

УДК 612.821

ПРОЯВЛЕНИЕ ЭМПАТИИ У ЖИВОТНЫХ

© 2025 г. М. И. Зайченко

Федеральное государственное бюджетное учреждение науки Институт высшей нервной деятельности
и нейрофизиологии РАН, Москва, 117485 Россия

e-mail: mariya-zajchenko@yandex.ru

Поступила в редакцию 18.03.2024 г.

После доработки 22.09.2024 г.

Принята к публикации 26.09.2024 г.

В обзоре рассматриваются эволюционные предпосылки эмпатического поведения. Под эмпатией подразумевается способность распознавать эмоции и внутреннее состояние других индивидуумов и совершать действия, направленные на помощь партнеру. Долгое время считалось, что проявление эмпатии свойственно только человеку и, возможно, высшим приматам. Однако экспериментальные исследования, проведенные в последние десятилетия, демонстрируют, что поведение, подобное эмпатии, в первую очередь, аффективная эмпатия, наблюдается у многих животных, включая грызунов. На грызунах эмпатия проявляется в виде эмоционального заражения, эмоциональной буферизации и просоциального поведения. В статье обсуждаются также факторы, оказывающие влияние на проявление эмпатического поведения, и вовлеченные в его реализацию структуры мозга и нейромедиаторные системы.

Ключевые слова: эмпатия, животные, социальное заражение, буферизация, эмоциональный резонанс, просоциальное поведение.

DOI: 10.31857/S0301179825010068 EDN: VFNDGT

ВВЕДЕНИЕ

Эмпатия способствует формированию социальных связей посредством межличностной социализации и помощи. Под эмпатией подразумевается способность опосредованно переживать аффективные состояния других индивидуумов, предсказывать действия других и мотивировать просоциальное (помогающее) поведение [46]. Долгое время считалось, что формы проявления эмпатии, такие как забота, утешение, целенаправленная помощь, являются способностями, специфичными для человека и, возможно, для высших приматов.

Возможность эмпатического поведения у животных, находящихся на более низких ступенях развития, в значительной степени игнорировали. Однако экспериментальные исследования, проведенные в последние десятилетия, все чаще демонстрируют, что поведение, подобное эмпатии, в первую очередь аффективная эмпатия, наблюдается у многих животных, включая грызунов. Простейшая форма эмпатии, которую можно наблюдать, определяется как способность понимать или разделять эмоциональное состояние другого индивида. Она играет существенную роль в регулировании социального поведения и модулируется предыдущим опытом [81, 84]. Результаты подобных

исследований позволяют предположить, что некоторые простые формы эмпатии, такие как социальное заражение и социальная буферизация, филогенетически достаточно древние.

Несмотря на размытые концептуальные границы представленности эмпатии из-за неоднозначной трактовки ее проявлений, современные эволюционные данные свидетельствуют о том, что существует несколько систем, лежащих в основе эмпатии. Одной из наиболее признанных и влиятельных эволюционных теорий является многоуровневая концептуализация эмпатии де Ваала [46]. Он предлагает рассматривать структуру проявлений эмпатии на примере русской матрешки (рис. 1), где выделяются три вида этой способности: эмоциональная эмпатия, простейшая форма эмпатии, включающая принятие эмоционального состояния партнера (эмоциональное заражение или еще эмоциональная мимикрия) лежат в основе всего эмпатического поведения, за которыми следует более сложный уровень – сочувственная эмпатия, включающая беспокойство о состоянии партнера и попытки улучшить это состояние, например, утешением (сочувственная забота, буферизация), и наиболее сложный уровень – когнитивная



Рис. 1. Схематическое изображение стадий формирования эмпатических реакций в виде “русской матрешки”.

эмпатия, требующая подключения более сложных когнитивных функций и включающая в себя способность разделять чувства партнера и понимать его точку зрения (“Я понимаю, что ты чувствуешь”). С психологической точки зрения, сострадание и альтруистическое поведение включены в эту форму сопереживания. [46, 83, 134]. Эмоциональное заражение описывалось у многих видов животных [39, 131], сочувственная забота и утешение были описаны у нечеловекообразных приматов и собак [38, 45], а самый высокий уровень эмпатии в модели де Ваала, включая целенаправленную помощь, исходит из когнитивной оценки состояния другого индивидуума (оценка перспективы), характерен главным образом для людей и высших обезьян [67, 68, 72]. Однако некоторые уровни когнитивной эмпатии, включающие понимание того, что вызвало дистресс у другого животного (и последующее активное подавление этого поведения с целью минимизации этого дистресса, просоциальное поведение), также наблюдались у макак-резусов и крыс [35, 113, 116].

В клинических исследованиях нарушение эмпатии наблюдается при большинстве

психиатрических состояний, включая аутизм, шизофрению, биполярное расстройство, депрессию, алекситимию, тревожное расстройство, синдром дефицита внимания и гиперактивности (СДВГ), посттравматическое стрессовое расстройство и обсессивно-компульсивное расстройство [10, 20, 23, 43, 54, 62, 114, 123, 159]. Известно, что многие неврологические заболевания, такие как болезнь Альцгеймера и связанная с ней деменция, болезнь Паркинсона и эпилепсия так же снижают эмпатию [42, 112, 161]. Отсутствие эмпатии также является одним из характерных симптомов зависимости [53, 88].

Эволюционные корни эмпатии и, следовательно, существование многих уровней эмпатической реакции были также рассмотрены в теории Десети и Ламма [41], где постулировалось, что эмпатия включает в себя как разделение эмоций, так и когнитивный контроль. Согласно их определению, аффективные репрезентации в мозге автоматически активируются перцептивным входом (сомато-сенсорная кора, структуры, связанные с восприятием эмоций), тогда как когнитивный контроль опосредуется кортикальными структурами, главным образом префронтальной корой [116].

Многие полагают, что эмпатия развилась в контексте родительской заботы, где состояние неблагополучия потомства мотивирует поведение заботы у матери (или отца?) и тем самым повышает вероятность выживания детенышей [47, 56, 134]. Если эмпатия отталкивается от материнской заботы, можно предсказать, что эмпатия будет сильнее у самок и у тех видов, у которых родительская забота в основном осуществляется самками [66].

Поведение, связанное с эмпатией, эволюционно сохраняется у многих видов и было описано как имеющее “глобальные и непосредственные” последствия [134]. “Глобальные” последствия эмпатии обеспечивают эволюционные преимущества совместного использования эмоциональных состояний, таких как большая способность извлекать уроки из социальных ситуаций (например, социальное сотрудничество, наставничество, оповещение об угрозах). “Непосредственные” последствия соответствуют текущим условиям окружающей среды, которые вызывают эмпатию, такие как психологические, нервные и физиологические триггеры.

В последнее десятилетие было дополнительно продемонстрировано существование просоциального эмпатического поведения у грызунов, такого как: а) развитие эмпатических болевых реакций (снижение болевого порога или увеличение болевых реакций) или утешения (аллогрумминг) у мышей [97], крыс [102, 105, 106] и полевок [26] во время или после социального взаимодействия с соседом по клетке, испытывающим боль или дистресс;

б) развитие эмпатических реакций страха (увеличение замирания) как у крыс [9, 24, 33, 85, 96], так и у мышей [77, 83] при наблюдении за соседом по клетке в состоянии страха; в) демонстрации приобретенной способности крыс помогать находящемуся в затруднительном положении соседу по клетке [12, 13]; г) существование способности крыс к сотрудничеству с социальным партнером в поисках пищи [109]. Просоциальное эмпатическое поведение также наблюдалось у других социальных животных, таких как птицы [50, 167] и муравьи [128]. В совокупности вполне вероятно, что сочувствие к находящемуся в бедственном положении партнеру (например, при боли, страхе и социальной потере) является высоко консервативным просоциальным поведением как у млекопитающих, так и у некоторых других социальных живых организмов [31, 47, 103].

СОЦИАЛЬНОЕ ЗАРАЖЕНИЕ

Социальное заражение — это процесс, при котором восприятие изменений в поведении у одного индивидуума автоматически активизирует те же изменения у другого индивидуума. Таким образом, это рефлексивный поведенческий процесс в контексте мотивационно значимого события. Двумя большими подотделами социального заражения являются поведенческое заражение и эмоциональное заражение. Поведенческое заражение — это спонтанное подражание, выраженное в определенных действиях и лишённое эмоциональной окраски — “все пошли, и я пошел”. Другими распространенными примерами поведенческого заражения у людей являются заразительный плач у младенцев и зевота у взрослых. Но поскольку в обзоре речь идет об эмпатии, то есть способности к сочувствию и сопереживанию, мы далее будем рассматривать лишь эмоциональное заражение. Наличие общего опыта переживания такого события у обоих индивидуумов является важным условием эмоционального заражения. Важно отметить, что эмоциональное заражение не требует способности различать, исходит ли источник аффективного переживания от самого индивидуума или от его партнера [143].

Эмоциональное заражение страхом

Ряд наблюдений свидетельствует о том, что крысы и мыши способны социально разделять состояния страха [130, 131]. Опосредованный страх проявляется при наблюдении за партнером, испытывающим чувство страха, и оказывает глубокое воздействие на поведение самого животного-наблюдателя.

Было разработано несколько моделей передачи страха у грызунов, которые различаются по степени неотвратимости угрозы [116]. В одной из моделей, впервые предложенной Черчем [35], у

животного-демонстратора вырабатывали классическую условную реакцию страха или восстанавливали память о пережитом страхе в небольшой камере без возможности убежать (неминуемая опасность), при этом у животного-наблюдателя также выявляли реакцию страха, выражающуюся в замирании. Следуя в русле этой модели, Атсак с соавторами изучали взаимодействие между двумя крысами: одна из них наблюдала, как партнер испытывал серию ударов тока по лапам. Было показано, что наблюдатели проявляли поведение замирания, когда становились свидетелями демонстрации реакции страха соседом по клетке [9]. Проявление поведения замирания у мышей, наблюдающих, как другие мыши (демонстраторы) получали повторяющиеся удары тока по лапам, отмечали в своих работах и Джеон с коллегами [76].

Социальное заражение (передача эмоционального состояния) происходит, когда индивид (наблюдатель) разделяет аффективное состояние другого индивида (демонстратора), и вызывается наблюдением или воспоминанием об аффективном состоянии демонстратора в определенной обстановке. Замирание мышей-демонстраторов и мышей-наблюдателей происходило в одно и то же время. Однако, когда мышь-наблюдатель была помещена одна обратно в ту же камеру на следующий день, она демонстрировала реакцию замирания (контекстуальная память о страхе), указывающую на то, что наблюдатели установили прямую связь между состоянием стресса партнера и конкретной обстановкой, где произошло событие [83].

Чен с коллегами обнаружили, что мыши реагируют на сигналы окружающей среды, которые предсказывают социальный дистресс, при этом частота их сердечных сокращений изменяется, когда сородичи издают вокализации, вызванные негативным воздействием, и что генетический фон существенно влияет на величину этих реакций. В частности, во время серии предварительных сеансов мыши-демонстраторы подвергались воздействию условного тона, сопровождавшегося ударом тока по лапам (условный стимул — безусловный стимул, УС-БС). Повторные опыты с мышами-демонстраторами, которых подвергали воздействию УС-БС в присутствии мышей-наблюдателей, приводили к замедлению сердечного ритма у мышей-наблюдателей линии C57BL/6J (B6), но не у мышей менее социальной линии BALB/cJ (БАЛБ) (мышы линии БАЛБ демонстрируют сниженное число социальных контактов и по большей части проявляют агрессию к партнеру). Предварительное стрессорное воздействие увеличивало реакцию замирания у мышей B6, но не у мышей БАЛБ [33].

В исследовании Гонсалес-Линкрес с соавторами мышь-наблюдатель стала свидетелем того, как знакомый сосед по клетке или незнакомец крыса, не

содержащаяся с ним в домашней клетке, получали удары электрическим током по лапам в эксперименте, который состоял из трех периодов: базовый (без ударов), тестовый (удары током) и восстановительный (без ударов током). Поведение замирания у наблюдателя было значительно усилено в течение периода тестирования, но не во время исходного уровня или восстановления, в то время как поведение замирания демонстраторов со временем усиливалось, достигая максимума в период восстановления [57].

В другой модели с опосредованным обуславливанием страха было обнаружено, что мыши-наблюдатели демонстрируют поведение замирания, наблюдая, как другие мыши-демонстраторы получают повторяющиеся удары тока по лапам. После выработки условной реакции страха путем сочетания тона с ударом тока восстановление памяти обычно приводит к выражению страха (например, замиранию на тон). Крысы-наблюдатели при действии тона в присутствии соседа по клетке, ранее выработавшего условную реакцию страха на тот же тон, избирательно демонстрировали повышенную чувствительность к этому стимулу на следующий день, что проявлялось в усилении замирания. Эти результаты показывают, что страх при извлечении памяти о перенесенном аверсивном воздействии может быть социально передан соседу по клетке [24].

В исследовании Гилмора с коллегами мышей-“демонстраторов” подвергали ежедневному иммобилизационному стрессу в течение 15 дней в непосредственной близости от мышей-“наблюдателей”, находящихся в клетке вне зоны видимости друг друга. Когда мыши-“демонстраторы” возвращались в клетку, у их партнеров-“наблюдателей” регистрировалось увеличение частоты сердечных сокращений и температуры тела по сравнению с теми мышами, которые наблюдали за нестрессированными животными [55].

Животные, содержащиеся с крысами, которые испытывали стресс от социального поражения, показали более высокий уровень социального избегания по сравнению с контрольными наблюдателями, содержащимися в другой клетке. Крысы, контактирующие с пережившим стресс партнером, также демонстрировали более высокую частоту сердечных сокращений и больший сдвиг вегетативного баланса сердца в сторону преобладания активности симпатической нервной системы. У них также отмечался повышенный уровень кортикостерона в плазме крови. Эти результаты демонстрируют, что совместное проживание с крысой, подвергающейся социальному стрессу, оказывает физиологическое и поведенческое воздействие на партнера [29].

Передача страха между крысами также может происходить посредством социального взаимодействия в отсутствие прямого наблюдения, например, во время контакта с партнером, недавно испытывавшим страх. В лаборатории Кнапски на крысах была разработана экспериментальная модель передачи эмоциональной информации между субъектами [95]. В этой модели крыс размещали парами, и одного члена пары (“демонстратора”) удаляли и вырабатывали у него условную реакцию страха. После выработки такой реакции обученному животному разрешается взаимодействовать со своим наивным партнером по клетке (“наблюдателем”). Было показано, что страх демонстратора социально передается наблюдателю, что приводит как к усилению у них исследовательского поведения, так и к появлению паттерна активации белка *c-Fos* в миндалине, аналогичного паттерну обученных демонстраторов [95].

Чтобы понять механизмы, с помощью которых животные, которым не угрожает прямая опасность, разделяют эмоции партнера, в другом исследовании Кнапска с соавторами использовали модель передачи страха между субъектами при социальном взаимодействии. Изучались поведенческие эффекты социально передаваемого страха. Было обнаружено, что во время взаимодействия с партнером, недавно испытывавшим состояние страха, наблюдатели и демонстраторы проявляют скорее социальное исследовательское поведение, чем агрессивное. Обучение и память в задаче двустороннего избегания, вызванного электрическим ударом по лапам, облегчаются у крыс, взаимодействовавших с партнером, у которого выработан условный страх. Краткое социальное взаимодействие с недавно пережившим страх партнером непосредственно перед выработкой условной реакции страха увеличивает условное замирание, измеренное на следующий день. Было показано, что наблюдаемые эффекты не были обусловлены повышением болевой чувствительности, вызванной стрессом. В совокупности эти данные свидетельствуют о том, что краткое социальное взаимодействие с соседом по клетке, который подвергся обучению при действии негативных стимулов, способствует выработке аверсивного обучения у наивного животного. Авторы утверждают, что социально переданный страх — это адаптация, которая способствует защитному поведению в потенциально опасных ситуациях в окружающей среде [96].

Передача чувства боли

Не только страх, но и боль может быть передана между знакомыми крысами благодаря эмпатической реакцией. Опосредованно ощущаемая боль, способность чувствовать, распознавать и понимать негативные эмоции, связанные со страхом или болью, других особей, постепенно была признана

общей чертой как у людей, так и у грызунов, однако лежащие в основе нейронные и молекулярные процессы в значительной степени остаются неизвестными. Наблюдение за другими индивидуумами, испытывающими боль, приводит к изменениям в ощущении боли, называемым “сопереживанием боли”. В 2006 году Лэнгфорд с коллегами [97] продемонстрировали социальную модуляцию боли в реальном времени на мышах. Мыши, которым попарно предъявляли болевой стимул (0.9% уксусную кислоту в тесте на сокращение брюшной полости) и тестировали в парах, демонстрировали более высокий уровень болевого поведения, что выражалось в характерном поведении – извивании, по сравнению с ситуацией, когда они получали инъекцию уксусной кислоты изолированно. Наблюдение за соседом по клетке, которому вводили уксусную кислоту, также вызвало термическую гипералгезию у мышей – наивных наблюдателей. В лаборатории Карилло [30] обнаружили, что простое наблюдение за соседом по клетке, находящимся в бедственном положении, вызывало кратковременную вегетативную сердечную реакцию.

При наблюдении за конспецификом, испытывающим боль, изменяются как сенсорные, так и аффективные аспекты восприятия боли. Крысы, наблюдавшие за болевыми реакциями соседа по клетке, имели более низкий порог чувствительности к вредоносным стимулам по сравнению с контрольной группой. Они также демонстрировали повышенную аффективную реакцию на болевые стимулы и усиление тревожно-подобного поведения [127]. Было обнаружено, что чувство боли, испытываемое крысой, также может быть разделено ее соседом по клетке через 30 минут после социального взаимодействия, что проявляется в длительном снижении болевого порога и усилении болевых реакций (эмпатическая память) [32, 126].

В работе Киёкава [94] чувство боли было передано посредством наблюдения от брата-демонстратора, которому было сделано пять инъекций формалина, наивному брату-наблюдателю. Ноцицептивные реакции были значительно повышены в группах, наблюдавших за болевыми реакциями партнера. Повышенную чувствительность к механической боли после наблюдения за испытывающим боль демонстратором после 30-минутного парного иницирующего социального взаимодействия также описали Лю с соавторами [105]. Могил с коллегами сообщили об изменениях в болевой реакции после воздействия вредоносными стимулами соседю по клетке. Они обнаружили, что первые животные, взятые из клетки, имели более высокий болевой порог по сравнению с животными, взятыми из той же клетки после возвращения первого животного в клетку [119, 120]. Эти результаты продемонстрировали, что болевая реакция

изменяется после наблюдения за конспецификом, испытывающим чувство боли [126].

Аналогичным образом, при использовании теста на сокращения брюшной полости при введении уксусной кислоты, что визуально проявляется в характерной реакции “извивания”, в исследовании Луа с соавторами было показано, что крысы, наблюдавшие за мучениями партнера, демонстрировали двустороннюю гиперчувствительность к механической боли и усиленную реакцию “извивания”, вызванную введением им, в свою очередь, уксусной кислоты. Они также увеличили груминг, направленный на партнера, получившего внутрибрюшинную инъекцию уксусной кислоты (аллогруминг), во время парного социального взаимодействия по сравнению с крысами, которые не являлись наблюдателями [106].

В экспериментах на крысах было показано, что после иницирования взаимодействия с соседом по клетке, испытывающим боль, вызванную подкожной инъекцией пчелиного яда, наивная крыса-наблюдатель продемонстрировала повышенную чувствительность к механической боли, что проявлялось в снижении механического порога отведения конечностей с обеих сторон. Однако чувствительность к боли, вызываемой нагреванием, оцененная по термической задержке отведения лапы, не была изменена. Авторы объясняют это активацией норадренергической системы locus coeruleus, которая избирательно повышает экспрессию рецептора P2X3 в ганглиях дорсального корешка спинного мозга и способствует механической гиперчувствительности, связанной с сочувствием к боли, у крыс [102, 106].

Ли с соавторами [103] оценивали выраженность реакции у наивного наблюдателя на болевые воздействия, примененные к демонстратору, соседю по клетке после 30-минутного затравочного парного социального взаимодействия. Крысам-демонстраторам предъявляли четыре модели болевого воздействия: пчелиный яд, формалин, полный адьювант Фрейнда и щадящее повреждение нерва. Тесты на пчелиный яд и на формалин характеризуются визуально идентифицируемым болевым поведением сразу после воздействия, в то время как модели с использованием адьюванта Фрейнда и щадящего повреждения нерва характеризуются отсроченным возникновением вызванной гиперчувствительности к боли и менее идентифицируемыми визуально болевыми реакциями. После введения пчелиного яда и формалина гиперчувствительность к эмпатической механической боли выявлялась на обеих задних лапах у крыс-наблюдателей. Однако гиперчувствительность у наблюдателей не развивалась после социального взаимодействия с демонстратором сразу после введения адьюванта Фрейнда или через 2 ч после введения пчелиного яда, когда болевое поведение полностью

исчезло. Гиперчувствительность у наблюдателей была частично ослаблена при социальном взаимодействии с демонстратором, которому вводили обезболивающее, и его болевая реакция была значительно подавлена. Более того, повторное болевое воздействие на демонстратора усиливало гиперчувствительность у наблюдателей. Наконец, социальная передача гиперчувствительности к боли была также выявлена у наблюдателя, содержащегося в паре с конспецификом, испытывавшим действие адьюванта Фрейнда и повреждение нерва. Результаты предполагают, что развитие гиперчувствительности у крыс-наблюдателей будет определяться не только степенью знакомства (длительностью периода совместного проживания), но и визуально идентифицируемыми выражениями боли у социальных партнеров в течение короткого периода демонстрации болевого поведения. Однако визуально неидентифицируемая боль также может быть передана наивному соседу по клетке, когда его содержат в паре с находящимся в бедственном положении сородичем. Таким образом, социальная передача боли между знакомыми крысами зависит не только от выражения реакции боли социальными партнерами, но и от времени, которое пары проводят в общении. Такая модель социальной передачи боли на крысах является высокостабильной, воспроизводимой и валидной моделью для изучения нейронных механизмов сопереживания у животных [103].

Активация системы опиоидных рецепторов ослабляет реакции, подобные сопереживанию. Хроническое воздействие морфина может изменить эмпатию к боли через аффективные, а не сенсорные болевые пути. Животные, наблюдавшие за болевыми реакциями партнера, получали либо физиологический раствор, либо морфин. В заднюю лапу крысы-демонстратора вводили подкожно формалин. Для оценки сенсорной боли использовались тесты “горячая пластинка” и “щипок за хвост”, условное отвращение к месту также измерялось как показатель аффективного болевого компонента. Хроническое воздействие морфина закономерно привело к снижению уровня тревожности в тестах “приподнятого крестообразного лабиринта” и “открытого поля”, по сравнению с контрольными животными, наблюдавшими за страданиями партнера. При анализе сенсорного чувства боли отмечали гипералгезию, вызванную морфином, в то время как в парадигме условного отвращения места у животных, получавших морфин, наблюдалось снижение аверсии по сравнению с животными после инъекций физиологического раствора [127].

В другом эксперименте крысе делали инъекцию формалина в заднюю лапу пять раз в течение девятидневного периода, а сосед по клетке наблюдал за болевыми реакциями партнера после введения физиологического раствора, морфина или антагониста опиоидных рецепторов налоксона. У

животных-наблюдателей оценивали болевое и тревожное поведение, локомоторную активность, чувство равновесия и мышечную силу. Наблюдение за страдающим соседом по клетке усилило тревожное поведение и снизило тепловой болевой порог у животных-наблюдателей. Введение морфина обратило эти эффекты вспять, а налоксон не повлиял на реакции [125]. Подобные результаты об отмене анальгезирующими агентами передачи болевой эмпатии сообщались и в работах других исследователей [136, 155].

СОЦИАЛЬНАЯ БУФЕРИЗАЦИЯ

Наличие знакомого партнера может не только способствовать передаче негативных эмоций и состояний, но также и облегчать их. При определенных условиях присутствие партнера или опосредованное обучение может ослаблять некоторые формы страха и тревожности [44, 115]. Такое снижение стрессовых реакций на широкий спектр раздражителей называется “социальной буферизацией”. Еще в середине прошлого века в экспериментах Давица и Мэсона [40] было показано, что крысы, протестированные в группах, меньше замирали после болезненных ударов током по сравнению с крысами, протестированными в одиночку [83]. Присутствие конспецифика, особенно знакомого и дружелюбного [92], снижает уровень стресса, ослабляет поведенческое возбуждение (например, реакцию замирания на вредоносную стимуляцию) и ускоряет восстановление после травмы.

Это явление “социальной буферизации”, было подробно изучено Ясуси Киекавой и его сотрудниками. В серии исследований они показали, что у грызунов социальное взаимодействие с наивным индивидуумом оказывает модулирующее воздействие на поведение животных, находящихся в состоянии стресса. Когда крыс с выработанной условной реакцией страха подвергали воздействию условного стимула вместе с сопровождающим их конспецифичным животным, гипертермия, вызванная стрессом, поведенческая реакция страха (замирание) и экспрессия белка *c-Fos* в паравентрикулярном ядре были ослаблены. Было обнаружено, что поведенческий результат зависит от типа и времени взаимодействия (т. е. парное воздействие стрессором по сравнению с парным размещением после воздействия током) и что основной модальностью, ответственной за эффект, является обоняние [89, 93]. Совместное проживание в течение 24 ч с незнакомой крысой после выработки условной реакции страха на звуковой стимул привело к подавлению гипертермии, вызванной стрессом, но не к реакции замирания, а также к увеличению экспрессии *c-Fos* в латеральном ядре миндалины и вентролатеральном околоводопроводном сером веществе. С другой стороны, одновременное

воздействие током на обеих крыс снижало поведенческую, но не вегетативную реакцию и повышало экспрессию с-Fos в базальном ядре миндалины и инфраламбической области префронтальной коры. Крысы, которых содержали в паре, а затем и подвергали воздействию в паре, не проявляли никаких поведенческих, вегетативных или нервных реакций страха [90, 115].

В другой работе этой же лаборатории крысам с выработанной условной реакцией страха и необученным крысам предъявляли условный раздражитель с крысой-партнером, помещенным в ту же камеру (эксперимент 1) или отделенным перегородкой из проволочной сетки (эксперимент 2). В эксперименте 1 у обученных крыс-наблюдателей отмечался повышенный аногенитальный контакт и аллогрумминг, которые сопровождалась повышенной экспрессией белка с-Fos в паравентрикулярном ядре гипоталамуса и центральной миндалине. Эти результаты свидетельствуют о том, что такие крысы взаимно влияли друг на друга во время социальной буферизации. Напротив, в эксперименте 2 значимых различий между обученными и необученными крысами не наблюдалось. Эти результаты свидетельствуют о том, что партнер не смог получить достаточный сигнал от конспецифика за перегородкой из проволочной сетки, необходимого для демонстрации четких изменений в поведении и экспрессии с-Fos. Взятые вместе, текущие результаты показывают, что имеют место взаимные изменения во время социальной буферизации условных реакций страха у самцов крыс [91, 94].

Карвица с коллегами изучали паттерны общения в аверсивной социальной ситуации с регистрацией ультразвуковой вокализации, которая является одной из древнейших эволюционных форм общения животных. Известно, что у крыс частота ультразвуковой вокализации в диапазоне от 18 до 28 кГц отражает негативное эмоциональное состояние, такое как дистресс, дискомфорт или тревога. Звуки же в районе 50 кГц производятся при положительном эмоциональном состоянии [81]. Была использована поведенческая модель, в которой одно животное, наблюдатель, становится свидетелем того, как его сосед по клетке, демонстратор, испытывает серию легких электрических ударов током. Изучили влияние опыта воздействия током у наблюдателя и влияние предупреждающего звука (издаваемого незадолго до удара) на коммуникацию. Эти эксперименты показали, что такое предупреждение, по-видимому, повышает уровень возбуждения, что дифференцирует реакции в зависимости от предыдущего опыта. Это можно определить по испусканию характерных сигналов частотой 22 кГц длительностью менее 100 мс. Две крысы издавали сигналы, которые накладывались друг на друга по времени. Анализ этих совпадений показал, что в “предупрежденных” парах с

наивным наблюдателем звуки с частотой 22 кГц были смешаны с вокализациями с частотой 50 кГц. Этот факт в сочетании с высокой долей сигналов на очень высокой частоте (около 50 кГц) наводит на мысль о наличии феномена социальной буферизации. Частые перекрытия на частоте 22 кГц были в основном обнаружены в парах “предупрежденных” с опытным наблюдателем, что может свидетельствовать о возможном заражении страхом при наблюдении за партнером, находящимся в состоянии дистресса [81].

Облегчение негативного эмоционального состояния при социальном контакте продемонстрировано и в ряде других исследований. Так, было показано, что крысы, помещенные в новые условия, демонстрируют более низкие уровни и стрессорных поведенческих реакций, и кортикостерона в плазме крови при соседстве с компаньоном [99, 101]. Эффект социальной буферизации также наблюдался, когда крыс воссоединяли с ранее физически отделенной крысой (в клетке) [99, 111].

Уровень болевого поведения был повышен у мышей, подвергшихся воздействию низкой концентрации формалина в паре с соседом по клетке, получившим высокую дозу, тогда как мыши с высокой дозой показали сниженный уровень боли при наблюдении за соседом по клетке, получившим низкую дозу. Кроме того, авторы обнаружили обезболивающий эффект, когда мышь-наблюдатель была в паре с интактным незнакомым самцом мыши. Это приводит к предположению, что социальная угроза со стороны незнакомого самца мыши снижает болевое поведение [97].

Предварительный контакт с не подвергнутым выработке реакции страха конспецификом уменьшал последующую долгосрочную, но не кратковременную контекстуальную память о страхе у мышей, оставляя нетронутой выработанную реакцию страха в ответ на новый контекст или сигнал. На этот эффект оказывала существенное влияние интенсивность тока [63].

После воссоединения со знакомым партнером, который подвергся воздействию стрессора, высокосоциальные степные полевки демонстрируют повышенное аллогрумминг-поведение (у грызунов аллогрумминг — это социальная активность, при которой одна особь неоднократно вылизывает область головы / шеи / рта / уха у другой особи), направленное на попавших в беду сородичей [26], и этот избирательный аллогрумминг может привести к эффекту социальной буферизации (смягчению) эмоциональных реакций, вызванных стрессом у демонстраторов [106]. В работе Кнапска с коллегами было показано, что когда крыс воссоединяли с недавно попавшим в беду конспецификом, они направляли на него в 10 раз больше реакций аллогрумминга по сравнению с крысами, которые

воссоединились с не попавшим в беду партнером [96].

ПРОСОЦИАЛЬНОЕ ПОВЕДЕНИЕ

Наблюдения этологов свидетельствуют о том, что взаимоотношения между членами одного и того же сообщества животных носят весьма сложный характер. Большой интерес представляют реакции подражания и так называемой взаимопомощи, которые, по мнению Ч. Дарвина [39] и П. Кропоткина [5], относятся к числу важнейших факторов, способствующих сохранению вида. В последнее время эта проблема стала привлекать внимание и физиологов. Одной из форм взаимопомощи является просоциальное поведение. Просоциальное поведение – это действие, совершаемое одним индивидуумом для удовлетворения потребностей другого или улучшения его благополучия. Некоторые формы просоциального поведения, такие как утешение или целенаправленная помощь, могут быть результатом эмпатии [9, 88, 173]. Подобно эмоциональному заражению, просоциальное поведение опирается на “согласование состояний” между индивидами. Однако в отличие от эмоционального заражения оно связано исключительно с аффективным состоянием индивидов, в отличие от рефлексивной поведенческой реакции. Таким образом, способность отличать себя от других является здесь ключевой чертой [130, 134].

Освобождение партнера из удерживающего устройства

В 1959 г. экспериментальное исследование Черча продемонстрировало, что крыса, обученная получать пищевое вознаграждение, нажимая на рычаг, прекращала нажатия, когда другая крыса в соседней клетке получала удар током. Это исследование показало, что крысы способны распознавать аффективные состояния других особей и разделять их [35, 83].

В ситуации, когда крыса может выбирать между двумя рычагами, обеспечивающими равное количество пищи, но при этом нажатие на один из них дополнительно наносит удар током соседнему конспецифику, крысы уменьшали использование этого рычага. При этом крысы сокращают использование рычага, причиняющего вред соседу, когда он доставляет вдвое, но не втрое большее количество гранул, чем рычаг, не причиняющий вреда, таким образом устанавливая границы величины неприятия вреда партнеру [70].

Крысы давали больше пищи партнерам, с которыми они взаимно сотрудничали, нажимая на рычаг для получения ими пищи, чем крысам, не склонным к сотрудничеству. Склонность проводить различие между полезными и непригодными

социальными партнерами зависела от применяемых усилий: чем больше энергозатрат требовалось для добывания еды социальному партнеру, тем меньше была помощь, оказываемая несотрудничающим крысам, по сравнению с сотрудничающими. Кроме того, подопытные крысы оказывали больше помощи голодным конспецификам, которые были худыми или в плохом состоянии, чем сытым партнерам по эксперименту [144].

Чтобы исследовать корни просоциальности у млекопитающих, Бен-Ами Бартал с коллегами разработали тест “помогающего поведения”, парадигму, в которой крысы сталкиваются с конспецификом, запертым в ограниченном пространстве. Освободить партнера можно только открыв задвижку снаружи. В ходе повторных тестовых сессий крысы под действием сигналов от пойманного в ловушку соседа по клетке учатся открывать дверь в удерживающее устройство, тем самым помогая запертой крысе освободиться [12] (рис. 2, а).

Чтобы проверить наличие эмпатически мотивированного просоциального поведения у грызунов, свободную крысу помещали на арену с соседом по клетке, заключенным в ограничитель. После нескольких сеансов свободная крыса научилась намеренно и быстро открывать ограничитель и

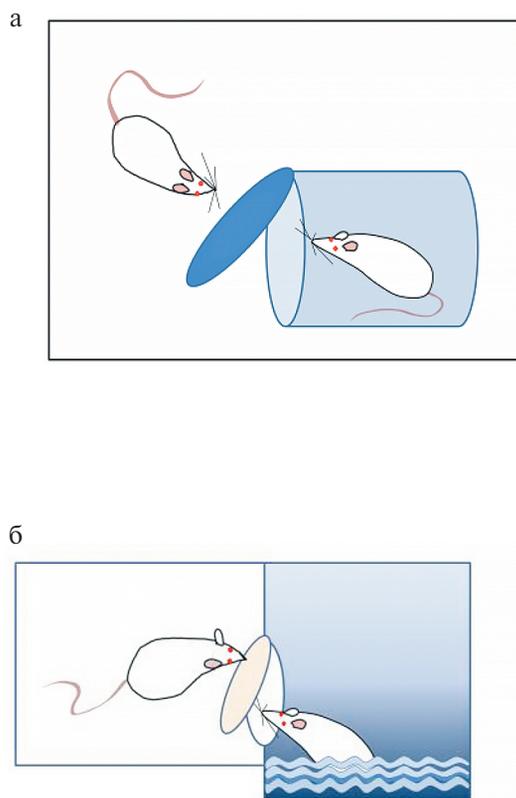


Рис. 2. Виды просоциального поведения: **а** – освобождение партнера, запертого в ловушке; **б** – спасение из “мокрого места”.

освобождать соседа по клетке. Крысы не открывали пустые или содержащие неодушевленные предметы устройства. Они освобождали заключенного в ограничитель партнера даже тогда, когда социальные контакты были предотвращены. Когда открывание дверки ограничителя для освобождения соседа по клетке сравнивали с открыванием дверки для получения шоколада, содержащегося во втором ограничителе, крысы открывали оба ограничителя и обычно делились шоколадом. Таким образом, крысы ведут себя просоциально в ответ на реакции дистресса сородича, что является убедительным, по мнению авторов, доказательством биологических корней эмпатически мотивированного поведения помощи [12].

Для того, чтобы определить, мотивирует ли аффективная реакция открытие двери ограничителя, крысам перед исследованием в тесте на помогающее поведение вводили бензодиазепиновый анксиолитик мидазолам. Крысы, получавшие мидазолам, в меньшей степени помогали партнеру, чем крысы с введением физиологического раствора или крысы без инъекций. Тем не менее крысы, получавшие мидазолам, открывали ограничитель, содержащий шоколад, что подчеркивает социально специфичные эффекты анксиолитика. Чтобы определить, препятствует ли мидазолам оказанию помощи посредством симпатолитического эффекта, вводили антагонист бета-адренергических рецепторов надолол. Надолол не препятствовал оказанию помощи конспецифику. Кортикостероновый ответ крыс, наблюдавших, запертым в клетке сородичем, был измерен и сопоставлен с последующим поведением крыс, направленным на оказание помощи. Крысы с наибольшим увеличением уровня кортикостерона показывали слабое стремление к помощи, а крысы, чей уровень кортикостерона изменялся меньше, демонстрировали наиболее последовательную помощь с наименьшей задержкой. Эти данные обсуждаются с точки зрения их значения для взаимодействия между стрессом и просоциальным поведением. Результаты этих экспериментов также показали, что помощь запертой в ограничителе крысе имеет большую мотивационную ценность, чем предпочитаемое подкрепление, такое как шоколад. В целом эта серия экспериментов ясно демонстрирует фундаментальную роль аффекта в мотивации просоциального поведения у грызунов и необходимость того, чтобы помощник резонировал с аффектом жертвы [14]. Было показано, что крысы открывали дверцу ограничителя чаще и с более короткими задержками, когда в ограничителе находился сосед по клетке, чем когда ограничитель был пуст, но реже и с более длительными задержками, чем когда в ограничителе содержалась пища. Включенный в исследование тест на определение влияния уровня освещенности на открывание дверей не выявил никакого эффекта [17].

Подобные эксперименты с освобождением закрытого в ограничителе животного были проведены и в других лабораториях. Однако некоторые авторы по-разному интерпретируют полученные результаты, не всегда считая эмпатию причиной такого “помогающего” поведения. В лаборатории Уэно было показано, что испытуемые мыши выпускали как соседей по клетке, так и незнакомых мышшей, но не занимались вскрытием пустых ограничителей. Кроме того, крысы не пытались открыть ловушку в условиях, когда запертый конспецифик был подвергнут анестезии [163]. Наличие конкурентной мотивации оказывало влияние на помогающее поведение. Голодные мыши открывали ограничители с пищей, прежде чем начать освобождать запертых в ловушке сородичей. Интересно, что когда испытуемая мышь сталкивалась с двумя сдерживаемыми в ограничителе мышами, задержка открытия крышки второго ограничителя была значительно больше, чем задержка открытия крышки первого. Кроме того, некоторые мыши не смогли открыть крышку второго ограничителя в течение времени тестирования. На это увеличение латентности не влияло присутствие других подопытных мышшей, которые могли свободно перемещаться в клетке. Испытуемая мышь могла заходить в ограничитель и оставалась там в течение длительного времени. Это можно было бы объяснить возможностью того, что интерес к входу в ограничитель, в котором содержался первый партнер по клетке, был выше, чем интерес к открытию второго ограничителя. Если поведение грызунов, похожее на спасение, было основано на сопереживании, как предполагалось в предыдущих работах, задержка открытия крышки не должна была отличаться у первого и второго соседей по клетке. Было также обнаружено, что мыши проявляли равные предпочтения к запертым и свободно перемещающимся сородичам. Авторы предполагают, что в данном случае реакция освобождения конспецифика обусловлена скорее исследовательским поведением, чем желанием облегчить состояние партнера [163].

Также при анализе результатов исследований по освобождению конспецифика из ограничителя возник вопрос, освобождает ли партнер пойманную крысу из удерживающего устройства вследствие эмпатической мотивации или же из-за стремления к социальному контакту. Для решения этой проблемы Хачига [64] предложил экспериментальную модель, в которой крыса в лабиринте могла выбирать между входом в одну пустую камеру и входом в другую камеру, что приводило к освобождению крысы, запертой в удерживающее устройство. Крысы предпочитали камеру с запертой крысой пустой камере. Во второй серии экспериментов крысам давали возможность выбора между освобождением крысы, запертой в удерживающем устройстве в одном целевом боксе, и

посещением другой, незапертой крысы во втором целевом боксе. Крысы не проявляли предпочтения между альтернативами. В третьей серии крысы выбирали между целевым боксом, содержащим крысу с открытым удерживающим устройством, и пустым целевым боксом. Крысы предпочитали крысу с открытой удерживающей камерой пустому целевому боксу. Эти результаты подтверждают объяснение реакции освобождения крысы из удерживающего устройства притягательной силой социального контакта [146], а не интерпретацию этой реакции как эмпатически мотивированной [12, 64, 147].

В опытах Уэна с коллегами также изучались мотивы, лежащие в основе подобного помогающего поведения среди мышей. Мыши проявили высокий интерес к камере, в которой был заключен сосед по клетке, и отдали предпочтение пребыванию в этой камере, а не спасению товарищей по клетке. Окситоцин, который усиливает эмпатию, не оказал никакого влияния на поведение при открывании крышки. Таким образом, авторы полагают, что помогающее поведение мышей основано не на эмпатии, а связано с социальным интересом к соседу по клетке и самой “ловушке”. Эти результаты свидетельствуют о том, что поведение грызунов, открывающих крышки камер, не может убедительно доказывать наличие просоциального поведения [163].

Суммируя результаты исследований по освобождению конспецифика из ограничивающего устройства, можно констатировать, что: (1) крысы большую часть времени открывали ограничительное устройство, чтобы освободить сородичей; (2) знакомство с запертой крысой или прошлый опыт нахождения в “ловушке” не улучшили эффективность высвобождения; (3) после серии испытаний в присутствии запертого конспецифика свободно-подвижная крыса продолжает открывать контейнер, даже если он пуст; (4) в целом эффективность открывания устройства улучшается во всех испытаниях и фазах, напоминающая кривые обучения; (5) если первая серия испытаний проводится с пустым ограничителем, поведение его открывания не наблюдается и является ослабленным в последующих испытаниях с запертым животным; (6) стремление исследовать ограничительное устройство и тяга к социальному контакту, по-видимому, не являются ключевыми мотиваторами поведения, направленного на освобождение сородича, хотя и играют определенную роль. Таким образом, результаты не подтверждают, что поведение, направленное на открытие удерживающего устройства, связано исключительно с эмпатической мотивацией. Хотя может быть задействовано множество факторов, и результаты исследований предполагают, что обучение задаче, инициированное (и, возможно, усиленное) присутствием запертого конспецифика, может действовать как мотиватор [147]. Большинство экспериментаторов сходится во мнении о

необходимости проведения дальнейших исследований, чтобы полнее понять механизмы и факторы мотивации, определяющие высвобождающее поведение.

В ситуации с освобождением запертого в ограничителе партнера, крысы, по-видимому, учитывают собственные затраты и потенциальные выгоды для себя при принятии решения о помощи, что вносит свои коррективы при взаимном сотрудничестве. Таким образом, факторы, которые, как считалось, в значительной степени ограничиваются социальным поведением человека, по-видимому, влияют и на поведение других социальных животных, несмотря на широко распространенный скептицизм. Таким образом, эти результаты проливают новый свет на биологическую основу взаимности. [146].

Эмоциональный резонанс

П.В. Симоновым для изучения эмпатического поведения животных была предложен метод “эмоционального резонанса”. Суть этого метода заключалась в предоставлении испытуемому выбора между нахождением в этологически более привлекательном небольшом темном помещении (“домике”), что сопровождалось электроболовым раздражением партнера-”жертвы”, помещенного в соседнюю звукопроницаемую камеру, и пребыванием в непредпочитаемом хорошо освещенном пространстве, но без сопутствующего электроболового раздражения другой особи. Таким образом создавалась конкуренция между двумя мотивациями: стремлением к собственной безопасности и избавлением партнера от болевого воздействия. Часть животных в этой ситуации начинала избегать крика “жертвы”, переходя в светлое пространство [6] (рис. 3).

Такие же результаты были получены в опытах на собаках, где удалось выработать условную реакцию, ведущую к прекращению оборонительного возбуждения партнера [7]. В качестве мотивационной основы эмпатии в данном случае можно выделить альтруистическую эмпатию, сопровождающуюся помогающим поведением, и эгоистическую эмпатию – затаивание, вызванное опосредованной реакцией страха.

П.В. Симонов предлагал два возможных объяснения такому поведению. Первое состоит в том, что негативное эмоциональное состояние (“эмоциональный резонанс”) в ответ на сигналы, исходящие от партнера-”жертвы”, возникает только у избегающих крика партнера крыс и не возникает у неизбегающих. Второй вариант предполагает, что эмоционально-негативное возбуждение при крике “жертвы” имеет место в обоих случаях как у избегающих, так и у неизбегающих крыс. Различна лишь форма поведенческого реагирования

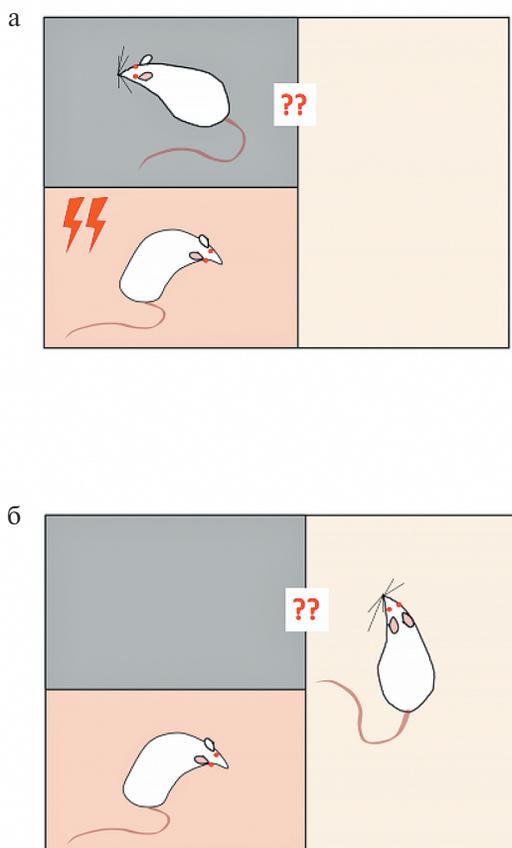


Рис. 3. Варианты поведения крыс в установке “эмоциональный резонанс”: *а* – нахождение в темном “домике”, сопровождающееся ударами тока крысы-партнера; *б* – нахождение в непредпочитаемом светлом пространстве, что избавляет партнера от электроболевого воздействия.

(активно-оборонительный тип у крыс, избегающих крика, и пассивно-оборонительный тип у неизбегающих) [6]. Чтобы проверить эти гипотезы, М.И. Зайченко с соавторами изучала реакцию нейронов эмоциогенных зон мозга крыс на крик партнера-жертвы в сопоставлении с реагированием тех же нейронов на эмоционально-негативные и эмоционально-позитивные состояния. Результаты экспериментов показали, что реакция нейронов крыс, избегающих крика партнера, на болевую вокализацию совпадала с реакцией при эмоционально-негативном состоянии. Реакция нервных клеток неизбегающих животных на крик либо отсутствовала, либо была сходна с той, которая наблюдалась при эмоционально-положительных состояниях [2, 3]. Авторы приходят к заключению о том, что реакцию избегания крика “жертвы” мотивирует эмоционально негативное состояние, возникающее под влиянием этого крика у исследуемого животного. У неизбегающих крыс этот механизм ослаблен. Более того, можно предполагать, что сочетание крика партнера с отсутствием

каких-либо непосредственных негативных воздействий на саму такую крысу создает у последней эмоционально-позитивное состояние собственного благополучия.

Феномен “эмоционального резонанса” зависит от социального ранга исследуемой крысы. Наиболее чувствительны к крику боли доминанты – 75 % из них предпочитают находиться в аверсивном для крыс открытом пространстве, в то время, как все животные, занимающие самое низкое положение в групповой иерархии, почти все время проводят в маленьком затемненном “домике”, пребывание в котором сопровождается раздражением партнера (Симонов, 1998). В опытах Дельгадо [1] на приматах (1968) в условиях, когда нажатие на рычаг приводило к одновременной подаче пищевого подкрепления и болевому раздражению другой особи, только у вожака наблюдалось торможение пищевого инструментального рефлекса; другие обезьяны продолжали нажимать на рычаг и получать пищевое подкрепление. Результаты экспериментов М.И. Зайченко с соавторами показали, что способность крыс избегать негативного воздействия на партнера коррелирует со степенью импульсивности. Высокоимпульсивные животные с большей вероятностью избегают крика партнера по сравнению с низкоимпульсивными [4].

Освобождение партнера из сырого помещения

Сато с коллегами предложили экспериментальную модель, в которой одну крысу помещали в резервуар с водой, а другая могла помочь ей выбраться из воды в сухое место, открыв дверь с помощью рычага. Крысы быстро научились освобождать промокшего партнера из воды, нажимая на рычаг, чтобы впустить его в безопасное место (рис. 2, б). Дополнительные тесты показали, что крысы не любят находиться в сыром месте и что особи, которые ранее подвергались намоканию, быстрее учились помогать соседу по клетке, чем те, которые никогда с такой ситуацией не сталкивались. Характерно, что крысы не открывали дверь партнеру, не находящемуся в бедственном положении. В дополнительной серии экспериментов крыс заставляли выбирать между открыванием двери, чтобы помочь попавшему в беду соседу по клетке, и открыванием другой двери, чтобы получить пищевое вознаграждение. Независимо от того, как они научились открывать дверь, в большинстве тестовых испытаний крысы предпочли помочь соседу по клетке, прежде чем получить пищевое вознаграждение. Это свидетельствует о том, что в данном эксперименте относительная ценность помощи партнеру больше, чем ценность пищевого вознаграждения [140].

Шварц с коллегами поставили под сомнение утверждение Сато о том, что выпуск мокрой крысы на сухую землю мотивирован эмпатией. В

эксперименте Шварца крысы, находящиеся в лабиринте, предпочли рукав, посещение которого позволяло выпустить крысу, стоящую в луже воды, на сухую поверхность, а не крысу, уже стоящую на сухой поверхности. Авторы предполагают, что предпочтение высвобождения мокрой крысы поддерживалось двумя отдельными мотивами: (а) социальным контактом, предлагаемым выпущенной крысой, и (б) усиливающей опасностью близости к воде [145].

Чтобы продемонстрировать прямое, а не косвенное эмпатическое поведение в отсутствие социального взаимодействия, Кокс и Райхель модифицировали предыдущую модель, добавив третий, физически отделенный, но визуально прозрачный, перфорированный отсек к двухкамерной установке. Вытягивая цепь для поднятия дверцы, наблюдатель мог позволить партнеру перейти в отдельный сухой отсек в отсутствие физического социального взаимодействия. Наблюдатели научились помогать конспецифику даже без прямого социального контакта, хотя и исключительно тогда, когда партнер находился в бедственном положении. Эта процедура критически зависит от присутствия пострадавшего партнера, о чем свидетельствует неспособность наблюдателей выработать стабильную реакцию либо на пустую влажную камеру, либо на неодушевленную “поддельную крысу”. Используя эту новую процедуру, Кокс и Райхель расширили ранее установленные методы изучения эмпатического поведения, устранив прямое физическое социальное взаимодействие как потенциальную помеху [166].

ФАКТОРЫ, ВЛИЯЮЩИЕ НА ПРОЯВЛЕНИЕ ЭМПАТИИ

Влияние предыдущего опыта

Наличие предыдущего опыта переживания соответствующего воздействия у наблюдателя может играть важную роль в индукции эмпатии к страху и боли как у крыс, так и у мышей. Членство в группе и предыдущий социальный опыт важны для инициации помогающего поведения [30, 115]. Предыдущий опыт воздействия эмоциональных стимулов почти удваивает реакцию эмоционального заражения страхом у крыс, в то время как у мышей, подвергшихся предварительному воздействию, никакие изменения обнаружено не было [71].

Крысы, которые ранее испытывали, например, удары током [9] или боль, вызванную введением раздражающих веществ [14], демонстрируют более сильные реакции на наблюдаемую у партнера схожую аверсивную стимуляцию. Сравнительная реакция наблюдателей с предыдущим опытом удара током или без него, Атсак [9] исследовал роль предшествующего опыта как модулятора эмпатии.

Было показано, что крысы, ранее испытывавшие удары током, демонстрируют замещающее поведение замирания при наблюдении за тем, как сосед по клетке испытывает удары током. Этот эффект отсутствовал у контрольных наивных животных.

В ряде исследований [102, 103] было продемонстрировано, что предшествующий болевой опыт может вызвать сочувствие к боли у незнакомых крыс-наблюдателей во время и после инициирующего парного социального взаимодействия с конспецификом с болевым синдромом, что не было замечено у наивных незнакомых наблюдателей. Как следствие, наблюдатель, у которого ранее был подобный болевой опыт, имел меньшую латентность, большую длительность и количество посещений для утешения, чем наивные наблюдатели. Таким образом, крысы с опытом переживания боли испытывали больше эмпатического беспокойства (или проявляли поведение утешения по отношению к партнеру), когда наблюдали реакцию боли как у знакомых, так и у незнакомых сородичей. Этот результат предполагает, что нейронные корреляты поведения утешения сильно консервативны и могут быть изменены аналогичным прошлым опытом испытания боли, приводящим к сопереживанию чувства боли как у людей, так и у грызунов.

В предложенной Луо [107] модели исследования передачи чувства боли на грызунах были выявлены два типа эмпатической реакции наивного наблюдателя – соседа по клетке во время и после предварительного парного социального взаимодействия с демонстратором: утешение и эмоциональная передача чувства боли. Утешение было представлено в виде реакции аллогрумिंगа по отношению к демонстратору реакции боли, в то время как эмоциональное заражение было представлено догвременной болевой гиперчувствительностью. Причем ни утешение, ни эмоциональное заражение не были отмечены у наивного соседа-наблюдателя. Полученные результаты продемонстрировали, что прошлый опыт боли может вызывать как утешение, так и социальную передачу чувства боли у незнакомых крыс-наблюдателей, когда они становятся свидетелями болевых реакций конспецифика, подтверждая, что сочувствие к боли может модулироваться прошлым опытом негативного переживания [107].

Используя метод выработки чувства страха, обусловленного сигналом, Ким с коллегами [85] показали, что крыса-наблюдатель может приобрести реакцию замирания, наблюдая за демонстраторами с выработанной реакцией условного страха только в том случае, когда наблюдатель ранее имел опыт с самим действием тока. Процедура формирования чувства страха вызвала у демонстраторов устойчивую реакцию страха, о чем свидетельствуют высокие уровни замирания, индуцированного

условным стимулом, и аверсивная ультразвуковая вокализация частотой 22 кГц. Наивные наблюдатели не проявляли реакции страха на предъявление условного стимула (замирание и 22 кГц-вокализации) у демонстратора. Однако, если у наблюдателя был предыдущий опыт воздействия током (3 непредсказуемых удара током 1 мА), то парное тестирование приводило к надежной реакции замирания наблюдателя.

В экспериментах Атсака при исследовании роли ультразвуковой вокализации (УЗВ) в инициировании опосредованного замирания в экспериментах с предъявлением серии ударов током было обнаружено, что пары опытный свидетель – демонстратор испускали больше УЗВ, чем пары наивный свидетель – демонстратор, но количество УЗВ коррелировало с замиранием у демонстраторов, а не у наблюдателей. Таким образом, эти результаты подтверждают, что опосредованная реакция замирания может быть модулирована предыдущим опытом [9].

Влияние социальных факторов

Как и у людей, проявление эмпатии у грызунов в значительной степени зависит от степени знакомства с партнером, то есть с частотой и длительностью контактов. Грызуны, как и люди, с большей вероятностью испытывают общие эмоции и проявляют просоциальное поведение (например, помощь или утешение), по отношению к знакомым особям (соседям по клетке, братьям и сестрам, партнерам у моногамных видов) [26, 57].

Показано, что на реакцию страха мыши-наблюдателя положительно влияет знакомство животного с демонстратором. Испытывающий чувство страха знакомый демонстратор, как правило, вызывает у наблюдателя более выраженную реакцию страха. Поскольку эмпатия в широком смысле определяется как аффективное поведение, ориентированное на реакцию демонстраторов, а степень знакомства рассматривается как фактор, повышающий эмпатию наблюдателей к состоянию демонстраторов, анализ такого поведения может быть разумно сопоставлен с эмпатическим страхом, проявляемым у высших приматов и людей [82, 97, 171].

Совместное проявление поведения извивания от боли было значительно выше у соседей по клетке, чем у незнакомцев, и этот эффект зависел от возможности визуального наблюдения. Когда при парном содержании обоим мышам вводили уксусную кислоту, только если пара была соседями по клетке или братьями и сестрами, они оба демонстрировали усиленные болевые реакции по сравнению с тем, когда они получали инъекцию уксусной кислоты изолированно [97].

После социального взаимодействия именно с соседом по клетке, получившим подкожную

инъекцию пчелиного яда, у крыс наблюдателей впоследствии проявилась повышенная чувствительность к механической, но не термической боли, и усиленный рефлекс отдергивания лап, вызванный инъекцией пчелиного яда [102, 106].

Бен-Ами Барталом было обнаружено, что крысы не помогали незнакомцам другого вида, если только их предварительно не селили вместе со страдающей крысой. Более того, совместное проживание с одной крысой другой линии побудило крыс помогать незнакомцам этого штамма. Чтобы проверить, может ли само по себе генетическое родство мотивировать на помощь, крыс с рождения выращивали с другим штаммом. Впоследствии эти крысы помогали незнакомцам из знакомой линии, но не крысам из своей собственной линии. Таким образом, знакомство с линией, даже с собственной линией, требуется для выражения эмпатического поведения и, вероятно, ближайший механизм, лежащий в основе просоциальной мотивации у крыс, использует исключительно социальный опыт индивида, а не какую-либо врожденную информацию о генетическом родстве [13, 116].

Общепринятая гипотеза в этой области заключается в том, что животные, которые знакомы друг с другом, будут иметь более сильную реакцию эмоционального заражения. Это предполагает, что внутригрупповое предубеждение, существующее у людей, имеет биологические корни и согласуется с данными, показывающими, что у людей социальный опыт может влиять на эмпатию к незнакомцам [111] и членам внешней группы [28, 158].

Характерно, что эффект знакомства обычно наблюдается в моделях заражения болью, тогда как в моделях заражения страхом он встречается реже. Следовательно, узнавать об опасности от сородичей полезно, даже если эти сородичи незнакомы. Аффективный резонанс в ответ на боль незнакомого сородича может, с другой стороны, вызвать защитную агрессию со стороны этого сородича, и, таким образом, безопасность взаимодействий ограничивает это поведение только знакомыми животными.

Влияние пола

Имеющиеся данные свидетельствуют о том, что у людей существуют различия в способности к сопереживанию между представителями мужского и женского пола. Вполне ожидаемо, что представители женского пола изображаются более заботливыми и чуткими, в то время как мужского – менее эмоциональными и более когнитивными [34, 48, 108, 122]. Например, младенцы женского пола с большей вероятностью будут плакать и плакать дольше, когда слышат плач другого ребенка [66, 148].

Однако неизвестно, распространяются ли половые различия, наблюдаемые в человеческой эмпатии, на ее более примитивные формы у животных. Немногие исследования, которые действительно проверяют половые различия, показывают противоречивые результаты — в то время как некоторые считают, что эмпатическое поведение чаще встречается у самок [12], другие не обнаруживают половых различий [37, 66].

Пизански с соавторами [133] обнаружили, что самки мышей обладают большей эмоциональной заражаемостью, что выражалось большим количеством замираний при наблюдении за страдающим партнером. Однако в исследованиях Хана с коллегами при сравнении пары крыс-самцов с парами крыс-самок было показано, что самки-демонстраторы меньше замирали, когда подвергались ударам током, тогда как реакция эмоционального заражения не зависела от пола крыс [66]. Не было обнаружено доказательств влияния пола на эмоциональное заражение болью или страхом у крыс или мышей также и в ряде других работ [33, 70, 83, 139].

В исследовании Микосц использовали крысиную модель эмоционального заражения, чтобы сравнить поведенческие последствия социальной передачи информации об угрозе и последующие паттерны нейронной активации у самцов и самок крыс. Было обнаружено, что самцы и самки демонстрируют сходный паттерн поведения во время взаимодействия либо с крысой с выработанной условной реакцией страха, либо с контрольной крысой. Взаимодействие с конспецификом с выработанной условной реакцией страха положительно модулирует обучение двустороннему избеганию у самцов и самок крыс в фазе диэструса, но не у самок в фазе эструса. Такое взаимодействие приводит к увеличению экспрессии белка c-Fos в центральных и латеральных ядрах миндалины, прелимбической и инфраламбической коре головного мозга у самцов, тогда как у самок таких изменений не наблюдалось. В совокупности эти результаты указывают на наличие различий в фазах полового цикла и точки в восприимчивости к эмоциональному заражению и лежащей в его основе активации нейронов у грызунов [117].

Однако в исследованиях просоциального (помогающего) поведения было показано, что самки крыс чаще оказывали помощь сородичам, попавшим в ловушку, и открывали дверцу ограничителя с меньшей задержкой, чем крысы-самцы, что согласуется с предположениями о том, что самки более эмпатичны, чем самцы именно в парадигме помогающего поведения [12].

Некоторые авторы предполагают, что наблюдаемые половые различия могут происходить из эволюционных корней. Поведение самцов и самок в дикой природе заметно отличается; самцы

территориальны и вступают в агрессивные столкновения с другими самцами, в то время как у самок доминирование менее выражено и агрессия ниже [115]. С другой стороны, отсутствие половых различий при эмоциональном заражении может объясняться важностью этого процесса при выявлении грозящей опасности [66].

В то же время следует заметить, что только чуть более чем в трех процентах всех исследований использовались самки, в 10.1 % использовались как самки, так и самцы и в 86.4 % использовались самцы, что подчеркивает, насколько недостаточно представлено использование самок в исследованиях, изучающих эмоциональное заражение у грызунов. Хотя это предубеждение не является специфичным для исследований эмпатии, стоит подчеркнуть серьезность проблемы и подчеркнуть важность использования как самок, так и самцов [133].

Влияние возраста

Данные о влиянии возраста на проявление эмпатии достаточно противоречивы. Ряд экспериментов демонстрирует, что молодые животные более склонны проявлять сочувствующее поведение по сравнению со взрослыми особями. В работе Бретона взрослые крысы лишь выборочно освобождали пойманных в ловушку членов своей группы, тогда как крысы-подростки помогали как членам своей группы, так и членам других групп. Эти результаты демонстрируют, что предрасположенность к группозависимому просоциальному поведению у крыс снижается с возрастом. Об этом свидетельствует и анализ активности определенных структур мозга, активация которых связана с эмпатией, предполагая, что определенные области мозга способствуют просоциальной избирательности, указывая на возможные мишени для функциональной модуляции внутригрупповых предубеждений [21].

Предполагается, что возраст по-разному модулирует заражение страхом у крыс и мышей. Так, линейный регрессионный анализ показал, что у крыс возраст отрицательно коррелирует со степенью заражения страхом, у мышей верно обратное. Этот эффект может отражать специфические для вида возрастные изменения в дополнительных факторах, таких как размер и вес животных (по мере взросления животные набирают больше веса), когнитивные способности и поведение [70]. С другой стороны, работы Кеума и Шина свидетельствуют о том, что молодые мыши-подростки (4 недели от роду) c57BL/6 демонстрировали более выраженное обучение страху при наблюдении, чем взрослые особи [83].

В то же время сравнение эффектов социальной буферизации (при оценке уровней кортикостерона

и иммунореактивности Zif268 в качестве маркера активации нейронов) у взрослых и подростков крыс во время восстановления после стресса изоляции не показало различий между разными возрастными группами [74]. О том, что возраст не определяет роль физического контакта в социальной буферизации, пишет в своей обзорной работе и Мейза с соавторами [115]. Таким образом, экспериментаторы не приходят к однозначному выводу о влиянии возраста на выражение эмпатического поведения, что оставляет вопрос открытым для дальнейшего изучения.

Влияние соотношения затраченных усилий к полученному результату

Затраты и полученные выгоды являются важными параметрами при принятии крысами решения помочь социальному партнеру. В экспериментах Шнибергера подопытные крысы могли добывать пищу для социального партнера, находящегося в соседнем отсеке, подтягивая поднос с едой к клетке. В первом эксперименте крыс с опытом социального общения подсаживали к сотрудничающим или не сотрудничающим партнерам (марионеткам), которые либо добывали для них пищу (“кооператор”), либо нет (“эгоист”) в идентичной ситуации. Сила сопротивления вытягиванию пищи для партнера по эксперименту варьировала от 1 до 5 Ньютонов, что охватывало диапазон от очень простой операции до сложного действия, которое они могли бы выполнить. Крыс обучали распознавать визуальные сигналы, связанные с различными степенями сопротивления, чтобы они могли принять решение о предоставлении помощи в зависимости от предполагаемых усилий еще до начала действия [144]. Увеличенное сопротивление в один Ньютон по доставке еды социальному партнеру уменьшало помощь, оказываемую не сотрудничающим с ним ранее в большей степени, чем помощь сотрудничающим. Кроме того, подопытные крысы оказывали больше помощи голодным получателям, которые были худыми или в плохом состоянии, что могло бы свидетельствовать об эмпатии, тогда как эта взаимосвязь была обратной, когда партнеры по эксперименту были сыты и упитаны.

В то же время в другом эксперименте крысы чаще вытягивали поднос для толстых, чем для худых партнеров, что имело место в ситуации, когда испытываемая крыса раньше не получала помощи от других. Это может свидетельствовать о том, что помощь зависит от относительного статуса социального партнера, поскольку у норвежских крыс масса тела коррелирует с доминированием [152]. Такая предпочтительная помощь доминирующим индивидам может быть более эффективной в улучшении социальной репутации донора, чем оказание помощи подчиненному партнеру [162].

В другой экспериментальной ситуации было обнаружено, что на решение обезьян-капуцинов вкладываться в достижение коллективных целей повлияло относительное усилие, которое требовалось, то есть количество раз, когда обезьяна должна была передать камень экспериментатору, прежде чем получить награду [164]. Следовательно, как и предсказывала эволюционная теория, животные, по-видимому, действительно принимают во внимание затраты при принятии решения о сотрудничестве. Это согласуется с наблюдением о том, что примеры взаимного сотрудничества в естественных или экспериментальных условиях часто включают, казалось бы, “недорогие” формы поведения, такие как аллогруминг [144].

В исследованиях Бен-Ами Бартала [12] и Сато [140] с коллегами крысам был предоставлен выбор между заходами в две двери — одна позволяла получить доступ к крысе-партнеру, а другая — к предпочтительному продукту питания (кусочкам шоколада). Средние задержки были одинаковыми между общением и едой, что побудило авторов обоих исследований сделать вывод об эквивалентной ценности подкрепления, хотя только Сато представил данные о предпочтениях (какая дверь была открыта первой). Предпочтения зависели от истории обучения крыс: при обучении с социальным подкреплением примерно в 70% случаев крысы отдавали предпочтение социальному, а не пищевому подкреплению, но при обучении с пищевым подкреплением первоначальный выбор был поровну разделен между социальным и пищевым. Эти результаты предполагают, что социальные подкрепления могут при некоторых обстоятельствах успешно конкурировать с пищевыми подкреплениями. Аналогичные результаты были получены Эвансом и соавторами [52].

Представленные результаты свидетельствуют о том, что социальное подкрепление может при некоторых обстоятельствах соперничать или даже превосходить пищевое подкрепление по своей эффективности. Следует отметить, что в большинстве исследований крысы имели свободный доступ к пище и социальным контактам вне эксперимента. Исследование Икемото и Панксеппа [75] показало, что крысы, содержащиеся в социальной изоляции, выбирали социальные подкрепления, а не пищевые, в большем количестве испытаний, чем крысы, содержащиеся в социальных группах, что указывает на повышение ценности социального подкрепления, связанное с депривацией.

В другом исследовании [73] изучали влияние мотивации на ценность социальных и пищевых подкреплений, ограничивая доступ к пище после сеанса. В условиях ограничения питания крысы получали 60-минутный доступ к пище после сеанса. Аналогичным образом в условиях социального ограничения крысы получали 60-минутный

доступ после сеанса к своему партнеру по клетке, но в перерывах между сеансами содержались в одиночестве. В условиях комбинированного ограничения доступ к еде и социальным взаимодействиям был ограничен 60 минутами после сеансов. Чтобы оценить ценность подкрепления в зависимости от этих различных мотивационных условий, использовали графики прогрессивного соотношения, в которых усилия, необходимые для получения подкрепления, систематически увеличивались в течение сессии. Реакция, подкрепленная пищей, в обоих экспериментах была выше, когда ранее пища была ограничена, демонстрируя явный эффект депривации. С другой стороны, крысы больше стремились к социальным подкреплениям, когда социальный контакт вне сеансов был ограничен, чем когда он был доступен постоянно. Оба результата указывают на четкую чувствительность социально подкрепленного поведения к переменным депривации [73].

НЕЙРОБИОЛОГИЧЕСКИЙ СУБСТРАТ

Целый ряд исследований показывает, что медиальная префронтальная кора, включая переднюю поясную извилину, прелимбическую кору и инфраламбическую кору головного мозга, участвует в процессах, связанных с сопереживанием боли партнера, предполагая, что эта нейронная сеть может быть связана с развитием болевой эмпатии в ЦНС [32]. Было продемонстрировано, что эмпатическая гиперчувствительность к механической боли (или гипералгезия), выявленная у крыс — наивных наблюдателей, опосредуется нисходящими путями от медиальной префронтальной коры (mPFC) к спинномозговому рогу [102]. В экспериментах с использованием модели эмпатии к боли у крыс было продемонстрировано, что двустороннее химическое повреждение mPFC, кортикальной структуры, которая включает прелимбическую кору (PrLC), инфраламбическую кору (ILC) и переднюю поясную кору (ACC), устраняет развитие эмпатической механической гипералгезии у крыс-наблюдателей [65] (рис. 4).

В ряде работ было показано, что как непосредственно, так и опосредованно ощущаемая боль обрабатывается общей нейронной сетью, в основном включающей переднюю поясную извилину (ACC) и переднюю островковую кору головного мозга [98, 105, 149]. Сингер с коллегами [149] продемонстрировали, что эти области мозга ответственны за аффективные аспекты боли и демонстрируют измененные паттерны активации при сопереживании у людей. Передняя поясная кора (ACC) также участвует в эмоциональной реакции на вредоносные стимулы и модуляции аффекта и настроения, включая гедонистическую оценку и предсказание результатов определенных поведенческих актов.

Известно, что аффективный компонент боли усиливается после наблюдения за болью у партнера по клетке. Йохансен и соавт. продемонстрировали, что повреждения ACC приводят к нарушению такой аффективной болевой реакции [78, 126]. В ситуации, когда крыса может выбирать между двумя рычагами, нажатия на которые предоставляли равное количество пищи, но при этом нажатие на один из них дополнительно приводило к нанесению удара током соседнему конспецифику, крысы сокращают использование рычага, причиняющего вред соседу. Фармакологическая дезактивация передней поясной извилины коры головного мозга, области, которая необходима для эмоционального

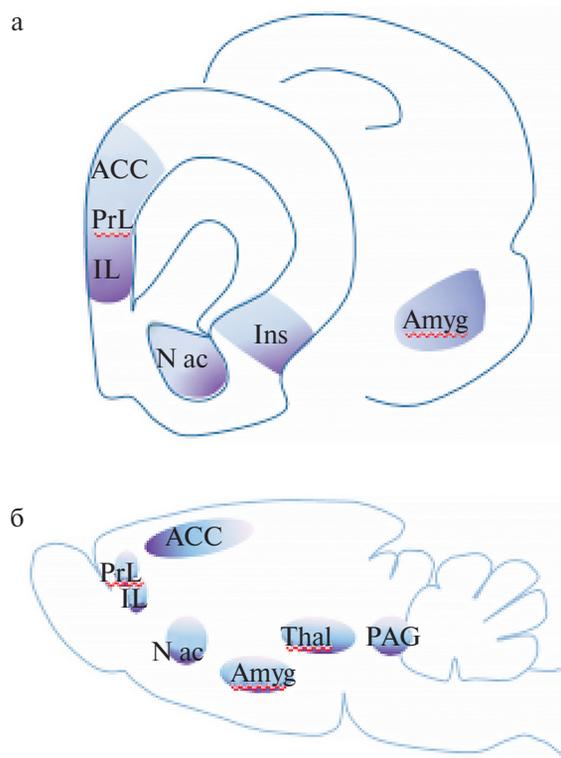


Рис. 4. Структуры мозга, наиболее вовлеченные в реализацию эмпатических реакций. ACC — передняя цингулярная кора, PrL — прелимбическая кора, IL — инфраламбическая кора, Nac — прилежащее ядро, Ins — островковая кора, Amig — миндалина, Thal — таламус, PAG — околотоводопроводное серое вещество.

заражения, уменьшает неприятия вреда, причиняемого партнеру, оставляя гибкость других видов поведения неизменной. Эта модель неприятия вреда партнеру может помочь пролить свет на нервную основу психических расстройств, характеризующихся ослабленным чувством неприятия вреда, включая психопатию и расстройства поведения со сниженной эмпатией, и обеспечивает анализ для

разработки фармакологических методов лечения таких расстройств [70].

У грызунов в модели социально переданного страха было замечено, что экспрессия белка *c-Fos* в миндалине и префронтальной коре наблюдателя обычно отражает такую же экспрессию у демонстраторов, получивших удар током. Экспрессия белка *c-Fos* была повышена в базолатеральных и медиальных ядрах миндалины, а также в прелимбической и инфраламбической части префронтальной коры как у страдающих крыс, так и у соответствующих наблюдателей. Однако повышенная индукция *c-Fos* в центральном ядре миндалины дифференцировала эти две группы и была повышена только у наблюдателей. Это свидетельствует о том, что определенные нейронные цепи миндалевидного тела реагируют только на страдания других [95, 117].

Также было замечено, что лидокаиновая инактивация АСС, парафасцикулярных или медиодорзальных ядер таламуса, которые составляют медиальную болевую систему, представляющую аффективное или эмоциональное измерение боли, ухудшает опосредованное обучение страху. Аналогичным образом АСС ограничивал делецию Ca^{2+} -каналов Cav1.2 типа 1, способствующих синоптической передаче и нервной возбудимости, нарушая опосредованное обучение страху. С другой стороны, инактивация ядер таламуса, которые принадлежат к латеральной сенсорной болевой системе, не оказала никакого эффекта. Инактивация ядер АСС, парафасцикулярных или медиодорзальных ядер таламуса приводила к нарушению опосредованной передачи чувства страха, но не нарушала выражения страха, тогда как инактивация латеральной миндалины приводила к нарушениям как обучения реакции страха, так и выражения страха. Активность АСС и латеральной миндалины была усилена и синхронизирована во время обучения опосредованному страху, что предполагает функциональную связь между этими регионами [77]. Интересно, что в той же модели была выявлена латерализация полушарий при опосредованном обучении страху. Инактивация правого, но не левого мозга приводила к нарушению опосредованного обучения страху. Такую латерализацию не наблюдали в ядрах таламуса [86].

О другой нейроанатомической аномалии, связанной с нарушениями распознавания определенных эмоций (страха и отвращения), сообщалось у пациентов с отсутствием мозолистого тела [22]. 45% детей с агенезией мозолистого тела имеют сопутствующий диагноз расстройства аутистического спектра [100].

Анализ нейронной активности целого мозга с помощью количественной оценки гена *c-Fos* выявил общую сеть, включающую лобную и

островковую кору, которая была активна в тесте, где требовалась помощь партнеру независимо от принадлежности к группе. В работе Коха также было продемонстрировано, что островок активизируется во время акта целенаправленной помощи, в то время как его торможение притупляет это поведение, что измерялось с помощью регистрации ультразвуковых вокализаций. Кроме того, подавление активности островковой коры было избирательным именно для целенаправленной помощи, а не для просоциального поведения как такового, поскольку социальное исследование и взаимодействие с незнакомой крысой оставались неизменными. Эти результаты помогают еще больше выделить роль островковой коры как ключевого субстрата в эмпатическом поведении, независимо от социального контакта [37].

Активность в *nucleus accumbens* так же коррелировала с оказанием помощи. Визуализация обмена кальция *in vivo* показала активность клеток *nucleus accumbens* в ситуации, когда крысы приближались к терпящему бедствие члену группы, а ретроградное отслеживание выявило субпопуляцию клеток, выступающих из клеток *nucleus accumbens*, которая коррелировала с оказанием помощи. Напротив, нейроны полосатого тела были избирательно активны при помощи только членам группы. Эти результаты демонстрируют, что сети, опосредующие мотивацию и вознаграждение, связаны с оказанием помощи члену группы и дают описание нейронных коррелятов внутригрупповой предвзятости у грызунов [15].

БИОХИМИЧЕСКОЕ ОБЕСПЕЧЕНИЕ

Многочисленные исследования указывают на то, что у некоторых видов млекопитающих нейронная основа эмпатии, по-видимому, частично регулируется эволюционно сохраняемым нейропептидом окситоцином. Окситоцин прочно ассоциирован с поведением, подобным эмпатии, у мелких грызунов [26, 61, 124, 129, 132, 153], и некоторые данные свидетельствуют о том, что эта ассоциация сохраняется у людей [59, 60]. Характерно, что рецепторы окситоцина экспрессируются в передней поясной коре — одной из областей мозга, лежащих в основе эмпатии. Для уточнения роли окситоцина в просоциальном поведении Ямагиши с коллегами в своих экспериментах исследовали влияние блокады рецепторов окситоцина в передней поясной извилине коры головного мозга на поведение, направленное на оказание помощи сородичам. Подавление окситоцина в передней поясной извилине коры головного мозга задерживало обучение помогающему поведению. В другом эксперименте проводилось иммунофлуоресцентное исследование колокализации рецепторов окситоцина и белков *c-fos* в передней поясной извилине,

передней островковой коре и миндалине у крыс. Была обнаружена повышенная экспрессия белка c-fos в нейронах, содержащих рецептор окситоцина, в передней поясной извилине коры головного мозга и миндалине, когда крысы выработали поведение оказания помощи сородичам. Кроме того, изменение нейронной активности было обнаружено на поздней стадии обучения. Эти результаты подтверждают представление о том, что окситоцин в поясно-миндалевидных путях может играть важную роль в поддержании просоциального поведения [168] и формирует эмпатическое поведение, воздействуя прямо или косвенно на области мозга, вовлеченные в эмпатию, такие как АСС [8, 160].

Необходимо отметить, что пептиды окситоцин и вазопрессин, тесно связанные с паравентрикулярным и супраоптическим ядрами гипоталамуса, играют важную роль в социальной памяти [79]. Оба типа этих рецепторов обильно представлены в поле СА2 гиппокампа [118, 170]. Показано, что усиленное выделение вазопрессина в поле СА2 увеличивает продолжительность социальной памяти. Окситоцин и вазопрессин обильно высвобождаются в большинстве структур, вовлеченных в социальные когнитивные процессы [154].

В работе Лихтенберга приводятся данные, что эмпатическое поведение связано с выбросом дофамина, но этот процесс отражает субъективную, а не объективную оценку событий, вызывающих позитивное состояние или отвращение у наблюдателя. Было зарегистрировано высвобождение дофамина в двух парадигмах: одна включала сигналы, предсказывающие неизбежный стресс для конспецифика, тогда как другая позволяла крысе воздерживаться от вознаграждения в ситуации, когда это приводило к негативным последствиям для партнера. Предъявление условного стимула, предсказывающего удар током, приводило к снижению уровня дофамина, но это снижение было менее выражено в присутствии крысы-партнера, что связано с процессом социальной буферизации. Увеличение высвобождения дофамина наблюдалось в пробах, когда крыса избавляла конспецифика от удара тока. Однако высвобождение дофамина во время проб на избавление конспецифика было ниже, чем в ситуации, когда крыса сама избегала удара током [104].

Дальнейшие исследования показали, что рецепторы дофамина D2, но не рецепторы дофамина D1 или рецепторы серотонина в передней поясной извилине коры головного мозга необходимы для выработки опосредованной реакции страха, тогда как повышенный уровень серотонина, но не дофамина, ослабляет опосредованную реакцию страха и изменяет регулярность нервных осцилляций в передней поясной извилине коры головного мозга [87].

Было продемонстрировано, что норадренергическая система, вероятно, управляемая активацией mPFC, также участвует в опосредовании увеличения механической гипералгезии путем усиления регуляции субъединиц рецептора АТР P2X3 в ганглиях дорсального корешка спинного мозга, тем самым увеличивая циркуляцию норадреналина, высвобождаемого из симпато-адренomedулярной системы [105].

В свою очередь, опиоидергическая система является одним из важнейших регуляторов боли у животных. Ее активация во время болевого ощущения приводит к ослаблению реакции на вредоносные раздражители, а торможение этой системы усугубляет ноцицептивные реакции. Как сенсорные, так и аффективные аспекты боли модулируются опиоидергической системой, и многие области мозга отвечают за регуляцию этой системы. В исследовании Назери оценивали влияние наблюдения за болевыми реакциями партнера на температурные болевые пороги стимуляции и тревожноподобное поведение у наблюдателя, а затем изучали влияние предварительного воздействия морфина или налоксона на ноцицепцию, тревожноподобное поведение, двигательную функцию и функцию равновесия животных-наблюдателей. Результаты показали, что наблюдение за соседом по клетке, испытывающим боль, приводило к нарушениям тревожного поведения и локомоции, двигательной активности и равновесия, а также ноцицепции. Активация опиоидной системы перед наблюдением боли у конспецифика отменила влияние эмпатии на ноцицепцию и тревожноподобное поведение, тогда как изменений в двигательной активности и равновесии не наблюдалось. Результаты текущего исследования позволяют по-новому взглянуть на роль опиоидных рецепторов применительно к сопереживанию боли у крыс [125].

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Эмпатия – способность распознавать чувства, испытываемые другим индивидуумом и делиться ими – является важной чертой человека. Учитывая значимость понимания эволюционного возникновения эмпатии, неудивительно, что многие исследователи пытаются найти доказательства ее существования и у других видов. Доказательства эмпатии требуют демонстрации того, что действующие лица обладают представлением об эмоциональном состоянии партнера и руководствуются психологической целью улучшения его благополучия. Это способствует сохранению вида, позволяя лучше подготовиться к вредоносным событиям, реагируя на состояние партнера, а также получать утешение и помощь от членов сообщества. Как и любая черта поведения, эмпатия может проявляться сильнее или слабее или вообще не проявляться

у индивидуума, а также в большой степени зависит от конкретной ситуации и конкуренции мотивов, которые могут модулироваться социальными факторами (знакомством, принадлежностью к своему сообществу (виду, линии), социальным избеганием) посредством выбора ситуации и ее оценки [172].

Хорошо известно, что действие хронических стрессовых событий может способствовать возникновению и прогрессированию расстройств как психологических (например, депрессии, тревоги), так и физических (например, сердечно-сосудистых) у уязвимых людей [16, 138, 151, 157]. В этом контексте возникает вопрос о том, в какой степени неблагоприятные эмоциональные последствия, связанные со стрессом в семье или внешнем социуме, потенциально могут негативно повлиять на дальнейшую жизнь, независимо от того, имеет ли место непосредственное воздействие стрессовых событий или нет. Действительно, люди очень чувствительны к эмоциональному состоянию своих социальных партнеров и могут бессознательно перенимать его через социальные взаимодействия. В социальной неврологии передача аффекта от одного человека к другому определяется как одна из главных составляющих социального заражения, и было высказано предположение, что она частично функционирует для облегчения социальной связи и координации [27, 69]. Распространение депрессивных симптомов относительно хорошо задокументировано, поскольку депрессия в семье или у друзей может кумулятивно увеличивать вероятность того, что человек будет проявлять депрессивное поведение [11, 80]. Более того, наблюдение или взаимодействие с человеком, испытывающим острый стресс, может активировать физиологическую реакцию на стресс у наблюдателя, о чем свидетельствует повышение активности симпатической нервной системы и активация гипоталамо-гипофизарно-надпочечниковой оси [25, 51, 156].

Способность к сопереживанию имеет глубокое значение не только для когнитивных и поведенческих наук, но также для философии и этики, однако большинство существующих теоретических представлений об эмпатии антропоцентричны. Ее проявления вне человеческого сообщества остаются недостаточно изученными, тогда как модели эмпатии у грызунов могли бы стать незаменимым инструментом современной нейробиологии [165]. О проявлениях эмпатии у животных мы можем косвенно судить по поведенческим и вегетативным реакциям, изменениям биопотенциалов мозга и паттернов экспрессии *c-Fos*.

Полученные в последнее время результаты как исследований нейровизуализации эмоциональных состояний человека, так и биопсихосоциально-поведенческих реакций у грызунов, в значительной степени подтверждают, что эмпатия к дистрессу

является высококонсервативным эволюционным поведением, обусловленным биологической целесообразностью [31, 46, 56, 83, 111, 115, 121, 130, 131, 150].

Известно, что социальное взаимодействие с эмоционально возбужденным партнером приводит к долговременным изменениям поведения. Было также показано, что такое социальное взаимодействие модулирует последующее обучение. Благодаря социальному взаимодействию информация о потенциальных экологических угрозах может быть усвоена или передана сородичам, что имеет решающее значение для выживания. Эмпатическое разделение болезненного или другого стрессового опыта сородича является мотивирующим фактором, который может привести к альтруистическому поведению, например, крысы могут научиться освобождать сородича из удерживающего устройства, что опосредовано возникновением общего чувства тревоги [106]. Накапливающиеся данные свидетельствуют о том, что у грызунов существует эмпатически обусловленный “альтруистический импульс”, не обязательно зависящий от немедленного вознаграждения или когнитивных процессов (например, предсказания будущих выгод), и что этот же импульс может в конечном счете лежать в основе социальных способностей всего вида. С точки зрения эволюции эмпатию можно просто назвать эволюционным поведением социальных животных и людей, связанным с просоциальной взаимностью, обусловленной способностью чувствовать, распознавать, понимать и/или разделять эмоциональные состояния других [31]. Таким образом, эмпатические реакции, вероятно, связаны с сенсорными, эмоциональными, когнитивными и социальными переживаниями индивида, которые имеют решающее значение как для выживания семьи / внутри группы (материнская / родственная забота, участие, доверие, сотрудничество, соответствие), так и для конкуренции вне группы (защита и агрессия) у социальных животных [103].

Современные методы нейровизуализации, используемые в исследованиях на людях или приматах, предоставляют данные с пространственным и временным разрешением, слишком низким для изучения конкретных цепей, часто находящихся в пределах одной и той же структуры мозга. Напротив, у грызунов такая информация становится доступной благодаря комбинированному использованию хомогенетических или оптогенетических инструментов наряду с современными методами визуализации *in vivo*. Такие методы обеспечивают точность до одной клетки, необходимую для того, чтобы прояснить механизмы, лежащие в основе эмоционального заражения и просоциального поведения, и пролить некоторый свет на их взаимосвязь. Генетическое разнообразие штаммов мышей и крыс также позволяет проводить углубленные

исследования индивидуальных различий в эмпатических способностях, которые могут быть связаны с нарушениями в развитии нервной системы. Это открывает поле для исследований эмпатии грызунов для доклинического тестирования лекарств, направленных на улучшение социального дефицита. Особое значение здесь имеет возможность проведения ранней поведенческой терапии, оценка ее влияния на задействованные нейронные цепи и долговременные эффекты такого вмешательства. Кроме того, благодаря быстрому взрослению грызуны представляют собой весьма практичную модель для изучения онтогенеза эмпатических способностей [116].

Показано, что клетки определенных отделов мозга активируются при социальной передаче эмоций; однако было бы преждевременно делать определенные выводы об их точных функциональных ролях. Фокусы активации, по-видимому, различаются в зависимости от социального контекста, однако данных о механизмах такой активации пока недостаточно. Результаты исследований, проведенных у различных видов (включая людей), выявили значительное сходство между ними в нейроанатомии и нейрофизиологии этих нейронных цепей, формирующих нервную структуру и функции, опосредующие эмпатические реакции, что побуждает к дальнейшим сравнительным исследованиям. Социальная неврология пока еще находится в зачаточном состоянии, однако уже сейчас начинается закладываться нейробиологическая основа, где различным областям мозга приписывается избирательное участие в восприятии, распознавании, отборе и запоминании социально значимой информации. Была показана важная роль миндалины, передней поясной коры и префронтальной коры, а также таламических и гипоталамических ядер в социально передаваемых эмоциях, однако все еще неясно, как они взаимодействуют друг с другом и участвуют ли различные нейронные цепи внутри этих структур в специфическом социальном поведении. Мало также известно о роли островковой коры головного мозга, структуре, которая, по-видимому, играет ключевую роль в социальном поведении человека и просоциальных действиях животных. Чтобы ответить на эти вопросы, необходимы более продвинутое методы изучения анатомии и функции нейронных цепей. Поскольку *c-fos*-зависимые инструменты оказались очень полезными в исследованиях роли нейронных цепей в контроле несоциального эмоционального поведения и формировании следов памяти [58, 135], изучение паттернов экспрессии *c-Fos* в ответ на социально передаваемые эмоции, по-видимому, являются хорошей отправной точкой для аналогичных исследований в области социальных эмоций. Более того, следует описать взаимную функциональную связь, чтобы понять отношения между различными

структурами мозга. Открытие зеркальных нейронов в мозге обезьяны также обеспечивает еще одну нейронную основу для изучения эмпатии [172, 137]. Важно отметить, что новые технологии редактирования генов, такие как CRISPR, вскоре могут позволить изучать социальное поведение, используя возможности молекулярной генетики с потенциально далеко идущими трансляционными последствиями [160].

Пока еще остаются недостаточно исследованными сенсорные модальности, с помощью которых эмоциональная информация передается от демонстратора к наблюдателю. Нет полной ясности в том, различаются ли поведенческие и физиологические корреляты заражения социальным стрессом у крыс в зависимости от знакомства, пола или возраста. В свете этих соображений понятно, что необходима дальнейшая работа с моделями эмпатии на грызунах, чтобы точнее понять факторы, благодаря которым происходит социальное взаимодействие.

Несмотря на большое число работ, в которых демонстрируются результаты, свидетельствующие о наличии эмпатии у животных, существуют и исследования, которые ставят это под сомнение, объясняя такое поведение иными мотивами, чем сочувствие. При этом даже в экспериментах, показывающих реакции, явно направляемые эмпатией, выделяются субъекты, абсолютно глухие к страданиям партнеров. Таким образом, полученные к настоящему времени результаты стимулируют дальнейшие исследования, в том числе на моделях расстройств эмпатии у человека на грызунах. Относительно легкий доступ к генетически модифицированным линиям мышей должен оказаться полезным при оценке эффективности персонализированных методов лечения, направленных на улучшение эмпатического поведения в узких, специализированных группах пациентов, и при изучении механизма их действия до начала реальных клинических испытаний.

Автор выражает благодарность научному сотруднику ФГБУН Институт высшей нервной деятельности и нейрофизиологии РАН Мидзяновской И.С. за помощь в подготовке статьи.

Работа выполнена при поддержке Российского научного фонда, № 23-25-00484

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. *Дельгадо Х.* Мозг и сознание. М. Мир. 1971. 266 с.
2. *Зайченко М.И., Михайлова Н.Г., Райгородский Ю.В.* Нейроны гипоталамуса и зоосоциальные взаимодействия // Журн. высш. нерв. деят. 1996. Т. 46. № 3. С. 539–547.

3. *Зайченко М.И., Михайлова Н.Г., Райгородский Ю.В.* Активность нейронов префронтальной коры мозга у крыс с разными типологическими особенностями при эмоциональных воздействиях // Журн. высш. нерв. деят. 2000. Т. 50. № 3. С. 492–499.
4. *Зайченко М.И., Мержанова Г.Х., Демина А.В.* Исследование поведения “импульсивных” и “самоконтролирующих” животных методом “эмоционального резонанса” // Журн. высш. нерв. деят. 2010. Т. 60. № 2. С. 192–200.
5. *Кропоткин П.А.* Взаимная помощь как фактор эволюции. С.-Петербург. Товарищество “Знание”. 1907. 153 с.
6. *Симонов П.В.* Условные реакции эмоционального резонанса у крыс. В кн. *Нейрофизиологический подход к анализу внутривидового поведения* // М. Наука. 1976. С. 6–25.
7. *Преображенская Л.А., Симонов П.В.* Условные реакции избегания при болевом раздражении другой особи // Журн. высш. нервн. деят. 1978. Т. 20. № 2. С. 379–388.
8. *Apps M.A.J., Rushworth M.F., Chang S.W.* The Anterior Cingulate Gyrus and Social Cognition: Tracking the Motivation of Others // *Neuron*. 2016. V. 90. P. 692–707. <https://doi.org/10.1016/j.neuron.2016.04.018>.
9. *Atsak P., Orre M., Bakker P. et al.* Experience modulates vicarious freezing in rats: a model for empathy // *PloS One*. 2011; 6:e21855. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0021855>.
10. *Baron-Cohen S., Wheelwright S.* The empathy quotient: an investigation of adults with Asperger syndrome or high functioning autism, and normal sex differences // *J. Autism Dev. Disord*. 2004. V. 34. P. 163–175. <https://doi.org/10.1023/b:jadd.0000022607.19833.00>.
11. *Bastiampillai T., Allison S., Chan S.* Is depression contagious? The importance of social networks and the implications of contagion theory // *Aust. N. Z. J. Psychiatry*. 2013. V. 47. P. 299–303. <https://doi.org/10.1177/0004867412471437>.
12. *Ben-Ami Bartal I., Decety J., Mason P.* Helping a cagemate in need: empathy and pro-social behavior in rats // *Science*. 2011. V. 334. № 6061. P. 1427–1430. <https://doi.org/10.1126/science.1210789>
13. *Ben-Ami Bartal I., Rodgers D.A., Sarria M.S.B., Decety J., Mason P.* Pro-social behavior in rats is modulated by social experience // *eLife*. 2014;3:e01385. <https://doi.org/10.7554/eLife.01385>
14. *Ben-Ami Bartal I., Shan H.Z. et al.* Anxiolytic Treatment Impairs Helping. *Behavior in Rats* // *Front. Psychol*. 2016. V. 7. P. 850. <https://doi.org/10.3389/fpsyg.2016.00850>.
15. *Ben-Ami Bartal I., Breton J.M., Sheng H. et al.* Neural correlates of ingroup bias for prosociality in rats // *eLife*. 2021. 10:e65582. <https://doi.org/10.7554/eLife.65582>.
16. *Bjorkqvist K.* Social defeat as a stressor in humans // *Physiol. Behav*. 2001. V. 73. P. 435–442. [https://doi.org/10.1016/s0031-9384\(01\)00490-5](https://doi.org/10.1016/s0031-9384(01)00490-5).
17. *Blystad M.H., Andersen D., Johansen E.B.* Female rats release a trapped cagemate following shaping of the door opening response: Opening latency when the restrainer was baited with food, was empty, or contained a cagemate // *PLoS ONE*. 2019. V. 14. № 10. e0223039. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0223039>
18. *Blystad M.H.* An opinion on the interpretation of social release in rats // *Biol. Lett*. 2021. V. 17. P. 20210355. <https://doi.org/10.1098/rsbl.2021.0355>.
19. *Boucher O., Rouleau I., Lassonde M. et al.* Social information processing following resection of the insular cortex // *Neuropsychologia*. 2015. V. 71. P. 1–10. <https://doi.org/10.1016/j.neuropsychologia.2015.03.008>.
20. *Braaten E.B., Rosen L.A.* Self-regulation of affect in attention deficit-hyperactivity disorder (ADHD) and non-ADHD boys: differences in empathic responding // *J. Consult Clin Psychol*. 2000. V. 68. P. 313–321. <https://doi.org/10.1037/0022-006X.68.2.313>.
21. *Breton J.M., Eisner J.S., Gandhi V.S. et al.* Neural activation associated with outgroup helping in adolescent rats // *iScience*. 2022. V. 25. P. 104412. <https://doi.org/10.1016/j.isci.2022.104412>.
22. *Bridgman M.W., Brown W.S., Spezio M.L. et al.* Facial emotion recognition in agenesis of the corpus callosum // *J. Neurodev Disord*. 2014. V. 6. P. 32. <https://doi.org/10.1186/1866-1955-6-32>.
23. *Brook M., Kosson D.S.* Impaired cognitive empathy in criminal psychopathy: evidence from a laboratory measure of empathic accuracy // *J. Abnorm Psychol*. 2013. V. 122. P. 156–166. <https://doi.org/10.1037/a0030261>.

24. *Bruchey A.K., Jones C.E., Monfils M.H.* Fear conditioning by-proxy: social transmission of fear during memory retrieval // *Behav Brain Res.* 2010. V. 214. P. 80–84. <https://doi.org/10.1016/j.bbr.2010.04.047>.
25. *Buchanan T.W., Bagley S.L., Stansfield R.B., Preston S.D.* The empathic, physiological resonance of stress // *Soc. Neurosci.* 2012. V. 7. P. 191–201. <https://doi.org/10.1080/17470919.2011.588723>.
26. *Burkett J.P., Andari E., Johnson Z.V. et al.* Oxytocin-dependent consolation behavior in rodents // *Science.* 2016. V. 351. P. 375–378. <https://doi.org/10.1126/science.aac4785>.
27. *Butler E.A.* Temporal interpersonal emotion systems: the TIES that form relationships // *Pers. Soc. Psychol. Rev.* 2011. V. 15. P. 367–393. <https://doi.org/10.1177/1088868311411164>.
28. *Cao Y., Contreras-Huerta L.S., McFadyen J., Cunnington R.* Racial bias in neural response to others' pain is reduced with other-race contact // *Cortex J. Devoted Study Nerv. Syst. Behav.* 2015. V. 70. P. 68–78. <https://doi.org/10.1016/j.cortex.2015.02.010>.
29. *Carnevali L., Montano N., Statello R. et al.* Social stress contagion in rats: Behavioural, autonomic and neuroendocrine correlates // *Psychoneuroendocrinology.* 2017. V. 82. P. 155–163. <https://doi.org/10.1016/j.psyneuen.2017.05.017>.
30. *Carrillo M., Migliorati F., Bruls R. et al.* Repeated witnessing of conspecifics in pain: effects on emotional contagion // *PLoS One.* 2015. V. 10. № 9. e0136979. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0136979>.
31. *Chen J.* Empathy for distress in humans and rodents // *Neurosci. Bull.* 2018. V. 34. P. 216–236. <https://doi.org/10.1007/s12264-017-0135-0>.
32. *Chen J., Li Z., Lv Y.-F. et al.* Empathy for pain: A novel bio-psychosocial-behavioral laboratory animal model // *Acta Physiologica Sinica.* 2015. V. 67. № 6. P. 561–570.
33. *Chen Q., Panksepp J.B., Lahvis G.P.* Empathy is moderated by genetic background in mice // *PLoS One.* 2009. 4:e4387. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0004387>.
34. *Christov-Moore L., Simpson E.A., Coudé G. et al.* Empathy: Gender effects in brain and behavior // *Neuroscience & Biobehavioral Reviews.* 2014. V. 46. P. 604–627. <https://doi.org/10.1016/j.neubiorev.2014.09.001>.
35. *Church R.M.* Emotional reactions of rats to the pain of others // *Journal of comparative and physiological psychology.* 1959. V. 52. № 2. P. 132–134. <https://doi.org/10.1037/h0043531>
36. *Cox S.S., Reichel C.M.* Rats display empathic behavior independent of the opportunity for social interaction // *Neuropsychopharmacology.* 2020. V. 45. P. 1097–1104. <https://doi.org/10.1038/s41386-019-0572-8>.
37. *Cox S.S., Kearns A.M., Woods S.K. et al.* The role of the anterior insula during targeted helping behavior in male rats // *Scientific Reports.* 2022. V. 12. P. 3315. <https://doi.org/10.1038/s41598-022-07365-3>.
38. *Custance D., Mayer J.* Empathic-like responding by domestic dogs (*Canis familiaris*) to distress in humans: an exploratory study // *Anim Cogn.* 2012. V. 15. P. 851–859. <https://doi.org/10.1007/s10071-012-0510-1>.
39. *Darwin C.* The Descent of man. D // *Appleton and Company.* 1871.
40. *Davitz J.R., Mason D.J.* Socially facilitated reduction of a fear response in rats // *Journal of comparative and physiological psychology.* 1955. V. 48. № 3. P. 149–51. <https://doi.org/10.1037/h0046411>.
41. *Decety J., Lamm C.* Human empathy through the lens of social neuroscience // *Scientific World Journal.* 2006. V. 6. P. 1146–1163. <https://doi.org/10.1100/tsw.2006.221>.
42. *Dermody N., Wong S., Ahmed R. et al.* Uncovering the neural bases of cognitive and affective empathy deficits in alzheimer's disease and the behavioral-variant of frontotemporal dementia // *J. AlzheimersDis.* 2016. V. 53. P. 801–816. <https://doi.org/10.3233/JAD-160175>.
43. *Derntl B., Seidel E.M., Schneider F., Habel U.* How specific are emotional deficits? A comparison of empathic abilities in schizophrenia, bipolar and depressed patients // *Schizophr Res.* 2012. V. 142. P. 58–64. <https://doi.org/10.1016/j.schres.2012.09.020>.
44. *De Vries A.C., Glasper E.R., Detillion C.E.* Social modulation of stress responses // *Physiology & behavior.* 2003. V. 79. № 3. P. 399–407. [https://doi.org/10.1016/s0031-9384\(03\)00152-5](https://doi.org/10.1016/s0031-9384(03)00152-5).
45. *De Wall F.B., Aureli F.* Conflict resolution and distress alleviation in monkeys and apes // *Ann N Y Acad Sci.* 1997. V. 807. P. 317–328.

- <https://doi.org/10.1111/j.1749-6632.1997.tb51929.x>.
46. *De Waal F.B.* Putting the altruism back into altruism: the evolution of empathy // *Annu. Rev. Psychol.* 2008. V. 59. P. 279–300.
<https://doi.org/10.1146/annurev.psych.59.103006.093625>.
 47. *De Waal F.B.M., Preston S.D.* Mammalian empathy: behavioural manifestations and neural basis // *Nat. Rev. Neurosci.* 2017. V. 18. P. 498–509.
<https://doi.org/10.1038/nrn.2017.72>.
 48. *Doherty R.W., Orimoto L., Singelis T.M., Hatfield E., Hebb J.* Emotional contagion: Gender and Occupational Differences // *Psychol. Women Q.* 1995. V. 19. P. 355–371.
 49. *Donaldson Z.R., Young L.J.* Oxytocin, vasopressin, and the neurogenetics of sociality // *Science.* 2009. V. 322. P. 900–904.
<https://doi.org/10.1126/science.1158668>.
 50. *Edgar J.L., Lowe J.C., Paul E.S., Nicol C.J.* Avian maternal response to chick distress // *Proc. Biol. Sci.* 2011. V. 278. P. 3129–3134.
<https://doi.org/10.1098/rspb.2010.2701>.
 51. *Engert V., Plessow F., Miller R., Kirschbaum C., Singer T.* Cortisol increase in empathic stress is modulated by emotional closeness and observation modality // *Psychoneuroendocrinology* 2014. V. 45. P. 192–201.
<https://doi.org/10.1016/j.psyneuen.2014.04.005>.
 52. *Evans M.J., Duvel A., Funk M.L. et al.* Social reinforcement of operant behavior in rats: A methodological note // *J. of the Experimental Analysis of Behavior.* 1994. V. 62. P. 149–156.
<https://doi.org/10.1901/jeab.1994.62-149>.
 53. *Ferrari V., Smeraldi E., Bottero G., Politi E.* Addiction and empathy: a preliminary analysis // *Neurol. Sci.* 2014. V. 35. P. 855–859.
<https://doi.org/10.1007/s10072-013-1611-6>.
 54. *Fontenelle L.F., Soares I.D., Miele F. et al.* Empathy and symptoms dimensions of patients with obsessive-compulsive disorder // *J. Psychiatr. Res.* 2009. V. 43. P. 455–463.
<https://doi.org/10.1016/j.jpsychires.2008.05.007>.
 55. *Gilmore A.J., Billing R.L., Einstein R.* The effects on heart rate and temperature of mice and vas deferens responses to noradrenaline when their cage mates are subjected to daily restraint stress // *Lab. Anim.* 2008. V. 42. P. 140–148.
<https://doi.org/10.1258/la.2007.06030e>.
 56. *Gonzalez-Liencre C., Shamay-Tsoory S.G., Brüne M.* Towards a neuroscience of empathy: ontogeny, phylogeny, brain mechanisms, context and psychopathology // *Neurosci. Biobehav. Rev.* 2013. V. 37. P. 1537–1548.
<https://doi.org/10.1016/j.neubiorev.2013.05.001>.
 57. *Gonzalez-Liencre C., Juckel G., Tas C., Friebe A., Brüne M.* Emotional contagion in mice: the role of familiarity // *Behav Brain Res.* 2014. V. 263. P. 16–21.
<https://doi.org/10.1016/j.bbr.2014.01.020>.
 58. *Gore F., Schwartz E.C., Salzman C.D.* Manipulating neural activity in physiologically classified neurons: triumphs and challenges // *Philos Trans R Soc Lond B Biol Sci.* 2015. V. 370. № 1677. P. 20140216.
<https://doi.org/10.1098/rstb.2014.0216>.
 59. *Grinevich V., Knobloch-Bollmann H.S., Eliava M., Busnelli M., Chini B.* Assembling the Puzzle: Pathways of Oxytocin Signaling in the Brain // *Biol. Psychiatry.* 2016. V. 79. P. 155–164.
<https://doi.org/10.1016/j.biopsych.2015.04.013>.
 60. *Guastella A.J., Hickie I.B.* Oxytocin Treatment, Circuitry, and Autism: A Critical Review of the Literature Placing Oxytocin Into the Autism Context // *Biol. Psychiatry.* 2016. V. 79. P. 234–242.
<https://doi.org/10.1016/j.biopsych.2015.06.028>.
 61. *Gur R., Tendler A., Wagner S.* Long-term social recognition memory is mediated by oxytocin-dependent synaptic plasticity in the medial amygdala // *Biol. Psychiatry.* 2014. V. 76. P. 377–386.
<https://doi.org/10.1016/j.biopsych.2014.03.022>.
 62. *Guttman H., Laporte L.* Alexithymia, empathy, and psychological symptoms in a family context // *Compr Psychiatr* 2002. V. 43. P. 448–455.
<https://doi.org/10.1053/comp.2002.35905>.
 63. *Guzmán Y.F., Tronson N.C., Guedea A. et al.* Social modeling of conditioned fear in mice by non-fearful conspecifics // *Behav Brain Res.* 2009. V. 201. № 1. P. 173–178.
<https://doi.org/10.1016/j.bbr.2009.02.024>.
 64. *Hachiga Y., Schwartz L.P., Silberberg A. et al.* Does a rat free a trapped rat due to empathy or for sociality? // *J. Exp. Anal. Behav.* 2018. V. 110. № 2. P. 267–274.
<https://doi.org/10.1002/jeab.464>.
 65. *Han Y., Bruls R., Soyman E. et al.* Bidirectional cingulate-dependent danger information transfer across rats // *PLoS Biol.* 2019. V. 17. e3000524.
<https://doi.org/10.1371/journal.pbio.3000524>.

66. *Han Y., Sichterman B., Maria C., Gazzola V., Keysers C.* Similar levels of emotional contagion in male and female rats // *Scientific Reports*. 2020. V. 10. P. 2763. <https://doi.org/10.1038/s41598-020-59680-2>.
67. *Hare B., Call J., Tomasello M.* Do chimpanzees know what conspecifics know? // *Anim Behav*. 2001. V. 61. P. 139–151. <https://doi.org/10.1006/anbe.2000.1518>.
68. *Hare B., Call J., Tomasello M.* Chimpanzees deceive a human competitor by hiding // *Cognition*. 2006. V. 101. P. 495–514. <https://doi.org/10.1016/j.cognition.2005.01.011>.
69. *Hatfield E., Cacioppo J.T., Rapson R.L.* Emotional contagion // *Curr. Dir. Psychol. Sci*. 1994. V. 2. P. 96–99.
70. *Hernandez-Lallement J., Triumph Attah A., Soyman E., Pinhal C.M., Gazzola V., Keysers C.* Harm to others acts as a negative reinforcer in rats // *Current Biology*. 2020. V. 30. P. 949–961. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2020.01.017>.
71. *Hernandez-Lallement J., Gómez-Sotres P., Carrillo M.* Towards a unified theory of emotional contagion in rodents — A meta-analysis // *Neuroscience and Biobehavioral Reviews*. 2022. V. 132. P. 1229–1248. <https://doi.org/10.1016/j.neubiorev.2020.09.010>.
72. *Hirata S.* Chimpanzee social intelligence: selfishness, altruism, and the mother-infant bond // *Primates J. Primatol*. 2009. V. 50. P. 3–11. <https://doi.org/10.1007/s10329-008-0122-1>.
73. *Hiura L.C., Tan L., Hackenberg T.D.* To free, or not to free: Social reinforcement effects in the social release paradigm with rats // *Behav Processes*. 2018. V. 152. P. 37–46. <https://doi.org/10.1016/j.beproc.2018.03.014>.
74. *Hodges T.E., Green M.R., Simone J.J., McCormick C.M.* Effects of social context on endocrine function and Zif268 expression in response to an acute stressor in adolescent and adult rats // *Int J. Dev Neurosci*. 2014. V. 35. P. 25–34. <https://doi.org/10.1016/j.ijdevneu.2014.03.001>.
75. *Ikemoto S., Panksepp J.* The effects of early social isolation on the motivation for social play in juvenile rats // *Developmental Psychobiology*. 1992. V. 25. P. 261–274.
76. *Jeon D., Kim S., Chetana M. et al.* Observational fear learning involves affective pain system and Cav1.2 Ca²⁺ channels in ACC // *Nat Neurosci*. 2010. V. 13. P. 482–488. <https://doi.org/10.1038/nn.2504>.
77. *Jeon D., Shin H.S.* A mouse model for observational fear learning and the empathetic response // *Curr. Protoc. Neurosci*. 2011. <http://dx.doi.org/10.1002/0471142301.ns0827s57>. Chapter 8:Unit 8.27 <https://doi.org/10.1002/0471142301.ns0827s57>.
78. *Johansen J.P., Fields H.L., Manning B.H.* The affective component of pain in rodents: direct evidence for a contribution of the anterior cingulate cortex // *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*. 2001. V. 98. № 14. P. 8077–82. <https://doi.org/10.1073/pnas.141218998>.
79. *Johnson Z.V., Young L.J.* Oxytocin and vasopressin neural networks: Implications for social behavioral diversity and translational neuroscience // *Neurosci. Biobehav. Rev*. 2017. V. 76. Pt A. P. 87–98. <https://doi.org/10.1016/j.neubiorev.2017.01.034>.
80. *Joiner Jr. T.E.* Contagious depression: existence, specificity to depressed symptoms, and the role of reassurance seeking // *J. Pers. Soc. Psychol*. 1994. V. 67. P. 287–296.
81. *Karwicka W., Wiatrowska M., Kondrakiewicz K. et al.* Relaying Aversive Ultrasonic Alarm Calls Depends on Previous Experience. Empathy, Social Buffering, or Panic? // *Brain Sci*. 2021. V. 11. P. 759. <https://doi.org/10.3390/brainsci11060759>.
82. *Kavaliers M., Choleris E., Colwell D.D.* Learning from others to cope with biting flies: social learning of fear-induced conditioned analgesia and active avoidance // *Behavioral neuroscience*. 2001. V. 115. № 3. P. 661–74.
83. *Keum S., Shin H.-S.* Rodent models for studying empathy // *Neurobiology of Learning and Memory*. 2016. V. 135. P. 22–26. <https://doi.org/http://dx.doi.org/10.1016/j.nlm.2016.07.022>
84. *Kikusui T., Winslow J., Mori Y.* Social Buffering: Relief from Stress and Anxiety // *Philos. Trans. R. Soc. Lond. Ser. B Biol. Sci*. 2007. V. 361. P. 2215–2228. <https://doi.org/10.1098/rstb.2006.1941>.
85. *Kim E.J., Kim E.S., Covey E., Kim J.J.* Social transmission of fear in rats: The role of 22-kHz ultrasonic distress vocalization // *PLoS One*. 2010. 5:e15077. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0015077>.
86. *Kim S., Mátyás F., Lee S., Acsády L., Shin H.S.* Lateralization of observational fear learning at the cortical but not thalamic level in mice // *Proc. Natl. Acad. Sci. U S A*. 2012. V. 109.

- P. 15497–15501.
<https://doi.org/10.1073/pnas.1213903109>.
87. *Kim B.S., Lee J., Bang M. et al.* Differential regulation of observational fear and neural oscillations by serotonin and dopamine in the mouse anterior cingulate cortex // *Psychopharmacology (Berl)*. 2014. V. 231. P. 4371–4381.
<https://doi.org/10.1007/s00213-014-3581-7>.
88. *Kim S.-W., Kim M., Shin H.-S.* Affective empathy and prosocial behavior in rodents // *Current Opinion in Neurobiology*. 2021. V. 68. P. 181–189.
<https://doi.org/10.1016/j.conb.2021.05.002>.
89. *Kiyokawa Y., Kikusui T., Takeuchi Y., Mori Y.* Partner's stress status influences social buffering effects in rats // *Behav Neurosci*. 2004. V. 118. № 4. P. 798–804.
<https://doi.org/10.1037/0735-7044.118.4.798>.
90. *Kiyokawa Y., Takeuchi Y., Mori Y.* Two types of social buffering differentially mitigate conditioned fear responses // *Eur J Neurosci*. 2007. V. 26. P. 3606–3613.
<https://doi.org/10.1111/j.1460-9568.2007.05969.x>.
91. *Kiyokawa Y., Kodama Y., Takeuchi Y., Mori Y.* Physical interaction is not necessary for the induction of housing-type social buffering of conditioned hyperthermia in male rats // *Behav Brain Res*. 2013. V. 256. P. 414–419.
<https://doi.org/10.1016/j.bbr.2013.08.037>.
92. *Kiyokawa Y., Honda A., Takeuchi Y., Mori Y.* A familiar conspecific is more effective than an unfamiliar conspecific for social buffering of conditioned fear responses in male rats // *Behav. Brain Res*. 2014. V. 267. P. 189–193.
<https://doi.org/10.1016/j.bbr.2014.03.043>.
93. *Kiyokawa Y.* Social odors: alarm pheromones and social buffering. In *Social Behavior from Rodents to Humans // Current Topics in Behavioral Neurosciences*. 2015. V. 30. Edited by Wöhr M, Krach S. Cham: Springer. P. 47–65.
https://doi.org/10.1007/7854_2015_406.
94. *Kiyokawa Y., Li Y., Takeuchi Y.* A dyad shows mutual changes during social buffering of conditioned fear responses in male rats // *Behavioural Brain Research*. 2019. V. 366. P. 45–55.
<https://doi.org/10.1016/j.bbr.2019.03.024>.
95. *Knapska E., Nikolaev E., Boguszewski P. et al.* Between-subject transfer of emotional information evokes specific pattern of amygdala activation // *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 2006. V. 103. P. 3858–3862.
<https://doi.org/10.1073/pnas.0511302103>.
96. *Knapska E., Mikosz M., Werka T., Maren S.* Social modulation of learning in rats // *Learning & Memory*. 2010. V. 17. P. 35–42.
<https://doi.org/10.1101/lm.1670910>.
97. *Langford D.J., Crager S.E., Shehzad Z. et al.* Social modulation of pain as evidence for empathy in mice // *Science*. 2006. V. 312. P. 1967–1970.
<https://doi.org/10.1126/science.1128322>.
98. *Lamm C., Decety J., Singer T.* Meta-analytic evidence for common and distinct neural networks associated with directly experienced pain and empathy for pain // *Neuroimage*. 2011. V. 54. P. 2492–2502.
<https://doi.org/10.1016/j.neuroimage.2010.10.014>.
99. *Latane B.* Gregariousness and fear in laboratory rats // *J. Exp. Soc. Psychol*. 1969. V. 5. P. 61–69.
100. *Lau Y.C., Hinkley L.B.N., Bukshpun P. et al.* Autism traits in individuals with agenesis of the corpus callosum // *J. Autism Dev. Disord*. 2013. V. 43. P. 1106–1118.
<https://doi.org/10.1007/s10803-012-1653-2>.
101. *Leshem M., Sherman M.* Troubles shared are troubles halved: stress in rats is reduced in proportion to social propinquity // *Physiol Behav*. 2006. V. 89. P. 399–401.
<https://doi.org/10.1016/j.physbeh.2006.07.010>.
102. *Li Z., Lu Y.F., Li C.L. et al.* Social interaction with a cagemate in pain facilitates subsequent spinal nociception via activation of the medial prefrontal cortex in rats // *Pain*. 2014. V. 155. P. 1253–1261.
<https://doi.org/10.1016/j.pain.2014.03.019>.
103. *Li C.-L., Yu Y., He T. et al.* Validating Rat Model of Empathy for Pain: Effects of Pain Expressions in Social Partners // *Front. Behav. Neurosci*. 2018. V. 12. P. 242.
<https://doi.org/10.3389/fnbeh.2018.00242>.
104. *Lichtenberg N.T., Lee B., Kashtelyan V. et al.* Rat behavior and dopamine release are modulated by conspecific distress // *eLife* 2018;7:e38090.
<https://doi.org/10.7554/eLife.38090>.
105. *Lü Y.-F., Yang Y., Li C.-L. et al.* The Locus Coeruleus – Norepinephrine System Mediates Empathy for Pain through Selective Up-Regulation of P2X3 Receptor in Dorsal Root Ganglia in Rats // *Front. Neural. Circuits* 2017.

- V. 11. P. 66.
<https://doi.org/10.3389/fncir.2017.00066>.
106. *Lua Y.F., Ren B., Ling B.F. et al.* Social interaction with a cagemate in pain increases allogrooming and induces pain hypersensitivity in the observer rats // *Neurosci. Lett.* 2018. V. 662. P. 385–388.
<https://doi.org/10.1016/j.neulet.2017.10.063>.
107. *Luo W.-J., Lia C.-L., Geng K.-W. et al.* The similar past pain experience evokes both observational contagious pain and consolation in stranger rat observers // *Neuroscience Letters.* 2020. V. 722. P. 134840.
<https://doi.org/10.1016/j.neulet.2020.134840>.
108. *Magen E., Konasewich P.A.* Women support providers are more susceptible than men to emotional contagion following brief supportive interactions // *Psychol. Women Q.* 2011. V. 35. P. 611–616.
<https://doi.org/10.1177/0361684311423912>
109. *Márquez C., Rennie S.M., Costa D.F., Moita M.A.* Prosocial Choice in Rats Depends on Food-Seeking Behavior Displayed by Recipients // *Curr Biol CB.* 2015. V. 25. P. 1736–1745.
<https://doi.org/10.1016/j.cub.2015.05.018>.
110. *Martin L.J., Tuttle A.H., Mogil J.S.* The Interaction Between Pain and Social Behavior in Humans and Rodents // *Curr. Topics Behav. Neurosci.* 2014. V. 20. P. 233–250.
https://doi.org/10.1007/7854_2014_287.
111. *Martin L.J., Hathaway G., Isbester K. et al.* Reducing social stress elicits emotional contagion of pain in mouse and human strangers // *Curr Biol.* 2015. V. 25. P. 326–332.
<https://doi.org/10.1016/j.cub.2014.11.028>.
112. *Martinez M., Multani N., Anor C.J. et al.* Emotion detection deficits and decreased empathy in patients with Alzheimer’s disease and Parkinson’s disease affect caregiver mood and burden // *Front. Aging Neurosci.* 2018. V. 10. P. 120.
<https://doi.org/10.3389/fnagi.2018.00120>.
113. *Masserman J.H., Wechkin S., Terris W.* “Altruistic” behavior in rhesus monkeys // *Am J Psychiatry.* 1964. V. 121. P. 584–585.
<https://doi.org/10.1176/ajp.121.6.584>.
114. *Mazza M., Tempesta D., Pino M.C. et al.* Neural activity related to cognitive and emotional empathy in post-traumatic stress disorder // *Behav. Brain Res.* 2015. V. 282. P. 37–45.
<https://doi.org/10.1016/j.bbr.2014.12.049>.
115. *Meyza K.Z., Ben-Ami Bartal I., Monfils M.H., Panksepp J.B., Knapska E.* The roots of empathy: through the lens of rodent models // *Neurosci. Biobehav. Rev.* 2018. V. 76. Pt B. P. 216–234.
<https://doi.org/10.1016/j.neubiorev.2016.10.028>.
116. *Meyza K., Knapska E.* What can rodents teach us about empathy? // *Current Opinion in Psychology* 2018. V. 24. P. 15–20.
<https://doi.org/10.1016/j.copsyc.2018.03.002>.
117. *Mikosz M., Nowak A., Werka T., Knapska E.* Sex differences in social modulation of learning in rats // *Scientific Reports.* 2015. V. 5. P. 18114.
<https://doi.org/10.1038/srep18114>.
118. *Mitre M., Marlin B.J., Schiavo J.K. et al.* A Distributed network for social cognition enriched for oxytocin receptors // *J. Neurosci.* 2016. V. 36. № 8. P. 2517–2535.
<https://doi.org/10.1523/JNEUROSCI.2409-15.2016>.
119. *Mogil J.S.* Animal models of pain: progress and challenges // *Nat Rev // Neurosci.* 2009. V. 10. № 4. P. 283–294.
<https://doi.org/10.1038/nrn2606>.
120. *Mogil J.S.* The surprising empathic abilities of rodents // *Trends Cogn. Sci.* 2012. V. 16. № 3. P. 143–144.
<https://doi.org/10.1016/j.tics.2011.12.012>.
121. *Mogil J.S.* Social modulation of and by pain in humans and rodents // *Pain.* 2015. V. 156. Suppl. 1. P. 35–41.
<https://doi.org/10.1097/01.j.pain.0000460341.62094.77>.
122. *Morgan A.J., Jorm A.F.* Self-help interventions for depressive disorders and depressive symptoms: A systematic review // *Ann. Gen. Psychiatry.* 2008. V. 7. P. 14.
<https://doi.org/10.1186/1744-859X-7-13>.
123. *Morrison A.S., Mateen M.A., Brozovich F.A. et al.* Empathy for positive and negative emotions in social anxiety disorder // *Behav. Res. Ther.* 2016. V. 87. P. 232–242.
<https://doi.org/10.1016/j.brat.2016.10.005>.
124. *Nakajima M., Görlich A., Heintz N.* Oxytocin modulates female sociosexual behavior through a specific class of prefrontal cortical interneurons // *Cell.* 2014. V. 159. P. 295–305.
<https://doi.org/10.1016/j.cell.2014.09.020>.
125. *Nazeri M., Nezhadi A., Shabani M.* Role of Opioid System in Empathy-like Behaviours in Rats //

- Addict Health. 2019. V. 11. № 4. P. 216–22.
<https://doi.org/10.22122/ahj.v11i4.243>.
126. *Nazeri M., Chamani G., Abareghi F. et al.* Sensory and Affective Dimensions of Pain and Anxiety Like Behaviors Are Altered in an Animal Model of Pain Empathy // *Iran J. Psychiatry* 2019. V. 14. № 3. P. 221–226.
127. *Nazeri-Rezaabad M., Jamalpoor Z., Alemrajabi M.S. et al.* Chronic Exposure to Morphine Leads to a Reduced Affective Pain Response in the Presence of Hyperalgesia in an Animal Model of Empathy // *Addict Health* 2020. V. 12. № 4. P. 251–258.
<https://doi.org/10.22122/ahj.v12i4.280>.
128. *Nowbahari E., Scohier A., Durand J.L., Hollis K.L.* Ants, cataglyphis cursor, use precisely directed rescue behavior to free entrapped relatives // *PLoS ONE*. 2009. 4:e6573.
<https://doi.org/10.1371/journal.pone.0006573>.
129. *Owen S.F., Tuncdemir S.N., Bader P.L. et al.* Oxytocin enhances hippocampal spike transmission by modulating fast-spiking interneurons // *Nature*. 2013. V. 500. P. 458–462.
<https://doi.org/10.1038/nature12330>.
130. *Panksepp J.B., Lahvis G.P.* Rodent empathy and affective neuroscience // *Neurosci. Biobehav. Rev.* 2011. V. 35. P. 1864–1875.
<https://doi.org/10.1016/j.neubiorev.2011.05.013>.
131. *Panksepp J., Panksepp J.B.* Toward a cross-species understanding of empathy // *Trends Neurosci.* 2013. V. 36. P. 489–496.
<https://doi.org/10.1016/j.tins.2013.04.009>.
132. *Peñagarikano O., Lázaro M.T., Lu X.H. et al.* Exogenous and evoked oxytocin restores social behavior in the Cntnap2 mouse model of autism // *Sci. Transl. Med.* 2015. 7:271ra8.
<https://doi.org/10.1126/scitranslmed.3010257>.
133. *Pisansky M.T., Hanson L.R., Gottesman I.I., Gewirtz J. C.* Oxytocin enhances observational fear in mice // *Nat. Commun.* 2017. V. 8. P. 2102.
<https://doi.org/10.1038/s41467-017-02279-5>.
134. *Preston S.D., de Waal F.B.M.* Empathy: its ultimate and proximate bases // *Behav Brain Sci.* 2002. V. 25. P. 1–72.
<https://doi.org/10.1017/s0140525x02000018>.
135. *Ramirez S., Liu X., MacDonald C.J. et al.* Activating positive memory engrams suppresses depression-like behaviour // *Nature*. 2015. V. 522 № 7556. P. 335–339.
<https://doi.org/10.1038/nature14514>.
136. *Rein B., Jones E., Tuy S. et al.* Protocols for the social transfer of pain and analgesia in mice // *STAR Protocols*. 2022. V. 3. № 4. P. 101756.
<https://doi.org/10.1016/j.xpro.2022.101756>.
137. *Rizzolatti G., Sinigaglia C.* The mirror mechanism: a basic principle of brain function. *Nat. Rev // Neurosci.* 2016. V. 17. P. 757–765.
<https://doi.org/10.1038/nrn.2016.135>.
138. *Rozanski A., Blumenthal J.A., Davidson K.W., Saab P.G., Kubzansky L.* The epidemiology, pathophysiology, and management of psychosocial risk factors in cardiac practice: the emerging field of behavioral cardiology // *J. Am. Coll. Cardiol.* 2005. V. 45. P. 637–651.
<https://doi.org/10.1016/j.jacc.2004.12.005>.
139. *Sanders J., Mayford M., Jeste D.* Empathic fear responses in mice are triggered by recognition of a shared experience // *PLoS One*. 2013. 8. e74609.
<https://doi.org/10.1371/journal.pone.0074609>
140. *Sato N., Tan L., Tate K., Okada M.* Rats demonstrate helping behavior toward a soaked conspecific // *Anim Cogn. Springer Berlin Heidelberg*. 2015. V. 18. № 5. P. 1039–1047.
<https://doi.org/10.1007/s10071-015-0872-2>.
141. *Silva P.R.R., Silva R.H., Lima R.H. et al.* Are There Multiple Motivators for Helping Behavior in Rats? // *Front. Psychol.* 2020. V. 11. P. 1795.
<https://doi.org/10.3389/fpsyg.2020.01795>.
142. *Singer T., Seymour B., O’Doherty J. et al.* Empathy for pain involves the affective but not sensory components of pain // *Science*. 2004. V. 303. P. 1157–1162.
<https://doi.org/10.1126/science.1093535>.
143. *Singer T., Lamm C.* The social neuroscience of empathy // *Ann N Y Acad. Sci.* 2009. V. 1156. P. 81–96.
<https://doi.org/10.1016/j.neuropsychologia.2021.107925>.
144. *Schneeberger K., Dietz M., Taborsky M.* Reciprocal cooperation between unrelated rats depends on cost to donor and benefit to recipient // *BMC Evolutionary Biology*. 2012. V. 12. P. 41.
<https://doi.org/10.1186/1471-2148-12-41>.
145. *Schwartz L.P., Silberberg A., Casey A.H., Kearns D.N., Slotnick B.* Does a Rat Release a Soaked Conspecific Due to Empathy? // *Anim. Cogn.* 2017. V. 20. №. 2. P. 299–308.
<https://doi.org/10.1007/s10071-016-1052-8>.

146. *Silberberg A., Allouch C., Sandfort S. et al.* Desire for social contact, not empathy, may explain “rescue” behavior in rats // *Anim Cogn.* 2014. V. 17. №. 3. P. 609–18.
[https://doi.org/ 10.1007/s10071-013-0692-1](https://doi.org/10.1007/s10071-013-0692-1).
147. *Silva P.R.R., Silva R.H., Lima R.H. et al.* Are there multiple motivators for helping behavior in rats? // *Front. Psychol.* 2020. V. 11. P. 1795.
[https://doi.org/ 10.3389/fpsyg.2020.01795](https://doi.org/10.3389/fpsyg.2020.01795).
148. *Simner M.L.* Newborn’s response to the cry of another infant // *Dev. Psychol.* 1971. V. 5. P. 136–150.
149. *Singer T., Seymour B., O’doherly J. et al.* Empathy for pain involves the affective but not sensory components of pain // *Science.* 2004. V. 303. № 5661. P. 1157–62.
[https://doi.org/ 10.1126/science.1093535](https://doi.org/10.1126/science.1093535).
150. *Sivaselvachandran S., Acland E.L., Abdallah S., Martin L.J.* Behavioral and mechanistic insight into rodent empathy // *Neurosci. Biobehav. Rev.* 2016. V. 91. P. 130–137.
[https://doi.org/ 10.1016/j.neubiorev.2016.06.007](https://doi.org/10.1016/j.neubiorev.2016.06.007).
151. *Slavich G.M.* Life stress and health: a review of conceptual issues and recent findings // *Teach. Psychol.* 2016. V. 43. P. 346–355.
[https://doi.org/ 10.1177/0098628316662768](https://doi.org/10.1177/0098628316662768).
152. *Smith P., Berdoy M., Smith R.H.* Body-weight and social-dominance in anticoagulant-resistant rats // *Crop Prot.* 1994. V. 13. P. 311–315.
153. *Smith A.S., Wang Z.* Hypothalamic oxytocin mediates social buffering of the stress response // *Biol. Psychiatry.* 2014. V. 76. P. 281–288.
[https://doi.org/ 10.1016/0261-2194\(94\)90022-1](https://doi.org/10.1016/0261-2194(94)90022-1)
154. *Smith A.S., Williams Avram S.K., Cymerblit-Sabba A., Song J., Young W.S.* Targeted activation of the hippocampal CA2 area strongly enhances social memory // *Mol. Psychiatry.* 2016. V. 21. № 8. P. 1137–1144.
[https://doi.org/ 10.1038/mp.2015.189](https://doi.org/10.1038/mp.2015.189).
155. *Smith M.L., Asada N., Malenka R.C.* Anterior cingulate inputs to nucleus accumbens control the social transfer of pain and analgesia // *Science.* 2021. V. 371. P. 153–159.
[https://doi.org/ 10.1126/science.abe3040](https://doi.org/10.1126/science.abe3040).
156. *Soto J.A., Levenson R.W.* Emotion recognition across cultures: the influence of ethnicity on empathic accuracy and physiological linkage // *Emotion.* 2009. V. 9. P. 874–884.
[https://doi.org/ 10.1037/a0017399](https://doi.org/10.1037/a0017399).
157. *Strike P.C., Steptoe A.* Psychosocial factors in the development of coronary artery disease // *Prog. Cardiovasc. Dis.* 2004. V. 46. P. 337–347.
[https://doi.org/ 10.1016/j.pcad.2003.09.001](https://doi.org/10.1016/j.pcad.2003.09.001).
158. *Telzer E.H., Humphreys K.L., Shapiro M., Tottenham N.* Amygdala sensitivity to race is not present in childhood but emerges over adolescence // *J. Cogn. Neurosci.* 2013. V. 25. P. 234–244.
[https://doi.org/ 10.1162/jocn_a_00311](https://doi.org/10.1162/jocn_a_00311).
159. *Thoma P., Zalewski I., von Reventlow H.G. et al.* Cognitive and affective empathy in depression linked to executive control // *Psychiatr. Res.* 2011. V. 189. P. 373–378.
[https://doi.org/ 10.1016/j.psychres.2011.07.030](https://doi.org/10.1016/j.psychres.2011.07.030).
160. *Tremblay S., Sharika K.M., Platt M.L.* Social decision-making and the brain: a comparative perspective // *Trends Cogn. Sci.* 2017. V. 21. № 4. P. 265–276.
[https://doi.org/ 10.1016/j.tics.2017.01.007](https://doi.org/10.1016/j.tics.2017.01.007).
161. *Toller G., Adhimoolam B., Grunwald T. et al.* Right mesial temporal lobe epilepsy impairs empathy-related brain responses to dynamic fearful faces // *J. Neurol.* 2015. V. 262. P. 729–741.
[https://doi.org/ 10.1007/s00415-014-7622-2](https://doi.org/10.1007/s00415-014-7622-2).
162. *Uddin L.Q., Nomi J.S., Hébert-Seropian B., Ghaziri J., Boucher O.* Structure and function of the human insula // *J. Clin. Neurophysi.* 2017. V. 34. № 4. P. 300–306.
[https://doi.org/ 10.1097/WNP.0000000000000377](https://doi.org/10.1097/WNP.0000000000000377).
163. *Ueno H., Suemitsu S., Murakami S. et al.* Helping-Like Behaviour in Mice Towards Conspecifics Constrained Inside Tubes // *Scientific Reports.* 2019. V. 9. P. 5817.
[https://doi.org/ 10.1038/s41598-019-42290-y](https://doi.org/10.1038/s41598-019-42290-y)
164. *Van Wolkenten M., Brosnan S.F., de Waal F.B.M.* Inequity responses of monkeys modified by effort // *Proc. Natl. Acad. Sci. U S A.* 2007. V. 104. № 47. P. 18854–18859.
[https://doi.org/ 10.1073/pnas.0707182104](https://doi.org/10.1073/pnas.0707182104).
165. *Vasconcelos M., Hollis K., Nowbahari E., Kacelnik A.* Pro-sociality without empathy // *Biol. Lett.* 2012. V. 8. P. 910–912.
[https://doi.org/ 10.1098/rsbl.2012.0554](https://doi.org/10.1098/rsbl.2012.0554).
166. *Venniro M., Golden S.A.* Taking action: empathy and social interaction in rats // *Neuropsychopharmacology.* 2020. V. 45. P. 1081–1082.
[https://doi.org/ 10.1038/s41386-019-0596-0](https://doi.org/10.1038/s41386-019-0596-0).

167. *Watanabe S., Ono K.* An experimental analysis of “empathic” response: effects of pain reactions of pigeon upon other pigeon’s operant behavior // *Behav. Processes.* 1986. V. 13. P. 269–277. [https://doi.org/ 10.1016/0376-6357\(86\)90089-6](https://doi.org/10.1016/0376-6357(86)90089-6).
168. *Yamagishi A., Lee J., Sato N.* Oxytocin in the anterior cingulate cortex is involved in helping behavior // *Behavioural Brain Research.* 2020. V. 393. P. 112790. [https://doi.org/ 10.1016/j.bbr.2020.112790](https://doi.org/10.1016/j.bbr.2020.112790).
169. *Yang H., Jung S., Seo J. et al.* Altered behavior and neural activity in conspecific cagemates co-housed with mouse models of brain disorders // *Physiol. Behav.* 2016. V. 163. P. 167–176. [https://doi.org/ 10.1016/j.physbeh.2016.05.031](https://doi.org/10.1016/j.physbeh.2016.05.031).
170. *Young W.S., Li J., Wersinger S.R., Palkovits M.* The vasopressin 1b receptor is prominent in the hippocampal area CA2 where it is unaffected by restraint stress or adrenalectomy // *Neuroscience.* 2006. V. 143. № 4. P. 1031–1039. [https://doi.org/ 10.1016/j.neuroscience.2006.08.040](https://doi.org/10.1016/j.neuroscience.2006.08.040).
171. *Yu Y., Li C-L., Du R., Chen J.* Rat Model of Empathy for Pain // *Bio-protocol.* 2019. V. 9. № 12. e3266. [https://doi.org/ 10.21769/BioProtoc.3266](https://doi.org/10.21769/BioProtoc.3266).
172. *Zaki J.* Empathy: a motivated account // *Psychol. Bull.* 2014. V. 140. P. 1608–1647. [https://doi.org/ 10.1037/a0037679](https://doi.org/10.1037/a0037679).
173. *Zaniboni C.R., Pelarin V., Baptista-de-Souza D., De Souza L.M.D.C.* Empathy for pain: Insula inactivation and systemic treatment with midazolam reverses the hiperalgesia induced by cohabitation with a pair in chronic pain condition // *Frontiers in behavioral neuroscience.* 2018. V. 12. P. 278. [https://doi.org/ 10.3389/fnbeh.2018.00278](https://doi.org/10.3389/fnbeh.2018.00278).

The Manifestation of Empathy in Animals

M. I. Zaichenko

*Institute of Higher Nervous Activity and Neurophysiology of RAS, Moscow, 117485 Russia
E-mail: mariya-zajchenko@yandex.ru*

Abstract – The review considers the evolutionary prerequisites for empathic behavior. Empathy refers to the ability to indirectly experience the affective states of other individual and motivate behavior aimed at helping a partner. For a long time it was believed that the manifestation of empathy is peculiar only to humans and, possibly, to primates. However, experimental studies conducted in recent decades demonstrate that empathy-like behavior, primarily affective empathy, is observed in many animals, including rodents. In rodents, empathy manifests itself in the form of emotional contagion, emotional buffering, and prosocial behavior. The article also discusses the factors influencing the manifestation of empathic behavior, as well as the brain structures and neurotransmitter systems involved in its implementation.

Keywords: *empathy, animals, social contagion, buffering, emotional resonance, prosocial behavior.*