

U PODSTAW EMOCJI. W POSZUKIWANIU MECHANIZMÓW MÓZGOWYCH

EWELINA KNAPSKA

Instytut Biologii Doświadczalnej PAN im. M. Nenckiego

Co sprawia, że postępujemy tak, a nie inaczej? Ludzie zadawali sobie to pytanie od zarania dziejów, a wśród wielu odpowiedzi były i takie, które przeciwstawiały zimne, logiczne rozumowanie porywczym uniesieniom. Na przykład w rozmowach z Isaakiem Bashevisem Singerem znajdujemy taką opinię:

Zawsze uważałem, że Bóg był bardzo oszczędny, a nawet skąpy w obdzielaniu nas darami. Dał nam zbyt mały rozum, zbyt mało sił fizycznych, natomiast jeśli chodzi o uczucia, namiętności, okazał się niezwykle hojny. Dał nam tyle uczuć i tak silnych, że każda istota ludzka, nawet idiota, jest milionerem w dziedzinie uczuć. Czasami pytamy: Po co nam tyle uczuć, przez które cierpimy i gubimy się? Kiedy obserwuję zwierzęta, widzę, że ich uczucia są bardzo ograniczone. Emocje koni czy słoni odpowiadają mniej więcej ich zachowaniu. W odniesieniu do zwierząt nie mówimy o sprzeczności pomiędzy emocjami a postępowaniem. Zwierzę działa w idealnej zgodzie ze swymi emocjami, a człowiek nie mógłby istnieć, gdyby poddał się wszystkim swoim uczuciom. Nie tylko zламаłby dziesięcioro przykazań, ale też skrzyłby sobie kark. Kiedy jedzie się motocyklem czy samochodem, człowiek ma czasem ochotę osiągnąć jak największą szybkość. Jednakże wie, że jeśli zbyttno doda gazu, może zostać ukarany, może uszkodzić samochód, a nawet zabić kogoś. W miarę rozwoju człowiek musi coraz bardziej hamować swoje namiętności. Człó-

wiek może niekiedy nauczyć zwierzę panować nad emocjami, nagradzając je lub karząc za pomocą pożywienia. Zwierzę nauczy się, ale nie jest to przejaw wolnej woli.

Czy Singer ma rację? Tego raczej definitywnie rozstrzygnąć się nie da, postęp neurobiologii sprawia jednak, że zasygnalizowane przez Singera kwestie możemy badać metodami nauk przyrodniczych, a nie jedynie spekulować.

EMOCJE I MOTYWACJA

Emocje definiowane są jako odpowiedź organizmu na sytuację o istotnym, osobistym znaczeniu. Na odpowiedź tę składają się zmiany fizjologiczne (między innymi zmiana rytmu serca i ciśnienia krwi, zmiana wielkości źrenic, przyspieszenie oddechu), reakcje behawioralne (takie jak ucieczka, walka czy zbliżanie się) oraz doznania subiektywne (czyli odczucia związane z daną sytuacją). Istotną cechą emocji jest również to, że mogą być modulowane przez uczenie. Definicja motywacji jest mniej jasna. Przez niektórych **motywacja** jest wręcz utożsamiana z emocjami. Jednak zwykle jest definiowana operacyjnie jako źródło energii do działania, „siła” ukierunkowująca wysiłek na cel, powodująca selektywność uwagi w stosunku do istotnych bodźców płynących ze środowiska, organizująca reakcje organizmu w zintegrowany wzorec i powodująca kontynuowanie czynności, dopóki warunki, które ją zapoczątkowały, nie ulegną zmianie. Motywacja może rodzić pobudzenie emocjonalne – uczucia dodatnie (w przypadku realizacji zamierzeń) lub ujemne (w przypadku niespełnienia).

Emocje i motywacja biorą swój początek w mózgu. Nie są też właściwością wyłącznie ludzką. Badania nad emocjami u zwierząt zapoczątkował Karol Darwin, który w swojej książce *O wyrazie uczuć u człowieka i zwierząt* (Darwin, 1872) postawił ważną tezę o ciągłości ewolucyjnej w zakresie emocji. Wyniki szeregu badań potwierdzają śmiałą hipotezę Darwina. Znalaziono wiele podobieństw między ludźmi a innymi ssakami, zarówno w przypadku

wyrazu emocjonalnego, jak i mózgowego podłoża podstawowych emocji, takich jak strach czy przyjemność. Zebrana wiedza pozwala na **badanie mózgowych mechanizmów emocji w modelach zwierzęcych i odnoszenie wyników takich badań do ludzi**. Modele zwierzęce pozwalają na poznanie mechanizmów molekularnych i komórkowych stosunkowo złożonych zjawisk emocjonalnych. Badania takie nie są możliwe u ludzi ze względu na ograniczenia metodyczne i etyczne.

METODY BADANIA MÓZGOWEGO PODŁOŻA EMOCJI

Obecnie dostępne metody obrazowania aktywności ludzkiego mózgu (przede wszystkim funkcjonalny rezonans magnetyczny) pozwalają na określenie aktywności poszczególnych struktur mózgu podczas stymulacji polegającej na pokazywaniu badanemu nacechowanych emocjonalnie obrazów lub filmów. Metoda ta przyniosła szereg interesujących informacji dotyczących funkcjonowania ludzkiego mózgu, ale ma ona również sporo ograniczeń. Przede wszystkim dotyczą one sztuczności sytuacji eksperymentalnej (badany przez cały czas leży zamknięty w skanerze), a także ograniczonej rozdzielczości tej metody neuroobrazowania. Inne metody stosowane u ludzi to przede wszystkim badanie aktywności elektrycznej mózgu (elektroencefalografia, EEG) za pomocą elektrod umieszczonych na powierzchni głowy, okołooperacyjne rejestracje aktywności elektrycznej wewnątrz mózgu oraz wnioskowanie o zaburzeniach funkcji na podstawie stwierdzonych uszkodzeń mózgu. Wszystkie te metody mają ograniczoną rozdzielczość. Tymczasem najnowsze badania prowadzone na zwierzętach pokazują, że w tej samej strukturze mózgu mogą istnieć obwody neuronalne (grupy neuronów) leżące bardzo blisko siebie, które pełnią przeciwstawne funkcje w kontroli zachowania, na przykład, odpowiadają za niski i wysoki poziom reakcji strachu. Odkrycia takie stały się możliwe za sprawą rozwoju technik neurobiologicznych. Dzięki białkom będącym znacznikami aktywacji

neuronalnej możemy śledzić aktywność pojedynczych komórek wywołaną konkretnym pobudzeniem. W wyniku stworzenia odpowiednich zwierząt transgenicznych (zmienionych genetycznie) możliwe stało się również badanie połączeń komórek aktywowanych w jednej strukturze mózgu z komórkami aktywowanymi w innej strukturze. Potrafimy także pobudzać lub hamować aktywność poszczególnych grup komórek nerwowych (na przykład aktywowanych podczas określonego zachowania zwierzęcia), a także rejestrować aktywność elektryczną pojedynczych neuronów. Poniżej przedstawię kilka przykładów zastosowań takich technik do badania mózgowego podłoża emocji.

PROSTE EMOCJE, TAKIE JAK STRACH, MAJĄ PODOBNE PODŁOŻE U ZWIERZĄT I LUDZI

Niebezpieczeństwo jest zwykle sygnalizowane wcześniej pewnymi informacjami, osobnik może więc przygotować się na nie, wybierając odpowiednie reakcje obronne: uniknięcie niebezpieczeństwa lub ucieczkę od niego, względnie walkę z przeciwnikiem, jeśli na ucieczkę jest już za późno. Emocją prowadzącą do wyboru jednej z tych reakcji jest wyuczony strach. Istotą uczenia się strachu jest wytworzenie asocjacji (związku „przyczynowego”) między określonymi bodźcami emocjogennymi. Jeżeli wyobrazimy sobie, że podczas spaceru po mało uczęszczanych zaułkach miasta ktoś nas napadł, okradł i pobił, to, najprawdopodobniej, wspomnienie tego zdarzenia długo jeszcze będzie wywoływać w nas strach. Właściwość tę mogą również uzyskać poszczególne elementy otoczenia, w którym doszło do napadu. Pierwsze eksperymenty, które miały na celu udowodnienie, że ludzie uczą się strachu, przeprowadzili John B. Watson wraz ze swoją asystentką Rosalie Rayner na uniwersytecie Johna Hopkinsa (Watson i Rayner, 1920). Dziesięciomiesięcznemu chłopcu, który przeszedł do historii jako Mały Albert, pozwalali bawić się z białym szczurem laboratoryjnym. Dziecko nie reagowało strachem, wyciągało

ręce do zwierzęcia. Jednak kiedy kilkakrotnie podczas zabawy Małego Alberta ze szczurem uderzono za plecami chłopca młotkiem w metalowy pręt (wywołując głośny, nieprzyjemny dźwięk), dziecko zaczęło reagować płaczem i strachem na widok zwierzęcia. Okazało się, że taka pamięć strachu jest bardzo trwała i łatwo przywoływana; kolejne badania, jak i codzienne doświadczenie wskazują także, że pamięć strachu trudno wyeliminować. Można to osiągnąć, wielokrotnie prezentując bodźce wywołujące strach w bezpiecznej sytuacji, a wtedy stopniowo strach przez nie wywoływany będzie coraz słabiej wyrażony. Procedura ta nazywana jest wygaszaniem reakcji strachu; w zastosowaniach klinicznych używa się jej u ludzi do leczenia np. fobii i nazywa terapią behawioralną.

W laboratorium badania nad mózgowym podłożem reakcji strachu prowadzi się głównie u szczurów i myszy. Uczenie się (warunkowanie) strachu polega na wytworzeniu skojarzenia pomiędzy bodźcem początkowo obojętnym, np. dźwiękiem (bodziec warunkowy) a awersyjnym bodźcem o istotnym znaczeniu biologicznym, takim jak drażnienie łap prądem elektrycznym, na który zwierzę w sposób naturalny reaguje strachem (bodziec bezwarunkowy). W wyniku takiego kojarzenia zwierzę zaczyna reagować strachem w odpowiedzi na bodziec warunkowy, któremu nie towarzyszy bodziec bezwarunkowy (Pawłow, 1927). Reakcja strachu powoduje wystąpienie szeregu objawów wegetatywnych, w praktyce najczęściej mierzy się jednak reakcję zamierania (widoczną jako całkowity bezruch zwierzęcia), która jest charakterystyczną reakcją obronną gryzoni, w naturze umożliwiającą im ukrycie się przed drapieżnikiem.

Badania nad mózgowymi mechanizmami kontrolującymi strach są prowadzone intensywnie od 30 lat. Ich wyniki pozwoliły dosyć dobrze poznać struktury zawiadujące warunkową reakcją strachu, a ostatnio również obwody neuronalne zaangażowane w kontrolę tej reakcji. Strukturą mózgu kluczową dla kontroli emocji, nie tylko strachu, jest ciało migdałowate. Usunięcie tej niewielkiej części mózgu znajdującej się pod płaciami skroniowymi powoduje

wiele zaburzeń emocjonalnych – utratę lęku, żarłoczność i próby zjadania obiektów niejadalnych, niemożność rozpoznawania znajomych twarzy i przedmiotów oraz hiperseksualność (zespół Kluvera-Bucy’ego). Inne ważne dla kontroli strachu struktury to hipokamp i kora przedczołowa. W badaniach z użyciem funkcjonalnego rezonansu magnetycznego stwierdzono, że struktury te, zarówno u ludzi, jak i u gryzoni, ulegają aktywacji w odpowiedzi na bodźce wywołujące warunkowy strach (LaBar i wsp., 1998, Brydges i wsp., 2013).

Wszystkie kluczowe dla kontroli reakcji strachu struktury – ciało migdałowe, hipokamp i kora przedczołowa – są heterogenne: składają się z różnych części, a nawet grup neuronów, pełniących nieraz odrębne funkcje (Quirk i Mueller, 2008; Herry i wsp., 2008). Wyciągnięcie takiego wniosku było możliwe dzięki stosowaniu nowoczesnych metod neurobiologicznych – rejestracji aktywności pojedynczych neuronów u swobodnie poruszających się zwierząt, obrazowania z rozdzielczością pojedynczych neuronów, badania aktywnych połączeń między strukturami mózgu oraz metod optogenetycznych pozwalających na selektywne włączanie i wyłączanie aktywności genetycznie zmienionych neuronów za pomocą oświetlania światłem o określonej długości fali (Deisseroth, 2011).

Jedną z najczęściej stosowanych metod pozwalających na obrazowanie aktywacji mózgu z rozdzielczością pojedynczych neuronów jest badanie ekspresji białka c-Fos (Knapska i wsp., 2007). Białko c-Fos jest dogodnym znacznikiem aktywacji neuronów, ponieważ: lokuje się w jądrze komórkowym, co zapewnia doskonałą rozdzielczość (możemy policzyć pojedyncze komórki), wzrost poziomu ekspresji tego białka widoczny jest krótko po pobudzeniu, szybko wraca też ona do poziomu wyjściowego, po pobudzeniu fizjologicznym ekspresja c-Fos widoczna jest tylko w neuronach, a jej wzór jest specyficzny dla rodzaju stymulacji behawioralnej. Kodujący to białko gen c-fos jest obecnie używany również do tworzenia różnorodnych konstruktów genetycznych służących specyficznemu obrazowaniu lub wybiórczemu manipu-

lowaniu aktywnością neuronów. Jednym z przykładów takiego zastosowania jest opracowana przeze mnie i współpracowników metoda śledzenia aktywnych połączeń anatomicznych.

Metoda ta wykorzystuje szczury transgeniczne, u których ekspresja pewnego wygodnego białka znacznikowego o nazwie Venus kontrolowana jest przez promotor *c-fos*, a białko to zlokalizowane jest w ciele komórki i dendrytach. U szczurów tych możliwe jest zatem wyznakowanie aktywnych neuronów. Metoda uwidaczniania aktywnych połączeń neuronalnych opiera się na domózgowych (do określonych struktur mózgowych) iniekcjach znaczników transportu aksonalnego. Tak przygotowane zwierzęta (po czasie potrzebnym na rozprzestrzenienie się znaczników w mózgu) zostają poddane treningowi behawioralnemu, po zakończeniu którego analizowane są połączenia aktywowanych neuronów, w których dochodzi do ekspresji białka Venus (Knapska i wsp., 2012).

Badania przeprowadzone w ostatnich latach wskazują, że zmiany w zachowaniu zwierzęcia odpowiadające wysokiemu i niskiemu poziomowi strachu są związane ze zmianą pobudzenia w dwóch odrębnych populacjach neuronów w podstawnej części ciała migdałowatego. Populacje te charakteryzują się ponadto odmiennymi połączeniami z korą przedczołową i hipokampem (Herry i wsp., 2008). Nasze badania, wykorzystujące metodę obrazowania aktywności mózgu za pomocą ekspresji białka c-Fos, która pozwala na jednoczesne obrazowanie aktywności wielu struktur mózgu z rozdzielczością pojedynczych komórek, wykazały, że wysoki i niski strach angażuje w dużej części odmiennie obwody neuronalne w obrębie kory przedczołowej, ciała migdałowatego i hipokampa (Knapska i Maren, 2009). Ostatnio zbadaliśmy również względny udział projekcji z części grzbietowej i brzusznej kory przedczołowej oraz hipokampa na neuronach w obrębie ciała migdałowatego, aktywowanych w sytuacji wygaszania i odnawiania reakcji strachu. Otrzymane wyniki wskazują na istnienie w części bocznej ciała migdałowatego dwóch odrębnych populacji neuronów zaangażowanych podczas niskiego i wysokiego

poziomu reakcji strachu. Subpopulacje te można rozróżnić dzięki odmiennym połączeniom z częściami brzuszna i grzbietową kory przedczołowej oraz brzuszna częścią hipokampa (Knapska i wsp., 2012).

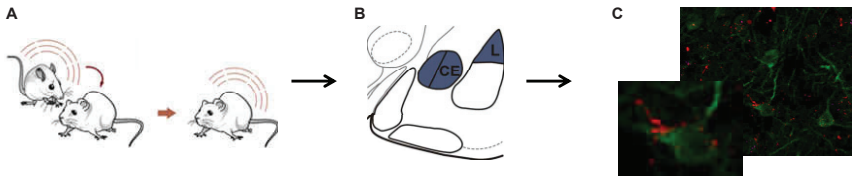
Podłoże mózgowe strachu, prostej emocji właściwej praktycznie wszystkim zwierzętom, zostało już stosunkowo dobrze scharakteryzowane. Powstaje zatem pytanie, czy modele zwierzęce mogą zostać wykorzystane do badania również bardziej złożonych stanów emocjonalnych. Jednym z tego typu zjawisk emocjonalnych jest empatia. W ostatnich latach powstało kilka modeli zwierzęcych pozwalających na badanie podłoża mózgowego tego zjawiska.

ELEMENTY ZACHOWAŃ EMPATYCZNYCH MOŻEMY ZAOBSERWOWAĆ RÓWNIEŻ U ZWIERZĄT

Empatia jest definiowana jako zdolność odczuwania stanów psychicznych innych istot, umiejętność spojrzenia z ich perspektywy na rzeczywistość. Przez niektórych badaczy jest przypisywana wyłącznie ludziom, jednak wielu uważa, że formy empatii, nieco mniej złożone, niż te obserwowane u ludzi, można również znaleźć w świecie zwierząt. Na przykład de Waal (2008) wyróżnia trzy poziomy empatii: zdolność do przyjęcia perspektywy innego osobnika, zdolność do oceny stanu emocjonalnego innego osobnika (empatia kognitywna) i zdolność do zmiany zachowania pod wpływem stanu emocjonalnego innego osobnika (zarażanie afektywne). O ile wyższe poziomy empatii, takie jak zdolność do przyjęcia perspektywy innego, obserwuje się u ludzi i naczelnych, o tyle proste formy empatii, takie jak zarażanie emocjonalne, występują już u mniej zaawansowanych ewolucyjnie zwierząt, takich jak gryzonie.

Kilka lat temu opracowaliśmy model zarażania emocjonalnego u szczurów (Knapska i wsp., 2006). W modelu tym szczury są hodowane w parach. Następnie jeden ze szczurów, którego nazy-

wamy nadawcą, jest poddawany warunkowaniu reakcji strachu, a więc silnemu wzbudzeniu emocjonalnemu, po czym wraca do klatki domowej, gdzie może swobodnie kontaktować się z drugim szczurem, którego możemy nazwać odbiorcą. W grupie kontrolnej szczur-nadawca przebywa w klatce doświadczalnej, ale nie doświadcza w niej żadnej nieprzyjemnej stymulacji. Okazało się, że interakcja z pobudzonym emocjonalnie osobnikiem prowadzi do silnej aktywacji ciała migdałowatego odbiorcy, która w dużej mierze odzwierciedla aktywację obserwowaną u nadawcy, oraz prowadzi do silnego pobudzenia emocjonalnego szczura-odbiorcy. Pobudzenie to jest widoczne jako wzrost poziomu zachowań eksploracyjnych, takich jak ogólne wzbudzenie ruchowe, a także obwąchiwanie, wzajemne czyszczenie sierści, podążanie za partnerem czy stójki. Obwąchiwanie służy najprawdopodobniej zdobywaniu informacji zapachowych, węch jest bowiem jednym z najistotniejszych kanałów komunikacji u gryzoni. Podczas opisywanej interakcji pojawiają się również wokalizacje w paśmie ultradźwięków (jeszcze jeden sposób komunikacji szczurów). Dalsza charakterystyka tego modelu (Knapska i wsp., 2009) wykazała, że szczury poddane interakcji z pobudzonym emocjonalnie partnerem skuteczniej uczą się warunkowej reakcji strachu: taka interakcja tuż przez treningiem warunkowania reakcji strachu prowadzi do znacząco zwiększonego poziomu reakcji zamierania mierzonej następnego dnia. Wynik ten wskazuje na adaptacyjne znaczenie informacji odbieranej od pobudzonego partnera – prawdopodobnie zwiększa się uwaga i zdolność do uczenia się obserwatora, co pomaga mu przystosować się do trudnej, zagrażającej sytuacji. Można zatem powiedzieć, że zarażanie emocjonalne, czyli empatia w swojej najprostszej ewolucyjnie formie, to zdolność do odbierania informacji o charakterze emocjonalnym od innego osobnika i wykorzystywania ich w praktyce. Modele takie, jak wyżej opisany, są bardzo istotne, ponieważ pozwalają na badanie neuronalnego podłoża zjawisk o charakterze empatii z rozdzielczością pojedynczych neuronów. Dają zatem nadzieję na zrozumienie, jak mózg kontroluje zachowania empatyczne (por. ryc. 1).



Ryc. 1. A. Społeczne przekazywanie pobudzenia emocjonalnego. B. Przekazywaniu temu towarzyszy aktywacja tylko niektórych części ciała migdałowatego. C. Aktywowane przez zachowanie neurony i ich połączenia można obejrzeć pod mikroskopem

Poza bardzo prostymi zachowaniami empatycznymi, takimi jak zarażanie emocjonalne, obserwuje się u zwierząt również bardziej złożone przejawy empatii. Od dawna wiadomo, że zachowania takie można obserwować u małp. Klasyczne doświadczenia Massermana i wsp. (1964) pokazały, że małpy unikają zadawania cierpienia swoim towarzyszom. W doświadczeniach tych rezusy były uczone pociągania za łańcuszek – reakcja taka była nagradzana atrakcyjnym pokarmem. Kiedy jednak wykonanie takiej reakcji wiązało się z podaniem szoku elektrycznego małpie znajdującej się w sąsiedniej klatce, małpy zaprzestawały jej wykonywania. Niedawne doświadczenia przeprowadzone przez Ben-Ami Bartal i wsp. (2011) wykazały, że również u szczurów można zaobserwować reakcje na dyskomfort innego osobnika. W doświadczeniu tym jeden ze szczurów zamykany był w przezroczystym pojemniku, z którego nie mógł się uwolnić bez pomocy drugiego szczura. I rzeczywiście, wolny szczur pomagał uwolnić się swemu uwięzionemu towarzyszowi. Robił to nawet wtedy, gdy obok klatki z uwięzionym zwierzęciem eksperymetatorzy umieścili kawałek czekolady: najpierw uwalniał towarzysza, a dopiero później zjadał przysmak. Obserwacje takie wskazują na ciągłość ewolucyjną zjawisk do niedawna uważanych za typowo ludzkie. Empatia jest jednym z filarów moralności. Czy zatem mózg może być źródłem naszych wyborów moralnych?

CZY MÓZG JEST MORALNY?

Immanuel Kant postulował, że moralne jest to, co czynimy z obowiązku, to zaś, co się robi z własnej ochoty, jest albo obojętne moralnie, albo wręcz naganne. Co może na ten temat powiedzieć neurobiologia? Pouczające jest przyjrzenie się życiu społecznemu naszych najbliższych krewnych: szympanсів i bonobo. Oba gatunki żyją w grupach społecznych o złożonej strukturze. Zaobserwować można u nich podstawowe wyznaczniki moralności – empatię i poczucie sprawiedliwości. Ich przejawy, notowane przez prymatologów, to na przykład: opieka nad upośledzonymi, chorymi lub słabszymi członkami stada, powstrzymywanie się przed agresją, duża tolerancja dla wybryków młodocianych, kooperacja czy smutek wyrażany po śmierci członków stada. Poczucie sprawiedliwości dobrze ilustruje słynny eksperyment de Waala (2008), w którym badacze ustawili w sąsiadujących ze sobą, drucianych klatkach dwie mały kapucynki i dali im proste zadanie do wykonania: podawanie kamienia osobie przeprowadzającej eksperyment. Jako nagrodę zwierzęta otrzymywały plasterki ogórka. Mały chętnie wykonywały polecenie – do momentu, w którym mały znajdującej się w sąsiedniej klatce dano w nagrodę winogrono, stanowiące znacznie bardziej atrakcyjną nagrodę. Gdy tylko mały zauważyła niesprawiedliwość, zaczynała protestować, przestawała wykonywać zadanie, a nawet rzucała plasterkami ogórka w eksperymentatora! Fragmenty nagrań wideo tego i podobnych eksperymentów de Waal zaprezentował podczas swojego wykładu TED¹ (de Waal, 2008).

Szereg obserwacji życia społecznego małp sugeruje, że pewne zachowania uważane za moralne są głęboko wpisane w biologię naszego mózgu. Wydaje się, że wykształcone w toku ewolucji mechanizmy funkcjonowania społecznego predestynują nas raczej do zachowań prospołecznych niż do łamania reguł życia

¹ TED (Technology, Entertainment and Design) – konferencja naukowa, której celem jest popularyzacja ważnych idei naukowych.

społecznego. Może jednak, jak chciał Spinoza, działania etyczne są zgodne z naturą?

Czy zatem należy obawiać się antyutopii, w której u nieprzy-
stających do społeczeństwa osobników modyfikuje się działa-
nie odpowiednich grup neuronów? Na szeroką skalę – pewnie
nie, ludzkość bowiem coraz bardziej docenia swą różnorodność.
Można sobie jednak wyobrazić tego typu terapię szczególnie nie-
bezpiecznych przestępców – tyle że, nawet biorąc pod uwagę
spektakularny w ostatnich latach rozwój wiedzy o mózgu, droga
do tego wydaje się daleka i kręta.

BIBLIOGRAFIA

- [1] Ben-Ami Bartal I., Decety J., Mason P. (2011). *Empathy and pro-social behavior in rats*. *Science*;334(6061):1427–30.
- [2] Brydges N.M., Whalley H.C., Jansen M.A., Merrifield G.D., Wood ER, Lawrie S.M., Wynne S.M., Day M., Fleetwood-Walker S., Steele D., Marshall I., Hall J., Holmes M.C. (2013) *Imaging conditioned fear circuitry using awake rodent fMRI*. *PLoS One*;8(1):e54197.
- [3] Darwin K. (1872/1988). *O wyrazie uczuć u człowieka i zwierząt*. PWN.
- [4] Deisseroth K. (2011). *Optogenetics*. *Nat Methods*;8(1):26–9.
- [5] Herry C., Ciocchi S., Senn V., Demmou L., Müller C., Lüthi A. (2008). *Switching on and off fear by distinct neuronal circuits*. *Nature*; 454(7204):600–6.
- [6] Knapska E., Macias M., Mikosz M., Nowak A., Owczarek D., Wawrzyniak M., Pieprzyk M., Cymerman I.A., Werka T., Sheng M., Maren S., Jaworski J., Kaczmarek L. (2012). *Functional anatomy of neural circuits regulating fear and extinction*. *Proc Natl Acad Sci U S A*; 109:17093–17098.
- [7] Knapska E., Maren S. (2009). *Reciprocal patterns of c-Fos expression in the medial prefrontal cortex and amygdala after extinction and renewal of conditioned fear*. *Learn Mem.*; 16(8):486–93.
- [8] Knapska E., Mikosz M., Werka T., Maren S. (2009). *Social modulation of learning in rats*. *Learn Mem.*;17(1):35–42.
- [9] Knapska E., Nikolaev E., Boguszewski P., Walasek G., Blaszczyk J., Kaczmarek L., Werka T. (2006). *Between-subject transfer of emotional information evokes specific pattern of amygdala activation*. *Proc Natl Acad Sci U S A*; 103(10):3858–62.
- [10] Knapska E., Radwanska K., Werka T., Kaczmarek L. (2007). *Functional internal complexity of amygdala: focus on gene activity mapping after behavioral training and drugs of abuse*. *Physiol Rev.*;87(4):1113–73.

- [11] LaBar K.S., Gatenby J.C., Gore J.C., LeDoux J.E., Phelps E.A. (1998). *Human amygdala activation during conditioned fear acquisition and extinction: a mixed-trial fMRI study*. *Neuron*;20(5):937–45.
- [12] Masserman J.H., Wechkin S., Terris W. (1964). “Altruistic” behavior in rhesus monkeys. *Am J Psychiatry*;121:584–5.
- [13] Pavlov I.P. (1927/1960). *Conditional Reflexes*. New York: Dover Publications.
- [14] Quirk G.J., Mueller D. (2008). *Neural mechanisms of extinction learning and retrieval*. *Neuropsychopharmacology*;33(1):56–72.
- [15] de Waal F.B. (2008). *Putting the altruism back into altruism: the evolution of empathy*. *Annu Rev Psychol*;59:279–300.
- [16] Watson J.G., Rayner R. (1920). *Conditioned Emotional Reactions*. *Journal of Experimental Psychology*; 3(1):1–14.

Warto przeczytać:

- [1] Frans de Waal, *Bonobo i ateista*, Copernicus Center Press.
- [2] Patricia S. Churchland, *Moralność mózgu*, Copernicus Center Press.

Warto obejrzeć:

http://www.ted.com/talks/frans_de_waal_do_animals_have_morals?language=pl