

## 공감 공포(empathy fear)의 뇌 과학

신 희 섭

기초과학연구원, 인지 및 사회성 연구단

### 요약

공감(Empathy)은 사회적 동물이 다른 개체의 감정 상태를 이해하고 공유할 수 있게 하는 기능으로서, 사회적 동물들의 생존을 위하여 필수적인 요소이다. 이 기능은 인간을 비롯한 고등 동물들에게서 잘 증명되었으며, 고등한 수준의 뇌 기능으로서만 인식되어 왔다. 그러나, 지난 몇 년 간의 활발한 연구 결과는 마우스(mouse)나 집쥐(rat)와 같은 설치류(rodents)에도 기본적인 형태의 공감 기능, 특히 정서적 공감(affective empathy)이 존재한다는 것을 보여 주었다. 즉, 공감이 진화적으로 잘 보존된 기능이라는 것을 알게 되었다. 설치류는 신경과학적인 연구에서 매우 편리한 실험 모델 동물이기 때문에, 이들을 이용한 연구를 통하여, 정서적 공감의 뇌 기전을 분자 및 세포 수준에서 밝혀내는 것이 가능하게 되었다. 설치류에서의 이와 같은 연구 결과는 인간의 공감 기능의 뇌 기전에 대한 이해를 증진시키고, 나아가서 공감 기능 장애의 증상을 나타내는 신경정신질환(neuropsychiatric disorders)에 대한 치료의 길을 밝혀 줄 것이라고 기대한다.

공감은 타인의 정서 상태를 느끼고, 이해하고, 공유할 수 있는 기능이다. 이는 여러가지 행동양식(behavior)으로 나타날 수 있는데, 흉내(mimicry), 정서 전염(情緒傳染; emotional contagion), 조망 수용(眺望受容; perspective taking), 의도적인 도움(targeted helping), 등이다 (Preston and de Waal, 2002). 많은 정신장애(mental disorders)들이 공감 능력의 심각한 저하 또는 향진을 수반한다는 점을 생각할 때에, 공감의 기전을 밝히는 것은 과학적인 면 뿐 아니라 임상적으로도 중요한 일이 될 것이다. 전통적으로 공감은 정서적(emotional, affective) 공감과 인지적(cognitive) 공감의 두 종류로 구분하여 논의해 왔다 (Panksepp and Lahvis, 2011, Shamay-Tsoory et al., 2009). 정서적 공감은 상대의 기분이나 각성 상태 등에 의하여 영향을 받는 등, 정서 전염 (情緒傳染; emotional contagion)의 현상을 포함한다. 반면에 인지적 공감은 상대의 심리적인 관점 (psychological point of view)에 동조하여 자기 것으로 받아들이게 되는 과정을 포함한다. (Frith and Singer, 2008). 인지적 공감을 통하여 조망 수용(眺望受容; perspective taking)을

할 수 있는 능력은 정서적 공감보다 더 발달된 고등 인지 기능에 속한다 (de Waal, 2008).

실험적인 증거에 의하면 공감은 진화적으로 잘 보존된 기능으로서, 마우스나 집쥐도 동료의 기분에 대하여 민감한 반응을 보인다 (de Waal and Preston, 2017, Decety, 2011). 인간과 마찬가지로, 마우스나 집쥐도 관찰 공포(observational fear) (Jeon et al., 2010, Atsak et al., 2011, Pereira et al., 2012), 통증의 사회적 조절(social modulations of pain) (Langford et al., 2006), 위로 행동 (consolation) (Burkett et al., 2016), 그리고 친사회적 도움 행동(prosocial helping behavior) (Ben-Ami Bartal et al., 2011), 등을 보인다. 관찰 공포는 설치류에서 공감 공포를 측정할 수 있는 간편한 행동 실험 모델이다 (Keum and Shin, 2016, Meyza et al., 2017, Panksepp and Lahvis, 2011, Sivaselvachandran et al., 2016, Chen et al., 2009, Jeon et al., 2010). 관찰 공포 실험에서는 실험 마우스가 다른 마우스가 전기충격을 받고서 공포에 빠지는 것을 관찰하는 것만으로 간접적으로 공포조건화(fear conditioned)된다 (Jeon et al., 2010). 인간을 대상으로 하는 비슷한 실험 결과에 의하면 관찰 공포가 공감 능력과 상관관계가 있다는 것이 알려져 있다 (Kleberg et al., 2015, Olsson et al., 2007). 이는 관찰 공포가 기본적으로 공감의 특성을 지니고 있음을 말한다 (Panksepp and Panksepp, 2013). 설치류에서의 위와 같은 연구 결과는 공감 공포에 대한 다양한 디자인의 실험 연구를 촉발하게 되었다.

본 논문에서 저자는 설치류의 공감 공포에 대한 최근의 활발한 연구 결과들을 다루어 보고자 하는데, 특히, 공감 공포의 뇌 기전을 중점적으로 살펴 보고자 한다. 우선 공감 공포의 모델인 관찰 공포 실험에 대한 서술로 시작하여, 관찰 공포 학습이 전통적인 공포 조건화(fear conditioning)와 어떻게 다른 것인지, 그리고 정서적 공감과 어떻게 통하는지를 설명하고자 한다. 그 다음으로, 관찰 공포의 발현에 관여하는 환경, 유전자, 뇌 회로(neural circuit), 등을 간단히 설명하고자 한다.

### **정서적 공감 행동의 모델로서의 관찰 공포**

공포는 위협적인 환경 자극에 대하여 생리적, 행동학적 반응으로 나타나는 주관적인 상태이다. 공포 반응은 전기 충격처럼 해로운 자극에 직접 노출되었을 때에 촉발된다. 전통적인 공포조건화(fear conditioning) 실험에서는, 특정 주파수의 소리(tone)나 주변 환경(context)처럼 정서적으로 특별한 의미를 가지지 않는 조건자극(conditioned stimulus; CS)과 전기충격처럼 근원적으로 혐오스러운 무조건자극(unconditioned stimulus, US)을 마우스가 동시에 접하게 함으로써 두 자극 간에 연관성을 형성시키게 한다. 이와 같이 두 자극의 연관성을 경험한 마우스는 이 후에는 본래에는 무의미했던 CS만을 접하는 것

만으로도 '행동이 얼어 붙는' 공포 반응을 나타내게 된다 (LeDoux, 2000). 공포의 형성은 이와 같이 파블로프 식의 공포조건화 (Pavlovian fear conditioning)을 통한 직접적인 방법 뿐 아니라 사회적인 전파를 통한 간접적인 방법으로도 가능하다. 설치류의 경우에도 고통으로 괴로워하는 상대 동물에 잠깐 노출되는 것 만으로도 공포조건화 반응을 강화시킬 수 있다 (Bredy and Barad, 2009, Guzman et al., 2009, Knapska et al., 2010). 즉, 한 마우스의 정서 상태가 다른 마우스의 정서 행동에 영향을 줄 수 있음을 말한다.

혐오자극을 직접 접하지 않고서 관찰 공포 조건화(observational fear conditioning)를 통한 대리 경험에 의하여 얼어 붙는 공포 행동이 생성될 수도 있다. 마우스가 CS(context or tone)를 접하는 동안에 다른 마우스가 공포감으로 괴로워하는 것을 관찰하게 함으로써 관찰 공포 조건화가 이루어지게 된다 (Chen et al., 2009, Jeon et al., 2010). 즉, 이 관찰이 US의 역할을 한 셈이다. 자신이 직접 혐오스러운 자극을 받는 대신, 다른 마우스가 직접 경험하는 것을 목격하는 대리 경험을 통하여 공포 학습이 이루어지는 것으로서, 다음 날 같은 소리(tone)가 들리거나, 같은 장소(context)에 들어가게 되면 마우스는 얼어 붙는 공포 반응을 보이게 된다. 이와 같은 공포 학습은 단순히 정서 전염(emotional contagion)이나 흉내 내기(mimicry)와는 다른 인지기능을 반영한다고 생각된다. 왜냐하면, 상대 마우스에 노출된 다음에 한참 후에 상대 마우스가 없는 상태에서 일어나고 있는 행동이기 때문이다.

관찰 공포 학습과 전통적인 공포 조건화 간에는 중요한 공통점이 있다. 양 쪽 다 US와 CS간의 연관성을 새로이 만들어 냄으로써 공포 반응을 발현하게 된다는 점, 그리고 공포 반응의 발현을 조정하는 뇌의 부위가 공통적으로 관련된다는 점이다(Olsson et al., 2007, Debiec and Olsson, 2017). 그러나 전통적인 공포 조건화는 혐오 자극의 직접 경험에 의하여 유도 되는 것에 비하여, 관찰 공포는 상대 마우스의 정서 상태의 관찰을 통한 공포의 사회적 전파를 통한 대리 경험에 의하여 유도된다. 이러한 점을 고려할 때에 관찰 공포 반응이 사회적 지각(perception)과 종합적인 사회적 인지 과정을 필요로 한다는 것을 알 수 있다 (Olsson and Phelps, 2007, Jeon et al., 2010, Meyza et al., 2017). 여기에서 상대의 괴로움을 인식하는 것이 관찰자에게 공포를 유도한다는 사실 자체는 곧 정서적 공감의 정의에 합당하는 것이다. 즉, 공감은 공포의 사회적 전파와 이에 따른 관찰 학습에 중요한 요인이 된다 (Panksepp and Lahvis, 2011, Keum and Shin, 2016, Sivaselvachandran et al., 2016, de Waal and Preston, 2017). 인간을 포함하는 고등동물에서 수행한 관찰 공포 학습 연구 결과에 의하면, 공감 능력이 높을 수록 더 강한 관찰 공포 반응을 보인다고 한다 (Mineka and Cook, 1993, Kleberg et al., 2015, Haaker et al., 2017).

### **관찰 공포의 발현에 영향을 주는 요소들**

관찰 공포 반응에 영향을 주는 요소들 중에서 상대 개체와의 친밀도는 중요한 의미를 갖는다. 실제로, 고통을 받고 있는 마우스가 한배 새끼 사이이거나, 오랜 동안 같은 장소에서 지내온 배우자일 경우에 나타나는 관찰 공포의 반응은 더욱 강화되어 나타난다. 24시간 후에 측정된 공포 기억도 더 강화된 결과를 보인다 (Jeon et al., 2010). 이는 인간에서 관찰되는 현상과 매우 비슷한 결과이다. 또 한, 마우스는 더 친근한 상대가 고통을 받는 것을 관찰할 때에, 더 많은 배설물을 떨어뜨리는 등, 더 많은 고통의 신호를 나타낸다 (Gonzalez-Liencre et al., 2014). 이와 같은 친근한 정도에 따른 대리공포반응의 차이는 수놈의 경우에 더 두드러져 나타난다 (Pisansky et al., 2017a). 즉, 수놈의 경우에 상대와의 친밀도가 클수록 더 큰 대리 공포 반응을 나타낸다.

인간의 경우에 상대방이 특정 자극에 의하여 고통을 받는 것을 관찰할 때에 자기 자신이 전에 비슷한 자극을 경험한 경우에 더 심한 공감 반응을 나타낸다는 연구가 있다. 즉 전에 먼저 겪은 혐오스러운 자극의 경험이 비슷한 자극에 의하여 고통받는 상대방의 정서를 더 쉽게 인식하고, 또 한, 쉽게 공유함을 알 수 있다(Eklund et al., 2009, Preis and Kroener-Herwig, 2012). 이 같은 현상은 마우스(Sanders et al., 2013) 및 집쥐(Atsak et al., 2011)에서도 관찰되었다. 즉, 먼저 가볍게 전기충격을 받아 본 마우스가 상대방이 전기충격으로 고통을 받는 것을 볼 때에 더 강한 관찰 공포를 나타낸다(Allsop et al., 2018). 이러한 경우에 마우스는 상대방 마우스가 전기충격을 받는 동안에 CS(소리)를 접함으로써 CS와 전기충격의 연관성을 형성하게 되는데, 이 경우에 US는 자기가 경험한 전기충격에 대한 기억이 상대방 마우스의 상황을 관찰함에 의하여 크게 확대된 것이라고 볼 수 있다.

이 이외에도 성별, 나이, 성장 기간의 사회적 환경, 초음파 발성(ultrasonic vocalization), 등이 영향을 줄 수 있다는 실험결과도 있으나, 생략하기로 한다.

### **관찰 공포 학습에 관여하는 분자, 세포, 뇌 회로**

전통적인 공포조건화(Pavlovian fear conditioning)에 대한 분자, 세포, 뇌 회로에 대하여는 활발한 연구 결과를 통하여 많은 사실이 밝혀져 왔다. 예를 들어, 편도핵(amygdala)이 공포 반응에 주요 역할을 하고 있음이 잘 알려져 있다 (LeDoux, 2000, Johansen et al., 2011). 그렇다면 관찰을 통하여 어떻게 US와 CS의 연관성이 뇌에서 형성될 수 있을까? 중요한 차이는 전대상피질(the anterior cingulate cortex; ACC)에서 편도핵으로 이르는 뇌 회로가 관찰 공포의 형성에 관여한다는 사실이다 (Jeon et al., 2010, Allsop et al., 2018).

전대상피질(ACC)은 집행기능(executive processing), 주의집중, 정서, 사회적인 인식(social

cognition), 등, 인지기능의 근본적인 과정에서 중요한 역할을 한다 (Hutchison et al., 1999, Singer et al., 2004, Apps et al., 2016). 특히, 인간의 경우에 타인의 고통을 인식할 때에 전두엽(prefrontal cortex), 전대상피질(ACC), 섬 피질(insular cortex), 등의 뇌 부위가 활성화 된다 (Singer et al., 2004, Jackson et al., 2006, Olsson et al., 2007, Bernhardt and Singer, 2012). 마우스에서도 마찬가지로 관찰공포 반응 중에 전대상피질의 기능이 상승한다 (Pisansky et al., 2017a, Allsop et al., 2018). 전대상피질이 관찰공포에 관여한다는 사실은 해부학, 뇌 전기자극, 및 광유전학 실험을 통하여 확인 되었다 (Jeon et al., 2010, Kim et al., 2012, Allsop et al., 2018).

전대상피질에서 편도핵에 이르는 뇌회로가 관찰공포 형성에 관여함도 확인되었다 (Jeon et al., 2010, Debiec and Olsson, 2017). 관찰공포 반응 중에 전대상피질과 편도핵의 신경 간에는 활발한 상호 작용이 일어난다. 마취제를 전대상피질에 주사하는 실험에 의하면, 전대상피질은 관찰공포의 생성에는 관여하지만, 다음날 공포 기억의 발현에는 필요하지 않음이 밝혀졌다. 이는 전대상피질이 사회적공포의 발현을 위한 정서 및 인지적인 정보를 제공하고 있음을 의미한다 (Jeon et al., 2010).

좌우 뇌의 반구의 기능을 마취제를 사용하여 선택적으로 억제하거나, 전기자극을 이용하여 선택적으로 향진 시키는 실험은 뇌의 좌우 반구의 기능을 비교할 수 있게 한다. 이러한 실험을 통하여 밝혀낸 놀라운 현상은 마우스의 좌우 전대상피질이 서로 다른 기능을 보인다는 점이다. 즉, 우측 전대상피질은 관찰공포에 관여하지만 좌측 전대상피질은 관여하지 않는다(Kim et al., 2012). 마우스에서 좌뇌 우뇌 기능의 분화 현상이 보고된 것은 이 번이 처음이다.

관찰공포에 관여하는 전대상피질 내의 자세한 뇌 회로는 아직 연구 결과가 많지는 않지만, 적어도 somatostatin타입 억제성신경들이 관찰공포반응을 조절한다는 사실이 광유전학을 이용한 실험에서 밝혀졌다 (Keum et al., 2018). 이 신경세포들의 기능을 증가시키면 관찰공포가 줄어들고, 억제하면 늘어나는 것을 볼 때에 somatostatin타입 억제신경들이 관찰공포 반응을 조절하는 문 빗장 역할을 하고 있다고 생각된다.

뇌의 시상에는 통증 신호의 전달을 담당하는 회로가 두가지가 있다. 하나는 통증의 감각 자체를 담당하는 부위로서 통증감각 회로 (sensory pain pathway)라고 부르고, 다른 하나는 통증정서 회로(affective pain pathway)라고 부른다. 흥미롭게도, 이 둘 두 가지 회로 중에서 관찰공포 반응의 형성에는 통증정서 회로 만 관여하고 있음이 밝혀졌다. 이는 관찰공포가 통증정서의 처리과정을 거침을 보여주고있다는 인체 연구와도 통한다 (Singer et al., 2004, Jeon et al., 2010).

관찰공포의 발현에 관여하는 유전자, 분자들이 알려지기 시작했다. Neurexin (Keum et al., 2018), L-type Cav1.2 calcium channel (Jeon et al., 2010), Chd5 (Pisansky et al., 2017b), oxytocin (Pisansky et al., 2017a), serotonin (Kim et al. (2014), 등이 알려져 있다. 이들 연구는 앞으로 더 계속되어야 할 것이다.

## **CONCLUSION**

최근 몇 년 간에 설치류를 이용하는 활발한 연구를 통하여 설치류 들도 서로 간에 정서 상태를 공유할 수 있다는 것, 즉 공감 기능을 가지고 있다는 것이 밝혀졌다. 설치류에서 공감 기능을 연구할 수 있다는 것은, 인간에서 수행할 수 있는 실험의 제한성을 넘어서서, 공감 기능의 발현 및 조절 기전을 다양한 분자, 세포, 뇌 시냅스, 뇌 회로 수준에서 연구할 수 있음을 의미한다. 이러한 연구 결과 들은 인간의 공감 기능을 조절하는 뇌의 기전을 이해할 수 있는 유용한 안내자 역할을 할 것이다. 더구나, 공감 기능 조절 유전자에 대한 연구는 자폐증, 사이코패쓰, 등, 공감 기능 장애를 나타내는 다양한 신경정신 질환의 발병 과정을 밝혀주게 되고, 이는 궁극적으로는 치료의 길을 열어 줄 것이다.

## 참고문헌

- ALLSOP, S. A., WICHMANN, R., MILLS, F., BURGOS-ROBLES, A., CHANG, C. J., FELIX-ORTIZ, A. C., VIENNE, A., BEYELER, A., IZADMEHR, E. M., GLOBER, G., CUM, M. I., STERGIADOU, J., ANANDALINGAM, K. K., FARRIS, K., NAMBURI, P., LEPLA, C. A., WEDDINGTON, J. C., NIEH, E. H., SMITH, A. C., BA, D., BROWN, E. N. & TYE, K. M. 2018. Corticoamygdala Transfer of Socially Derived Information Gates Observational Learning. *Cell*.
- ATSAK, P., ORRE, M., BAKKER, P., CERLIANI, L., ROOZENDAAL, B., GAZZOLA, V., MOITA, M. & KEYSERS, C. 2011. Experience modulates vicarious freezing in rats: a model for empathy. *PLoS One*, 6, e21855.
- BEN-AMI BARTAL, I., DECETY, J. & MASON, P. 2011. Empathy and Pro-Social Behavior in Rats. *Science*.
- BERNHARDT, B. C. & SINGER, T. 2012. The neural basis of empathy. *Annu Rev Neurosci*, 35, 1-23.
- BREDY, T. W. & BARAD, M. 2009. Social modulation of associative fear learning by pheromone communication. *Learn Mem*, 16, 12-8.
- BURKETT, J. P., ANDARI, E., JOHNSON, Z. V., CURRY, D. C., DE WAAL, F. B. M. & YOUNG, L. J. 2016. Oxytocin-dependent consolation behavior in rodents. *Science*.
- CHEN, Q., PANKSEPP, J. B. & LAHVIS, G. P. 2009. Empathy is moderated by genetic background in mice. *PLoS One*, 4, e4387.
- DE WAAL, F. B. 2008. Putting the altruism back into altruism: the evolution of empathy. *Annu Rev Psychol*, 59, 279-300.
- DE WAAL, F. B. M. & PRESTON, S. D. 2017. Mammalian empathy: behavioural manifestations and neural basis. *Nat Rev Neurosci*, 18, 498-509.
- DEBIEC, J. & OLSSON, A. 2017. Social Fear Learning: from Animal Models to Human Function. *Trends Cogn Sci*, 21, 546-555.
- DECETY, J. 2011. Dissecting the Neural Mechanisms Mediating Empathy. *Emotion Review*, 3, 92-108.
- EBSTEIN, R. P., ISRAEL, S., CHEW, S. H., ZHONG, S. & KNAFO, A. 2010. Genetics of human social behavior. *Neuron*, 65, 831-44.
- EKLUND, J., ANDERSSON-STRABERG, T. & HANSEN, E. M. 2009. "I've also experienced loss and fear": Effects of prior similar experience on empathy. *Scand J Psychol*, 50, 65-9.
- FRITH, C. D. & SINGER, T. 2008. The role of social cognition in decision making. *Philos Trans R Soc Lond B Biol Sci*, 363, 3875-86.
- GONZALEZ-LIENCRES, C., JUCKEL, G., TAS, C., FRIEBE, A. & BRUNE, M. 2014. Emotional contagion in mice: the role of familiarity. *Behav Brain Res*, 263, 16-21.
- GUZMAN, Y. F., TRONSON, N. C., GUEDEA, A., HUH, K. H., GAO, C. & RADULOVIC, J. 2009. Social modeling of conditioned fear in mice by non-fearful conspecifics. *Behav Brain Res*, 201,

173-8.

- HAAKER, J., GOLKAR, A., SELBING, I. & OLSSON, A. 2017. Assessment of social transmission of threats in humans using observational fear conditioning. *Nat Protoc*, 12, 1378-1386.
- HUTCHISON, W. D., DAVIS, K. D., LOZANO, A. M., TASKER, R. R. & DOSTROVSKY, J. O. 1999. Pain-related neurons in the human cingulate cortex. *Nature neuroscience*, 2.
- JACKSON, P. L., BRUNET, E., MELTZOFF, A. N. & DECETY, J. 2006. Empathy examined through the neural mechanisms involved in imagining how I feel versus how you feel pain. *Neuropsychologia*, 44, 752-61.
- JEON, D., KIM, S., CHETANA, M., JO, D., RULEY, H. E., LIN, S. Y., RABAH, D., KINET, J. P. & SHIN, H. S. 2010. Observational fear learning involves affective pain system and Cav1.2 Ca<sup>2+</sup> channels in ACC. *Nat Neurosci*, 13, 482-8.
- JOHANSEN, J. P., CAIN, C. K., OSTROFF, L. E. & LEDOUX, J. E. 2011. Molecular mechanisms of fear learning and memory. *Cell*, 147, 509-24.
- KEUM, S., KIM, A., SHIN, J. J., KIM, J. H., PARK, J. & SHIN, H. S. 2018. A Missense Variant at the Nrxn3 Locus Enhances Empathy Fear in the Mouse. *Neuron*, 98, 588-601 e5.
- KEUM, S. & SHIN, H. S. 2016. Rodent models for studying empathy. *Neurobiol Learn Mem*, 135, 22-26.
- KIM, B. S., LEE, J., BANG, M., SEO, B. A., KHALID, A., JUNG, M. W. & JEON, D. 2014. Differential regulation of observational fear and neural oscillations by serotonin and dopamine in the mouse anterior cingulate cortex. *Psychopharmacology (Berl)*, 231, 4371-81.
- KIM, S., MATYAS, F., LEE, S., ACSADY, L. & SHIN, H. S. 2012. Lateralization of observational fear learning at the cortical but not thalamic level in mice. *Proc Natl Acad Sci U S A*, 109, 15497-501.
- KLEBERG, J. L., SELBING, I., LUNDQVIST, D., HOFVANDER, B. & OLSSON, A. 2015. Spontaneous eye movements and trait empathy predict vicarious learning of fear. *Int J Psychophysiol*, 98, 577-83.
- KNAPSKA, E., MIKOSZ, M., WERKA, T. & MAREN, S. 2010. Social modulation of learning in rats. *Learn Mem*, 17, 35-42.
- LANGFORD, D. J., CRAGER, S. E., SHEHZAD, Z., SMITH, S. B., SOTOCINAL, S. G., LEVENSTADT, J. S., CHANDA, M. L., LEVITIN, D. J. & MOGIL, J. S. 2006. Social Modulation of Pain as Evidence for Empathy in Mice. *Science*.
- LEDOUX, J. E. 2000. Emotion circuits in the brain. *Annu Rev Neurosci*, 23, 155-84.
- MEYZA, K. Z., BARTAL, I. B., MONFILS, M. H., PANKSEPP, J. B. & KNAPSKA, E. 2017. The roots of empathy: Through the lens of rodent models. *Neurosci Biobehav Rev*, 76, 216-234.
- MINEKA, S. & COOK, M. 1993. Mechanisms involved in the observational conditioning of fear. *J Exp Psychol Gen*, 122, 23-38.
- OLSSON, A., NEARING, K. I. & PHELPS, E. A. 2007. Learning fears by observing others: the neural



- systems of social fear transmission. *Soc Cogn Affect Neurosci*, 2, 3-11.
- OLSSON, A. & PHELPS, E. A. 2007. Social learning of fear. *Nat Neurosci*, 10, 1095-102.
- PANKSEPP, J. B. & LAHVIS, G. P. 2011. Rodent empathy and affective neuroscience. *Neurosci Biobehav Rev*, 35, 1864-75.
- PEREIRA, A. G., CRUZ, A., LIMA, S. Q. & MOITA, M. A. 2012. Silence resulting from the cessation of movement signals danger. *Curr Biol*, 22, R627-8.
- PISANSKY, M. T., HANSON, L. R., GOTTESMAN, II & GEWIRTZ, J. C. 2017a. Oxytocin enhances observational fear in mice. *Nat Commun*, 8, 2102.
- PISANSKY, M. T., YOUNG, A. E., O'CONNOR, M. B., GOTTESMAN, II, BAGCHI, A. & GEWIRTZ, J. C. 2017b. Mice lacking the chromodomain helicase DNA-binding 5 chromatin remodeler display autism-like characteristics. *Transl Psychiatry*, 7, e1152.
- PREIS, M. A. & KROENER-HERWIG, B. 2012. Empathy for pain: the effects of prior experience and sex. *Eur J Pain*, 16, 1311-9.
- PRESTON, S. D. & DE WAAL, F. B. M. 2002. Empathy: Its ultimate and proximate bases. *BEHAVIORAL AND BRAIN SCIENCES*.
- SANDERS, J., MAYFORD, M. & JESTE, D. 2013. Empathic fear responses in mice are triggered by recognition of a shared experience. *PLoS One*, 8, e74609.
- SHAMAY-TSOORY, S. G., AHARON-PERETZ, J. & PERRY, D. 2009. Two systems for empathy: a double dissociation between emotional and cognitive empathy in inferior frontal gyrus versus ventromedial prefrontal lesions. *Brain*, 132, 617-27.
- SINGER, T., SEYMOUR, B., O'DOHERTY, J., KAUBE, H., DOLAN, R. J. & FRITH, C. 2004. Empathy for Pain Involves the Affective but not Sensory Components of Pain. *Science*.
- SIVASELVACHANDRAN, S., ACLAND, E. L., ABDALLAH, S. & MARTIN, L. J. 2016. Behavioral and mechanistic insight into rodent empathy. *Neurosci Biobehav Rev*.