

Neurobiologische Grundlagen der Partnerwahl und der Liebe

Andreas Bartels

Neurobiological Foundations of Mate Choice and Love

Abstract

Love is a highly rewarding experience that underlies bonding – whether between adult partners or parent and child. It is thus part of a biological mechanism of existential importance for species bearing non-autonomous offspring. This article reviews – from a biological perspective – evolutionary as well as physiological fundamentals of partner selection and bonding (maternal as well as between adults). It emphasizes especially the results of the first two human functional magnetic resonance imaging (fMRI) studies that reveal neural substrates involved in both romantic and maternal love. In particular, this article aims to encourage research into the physiological foundations of human bonding, which, in contrast to corresponding research in animals or in human psychology, has faced a curious hesitation until recently. Our studies revealed highly overlapping brain regions between the two types of love. The activated regions are related to the reward system and coincided with areas rich in receptors for the neurohormones oxytocin and vasopressin, which have been shown in animals to be both necessary and sufficient to induce bonding. Both studies deactivated a common set of regions associated with negative emotions, social judgment and ‚mentalizing‘, that is, the assessment of other people’s intentions and emotions. The hypothalamus, involved in sexual arousal, was activated only with romantic attachment. Human attachment seems thus to employ a push-pull mechanism activated when individuals face a loved one. This overcomes social distance by deactivating networks used for critical social assessment and negative emotions, and bonds individuals through the involvement of the reward circuitry. There is no doubt that a better understanding of the biological foundations of human bonding will ultimately also lead to therapeutic applications.

Keywords: fMRI, Love, Mate Choice, Bonding, Oxytocin, Nucleus Accumbens, Dopamin, Evolution, Amygdala

Sexuologie 13 (2–4) 2006 118–129 / Elsevier-Urban & Fischer
<http://www.elsevier.de/sexuologie>

Zusammenfassung

Liebe ist ein wunderbares Gefühl, welches das Zusammenbleiben von Individuen fördert – seien dies erwachsene Partner oder Eltern und deren Kinder. Liebe ist daher Teil eines biologischen Mechanismus von existenzieller Bedeutung für Spezies, die unselbständige Kinder zur Welt bringen. Dieser Artikel betrachtet – aus einem biologischen Betrachtungswinkel – evolutive sowie physiologische Grundlagen der Partnerwahl sowie der Paar- und Eltern-Kind-Bindung, mit besonderer Betonung der ersten Resultate aus bildgebenden (fMRI) Experimenten am Menschen.

Insbesondere rufen wir zu einer intensiveren Erforschung der physiologischen Bindungsmechanismen im Menschen auf, die, im Vergleich zur Tierforschung einerseits und zur Humanpsychologie andererseits bis vor kurzem und seltsamerweise stiefmütterlich behandelt wurde. Unsere Studien zeigten hochgradige Überlappungen von Hirnregionen an, die sowohl bei der Paarbindung als auch bei der Eltern-Kind-Bindung eine Rolle spielen. Dies legt, wie beim Tier, eine hohe Ähnlichkeit der Mechanismen bei beiden Formen der Bindung nahe. Besonders Hirnregionen mit hoher Dichte an Rezeptoren für die Bindungshormone Oxytocin und Vasopressin, Zentren des Belohnungssystems sowie die mittlere Insula waren in beiden Studien aktiviert. Beide Resultate stehen in grossem Einklang mit denen aus Tierversuchen. Vollkommen neu zeigen unsere Resultate eine Deaktivierung der Amygdala und von Arealen, die in sozialkritische Prozesse, wie die Abschätzung anderer Individuen involviert sind. Auch konnten bindungsspezifische Unterschiede festgestellt werden, wie die Aktivierung des Hypothalamus mit romantischer aber nicht mütterlicher Liebe, was auf Differenzen sexueller Komponenten zurückführbar ist. Das Angesicht einer geliebten Person scheint daher einen „push-pull“ Mechanismus auszulösen, der einerseits soziale Distanzen überwindet, indem in sozialkritische Prozesse involvierte Netzwerke inhibiert werden und andererseits das Zusammensein von Individuen durch die Aktivierung des Belohnungssystems fördert, was letztlich wohl auch die motivierende und erfüllende Macht

der Liebe erklärt. Ohne Zweifel wird letztlich ein besseres Verständnis der biologischen Grundlagen humaner Bindungsmechanismen auch von grossem therapeutischem Nutzen sein.

Schlüsselwörter: fMRI, Liebe, Partnerwahl, Bonding, Oxytocin, Nucleus Accumbens, Dopamin, Evolution, Amygdala

Einleitung

Der Pionier der Bindungspsychologie Harry Harlow begann im Jahre 1958 seine präsidentielle Ansprache am 66. Jahreskongress der Amerikanischen Psychologischen Gesellschaft mit den folgenden Worten:

„Love is a wondrous state, deep, tender, and rewarding. Because of its intimate and personal nature it is regarded by some as an improper topic for experimental research. [...] But of greater concern is the fact that psychologists tend to give progressively less attention to a motive which pervades our entire lives.“ (Harlow 1958)

Es hätte auch bis zu Beginn dieses 21. Jahrhunderts kaum eine bessere Einleitung geben können, jedenfalls mit Bezug auf den wissenschaftlichen Stand und Widerstand einer objektiven Analyse der biologischen Grundlagen der Liebe. Der bedeutende Unterschied zu Harlow's Worten liegt in zwei Faktoren: Erstens richtete sich seine Frustration, Kritik und Aufforderung damals an Psychologen, und hat dort offenbar Früchte getragen – heute gibt es grosse Fortschritte in der Bindungspsychologie, deren Pfad letztlich auch durch deutsche Pioniere der Sexualforschung wie Iwan Bloch und Magnus Hirschfeld geebnet wurde (Asendorpf & Banse 2000, Cassidy & Shaver 1999, Hazan & Shaver 1987). Zweitens hat es auf der rein biologischen Seite enorme Fortschritte in der Erkundung der physiologischen Grundlagen der Bindung (Paar- sowie Mutter-Kind) gegeben, allerdings bis vor kurzem ausschliesslich in der Tierforschung (Carter 1998, Insel & Young 2001, Kendrick 2000, Lim et al. 2004, Pedersen & Prange 1979). Harlow's Kritik trifft heute also auf die enorme Forschungslücke der biologischen Grundlagen menschlicher Bindung zu. Diese ist wohl auch darauf zurückzuführen, dass menschliche Bindungen weitaus komplexer, vielschichtiger und auch stärker kulturell beeinflusst sind als dies bei Tieren anzunehmen ist. Es wäre allerdings eine Illusion deshalb anzunehmen, es gäbe keine physiologischen Ursachen der Bindung im Menschen, oder dass diese sich der höheren Komplexität wegen nicht untersuchen liesse. Wie Harlow es

ausdrückte wurde dieses Gebiet als „improper topic for experimental research“ angesehen und deshalb vermieden. Dies hat sich nun in den letzten Jahren geändert. Zunehmende Evidenz, auch unsere neuen Forschungsergebnisse, legen nahe, dass menschliche Bindung zumindest auf denselben grundsätzlichen biologischen Mechanismen aufbaut, die aus der Tierforschung bis auf molekulares und genetisches Niveau bekannt sind (Bartels & Zeki 2000, Bartels & Zeki 2004). Es soll hier betont sein, dass die Resultate aus der Tierforschung wie auch unsere lediglich grundsätzliche Mechanismen der Bindung untersucht haben. Die Resultate aus Experimenten an verschiedenen Spezies haben sich allerdings als weitgehend speziesübergreifend erwiesen, und es wäre daher überraschend, falls dies im Menschen grundsätzlich verschieden sein sollte. Diese Einsichten bieten sich also als Ausgangspunkt an, um die physiologischen Ursachen und Mechanismen der vielen speziesspezifischen Charakteristika und vor allem der zahlreichen Facetten menschlicher Bindung zu untersuchen. Wir stehen erst am Anfang, aber ohne Zweifel wird sich das physiologische Verständnis menschlicher Bindungscharakteristika zu einem bedeutenden und höchst einflussreichen Forschungsgebiet entwickeln, gerade weil es uns so viel bedeutet.

Im folgenden versuchen wir in wenigen Beispielen einige biologische Grundsätze der Partnerwahl sowie der Bindung zu illustrieren, deren Konsequenzen sich statistisch – trotz unter Umständen entgegenlaufender kultureller Einflüsse, auch im menschlichen Verhalten aufzeigen lassen. Diese Beispiele illustrieren also einige genetisch verwurzelte biologisch erfolgreiche Strategien, die sich auch in unserem Verhalten nachweisen lassen – ob und wie weit sie unser individuelles Leben auf relevante Weise beeinflussen ist in diesem Kontext nicht zentral und sei hier deshalb auch offen gelassen.

Aus biologischer Sicht lässt sich die erfolgreiche Fortpflanzung in drei Schritte gliedern: (1) Partnerwahl, (2) Sexueller Akt, und (3) Nachwuchspflege.

Im folgenden diskutieren wir einige generelle biologische Mechanismen von (1) und (3), die auch im Menschen gültig zu sein scheinen. Nachwuchspflege diskutieren wir hier lediglich in Hinsicht auf die hierzu notwendigen Bindungsmechanismen.

Biologische Grundsätze der Partnerwahl

Partnerwahl ist eines der Schlüsselthemen moderner Verhaltensbiologie, und ist eng gekoppelt an physiolo-

gische und externe Merkmale. Hier konzentrieren wir uns auf drei biologische Grundsätze, die im folgenden diskutiert werden: (A): Homogamie, d.h. die Wahl eines genetisch möglichst verwandten/ähnlichen Partners, (B): Vermeidung von Inzucht und Optimierung der Immunabwehr, (C): Wahl eines biologisch möglichst „fit-ten“ Partners.

(A) Homogamie. Da letztlich das Überleben der einzelnen Gene selektiert wird, haben sich Wahlstrategien entwickelt, die dies fördern: weil bei Wirbeltieren jeder Partner 50% des Genpools zum Kind beiträgt, lässt sich der Prozentsatz eigenverwandter Gene erhöhen indem genetisch möglichst engverwandte, also schlichtweg ähnliche, Individuen als Partner ausgewählt werden – zumindest also Mitglieder der eigenen Spezies. Wie aber wählt man genetisch verwandte oder möglichst selbst-ähnliche Partner (auch „homogamie“ genannt)? Eine Antwort hierfür wird postnatale Prägung („sexual imprinting“) genannt: da die eigenen Eltern mit einem am meisten verwandt sind, sucht man einen Partner oder eine Partnerin, die den Eltern (oder am besten dem gegengeschlechtlichen Elternteil) möglichst ähnlich sieht (Lorenz 1935). Wie Lorenz dies schon bei Vögeln demonstriert hatte, konnte kürzlich auch in Versuchen mit weitaus komplexeren Säugern die Wirkungsweise dieses Mechanismus gezeigt werden: wenn Schafbabies von Ziegenmüttern aufgezogen wurden, entwickelten erstere später eine sexuelle Präferenz für Ziegen, und dasselbe galt auch für die speziesumgekehrte Anordnung (Kendrick et al. 1998). Mit andern Worten wurde das „Modell“ des späteren sexuellen Partners durch den wahrgenommenen, nicht biologischen, gegengeschlechtlichen Elternteil bestimmt. Wirkt solch postnatale Prägung („sexual imprinting“) auch im Menschen? Bestimmt auch bei uns das Aussehen des gegengeschlechtlichen Elternteils später unsere Partnerwahl? Trotz unserer ungleich komplexeren Psyche, hoch kognitiver und rationaler Komponenten in unserer Partnerwahl, sowie starker sozialer und kultureller Einflüsse lautet die Antwort klar ja: die erste detaillierte Studie zu diesem Thema zeigte einen Einfluss des Alters der Eltern: sowohl männliche wie auch weibliche Individuen zogen ältere Partner vor, wenn deren gegengeschlechtlicher Elternteil auch älter war (Perrett et al. 2002). Ebenso ist die gegengeschlechtliche elterliche Haar- wie auch Augen-Farbe mit denen der Partner der Kinder korreliert (Little et al. 2003). Schliesslich konnte eine Studie potentielle angeborene/genetische Faktoren der homogamie („phenotypic matching“) umgehen, um einen direkten Beweis für sexual imprinting bei menschlicher Partnerwahl zu erbringen: diese Studie zeigte, dass Partner von Frauen, die von einem Stiefvater aufgezogen worden waren,

diesem signifikant ähnlicher sahen als Zufall dies erlauben würde (Bereczkei et al. 2004). Diese letzte Studie ist nicht so extrem wie die speziesübergreifende der Ziegen und Schafe, im Prinzip zeigt sie aber denselben Effekt.

(B) Vermeidung von Inzucht und Optimierung der Immunabwehr. Eine minimale Variabilität ist evolutionär vorteilhaft. Obengenannte Homogamie sowie sexual imprinting bergen die Gefahr, eigene Geschwister für hochattraktiv zu halten. Die einfache Regel der Geschwistervermeidung kann diese Gefahr abwenden. Wie aber umgeht man die Vermählung mit immer noch zu eng Verwandten (Cousins, Onkel, Tanten, etc.), die man unter Umständen gar nicht kennt? Ein besonderer genetischer Vorteil liegt in einer hochadaptiven Immunabwehr, die mit der Anpassung von Parasiten mithalten kann – dies ist einer der Gründe, weshalb Fortpflanzung mit nicht direkt Verwandten vorteilhaft ist. Ein Beispiel hierfür ist, dass ein heterozygoter MHC-Komplex (major histocompatibility complex) eine bessere Immunabwehr bietet. Hat dies Einfluss auf menschliche Partnerwahl? Nachweisbar ja: verschiedene Studien haben inzwischen gezeigt, dass Männer wie auch Frauen durch den Geruchssinn die Ähnlichkeit des eigenen oder eng verwandten MHC Komplexes mit dem eines Fremden unterscheiden können; unterschiedliche MHC Komplexe werden als angenehmer und attraktiverer Körpergeruch empfunden. Menschen, die genetisch also nicht direkt verwandt sind, werden also geruchlich attraktiver eingestuft. Interessanterweise dreht sich dieser Effekt bei Frauen, die eine kontrazeptive Pille einnehmen, um – offenbar ziehen diese dann geruchlich eigene Familienmitglieder vor (Wedekind et al. 1995). Aber beeinflusst dies tatsächlich die Partnerwahl? Tatsächlich: Testpersonen die sich durch den Geruch eines fremden T-shirts an ihren eigenen Partner erinnert fühlten, hatten tatsächlich auch weniger MHC-allele gemeinsam mit denen auf dem geruchlich bevorzugten T-shirt. Dies zeigt, dass MHC-Unähnlichkeit auch heute einen direkten Einfluss auf Partnerwahl hat (Wedekind & Furi 1997, Wedekind et al. 1995).

(C) Wahl eines biologisch möglichst „fitten“ Partners. Selbstverständlich setzen sich die Gene am erfolgreichsten durch, die sich am erfolgreichsten durchsetzen – diese Tautologie ist die Logik der evolutiven Auswahl der „fittesten“ Individuen, wobei „fitness“ ja post-hoc durch Überlebensdauer definiert wird. Partnerwahl zielt daher neben den obengenannten Prinzipien zusätzlich darauf ab, die eigenen Gene mit möglichst fitten Genen eines Partners zu kombinieren. Nur, wie lässt sich ein fitter Partner erkennen? Hier gibt es viele Faktoren, wozu übrigens auch solche zählen, die erst durch Beobachten des Verhaltens zu beurteilen

sind. Hier seien nur einige Beispiele aus visuell erkennbaren Eigenschaften gegeben, die sich allerdings als objektive biologische Marker herausstellen:

Die Federpracht des Pfau, der Kopfkamm des Hahns oder auch der schwarze Fleck auf der Brust des männlichen Spatzen sind ebenso direkte und sichtbare Marker biologischer Fitness: das Paradox liegt darin, dass ein möglichst grosses, und daher auch oft dem Überleben eher hinderliches Merkmal auf grosse genetische Fitness hindeutet, und daher verführerisch auf das wählerische Weibchen wirkt: nur ein genetisch fittes Individuum kann sich ein anderweitig hinderliches Merkmal leisten. Testosteron ist dabei ein zentraler Faktor – es ist immunsuppressiv, und daher können sich nur Individuen mit besonders starker Immunabwehr hohe Spiegel leisten. Viele äusserlich sichtbare Faktoren wie die obengenannten sind direkt vom Testosteronspiegel abhängig, und zeigen dem Weibchen daher extern sichtbar die genetische Fitness des Männchen an (ebenso beim Menschen – siehe unten).

Beim Menschen spielt Attraktivität des Gesichts eine grosse Rolle, und ist dementsprechend gut untersucht (Thornhill & Gangestad 1999). Erstens wird Symmetrie als schön empfunden – sie kann als ein Mass für die Genauigkeit der Umsetzung des genetischen Plans verstanden werden, und steht damit für die genetische sowie Umweltbeeinflusste Qualität seiner Umsetzung (Moller & Swaddle 1997). Physische Symmetrie ist auch tatsächlich über verschiedene Spezies hinweg ein Prediktor für Langlebigkeit, Fruchtbarkeit und Gesundheit (Moller 1997), und beim Menschen sogar auch für Intelligenz (Furlow et al. 1997). Interessanterweise zeichnen sich die zugrunde liegenden Faktoren, die visuelle Symmetrie beeinflussen, auch im Körpergeruch ab, und werden ebenso wie visuelle Symmetrie als angenehm empfunden, und spielen hiermit als Auswahlkriterium bei neuen Partnerschaften eine Rolle (Gangestad & Thornhill 1998). Interessanterweise, wie unten detaillierter beschrieben, werden diese Auswahlkriterien von Frauen vor allem dann gebraucht, wenn sie sich im empfänglichen Stadium ihres Zyklus befinden.

Zweitens liegt eine sinnvolle aber konservative Strategie darin, Partner zu vermeiden, die stark vom Mittel abweichen – die Abweichung könnte z.B. Indiz für Krankheit sein. Psychophysische Studien haben dementsprechend nachgewiesen, dass unser Schönheitsideal eines Gesichtes nahe dem liegt, was durch das künstliches Mitteln zahlloser reeller Einzelgesichter entsteht. Mit andern Worten: je näher ein Individuum dem Durchschnitt der Population kommt, desto schöner wird es empfunden. Dies ist allerdings eine vereinfachte Darstellung, da diese Strategie des Durchschnitts zu konservativ ist – scheinbar werden bestimmte Abwei-

chungen, z.B. bei Frauen eine erhöhte Weiblichkeit, als noch attraktiver empfunden (Perrett et al. 1998, Perrett et al. 1994). Erhöhte wahrgenommene Weiblichkeit wiederum korreliert mit physisch höheren Oestrogenwerten, welche direkt mit reproduktiver Fitness einhergehen (Smith et al. 2006).

Umgekehrt wirken sich Testosteronwerte des Mannes direkt auf seine physische (und auch psychische) Erscheinung aus, und ebenso wie bei Tieren können sich Menschen mit besonders starkem Immunsystem auch besonders hohe Werte leisten. Hohe Testosteronwerte führen zu vermännlichter Erscheinung. Diese wiederum wird von Frauen als attraktiv empfunden, allerdings pikanterweise vor allem zu Fortpflanzungszwecken, nicht unbedingt zur Wahl des bleibenden Partners: während der fruchtbaren Phase innerhalb des menstrualen Zyklus ziehen Frauen besonders vermännlichte Gesichter vor, während ansonsten vergleichsweise feminisierte Männergesichter vorgezogen werden, die mit angenehmeren Umgangsformen assoziiert sind (Penton-Voak et al. 1999). Es ist daher eine generelle Regel, dass evolutiv kritische Auswahlverhalten der Frauen vor allem zur Zeit ihrer fruchtbaren Phasen im Zyklus auftreten – wie auch die obengenannte Symmetrie oder Körpergeruchsabhängige (MHC) Kriterien. Genau zu diesem Zeitpunkt ist auch die Wahrscheinlichkeit sexueller Untreue („extra-pair copulations“, EPC) am höchsten. Eine Population untersuchter britischen Frauen zeigte eine 2.5-fach höhere Frequenz von EPC während der fruchtbaren Phase innerhalb des Zyklus – also genau dann, wenn auch die Partnerpräferenz auf besonders „fite“ Gene eingestellt ist (Baker & Bellis 1995).

Menschen folgen also, im Durchschnitt, nachweisbar ganz fundamentalen biologischen Kriterien in der Partnersuche – trotz kultureller, sozialer und kognitiver Einflüsse. Es sei hier aber betont, dass unser Verhalten sowie auch unsere Partnerwahl eine enorme Komplexität aufweisen, mit vielen hier nicht beschriebenen Faktoren, die je nach Situation, viel schwerer ins Gewicht fallen können als die Auswahl oben beschriebener Faktoren.

Biologische Mechanismen der Bindung zwischen Mutter und Kind sowie zwischen Partnern

Romantische wie auch mütterliche (und natürlich auch väterliche) Liebe gehören ohne Zweifel zu den mächtigsten Emotionen und Motivationsfaktoren die unser Leben beeinflussen. Beide gehen einher mit Fürsorge,

die bis zur Selbstaufopferung reicht, Vertrauen, uneingeschränkter Nähe, aber auch mit einer gewissen und vielfältig beschriebenen Blindheit. Beide Formen der Liebe binden Individuen aneinander, und haben somit funktionell und wie unten beschrieben auch zu grossen Teilen mechanistisch viel gemeinsam.

Für bestimmte Spezies, wie auch für den Menschen, ist die Bindung an eigene Kinder, und bei 3–5 Prozent der Säugetiere auch die Bindung zwischen Partnern evolutiv existentiell (Kleiman 1977). Dies ist dann der Fall, wenn unselbständige Babies zur Welt gebracht werden und entsprechend elterlicher Pflege bedürfen, die durch gegenseitige Bindung gewährleistet wird. Beim Menschen hängt die Notwendigkeit einer Geburt unterentwickelter Babies mit der enormen Hirngrösse und unserer Lernfähigkeit zusammen – erstens würde ein vollentwickeltes Hirn nicht durch den Gebärrkanal passen, und zweitens profitiert das Kind enorm durch Lernen von den Eltern. Während sich die Charakteristika der Bindung (Dauer, Fokus auf ein oder mehrere Individuen, Treue, etc) zwischen den Spezies unterscheiden und die dafür zugrundeliegenden biologischen Faktoren wenig erforscht sind, scheint der grundlegende Mechanismus der Bindung speziesübergreifend konserviert zu sein. Ebenso scheinen ähnliche Mechanismen für verschiedene Bindungen, wie zwischen Mutter und Kind sowie zwischen Paaren am Werk zu sein, und selbst sozialen Bindungen liegen Teile dieses Mechanismus zugrunde.

Neuroendokrinologische, zelluläre sowie verhaltensbiologische Studien in Spezies von Nagern bis zu Primaten haben bisher gezeigt, dass die Neurohormone Vasopressin und Oxytocin in die Entstehung von Bindung verschiedener Art involviert sind, und dass es eine enge Verbindung zwischen Bindungsprozessen und neuronalen Belohnungsmechanismen gibt (Carter 1998, Insel & Young 2001, Kendrick 2000, Numan & Sheehan 1997, Pedersen & Prange 1979, Young & Wang 2004).

Da oben zitierte Review-Artikel die Rolle dieser Neurohormone in Bindungsprozessen ausgezeichnet und in grossem Detail darlegen, beschränken wir uns im Folgenden auf eine zusammenfassende Übersicht. Oxytocin wie auch Vasopressin sind nah verwandte Neuropeptide. Beide sind im Tierexperiment zumeist austauschbar mit demselben Effekt, wobei in der Natur in Männchen vor allem Vasopressin, bei Weibchen vor allem Oxytocin aktiv sind. Beide Hormone sind neben ihrer zentralen Rolle als Bindungshormone auch in andere Funktionen impliziert, bei Männchen beispielsweise in Aggression oder Partnerwerbung, bei Weibchen in Geburt und Laktation. Bei der Mutter-Kind wie auch Paarbindung nehmen sie eine zentrale Rolle ein, da eine zentrale Anwendung speziesübergreifend beide Bin-

dungsarten induzieren kann, während die zentrale Injektion eines Blockers die Entstehung beider Bindungsformen unterdrückt (Insel & Young 2001, Kendrick 2000, Young & Wang 2004). Das Entstehen dieser Bindungen scheint durch einen spezifischen Lernvorgang herbeigeführt zu werden, der den Stimulus des Kindes oder des Partners (visuell, taktil, olfaktorisch, etc) im mindesten mit Belohnung assoziiert. Oxytocin ist denn auch generell mit Plastizität, Lernen und sozialer Kognition verbunden, allerdings interessanterweise nur in sozialen Kontexten (Bielsky & Young 2004, Ferguson et al. 2000, Nelson & Panksepp 1998). Im Tier wie im Menschen führen mechanische Stimulation der Brust wie auch der Cervix (bei Sex ebenso wie bei Geburt) zu einer starken Ausschüttung dieser Neuropeptide, welche dann – nachgewiesen in Schaf, Ratte und Wühlmäusen, allerdings (noch) nicht direkt im Menschen – direkt die Entwicklung der Bindung herbeiführen. Die zentrale Rolle der Neuropeptide kann dadurch aufgezeigt werden, dass deren Injektion ins ZNS dieselbe Bindung nach sich zieht wie der gesamte Prozess der Kopulation oder Geburt, während umgekehrt Gabe eines OT-Blockers nach erfolgter Kopulation oder Geburt Entstehung der Bindung inhibiert.

Dies zeigt, dass Oxytocin und Vasopressin notwendig und ausreichend sind einen Bindungsprozess zu induzieren, jedenfalls in den untersuchten Spezies. Dopamin sowie andere Neuropeptide spielen hier auch eine Rolle; Dopaminrezeptoren sind in paarbindenden Spezies mit denen von Oxytocin co-lokalisiert, während letzteres in sozial aktiven Spezies nicht der Fall ist, auch wenn sie Rezeptoren für beide Moleküle aufweisen. Kürzlich konnte sogar nachgewiesen werden, dass Männchen einer Spezies (*Microtus pennsylvanicus*), die natürlicherweise nicht paarbildend ist, dazu gebracht werden können eine Partnerpräferenz auszubilden, wenn durch genetische Manipulation der Vasopressinrezeptor im ventralen Vorderhirn exprimiert wird (wo er in einer verwandten, paarbildenden Spezies (*Microtus ochrogaster*) vorhanden ist). Dies ist ein direkter Beweis dafür, dass komplexes Sozialverhalten, wie die Bildung spezifischer Paarbindung, durch einzelne Gene stark beeinflusst werden kann (Lim et al. 2004). In Paarbindenden Wühlmäusen sind Rezeptoren für Oxytocin und Vasopressin vornehmlich im Nucleus accumbens, im prälimbischen Cortex, im ventralen Pallidum (v.a. Vasopressin) zu finden. Interessanterweise exprimieren nicht nur paarbildende Wühlmäuse Vasopressinrezeptoren im ventralen Pallidum, sondern auch paarbildende Mäuse und Primaten, während nicht-paarbildende Nagetiere und Primaten dort keine dieser Rezeptoren aufweisen, was wiederum auf speziesübergreifende Mechanismen hinweist.

Neuronale Korrelate der mütterlichen und romantischen Liebe im Menschen

Seit gut zwanzig Jahren hat die neurobiologische Forschung bildgebende Verfahren zur Hand, die es uns erlauben, am gesunden Menschen, ohne Nebenwirkungen und ohne schädliche Auswirkungen, Hirnaktivität mit grosser räumlicher und guter zeitlicher Auflösung zu messen (bei fMRI typischerweise Ganzhirnbilder mit 3x3x3 mm räumlicher und ca. 3 Sekunden zeitlicher Auflösung). Diese Werkzeuge – seit den 1980er Jahren Positronen Emissionstomographie (PET) sowie seit 1992 die modernere und noch mächtigere funktionelle Magnetresonanztomographie (fMRI) – haben es uns erlaubt, detaillierte Hirnkarten von visuellen, kognitiven aber auch emotionalen Prozessen zu erhalten. Aus unklärlichen Gründen, wie für Harlow im Jahre 1958 im Falle der Psychologie, haben sich die bildgebenden Forschungsgruppen – im Gegensatz zu Psychologen und auch Tierphysiologen – nicht mit dem Thema der neuronalen Grundlagen menschlicher Bindung auseinandergesetzt. Wir haben deshalb die ersten Studien hierzu in Angriff genommen, die im folgenden kurz zusammengefasst sind. In diesen ersten Studien ging es uns darum, einige erste und grundsätzliche Fragen zu beantworten, und damit den Grundstein zu legen (und auch das Eis zu brechen) für eine neurobiologische Erforschung der unzähligen Facetten menschlichen Bindungsverhaltens, deren neurophysiologische, entwicklungsabhängige und auch genetische Ursprünge die Forschung bestimmt noch über Jahrzehnte beschäftigen werden. Unsere Studien sollten Anhaltspunkte für die folgenden grundlegenden Fragen geben: Welche Hirnareale sind generell involviert in menschliche Bindung? Gibt es Gemeinsamkeiten, und welche Unterschiede, in den neuronalen Korrelaten der romantischen und der mütterlichen Bindung? Sind Hirnareale involviert, welche eine besonders hohe Dichte an Rezeptoren für Oxytocin, Vasopressin und Dopamin aufweisen?

Da es im Menschen schwierig ist, die neuronalen Korrelate der Entstehung einer Bindung zu messen, entschieden wir uns dafür, die Korrelate besonders intensiver und beständiger Bindung zu messen, und konzentrierten uns auf einen visuellen Bindungsreiz, da dies das primäre Sinnesorgan des Menschen anspricht und auch besonders einfach zu kontrollieren ist.

Versuchsaufbau

Wir führten zwei unabhängige und zeitlich getrennte fMRI-Studien durch, eine zur Studie der neuronalen Korrelate romantischer Liebe, und eine zweite über diejenigen der mütterlichen Liebe. Die Details der Studien sind den Originalpublikationen zu entnehmen und im folgenden zusammengefasst (Bartels & Zeki 2000, Bartels & Zeki 2004). In beiden Studien nahmen zwanzig Probanden und Probandinnen teil, was für fMRI-Studien eine eher hohe Anzahl ist. Die Probanden für die Studie über romantische Liebe wurden über emails an tausende Studenten am University College London sowie darauf folgende schriftliche und mündliche Interviews einer engeren Auswahl rekrutiert. Letztlich haben wir die Hirnaktivität in elf weiblichen und sechs männlichen Probanden gemessen, die sehr hohe Werte auf der „passionate love scale“ erreichten, einem Fragenkatalog zur Eruierung der Stärke und Verbindlichkeit (commitment) einer Liebesbeziehung (Hatfield & Sprecher 1986). Die Hirnaktivierung sowie auch die elektro-galvanische Haut-Konduktivität wurden gemessen, während die Probanden Passbilder ihrer Partner sowie dreier guter Bekannter betrachteten.

Letztere waren so ausgewählt, dass sie den Probanden eng vertraut und mindestens ebenso lange bekannt waren wie ihre Liebespartner, sowie dasselbe Geschlecht und dasselbe Alter wie die Partner oder Partnerinnen hatten. Diese Bilder wurden den Probanden in randomisierter aber gegenbalancierter Reihenfolge präsentiert, wobei jedes Bild gleich häufig vorkam und jeweils 17 s lang sichtbar war und insgesamt sechsmal wiederholt wurde. Die Probanden hatten keine andere Aufgabe, als sich zu entspannen und die Bilder zu betrachten. Für einen aussenstehenden Betrachter gab es keine systematischen oder gar emotionalen Unterschiede beim Betrachten dieser Bildsequenz – die Bilder waren also spezifisch für die Probanden emotionsbefrachtet, indem alles Bilder eng vertrauter Personen waren, mit dem Hauptunterschied, dass eine dieser Personen der oder die Geliebte eines verpflichteten und starken Liebesverhältnis war.

Die Studie über mütterliche Liebe war ähnlich aufgebaut. Hier erhielten wir letztlich brauchbare Daten von neunzehn Müttern, die Bilder ihrer Kinder, sowie Bilder der gleichaltrigen Kinder ihrer besten Freundin betrachteten, mit denen sie auch sehr vertraut waren. In dieser zweiten Studie schlossen wir noch zusätzliche Kontrollen mit ein, um explizit Faktoren wie Freundschaft oder Bekanntschaft kontrollieren zu können: die Mütter betrachteten im selben Experiment auch noch Bilder von gleichaltrigen und gleichgeschlechtlichen unbekanntem Kindern, sowie Bilder ihrer besten

Freundin, einer neutralen Bekannten und einer Unbekannten Person. Es sei hier vorweggenommen, dass die Resultate in Bezug auf die Betrachtung des eigenen Kindes immer gleich ausfielen, unabhängig davon ob die Faktoren „Freundschaft“ oder „Bekanntheit“ aus der Hirnaktivierung subtrahiert wurden. Die Probanden beider Studien schlossen Vertreter verschiedener Kulturen und Ethnien ein, einschliesslich Europa, Asien und Afrika. Gesamthirnbilder mit einer räumlichen und zeitlichen Auflösung von 3x3x3 mm und ungefähr 4 s wurden mit Standardsequenzen auf einem 2T Siemens Vision Magnetresonanztomographen erhoben und mit SPM Software in einer „random effects“ Analyse analysiert (Friston et al. 1995).

Resultate und erste Interpretationen

Die Resultate der Studien sind einerseits erstaunlich, andererseits stehen sie in direktem Einklang mit der Tierphysiologie. Erstaunlich – jedenfalls für uns – war erstens die Klarheit der selektiven und jeweils bilateralen Aktivierungen und Deaktivierungen, und zweitens der enorme Grad der Ähnlichkeit der Resultate zwischen den beiden Studien – trotz der verschiedenen Probanden und der verschiedenen Formen der Bindung die untersucht worden waren. Die Resultate stehen gleichzeitig im Einklang mit denen der Tierphysiologie, als beinahe alle Hirnareale, die eine hohe Dichte an Oxytocin- und Vasopressinrezeptoren aufweisen, aktiviert waren, und die Aktivierung auch Areale der Belohnungszentren mit

einschloss. Abbildung 1 zeigt eine (unvollkommene) Übersicht der Areale, die in beiden Studien spezifisch durch Ansehen des geliebten Partners / Partnerin oder des eigenen Kindes aktiviert wurden.

Abbildung 2 zeigt eine Übersicht der Areale, welche beim Anblick des Partners oder eigenen Kindes deaktiviert / unterdrückt wurden. Die Überlappung der involvierten Hirnareale, sowie die klare, selektive und bilaterale Aktivierung der betroffenen Areale ist evident.

Aktivierung der Belohnungszentren und Oxytocinrezeptor-reicher Areale

Die Aktivierungen überlappten in der mittleren Insula, im dorsalen wie auch ventralen Striatum, sowie im anterioren cingulären Cortex (aC), sowie in der Substantia Nigra, also beinahe allen aktivierten Regionen. Diese Regionen waren auch in einer geschlechtsgetrennten Analyse der weiblichen und männlichen Teilnehmer der romantischen Liebesstudie in beiden Geschlechtern einzeln signifikant aktiv. Die Aktivierung im ventralen aC (aCv) sichtbar bei mütterlicher Liebe war geschlechtsspezifisch: sie war auch signifikant aktiv in romantischer Liebe, allerdings nur bei den weiblichen Probandinnen. Subcortical gab es zusätzlich Überlappungen in Gegenden, die zu klein für eindeutige Iden-

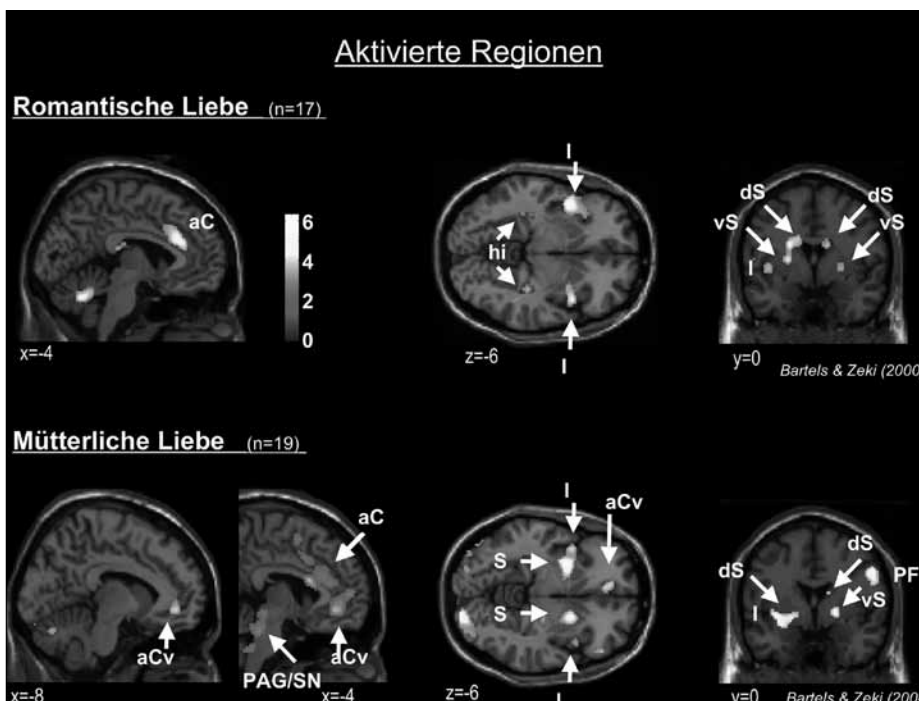
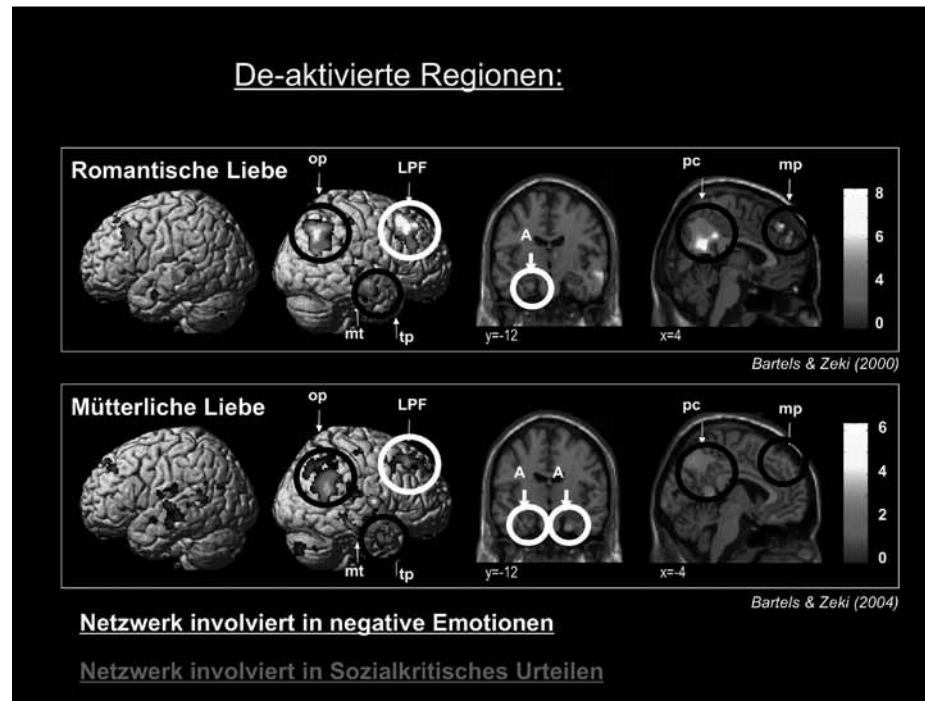


Abb. 1 Areale, die spezifisch beim Anblick des geliebten Partners/ Partnerin (oben) oder des eigenen Kindes (unten) aktiviert wurden. aC: anteriorer Cingulärer Cortex (aCv: ventraler aC), I: mittlere Insula, dS: dorsales Striatum (v.a. Caudate Nucleus), vS: ventrales Striatum (schliesst Putamen, Globus Pallidus und Nucleus Accumbens ein), hi: Hippocampus, PF: präfrontaler cortex, PAG: Periaqueduktales Grau, SN: Substantia Nigra. Adaptiert aus: Bartels & Zeki 2000; Bartels & Zeki 2004

Abb. 2 Areale, die beim Anblick des geliebten Partners/Partnerin (oben) oder des eigenen Kindes (unten) de-aktiviert / unterdrückt wurden. op: occipito-parietale Junktion, A: Amygdala, pc: posteriorer cingulärer Cortex, mp: medialer präfrontaler Cortex, mt: mittlerer Temporallappen, tp: temporaler Pol. LPF: lateraler präfrontaler Cortex. Adaptiert aus: Bartels & Zeki 2000; Bartels & Zeki 2004



tifizierung in fMRI sind, die jedoch mit dem ventralen tegmentum (VTA), subthalamischen Nuclei sowie Teilen der Stria Terminalis überlappten.

Mütterliche Liebe aktivierte spezifisch und zusätzlich zu den Aktivierungen mit romantischer Liebe den lateralen präfrontalen, den orbitofrontalen, und den lateralen fusiformen Cortex (letzterer ist der gesichtsverarbeitende Bereich des visuellen Gehirns), sowie einen Bereich im Mittelhirn, der mit dem Periaqueduktalen Grau (PAG), sowie dem Locus Coeruleus und der Retikulären Formation überlappt.

Wahrscheinlich stammt letztere Aktivierung aus dem PAG, welches nicht nur hohe Rezeptordichten für Oxytocin aufweist (wie auch Locus Coeruleus), sondern im Tier auch direkt in mütterliches Verhalten involviert ist (Jenkins et al. 1984, Lonstein & Stern 1998, Miranda-Paiva et al. 2003). Unsere Resultate sind daher erste Evidenz dafür, dass diese Region auch im Menschen spezifisch in mütterliche Bindung involviert ist. PAG hat auch direkte Verbindungen mit dem lateralen orbitofrontalen Cortex, welcher auf angenehme Reize reagiert (Francis et al. 1999, Kawabata & Zeki 2004, Rolls et al. 2003).

Wichtig ist hier auch festzuhalten, dass wir keine signifikante Aktivierung mit dem Faktor Freundschaft erhielten und dass dessen Subtraktion obenbeschriebene Resultate auch nicht beeinflusste, was aufzeigt, dass Liebe tatsächlich ein spezifisches neuronales Korrelat aufweist.

Aktivierungen spezifisch für romantische Liebe schlossen den Hippocampus sowie den Hypothalamus

ein, welche in Männern und Frauen auch geschlechtergetrennt signifikant aktiv waren.

Interessanterweise schliesst die obengenannte Liste mit Ausnahme des septalen Nucleus und der prä-optischen Region alle Regionen ein, die eine hohe Rezeptordichte für Oxytocin und Vasopressin im menschlichen Gehirn haben (Jenkins et al. 1984, Loup et al. 1991).

Das Striatum (was Putamen, caudalen Nucleus, Globus pallidus sowie Nucleus Accumbens einschliesst) gehört zum Zentrum des Belohnungssystems und reagiert auf kulinarische, monetäre (Elliott et al. 2003, Knutson et al. 2001, Schultz 2000), sowie auch sexuelle (Rauch et al. 1999, Stoleru et al. 1999) (Arnow et al. 2002, Ferris et al. 2001, Karama et al. 2002) Reize, sowie auf Kokain (Breiter et al. 1997, Breiter & Rosen 1999). Unsere Resultate zeigen klar auf, dass Liebe bestimmte Bereiche dieses Systems aktiviert. Eine Replikationsstudie unserer romantischen Liebesstudie, die kurz-verliebte Probanden untersuchte, kam zu sehr ähnlichen Resultaten wie unsere Studien (Aron et al. 2005). Auch das Hören von Babygeschrei hat Aktivierung in manchen dieser Areale hervorgerufen (Lorberbaum et al. 2002).

Der anteriore cinguläre Cortex (aC, BA24 und nicht 32!) ist eine hochkomplexe Struktur mit vielen, funktional und strukturell sehr unterschiedlichen Unterteilungen, wovon viele zu klein sind um sie durch fMRI räumlich unterscheiden zu können (Devinsky et al. 1995). Unsere Aktivierung dort könnte mit einer Region zu tun haben, deren Läsion eine Störung mütterlichen

Verhaltens nach sich zieht (Devinsky et al. 1995). Die ventrale Region (aCv) ist nahe einer Region, welche mit Trauer und Angst in Verbindung gebracht wurde, was eine potentielle Verbindung zur Empathie und dem Drang zur Hilfestellung aufweisen könnte (Liotti et al. 2000).

Die Insula war eine der stärksten aktivierten Areale beider Studien, und ist eine hochinteressante aber leider wenig untersuchte Struktur. Sie besteht aus verschiedenen Unterteilungen, wobei einige für die Generation viszeraler Sensationen wie die im Volksmund vielbeschriebenen „Bauchgefühle“ verantwortlich sein sollen (Damasio 1999). Eine in diesem Zusammenhang besonders relevante Studie hat eine gesonderte sensorische Route aufgezeigt, die verantwortlich für „limbische Berührung“ ist, unabhängig vom somato-sensorischen Kortex ist, und direkt die mittlere Insula aktiviert. Diese Route soll direkt verantwortlich für angenehme Gefühle beim sozialen Haut-zu-Haut Kontakt sein, wie er in der liebenden Intimität zwischen Liebenden aber auch zwischen Mutter und Kind vorkommt und eine so wichtige Rolle bei Säugetieren einnimmt (Olausson et al. 2002). Diese Aktivierung überlappt exakt mit der in unseren Studien. Diese Resultate stehen vielleicht auch mit denen von Harlow in Zusammenhang, dessen Babyaffen jeweils die weiche, flauschige Kunstmutter der drahtigen vorzogen, selbst wenn nur die letztere Milch von sich gab und die erstere mit angstinduzierenden Merkmalen ausgestattet war. Wir interpretieren diese Resultate dahingehend, dass sie möglicherweise die wichtige sensorisch-emotionelle Komponente liebevoller Verhältnisse widerspiegeln (Harlow 1958). Letztlich ist es hier wichtig zu betonen, dass die mittlere Insula sich von der anterioren unterscheidet, wobei nur die letztere mit negativen Stimuli assoziiert ist (Augustine 1996, Buchel et al. 1998, Coghill et al. 1994, Garcia-Larrea et al. 1999, Kosslyn et al. 1996, Phillips et al. 1997).

Die Aktivierung des lateralen fusiformen Kortex, der für Gesichtserkennung relevant ist (Kanwisher et al. 1997), spezifisch bei mütterlicher Liebe, könnte mit den raschen entwicklungsbedingten Veränderungen im kindlichen Gesichte zu tun haben. Diese Veränderungen müssen im Einklang mit plastischen Veränderungen im mütterlichen visuellen Gesichtserkennungsapparat einhergehen, so dass optimal auf die Regungen des Kindes reagiert werden kann (Gauthier et al. 1999). Selbst auf tiefstem Signifikanzniveau konnte keine Aktivierung dort mit romantischer Liebe festgestellt werden, was rein emotionale oder Faktoren wie Aufmerksamkeit unwahrscheinlich erscheinen lässt.

Deaktivierung der Netzwerke des kritischen Urteilens

Deaktivierte Areale sind hier auch von grossem Interesse, da komplexe Emotionen wie Liebe höchstwahrscheinlich das Produkt einer Balance aktivierter wie auch deaktivierter oder unterdrückter neuronaler Prozesse ist. In beiden Studien waren die Deaktivierungen vollkommen überlappend, betrafen vor allem die rechte Hemisphäre, und schlossen den mittleren präfrontalen Kortex (BA 9, 46, 10), die parietal-occipital-temporale Junction (BA 39, 40), den medialen präfrontalen/paracingulären Cortex (BA 9 / 32), die temporalen Pole, den posterioren cingulären Cortex (BA 29, 30), sowie die Amygdala ein.

Diese Deaktivierungen lassen sich in zwei wichtige Gruppen unterteilen. Erstens in Areale, die normalerweise mit negativen Emotionen aktiviert sind, wie die Amygdala, und zweitens in Areale, die in kritisches Urteil involviert sind. Die Amygdala ist eine zentrale Schaltstation emotionellen und sozialen Lernens (Adolphs et al. 1998, Beauregard et al. 1998, Cabeza & Nyberg 2000, Maddock 1999). In fMRI-Studien ist sie beinahe immer mit negativen Emotionen positiv aktiviert (Aggleton 2000, Breiter et al. 1996, Morris et al. 1996). Ebenso haben frühere Studien gezeigt, dass der rechte präfrontale Cortex mit negativen Emotionen und auch mit Depression aktiviert ist – seine Läsion führt zu Defiziten des Erkennens zumeist negativer Emotionen (Adolphs et al. 2000) und seine Unterdrückung durch repetitive transkranielle magnetische Stimulation (rTMS) hat denn auch eine Reduzierung von Depression zur Folge (Menkes et al. 1999). Die Unterdrückung der Aktivität dieser Regionen weist also auf eine Unterdrückung negativer Emotionen im Angesichte des Partners hin. Zweitens konstituieren die Areale des mesialen präfrontalen Kortex, der parieto-occipitalen Junction und die temporalen Pole das gutbeschriebene und vielfach repliziert aktivierte Netzwerk für „theory of mind“, also das Netzwerk verantwortlich für unsere Fähigkeit, uns in andere hineinversetzen zu können (Brunet et al. 2000, Castelli et al. 2000, Frith & Frith 1999, Gallagher & Frith 2003). Dieselben Areale sind aktiviert beim Abschätzen der Vertrauenswürdigkeit anderer (Winston et al. 2002), beim Einschätzen von Gesichtsausdrücken (Critchley et al. 2000), bei moralischen Entscheidungen (Greene & Haidt 2002, Moll et al. 2002), bei der Konzentration auf eigene Emotionen (Gusnard et al. 2001, Johnson et al. 2002, Lane et al. 1997) sowie beim Riechen sozialer Pheromone (Gulyas et al. 2004). Die Deaktivierung dieser Areale könnte möglicherweise das neuronale Korrelat dessen sein, was der Volksmund als „blinde

Liebe“ bezeichnet: ein gewisses Manko an kritischem Urteil spezifisch gegenüber der geliebten Person, was bei frischverliebten, aber auch bei Eltern zu beobachten ist, und was schon oft tragische Konsequenzen und späte Einsicht zur Folge hatte. Dies ist allerdings im Moment eine spekulative Interpretation dieser Resultate, da wir keine entsprechenden Verhaltensdaten erhoben haben. Unsere rein spekulative Interpretation ist daher, dass die Notwendigkeit einer kritischen Auseinandersetzung mit eng (positiv wie auch negativ) vertrauten Personen generell reduziert sein dürfte, was daher mit einer Reduktion der Aktivierung der hierfür notwendigen Areale einhergeht. Die hier suprimierten neuronalen Mechanismen dürften auch verwandt mit denen sein, die eine gewisse emotionale Barriere gegenüber weniger bekannten Personen aufrecht erhalten. Bei Tieren gibt es ein hiermit korrespondierendes „avoidance behavior“ (Ausweichverhalten) gegenüber anderen Individuen, welches durch Gabe von Oxytocin umgekehrt werden kann (Insel & Young 2001, Pedersen 1997, Pedersen et al. 1982, Winslow et al. 1993). Beim Menschen zeigen die neuesten Studien, dass die Gabe von Oxytocin das Vertrauen in Mitmenschen erhöht (Kosfeld et al. 2005) und demonstrieren hiermit zum ersten mal, dass Oxytocin auch im menschlichen Sozialverhalten funktional ist und dieses spezifisch beeinflusst.

Der Befund konsistent aktivierter sowie deaktivierter Areale in verschiedenen Formen der Liebe ist ein Hinweis auf ein feines Zusammenspiel von Arealen verschiedener Funktion, wobei ein jedes einen Teil zu einem funktionierenden Liebesverhältnis beiträgt. Wenn dieses Zusammenspiel durch genetische, entwicklungsbiologische oder klinische Faktoren gestört wird, kann dies schwerwiegende psychosoziale Folgen haben (Alexander 1992, Benoit & Parker 1994, Cassidy & Shaver 1999, Suomi et al. 1975). Die Verbindung der aktivierten Hirnregionen mit den gut untersuchten Neurohormonen Oxytocin, Vasopressin und Dopamin legt nun eine überraschend einfache pharmakologische Interventionsmöglichkeit dar, die Bindungsstörungen beeinflussen könnte.

Ebenso wie die Partnerwahl scheint also auch die menschliche Liebe durch klare biologische Mechanismen gesteuert zu sein, die in ihren Grundlagen über verschiedene Spezies hinweg konserviert zu sein scheinen. Die neuronalen Grundlagen der Liebe stehen in einem engen Zusammenspiel mit den Neurohormonen Oxytocin, Vasopressin und Dopamin. Unsere Studien haben im Menschen Evidenz für einen push-pull Mechanismus aufgezeigt, der einerseits negative Emotionen unterdrückt und kritisches Urteil inhibiert, während er das Zusammensein mit Geliebten durch eine Aktivierung des Belohnungssystems äusserst lohnenswert macht.

Literatur

- Adolphs R., Damasio H., Tranel D., Cooper G., Damasio A.R., 2000. A role for somatosensory cortices in the visual recognition of emotion as revealed by three-dimensional lesion mapping. *J Neurosci* 20(7), 2683–90.
- Adolphs R., Tranel D., Damasio AR, 1998. The human amygdala in social judgment. *Nature* 393, 470–474.
- Aggleton JP. 2000. The enigma of the amygdala: on its contribution to human emotion. In: Lane RD, Nadel L, editors. *Cognitive neuroscience of emotion*. New York: Oxford University Press.
- Alexander PC, 1992. Application of attachment theory to the study of sexual abuse. *J Consult Clin Psychol* 60(2), 185–95.
- Arnov BA, Desmond JE, Banner LL, Glover GH, Solomon A, Polan ML, Lue TF, Atlas SW, 2002. Brain activation and sexual arousal in healthy, heterosexual males. *Brain* 125(Pt 5), 1014–23.
- Aron A, Fisher H, Mashek DJ, Strong G, Li H, Brown LL, 2005. Reward, motivation, and emotion systems associated with early-stage intense romantic love. *J Neurophysiol* 94(1), 327–37.
- Asendorpf JB, Banse R. 2000. *Psychologie der Beziehung*. Bern, Switzerland: Huber.
- Augustine RJ, 1996. Circuitry and functional aspects of the insular lobe in primates including humans. *Brain research reviews* 22, 229–244.
- Baker RR, Bellis MA. 1995. *Human sperm competition: copulation, masturbation, and infidelity*. London: Chapman & Hall.
- Bartels A, Zeki S, 2000. The neural basis of romantic love. *NeuroReport* 11(17), 3829–3834.
- Bartels A, Zeki S, 2004. The neural correlates of maternal and romantic love. *NeuroImage* 21(3), 1155–1166.
- Beauregard M, Leroux JM, Bergman S, Arzoumanian Y, Beaudoin G, Bourgouin P, Stip E, 1998. The functional neuroanatomy of major depression: an fMRI study using an emotional activation paradigm. *Neuroreport* 9(14), 3253–3258.
- Benoit D, Parker KC, 1994. Stability and transmission of attachment across three generations. *Child Dev* 65(5), 1444–56.
- Berezkei T, Gyuris P, Weisfeld GE, 2004. Sexual imprinting in human mate choice. *Proc Biol Sci* 271(1544), 1129–34.
- Bielsky IF, Young LJ, 2004. Oxytocin, vasopressin, and social recognition in mammals. *Peptides* 25(9), 1565–74.
- Breiter HC, Etcoff NL, Whalen PJ, Kennedy WA, Rauch SL, Buckner RL, Strauss MM, Hyman SE, Rosen BR, 1996. Response and habituation of the human amygdala during visual processing of facial expression. *Neuron* 17(5), 875–887.
- Breiter HC, Gollub RL, Weisskoff RM, Kennedy DN, Makris N, Berke JD, Goodman JM, Kantor HL, Gastfriend DR, Riorden JP and others, 1997. Acute effects of cocaine on human brain activity and emotion. *Neuron* 19(3), 591–611.
- Breiter HC, Rosen BR, 1999. Functional magnetic resonance imaging of brain reward circuitry in the human. *Ann N Y Acad Sci* 877, 523–47.
- Brunet E, Sarfati Y, Hardy-Bayle MC, Decety J, 2000. A PET investigation of the attribution of intentions with a nonverbal task. *Neuroimage* 11(2), 157–66.
- Buchel C, Morris J, Dolan RJ, Friston KJ, 1998. Brain systems mediating aversive conditioning: an event-related fMRI study. *Neuron* 20(5), 947–57.
- Cabeza R, Nyberg L, 2000. Neural bases of learning and memo-

- ry: functional neuroimaging evidence. *Curr Opin Neurol* 13(4), 415–21.
- Carter CS, 1998. Neuroendocrine perspectives on social attachment and love. *Psychoneuroendocrinology* 23(8), 779–818.
- Cassidy J, Shaver PR, editors. 1999. *Handbook of Attachment: theory, research and clinical applications*. New York: Guilford Press.
- Castelli F, Happe F, Frith U, Frith C, 2000. Movement and mind: a functional imaging study of perception and interpretation of complex intentional movement patterns. *Neuroimage* 12(3), 314–25.
- Coghill RC, Talbot JD, Evans AC, Meyer E, Gjedde A, Bushnell MC, Duncan GH, 1994. Distributed-processing of pain and vibration by the human brain. *Journal of Neuroscience* 14(7), 4095–4108.
- Critchley H, Daly E, Phillips M, Brammer M, Bullmore E, Williams S, Van Amelsvoort T, Robertson D, David A, Murphy D, 2000. Explicit and implicit neural mechanisms for processing of social information from facial expressions: A functional magnetic resonance imaging study. *Human Brain Mapping* 9(2), 93–105.
- Damasio AR, 1999. *The feeling of what happens: body and emotion in the making of consciousness*. New York: Harcourt Brace.
- Devinsky O, Morrell MJ, Brent AV, 1995. Contributions of anterior cingulate cortex to behaviour. *Brain* 118, 279–306.
- Elliott R, Newman JL, Longe OA, Deakin JF, 2003. Differential response patterns in the striatum and orbitofrontal cortex to financial reward in humans: a parametric functional magnetic resonance imaging study. *J Neurosci* 23(1), 303–7.
- Ferguson JN, Young LJ, Hearn EF, Matzuk MM, Insel TR, Winslow JT, 2000. Social amnesia in mice lacking the oxytocin gene. *Nat Genet* 25(3), 284–8.
- Ferris CF, Snowdon CT, King JA, Duong TQ, Ziegler TE, Ugurbil K, Ludwig R, Schultz-Darken NJ, Wu Z, Olson DP and others, 2001. Functional imaging of brain activity in conscious monkeys responding to sexually arousing cues. *Neuroreport* 12(10), 2231–6.
- Francis S, Rolls ET, Bowtell R, McGlone F, O'Doherty J, Browning A, Clare S, Smith E, 1999. The representation of pleasant touch in the brain and its relationship with taste and olfactory areas. *Neuroreport* 10(3), 453–459.
- Friston KJ, Holmes AP, Poline JB, Grasby PJ, Williams SC, Frackowiak RS, Turner R, 1995. Analysis of fMRI time-series revisited. *Neuroimage* 2(1), 45–53.
- Frith CD, Frith U, 1999. Interacting minds – a biological basis. *Science* 286(5445), 1692–1695.
- Furlow FB, Armijo-Prewitt T, Gangestad SW, Thornhill R, 1997. Fluctuating asymmetry and psychometric intelligence. *Proc Biol Sci* 264(1383), 823–9.
- Gallagher HL, Frith CD, 2003. Functional imaging of 'theory of mind'. *Trends Cogn Sci* 7(2), 77–83.
- Gangestad SW, Thornhill R, 1998. Menstrual cycle variation in women's preferences for the scent of symmetrical men. *Proc Biol Sci* 265(1399), 927–33.
- Garcia-Larrea L, Peyron R, Mertens P, Gregoire MC, Lavenne F, Le Bars D, Convers P, Manguiere F, Sindou M, Laurent B, 1999. Electrical stimulation of motor cortex for pain control: a combined PET-scan and electrophysiological study. *Pain* 83(2), 259–273.
- Gauthier I, Tarr MJ, Anderson AW, Skudlarski P, Gore JC, 1999. Activation of the middle fusiform 'face area' increases with expertise in recognizing novel objects. *Nat Neurosci* 2(6), 568–73.
- Greene J, Haidt J, 2002. How (and where) does moral judgment work? *Trends Cogn Sci* 6(12), 517–523.
- Gulyas B, Keri S, O'Sullivan BT, Decety J, Roland PE, 2004. The putative pheromone androstadienone activates cortical fields in the human brain related to social cognition. *Neurochem Int* 44(8), 595–600.
- Gusnard DA, Akbudak E, Shulman GL, Raichle ME, 2001. Medial prefrontal cortex and self-referential mental activity: relation to a default mode of brain function. *Proc Natl Acad Sci U S A* 98(7), 4259–64.
- Harlow HF, 1958. The nature of love (address of the President at the sixty-sixth Annual Convention of the American Psychological Association). *American Psychological Journal* 13, 673–685.
- Hatfield E, Sprecher S, 1986. Measuring passionate love in intimate relationships. *Journal of Adolescence* 9(4), 383–410.
- Hazan C, Shaver P, 1987. Romantic love conceptualized as an attachment process. *Journal of Personality and Social Psychology* 52(3), 511–524.
- Insel TR, Young LJ, 2001. The neurobiology of attachment. *Nat Rev Neurosci* 2(2), 129–36.
- Jenkins JS, Ang VT, Hawthorn J, Rossor MN, Iversen LL, 1984. Vasopressin, oxytocin and neurophysins in the human brain and spinal cord. *Brain Res* 291(1), 111–7.
- Johnson SC, Baxter LC, Wilder LS, Pipe JG, Heiserman JE, Prigatano GP, 2002. Neural correlates of self-reflection. *Brain* 125(Pt 8), 1808–14.
- Kanwisher N, McDermott J, Chun MM, 1997. The fusiform face area: A module in human extrastriate cortex specialized for face perception. *Journal Of Neuroscience* 17(11), 4302–4311.
- Karama S, Lecours AR, Leroux JM, Bourgouin P, Beaudoin G, Joubert S, Beaugard M, 2002. Areas of brain activation in males and females during viewing of erotic film excerpts. *Hum Brain Mapp* 16(1), 1–13.
- Kawabata H, Zeki S, 2004. The neural correlates of beauty. *Journal of Neurophysiology* In press.
- Kendrick KM, 2000. Oxytocin, motherhood and bonding. *Exp Physiol* 85 Spec No, 111S–124.
- Kendrick KM, Hinton MR, Atkins K, Haupt MA, Skinner JD, 1998. Mothers determine sexual preferences. *Nature* 395(6699), 229–30.
- Kleiman DG, 1977. Monogamy in mammals. *Q Rev Biol* 52(1), 39–69.
- Knutson B, Adams CM, Fong GW, Hommer D, 2001. Anticipation of increasing monetary reward selectively recruits nucleus accumbens. *J Neurosci* 21(16), RC159.
- Kosfeld M, Heinrichs M, Zak PJ, Fischbacher U, Fehr E, 2005. Oxytocin increases trust in humans. *Nature* 435(7042), 673–6.
- Kosslyn SM, Shin LM, Thompson WL, McNally RJ, Rauch SL, Pitman RK, Alpert NM, 1996. Neural effects of visualizing and perceiving aversive stimuli: A PET investigation. *Neuroreport* 7(10), 1569–1576.
- Lane RD, Fink GR, Chau PM, Dolan RJ, 1997. Neural activation during selective attention to subjective emotional responses. *Neuroreport* 8, 3969–3972.
- Lim MM, Wang Z, Olazabal DE, Ren X, Terwilliger EF, Young LJ, 2004. Enhanced partner preference in a promiscuous species by manipulating the expression of a single gene. *Nature* 429(6993), 754–7.
- Liotti M, Mayberg HS, Brannan SK, McGinnis S, Jerabek P, Fox PT, 2000. Differential limbic-cortical correlates of sadness and anxiety in healthy subjects: implications for affective disorder.

- ders. *Biol Psychiatry* 48(1), 30–42.
- Little AC, Penton-Voak IS, Burt DM, Perrett DI, 2003. Investigating an imprinting-like phenomenon in humans: Partners and opposite-sex parents have similar hair and eye colour. *Evolution and Human Behavior* 24(1), 43–51.
- Lonstein JS, Stern JM, 1998. Site and behavioral specificity of periaqueductal gray lesions on postpartum sexual, maternal, and aggressive behaviors in rats. *Brain Res* 804(1), 21–35.
- Lorberbaum JP, Newman JD, Horwitz AR, Dubno JR, Lydiard RB, Hamner MB, Bohning DE, George MS, 2002. A potential role for thalamocingulate circuitry in human maternal behavior. *Biol Psychiatry* 51(6), 431–45.
- Lorenz K, 1935. Der Kumpan in der Umwelt des Vogels. *Journal für Ornithologie* 83(2–3), 137–215, 289–413.
- Loup F, Tribollet E, Dubois-Dauphin M, Dreifuss JJ, 1991. Localization of high-affinity binding sites for oxytocin and vasopressin in the human brain. An autoradiographic study. *Brain Res* 555(2), 220–32.
- Maddock RJ, 1999. The retrosplenial cortex and emotion: new insights from functional neuroimaging of the human brain. *Trends Neurosci* 22(7), 310–6.
- Menkes DL, Bodnar P, Ballesteros RA, Swenson MR, 1999. Right frontal lobe slow frequency repetitive transcranial magnetic stimulation (SF r-TMS) is an effective treatment for depression: a case-control pilot study of safety and efficacy. *Journal of neurology, neurosurgery and psychiatry* 67, 113–115.
- Miranda-Paiva CM, Ribeiro-Barbosa ER, Canteras NS, Felicio LF, 2003. A role for the periaqueductal grey in opioidergic inhibition of maternal behaviour. *Eur J Neurosci* 18(3), 667–74.
- Moll J, de Oliveira-Souza R, Bramati IE, Grafman J, 2002. Functional networks in emotional moral and nonmoral social judgments. *Neuroimage* 16(3 Pt 1), 696–703.
- Moller AP, 1997. Developmental stability and fitness: A review. *American Naturalist* 149(5), 916–932.
- Moller AP, Swaddle JP, 1997. *Asymmetry, developmental stability and evolution*. Oxford: Oxford University Press.
- Morris JS, Frith CD, Perrett DI, Rowland D, Young AW, Calder AJ, Dolan RJ, 1996. A differential neural response in the human amygdala to fearful and happy facial expressions. *Nature* 383(6603), 812–815.
- Nelson EE, Panksepp J, 1998. Brain substrates of infant-mother attachment: contributions of opioids, oxytocin, and norepinephrine. *Neurosci Biobehav Rev* 22(3), 437–52.
- Numan M, Sheehan TP, 1997. Neuroanatomical circuitry for mammalian maternal behavior. *Ann N Y Acad Sci* 807, 101–25.
- Olausson H, Lamarre Y, Backlund H, Morin C, Wallin BG, Starck G, Ekholm S, Strigo I, Worsley K, Vallbo AB and others, 2002. Unmyelinated tactile afferents signal touch and project to insular cortex. *Nat Neurosci* 5(9), 900–4.
- Pedersen CA, 1997. Oxytocin control of maternal behavior. Regulation by sex steroids and offspring stimuli. *Ann N Y Acad Sci* 807, 126–45.
- Pedersen CA, Ascher JA, Monroe YL, Prange AJ, Jr., 1982. Oxytocin induces maternal behavior in virgin female rats. *Science* 216(4546), 648–50.
- Pedersen CA, Prange AJ, Jr., 1979. Induction of maternal behavior in virgin rats after intracerebroventricular administration of oxytocin. *Proc Natl Acad Sci U S A* 76(12), 6661–5.
- Penton-Voak IS, Perrett DI, Castles DL, Kobayashi T, Burt DM, Murray LK, Minamisawa R, 1999. Menstrual cycle alters face preference. *Nature* 399(6738), 741–2.
- Perrett DI, Lee KJ, Penton-Voak I, Rowland D, Yoshikawa S, Burt DM, Henzi SP, Castles DL, Akamatsu S, 1998. Effects of sexual dimorphism on facial attractiveness. *Nature* 394(6696), 884–7.
- Perrett DI, May KA, Yoshikawa S, 1994. Facial shape and judgements of female attractiveness. *Nature* 368(6468), 239–42.
- Perrett DI, Penton-Voak IS, Little AC, Tiddeman BP, Burt DM, Schmidt N, Oxley R, Kinloch N, Barrett L, 2002. Facial attractiveness judgements reflect learning of parental age characteristics. *Proc Biol Sci* 269(1494), 873–80.
- Phillips ML, Young AW, Senior C, Brammer M, Andrew C, Calder AJ, Bullmore ET, Perrett DI, Rowland D, Williams SC and others, 1997. A specific neural substrate for perceiving facial expressions of disgust. *Nature* 389(6650), 495–8.
- Rauch SL, Shin LM, Dougherty DD, Alpert NM, Orr SP, Lasko M, Macklin ML, Fischmann AJ, R.K. P, 1999. Neural activation during sexual and competitive arousal in healthy men. *Psychiatry Research* 91(1), 1–10.
- Rolls ET, O'Doherty J, Kringelbach ML, Francis S, Bowtell R, McGlone F, 2003. Representations of pleasant and painful touch in the human orbitofrontal and cingulate cortices. *Cereb Cortex* 13(3), 308–17.
- Schultz W, 2000. Multiple reward signals in the brain. *Nature Reviews Neuroscience* 1, 199–207.
- Smith MJ, Perrett DI, Jones BC, Cornwell RE, Moore FR, Feinberg DR, Boothroyd LG, Durrani SJ, Stirrat MR, Whiten S and others, 2006. Facial appearance is a cue to oestrogen levels in women. *Proc Biol Sci* 273(1583), 135–40.
- Stoleru S, Gregoire MC, Gerard D, Decety J, Lafarge E, Cinotti L, Lavenne F, Le Bars D, Vernet-Maury E, Rada H and others, 1999. Neuroanatomical correlates of visually evoked sexual arousal in human males. *Archives of Sexual Behavior* 28(1), 1–21.
- Suomi SJ, Eisele CD, Grady SA, Harlow HF, 1975. Depressive behavior in adult monkeys following separation from family environment. *J Abnorm Psychol* 84(5), 576–8.
- Thornhill R, Gangestad SW, 1999. Facial attractiveness. *Trends Cogn Sci* 3(12), 452–460.
- Wedekind C, Furi S, 1997. Body odour preferences in men and women: do they aim for specific MHC combinations or simply heterozygosity? *Proc Biol Sci* 264(1387), 1471–9.
- Wedekind C, Seebeck T, Bettens F, Paepke AJ, 1995. MHC-dependent mate preferences in humans. *Proc Biol Sci* 260(1359), 245–9.
- Winslow JT, Hastings N, Carter CS, Harbaugh CR, Insel TR, 1993. A role for central vasopressin in pair bonding in monogamous prairie voles. *Nature* 365(6446), 545–8.
- Winston JS, Strange BA, O'Doherty J, Dolan RJ, 2002. Automatic and intentional brain responses during evaluation of trustworthiness of faces. *Nat Neurosci* 5(3), 277–83.
- Young LJ, Wang Z, 2004. The neurobiology of pair bonding. *Nat Neurosci* 7(10), 1048–54.

Adresse des Autoren

Dr. Andreas Bartels, Max Planck Institut für biologische Kybernetik, Spemannstr. 38, 72076 Tübingen, mail: andreas.bartels@tuebingen.mpg.de