

刘昊,李文静,王馨媛,等. 啮齿类动物情绪传染的研究进展 [J]. 中国实验动物学报, 2023, 31(6): 795-801.

Liu H, Li WJ, Wang XA, et al. Research progress on rodent emotional contagion [J]. Acta Lab Anim Sci Sin, 2023, 31(6): 795-801.

Doi:10.3969/j.issn.1005-4847.2023.06.012

啮齿类动物情绪传染的研究进展

刘昊¹,李文静¹,王馨媛¹,王晨琪¹,吴亚轩¹,肖洪玲^{2*}

(1. 天津中医药大学研究生院,天津 301600;2. 天津中医药大学护理学院,天津 301600)

【摘要】 人类可以模仿他人行为并产生相同的情感体验,这一现象被称为情绪传染。作为医学研究中常用的实验动物,啮齿类动物(主要为大鼠和小鼠)同样存在情绪传染现象,并与恐惧、焦虑、抑郁等负面情绪有关。为了进一步了解动物间不同情绪的传播过程,本文将情绪传染的定义和过程、影响因素、主要类型及其生理学机制进行综述,以为后续研究提供参考。

【关键词】 情绪传染;啮齿类动物;焦虑;抑郁

【中图分类号】 Q95-33 **【文献标志码】** A **【文章编号】** 1005-4847 (2023) 06-0795-07

Research progress on rodent emotional contagion

LIU Hao¹, LI Wenjing¹, WANG Xinai¹, WANG Chenqi¹, WU Yaxuan¹, XIAO Hongling^{2*}

(1. Graduate School, Tianjin University of Traditional Chinese Medicine, Tianjin 301600, China.

2. School of Nursing, Tianjin University of Traditional Chinese Medicine, Tianjin 301600)

Corresponding author: XIAO Hongling. E-mail: dingxiyuan303@sina.com

【Abstract】 Humans can mimic the behavior of others and produce the same emotional experiences, a phenomenon known as emotional contagion. Rodents (mainly rats and mice) are commonly used as experimental animals in medical research. These animals can also suffer from emotional contagion associated with negative emotions such as fear, anxiety, and depression. To further understand the process of the transmission of different emotions among animals, we review the definition and process of emotional contagion, as well as the influencing factors and the main types and their physiological mechanisms, to provide a reference for subsequent studies.

【Keywords】 emotional contagion; rodent; anxiety; depression

Conflicts of Interest: The authors declare no conflict of interest.

情绪传染是一种模仿他人行为并产生相同情绪的现象,作为共情能力的基础,情绪传染不需要感知到他人的情绪,仅观察到他人的行为便能产生与之相同的情感反应。情绪传染现象在人群中广泛存在,并已在工程^[1]、新闻^[2-3]和管理^[4]等领域中开展了相关研究。随着研究者对情绪传染认知的不断深入和神经科学技术的发展,人们发现动物之

间也存在着情绪传染,并与焦虑、抑郁等负性情绪相关^[5]。目前,国内有关情绪传染的动物研究仍处于起步阶段,相关的实验性研究较少,动物间情绪传染的现象也鲜有学者介绍。因此,本文以医学实验中常用的啮齿类动物为主要参考对象,将情绪传染的定义和过程、影响因素、主要类型及其生理学机制进行综述,以为后续的研究提供方向。

【基金项目】 国家自然科学基金(81403312)。

Funded by National Natural Science Foundation of China(81403312).

【作者简介】 刘昊(1997—),男,在读硕士研究生,研究方向:功能性消化不良相关研究。Email:liuhao1953@outlook.com

【通信作者】 肖洪玲(1974—),女,博士,教授,研究方向:功能性消化不良相关研究。Email:dingxiyuan303@sina.com

1 情绪传染的定义和过程

Hatfield 等^[6]最初将情绪传染定义为“(观察者)自动模仿和同步演示者的面部表情、声音、姿势和动作的倾向,进而在情感上趋同”。情绪传染和模仿不同,后者意味着复制演示者的动作,仅有行为上的改变而无情感色彩;而前者则兼顾动作和情感的匹配。这意味着情绪传染应同时满足行为的模仿和情绪的改变,仅有行为的改变并不能证明情绪传染的出现,如传染性打哈欠^[7]在目前仍被认为是一种模仿行为而非更高维度的情绪传染或共情现象。因此,情绪传染过程应遵循一个两步模型^[8-9],首先观察者识别到演示者的行为改变,其次由观察者模仿这些行为并产生相同的情感体验。当观察到同类出现恐惧或疼痛行为时,情绪传染便成为一种有效的自我保护机制。当演示者察觉到危险或遭受刺激后做出应对行为时,即使观察者未感知到危险的出现,仅通过目睹演示者的行为便会做出相同的反应来保护自己。

情绪传染的研究对象包括人类^[10],非人灵长类动物^[11-12]、啮齿类动物^[13]、狗^[14]、鸟类^[15]、大象^[16]、渡鸦^[17]等,甚至在斑马鱼^[18]中也发现了类似的情绪传染现象。这意味着情绪传染并非人类所特有的能力,在低等动物中也同样存在。与人类类似,啮齿类动物也具有高度社会化的特点,作为群居动物其情绪传染的效应更加明显^[19]。作为产生社会行为的基石之一,情绪传染的行为范式有助于研究者了解精神疾病的发生发展并进一步探索认知行为的功能机制。但是,情绪传染的产生也会导致研究结果出现偏差,尤其在探索与情绪相关的动物实验中,啮齿类动物社会化的特点可能会导致大规模的情绪传染现象,使实验结果远离预期。当下,啮齿类动物的情绪传染现象仍是一个有待探索的领域,存在许多关键问题有待解决,而大鼠和小鼠作为医学实验中常用的啮齿类动物,其情绪传染现象更值得研究者进一步关注。

2 情绪传染的影响因素

2.1 年龄

一项涵盖 124 篇啮齿动物情绪传染研究的 Meta 分析显示^[20],大鼠的年龄越大,其恐惧情绪传染水平越弱,而小鼠则相反。Keum 等^[21]在一项区分不同品系小鼠间情绪差异的研究中发现,4 周龄

的小鼠比成年小鼠的恐惧传染水平更高。目前,尚未有研究直接探讨年龄与情绪传染间的关系,对于情绪传染水平和年龄增长的潜在联系,在未来仍需更多有力的证据予以证明。

2.2 性别

目前的研究尚不能证明性别会影响情绪传染的水平,原因在于实验动物选择过程中的性别偏见。有关啮齿类动物情绪传染的研究中,仅有 3.5% 的研究者使用雌性大鼠或小鼠作为研究对象,而有 86.4% 的研究者选择雄性大鼠或小鼠,10.1% 的研究者选择雌雄兼用^[20]。这种对动物性别的不均等分配,使得数据出现一定的误差,导致难以对性别影响进行更深层次的探讨。Han 等^[22]通过对大鼠的性别进行区分后,分别观察雌性大鼠和雄性大鼠在面对同类遭受足部电击时的情绪传染情况,结果不能证明性别对情绪传染存在显著的影响。随后,Han 等^[22]也提出产生这种结果的原因可能是样本量过少,并且没有根据雌性动物的发情周期进行阶段分层所导致。因此,仍需更多有力证据来验证不同性别间情绪传染的差异性。

2.3 与同伴的熟悉程度

Zhou 等^[23]将两只 C57BL/6J 小鼠共同饲养 4 周后,对 1 只演示小鼠进行足部电击时,另 1 只目睹该场景的观察小鼠也会产生相同的恐惧行为,而当饲养超过 4 周后,电击 1 只演示小鼠时,观察小鼠所表现的恐惧行为持续时间更长,这表明彼此熟悉的动物其恐惧情绪传染水平也随之增高。Martin 等^[24]采用 0.9% 乙酸腹部注射使演示小鼠产生疼痛相关行为,当与熟悉的同伴配对时,观察小鼠表现出更多的疼痛行为。同样,当选择与观察小鼠有社会关系的同类,如交配伴侣或兄弟姐妹进行演示时,观察小鼠具有更高的恐惧情绪传染水平。研究者表明这很可能是下丘脑-垂体-肾上腺轴(hypothalamic-pituitary-adrenal axis, HPA)在其中发挥作用,采用皮质醇抑制剂美替拉酮口服可以有效提高陌生人之间疼痛的情绪传染水平,采用糖皮质激素受体拮抗剂和盐皮质激素受体拮抗剂预处理的小鼠也表现出同样的效果。现有的证据表明,同类动物间的熟悉程度越高,其情绪传染水平也越高,并与 HPA 轴密切相关。

2.4 饲养环境

与群体饲养的大鼠相比,在正式实验开始前将大鼠采取单笼的适应性饲养,在实验过程中表现出

更高的恐惧情绪传染水平,并增加了对焦虑等负性情绪的敏感性,而单笼饲养的小鼠却没有产生明显变化^[20,25]。这可能是由于早期暴露于社会孤立的大鼠,其 HPA 轴负反馈增加,血液中皮质酮水平降低^[25],导致成年后对焦虑和恐惧等行为的敏感性增强。因此,在对实验大鼠进行造模前,如模拟焦虑等精神症状时,可以考虑对动物进行单独饲养,以提高其对负性情绪的敏感性。

2.5 其他

早先曾暴露于痛苦刺激的大鼠,当其目睹同类遭受同样的刺激时,其恐惧情绪的传染水平也会增强^[26],而尚无研究探讨先前暴露对小鼠情绪传染水平的影响。动物品系的不同也被证明与情绪传染的差异性水平有关,有研究者选用 11 种不同近交品系的小鼠测量其恐惧情绪传染的差异性^[21],结果表明 C57BL/6J、C57BL/6NTac、129S1/SvImJ、129S4/SvJae 和 BTBR *T Itpr3^{+/TF}*/J 雄性小鼠的恐惧情绪传染水平较高。此外,大鼠通常表现的更为友好且同类间相互攻击较少,而小鼠的攻击性和领地意识则较强^[27],随着年龄的增长,两者遗传特性间的差异性也会愈发明显,进而影响不同情绪的传染水平。

3 不同类型的情绪传染

3.1 痛苦和恐惧的情绪传染

对大鼠疼痛情绪的传染研究最早开始于 1959 年,Church^[28]设计了一套电击装置,当一只大鼠通过按压杠杆获得食物时,另一只大鼠会同时遭受电击刺激,当前者观察到同伴因电击带来的痛苦情绪时,停止了按压杠杆的行为。另一项研究将演示小鼠放置在有苍蝇的笼子里进行叮咬,而观察小鼠则目睹整个过程。第 2 天将观察小鼠放入同样存在苍蝇的笼子时,即使这些苍蝇已经失去了叮咬功能,这些小鼠仍然表现出痛苦的行为和增强的镇痛反应^[29]。目前,研究者多采用电击演示者足底的方式,使观察者目睹其经历的刺激,通过痛苦的叫声、伤害性动作等方式进行情绪传染。当目睹演示小鼠扭动身体以减少疼痛时,观察小鼠也会做出同样的扭动动作^[30];而当演示小鼠表现出长时间的痛苦后,观察小鼠也开始出现逃跑等社会恐惧行为^[31]。此外,仅观察炎症性疼痛小鼠的痛苦行为,正常小鼠也会出现痛觉过敏现象^[32]。这表明小鼠可能通过视觉、声音及气味等方式识别同类的痛苦,并做出相同的痛苦和疼痛样行为。在野外环境中,痛苦

和恐惧的情绪传染可以使个体远离捕食者的威胁从而保护自身,延续种族的生存。恐惧的情绪传染水平也与动物种群规模有关^[33],动物种群的规模越小,其恐惧的情绪传染的敏感性越高,也越容易造成群体的大规模恐慌;而大型种群中个体面临捕食者的威胁较少,对环境的适应性较高,其情绪传染水平也较低。

3.2 焦虑和抑郁的情绪传染

尽管目前的研究多倾向于对恐惧和疼痛的情绪传染,但已经可以确定焦虑和抑郁同样会引起情绪传染。Carneiro 等^[34]以 1 h/d 的频次对小鼠进行慢性束缚 2 周使其产生焦虑情绪,再将其与正常小鼠一同饲养,结果表明正常小鼠也出现了焦虑样行为。Boyko 等^[35]采用慢性不可预知性刺激建立抑郁大鼠模型,之后将 2 只抑郁大鼠与 1 只正常大鼠共同饲养 5 周,观测结果表明 3 只大鼠均出现了抑郁样行为。Meade 等^[36]在对雌性大鼠进行压力暴露产生焦虑和抑郁症状后,将其与雄性大鼠共同饲养 6 周,结果表明雄性大鼠同样出现了焦虑和抑郁症状。因此,即便没有目击同类的刺激过程,正常大鼠仍会由于长时间与暴露同类居住产生情绪传染导致焦虑抑郁症状。

此外,情绪传染还被用来制作社会挫败的小鼠模型^[37],社会挫败个体最明显的表现既是焦虑、抑郁等负性情绪的出现。在连续 10 d 目睹演示小鼠被同类击败后,观察小鼠同样出现了社会挫败的压力表现,并出现了社交回避、快感缺乏和糖水偏好降低等焦虑和抑郁症状。随后的研究发现,社会挫败的情绪传染可能是视觉线索起到了主要作用,仅通过听觉和嗅觉线索难以完成情绪传染的过程^[38]。以情绪传染为基础的传染性抑郁症已经在人类中开展了广泛的研究^[39],而针对大小鼠焦虑和抑郁等负性情绪的传染过程同样值得更多研究者的关注。

4 情绪传染的感官线索

4.1 视觉线索

与听觉和触觉相比,视觉是个体最直接且快速的感官通道,在人类中仅观察面部肌肉的变化就能直接感知到情绪的改变,并且视觉线索是在大小鼠情绪传染中开展最多的研究方向。已有研究者将小鼠疼痛时的面部表情编码:将面部划分为眼眶、鼻子、脸颊、耳朵和胡须五个部位,并开发出量化疼痛程度的小鼠鬼脸量表(mouse grimace scale,

MGS)^[40]。随后,大鼠鬼脸量表(rat grimace scale, RGS)^[41]也被开发出来,这意味着大小鼠在疼痛时也会出现面部表情的改变。研究发现,通过阻断视觉线索,小鼠间疼痛的情绪传染也随之消失,而阻断听觉、触觉和嗅觉通道却没有影响^[30]。这表明小鼠可能会识别同类的痛苦表情或痛苦行为,并出现相同的情感体验。在模拟社会挫败的小鼠实验中,研究者认为视觉线索是引发情绪传染的主要途径,但也有研究者提出作为夜行动物之一的啮齿类动物,可能较少依赖于视觉线索的影响^[42]。

因此,现有研究的结论证明,视觉线索是引发情绪传染的主要感官通道,但无法区分是通过观察到同类面部表情变化还是躯体行为改变而引发情绪传染现象。

4.2 听觉线索

动物会根据周围环境和自身状况产生不同频率的声音,大鼠是开展相关研究最多的啮齿动物。当出现厌恶或恐惧情绪时,如将大鼠暴露在捕食者面前或闻到捕食者尿液的气味时,大鼠会发出 22 kHz 的叫声以提醒同类危险的来临并进入冻结姿态^[43];而与同类进行社会接触时则发出 50 kHz 的叫声,如开展社交游戏或交配^[44]。当采用人工磁带播放 22 kHz 的声音时,正在活动的大鼠减少了活动行为,在停止播放后的 5 min 内,同样出现了活动减少的情况^[45]。此外,积极情绪的传染主要从声音线索开展研究,50 kHz 的大鼠叫声会引诱其他大鼠进入陌生的环境,即使大鼠之间并不熟悉^[46]。以上研究有力地证明了声音线索在情绪传染中的关键作用,在野外环境中,同类动物可能会因为障碍物的阻挡而无法看到彼此,而声音传播则避免了这些问题,高频的超声波也会使许多捕食者无法识别。因此,声音线索可能是情绪传染过程中的关键环节。

4.3 嗅觉线索

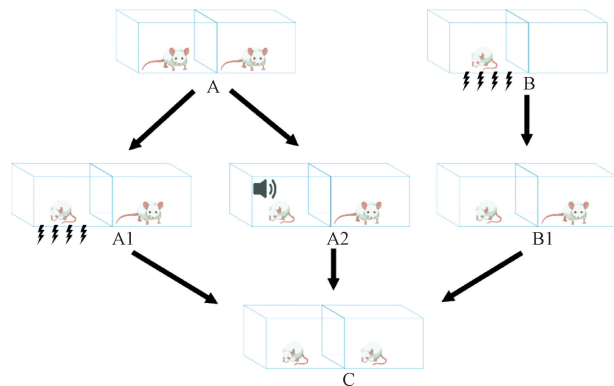
早在 1968 年,研究者就发现大鼠可以通过气味区分出应激后的同类^[47],当闻到捕食者的尿液时也会采取防御行为^[43]。但未有将恐惧或焦虑等情绪传染现象与嗅觉通道相联系的研究,近年来对嗅觉线索的相关研究也相对较少,这可能是啮齿动物选择性进化的原因。为了保护个体并延续种族的生存,动物常常会采取多种方法隐藏自身的气味以防捕食者发现,因此嗅觉线索在情绪传染中的作用可能会低于视觉和听觉线索。

综上所述,情绪传染可能是视觉、听觉和嗅觉

多感官协同作用产生的结果,现有研究也无法证明仅凭单一感官即可完成情绪传染的完整过程,未来的实验设计中应采取针对性的控制,以证明具体感官在情绪传染中的作用。

5 情绪传染的实验方法

目前,情绪传染的动物实验方法尚无公认的统一标准,不同类型情绪的传染过程也有所差别,且评价方式多为观察动物的行为学改变从而体现情绪的变化,并无统一的评价标准和体系。因此,本文通过整理分析以往的文献将常见的情绪传染实验方法分为两类:一类是直接目睹演示者遭受刺激(如采取足部电击或播放恐惧声波)的反应后,观察者会模仿演示者的行为并产生对应的情绪;二类是将早先暴露于刺激的演示者与正常观察者一同饲养后,即使没有直接目睹演示者的暴露过程,观察者也会出现情绪传染现象,详见图 1。



注:A:将两只同类动物饲养在装有透明隔板的笼子内;A1:对演示动物采取足部电击诱发相应的恐惧行为;A2:对演示动物播放使其恐惧的声波诱发相应的恐惧行为;B:将演示动物单独放置在笼内进行足部电击诱发相应的恐惧行为;B1:将正常的观察动物放入透明隔板的另一侧;C:无论是否目睹演示动物的暴露过程,观察动物均出现相同的恐惧行为并产生恐惧情绪。

图 1 常见的情绪传染实验方法

Note. A. Feeding two similar animals in cages with transparent partitions. A1. The demonstration animal was shocked with feet to induce the corresponding fear behavior. A2. Play the sound wave that makes the demonstration animal afraid to induce the corresponding fear behavior. B. The demonstration animal was placed in the cage alone for foot shock to induce the corresponding fear behavior. B1. Place the normal observation animal on the other side of the transparent partition. C. No matter whether the exposure process of the demonstration animal is witnessed or not, the observation animal have the same fear behavior and fear emotion.

Figure 1 Common experimental methods of emotional contagion

6 情绪传染的生理学机制

情绪传染的前提是对演示者行为的模仿,在模仿过程中,镜像神经元系统(mirror neuron system, MNS)发挥了关键的作用。镜像神经元又称为视觉运动神经元,最初在猕猴大脑中发现^[48],并与一系列精神疾病直接相关,如精神分裂症^[49]和孤独症谱系障碍^[50]等。研究发现,镜像神经元广泛分布于大脑的不同部位,啮齿动物额叶中的前扣带回(anterior cingulate cortex, ACC)、岛叶、皮质下核中的杏仁核都参与了情绪传染的发生过程^[51],这些部位都可能与 MNS 有关。

ACC 是影响个体观察与学习能力的主要部位,疼痛和恐惧的情绪传染都依赖于 ACC 的正常活动,采用化学方法失活小鼠的 ACC 后,其疼痛和恐惧的情绪传染水平显著降低^[52-54],并且 ACC 与焦虑情绪的传染直接相关^[5]。岛叶是参与疼痛过程的主要结构之一,岛叶皮层的失活同样降低了小鼠疼痛的情绪传染水平。在与慢性疼痛的小鼠长期居住时,岛叶失活的小鼠对疼痛的情绪传染水平出现降低趋势^[55]。杏仁核是情绪产生、识别和调节的关键部位,同样,杏仁核的失活也减少了大鼠对疼痛的情绪传染水平。Andraka 等^[56]发现在目睹演示者的恐惧行为后,中央杏仁核会根据危险的紧迫程度帮助个体做出防御、逃避和风险评估的选择。此外,通过测定神经元中的激活标志物 c-fos 效应量发现,伏隔核(nucleus accumbens, NAc)也与情绪传染回路有关^[20]。NAc 主要负责奖励与成瘾的产生,并被称为大脑的快乐中心。在目击同类受伤时,观察大鼠 NAc 中 c-fos 表达增加^[57];而采用蔗糖颗粒奖励同类时,观察大鼠 NAc 中多巴胺的释放也增多^[58]。这意味着无论是积极情绪或是消极情绪的传染,NAc 都在其中发挥了作用。

不同类型的情绪传染传导回路仍在探索中,但可以确定的是啮齿动物的情绪传染过程有赖于上述部位的正常运行,并且通过 MNS 进行行为模仿和情绪复制。

7 问题与展望

对近年来关于啮齿类动物情绪传染的文献阅读后发现,现有研究存在以下问题:(1)对消极情绪的传染的关注多,而对积极情绪的传染研究较少。有学者发现带有社交属性的游戏可以促进积极的

情绪传染^[59],但无法确定游戏与积极的情绪传染间存在必然联系,因为同样有研究表明这些游戏还可能增加某些动物的攻击性^[60]。这可能是由于动物种类、饲养经历和所处游戏环境的不同所导致。因此,积极情绪的传染方式需要更多的实验加以证明。(2)由于品系的区别,小鼠的情绪传染过程往往表现出与大鼠截然相反的结果,以小鼠为观察对象的研究也相对较少。因此,在未来应当增加有关小鼠情绪传染的研究内容,并探索大小鼠间情绪传染的异同点。(3)多选取雄性动物进行实验,而对雌性动物的研究不足。往往雄性动物更具有攻击性和领地意识,其情绪传染的敏感性也相对较高,而雌性动物较少暴露于危险环境中,对同类表现出的负性情绪敏感性低。因此,不同性别间情绪传染水平的差异性值得进一步的研究。(4)判断情绪传染过程的评价方法多为观察法,情绪传染的成功与否仅通过动物的行为学改变进行验证。因此,在未来应寻找更多的可行方法,采取质性评价和量化评价相结合的混合评价方法,并建立科学客观的情绪传染动物实验评价体系。(5)同类动物间的情绪传染作为一种已被证实的科学现象,却少有研究者提及,无论是积极或消极的情绪传染都可能直接影响实验的结果,在今后的研究中应当注意情绪传染的客观存在,并通过科学、合理的实验设计避免此类现象的产生。

参 考 文 献(References)

- [1] Zhang G, Lu D, Liu H. IoT-based positive emotional contagion for crowd evacuation [J]. IEEE Internet Things J, 2021, 8(2): 1057-1070.
- [2] Nanni V, Caprio E, Bombieri G, et al. Social media and large carnivores: sharing biased news on attacks on humans [J]. Front Ecol Evol, 2020, 8: 71.
- [3] Yin F, Xia X, Pan Y, et al. Sentiment mutation and negative emotion contagion dynamics in social media: a case study on the Chinese Sina Microblog [J]. Inf Sci, 2022, 594: 118-135.
- [4] Gruda D, Ojo A. Is it too late now to say we're sorry? Examining anxiety contagion and crisis communication strategies using machine learning [J]. PLoS One, 2022, 17(9): e0274539.
- [5] Silveira LM, Tavares LRR, Baptista-de-Souza D, et al. Anterior cingulate cortex, but not amygdala, modulates the anxiogenesis induced by living with conspecifics subjected to chronic restraint stress in male mice [J]. Front Behav Neurosci, 2023, 16: 1077368.
- [6] Hatfield E, Cacioppo JT, Rapson RL. Emotional contagion [M]. Cambridge: Cambridge University Press; 1994.
- [7] Gallup AC. On the link between emotional contagion and

- contagious yawning [J]. *Neurosci Biobehav Rev*, 2021, 121: 18–19.
- [8] Prochazkova E, Kret ME. Connecting minds and sharing emotions through mimicry: a neurocognitive model of emotional contagion [J]. *Neurosci Biobehav Rev*, 2017, 80: 99–114.
- [9] Dezecache G, Jacob P, Grèzes J. Emotional contagion: its scope and limits [J]. *Trends Cogn Sci*, 2015, 19(6): 297–299.
- [10] Hietanen JK, Surakka V, Linnankoski I. Facial electromyographic responses to vocal affect expressions [J]. *Psychophysiology*, 1998, 35(5): 530–536.
- [11] Nieuwburg EGI, Ploeger A, Kret ME. Emotion recognition in nonhuman Primates: how experimental research can contribute to a better understanding of underlying mechanisms [J]. *Neurosci Biobehav Rev*, 2021, 123: 24–47.
- [12] Laméris DW, van Berlo E, Sterck EHM, et al. Low relationship quality predicts scratch contagion during tense situations in orangutans (*Pongo pygmaeus*) [J]. *Am J Primatol*, 2020, 82(7): e23138.
- [13] Sivaselvachandran S, Acland EL, Abdallah S, et al. Behavioral and mechanistic insight into rodent empathy [J]. *Neurosci Biobehav Rev*, 2018, 91: 130–137.
- [14] Grigg EK, Liu S, Dempsey DG, et al. Assessing the relationship between emotional states of dogs and their human handlers, using simultaneous behavioral and cardiac measures [J]. *Front Vet Sci*, 2022, 9: 897287.
- [15] Liévin-Bazin A, Pineaux M, Clerc O, et al. Emotional responses to conspecific distress calls are modulated by affiliation in cockatiels (*Nymphicus hollandicus*) [J]. *PLoS One*, 2018, 13(10): e0205314.
- [16] Plotnik JM, de Waal FBM. Asian elephants (*Elephas maximus*) reassure others in distress [J]. *Peer J*, 2014, 2: e278.
- [17] Wenig K, Boucherie PH, Bugnyar T. Early evidence for emotional play contagion in juvenile ravens [J]. *Anim Cogn*, 2021, 24(4): 717–729.
- [18] Burbano Lombana DA, Macrì S, Porfiri M. Collective emotional contagion in zebrafish [J]. *Front Behav Neurosci*, 2021, 15: 730372.
- [19] Nakahashi W, Ohtsuki H. When is emotional contagion adaptive? [J]. *J Theor Biol*, 2015, 380: 480–488.
- [20] Hernandez-Lallement J, Gómez-Sotres P, Carrillo M. Towards a unified theory of emotional contagion in rodents-a meta-analysis [J]. *Neurosci Biobehav Rev*, 2022, 132: 1229–1248.
- [21] Keum S, Park J, Kim A, et al. Variability in empathic fear response among 11 inbred strains of mice [J]. *Genes Brain Behav*, 2016, 15(2): 231–242.
- [22] Han Y, Sichterman B, Carrillo M, et al. Similar levels of emotional contagion in male and female rats [J]. *Sci Rep*, 2020, 10(1): 2763.
- [23] Zhou C, Zhou Z, Han Y, et al. Activation of parvalbumin interneurons in anterior cingulate cortex impairs observational fear [J]. *Sci Bull*, 2018, 63(12): 771–778.
- [24] Martin LJ, Hathaway G, Isbester K, et al. Reducing social stress elicits emotional contagion of pain in mouse and human strangers [J]. *Curr Biol*, 2015, 25(3): 326–332.
- [25] Lukkes JL, Mokin MV, Scholl JL, et al. Adult rats exposed to early-life social isolation exhibit increased anxiety and conditioned fear behavior, and altered hormonal stress responses [J]. *Horm Behav*, 2009, 55(1): 248–256.
- [26] Han Y, Bruls R, Soyman E, et al. Bidirectional cingulate-dependent danger information transfer across rats [J]. *PLoS Biol*, 2019, 17(12): e3000524.
- [27] Kondrakiewicz K, Kostecki M, Szadzińska W, et al. Ecological validity of social interaction tests in rats and mice [J]. *Genes Brain Behav*, 2019, 18(1): e12525.
- [28] Church RM. Emotional reactions of rats to the pain of others [J]. *J Comp Physiol Psychol*, 1959, 52(2): 132–134.
- [29] Kavaliers M, Choleris E, Colwell DD. Learning from others to cope with biting flies: social learning of fear-induced conditioned analgesia and active avoidance [J]. *Behav Neurosci*, 2001, 115(3): 661–674.
- [30] Langford DJ, Cragger SE, Shehzad Z, et al. Social modulation of pain as evidence for empathy in mice [J]. *Science*, 2006, 312(5782): 1967–1970.
- [31] Pisansky MT, Hanson LR, Gottesman II, et al. Oxytocin enhances observational fear in mice [J]. *Nat Commun*, 2017, 8(1): 2102.
- [32] Smith ML, Hostetler CM, Heinricher MM, et al. Social transfer of pain in mice [J]. *Sci Adv*, 2016, 2(10): e1600855.
- [33] Nakahashi W, Ohtsuki H. Evolution of emotional contagion in group-living animals [J]. *J Theor Biol*, 2018, 440: 12–20.
- [34] Carneiro de Oliveira PE, Zaniboni CR, Carmona IM, et al. Preliminary behavioral assessment of cagemates living with conspecifics submitted to chronic restraint stress in mice [J]. *Neurosci Lett*, 2017, 657: 204–210.
- [35] Boyko M, Kutz R, Grinshpun J, et al. Establishment of an animal model of depression contagion [J]. *Behav Brain Res*, 2015, 281: 358–363.
- [36] Meade GM, Charron LS, Kilburn LW, et al. A model of negative emotional contagion between male-female rat dyads: effects of voluntary exercise on stress-induced behavior and BDNF-TrkB signaling [J]. *Physiol Behav*, 2021, 234: 113286.
- [37] Carnevali L, Montano N, Tobaldini E, et al. The contagion of social defeat stress: insights from rodent studies [J]. *Neurosci Biobehav Rev*, 2020, 111: 12–18.
- [38] Patki G, Salvi A, Liu H, et al. Witnessing traumatic events and post-traumatic stress disorder: insights from an animal model [J]. *Neurosci Lett*, 2015, 600: 28–32.
- [39] Paz LV, Viola TW, Milanese BB, et al. Contagious depression: automatic mimicry and the mirror neuron system-A review [J]. *Neurosci Biobehav Rev*, 2022, 134: 104509.
- [40] Langford DJ, Bailey AL, Chanda ML, et al. Coding of facial expressions of pain in the laboratory mouse [J]. *Nat Methods*, 2010, 7(6): 447–449.
- [41] Sotocinal SG, Sorge RE, Zaloum A, et al. The rat grimace scale:

- a partially automated method for quantifying pain in the laboratory rat via facial expressions [J]. Mol Pain, 2011, 7: 55.
- [42] Ferretti V, Papaleo F. Understanding others: emotion recognition in humans and other animals [J]. Genes Brain Behav, 2019, 18(1): e12544.
- [43] Fendt M, Brosch M, Wernecke KEA, et al. Predator odour but not TMT induces 22 kHz ultrasonic vocalizations in rats that lead to defensive behaviours in conspecifics upon replay [J]. Sci Rep, 2018, 8: 11041.
- [44] Hammond T, Bombail V, Nielsen BL, et al. Relationships between play and responses to tickling in male juvenile rats [J]. Appl Anim Behav Sci, 2019, 221: 104879.
- [45] Sales GD. The effect of 22 kHz calls and artificial 38 kHz signals on activity in rats [J]. Behav Process, 1991, 24(2): 83–93.
- [46] Davidson NB, Hurst JL. Testing the potential of 50 kHz rat calls as a species-specific rat attractant [J]. PLoS One, 2019, 14(4): e0211601.
- [47] Valenta JG, Rigby MK. Discrimination of the odor of stressed rats [J]. Science, 1968, 161(3841): 599–601.
- [48] di Pellegrino G, Fadiga L, Fogassi L, et al. Understanding motor events: a neurophysiological study [J]. Exp Brain Res, 1992, 91(1): 176–180.
- [49] Shamanna V, Mehta UM, Naik SS, et al. Transdiagnostic investigation into the relationship between mirror neuron system activity, echo-phenomena, and theory of mind in major psychoses [J]. Asian J Psychiatr, 2023, 82: 103504.
- [50] Knaus TA, Burns CO, Kamps J, et al. Action viewing and language in adolescents with autism spectrum disorder [J]. Exp Brain Res, 2023, 241(2): 559–570.
- [51] Paradiso E, Gazzola V, Keysers C. Neural mechanisms necessary for empathy-related phenomena across species [J]. Curr Opin Neurobiol, 2021, 68: 107–115.
- [52] Carrillo M, Han Y, Migliorati F, et al. Emotional mirror neurons in the rat's anterior cingulate cortex [J]. Curr Biol, 2019, 29(12): 2104.
- [53] Kim S, Mátyás F, Lee S, et al. Lateralization of observational fear learning at the cortical but not thalamic level in mice [J]. Proc Natl Acad Sci U S A, 2012, 109(38): 15497–15501.
- [54] Jeon D, Kim S, Chetana M, et al. Observational fear learning involves affective pain system and Cav1.2 Ca^{2+} channels in ACC [J]. Nat Neurosci, 2010, 13(4): 482–488.
- [55] Zaniboni CR, Pelarin V, Baptista-de-Souza D, et al. Empathy for pain: *Insula* inactivation and systemic treatment with midazolam reverses the hyperalgesia induced by cohabitation with a pair in chronic pain condition [J]. Front Behav Neurosci, 2018, 12: 278.
- [56] Andraka K, Kondrakiewicz K, Rojek-Sito K, et al. Distinct circuits in rat central amygdala for defensive behaviors evoked by socially signaled imminent versus remote danger [J]. Curr Biol, 2021, 31(11): 2347–2358.
- [57] Smith ML, Walcott AT, Heinricher MM, et al. Anterior cingulate cortex contributes to alcohol withdrawal-induced and socially transferred hyperalgesia [J]. eNeuro, 2017, 4(4): 17–87.
- [58] Kashtelyan V, Lichtenberg NT, Chen ML, et al. Observation of reward delivery to a conspecific modulates dopamine release in ventral striatum [J]. Curr Biol, 2014, 24(21): 2564–2568.
- [59] Wenig K, Pacher L, Bugnyar T. Testing the contagious nature of allopreening: bystander ravens are affected by conspecifics' affiliative interactions [J]. Anim Behav, 2022, 184: 71–80.
- [60] Sharpe LL, Cherry MI. Social play does not reduce aggression in wild meerkats [J]. Anim Behav, 2003, 66(5): 989–997.

[收稿日期] 2023-05-08