

EWA J. GODZIŃSKA

*Pracownia Etologii, Zakład Neurofizjologii  
Instytut Biologii Doświadczalnej im. M. Nenckiego PAN  
Pasteura 3, 02-093 Warszawa  
e-mail: e.godzinska@nencki.gov.pl*

## WIĘZI MIĘDZYOSOBNICZE, MIŁOŚĆ, EMPATIA, ALTRUIZM: NEUROBIOLOGICZNE KORZENIE DOBRA

### WPROWADZENIE

Zarówno w świecie zwierząt, jak i wśród ludzi interakcje między osobnikami mogą mieć różnoraki charakter. Wiele z tych interakcji stanowi przejawy agresji (GODZIŃSKA 2005). Interakcje międzysobnicze mogą jednak mieć również charakter przyjazny, a poszczególne osobniki mogą łączyć między sobą mniej lub bardziej długotrwałe więzi. Przykładami takich więzi są, między innymi, więź pomiędzy partnerami seksualnymi, więź matka-młode oraz więzi społeczne (CURTIS i współaut. 2006). Rosnąca liczba danych dowodzi, że w powstawaniu więzi międzysobniczych i społecznych ważną rolę odgrywają stany afektywne związane z uaktywnianiem się układu nagrody mózgu, czyli układu ośrodków i szlaków nerwowych odpowiedzialnych za rozpoznawanie bodźców i stanów korzystnych dla organizmu oraz za odczuwanie przyjemności i rozkoszy (GODZIŃSKA 2006). U ludzi takimi stanami są, między innymi, miłość romantyczna oraz mi-

łość rodzicielska (BARTELS i ZEKI 2000, 2004). Jak się obecnie coraz powszechniej uważa, analogiczne zjawiska można odnaleźć także u zwierząt, a w każdym razie u ptaków i u ssaków (FISHER i współaut. 2002, 2006). Istotnym czynnikiem sprzyjającym tworzeniu się więzi międzysobniczych i społecznych jest też zjawisko empatii, czyli zdolność do postrzegania, rozpoznawania i współodczuwania stanów emocjonalnych innych osobników (SINGER i FRITH 2005, VIGNEMONT de i SINGER 2006). Ważnym prerekwizytem życia społecznego jest również altruizm, czyli działania przynoszące korzyść innym, lecz dla samego altruisty wiążące się z ponoszeniem strat lub przynajmniej z ich ryzykiem (HAMILTON 1964, FEHR i FISCHBACKER 2003, MONTAGUE i CHIU 2007). Obecny artykuł ma za zadanie zwięźle przedstawić wybranych danych rzucających światło na neurobiologiczne podłoże i uwarunkowania powyższych zjawisk.

### NEUROCHEMICZNE PODŁOŻE WIĘZI MIĘDZYOSOBNICZYCH

#### HORMONY TYLNEGO PŁATA PRZYSADKI: WAZOPRESYNA I OKSYTOCYNA

Zagadnienie neurochemicznego podłoża więzi międzysobniczych u ssaków jest intensywnie badane już od wielu lat i nasza wiedza o tym zagadnieniu jest już bardzo zaawansowana. W szczególności wiemy już, że w wytwarzaniu się takich więzi bardzo istot-

ną rolę odgrywają dwa hormony tylnego płata przysadki, oksytocyna i wazopresyna (LIU i WANG 2003, INSEL i FERNALD 2004, YOUNG i WANG 2004, GODZIŃSKA 2006). Są to dwa krótkie i bardzo do siebie podobne peptydy, różniące się od siebie tylko dwoma aminokwasami. Znane jest już od dawna ich działanie fizjologiczne w charakterze hormonów. Oksytocyna i wazopresyna odgrywają rów-

niez istotną rolę w procesach behawioralnych, a w szczególności w zjawisku tzw. pamięci społecznej i w wytwarzaniu się więzi międzyosobniczych (POPIK 1996, GODZIŃSKA 2006).

Modelowymi zwierzętami w badaniach neurobiologicznego podłoża więzi międzyosobniczych stały się w ostatnich latach amerykańskie norniki z rodzaju *Microtus*. Zwierzęta te wykazują interesujące różnice międzygatunkowe w zakresie zachowań rozrodczych. Niektóre gatunki, takie jak nornik łąkowy (*Microtus pennsylvanicus*) oraz nornik górski (*Microtus montanus*), są poligamiczne: samce z tych gatunków mają po kilka partnerek i nie angażują się w opiekę nad potomstwem. Inne gatunki, takie jak nornik sosnowy (*Microtus pinetorum*) i nornik preriowy (*Microtus ochrogaster*), są monogamiczne: samce z tych gatunków wiążą się trwale z jedną partnerką i wraz z nią uczestniczą w wychowaniu wspólnego potomstwa. Co ciekawe, samce gatunków monogamicznych poszukują bliskości samicy nie tylko w kontekście seksualnym: więź pomiędzy partnerami polega w dużej mierze na poszukiwaniu wzajemnej bliskości i przyjaznych kontaktów fizycznych nie mających bezpośredniego związku z rozrodem (ALCOCK 2001, YOUNG i WANG 2004, GODZIŃSKA 2006).

Zarówno oksytocyna, jak i wazopresyna odgrywają bardzo ważną rolę w wytwarzaniu się więzi partnerskich u monogamicznych norników (INSEL i FERNALD 2004, YOUNG i WANG 2004, GODZIŃSKA 2006). U samic nornika preriowego dokomorowe podanie oksytocyny przyspiesza tworzenie więzi partnerskiej z określonym samcem, przy czym wystarcza do tego krótkie przebywanie w jego bliskości i nie musi wcale dojść do kopulacji. U samców nornika preriowego tworzenie więzi partnerskiej z określoną samicą może być z kolei przyspieszone przez dokomorowe podanie wazopresyny (WINSLOW i współaut. 1993, CHO i współaut. 1999, YOUNG i WANG 2004).

Ważną metodą badawczą stosowaną w nowoczesnej neurobiologii jest uzyskiwanie zwierząt transgenicznych poprzez przeniesienie (transfer) genów za pomocą nośników wirusowych. W badaniach neurobiologicznego podłoża więzi partnerskich występujących u monogamicznych norników metoda ta przyniosła niesłychanie spektakularne rezultaty, gdyż dzięki niej stała się możliwa eksperymentalna indukcja zachowań charakterystycznych dla norników z gatunków

monogamicznych u norników z gatunków poligamicznych (LIM i współaut. 2004), a w pewnym stopniu także i u transgenicznych myszy i szczurów (YOUNG i współaut. 1999, LANDGRAF i współaut. 2003). Punktem wyjścia dla tych doświadczeń było stwierdzenie, że gęstość receptorów wazopresyny typu *V1aR* w brzusznej gałce bladej, strukturze wchodzącej w skład układu nagrody mózgu, jest znacznie wyższa u samców monogamicznego nornika preriowego niż u samców poligamicznego nornika górskiego (INSEL i współaut. 1994). Jak się następnie okazało, za pomocą specjalnego nośnika wirusowego przenoszącego gen *V1aR* można było zwiększyć przejściowo gęstość receptorów wazopresyny *V1a* w brzusznej gałce bladej w mózgach samców monogamicznego nornika preriowego. U samca wytwarzała się wtedy silna preferencja określonej partnerki już po jednej spędzonej z nią wspólnie nocy, i to mimo że nie doszło podczas niej do kopulacji (PITKOW i współaut. 2001). W kolejnym doświadczeniu badacze poszli jeszcze o krok dalej i za pomocą nośnika wirusowego zawierającego gen *V1aR* pochodzący od monogamicznego nornika preriowego zwiększyli przejściowo gęstość receptorów wazopresyny *V1a* w brzusznej gałce bladej w mózgach samców poligamicznego nornika łąkowego. W wyniku tego zabiegu samce nornika łąkowego zaczęły się zachowywać podobnie jak samce monogamicznego nornika preriowego: szukały bliskości określonej, znanej już sobie partnerki (LIM i współaut. 2004). Okazało się też, że transgeniczne szczury, które w podobny sposób otrzymały gen nornika preriowego kodujący receptor wazopresyny *V1aR* dłużej rozpoznają młode, uprzednio im nieznanne osobniki oraz wykazują zwiększoną gotowość do aktywnego poszukiwania kontaktów społecznych (LANDGRAF i współaut. 2003). Natomiast behawioralne efekty transferu tego genu do mózgu myszy wyrażały się przede wszystkim w zwiększonej częstości przyjaznych zachowań społecznych. Zachowania te nie były jednak w wybiórczy sposób skierowane ku określonym osobnikom (YOUNG i współaut. 1999). Dane te dowodzą więc, że neurobiologiczne mechanizmy leżące u podłoża niewybiórczego wzrostu gotowości do przyjaznych zachowań społecznych i wytwarzania się wybiórczej więzi z określonym osobnikiem mają ze sobą wiele wspólnego, ale nie są identyczne (CHO i współaut. 1999, CARTER 2005). Niemniej jednak, badania nad transferem genu *V1aR*, pochodzące

go od nornika preriowego, do mózgu zwierząt z innego gatunku dowodzą przekonująco, że zmiana w ekspresji pojedynczego genu może głęboko zmodyfikować zachowania społeczne i to nawet wtedy, jeśli gen ten znajdzie się w nietypowym dla siebie kontekście genetycznym i neurobiologicznym (LIM i współaut. 2004, GADAGKAR 2004)

#### WIĘZI MIĘDZYOSOBNICZE A DOPAMINA

W wytwarzaniu i w utrzymywaniu się więzi pomiędzy partnerami, zarówno u samic, jak i u samców norników, istotną rolę odgrywają też receptory dopaminy, aminy biogennej odgrywającą kluczową rolę w funkcjonowaniu układu nagrody mózgu (WANG i współaut. 1999, GINGRICH i współaut. 2000, LIU i WANG 2003, YOUNG i WANG 2004, ARAGONA i współaut. 2006, CURTIS i współaut. 2006). W procesie tym uczestniczą dwa typy receptorów uaktywnianych przez dopaminę, a mianowicie receptory D1 i D2.

Już pojedyncza kopulacja z samicą powoduje, że w tzw. jądrze półleżącym mózgu samca nornika preriowego uwalniają się ogromne ilości dopaminy, co prowadzi do reorganizacji tego regionu mózgu sprzyjającej tworzeniu się trwałych związków (ARAGONA i współaut. 2006). Taka pojedyncza kopulacja powoduje przede wszystkim aktywację receptorów D2 i właśnie to zjawisko prowadzi do wytworzenia się więzi z tą określoną samicą. Stwierdzono też, że wstrzyknięcie bezpośrednio do jądra półleżącego mózgu samca nornika preriowego agonisty receptorów D2 (czyli związku chemicznego, który je w wybiórczy sposób uaktywnia) powoduje, że samiec tworzy trwały związek z najbliższą samicą (i to nawet jeśli nie doszło między nimi do kopulacji), a następnie reaguje agresywnie na wszystkie inne samice (i to nawet jeśli oferuje mu seks) (ARAGONA i współaut. 2006). Natomiast farmakologiczna blokada receptorów D2 dopaminy za pomocą antagonisty tych receptorów blokuje wytwarzanie się preferencji względem konkretnej partnerki i to zarówno u monogamicznych norników preriowych, jak i u poligamicznych norników łakowych, u których sztucznie indukowano więzi partnerskie (GINGRICH i współaut. 2000, LIM i współaut. 2004, ARAGONA i współaut. 2006).

Przedłużone przebywanie z określoną samicą pociąga z kolei za sobą uaktywnianie się receptorów D1 dopaminy w obrębie jądra półleżącego, któremu towarzyszy agresywność samca wobec samic innych niż jego stała partnerka (ARAGONA i współaut. 2006).

Farmakologiczna blokada receptorów D1 dopaminy u samców nornika preriowego, pozostających już w trwałych związkach, indukuje u tych zwierząt niewierność wobec dotychczasowej partnerki i ponowne zainteresowanie się innymi samicami (ARAGONA i współaut. 2006). Podsumowując, można stwierdzić, że receptory D2 znajdujące się w jądrze półleżącym odgrywają ważną rolę przede wszystkim w procesie wytwarzania się więzi partnerskich. Aktywacja receptorów D1 znajdujących się w tej strukturze mózgu jest natomiast odpowiedzialna przede wszystkim za trwałość już wytworzonych więzi (Aragona i współaut. 2006).

#### WIĘZI MIĘDZYOSOBNICZE A ENDOGENNE OPIOIDY

Ogromną rolę w mediacji więzi międzyosobniczych i zachowań społecznych odgrywają również endogenne opioidy, neuropeptydy produkowane przez organizmy zwierzęce i działające jako naturalni agonści tzw. receptorów opioidowych, odgrywających ważną rolę w funkcjonowaniu układu nagrody mózgu (PANKSEPP i współaut. 1980, 1985; KEVERNE i współaut. 1989; D'AMATO i PAVONE 1993; KALIN i współaut. 1995; MOLES i współaut. 2004). Rola endogennych opioidów w mediacji więzi międzyosobniczych i społecznych jest już bardzo szeroko udokumentowana. Już od dawna wiadomo, że wydzielanie się endogennych opioidów towarzyszy u ssaków różnym formom przyjaznych kontaktów społecznych, takich jak iskanie się czy zabawa (KEVERNE i współaut. 1989, PANKSEPP i współaut. 1985). Endogenne opioidy odgrywają też ważną rolę w wytwarzaniu się więzi matka-młode (PANKSEPP i współaut. 1980, KALIN i współaut. 1995, MOLES i współaut. 2004).

Szczególnie ciekawe wyniki dotyczące roli receptorów opioidowych typu  $\mu$  w formowaniu się więzi pomiędzy matką a młodymi przyniosły niedawne badania z użyciem mysich mutantów nokautowych *Orpm*<sup>-/-</sup>, czyli transgenicznych myszy, u których dokonano inaktywacji genu *Orpm* kodującego receptory opioidowe typu  $\mu$  (MOLES i współaut. 2004). Młode, kilkudniowe myszy rozdzielone z matką emitują w prawie nieprzerwany sposób przyzywające ją ultradźwiękowe okrzyki. Młode myszy *Orpm*<sup>-/-</sup> badane przez Annę Moles jej i współpracowników nie zwracały jednak w ogóle uwagi na nieobecność matki i wokalizacji takiej prawie wcale nie emitowały. Nie wykazywały też skłonności, by preferować materiał gniazdowy nasy-

cony zapachem ich własnej matki w porównaniu z materiałem gniazdowym nasyconym zapachem obcej samicy. Dane te dowodzą, że dla młodych myszy pozbawionych receptorów opioidowych typu  $\mu$  kontakty z matką

tracą własności nagradzające, co z kolei dowodzi, że w normalnych warunkach to właśnie te receptory odgrywają decydującą rolę w wytwarzaniu więzi pomiędzy młodymi a matką (MOLES i współaut. 2004).

## NIEINWAZYJNE BADANIA AKTYWNOŚCI MÓZGU ZA POMOCĄ TECHNIK NEUROOBRAZOWANIA

### AKTYWACJA UKŁADU NAGRODY MÓZGU U LUDZI PRZEŻYWAJĄCYCH MIŁOŚĆ ROMANTYCZNĄ I MACIERZYŃSKĄ

Naszą wiedzę o neurobiologicznym podłożu stanów afektywnych związanych z odczuwaniem miłości romantycznej oraz miłości macierzyńskiej w niesłychanie istotny sposób pogłębiło zastosowanie metod neuroobrazowania, czyli nowoczesnych nieinwazyjnych technik badania aktywności mózgu, takich jak pozytonowa tomografia emisyjna (PET) i funkcjonalny rezonans magnetyczny (fMRI). Badania te udowodniły ponad wszelką wątpliwość, że stan romantycznej miłości nie może być utożsamiany jedynie z podnieceniem seksualnym, gdyż w mózgu osoby zakochanej uaktywniają się nie tylko ośrodki odpowiedzialne za zachowania seksualne, ale przede wszystkim ośrodki wchodzące w skład układu nagrody mózgu (BARTELS i ZEKI 2000, 2004; ARON i współaut. 2005; FISHER i współaut. 2006).

Badania z zastosowaniem metod neuroobrazowania wykazały również, że bardzo wiele wspólnego mają ze sobą miłość romantyczna i miłość macierzyńska. Wykazali to przede wszystkim BARTELS i ZEKI (2000, 2004), którzy zastosowali metodę funkcjonalnego rezonansu magnetycznego (fMRI) do badań aktywności mózgu u osób przeżywających akurat miłość romantyczną lub miłość macierzyńską. Aktywność mózgu była rejestrowana w momencie, w którym osobom badanym pokazywano zdjęcia twarzy, wśród których były również zdjęcia ukochanych osób. Wyniki tych doświadczeń dowiodły, że podczas euforycznych stanów charakterystycznych dla uczucia miłości następuje aktywacja układu nagrody mózgu ludzkiego podobna jak po podaniu kokainy lub agonistów receptorów opioidowych typu  $\mu$ . U badanych osób zaobserwowano przede wszystkim aktywację pola brzuszno-nakrywki (VTA) oraz dopaminergicznych obszarów prążkowiego, bogatych też w oksytocynę, wazopresynę i ich receptory.

### LATERALIZACJA AKTYWACJI MÓZGU OBSERWOWANEJ W STANACH ZAKOCHANIA

W wyniku dalszych badań nad neurobiologicznym podłożem miłości u ludzi prowadzonych przy użyciu technik neuroobrazowania okazało się też, że aktywacja mózgu u osób zakochanych wykazuje silną lateralizację (ARON i współaut. 2005, FISHER i współaut. 2006). I tak, na przykład, z oceną atrakcyjności pokazywanych badanym twarzy skorelowana była aktywacja brzuszno-nakrywki w lewej półkuli mózgu. Natomiast wskaźniki kwestionariusza psychologicznego kwantyfikujące intensywność romantycznej pasji odczuwanej przez badane osoby były skorelowane z poziomem aktywacji niektórych struktur należących do układu nagrody zlokalizowanych w prawej półkuli (między innymi, w przednio-środkowej części prawego jądra ogoniastego). Miłosne uniesienie i przyjemność wynikająca z oglądania atrakcyjnych twarzy związane są więc z aktywacją obszarów znajdujących się w dwóch różnych półkulach ludzkiego mózgu (ARON i współaut. 2005).

W dalszych badaniach stwierdzono też, między innymi, że u osób intensywnie zakochanych aktywacja powstająca specyficznym w odpowiedzi na fotografię ukochanej osoby pojawiała się przede wszystkim w obrębie struktur wchodzących w skład układu nagrody mózgu i zlokalizowanych w jego prawej półkuli: prawego pola brzuszno-nakrywki (VTA) oraz tylnogrzbiętowej części prawego jądra ogoniastego (FISHER i współaut. 2006).

### WIĘZI MIĘDZYOSOBNICZE A UZALEŻNIENIA

Jednym z najciekawszych wniosków wypływających z doświadczeń BARTELSA i ZEKIEGO (2000, 2004) z użyciem technik neuroobrazowania jest spostrzeżenie, że aktywacja układu nagrody mózgu obserwowana u ludzi podczas euforycznych stanów charakterystycznych dla uczucia miłości romantycznej i miłości macierzyńskiej ma wzorzec ludzko-podobny do wzorca aktywacji mózgu obser-

wowanego po podaniu kokainy lub agonistów receptorów opioidowych typu  $\mu$ . Podobne związki pomiędzy neurobiologicznym podłożem miłości macierzyńskiej i neurobiologicznym podłożem uzależnień wykryto również u zwierząt. Niedawne badania FERRISA i współautorów (2005) z użyciem techniki funkcjonalnego rezonansu magnetycznego (fMRI) wykazały, że stymulacja dostarczana przez ssące oseski pobudza aktywność układu nagrody w mózgu karmiącej samicy szczura w sposób podobny jak to czyni kokaina podawana dziewiczej samicy. Co ciekawe, okazało się również, że kokaina pobudza silnie układ nagrody jedynie u dziewiczych samic szczura, zaś u karmiących matek wywiera wręcz efekt negatywny na aktywność układu nagrody (FERRIS i współaut. 2005).

Interesujące współzależności pomiędzy aktywacją układu nagrody mózgu powstała w wyniku wytworzenia się więzi międzyosobniczej i aktywacją tego układu indukowaną przez narkotyk opisano też niedawno u znanego już nam nornika preriowego (ARAGONA i współaut. 2005). Jak się okazało, zwierzęta te stosunkowo łatwo można uzależnić od amfetaminy, co wyraża się, między innymi, w wytwarzaniu się preferencji miejsca, w którym związek ten jest im podawany. Okazało się również, że taką warunkową preferencję miejsca znacznie trudniej jest wytworzyć u samców żyjących już w monogamicznym związku z określoną samicą niż u samców wciąż jeszcze żyjących samotnie. Stwierdzono też, że samce, które eksperymentalnie uzależniono od amfetaminy nie są w stanie utworzyć stałego związku z samicą po odbyciu z nią kopulacji, tak jak ma to miejsce u samców kontrolnych. Jak podkreślają ARAGONA i jego współpracownicy (2005), dane te, a zwłaszcza wykazanie, że przystosowawcze zachowania społeczne (monogamiczny związek z samicą) mogą redukować aktywację układu nagrody mózgu wywoływaną przez narkotyk mają ważne implikacje dla działań mających na celu prewencję uzależnień.

Współczesne badania naukowe potwierdzają więc w pełni popularne powiedzenie, że miłość to narkotyk. Jest tak zarówno u zwierząt, jak i u ludzi i dotyczy to zarówno relacji pomiędzy partnerami seksualnymi, jak i relacji pomiędzy matką i jej potomstwem. Dowodów na to dostarczają badania przeprowadzone z użyciem całego spektrum metod i technik badawczych, takich jak metody behawioralne, metody neurochemiczne, użycie mutantów nokautowych oraz neuro-

obrazowanie. Wyniki wszystkich tych badań wskazują jednoznacznie na to, że kontakty z osobnikami, z którymi łączą nas bliskie więzi uaktywniają w układzie nagrody mózgu te same receptory i szlaki nerwowe, co silne narkotyki, takie jak morfina, heroina, kokaina czy amfetamina (INSEL 2003, MOLES i współaut. 2004, ARAGONA i współaut. 2005, FERRIS i współaut. 2005, CURTIS i współaut. 2006).

#### STANY MIŁOSNEJ EUFORII A PROCESY POZNAWCZE

Kolejne popularne powiedzenie głosi, że miłość ogłupia. Wyniki współczesnych nieinwazyjnych badań aktywności mózgu u osób przeżywających właśnie stan zakochania lub miłość macierzyńską w pełni potwierdzają słuszność także i tego powiedzenia. W omawianych już doświadczeniach BARTELSA i ZEKIEGO (2000, 2004) u osób romantycznie zakochanych oraz u matek odczuwających pełną uniesienia miłość do swojego dziecka zaobserwowano nie tylko aktywację licznych struktur wchodzących w skład układu nagrody mózgu, lecz także silny spadek lub nieomal całkowity zanik aktywności kory przedczołowej, części mózgu odpowiedzialnej za najbardziej zaawansowane procesy poznawcze, krytycyzm i racjonalne myślenie. Znaczenie przystosowawcze tego zjawiska może wiązać się z tym, że dezaktywacja systemu ośrodków mózgowych zaangażowanego w dokonywanie krytycznej oceny, czy określona osoba jest godna naszego zaufania może przyczyniać się do przezwyciężenia dystansu społecznego, jaki nas od niej dzieli i ułatwiać w ten sposób wytworzenie się więzi z tą osobą.

Odkrycie, że aktywacji układu nagrody może towarzyszyć dezaktywacja obszarów mózgu odpowiedzialnych za krytycyzm i racjonalne myślenie rzuca też interesujące światło na to, co może dziać się w mózgu człowieka podczas niektórych innych stanów afektywnych, które charakteryzuje euforia i uczucie uniesienia, na przykład podczas tak zwanego bojowego uniesienia (ang. militant enthusiasm). Na zjawisko to już ponad kilkadziesiąt lat temu zwrócił uwagę Konrad Lorenz, wybitny austriacki etolog, uhonorowany w 1973 r. nagrodą Nobla. W swojej klasycznej książce „Tak zwane zło” (LORENZ 1963, wyd. polskie 2004) Lorenz zwrócił uwagę na to, że u osób owładniętych przez ów szczególny stan afektywny obserwuje się zarówno euforyczne uniesienie, jak i zaburzenia w zakresie procesów poznawczych, prowadzące, między innymi, do zaniku zahamowań, które

w normalnych warunkach powstrzymują nas przed zabijaniem innych ludzi. W świetle wyników współczesnych badań prowadzonych z użyciem technik neuroobrazowania można przypuszczać, że zanik krytycyzmu i osłabienie roli względów racjonalnych u osób ovladniętych bojowym uniesieniem może mieć neurobiologiczne podłoże w znacznej mierze analogiczne do zjawisk udokumentowanych przez doświadczenia badające aktywność mózgu osób przeżywających uniesienia na tle miłosnym (GODZIŃSKA 2005).

Dużym zaskoczeniem dla badaczy stosujących techniki neuroobrazowania okazało się stwierdzenie, że zaawansowane procesy poznawcze mogą odgrywać nieoczekiwanie dużą rolę w procesie wyboru partnera u zwierząt. Dowiodły tego w szczególności dane uzyskane w wyniku zastosowania funkcjonalnego rezonansu magnetycznego (fMRI) do badań procesów rozgrywających się w mózgu samców marmozet (*Callithrix jacchus*) w odpowiedzi na bodźce chemiczne pochodzące od receptywnych samic (FERRIS i współaut. 2001, 2004). W swoim naturalnym

środowisku marmozety, niewielkie naczelnie z rodziny pazurkowców (*Callithricidae*) żyją w grupach rodzinnych, w których związki samców i samic są długotrwałe, a samce odgrywają ważną rolę w opiece nad potomstwem. Trwałość tych związków ma więc duże znaczenie dla sukcesu w wychowywaniu młodych, a co za tym idzie w bardzo istotny sposób wpływa na sukces rozrodczy samca. Jak się okazało, percepcja sygnałów chemicznych pochodzących od owulującej samicy powoduje w mózgu samca marmozety aktywację nie tylko ośrodków odpowiedzialnych za pobudzenie seksualne [takich jak przyśrodkowa okolica przedwzrokowa (MPOA)], ale także wielu innych części mózgu, a w szczególności obszarów odpowiedzialnych za procesy podejmowania decyzji, pamięć, emocje, zjawiska nagrody oraz złożone procesy poznawcze. Wyniki te były tak nieoczekiwane, że sami badacze byli zaskoczeni, jak wielką rolę w determinowaniu odpowiedzi samca marmozety na sygnały pochodzące od receptywnej samicy odgrywają obszary mózgu odpowiedzialne za procesy poznawcze.

## NEUROBIOLOGICZNE KORZENIE EMPATII I ALTRUIZMU

### EMPATIA A PERCEPCJA BÓLU

Omówione powyżej wyniki badań dotyczących neurobiologicznego podłoża więzi międzyosobniczych u zwierząt i ludzi wykazują niezbicie, że istotną rolę w powstawaniu i utrzymywaniu się takich więzi odgrywa aktywacja układu nagrody mózgu. Ważną rolę w tworzeniu bliskich więzi między osobnikami odgrywa jednak również empatia, czyli zdolność do postrzegania, rozpoznawania i współodczuwania stanów emocjonalnych innych osobników (VIGNEMONT de i SINGER 2006). Empatia obejmuje zaś nie tylko wspólne odczuwanie radości i rozkoszy, ale także współodczuwanie stanów przykrych, takich jak ból.

Badania z użyciem funkcjonalnego rezonansu magnetycznego (fMRI) wykryły ostatnio fascynujące fakty dotyczące neurobiologicznych mechanizmów leżących u podłoża zdolności do empatii wykazywanych przez nas w sytuacji, gdy obserwujemy cierpienie innej osoby (SINGER i współaut. 2004b, 2006). Jak się okazało, w mózgu osoby będącej świadkiem cierpienia ukochanej osoby uaktywniały się te same ośrodki co w przypadku odczuwania prawdziwego bólu. W obydwu tych sytuacjach (ból rzeczywiście odczuwa-

ny przez daną osobę i empatia indukowana poprzez obserwowanie sytuacji, w której ból odczuwała bliska osoba) uaktywniały się ośrodki mózgu odpowiedzialne za afektywne aspekty bólu, czyli za towarzyszące mu negatywne emocje. Aktywację obserwowano przede wszystkim w obrębie przedniej części wyspy (FI) oraz w obrębie przedniej kory zakrętu obręczy (ACC). W sytuacji empatii nie były jednak aktywne ośrodki mózgu odpowiedzialne za czysto sensoryczne aspekty bólu, na przykład, za określenie jego lokalizacji (SINGER i współaut. 2004b).

Doświadczenia przeprowadzone przy użyciu odmiennych metod [między innymi, przezczaszkowej stymulacji magnetycznej (TMS)] wykazały jednak, że osoby skupiające uwagę na sensorycznych aspektach bólu są w stanie nanieść informację o lokalizacji bólu na ciele innej osoby na sensorimotoryczną mapę swojego własnego ciała. U osób, które obserwowały, jak dłoń innej osoby zostaje przebita igłą zmniejszała się pobudliwość tego samego mięśnia we własnej dłoni na sygnały związane z zastosowaniem przezczaszkowej stymulacji magnetycznej kory ruchowej. Co ciekawe, efekt ten był silniejszy w przypadku stymulacji kory ruchowej zlokalizowanej

w lewej półkuli mózgu (AVENANTI i współaut. 2005, 2006; SINGER i FRITH 2005; MINIO-PALUELLO i współaut. 2006).

#### EMPATIA A RÓŻNICE MIĘDZY PŁCIAMI

W kolejnym doświadczeniu Tania Singer i jej współpracownicy (SINGER i współaut. 2006) postawili sobie pytanie, czy zjawisko empatii związanej z odczuwaniem bólu występuje jedynie w sytuacji, gdy ból zadawany jest osobie, z którą badana osoba jest silnie związana emocjonalnie, czy również i w innych sytuacjach. W tym celu przy użyciu funkcjonalnego rezonansu magnetycznego zbadano reakcje grupy ochotników na zadawanie bólu osobom, które były przez nich bądź lubiane, bądź też nielubiane. W pierwszej części doświadczenia badane osoby grały w grę pieniężną z osobami, które współpracowały z eksperymentatorami odgrywając bądź rolę partnerów uczciwych, którym badane osoby mogły ufać, bądź też partnerów nielojalnych i nieuczciwych, narażających badane osoby na straty finansowe. Eksperymentatorzy zakładali, że uczciwi partnerzy będą przez osoby badane lubiani, zaś nieuczciwi partnerzy będą nielubiani. Następnie osoby badane obserwowały, jak zadaje się ból osobom lubianym i nielubianym.

W doświadczeniu tym uzyskano nieoczekiwany wynik: istnienie wyraźnych różnic w aktywacji mózgu w zależności od płci badanej osoby. Jak się okazało, mózgi badanych kobiet reagowały w sposób empatyczny niezależnie od tego, czy kobieta obserwowała cierpienie osoby lubianej, czy też nielubianej. W obydwu tych przypadkach kobiety odczuwały współczucie, a w ich mózgu uaktywniały się ośrodki odpowiedzialne za negatywne emocje towarzyszące odczuwaniu bólu. Natomiast mężczyźni współczuli tylko osobom lubianym, zaś w obliczu cierpienia osób nielubianych można było zaobserwować wręcz przeciwne zjawisko: aktywacji ulegał układ nagrody ich mózgu (odczuwali więc przyjemność). Odpowiedź ta wykazywała lateralizację i pojawiała się w obrębie brzuszno-próżniowego oraz jądra półleżącego zlokalizowanych w lewej półkuli mózgu.

#### EMPATIA A KARANIE WINNYCH

Jednym z najważniejszych wniosków wpływających z danych uzyskanych przez SINGER i współaut. (2006) jest to, że w pewnych okolicznościach aktywacja układu nagrody w odpowiedzi na obserwowane cierpienie innej osoby może wystąpić nie tylko

u patologicznych sadystów, ale także u zupełnie normalnych mężczyzn. Zachodzi pytanie, jaki sens biologiczny może mieć to zjawisko. SINGER i współpracownicy (2006) wysunęli przypuszczenie, że aktywacja układu nagrody mózgu obserwowana u mężczyzn w obliczu cierpienia osób nieuczciwych może być biologiczną predyspozycją do udziału przedstawicieli tej właśnie płci w karaniu osobników przekraczających normy społeczne. Karanie kojarzy się nam często z uciskiem, nietolerancją, niesprawiedliwością, okrucieństwem, naszą sympatię często zdobywa karany, a nie osoba wymierzająca karę. Badacze zachowań społecznych zwierząt i ludzi coraz częściej podkreślają jednak, że karanie winnych może być też wyrazem altruizmu. Osobniki wymierzające karę osobnikom przekraczającym normy społeczne działają w sposób altruistyczny, gdyż ponoszą w związku z tym wysokie ryzyko, a często i koszty, łącznie z utratą życia (FEHR i GÄCHTER 2002, BOYD i współaut. 2003, GARDNER i WEST 2004).

Pogląd, zgodnie z którym aktywacja układu nagrody, obserwowana w odpowiedzi na zadawanie bólu osobom nieuczciwym, ma związek z tzw. altruistycznym karaniem znajduje też potwierdzenie w wynikach nieco wcześniejszych badań QUERVAIN de i współpracowników (2004), w których zastosowano technikę pozytonowej tomografii emisyjnej (PET) do badania aktywności mózgu u młodych mężczyzn wymierzających karę nieuczciwym partnerom w grze pieniężnej. Podczas wymierzania kary u badanych osób obserwowano aktywację układu nagrody (a zwłaszcza jądra ogoniastego), co potwierdza hipotezę, że karanie osób przekraczających normy społeczne może być źródłem silnej satysfakcji.

#### ALTRUIZM A AKTYWACJA UKŁADU NAGRODY

Zagadnienie kosztów związanych z wymierzaniem kary prowadzi nas do pytania, jak to się stało, że w procesie ewolucji może powstać, a następnie utrzymać się altruizm, czyli działania przynoszące korzyść innym, lecz dla altruisty wiążące się z ponoszeniem strat lub przynajmniej z takim ryzykiem. Badania uwarunkowań przyczynowych altruizmu skupiały się dotychczas przede wszystkim na dalszych (ultymatywnych, ewolucyjnych) czynnikach sprawczych tego zjawiska. Jak się obecnie uważa, istnieją różne odmiany altruizmu, opierające się na całkowicie lub częściowo odmiennych zasadach. Należy tu wymienić w szczególności altruizm krewniaczy, czyli

nepotyzm, altruizm oparty na wzajemności (w tym także tzw. silny altruizm oparty na wzajemności, w którym nieodwzajemnianie aktów altruizmu jest karane), altruizm mający związek z dobrem grupowym, altruizm stanowiący sygnał wysokiej jakości osobnika i przynoszący mu korzyści poprzez zwiększenie jego prestiżu społecznego, a co za tym idzie także i jego atrakcyjności w charakterze partnera seksualnego, altruizm odwzajemniony pośredni przynoszący altruistę korzyści za pośrednictwem budowania tzw. reputacji skłaniającej inne osobniki do świadczeń na jego korzyść, altruizm bezwarunkowy oraz altruizm wymuszany poprzez kary wymierzone osobnikom uchylającym się od zachowań altruistycznych (HAMILTON 1964; TRIVERS 1971; CLUTTON-BROCK i PARKER 1995; ZAHAVI 1995; ROBERTS 1998; GINTIS 2000; FEHR i współaut. 2002; PILOT 2005; LOTEM i współaut. 1999, 2002; NOWAK i SIGMUND 2005; NOWAK 2006).

Znacznie rzadziej podejmowanym zagadnieniem jest kwestia bliższych (proksymatycznych) uwarunkowań przyczynowych zachowań altruistycznych. Już kilkanaście lat temu D'AMATO i PAVONE (1993) w eleganckim eksperymencie wykazały, że u myszy połączonych z rodzeństwem po okresie separacji trwającym dwa miesiące można zaobserwować wydzielanie się endogennych opioidów, prowadzące do obniżenia ich wrażliwości na ból. Efekt ten można było zablokować poprzez zastosowanie naloksonu, antagonisty receptorów opioidowych. Doświadczenie to wykazało, że interakcjom z krewnymi może towarzyszyć aktywacja układu nagrody mózgu, rzucając tym samym ważne światło na neurobiologiczne uwarunkowania przyczynowe tzw. altruizmu krewniaczego (nepotyzmu).

Wiadomo już też, że aktywacja układu nagrody mózgu może towarzyszyć wykonywaniu aktów altruizmu. Bezpośrednie dowody na istnienie tego zjawiska przyniosło doświadczenie RILLINGA i współpracowników (2002), w którym zastosowano metodę funkcjonalnego rezonansu magnetycznego (fMRI) do badań aktywności mózgu u kobiet grających w klasyczną grę „Dylemat Więźnia”. W tej grze dwaj odseparowani „więźniowie” stają przed wyborem, czy zachować się w sposób lojalny wobec partnera (co pociąga za sobą ryzyko poniesienia znacznych kosztów), czy też go zdradzić. W doświadczeniu Rillinga i współpracowników zachowaniom lojalnym wobec partnerki (a więc stanowiącym przejawy altruizmu) towarzyszyła stała akty-

wacja obszarów należących do układu nagrody mózgu, takich jak jądro półleżące, jądro ogoniaste, brzuszno-środkowa kora czołowa i orbitofrontalna oraz przednia część przedniej kory zakrętu obręczy (rACC).

Podobne wyniki przyniosły również badania MOLLA i współpracowników (2006), w których, przy użyciu techniki funkcjonalnego rezonansu magnetycznego (fMRI), badano wzorce aktywności mózgu u osób, które uzyskiwały pieniężne nagrody lub też dokonywały donacji na wybrane przez siebie cele charytatywne. W obydwu sytuacjach można było zaobserwować aktywację obszarów należących do układu nagrody mózgu, a mianowicie pola brzusznej nakrywki (VTA) oraz grzbietowego i brzuszno-prążkowiego.

W kolejnym doświadczeniu RILLINGA i współpracowników (2004) przeanalizowano wzorce aktywności mózgu powstające u badanych osób w odpowiedzi na akty altruizmu, które bądź spotkały się z odwzajemnieniem, bądź też nie zostały odwzajemnione. Jak się okazało, w pierwszej z tych sytuacji obserwowano zwiększoną aktywność w obrębie brzuszno-prążkowiego oraz brzuszno-środkowej kory przedczołowej. Natomiast w sytuacji, gdy akt altruizmu nie był odwzajemniony, aktywność w obrębie tych struktur mózgu ulegała zmniejszeniu. Zdaniem autorów, odmienność wzorców aktywacji mózgu powstających w odpowiedzi na odwzajemnione i nieodwzajemnione akty altruizmu pozwalają nam na ocenę, kto jest godny zaufania, a kto nie i kogo wobec tego należy w przyszłości unikać.

#### ALTRUIZM A PROCESY POZNAWCZE

Wzorce aktywności mózgu towarzyszące zachowaniom altruistycznym nie wiążą się jednak wyłącznie z aktywacją układu nagrody mózgu. Jak to wykazują najnowsze badania z zastosowaniem technik neuroobrazowania, bardzo ważny udział w sterowaniu zachowaniami altruistycznymi człowieka odgrywają również procesy poznawcze.

W dyskutowanej już pracy QUERVAIN de i jej współpracowników (2004), dotyczącej neurobiologicznych mechanizmów zachowań związanych z wymierzaniem kary nieuczciwym partnerom w grze pieniężnej, porównano wzorce aktywacji mózgu w dwóch sytuacjach różniących się pod względem kosztów, jakie pociągało za sobą wymierzenie kary (obecność takich kosztów lub ich brak). Jak się okazało, w sytuacji wymagającej zintegrowanej oceny bilansu zysków i kosztów



związanych z aktem ukarania nieuczciwego partnera obserwowano aktywację w obrębie kory przedczołowej i kory orbitofrontalnej, ośrodków mózgu odpowiedzialnych między innymi za złożone procesy poznawcze i podejmowanie decyzji.

Związek aktywacji w obrębie kory przedczołowej i orbitofrontalnej z zachowaniami altruistycznymi potwierdziły też wspomniane już badania MOLLA i współpracowników (2006). W sytuacjach, w których u badanych osób skłonność do altruizmu przeważała nad dbałością o własny interes obserwowano aktywację w obrębie przedniej części kory przedczołowej. Stwierdzono też, że stopień aktywacji tego obszaru mózgu podczas dokonywania kosztownej donacji na cel charytatywny był silnie skorelowany z wartościami wskaźnika oceniającego skłonność badanych osób do angażowania się w zachowania altruistyczne w normalnym życiu, a nie tylko w sytuacji doświadczalnej. Z kolei w sytuacji, w której osoby badane decydowały się nie na donację popierającą określoną działalność na cele społeczne, lecz na działania mające na celu przeciwstawienie się tej działalności, obserwowano aktywację w obrębie bocznej części kory orbitofrontalnej, znanej już ze swojej roli w zjawiskach gniewu i moralnego zdegustowania (MOLL i współaut. 2005).

Ciekawe wyniki uzyskali również niedawno TANKERSLEY i współpracownicy (2007) w doświadczeniu, w którym za pomocą funkcjonalnego rezonansu magnetycznego analizowano aktywność mózgu u osób, które uzyskiwały nagrody pieniężne bądź dla siebie samych bądź też na określony cel charytatywny grając w prostą grę komputerową lub też jedynie obserwując, jak sam komputer gra w taką grę. W drugiej z tych sytuacji (podczas obserwacji grającego komputera) zaobserwowano u badanych osób podwyższoną aktywność w obrębie tylnej części górnej kory skroniowej, i to zwłaszcza w obrębie prawej półkuli. Jak już wiadomo z wcześniejszych

badan z użyciem technik neuroobrazowania, aktywacja tego obszaru występuje wtedy, gdy obserwuje się procesy robiące wrażenie celowych (np. figury geometryczne poruszające się w nieprzypadkowy sposób; FRITH i FRITH 2006) lub gdy ocenia się działania, cele i intencje innych osób oraz ich interakcje ze środowiskiem (SAVE i KANNISHER 2003, SINGER i współaut. 2004a, VOLLM i współaut. 2006). W doświadczeniu TANKERSLEYA i współpracowników (2007) skłonność badanych osób do angażowania się w działania altruistyczne (określona przy pomocy kwestionariusza psychologicznego) była skorelowana ze stopniem aktywacji tylnej części górnej kory skroniowej obserwowanym w ich prawej półkuli podczas obserwacji komputera grającego w grę mającą przynieść zyski przeznaczone na cel charytatywny. Dowodzi to, że skłonność do altruizmu wiąże się u ludzi ściśle ze sposobem, w jaki interpretują to, co rozgrywa się w ich otoczeniu: jako przypadkowe ciągi zdarzeń czy też jako sensowne działania. Co ciekawe, stopień aktywacji tylnej części górnej kory skroniowej obserwowany w prawej półkuli badanych osób podczas obserwacji gry komputerowej nie był skorelowany z innymi cechami ich osobowości, wliczając w to impulsywność oraz zdolność do empatii (MONTAGUE i CHIU 2007, TANKERSLEY i współaut. 2007).

Wiadomo już też, że niesłuchanie złożony charakter mają neurobiologiczne mechanizmy uczestniczące w sterowaniu zachowaniami związanymi z wymierzaniem kar. Zachowania te wiążą się nie tylko z aktywacją układu nagrody, lecz również z aktywacją systemów mózgowych odpowiedzialnych, między innymi, za takie zjawiska i procesy jak uczenie się asocjacyjne, proste i złożone reprezentacje bodźców awersyjnych, reprezentacje przyszłych celów danej osoby, działania ukierunkowane na osiągnięcie celu oraz działania opierające się na istniejących już nawykach (SEYMOUR i współaut. 2007).

## ATTACHMENT, LOVE, EMPATHY, ALTRUISM: NEUROBIOLOGICAL ROOTS OF GOOD

### Summary

The paper discusses selected examples of classical achievements and recent advances in the field of experimental analysis of neurobiological roots of phenomena involved in the formation and maintenance of friendly relationships, attraction, attachment and cooperation among animals and humans. The discussion is focused on experimental data obtained by means of a wide spectrum of modern

research methods including the use of transgenic animals, neuroimaging techniques such as positron emission tomography (PET) and functional magnetic resonance imaging (fMRI), and transcranial magnetic stimulation (TMS). A particular stress is laid on neurochemical basis of pair bonding and mother-young bonding, on the role of brain reward system in the phenomena of attachment, romantic love and mater-

nal love and on complex interrelationships between social reward and reward related drugs of abuse. Brain mechanisms underlying empathy and various forms of altruistic behaviour (including altruistic

punishment) are also briefly discussed, with a particular stress laid on the role of brain reward system and cognitive processes in the control of these phenomena.

## LITERATURA

- ALCOCK J., 2001. *Animal behavior: an evolutionary approach*. Wyd. 7. Sinauer Associates, Sunderland, Massachusetts.
- ARAGONA B. F., DETWILER J. M., DIETZ D. M., GOBROGGE K. L., KABBAJ M., WANG Z., 2005. *Pair bonding decreases the reward value of abused drugs*. *Horm. Behav.* 48, 87.
- ARAGONA B. F., LIU Y., JOY YU Y., CURTIS J. T., DETWILER J. M., INSEL T. R., WANG Z., 2006. *Nucleus accumbens dopamine differently mediates the formation and maintenance of monogamous pair bonds*. *Nat. Neurosci.* 9, 133-139.
- ARON A., FISHER H., MASHEK D., STRONG G., LI H., BROWN L. L., 2005. *Reward, motivation and emotion systems associated with early-stage intense romantic love*. *J. Neurophysiol.* 94, 327-337.
- AVENANTI A., BUETI D., GALATI G., AGLIOTI S. M., 2005. *Transcranial magnetic stimulation highlights the sensorimotor side of empathy for pain*. *Nature neurosci.* 8, 955-960.
- AVENANTI A., MINIO-PALUELLO I., BUFALARI I., AGLIOTI S. M., 2006. *Stimulus-driven modulation of motor-evoked potentials during observation of others' pain*. *Neuroimage* 32, 316-324.
- BARTELS A., ZEKEI S., 2000. *The neural basis of romantic love*. *Neuroreport* 11, 3829-3834.
- BARTELS A., ZEKEI S., 2004. *The neural correlates of maternal and romantic love*. *Neuroimage* 21, 1155-1166.
- BOYD R., GINTIS H., BOWLES S., RICHEPSON P. J., 2003. *The evolution of altruistic punishment*. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 100, 3531-35235.
- CARTER C. S., 2005. *Biological perspectives on social attachment and bonding*. [W:] *Attachment and Bonding: A New Synthesis. Dahlem Workshop Reports*. CARTER C. S., AHNERT L., GROSSMAN K. E., HRDY S. B., LAMB M. E., PORGES S. W., SACHSER N. (red.). MIT Press, Cambridge, MA.
- CHO M. M., DEVRIES A. C., WILLIAMS J. R., CARTER C. S., 1999. *The effects of oxytocin and vasopressin on partner preferences in male and female prairie voles (Microtus ochrogaster)*. *Behav. Neurosci.* 113, 1071-1079.
- CLUTTON-BROCK T. H., PARKER A., 1995. *Punishment in animal societies*. *Nature* 373, 209-216.
- CURTIS J. T., LIU Y., ARAGONA B. J., WANG Z., 2006. *Dopamine and monogamy*. *Brain Res.* 1126, 76-90.
- D'AMATO F. R., PAVONE F., 1993. *Endogenous opioids: a proximate reward mechanism for kin selection?* *Behav. Neural Biol.* 60, 79-83.
- FEHR E., GÄCHTER S., 2002. *Altruistic punishment in humans*. *Nature* 415, 137-140.
- FEHR E., FISCHBUCHER U., GÄCHTER S., 2002. *Strong reciprocity in human cooperation, and the enforcement of social norms*. *Hum. Nat.* 13, 1-25.
- FERRIS C. F., SNOWDON C. T., KING J. A., DUONG T. Q., ZIEGLER T. E., UGURBIL K., LUDWIG R., SCHULTZ-DARKEN N. J., WU Z., OLSON D. P., SULLIVAN JR J. M., TANNENBAUM P. L., VAUGHAN J. T., 2001. *Functional imaging of brain activity in conscious monkeys responding to sexually arousing cues*. *Neuroreport* 20, 2231-2236.
- FERRIS C. F., SNOWDON C. T., KING J. A., SULLIVAN J. M. JR., ZIEGLER T. E., OLSON D. P., SCHULTZ-DARKEN N. J., TANNENBAUM P. L., LUDWIG R., WU Z., EINSPIANER A., VAUGHAN J. T., DUONG T. Q., 2004. *Activation of neural pathways associated with sexual arousal in non-human primates*. *J. Magn. Res. Imag.* 19, 168-175.
- FERRIS C. F., KULKARNI P., SULLIVAN J. M. JR., HARDER J. A., MESSENGER T. L., FEBO M., 2005. *Pup suckling is more rewarding than cocaine: evidence from functional magnetic resonance imaging and three-dimensional computational analysis*. *J. Neurosci.* 25, 149-156.
- FISHER H. E., ARON A., MASHEK D., LI H., BROWN L. L., 2002. *Defining the brain systems of lust, romantic attraction and attachment*. *Arch. Soc. Behav.* 31, 413-429.
- FISHER H. E., ARON A., BROWN L. L., 2006. *Romantic love: a mammalian brain system for mate choice*. *Phil. Trans. Roy. Soc. B London* 361, 2173-2186.
- FRITH C. D., FRITH U., 2006. *How we predict what other people are going to do*. *Brain Res.* 1079, 36-46.
- GADAGKAR R., 2004. *Genetically engineered monogamy in voles lends credence to the modus operandi of behavioural ecology*. *J. Genet.* 83, 25-27.
- GARDNER A., WEST A., 2004. *Cooperation and punishment, especially in humans*. *Am. Nat.* 164, 753-764.
- GINGRICH B., LIU Y., CASCIO C., WANG Z., INSEL T. R., 2000. *Dopamine D2 receptors in the nucleus accumbens are important for social attachment in female prairie voles*. *Behav. Neurosci.* 114, 173-183.
- GINTIS H., 2000. *Strong reciprocity and human sociality*. *J. Theor. Biol.* 206, 169-179.
- GODZIŃSKA E. J., 2005. *Ukwiaty, mrówki i ludzie: biologiczne korzenie agresji i przemocy*. [W:] *Psychospoleczne i neurofizjologiczne aspekty agresji*. ZAGRODZKA J., KOWALECZKO-SZURMOWSKA M. (red.). Wydawnictwo Instytutu Psychologii PAN, Warszawa, 131-147.
- GODZIŃSKA E. J., 2006. *Definicja i cele poznawcze neurosocjologii*. *Kosmos* 55, 137-148.
- HAMILTON W.D., 1964. *The genetical evolution of social behavior*. Część 1 i 2. *J. Theor. Biol.* 7-52.
- INSEL T. R., 2003. *Is social attachment an addictive disorder?* *Physiol. Behav.* 79, 351-357.
- INSEL T. R., YOUNG L. J., 2000. *Neuropeptides and the evolution of social behavior*. *Curr. Opin. Neurobiol.* 10, 784-789.
- INSEL T. R., FERNALD R. D., 2004. *How the brain processes social information: searching for the social brain*. *Annu. Rev. Neurosci.* 27, 697-722.
- INSEL T. R., WANG Z. X., FERRIS C. F., 1994. *Patterns of brain vasopressin receptor distribution associated with social organization in microtine rodents*. *J. Neurosci.* 14, 5381-5392.
- KALIN N. H., SHELTON S. E., LYNN D. E., 1995. *Opiate systems in mother and infant primates coordinate intimate contact during reunion*. *Psychoneuroendocrinology* 20, 735-742.
- KEVERNE E. B., MARTENSZ N. D., TUIE B., 1989. *Beta-endorphin concentrations in cerebrospinal fluid of monkeys are influenced by grooming rela-*

- tionships. *Psychoneuroendocrinology* 14; 155-161.
- LANDGRAF R., FRANK E., ALDAG J. M., NEUMANN I. D., SHARER C. A., REN X., TERWILLIGER E. F., NIWA M., WIGGER A., YOUNG L. J., 2003. *Viral vector-mediated gene transfer of the vole V1a vasopressin receptor in the rat septum: improved social discrimination and active social behavior*. *Eur. J. Neurosci.* 18, 403-411.
- LIM M. M., WANG Z., OLAZÁBAL D. E., REN X., TERWILLIGER E. F., YOUNG L. J., 2004. *Enhanced partner preference in a promiscuous species by manipulating the expression of a single gene*. *Nature* 429, 754-757.
- LIU Y., WANG Z. X., 2003. *Nucleus accumbens oxytocin and dopamine interact to regulate pair bond formation in female prairie voles*. *Neuroscience* 121, 537-544.
- LORENZ K., 2004. *Tak zwane zło*. PIW, Warszawa.
- LOTEM A., FISHMAN M. A., STONE L., 1999. *Evolution of cooperation between individuals*. *Nature* 400, 226-227.
- LOTEM A., FISHMAN M. A., STONE L., 2002. *From reciprocity to unconditional altruism through signalling benefits*. *Proc. Roy. Soc. London B* 270, 199-205.
- MINIO-PALUELLO I., AVENANTI A., AGLIOTI S. M., 2006. *Left hemisphere dominance in reading the sensory qualities of others' pain?* *Social Neurosci.* 1, 320-333.
- MOLES A., KIEFFER B. L., D'AMATO F. R. D., 2004. *Deficit in attachment behavior in mice lacking the  $\mu$ -opioid receptor gene*. *Science* 304, 1983-1986.
- MOLL J., ZAHN R., DE OLIVEIRA-SOUZA R., KRUEGER F., GRAFMAN J., 2005. *The neural basis of human moral cognition*. *Nature Rev. Neurosci.* 6, 799-809.
- MOLL J., KRUEGER F., ZAHN R., PARDINI M., DE OLIVEIRA-SOUZA R., GRAFMAN J., 2006. *Human frontomesolimbic networks guide decisions about charitable donation*. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 103, 15623-15628.
- MONTAGUE P. R., CHIU P. H., 2007. *For goodness's sake*. *Nature Neurosci.* 10, 137-138.
- NOWAK M. A., 2006. *Five rules for the evolution of cooperation*. *Science* 314, 1560-1563.
- NOWAK M. A., SIGMUND K., 2005. *Evolution of indirect reciprocity*. *Nature* 43, 1291-1298.
- PANKSEPP J., HERMAN B. H., VILBERG T., BISHOP P., DEESKINAZI F. G., 1980. *Endogenous opioids and social behavior*. *Neurosci. Biobehav. Rev.* 4, 473-487.
- PANKSEPP J., JALOWIEC J., DEESKINAZI F. G., BISHOP P., 1985. *Opiates and play dominance in juvenile rats*. *Behav. Neurosci.* 99, 441-453.
- PILOT M., 2005. *Altruism as an advertisement - a model of the evolution of cooperation based on Zahavi's handicap principle*. *Ethol. Ecol. Evol.* 17, 217-231.
- PITKOW L. J., SHARER C. A., REN X., INSEL T. R., TERWILLIGER E. F., YOUNG L. J., 2001. *Facilitation of affiliation and pair-bond formation by vasopressin receptor gene transfer into the ventral forebrain of a monogamous vole*. *J. Neurosci.* 21, 7392-7396.
- POPIK P., 1996. *O wpływie hormonów tylnego płata przysadki na pamięć społeczną szczurów*. *Kosmos* 45, 291-301.
- QUERVAIN DE D. J.-F., FISCHBACHER U., TREYER V., SCHELLHAMMER M., SCHNYDER U., BUCK A., FEHR E., 2004. *The neural basis of altruistic punishment*. *Science* 305, 1254-1258.
- RILLING J. K., GUTMAN D. A., ZEH T. R., PAGNONI G., BERNS G. S., KILTS C. D., 2002. *A neural basis for social cooperation*. *Neuron* 35, 395-405.
- RILLING J. K., SANFEY A. G., ARONSON J. A., NYSTROM L. E., COHEN J. D., 2004. *Opposing BOLD responses to reciprocated and unreciprocated altruism in putative reward pathways*. *NeuroReport* 15, 2539-2543.
- ROBERTS G., 1998. *Competitive altruism: from reciprocity to the handicap principle*. *Proc. Roy. Soc. Lond. B* 265, 427-431.
- SAVE R., KANNISHER N., 2003. *People thinking about thinking people. The role of the temporo-parietal junction in the "theory of mind"*. *Neuroimage* 19, 1835-1842.
- SEYMOUR B., SINGER T., DOLAN R., 2007. *The neurobiology of punishment*. *Nature Rev.* 8, 300-311.
- SINGER T., FRITH C., 2005. *The painful side of empathy*. *Nature Neurosci.* 8, 845-846.
- SINGER T., KIEBEL S. J., WINSTON S. J., DOLAN R. J., FRITH C. D., 2004a. *Brain responses to the acquired moral status of faces*. *Neuron* 41, 653-662.
- SINGER T., SEYMOUR B., O'DOHERTY J., KAUBE H., DOLAN R. J., FRITH C. D., 2004b. *Empathy for pain involves the affective but not sensory components of pain*. *Science* 303, 1157-1162.
- SINGER T., SEYMOUR B., O'DOHERTY J. P., STEPHAN K. E., DOLAN R. J., FRITH C. D., 2006. *Empathic neural responses are modulated by the perceived fairness of others*. *Nature* 439, 466-469.
- TANKERSLEY D., STOWE C. J., HUETTEL S. A., 2007. *Altruism is associated with an increase neural response to agency*. *Nature Neurosci.* 10, 150-151.
- TRIVERS R. L., 1971. *The evolution of reciprocal altruism*. *Q. Rev. Biol.* 46, 35-57.
- VIGNEMONT DE F., SINGER T., 2006. *The empathic brain: how, when and why?* *Trends Cognitive Sci.* 10, 435-441.
- VOLLB. A., TAYLOR A. N. W., RICHARDSON P. C., CORCORAN R., STIRLING J., MC KIE S., DEAKIN J. F. W., ELLIOT R., 2006. *Neuronal correlates of theory of mind and empathy: a functional magnetic resonance imaging study in a nonverbal task*. *Neuroimage* 29, 90-98.
- WANG Z., YU G., CASCIO C., LIU Y., GINGRICH B., INSEL T. R., 1999. *Dopamine D2 receptor-mediated regulation of partner preferences in female prairie voles (*Microtus ochrogaster*): a mechanism for pair bonding?* *Behav. Neurosci.* 113, 602-611.
- WINSLOW J. T., HASTINGS N., CARTER C. S., HARBAUGH C. R., INSEL T. R., 1993. *A role for central vasopressin in pair bonding in monogamous prairie voles*. *Nature* 365, 545-548.
- YOUNG L. J., WANG Z., 2004. *The neurobiology of pair bonding*. *Nat. Neurosci.* 7, 1048-1054.
- YOUNG L. J., NILSEN R., WAYMIRE K. G., MACGREGOR G., INSEL T. R., 1999. *Increased affiliative response to vasopressin in mice expressing the V<sub>1a</sub> receptor from a monogamous vole*. *Nature* 400, 766-768.
- ZAHAVI A., 1995. *Altruism as a handicap - the limitations of kin selection and reciprocity*. *J. Avian Biol.* 26, 1-3.