzijds wijzen simulatietheorieën in de richting van een ‘imitatieve’ betrokkenheid van het motorsysteem bij het afleiden van de emotionele toestand van anderen (= motorresonantie) en dat dit verband zou kunnen houden met perceptuele processen. Aan de andere kant zeggen andere wetenschappers, zich baserend op het idee dat emoties het menselijk lichaam aanzetten tot actie, dat de perceptie van emotionele lichaamshoudingen iemand voorbereidt op de bijpassende emotionele

motorreactie, die verondersteld wordt los te staan van perceptie-gerelateerde processen. Veranderingen in motorreactiviteit zouden dan dus geen actie-simulatieprocessen vertegenwoordigen, teweeggebracht door het zien van corresponderende handelingen, maar potentiële motorreacties, die voortkomen uit de snelle verwerking van emotionele aspecten in visuele en subcorticale-corticale emotionele circuits. Onze data laten zien dat, zoals verondersteld door evolutie-theoretici, snelle reacties op dreigende stimuli kunnen worden aangetoond in het motorsysteem (hoofdstuk 4). Dergelijke snelle modulaties zijn echter niet enkel betrokken bij de planning van motorreacties, maar lijken ook een rol te spelen bij meer cognitieve processen, zoals het ondersteunen van visuele herkenning van de waargenomen lichamen (hoofdstuk 3). Anderzijds, zoals verondersteld door belichaamde simulatie-theoretici, laten onze data motorresonantieprocessen zien, waarbij deelnemers wordt gevraagd dynamische lichaamsstimuli te bekijken (hoofdstuk 1, 2 en 3). In tegenstelling tot wat de meest radicale ‘motor-centrische’ versies van deze theorieën veronderstellen, laat onze data zien dat motorresonantieprocessen niet noodzakelijk zijn om de emotionele betekenis van dergelijke stimuli te kunnen extraheren: de rechter M1 laat andere modulaties zien van de emotionele lichaamsobservatie ten opzichte van de neutrale (ruim 150 ms) voordat de motorresonantie zich voordoet (300ms), en hoewel interferentie met de motoractiviteit van de rechter motorcortex op 150 ms positief correleerde met lichaamshoudingen, herkenningsaccuratesse en herkenning, verstoort selectieve inmenging met motorresonantieprocessen de herkenningsprestaties niet.

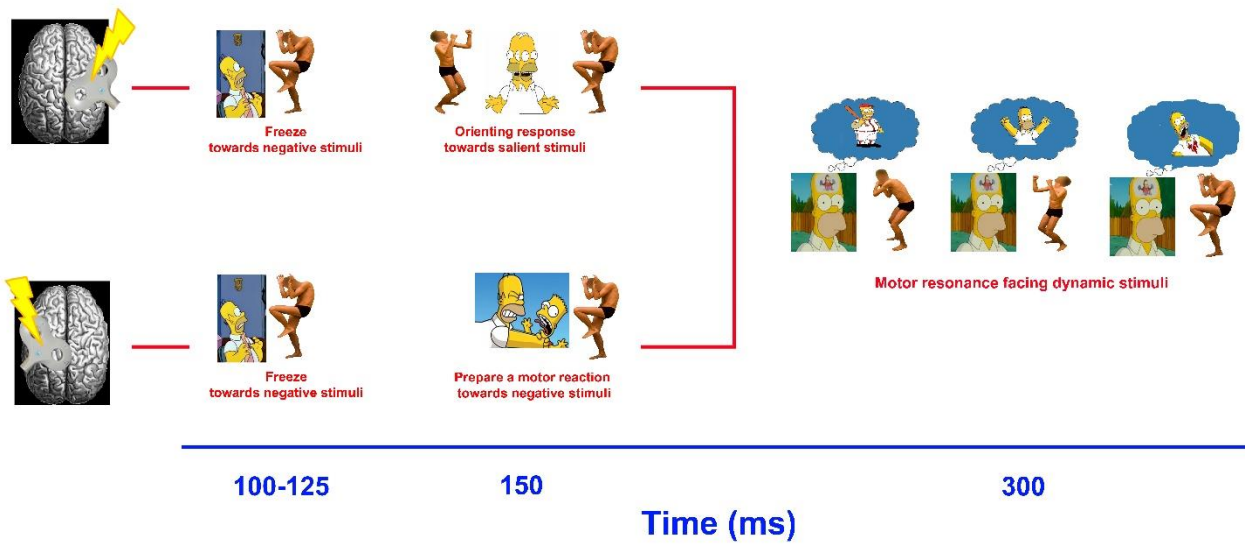


Fig 2. Verschillende stadia van betrokkenheid van het motorsysteem gedurende het kijken naar menselijke lichaamshoudingen. De bovenste rij laat de respons zien na stimulatie van de rechter hersenhelft, de onderste rij die van de linker hersenhelft.

Summary

Social animals have evolved a whole range of communicative abilities on which their well-being and survival in a society hinges. Foremost amongst the cognitive skills of social species is the ability to monitor each other's behavior and emotions and the ability to adapt continuously to the social signals of others. Therefore, appropriately understanding and reacting to the emotions of others appear to be fundamental abilities for survival.

In recent years, neuroscientists discovered a particular class of neurons called "mirror-neurons" that have the property of firing both during the execution of an action and while observing (or listening to) a similar action when performed by another agent. This has led to the idea that understanding the inner state of other individuals relies on implicit motor simulation, that is, the activation of motor programs that we would use to perform similar actions when witnessing another individual perform a motor act. For example, seeing a friend grasping a glass of water in order to drink it would activate in the observer the motor program necessary for the observer to perform the same action, namely grasping the glass. Because when thirsty, the observer will grasp a glass of water using the same neural representation activated whilst observing her friend's action.

More recently, it has been suggested that brain areas involved in emotion processing might also be involved in simulative processes: they might perform an 'emotional simulation' of other individuals' experiences, showing activity not only when we experience positive and negative emotions but also when we witness those of others. For example, observing another person smiling evokes a similar neural brain activity as well as the corresponding facial motor representation in the observer. This motor representation and its associated somatosensory consequences are supposed to be involved in understanding the meaning of the other person's facial expression. Thus, as observing hand actions activates the observer's motor representation of that action, observing an emotion activates the neural representation of that emotion.

Current models of social cognition, therefore, incorporate the notion that regions involved in processing our motor acts and emotions can contribute to the perception of others by simulating their actions and emotions (embodied simulation theory). Another line of research has instead suggested that during emotional processing the motor system is merely involved in reacting to emotional cues by preparing the most appropriate motor act.

In support of this second notion, different behavioral studies found, for example, that participants were faster to pull a lever towards themselves for positive words and to push for negative words, demonstrating the role of the motor system in preparing the most opportune motor reaction (approach in case of positive stimuli, avoid in case of negative, dangerous stimuli). As a consequence of this last theory, the motor system would not play a role in comprehension but it would be merely recruited in appropriately reacting to the observed stimuli.

Taking into account the fundamental importance that understanding and appropriately reacting to social signals may hold for the survival of the species, in this thesis we try to investigate whether the two above-mentioned theories are competing alternatives or whether they can be bridged. We do this by probing the motor system at different time windows while facing someone else's actions and emotions.

When we interact in a social environment, we can capture information about others' feelings and emotions mainly by observing their facial expressions and body postures. Nevertheless, to date, most investigations of emotion perception have focused on brain activity generated by the perception of facial expressions and neglected the body, in comparison. Face observation is seen as a more automatic and direct way to investigate another person's feelings and intentions. However, faces and bodies are not separate but closely linked entities, to the point that the recognition of emotions through facial expressions is impaired if the emotions expressed by the body are incongruent. This evidence supports the idea that, in everyday life, we collect information from both the face and the body. Observing bodies, for example, offers the possibility to capture signals and perceive emotions over a

longer distance than observing faces. This also shifts the attention away from the personal identity shown by the face, which may not always matter for rapid decoding of the expressions. One of the questions tackled in the thesis is therefore whether the emotional information carried out by body postures is sufficient to start the chain of brain activity involved in emotion processing. Unfortunately, only few imaging studies exist on emotional body observation and they suggest that perceiving emotional bodies recruits brain regions also involved in action execution. However, the nature of such a motor activation, i.e., whether the activation represents a contribution to the planning of a reaction to or the encoding of the observed emotion, remains unclear. In this thesis, we therefore investigate the role of the motor system while subjects are requested to actively categorize emotional (happy and fear), neutral (depicting the mimic of an action) or static (at rest) human body postures presented in isolation.

We tested the motor system using Transcranial Magnetic Stimulation (TMS), which is a noninvasive technique that allows researchers to stimulate discrete brain areas delivering brief magnetic pulses to the scalp through a coil. After a single pulse stimulation (spTMS) of the primary motor cortex, a motor twitch named the *motor-evoked potential* (MEP) can be recorded from the connected muscles: its amplitude (in millivolt) represents the main measure of the corticospinal excitability. One example in support of the aforementioned embodied simulation theory in the action domain comes from a TMS study during action observation. Authors found a very similar pattern of muscle contraction (similar MEPs amplitude) during the execution of the same action. These findings clearly indicate that there is a neural system matching action observation and execution. Therefore, Transcranial Magnetic Stimulation seems to be the ideal tool to directly address possible fast motor system modulations during emotional stimuli perception, with a high temporal resolution. To date, only a few TMS studies investigated the effect of emotional stimuli observation on an observer's motor system activity and these studies mainly tested the left motor cortex excitability relatively late in time (>300 ms), specifically during emotional faces or complex scenes observation. By changing the

temporal sequence and the duration of the pulses delivered to the scalp, TMS can also be used to assess the causal role of the targeted brain area in a given process (such as emotion perception). For example, in a TMS study on action perception, authors have temporally interfered with activity in the extrastriate body area, driving impaired discrimination of bodily forms; in contrast, temporarily interfering with the activity in the ventral premotor cortex impaired the discrimination of bodily actions. These results demonstrate that, whereas the extrastriate body area mainly processes actors' body identity, premotor cortex is crucial for visual discrimination of actions.

Importantly for the relevance of my thesis, there are no existing studies that have tested the role of the motor system on visual recognition of emotional signs.

In the four chapters of this thesis, we aim to investigate the role of the motor system in the recognition of emotional body postures. In particular, we aim to test whether the motor system is implementing more simulative processes or preparing motor reactions to the stimuli, as suggested by the two mainstream theories proposed above. In order to investigate our questions we combined different TMS protocols to test the different role of the left and the right primary motor cortices in the observation of dynamic body stimuli. Importantly, to investigate whether different processes occur at different time points, TMS stimulation is applied from 100 to 300 ms after the stimulus onset. Due to the high temporal resolution of the TMS and its capacity to temporarily interfere with the activity of a specific area of the brain, we can get a clearer picture about the time course and the causal role of the motor system when faced with emotional and neutral stimuli.

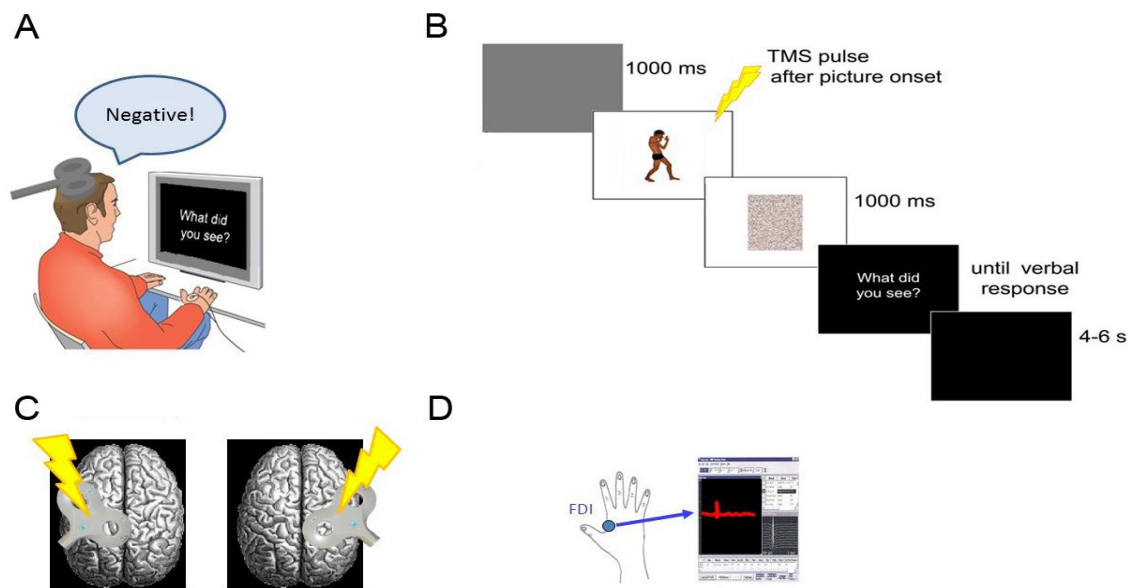


Fig 1A. The man in front of the computer shows the general experimental set-up; **B.** Trial example; **C.** The two renderings show the location of the TMS stimulation through different experiments (left or right primary motor cortex); **D.** the hand shows an example of the location of the MEP recording (FDI muscle) and an example of what the EMG signal looks like.

Our findings outline a 3-stage model of the motor system’s involvement in processing another person’s bodily expression of emotions. In the very first stage, happening at a time window of 100-125 ms, we find that, regardless of the stimulated hemisphere, the facilitatory intracortical connections are inhibited when subjects observe fearful, potentially dangerous, stimuli. This result suggests the existence of fast motor reactions that we interpret as suppression of motor readiness when seeing fearful bodies in order to prevent possibly erroneous actions when we are observing something potentially harmful in the environment. This result additionally supports the notion that emotional cues drive action preparation in the brain and that potential threats require particularly quick motor reactions to secure the survival of the organism.

At 150 ms, immediately after the aforementioned fast fear-related motor reactions, we observe evidence for a second stage, in which the two hemispheres seem to play different roles: the right motor cortex continues to show inhibitory modulation but, this time, it is independent of the emotional meaning of the stimuli (similar inhibitory motor reaction during fearful and happy body postures observation). We interpret the motor response we observe from the right M1 as the sign of a rapid orienting reaction toward emotionally relevant stimuli. The data further suggest a positive correlation between the orienting reaction and the recognition of the emotion carried out through the body posture: the more subjects exhibit the orienting reaction, the more they were able to accurately identify the observed body postures. This correlational result suggests that this orienting response implemented by the motor system supports perception-related processes. In support of this interpretation, we find that when we selectively interfere with the activity of the right M1, subjects show worse accuracy performance at 150 ms (no effect when stimulating either left M1 or in the Sham group). Altogether, these findings suggest that the orienting reaction we record from the right motor cortex appears to be, not only related to, but also necessary for the perception of the observed stimuli. At the same time (150 ms) the left motor cortex appears to be more activated, rather than inhibited, by the observation of fearful stimuli (bodies or complex scenes) compared to the observation of the corresponding happy or neutral stimuli. This effect is stronger when subjects are asked to observe violent, disgusting or fearful complex dynamic scenes relative to fearful human body postures, probably because these latter stimuli were less powerful than the selected scenes. We interpret this stronger facilitatory left hemisphere response to negative stimuli as a sign of a motor preparation of the dominant hand towards negative stimuli.

Finally, we report that both the orienting for emotional bodies and the facilitatory effect for negative stimuli are related to anxiety-related interpersonal traits: the more anxiety traits the subjects exhibit, the more they show the aforementioned motor effects. Taken together, these data suggest that anxiety-related traits influence the way in which social and emotional signals are processed in the brain.

In a third last stage (300 ms), we find the two motor cortices are equally involved (facilitation) in responding to the emotional pictures and that their activation is more likely to reflect the motor simulation of the implied motion of the stimuli than the preparation of a motor reaction. As posited by the embodied simulationists, at 300 ms from the stimulus onset, when we observe the actions and emotions of others, we internally simulate them. However, our results indicate that motor resonance takes place *after* the emotional signals have already been perceived in the right motor cortex. Although our data suggest that motor resonance is not necessary for perception, at least not during simple emotion recognition tasks, it is important to entertain the possibility that resonance processes necessary for perception could occur earlier in time (e.g., before 150 ms) or in other anatomical locations (e.g., in premotor or parietal regions) without being immediately evident in the primary motor cortex activity as measured by TMS. Thus, further studies are needed to test the chronometry and causal involvement of motor resonance in the visual perception of emotional body language.

To conclude, data present in this thesis shed new light on the temporal relation between the motor processes hypothesized by simulative and non-simulative theories of emotion processing. On the one hand, embodied simulation theories suggest that the motor system involvement in inferring the emotional states of others may be “imitative” in nature (i.e., motor resonance) and related to perceptual processes. On the other hand, based on the notion that emotions may prime the human body for action, other scholars propose that the perception of emotional bodies triggers the preparation of emotionally appropriate motor reactions, which is supposed to occur independent of perception-related processes. In this vein, changes in motor reactivity would not represent action simulation processes triggered by the sight of corresponding actions but rather potential motor reactions stemming from the fast processing of emotional features in visual and subcortical-cortical emotional circuits. Our data demonstrate that, as proposed by evolutionary theorists, fast reactions towards threat-related stimuli are detectable in the motor system (Chapter 4). However, such fast modulations are not merely involved in planning motor reactions, but seem to have a role in more

cognitive processes, such as supporting visual recognition of the observed bodies (Chapter 3). On the other hand, as proposed by embodied simulation theorists, our data show motor resonance processes when subjects are asked to observed dynamic body stimuli (Chapter 1, 2 and 3). In contrast to what is supposed by most radical “motoric-centric” versions of these theories, our data show that motor resonance processes are not necessary to extract the emotional meaning of such stimuli. The right M1 shows different modulations from emotional relative to neutral body observation well before (150 ms) the occurrence of motor resonance (300 ms). Furthermore, interfering with the motor activity of the right motor cortex at 150 ms was positively correlated to body posture recognition accuracy and recognition, whereas selectively interfering with motor resonance processes does not disrupt recognition performance.

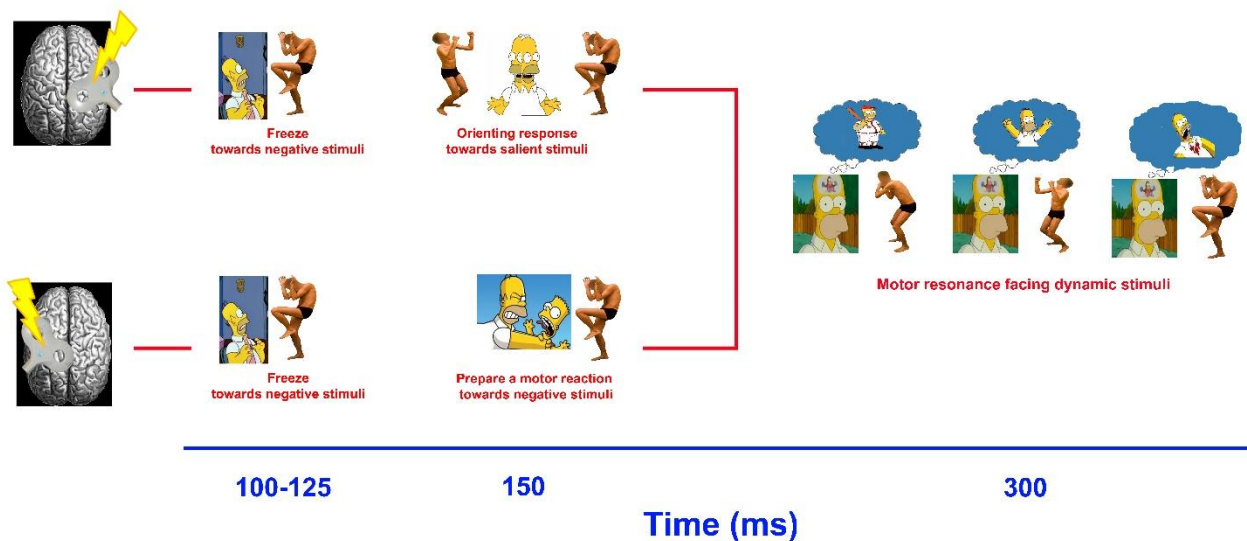


Fig 2. Different phases of motor system involvement during human body posture observation. The top row represents the responses following right hemisphere stimulation, the bottom row following stimulation to the left hemisphere.