



Check for updates

Обзоры

УДК 612.821 + 159.91

EDN NIJJJN

<https://doi.org/10.33910/2687-1270-2026-7-1-89-109>

Биология альтруистического поведения человека

Д. Р. Аллазов ¹

¹ Амурская государственная медицинская академия, 675001, Россия, Благовещенск, ул. Горького, д. 95

Сведения об авторе

Дмитрий Русланович Аллазов, ORCID: 0009-0008-6072-8243, e-mail: alldruss@mail.ru

Для цитирования: Аллазов, Д. Р. (2026) Биология альтруистического поведения человека. *Интегративная физиология*, т. 7, № 1, с. 89–109. <https://doi.org/10.33910/2687-1270-2026-7-1-89-109> EDN NIJJJN

Получена 18 сентября 2025; прошла рецензирование 25 декабря 2025; принята 12 января 2026.

Финансирование: Исследование не имело финансовой поддержки.

Права: © Д. Р. Аллазов (2026). Опубликовано Российским государственным педагогическим университетом им. А. И. Герцена. Открытый доступ на условиях [лицензии CC BY 4.0](#).

Аннотация. Альтруистическое поведение играет важную роль в жизни разных биологических видов, в т. ч. человека. За длительный период научных исследований альтруизма накоплен большой объем экспериментальных данных и разработано несколько теоретических подходов к объяснению этого феномена. Однако до сих пор нет точных научных ответов на ряд важных вопросов. В настоящей статье проблема альтруистического поведения рассматривается последовательно на трех уровнях: эволюционном, поведенческом и нейрофизиологическом. Предварительно обсуждаются используемая терминология и некоторые философские подходы к объяснению альтруизма, связанные с современными концепциями. Излагаются возможные эволюционные механизмы формирования просоциального и альтруистического поведения: родственный отбор, взаимный альтруизм, половой отбор, групповой отбор и коэволюция генов и культур. Далее рассматриваются объяснения альтруизма с позиций анализа поведения. Основная часть статьи посвящена нейрофизиологии альтруизма. Обсуждаются нейронные механизмы альтруистического поведения и связанные с ним процессы. Приведены результаты исследований с применением метода функциональной магнитно-резонансной томографии. Описаны некоторые нейрохимические аспекты альтруистического поведения и морфологические особенности головного мозга альтруистов. Рассматривается феномен альтруистического наказания. Подчеркивается необходимость дальнейшего изучения альтруизма и важность применения интегративного междисциплинарного подхода в будущих исследованиях.

Ключевые слова: альтруизм, просоциальное поведение, нейрофизиология, нейробиология, нейровизуализация, эволюционная биология, анализ поведения

Biology of human altruistic behavior

D. R. Allazov ¹

¹ Amur State Medical Academy, 95 Gorkogo Str., Blagoveshchensk 675001, Russia

Author

Dmitriy R. Allazov, ORCID: [0009-0008-6072-8243](https://orcid.org/0009-0008-6072-8243), e-mail: alldruss@mail.ru

For citation: Allazov, D. R. (2026) Biology of human altruistic behavior. *Integrative Physiology*, vol. 7, no. 1, pp. 89–109. <https://doi.org/10.33910/2687-1270-2026-7-1-89-109> EDN [NIJIN](https://www.edn.ru/10.33910/2687-1270-2026-7-1-89-109)

Received 18 September 2025; reviewed 25 December 2025; accepted 12 January 2026.

Funding: The study did not receive any external funding.

Copyright: © D. R. Allazov (2026). Published by Herzen State Pedagogical University of Russia. Open access under CC BY License 4.0.

Abstract. Altruistic behavior plays an important role in the survival and well-being of humans and other species. Extensive scientific inquiry into altruism has yielded a large amount of experimental evidence and numerous theoretical approaches to explaining this phenomenon. However, a definitive scientific consensus on a number of critical questions remains elusive. This article presents a systematic examination of the problem of altruistic behavior across three distinct levels of analysis: evolutionary, behavioral, and neurophysiological. We commence with a discussion of relevant terminology and selected philosophical approaches to explaining altruism that relate to contemporary concepts. The article subsequently expounds upon potential evolutionary mechanisms underpinning the origin of prosocial and altruistic behaviors: kin selection, reciprocal altruism, sexual selection, group selection, and gene-culture coevolution. Thereafter, explanations of altruism from the perspective of behavior analysis are considered. The principal focus of this work is on the neurophysiology of altruism. The article discusses the neural mechanisms that subserve altruistic behavior and its associated processes, reviewing findings obtained through functional magnetic resonance imaging studies. Furthermore, certain neurochemical aspects of altruism and morphological features of the brains of altruists are delineated. The article also considers the phenomenon of altruistic punishment. The article underscores the necessity for further investigation into altruism, emphasizing the paramount importance of an integrative, interdisciplinary approach in future research.

Keywords: altruism, prosocial behavior, neurophysiology, neurobiology, neuroimaging, evolutionary biology, behavior analysis

Введение

Альтруистическое поведение играет важную роль в жизни разных биологических видов, в т. ч. человека. До сих пор ведутся активные споры относительно природы и механизмов этого поведения. Альтруизм является предметом изучения различных наук, и к современному моменту накоплен большой объем данных, зачастую разнородных и выглядящих противоречивыми. В этой статье обсуждается проблема альтруистического поведения с позиций междисциплинарного подхода. Предлагается рассматривать альтруизм на трех уровнях: эволюционном, поведенческом и нейрофизиологическом.

Вначале мы рассмотрим некоторые терминологические аспекты, связанные с междисциплинарным подходом. Затем кратко обсудим философские (донаучные) предпосылки изучения альтруизма, поскольку, как мы полагаем, это может быть полезно для понимания совре-

менной дискуссии. Остальная часть статьи посвящена изложению достижений науки по исследованию альтруизма с позиций эволюционной биологии, анализа поведения и нейрофизиологии, причем особенно подробно будут освещены именно данные нейрофизиологии (рис. 1).

Терминология

Поскольку исследования альтруизма ведутся в рамках многих дисциплин, существует несколько различающихся способов употребления терминологии. Их обсуждению посвящена специальная литература (Clavien, Chapuisat 2012; 2013; Kerr et al. 2004; Pfattheicher et al. 2022; Vlerick 2021). Предложены разные классификации альтруизма (Clavien, Chapuisat 2013; Feigin et al. 2014; Kartali, Kelemen-Erdos 2020; Marsh 2016; Valsala, Menon 2023). Например, выделяют репродуктивный, психологический, поведенческий альтруизм и альтруизм предпочтений



Рис. 1. Уровни изучения человеческого альтруизма

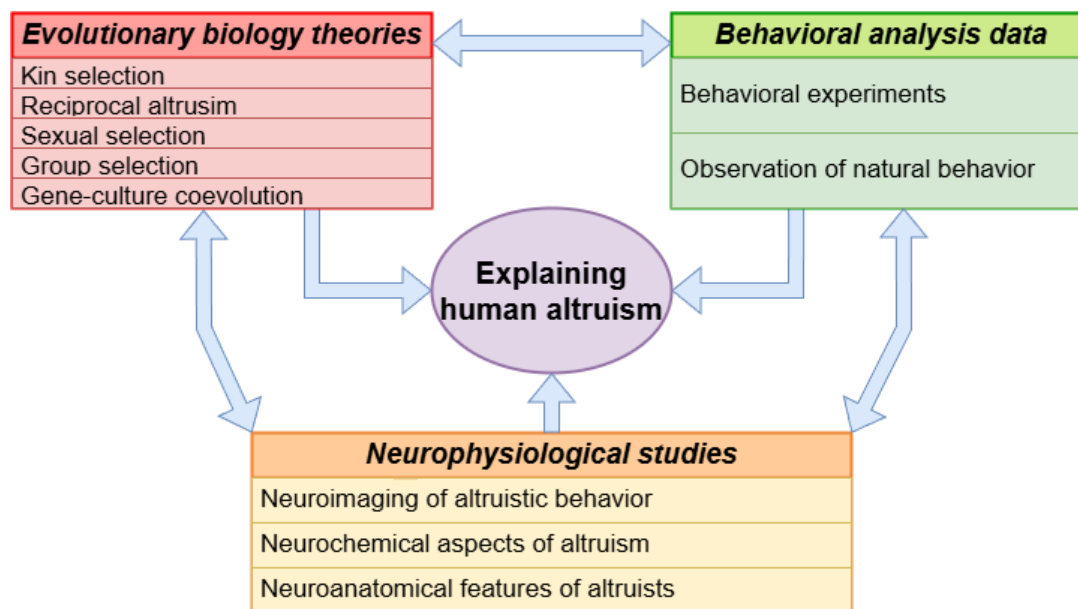


Fig. 1. Levels of analysis in human altruism

(Clavien, Chapuisat 2013). Учитывая это, для предотвращения двусмысленности полезно указать, какой подход к определению имеется в виду (Pfattheicher et al. 2022).

Здесь мы главным образом будем придерживаться следующего определения: альтруистическое поведение — это поведение, приводящее к понижению благосостояния альтруиста и повышению благосостояния другого человека (или других людей), на которого направлен альтруистический акт. Однако при обсуждении эволюционных механизмов более уместно говорить не о благосостоянии, а о приспособленности

(в конечном счете, репродуктивной эффективности) организмов. Поэтому с позиции эволюционного подхода под альтруистическим поведением будем понимать такое поведение, которое снижает приспособленность организма-альтруиста и повышает приспособленность других организмов.

Зачастую исследователи пользуются близким по смыслу, но более широким понятием «просоциальное поведение» (Pfattheicher et al. 2022). Предполагается, что поведение может быть просоциальным, но не альтруистическим (например, лести начальству с целью получения

повышения) (Pfаттхайер et al. 2022). Иногда мы также будем применять и этот термин.

Понятие «эгоизм» находится в тесной связи с обозначенными выше. В свете последующего обсуждения уместно различать два варианта употребления понятия. Эгоистическим в узком смысле можно назвать поведение, связанное с извлечением очевидной личной выгоды, зачастую в ущерб интересам других людей. Эгоистическое в широком смысле поведение отличается тем, что, во-первых, категория выгоды (или пользы) трактуется более широко. Ее достижение может быть неочевидным (например, получение удовольствия), отсроченным во времени и пр.; во-вторых, осуществление эгоистического в широком смысле поведения может и не нарушать интересы других людей, а, напротив, соответствовать им. Таким образом, эгоистическое поведение в широком смысле не всегда возможно отграничить от просоциального и альтруистического поведения. Вопрос соотношения этих понятий подробнее обсуждается в следующем и других разделах.

Альтруизм в философии

Обсуждение проблемы альтруизма началось очень давно, задолго до середины XIX в., когда философ-позитивист Огюст Конт предложил этот термин. Конт подразумевал, что быть альтруистом — значит ставить интересы других выше собственных, и противопоставлял альтруизм эгоизму (Clavien, Chapuisat 2013). Подобной позиции придерживались также философы Жан-Жак Руссо, Давид Юм, Иммануил Кант и Адам Смит. Такая точка зрения широко распространена и приблизительно соответствует обывательским представлениям об альтруизме. Напротив, Томас Гоббс, Иеремия Бентам, Джон Стюарт Милль полагали, что любое поведение в конечном счете направлено на обеспечение собственных интересов субъекта, т. е. эгоистично. Таким образом, поведение, которое внешне выглядит как альтруистическое, тоже должно быть обусловлено какой-либо эгоистической мотивацией.

Подобных взглядов придерживался выдающийся отечественный философ и писатель Николай Гаврилович Чернышевский (Chernyshevskij 1974a; 1974b), который жил приблизительно в тот же исторический период, что и Огюст Конт. В связи с тем, что концепция «эгоистического» объяснения альтруистического поведения, возможно, требует некоторых предварительных разъяснений, а также в связи с тем, что весьма примечательные и самобытные взгляды Черны-

шевского, к сожалению, практически не упоминаются в соответствующей литературе, мы находим полезным кратко обсудить его концепцию. Значение этого состоит в том, что концептуальные разногласия, возникшие в рамках философского обсуждения вопроса альтруизма, существуют до сих пор и прослеживаются в подходах и интерпретациях современных исследователей, на чем мы подробнее остановимся ниже.

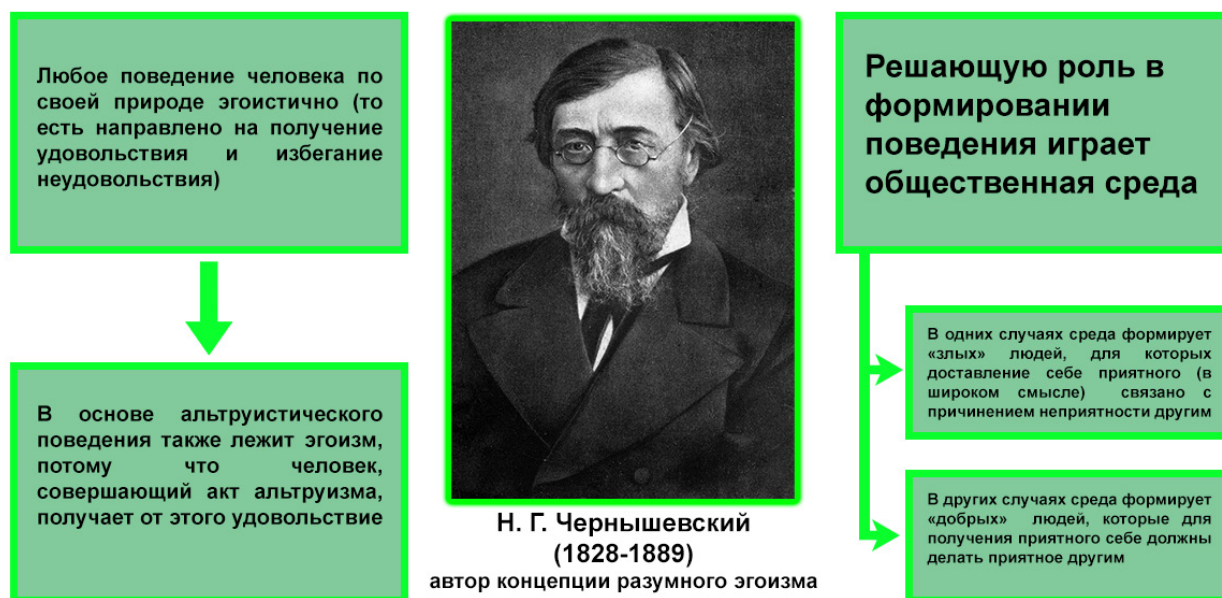
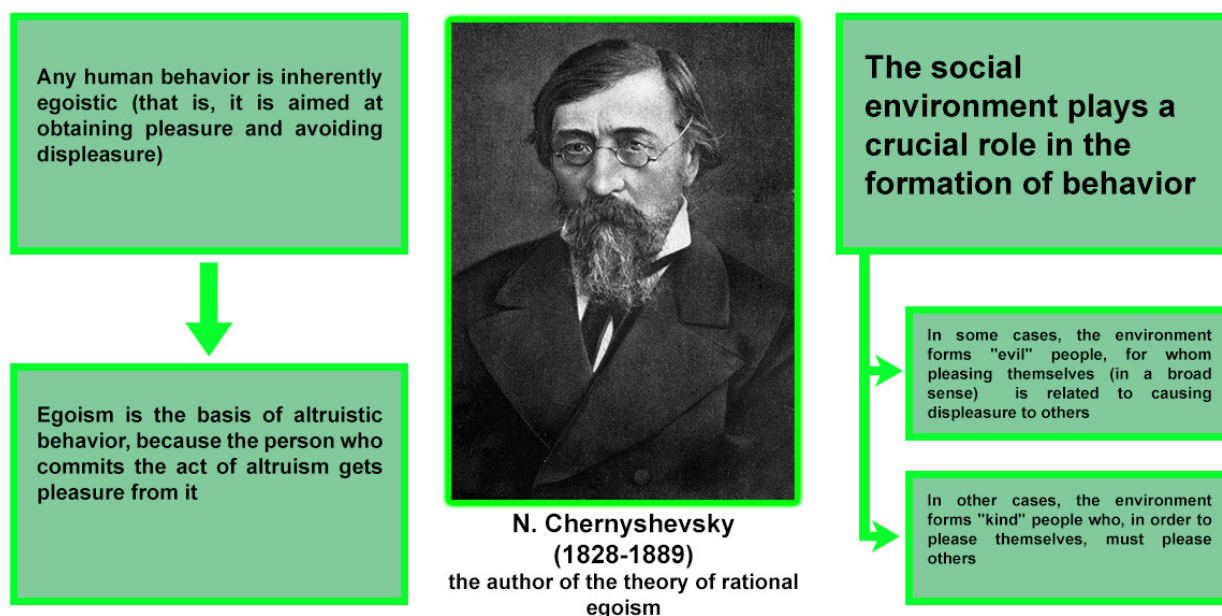
Концепция разумного эгоизма Н. Г. Чернышевского

Кроме всех изложенных оснований, взгляды Чернышевского интересны еще по одной причине: как философ Н. Г. Чернышевский с большим вниманием следил за развитием естественных наук своего времени, был лично знаком с основоположником русской физиологии И. М. Сеченовым (Koshtoyants 1945, 16), и по многим вопросам они являлись единомышленниками (Mironov 2007). Может быть, эта приверженность естественно-научным объяснениям (хотя и такого уровня, который характерен для XIX в.) со стороны Чернышевского поможет представить, почему его взгляды важны для понимания некоторых современных подходов к альтруизму.

Как полагал Чернышевский, природа человека имеет единый, а не двойственный характер, и потому любое поведение из демонстрируемых человеком должно быть основано на какой-то единой фундаментальной закономерности (Chernyshevskij 1974b). По мнению Чернышевского, эта закономерность заключается в эгоистичности — стремлении получать удовольствие и избегать неудовольствия (Chernyshevskij 1974b).

В этой связи не составляет труда объяснить «эгоистические» в узком смысле поступки людей (корыстные поступки, при которых человек наносит ущерб интересам других ради собственной выгоды), но необходимо составить объяснение и для поступков, определяемых как «самоотверженные», «героические» или «альтруистические». Чернышевский утверждает, что и эти поступки на самом деле эгоистичны (Chernyshevskij 1974b).

Помощь другому человеку может в будущем быть вознаграждена ответной услугой (получить внешнее подкрепление), но так случается далеко не всегда. Эта помощь может быть никак не подкреплена или даже наказана (например, попытка спасти другого человека из опасной ситуации может привести к травмам или гибели спасателя). Основное внимание Чернышевский уделяет не внешнему, а внутреннему подкреплению альтруистического поведения, — по его мнению, такие поступки происходят потому,

Рис. 2. Концепция разумного эгоизма Н. Г. Чернышевского (Источник: <http://www.museum.ru/C2779>)Fig. 2. N. Chernyshevsky's theory of rational egoism (URL: <http://www.museum.ru/C2779>)

что приносят «альтруисту» удовольствие (Chernyshevskij 1974b). В этом и состоит их эгоистическое основание (рис. 2).

Таким образом, концепция разумного эгоизма Н. Г. Чернышевского может послужить примером объяснения, согласно которому альтруистическое поведение является особенной разновидностью эгоистического, но не чем-то принципиально другим. Ниже мы подробнее обсудим взгляды современных исследователей на вопрос о том, что может быть подкреплением

альтруистического поведения и может ли альтруистическое поведение происходить без подкрепления, т. е. быть «альтруистическим» в изначальном смысле, как это понимал Кант.

Обширный перечень работ как отечественных мыслителей (среди которых в первую очередь следует упомянуть П. А. Кропоткина, А. И. Герцена, Л. Н. Толстого, Н. Ф. Федорова, М. М. Ковалевского, П. А. Сорокина, Е. В. Де Роберти), так и зарубежных посвящен обсуждению вопросов альтруизма и эгоизма. Философами

выдвинуто множество оригинальных, различных вплоть до противоположных подходов к проблеме, знакомство с которыми весьма полезно для общего понимания предмета современной дискуссии и ее предыстории. Здесь мы не имеем возможности излагать особенности этих учений, однако читатель при желании сможет ознакомиться с ними, обратившись к специальной литературе и первоисточникам.

Эволюционные объяснения альтруизма

Эволюционная биология не рассматривает конкретные поведенческие или неврологические механизмы, обеспечивающие альтруистические акты. Вместо этого она исследует, каким образом филогенетически могло появиться и закрепиться альтруистическое поведение.

Этот вопрос представляется непростым, учитывая, что альтруистическое поведение кажется явно дезадаптивным (Clavien, Chapuisat 2012). Если, по определению, альтруистические организмы жертвуют своей приспособленностью ради приспособленности других («приспособленность» понимается как собственное выживание и репродуктивная эффективность, т. е. количество потомков), то как альтруистические признаки могут закрепиться в популяции? Альтруистическое поведение повышает вероятность гибели альтруиста и понижает вероятное количество его потомков, в то же время способствует выживанию и размножению «эгоистов». Почему же тогда альтруисты не вымирают?

Одно из объяснений, называемое теорией родственного отбора, разрабатывалось Уильямом Гамильтоном (Hamilton 1964a; 1964b). Теория родственного отбора утверждает, что если объектом альтруистического поведения являются родственники альтруиста (которые имеют общие с ним гены), то, повышая их приспособленность, альтруист тем самым способствует распространению в популяции своих собственных генов, в том числе и генов, контролирующих альтруистическое поведение. Действительно, как у человека, так и у других животных часто альтруистическое поведение направлено именно на родственников (Bernardes de Moraes, dos Santos Millani 2014). Однако требуют объяснения и прочие случаи.

Другое объяснение было предложено Робертом Триверсом (Trivers 1971). Его теория «взаимного альтруизма» предполагает, что альтруистическое поведение развивается в популяциях длительно взаимодействующих организмов, которые могут подкреплять друг друга за сотрудничество и наказывать за «обман»

в прошлом. Подобное поведение также широко распространено у разных видов (Bernardes de Moraes, dos Santos Millani 2014), и таким образом можно трактовать многие модели отношений между людьми. Более того, оказывая кому-то помощь, человек вносит вклад в свои будущие отношения не только с этим человеком, но и со множеством других людей, поскольку при этом изменяется его социальная репутация. Этот механизм называют непрямым взаимностью (Nowak 2006).

Некоторые исследователи предлагают рассматривать альтруистическое поведение в качестве «индикатора приспособленности» (Bernardes de Moraes, dos Santos Millani 2014; Miller 2007). Под индикатором приспособленности понимается характеристика, свидетельствующая о «хороших» генетических качествах его обладателя и способствующая репродуктивной эффективности. Примерами индикаторов приспособленности являются хвост павлина, пение соловья, рога оленя и др. (Bernardes de Moraes, dos Santos Millani 2014). Предполагается, что альтруистическое поведение (например, благотворительность или заботливое отношение) может выступать в качестве индикатора приспособленности у людей (Bernardes de Moraes, dos Santos Millani 2014; Miller 2007). Если это так, то механизмом, поддерживающим распространность альтруизма в популяции, выступает половой отбор (Arnocky et al. 2017; Mokos et al. 2023; Moore et al. 2013; Phillips et al. 2008).

Еще одно объяснение — теория группового (многоуровневого) отбора, выдвинутая Д. Уилсоном и Э. Собером (Sober, Wilson 1998; Wilson 1975). Согласно этой теории, функциональной единицей эволюционного отбора является группа (Nowak 2006; Nowak et al. 2010). Если организмы выживают и вымирают объединенными группами, то предполагается, что группа, в которой состоит большее количество альтруистов, получает преимущество в конкуренции с группами эгоистов. Действительно, можно предположить, что более «альтруистичные» группы предков современных людей были более успешными, например, в охоте и войнах против других групп, меньше подвергались риску голода, а также получали преимущество от совместного воспитания детей (Vlerick 2021). Таким образом, отбор способствовал выживанию и распространению групп альтруистов и вымиранию групп эгоистов.

Теория группового отбора была подвергнута критике: в частности, не вполне ясно, какие механизмы должны были противодействовать замещению альтруистов эгоистами внутри

группы, а также ограничивать миграцию между группами (Vlerick 2021). Было предложено объяснение отбора альтруистического поведения с позиции теории коэволюции генов и культур (Vlerick 2021). Считается, что селекции альтруистических (просоциальных) культурных норм способствовали как внутри-, так и межгрупповые отношения. В свою очередь, социальная среда с альтруистическими культурными нормами благоприятствовала генетическому отбору «альтруистов» и наказывала чрезмерно эгоистичных и агрессивных людей, противодействуя распространению их генов.

По-видимому, все приведенные выше объяснения не исключают друг друга, и различные механизмы могут так или иначе действовать сочетанно.

Поведенческие объяснения альтруизма

Поведенческие данные входят в структуру результатов любых исследований альтруизма. Однако, по нашему мнению, особенный интерес представляют материалы научной дисциплины, называемой экспериментальным анализом поведения. Это направление, основывающееся на бихевиоризме, занимается объективным изучением поведения живых организмов. Принимая, что поведение формируется под воздействием среды и на базе генома, анализ поведения фокусируется на изучении того, каким образом средовые факторы обуславливают то или иное поведение. В этом отношении анализ поведения можно сопоставить с эволюционной биологией: если эволюционная биология изучает формирование признаков вида той средой, в которой вид существует в течение длительного времени (филогенетически), то анализ поведения изучает формирование поведения организма под влиянием среды в течение индивидуальной жизни организма (онтогенетически) (Baum 2017).

Современные поведенческие аналитики считают, что человек имеет некоторую врожденную предрасположенность к альтруистическому поведению, эволюционно обусловленную естественным отбором (Baum 2017). Это подтверждается исследованиями, демонстрирующими, что становление просоциального поведения у человеческих детей происходит весьма быстро (Pavlenko et al. 2023). В то же время не следует недооценивать и роль социальной среды в этом процессе (Pavlenko et al. 2023; Sonne, Gash 2018).

В анализе поведения утверждается, что альтруистическое поведение, как и всякое другое поведение, основывается на подкреплении (Baum 2017; Rachlin 2002). Конкретный случай альтруи-

стического поведения может и не быть подкреплен, но тем не менее случаи альтруизма должны были многократно подкрепляться в прошлом, что и сформировало альтруистическое поведение (Baum 2017). Любое поведение подчиняется так называемому закону эффекта (закон Торндайка): чем больше активность подкрепляется, тем выше вероятность ее возникновения, и наоборот, чем больше активность наказывается, тем ниже вероятность ее возникновения (Baum 2017; Thorndike 1927). Показано, что в рамках относительно простой экспериментальной модели альтруистическое поведение человека соответствует закономерностям оперантного обуславливания (Weiner 1977).

Таким образом, по мнению поведенческих аналитиков, альтруистическое поведение обусловлено историей подкрепления. В качестве подкрепления могут быть вербальная благодарность («спасибо»), ответные услуги в будущем, избежание наказания, повышение репутации и авторитета, улучшение социального положения (что означает увеличение частоты различных других подкреплений в будущем) и др. Само получение подкрепления (например, денег) другим человеком может подкреплять действия альтруиста, что, вероятно, связано с предшествующим опытом (Weiner 1977).

При рассмотрении актов альтруистического поведения очень важно учитывать контекст (Baum 2017; Rachlin 2002). Оказание услуги другу (например, отвезти друга в аэропорт) выглядит как поведение, которое не подкрепляется. Но в рамках длительных отношений эта услуга может быть подкреплена впоследствии (также сама может рассматриваться как подкрепление какой-то другой услуги в прошлом) (Baum 2017). Подкрепление не обязательно должно быть немедленным, оно может далеко отстоять во времени от подкрепляемого поведения (Baum 2017).

Также альтруистическое поведение описывается как проявление самоконтроля (Baum 2017; Rachlin 2002). Принятая в анализе поведения концепция «самоконтроля» хорошо иллюстрируется следующим примером. Одна выкуренная сигарета доставляет курящему удовольствие, но множество сигарет, выкуренных в течение длительного времени, вероятно, приведут к проблемам со здоровьем. Таким образом, существует конфликт между, во-первых, поведением, которое получает подкрепление сейчас, но наказывается впоследствии (курение подкрепляется удовольствием сейчас и наказывается проблемами со здоровьем впоследствии),

и, во-вторых, поведением, которое наказывает сейчас, получая отсроченное подкрепление (воздержание от курения наказывается неприятным самочувствием сейчас и подкрепляется сохранением здоровья впоследствии) (Baum 2017). Любой конфликт между сиюминутными и отдаленными последствиями может рассматриваться как проблема самоконтроля. Альтруистическое поведение связано с немедленным наказанием (затрата времени, материальных ресурсов и т. п.), при этом человек получает отсроченное подкрепление (примеры приведены выше) (Baum 2017; Rachlin 2002).

Некоторые поведенческие аналитики представляют альтруистическое поведение в качестве протяженного во времени ценного поведенческого паттерна (Rachlin 2002). Такие поведенческие паттерны целиком могут быть предпочтены своим альтернативам (например, люди предпочитают быть альтруистичными, а не эгоистичными, милосердными, а не жестокими, добрыми, а не злыми и т. п.), хотя отдельные активности, входящие в эти паттерны, часто могут не подкрепляться или даже наказываться. По мнению Г. Рахлина, в таком случае поведение поддерживается ценностью самого паттерна, а в каждом конкретном своем проявлении — внутренним, а не внешним подкреплением.

Нейрофизиологические объяснения альтруизма

Возвращаясь к обсуждению важного вопроса, поднятого философами (возможен ли «настоящий» альтруизм, или такое поведение представляет собою лишь частные случаи эгоизма?), заметим, что ни эволюционная биология, ни анализ поведения не дают на него ответа. Скорее, можно сказать, что альтруистическое поведение удачно объясняется без необходимости допущения альтруистической мотивации. Однако с точки зрения интенционального подхода альтруистическая мотивация, т. е. конечная направленность на повышение благосостояния других людей, — это самое главное в поведенческом акте (Batson et al. 2015; Clavien, Charuisat 2013; Windmann, Hein 2018).

Пожалуй, окончательный ответ на поставленный вопрос находится в компетенции нейрофизиологии, которая изучает нервные механизмы, обеспечивающие акты альтруистического поведения. Если «альтруистическая мотивация» существует как некоторое специфическое нервное явление, она может быть выявлена и дифференцирована от «эгоистической мотивации». Перейдем к изложению

данных, накопленных нейрофизиологией по этой проблеме.

Методики исследования альтруизма

Для экспериментального моделирования ситуаций, в которых может проявиться просоциальное и альтруистическое поведение, обычно используются различные игры. Участники таких игр выбирают между «альтруистическим/стратегическим» и «эгоистическим» решениями. Например, в игре «Диктатор» (Dictator game) один из участников (диктатор) произвольно делит между собой и другим игроком некоторую денежную сумму, на что другой игрок никак повлиять не может (Guala, Mittone 2010). Если диктатор выделит какое-то количество денег другому, а не оставит все себе, это может быть интерпретировано как проявление альтруизма. Другая игра — «Ультиматум» (Ultimatum game) — отличается от первой тем, что, если второго игрока не устроит выбранное диктатором распределение денег, он может его отклонить, и тогда ни один из игроков ничего не получит (Nowak et al. 2000). В этом случае поведение диктатора можно назвать стратегическим, поскольку оно находится под давлением решения другого участника игры. Разделив деньги нечестно, диктатор рискует не получить ничего. Поэтому предоставление части средств второму игроку, вероятно, будет направлено на сохранение собственного выигрыша.

Другими подобными моделями являются: «Задача благотворительного пожертвования» (Charity donation task), «Боль против выгоды» (Pain vs gain), «Игра на доверие» (Trust game), «Дилемма заключенного» (Prisoner's dilemma), «Общественное благо» (Public goods game) и пр. (Cutler, Campbell-Meiklejohn 2019).

Значительный интерес представляют поведенческие результаты таких экспериментов. Кроме того, методы функциональной магнитно-резонансной томографии (фМРТ), электроэнцефалографии (ЭЭГ) и другие позволяют изучать активность структур головного мозга участников во время игры, что, возможно, поможет лучше понять сущность проявляемого ими поведения.

Нейровизуализация альтруистического поведения

Данные современных нейровизуализационных исследований просоциального/альтруистического поведения указывают на весьма сложный характер мозговых процессов, обеспечивающих такие поведенческие акты. При этом наблюдается изменение активности

множества областей головного мозга, образующих несколько функциональных сетей.

Так, согласно Ц. Ху и др., медиальная префронтальная кора (MPFC), дорсолатеральная префронтальная кора (DLPFC) и правая нижняя теменная доля (rIPL) в рамках альтруистического поведенческого акта действуют как сеть, в которой активность MPFC связана с оценкой риска для самого альтруиста, правая IPL обрабатывает данные, касающиеся потребностей других (бенефициаров альтруистического акта), а правая DLPFC обеспечивает интеграцию и собственно принятие решения (Hu et al. 2017; 2021). Воздействуя на эти регионы с помощью транскраниальной стимуляции постоянным током, авторам удавалось влиять на поведение участников эксперимента (Hu et al. 2017).

При альтруистическом поведении отмечается активация передней поясной коры (Cutler, Campbell-Meiklejohn 2019). Считают, что это может быть связано с процессом выбора между несколькими вариантами, анализом рисков, прогнозированием последствий (Cutler, Campbell-Meiklejohn 2019), ожиданием внешнего вознаграждения (Filkowski et al. 2016), репрезентацией внутреннего состояния других людей и может отражать конфликт между про социальными и узко-эгоистическими мотивациями (Luo 2018); передняя поясная кора может выполнять функцию интеграции стимулов, индуцирующих про социальное поведение (Wu, Hong 2022).

Благодаря фМРТ-исследованиям установлено, что альтруистическое поведение сопровождается активацией дофаминергических структур головного мозга, входящих в систему вознаграждения: полосатого тела, в том числе прилежащего ядра, вентральной области покрышки, участков префронтальной коры, получающих дофаминергические проекции (Cutler, Campbell-Meiklejohn 2019; Díaz-Gutiérrez et al. 2024; Filkowski et al. 2016; Karan et al. 2022; Luo 2018; Marsh 2016; Rilling 2011; Shepelenko, Kosonogov 2023; Walter et al. 2005; Wyss, Knoch 2022). Большой интерес представляет исследование, в котором была показана активация системы вознаграждения во время совершения анонимных благотворительных пожертвований, т. е. в обстоятельствах, когда вероятность последующего внешнего вознаграждения минимизирована (Moll et al. 2006). Таким образом, можно полагать, что альтруистическое поведение действительно ассоциировано с внутренним вознаграждением. При этом оно задействует тот же нервный субстрат, что и предъявление таких стимулов, как деньги или еда (Burgdorf,

Panksepp 2006; Jauhar et al. 2021; Walter et al. 2005).

В мета-анализе Дж. Катлер и Д. Кэмпбелл-Майклджен (Cutler, Campbell-Meiklejohn 2019) обобщают результаты 36 фМРТ-исследований альтруистического и стратегического поведения. В соответствии с принятой авторами терминологией, альтруистические решения не могут быть подкреплены внешним вознаграждением в качестве своего прямого результата (но могут опираться на внутреннее вознаграждение). Стратегические решения отличаются тем, что увеличивают вероятность получения внешнего вознаграждения (однако они также могут предусматривать и внутреннее вознаграждение). Таким образом, альтруистические решения связаны только с внутренним вознаграждением, а стратегические — и с внутренним, и с внешним.

В качестве примеров внутренних вознаграждений авторы называют удовлетворение от доброго поступка или представление о себе как о «хорошем человеке»; примерами внешних вознаграждений — взаимная услуга, избежание наказания, увеличение общественного блага.

Были получены следующие данные. По сравнению с эгоистическим, альтруистический выбор связан со значительной активацией в прилежащем ядре (NAcc), субгенуальной области передней поясной коры (sgACC), вентромедиальной префронтальной коре (vmPFC), орбитофронтальной коре (OFC), левой дорсолатеральной префронтальной коре (dlPFC), пре-дополнительных моторных областях (pre-SMA), задней поясной коре и мозжечке справа. По сравнению с бездействием, при альтруистических решениях наблюдается активация в ACC, переднем острове (AI) справа, dlPFC (билатерально), SMA и затылочной коре. Снижение активности отмечается в vmPFC, заднем острове, левом предклинье, височно-теменном соединении (TPJ) и задней части верхней теменной борозды (STS) билатерально.

При стратегическом выборе, по сравнению с эгоистическим, наблюдалась двусторонняя активация NAcc, sgACC, vmPFC, ACC, правого предклинья, правой миндалины и областей мозжечка. По сравнению с бездействием, при стратегическом выборе наблюдалась активация в ACC, AI (билатерально), dlPFC, SMA и затылочной коре, скорлупе (билатерально) и правом хвостатом ядре. Деактивация отмечалась в vmPFC, левой дорсомедиальной префронтальной коре, заднем острове (билатерально), предклинье (билатерально), левой dlPFC, левой вентролатеральной префронтальной коре, TPJ (билатерально) и задней и передней областях STS.

По сравнению с эгоистическим поведением при альтруистических и стратегических решениях, наблюдалась перекрывающаяся активность в левом NAcc, ACC, vmPFC и правой OFC. Во время альтруистического выбора, по сравнению со стратегическим, были более активны sgACC, левое TPJ, передняя STS слева, левая нижняя лобная извилина, правый височный полюс, правая нижняя височная извилина и таламус (билатерально). Во время стратегического выбора, по сравнению с альтруистическим, наблюдалась большая активность в правом NAcc, левом хвостатом ядре, правой dlPFC, задней STS справа и правом лобном полюсе.

Таким образом, были выявлены как совпадения, так и отличия в фМРТ-проявлениях альтруистического и стратегического поведения. Как отмечают авторы (Cutler, Campbell-Meiklejohn 2019), и стратегические, и альтруистические решения связаны с активацией системы вознаграждения. Тем не менее в контексте стратегического выбора активация прилежащего ядра более выражена, что может отражать суммирование внутренних и внешних вознаграждений (Cutler, Campbell-Meiklejohn 2019). В свою очередь, области «социального познания» (субгенуальная область, височно-теменное соединение, регионы височной доли) более активны при альтруистическом выборе.

Нейрохимия альтруистического поведения

Ряд исследований посвящен выявлению нейрохимических аспектов альтруистического поведения. Как было отмечено выше, система вознаграждения головного мозга, по-видимому, имеет важное значение в регуляции этого поведения. В связи с этим большое внимание уделяется нейромедиатору дофамину. Во время альтруистического поведения происходит активация дофаминергических проекций мезолимбической системы, что рассматривается как осуществление внутреннего вознаграждения (Rilling 2011). Показано, что при фармакологической блокаде дофаминовых рецепторов амисульпридом происходит угнетение альтруистического поведения у женщин (Soutschek et al. 2017). У мужчин, напротив, частота случаев проявления альтруизма несколько увеличивалась. Авторы полагают, что в среднем женщины более просоциальны, а мужчины более эгоистичны. Эта разница, по их мнению, сформирована средовыми влияниями (просоциальное поведение женщин подкрепляется чаще). При повышении уровня дофамина в головном мозге путем введения толкапона (ингибитор фермента катехол-О-метилтрансферазы, обеспечивающего ката-

болизм дофамина) наблюдается усиление просоциальных тенденций в поведении, выражающееся в увеличении неприятия неравенства (Sáez et al. 2015). Значимость дофамина в регуляции просоциального поведения также подтверждается исследованиями генетического полиморфизма его рецепторов: в частности, уровень просоциального поведения положительно коррелирует с определенными аллелями гена дофаминового рецептора D4 (Jia et al. 2024; Jiang et al. 2013; Zhong et al. 2010).

Опиоидергическая система головного мозга, также связанная с механизмами подкрепления, в свою очередь тоже задействована в обеспечении альтруизма. При помощи метода позитронно-эмиссионной томографии было показано сложное модулирующее влияние системы мю-опиоидных рецепторов на альтруистическое поведение (Chen et al. 2024).

Другим веществом, регулирующим просоциальное и альтруистическое поведение, является нейропептид окситоцин (Marsh et al. 2020). Во многих исследованиях показано позитивное влияние интраназального введения окситоцина на эти активности (De Dreu et al. 2010; Kosfeld et al. 2005; Marsh et al. 2015). Однако следует учитывать, что оказываемый окситоцином эффект существенно зависит от индивидуальных особенностей человека и контекстуальных факторов (Marsh et al. 2020). Например, окситоцин может повышать уровень доверия и сотрудничества с членами своей группы, но при этом провоцировать враждебное поведение по отношению к членам иной группы (De Dreu et al. 2010; 2011). Это представляется достаточно закономерным, если принять во внимание, что окситоцин специфичен для млекопитающих и его основной эволюционной ролью, вероятно, было обеспечение заботы о потомстве. Имеются данные о влиянии полиморфизма гена рецептора окситоцина на просоциальное поведение (Delikishkina et al. 2023; Poulin et al. 2012).

Экспериментальные данные свидетельствуют, что уровень нейромедиатора серотонина положительно связан с просоциальным поведением (Marsh 2016). Так, прием селективного ингибитора обратного захвата серотонина циталопрама приводит к повышению дружелюбности и сотрудничества в рамках игрового взаимодействия (Tse, Bond 2002), а также усиливает неприятие причинения вреда другим людям (Crockett et al. 2010). В свою очередь, дефицит триптофана (предшественник серотонина) угнетает просоциальную активность (Wood et al. 2006).

Поскольку просоциальное поведение зачастую должно проявляться в напряженном или опасном контексте, представляет интерес влияние на это поведение таких факторов, как уровень кортизола и норадреналина. Высвобождение стероидного гормона кортизола регулируется гипоталамо-гипофизарно-надпочечниковой системой и является важным компонентом реакции организма на стресс (Kamgang et al. 2023). Кортизол оказывает множество физиологических эффектов, действуя в том числе и на головной мозг (Hawiset, Inkeaw 2020; Strelzyk et al. 2012). В частности, кортизол изменяет работу системы вознаграждения (Kinner et al. 2016; Montoya et al. 2014). Данные о влиянии кортизола на альтруизм весьма неоднозначны. В некоторых исследованиях было обнаружено угнетающее влияние кортизола на альтруистическое поведение (Schulreich et al. 2022; Starcke et al. 2011); в других исследованиях, напротив, влияние кортизола оказалось положительным (Buchanan, Preston 2014; Singer et al. 2017; Sparrow et al. 2019). По-видимому, характер воздействия кортизола зависит от многих факторов, к которым, кроме условий эксперимента, относятся пол, возраст, уровни эмпатии и ментализации («ментализацией» называют способность представлять себе ментальные состояния других людей). Так, кортизол способствовал принятию просоциальных решений у мужчин (Singer et al. 2017; Zhang et al. 2019) и молодых людей, по сравнению с пожилыми (Sparrow et al. 2019) и лицами с относительно низкими уровнями эмпатии (Zhang et al. 2019), в то время как у лиц с относительно высокими уровнями ментализации просоциальное поведение подавлялось (Schulreich et al. 2022). По мнению Т. Бьюкенена и С. Престона (Buchanan, Preston 2014), в условиях стресса поведение в целом становится более «автоматическим» и более ориентированным на краткосрочные задачи.

Нейромедиатор норадреналин, связанный, наряду с кортизолом, со стрессовыми реакциями, также способен модулировать просоциальное поведение. Норадренергические проекции из голубого пятна оказывают влияние на множество областей головного мозга. Имеются сведения, что норадреналин устраняет просоциальные тенденции в поведении, вызванные кортизолом (Margittai et al. 2018). Авторы считают, что эффекты кортизола и норадреналина в этом плане являются противоположными. Различными соотношениями их уровней могла бы быть объяснена неоднозначность влияния стресса на альтруизм. Однако, согласно более новым исследованиям, кортизол и норадреналин

действуют в известном смысле содружественно: первый способствует просоциальной активности по отношению к своей группе, в то время как второй стимулирует враждебное поведение по отношению к представителям других групп (Dashti et al. 2025).

Гипотеза эмпатии-альтруизма

Довольно широкое распространение получила так называемая гипотеза эмпатии-альтруизма (Batson 2022; Batson et al. 2015). Эта гипотеза предполагает, что альтруизму должно соответствовать определенное мотивационное состояние, направленное на увеличение благосостояния других людей. Специально указывается, что мотивационное состояние, направленное на увеличение собственного благосостояния (даже если под «благосостоянием» понимать удовольствие или избегание чувства вины), никогда не может считаться альтруистическим, хотя бы проявляемое при этом поведение и выглядело как альтруистическое. В настоящее время гипотеза эмпатии-альтруизма выступает основной альтернативой тем объяснениям, которые утверждают эгоистическую природу альтруистического поведения.

Согласно гипотезе, наблюдение индуцирующей альтруистическое поведение ситуации приводит сначала к формированию ориентированного на другого человека состояния «эмпатической озабоченности», которое затем порождает альтруистическую мотивацию и альтруистическое поведение. Особенное значение при этом придается восприятию другого человека как нуждающегося в помощи и внутренняя оценка его благополучия. Благополучие другого является ценностью само по себе, а не как параметр, от которого зависит благополучие «альтруиста».

Учитывая фокус на мотивации поведения, а не собственно на поведении, большую значимость в проверке гипотезы приобретают нейрофизиологические методы. В ряде проведенных по этому поводу исследований получены данные, интерпретируемые в пользу гипотезы эмпатии-альтруизма.

Показано, что как при наблюдении за страданиями других людей (например, причинение боли с помощью удара электрическим током), так и при непосредственном переживании таких состояний активируются одни и те же мозговые области — передняя островковая доля и участки передней поясной коры (Decety et al. 2008; Singer et al. 2004; 2006). Такая активация при наблюдении за другими людьми трактуется как нейронный коррелят эмпатии (FeldmanHall et al. 2015).

В исследовании Д. Г. Митюревой с соавторами при помощи метода электроэнцефалографии изучалась активность головного мозга при альтруистическом поведении (Mitiureva et al. 2024). В рамках использованного подхода (задание Pain vs gain) испытуемые могли выделить большую или меньшую часть своего денежного вознаграждения для понижения силы электрической стимуляции, которой подвергался другой участник (на самом деле видеозаписи с «другим участником» были подготовлены заранее). При этом был выявлен кластер функциональных связей в правом полушарии, узлами которого были структуры, задействованные в процессах принятия решений, эмоциональной обработки и эмпатии: каудальная часть передней поясной коры, островок, веретенообразная извилина, область околоспорной извилины, края верхней височной борозды, средняя височная извилина. Также обнаружилась положительная корреляция между размером пожертвования и функциональной связностью ростральной передней поясной коры и орбитальной части нижней лобной извилины. Перед экспериментом испытуемые заполняли психологические опросники, и оказалось, что размер выделенной денежной суммы положительно коррелирует с уровнями эмпатической заботы (IRI) и аффективной эмпатии (QCAE) и отрицательно с результатами шкал психопатии и нарциссизма (SD3).

Гипотеза эмпатии-альтруизма, отстаивающая «чистый» альтруизм, встречает ряд возражений. В первую очередь они касаются представлений об альтруизме как о поведении, которое не подкрепляется. Согласно указаниям критиков, альтруистическое поведение может иметь два вида эгоистических последствий: вознаграждение или избежание наказания. В соответствии с этим были предложены некоторые альтернативные объяснения.

С одной стороны, альтруистическое поведение может быть вознаграждено похвалой и другими внешними поощрениями либо внутренними приятными чувствами «теплого сияния» (Andreoni 1990), «эмпатической радости» (Smith et al. 1989) и др. С другой стороны, сама эмпатия может рассматриваться как негативное состояние («аверсивное возбуждение» (Batson et al. 2015; Brunero 2002; Miyazono, Inarimori 2021)), вызванное наблюдениями за другими людьми, для избавления от которого и совершаются «альтруистические» поступки. Кроме того, неказание помощи попавшему в затруднительное положение человеку может привести к наказанию со стороны окружающих (негативное от-

ношение) или к «самонаказанию» (стыд, чувство вины). По мнению Д. Бэтсона с соавторами, все эти версии были исключены по итогам проведения многочисленных поведенческих экспериментов, что означает подтверждение гипотезы эмпатии-альтруизма (Batson et al. 2015).

С этим трудно согласиться, учитывая результаты некоторых ранних (Cialdini et al. 1987; Smith et al. 1989) и более новых (Miyazono, Inarimori 2021; Song et al. 2023) исследований. Сам Д. Бэтсон с соавторами признают, что нейровизуализация, которая могла бы разрешить этот спор, в настоящее время не предоставляет исчерпывающих доказательств для их гипотезы (Batson et al. 2015). Результаты же поведенческих экспериментов вряд ли можно считать однозначными и очень убедительными, когда речь идет об идентификации мотивационных состояний (Wallach, Wallach 1991). Таким образом, очевидна необходимость дальнейших исследований.

Междисциплинарный подход к изучению альтруизма

В этом обзоре мы рассмотрели теоретические концепции и ряд экспериментальных данных по биологии альтруистического поведения. Для удобства они были структурированы по разделам в соответствии с научными дисциплинами. Обозначим теперь некоторые из тех связей и пересечений, которые выявляются во взаимодействии разных уровней изучения.

Как широко признается в настоящее время, альтруистическое поведение человека имеет определенную врожденную основу. Это означает, что контролирующие его неврологические структуры сформировались, поддерживались и изменялись в ходе эволюционной истории вида, поскольку альтруистическое (просоциальное) поведение предоставляло приспособительные преимущества. По мнению С. Престон, нейронные цепи, связанные с альтруизмом, эволюционно восходят к мозговой системе обеспечения заботы о потомстве (Preston 2013). Таким образом, первичной функцией этой системы является уход за потомством, однако ее применение распространяется и на неродственных особей, что можно считать проявлением генерализации.

Согласно С. Престон, основные элементы системы ухода за потомством у крыс можно подразделить на два пути: путь приближения (от миндалевидного тела к медиальной преоптической области гипоталамуса, вентральному ложу конечной полоски с дальнейшей передачей к вентральной области покрышки, прилежащему

ядру и вентральному паллидumu) и путь избегания (от миндалевидного тела к переднему гипоталамусу и околотоводопроводному серому веществу). То, какой из путей будет активирован в конкретной ситуации, зависит от ряда факто-

ров, подробно обсуждаемых в указанной работе. У людей описанная система получает «прибавку»: области префронтальной и передней поясной коры, активно модулирующие функции основных структур (рис. 3). Хотя существуют

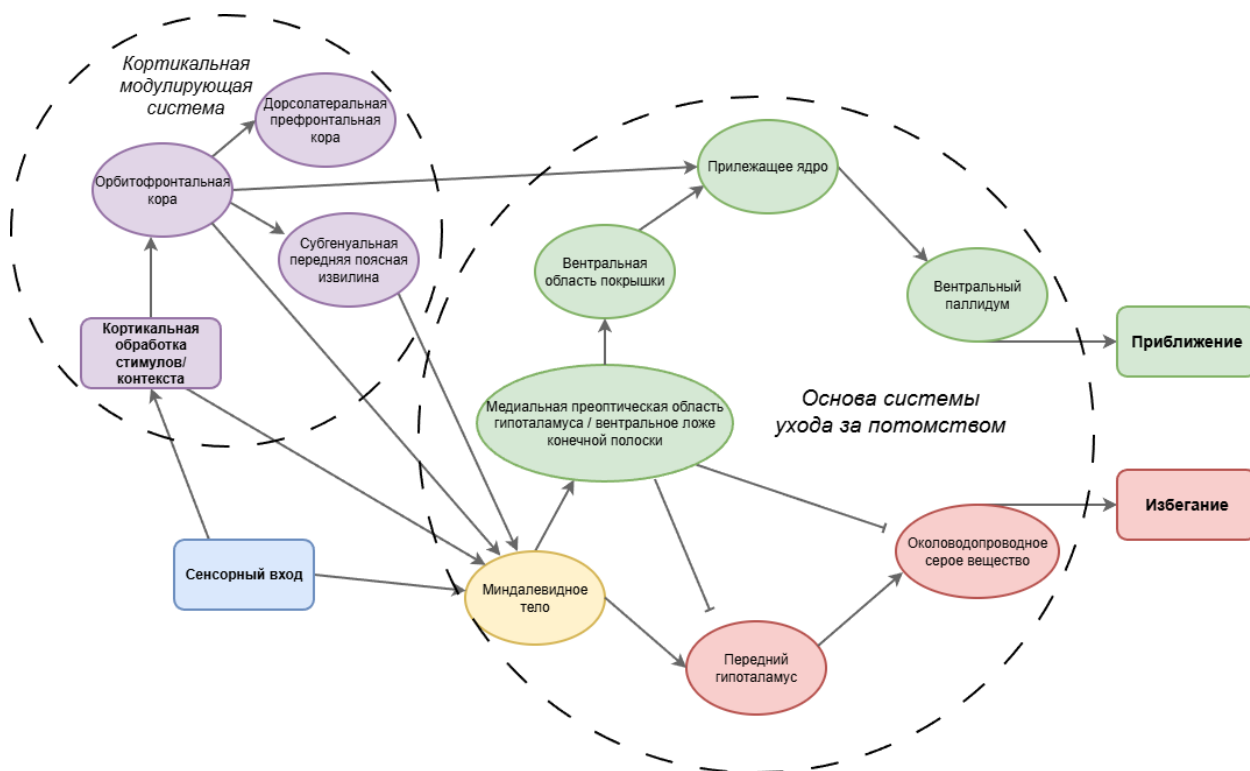


Рис. 3. Схема расширенной системы ухода за потомством (Preston 2013)

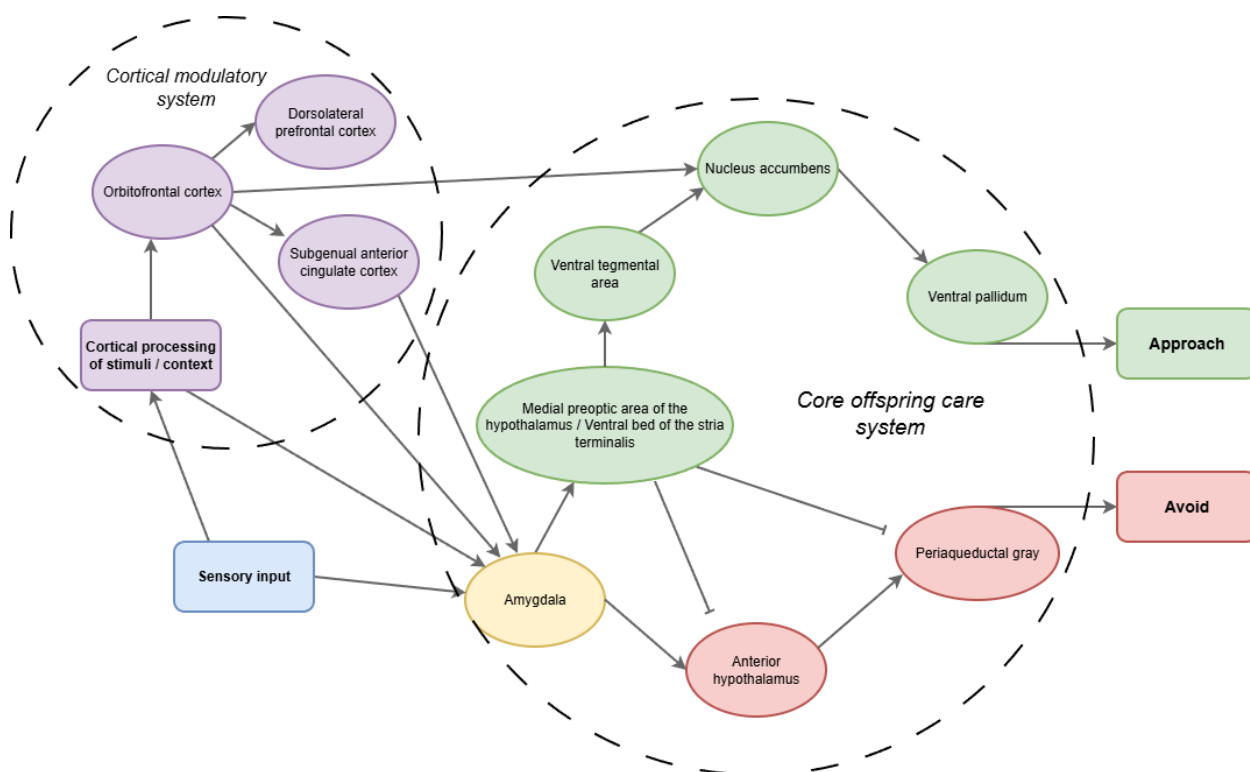


Fig. 3. Schematic representation of the extended caregiving system (Preston 2013)

и другие отличия, изучение механизмов относительно простых видов поведения, гомологичных человеческому альтруизму, может быть продуктивным подходом.

Теория взаимного альтруизма помогает понять связь неврологического обеспечения альтруизма с другими системами мозга. Согласно теории, альтруистическое поведение может развиваться в популяциях, представители которых состоят в длительных взаимодействиях. При данных условиях весьма вероятно, что за оказанием полезной услуги (альтруизм) в будущем последует ответная услуга. В таком случае подобные циклы могут многократно воспроизводиться. Если же ответная услуга не будет оказана, то и «обманщик» в дальнейшем лишится помощи. Примером подобных взаимоотношений может послужить поведение летучих мышей (Wilkinson 1984). Описано, что летучие мыши гематофаги (*Desmodus rotundus*) по возвращении с охоты подкармливают своих голодных соратников отрыгиваемой кровью. Однако летучие мыши помогают только тем, от кого они сами получали аналогичную помощь ранее.

Надо полагать, что существует ряд предикторов, распознавание которых повышает вероятность успешности взаимного альтруизма и снижает шансы быть обманутым. Нервные механизмы такого анализа играют заметную роль в альтруистическом поведении человека. Мозговые системы, обеспечивающие распознавание лиц, межгрупповую идентификацию, эмпатию и просоциальное поведение, находятся в тесном взаимодействии друг с другом (Peng et al. 2024).

Распознавание и запоминание лиц критически необходимо для обеспечения селективности просоциального поведения. С одной стороны, важно идентифицировать людей с благополучной историей альтруистических взаимоотношений, которые в прошлом оказывали ответные услуги. С другой стороны, столь же важно установить «обманщиков» и исключить дальнейшие взаимодействия с ними (Mealey et al. 1996). Вообще альтруистические поступки чаще совершаются по отношению к близким людям (Long, Krause 2017), что свидетельствует о значимости длительных отношений для развития альтруизма. Важное значение в распознавании лиц имеют веретенообразная область лица (fusiform face area), затылочная область лица, миндалевидное тело, префронтальная кора, передняя область височного полюса и верхняя височная борозда (Peng et al. 2024).

Наряду с распознаванием лиц производится их классификация по таким, например, крите-

риям, как этническая принадлежность. Распределение людей на группы и сопоставление своей и чужой групповой принадлежности может предсказать результативность взаимодействий даже с незнакомыми людьми. В процессе межгрупповой идентификации задействованы передняя поясная кора, миндалевидное тело, префронтальная кора, веретенообразная область лица, височно-теменное соединение (Peng et al. 2024).

Распознавание лиц и межгрупповая идентификация могут влиять на уровень альтруистической мотивации (эмпатия/аверсивное возбуждение). Считается, что передний островок и передняя поясная кора являются основными областями головного мозга, связанными с эмпатией (Fallon et al. 2020; Stevens, Taber 2021). Их активация при восприятии боли другого человека оказывается более выраженной, если этот человек относится к той же этнической группе, и менее выраженной, если он принадлежит к другой этнической группе (Cao et al. 2015; Contreras-Huerta et al. 2013; Shen et al. 2018). Однако если уровень социальных взаимодействий с людьми другой этнической принадлежности высок, то активация передней поясной коры при наблюдении боли представителей другой этнической группы значительно возрастает (Cao et al. 2015).

Очень интересен вопрос о соотношении врожденных механизмов альтруистического поведения и приобретенного жизненного опыта. Вряд ли можно сомневаться в том, что, какова бы ни была основа альтруизма, средовые факторы оказывают на его проявления значимое влияние. Если, как считает Д. Бэтсон, альтруистическое поведение необходимо связано с некоей специфической мотивацией, возникающей из состояния «эмпатической заботы», то все же по мере опыта оно неизбежно попадает под контроль своих последствий. Подкрепления и наказания являются теми механизмами, посредством которых окружающая среда изменяет частоту проявляемых поведенческих активностей. Хотя у людей существуют «задатки» (врожденные неврологические механизмы) альтруизма, их требуется еще укрепить, стабилизировать, связать с конкретным опытом, что может осуществиться только во взаимодействии со средой. Не потому ли воспитание детей является делом столь непростым, длительным и отнюдь не всегда приводящим к желаемым последствиям?

Действительно, значимое влияние среды (семейное окружение, сверстники, друзья, принадлежность к определенному общественному

классу и др.) на альтруистическое поведение продемонстрировано во многих исследованиях (Kosse et al. 2020; Liu et al. 2023; Ma 2003; Mandal, Mehera 2020; Piff et al. 2010; Rejosumarto, Bulut 2024). Важную роль при этом играет наличие положительного примера (Nejati, Shafaei 2018; Rosenhan, White 1967).

Вместе с тем альтруистическое поведение, получая внутреннее подкрепление, видимо, может самоподдерживаться по механизму положительной обратной связи (Aknin et al. 2018). Выше обсуждалась активация мозговой системы вознаграждения, выявляемая при альтруистическом поведении. Кроме того, показано, что альтруизм связан с ослаблением негативных состояний, таких как болевые ощущения (Wang et al. 2020) и стресс (Lazar, Eisenberger 2022). Эти эффекты могут приводить к увеличению частоты альтруистического поведения в будущем. В самом деле, показано, что принятие альтруистических решений приводит к увеличению вероятности принятия таких решений в будущем («альтруизм порождает альтруизм») (Heger, Slonim 2022; Park et al. 2017).

В то же время, возможно, что врожденные предпосылки просоциального поведения выражены у разных людей в неодинаковой степени. По данным нейроанатомических исследований, «экстраординарные» альтруисты (анонимные доноры почек) имеют увеличенный объем правого миндалевидного тела (Marsh et al. 2014). Сообщается, что объем серого вещества в правом височно-теменном соединении коррелирует с поведенческим альтруизмом (Morishima et al. 2012). Большая толщина латеральной орбито-фронтальной коры и частей пре- и постцентральной коры связана с большей величиной пожертвований у детей (Wildeboer et al. 2018).

Примечателен феномен, имеющий непосредственное отношение к рассматриваемой теме, — так называемое альтруистическое наказание. Под альтруистическим наказанием понимается такое поведение, которое связано с затратой ресурсов для осуществляющего наказание и при этом не сопровождается получением им какого-либо явного внешнего вознаграждения (Strobel et al. 2011). В фМРТ-исследованиях показана активация переднего островка у людей, совершающих альтруистическое наказание, что может указывать на их аверсивную реакцию (например, негодование при наблюдении нарушения общественных норм) (Strobel et al. 2011; Tang et al. 2023). Также при альтруистическом наказании показана активация системы вознаграждения (Boccardo et al. 2021; Morese, Palermo 2020; Rilling 2011; Strobel et al. 2011), свидетельствующая

о получении наказывающими удовлетворения от акта наказания. Альтруистическое наказание играет большую роль в поддержании сотрудничества между людьми (Fehr, Gächter 2002). Вероятно, практика наказания нарушителей общественных норм (в том числе так называемых безбилетников, эксплуатирующих предоставляемые группой преимущества и не вносящих свой вклад в общее благосостояние) оказала значимое влияние на закрепление альтруистического поведения в человеческих сообществах в рамках коэволюции генов и культур (Fehr, Fischbacher 2003; Vlerick 2021).

Заключительные замечания

Приближаясь к завершению обсуждения, отметим некоторые важные, на наш взгляд, особенности и ограничения, связанные с исследованиями альтруизма.

Спектр человеческого поведения, подходящего под формальное определение альтруизма (принятое нами или любое другое), очень широк. С одной стороны, альтруизмом можно назвать как указание времени по просьбе незнакомца на улице, так и попытку спасения утопающего. Надо полагать, что нервные механизмы разных видов поведения, считающихся «альтруистическими», будут существенно отличаться. С другой стороны, поведенческие акты, выглядящие очень различными, могут иметь общие компоненты их нервного обеспечения. В этой связи большую важность приобретают методика исследования и условия эксперимента.

Как мы видели, существуют разные подходы к объяснению роли мозговых структур, участвующих в альтруистическом поведении. Полифункциональность и различающиеся от исследования к исследованию паттерны активации не способствуют выяснению нейронных основ альтруизма, хотя и вполне соответствуют действительной сложности и гетерогенности альтруистического поведения.

По-видимому, современные данные все еще не позволяют окончательно разрешить вопрос о сущности альтруистического поведения. Хотя гипотеза эмпатии-альтруизма получила довольно широкое распространение в последнее время (Batson et al. 2015), продолжают появляться расходящиеся с ней факты. В то же время активация системы вознаграждения, выявляемая в исследованиях альтруизма, рассматривается многими учеными как внутреннее подкрепление альтруистического поведения.

Вероятно, многие случаи альтруистического поведения в той или иной степени связаны

с эгоистической мотивацией. Как мы видели, понятие «эгоистическая мотивация» можно трактовать весьма широко: например, получение радости от помощи другому человеку или избежание «мук совести». Исключить влияние внутреннего подкрепления столь же затруднительно, как и отследить все внешние события, которые могли бы обладать подкрепляющими свойствами. Но даже если существует «чистый» альтруизм (полностью независимый ни от внешнего, ни от внутреннего подкрепления), потребуются выяснить, насколько широко его распространение и как он соотносится с «эгоистичным» альтруизмом.

Мы считаем, что для дальнейших исследований альтруизма критическую значимость приобретает интегративный междисциплинарный подход. Невозможно понять механизмы альтруистического поведения без изучения его филогенеза. Только эволюционная история может дать ответ на вопрос, почему альтруистическое поведение вообще имеет место и почему оно сформировалось таким, какое оно есть. Изучение эволюционно сложившихся нервных механизмов альтруистического и просоциаль-

ного поведения должно прояснить его мотивационные основы, связи с другими процессами и регуляцию. Исследование же альтруизма на уровне поведения не только выявляет специфические в этом отношении закономерности, но и представляет большую ценность для нейрофизиологических экспериментов, которые могут осуществляться только в рамках определенной поведенческой ситуации. Таким образом, сотрудничество трех дисциплин — эволюционной биологии, анализа поведения и нейрофизиологии — позволит лучше изучить альтруистическое поведение и найти ответ на давний вопрос о его сущности.

Конфликт интересов

Автор заявляет об отсутствии потенциального или явного конфликта интересов.

Conflict of Interest

The author declares that there is no conflict of interest, either existing or potential.

References

- Aknin, L. B., Van de Vondervoort, J. W., Hamlin, J. K. (2018) Positive feelings reward and promote prosocial behavior. *Current Opinion in Psychology*, vol. 20, pp. 55–59. <https://doi.org/10.1016/j.copsyc.2017.08.017> (In English)
- Andreoni, J. (1990) Impure altruism and donations to public goods: A theory of warm-glow giving. *The Economic Journal*, vol. 100, no. 401, pp. 464–477. <https://doi.org/10.2307/2234133> (In English)
- Arnocky, S., Piché, T., Albert, G. et al. (2017) Altruism predicts mating success in humans. *British Journal of Psychology*, vol. 108, no. 2, pp. 416–435. <https://doi.org/10.1111/bjop.12208> (In English)
- Batson, C. D. (2022) The empathy-altruism hypothesis: What it is and why it is important. In: A. Kostic, D. Chadee (eds.). *Positive psychology: An international perspective*. Hoboken: Wiley-Blackwell Publ., pp. 12–32. <https://doi.org/10.1002/9781119771418.ch2> (In English)
- Batson, C. D., Lishner, D. A., Stocks, E. L. (2015) The empathy–altruism hypothesis. In: D. A. Schroeder, W. G. Graziano (eds.). *The Oxford handbook of prosocial behavior*. New York: Oxford University Press, pp. 259–281. <https://doi.org/10.1093/oxfordhb/9780195399813.013.023> (In English)
- Baum, W. M. (2017) *Understanding behaviorism: Behavior, culture, and evolution*. 3rd ed. Hoboken: John Wiley & Sons Publ., 320 p. (In English)
- Bernardes de Moraes, T. P., dos Santos Millani, F. (2014) Altruism and evolutionary pathway. A review on the evolution of altruistic behaviour. *Nómadas. Critical Journal of Social and Juridical Sciences*, vol. 42, no. 2, article 48782. http://doi.org/10.5209/rev_NOMA.2014.v42.n2.48782 (In English)
- Boccardo, S., Wagels, L., Puiu, A. A. et al. (2021) A meta-analysis on shared and distinct neural correlates of the decision-making underlying altruistic and retaliatory punishment. *Human Brain Mapping*, vol. 42, no. 17, pp. 5547–5562. <https://doi.org/10.1002/hbm.25635> (In English)
- Brunero, J. S. (2002) Evolution, altruism and “internal reward” explanations. *The Philosophical Forum*, vol. 33, no. 4, pp. 413–424. <https://doi.org/10.1111/1467-9191.00003> (In English)
- Buchanan, T. W., Preston, S. D. (2014) Stress leads to prosocial action in immediate need situations. *Frontiers in Behavioral Neuroscience*, vol. 8, article 5. <https://doi.org/10.3389/fnbeh.2014.00005> (In English)
- Burgdorf, J., Panksepp, J. (2006) The neurobiology of positive emotions. *Neuroscience & Biobehavioral Reviews*, vol. 30, no. 2, pp. 173–187. <https://doi.org/10.1016/j.neubiorev.2005.06.001> (In English)
- Cao, Y., Contreras-Huerta, L. S., McFadyen, J., Cunningham, R. (2015) Racial bias in neural response to others’ pain is reduced with other-race contact. *Cortex*, vol. 70, pp. 68–78. <https://doi.org/10.1016/j.cortex.2015.02.010> (In English)

- Chen, J., Putkinen, V., Seppälä, K. et al. (2024) Endogenous opioid receptor system mediates costly altruism in the human brain. *Communications Biology*, vol. 7, article 1401. <https://doi.org/10.1038/s42003-024-07084-7> (In English)
- Chernyshevskij, N. G. (1974a) *Composition of writings in 5 volumes. Vol. 1. What is to be done?* Moscow: Pravda Publ., 464 p. (In Russian)
- Chernyshevskij, N. G. (1974b) *Composition of writings in 5 volumes. Vol. 4. The anthropological principle in philosophy.* Moscow: Pravda Publ., 414 p. (In Russian)
- Cialdini, R. B., Schaller, M., Houlihan, D. et al. (1987) Empathy-based helping: Is it selflessly or selfishly motivated? *Journal of Personality and Social Psychology*, vol. 52, no. 4, pp. 749–758. <https://doi.org/10.1037//0022-3514.52.4.749> (In English)
- Clavien, C., Chapuisat, M. (2012) Altruism — a philosophical analysis. *Encyclopedia of Life Sciences*, pp. 1–10. <https://doi.org/10.1002/9780470015902.a0003442.pub2> (In English)
- Clavien, C., Chapuisat, M. (2013) Altruism across disciplines: One word, multiple meanings. *Biology & Philosophy*, vol. 28, pp. 125–140. <https://doi.org/10.1007/s10539-012-9317-3> (In English)
- Contreras-Huerta, L. S., Baker, K. S., Reynolds, K. J. et al. (2013) Racial bias in neural empathic responses to pain. *PLOS ONE*, vol. 8, no. 12, article e84001. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0084001> (In English)
- Crockett, M. J., Clark, L., Hauser, M. D., Robbins, T. W. (2010) Serotonin selectively influences moral judgment and behavior through effects on harm aversion. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, vol. 107, no. 40, pp. 17433–17438. <https://doi.org/10.1073/pnas.1009396107> (In English)
- Cutler J., Campbell-Meiklejohn, D. (2019) A comparative fMRI meta-analysis of altruistic and strategic decisions to give. *NeuroImage*, vol. 184, pp. 227–241. <https://doi.org/10.1016/j.neuroimage.2018.09.009> (In English)
- Dashti, D., Lüpken, L. M., Seidisarouei, M. et al. (2025) Dissociable glucocorticoid and noradrenergic effects on parochial cooperation and competition in intergroup conflict. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, vol. 122, no. 29, article e2502257122. <https://doi.org/10.1073/pnas.2502257122> (In English)
- De Dreu, W. C. K., Greer, L. L., Handgraaf, M. J. J. et al. (2010) The neuropeptide oxytocin regulates parochial altruism in intergroup conflict among humans. *Science*, vol. 328, no. 5984, pp. 1408–1411. <https://doi.org/10.1126/science.1189047> (In English)
- De Dreu, W. C. K., Greer, L. L., Van Kleef, G. A. et al. (2011) Oxytocin promotes human ethnocentrism. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, vol. 108, no. 4, pp. 1262–1266. <https://doi.org/10.1073/pnas.1015316108> (In English)
- Decety, J., Michalska, K. J., Akitsuki, Y. (2008) Who caused the pain? An fMRI investigation of empathy and intentionality in children. *Neuropsychologia*, vol. 46, no. 11, pp. 2607–2614. <https://doi.org/10.1016/j.neuropsychologia.2008.05.026> (In English)
- Delikishkina, E., Cohen-Zimmerman, S., Kachian, Z. R. et al. (2023) Understanding altruistic behavior: the joint role of prefrontal damage and OXTR genotype. *Neuropsychologia*, vol. 190, article 108686. <https://doi.org/10.1016/j.neuropsychologia.2023.108686> (In English)
- Díaz-Gutiérrez, P., Boone, C., Vyas, H., Declerck, C. H. (2024) Neural asymmetry in aligning with generous versus selfish descriptive norms in a charitable donation task. *Scientific Reports*, vol. 14, article 5793. <https://doi.org/10.1038/s41598-024-55688-0> (In English)
- Fallon, N., Roberts, C., Stancak, A. (2020) Shared and distinct functional networks for empathy and pain processing: A systematic review and meta-analysis of fMRI studies. *Social Cognitive and Affective Neuroscience*, vol. 15, no. 7, pp. 709–723. <https://doi.org/10.1093/scan/nsaa090> (In English)
- Fehr, E., Fischbacher, U. (2003) The nature of human altruism. *Nature*, vol. 425, pp. 785–791. <https://doi.org/10.1038/nature02043> (In English)
- Fehr, E., Gächter, S. (2002) Altruistic punishment in humans. *Nature*, vol. 415, pp. 137–140. <https://doi.org/10.1038/415137a> (In English)
- Feigin, S., Owens, G., Goodyear-Smith, F. (2014) Theories of human altruism: A systematic review. *Journal of Psychiatry and Brain Functions*, vol. 1, article 5. (In English)
- FeldmanHall, O., Dalgleish, T., Evans, D., Mobbs, D. (2015) Empathic concern drives costly altruism. *NeuroImage*, vol. 105, pp. 347–356. <https://doi.org/10.1016/j.neuroimage.2014.10.043> (In English)
- Filkowski, M. M., Cochran, R. N., Haas, B. W. (2016) Altruistic behavior: Mapping responses in the brain. *Neuroscience and Neuroeconomics*, vol. 5, pp. 65–75. <https://doi.org/10.2147/NAN.S87718> (In English)
- Guala, F., Mittone, L. (2010) Paradigmatic experiments: The dictator game. *The Journal of Socio-Economics*, vol. 39, no. 5, pp. 578–584. <https://doi.org/10.1016/j.soc.2009.05.007> (In English)
- Hamilton, W. D. (1964a) The genetical evolution of social behaviour. I. *Journal of Theoretical Biology*, vol. 7, no. 1, pp. 1–16. [https://doi.org/10.1016/0022-5193\(64\)90038-4](https://doi.org/10.1016/0022-5193(64)90038-4) (In English)
- Hamilton, W. D. (1964b) The genetical evolution of social behaviour. II. *Journal of Theoretical Biology*, vol. 7, no. 1, pp. 17–52. [https://doi.org/10.1016/0022-5193\(64\)90039-6](https://doi.org/10.1016/0022-5193(64)90039-6) (In English)
- Hawiset, T., Inkeaw, P. (2020) Effects of stress and cortisol on the brain behavioral functions: Mood and memory. *Srinrinwh san — Srinagarind Medical Journal*, vol. 35, no. 4, pp. 496–511 (In English)
- Heger, S., Slonim, R. (2022) Altruism begets altruism. *CESifo Working Paper*, no. 9522, 36 p. <http://doi.org/10.2139/ssrn.4014920> (In English)

- Hu, J., Hu, Y., Li, Y., Zhou, X. (2021) Computational and neurobiological substrates of cost-benefit integration in altruistic helping decision. *Journal of Neuroscience*, vol. 41, no. 15, pp. 3545–3561. <https://doi.org/10.1523/JNEUROSCI.1939-20.2021> (In English)
- Hu, J., Li, Y., Yin, Y. et al. (2017) How do self-interest and other-need interact in the brain to determine altruistic behavior? *NeuroImage*, vol. 157, pp. 598–611. <https://doi.org/10.1016/j.neuroimage.2017.06.040> (In English)
- Jauhar, S., Fortea, L., Solanes, A. et al. (2021) Brain activations associated with anticipation and delivery of monetary reward: A systematic review and meta-analysis of fMRI studies. *PLOS ONE*, vol. 16, no. 8, article e0255292. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0255292> (In English)
- Jia, H., Chuang, Y., Zheng, L. et al. (2024) The role of altruistic behavior and genetic influence of DRD4 in resource gain and resource loss spirals. *Asia Pacific Journal of Management*, vol. 41, pp. 719–741. <https://doi.org/10.1007/s10490-023-09870-z> (In English)
- Jiang, Y., Chew, S. H., Ebstein, R. P. (2013) The role of D4 receptor gene exon III polymorphisms in shaping human altruism and prosocial behavior. *Frontiers in Human Neuroscience*, vol. 7, article 195. <https://doi.org/10.3389/fnhum.2013.00195> (In English)
- Kamgang, V. W., Murkwe, M., Wankeu-Nya, M. (2023) Biological effects of cortisol. In: D. L. Păun (ed.). *Cortisol — between physiology and pathology*. London: IntechOpen Publ., pp. 1–19. <http://dx.doi.org/10.5772/intechopen.1003161> (In English)
- Karan, M., Lazar, L., Leschak, C. J. et al. (2022) Giving to others and neural processing during adolescence. *Developmental Cognitive Neuroscience*, vol. 56, article 101128. <https://doi.org/10.1016/j.dcn.2022.101128> (In English)
- Kartali, G., Kelemen-Erdos, A. (2020) Motivate or reward altruistic behavior? A literature review of altruism theories. *The Macrotheme Review*, vol. 9, no. 1, pp. 117–127. (In English)
- Kerr, B., Godfrey-Smith, P., Feldman, M. W. (2004) What is altruism? *Trends in Ecology & Evolution*, vol. 19, no. 3, pp. 135–140. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2003.10.004> (In English)
- Kinner, V. L., Wolf, O. T., Merz, C. J. (2016) Cortisol alters reward processing in the human brain. *Hormones and behavior*, vol. 84, pp. 75–83. <https://doi.org/10.1016/j.yhbeh.2016.05.005> (In English)
- Kosfeld, M., Heinrichs, M., Zak, P. J. et al. (2005) Oxytocin increases trust in humans. *Nature*, vol. 435, pp. 673–676. <https://doi.org/10.1038/nature03701> (In English)
- Koshtoyants, Kh. S. (1945) *Sechenov*. Moscow: Molodaya gvardiya Publ., 96 p. (In Russian)
- Kosse, F., Deckers, T., Pinger, P. et al. (2020) The formation of prosociality: Causal evidence on the role of social environment. *Journal of Political Economy*, vol. 128, no. 2, pp. 434–467. <https://doi.org/10.1086/704386> (In English)
- Lazar, L., Eisenberger, N. I. (2022) The benefits of giving: Effects of prosocial behavior on recovery from stress. *Psychophysiology*, vol. 59, no. 2, article e13954. <https://doi.org/10.1111/psyp.13954> (In English)
- Liu, X., Zhang, Y., Chen, Z. et al. (2023) Effect of socioeconomic status on altruistic behavior in Chinese middle school students: Mediating role of empathy. *International Journal of Environmental Research and Public Health*, vol. 20, no. 4, article 3326. <https://doi.org/10.3390/ijerph20043326> (In English)
- Long, M. C., Krause, E. (2017) Altruism by age and social proximity. *PLOS ONE*, vol. 12, no. 8, article e0180411. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0180411> (In English)
- Luo, J. (2018) The neural basis of and a common neural circuitry in different types of pro-social behavior. *Frontiers in Psychology*, vol. 9, article 859. <https://doi.org/10.3389/fpsyg.2018.00859> (In English)
- Ma, H. K. (2003) The relationship of the family social environment, peer influences, and peer relationships to altruistic orientation in Chinese children. *The Journal of Genetic Psychology*, vol. 164, no. 3, pp. 267–274. <https://doi.org/10.1080/00221320309597983> (In English)
- Mandal, M. B., Mehera, C. (2020) Home environment: One of the key determinants of mental health, personality traits and altruism of the adolescent students. *Alochana Chakra Journal*, vol. 9, no. 8, pp. 2195–2205. (In English)
- Margittai, Z., van Wingerden, M., Schnitzler, A. et al. (2018) Dissociable roles of glucocorticoid and noradrenergic activation on social discounting. *Psychoneuroendocrinology*, vol. 90, pp. 22–28. <https://doi.org/10.1016/j.psyneuen.2018.01.015> (In English)
- Marsh, A. A. (2016) Neural, cognitive, and evolutionary foundations of human altruism. *Wiley Interdisciplinary Reviews: Cognitive Science*, vol. 7, no. 1, pp. 59–71. <https://doi.org/10.1002/wcs.1377> (In English)
- Marsh, A. A., Stoycos, S. A., Brethel-Haurwitz, K. M. et al. (2014) Neural and cognitive characteristics of extraordinary altruists. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, vol. 111, no. 42, pp. 15036–15041. <https://doi.org/10.1073/pnas.1408440111> (In English)
- Marsh, N., Marsh, A. A., Lee, M. R., Hurlmann, R. (2020) Oxytocin and the neurobiology of prosocial behavior. *The Neuroscientist*, vol. 27, no. 6, pp. 604–619. <https://doi.org/10.1177/1073858420960111> (In English)
- Marsh, N., Scheele, D., Gerhardt, H. et al. (2015) The neuropeptide oxytocin induces a social altruism bias. *Journal of Neuroscience*, vol. 35, no. 47, pp. 15696–15701. <https://doi.org/10.1523/JNEUROSCI.3199-15.2015> (In English)
- Mealey, L., Daoood, C., Krage, M. (1996) Enhanced memory for faces of cheaters. *Ethology and Sociobiology*, vol. 17, no. 2, pp. 119–128. [https://doi.org/10.1016/0162-3095\(95\)00131-X](https://doi.org/10.1016/0162-3095(95)00131-X) (In English)
- Miller, G. F. (2007). Sexual selection for moral virtues. *The Quarterly Review of Biology*, vol. 82, no. 2, pp. 97–125. <https://doi.org/10.1086/517857> (In English)

- Mironov, D. A. (2007) Ethic and anthropological views of I. Sechenov. *Izvestia: Herzen University Journal of Humanities & Sciences*, no. 20 (49), pp. 132–136. (In Russian)
- Mitiureva, D. G., Terlichenko, E. O., Zubko, V. M. et al. (2024) Neural mechanisms of altruistic decision-making: EEG functional connectivity network analysis. *Cognitive, Affective and Behavioral Neuroscience*, vol. 24, pp. 1109–1120. <https://doi.org/10.3758/s13415-024-01214-8> (In English)
- Miyazono, K., Inarimori, K. (2021) Empathy, altruism, and group identification. *Frontiers in Psychology*, vol. 12, article 749315. <https://doi.org/10.3389/fpsyg.2021.749315> (In English)
- Mokos, J., Csillag, M., Scheuring, I. (2023) Communicating the cost of your altruism makes you cool — competitive altruism and sexual selection in a real-life charity situation. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, vol. 77, article 17. <https://doi.org/10.1007/s00265-023-03293-y> (In English)
- Moll, J., Krueger, F., Zahn, R. et al. (2006) Human fronto–mesolimbic networks guide decisions about charitable donation. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, vol. 103, no. 42, pp. 15623–15628. <https://doi.org/10.1073/pnas.0604475103> (In English)
- Montoya, E. R., Bos, P. A., Terburg, D. et al. (2014) Cortisol administration induces global down-regulation of the brain's reward circuitry. *Psychoneuroendocrinology*, vol. 47, pp. 31–42. <https://doi.org/10.1016/j.psyneuen.2014.04.022> (In English)
- Moore, D., Wigby, S., English, S. et al. (2013) Selflessness is sexy: Reported helping behaviour increases desirability of men and women as long-term sexual partners. *BMC Evolutionary Biology*, vol. 13, article 182. <https://doi.org/10.1186/1471-2148-13-182> (In English)
- Morese, R., Palermo, S. (2020) Altruistic punishment and impulsivity in parkinson's disease: A social neuroscience perspective. *Frontiers in Behavioral Neuroscience*, vol. 14, article 102. <https://doi.org/10.3389/fnbeh.2020.00102> (In English)
- Morishima, Y., Schunk, D., Bruhin, A. et al. (2012) Linking brain structure and activation in temporoparietal junction to explain the neurobiology of human altruism. *Neuron*, vol. 75, no. 1, pp. 73–79. <https://doi.org/10.1016/j.neuron.2012.05.021> (In English)
- Nejati, M., Shafaei, A. (2018) Leading by example: The influence of ethical supervision on students' prosocial behavior. *Higher Education*, vol. 75, pp. 75–89. <https://doi.org/10.1007/s10734-017-0130-4> (In English)
- Nowak, M. A. (2006) Five rules for the evolution of cooperation. *Science*, vol. 314, no. 5805, pp. 1560–1563. <https://doi.org/10.1126/science.1133755> (In English)
- Nowak, M. A., Page, K. M., Sigmund, K. (2000) Fairness versus reason in the Ultimatum Game. *Science*, vol. 289, no. 5485, pp. 1773–1775. <https://doi.org/10.1126/science.289.5485.1773> (In English)
- Nowak, M. A., Tarnita, C. E., Wilson, E. O. (2010) The evolution of eusociality. *Nature*, vol. 466, pp. 1057–1062. <https://doi.org/10.1038/nature09205> (In English)
- Park, S. Q., Kahnt, T., Dogan, A. et al. (2017) A neural link between generosity and happiness. *Nature Communications*, vol. 8, article 15964. <https://doi.org/10.1038/ncomms15964> (In English)
- Pavlenko, V. B., Orekhova, L. S., Portugalskaya, A. A., Mikhailova, A. A. (2023) Formation of prosocial behavior and its neurophysiological mechanisms in early childhood. *I. P. Pavlov Journal of Higher Nervous Activity*, vol. 73, no. 2, pp. 193–213. <https://doi.org/10.31857/S0044467723020089> (In Russian)
- Peng, K., Tan, L., Zhang, X. (2024) The neural mechanism underlying differentiated in-group versus out-group face recognition and memory, identification, empathy and pro-social behavior: Evidence from fMRI and ERP studies. *Journal of Integrative Neuroscience*, vol. 23, no. 3, article 48. <https://doi.org/10.31083/j.jin2303048> (In English)
- Pfattheicher, S., Nielsen, Y. A., Thielmann, I. (2022) Prosocial behavior and altruism: A review of concepts and definitions. *Current Opinion in Psychology*, vol. 44, pp. 124–129. <https://doi.org/10.1016/j.copsyc.2021.08.021> (In English)
- Phillips, T., Barnard, C., Ferguson, E., Reader, T. (2008) Do humans prefer altruistic mates? Testing a link between sexual selection and altruism towards non-relatives. *British Journal of Psychology*, vol. 99, no. 4, pp. 555–572. <https://doi.org/10.1348/000712608X298467> (In English)
- Piff, P. K., Kraus, M. W., Côté, S. et al. (2010) Having less, giving more: The influence of social class on prosocial behavior. *Journal of Personality and Social Psychology*, vol. 99, no. 5, pp. 771–784. <https://doi.org/10.1037/a0020092> (In English)
- Poulin, M. J., Holman, E. A., Buffone, A. (2012) The neurogenetics of nice: Receptor genes for oxytocin and vasopressin interact with threat to predict prosocial behavior. *Psychological Science*, vol. 23, no. 5, pp. 446–452. <https://doi.org/10.1177/0956797611428471> (In English)
- Preston, S. D. (2013) The origins of altruism in offspring care. *Psychological Bulletin*, vol. 139, no. 6, pp. 1305–1341. <https://doi.org/10.1037/a0031755> (In English)
- Rachlin, H. (2002) Altruism and selfishness. *Behavioral and Brain Sciences*, vol. 25, no. 2, pp. 239–250. <https://doi.org/10.1017/S0140525X02000055> (In English)
- Rejosumarto, M. A., Bulut, M. (2024) The effect of religiosity and family tradition on altruistic behavior: Evidence in Indonesia. *Asian Journal of Management, Entrepreneurship and Social Science*, vol. 4, no. 3, pp. 1698–1720. (In English)

- Rilling, J. K. (2011) The neurobiology of cooperation and altruism. In: R. Sussman, C. Cloninger (eds.). *Origins of Altruism and Cooperation. Volume 36*. New York: Springer Publ., pp. 295–306. https://doi.org/10.1007/978-1-4419-9520-9_17 (In English)
- Rosenhan, D., White, G. M. (1967) Observation and rehearsal as determinants of prosocial behavior. *Journal of Personality and Social Psychology*, vol. 5, no. 4, pp. 424–431. <https://doi.org/10.1037/h0024395> (In English)
- Sáez, I., Zhu, L., Set, E. et al. (2015) Dopamine modulates egalitarian behavior in humans. *Current Biology*, vol. 25, no. 7, pp. 912–919. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2015.01.071> (In English)
- Schulreich, S., Tusche, A., Kanske, P., Schwabe, L. (2022) Altruism under stress: Cortisol negatively predicts charitable giving and neural value representations depending on mentalizing capacity. *Journal of Neuroscience*, vol. 42, no. 16, pp. 3445–3460. <https://doi.org/10.1523/JNEUROSCI.1870-21.2022> (In English)
- Shen, F., Hu, Y., Fan, M. et al. (2018) Racial bias in neural response for pain is modulated by minimal group. *Frontiers in Human Neuroscience*, vol. 11, article 661. <https://doi.org/10.3389/fnhum.2017.00661> (In English)
- Shepelenko, A. Y., Kosonogov, V. V. (2023) Cerebral support for making donation-related decision with altruistic and egoistic motives. *Neuroscience and Behavioral Physiology*, vol. 53, no. 2, pp. 242–246. <https://doi.org/10.1007/s11055-023-01413-9> (In English)
- Singer, N., Sommer, M., Döhnell, K. et al. (2017) Acute psychosocial stress and everyday moral decision-making in young healthy men: The impact of cortisol. *Hormones and Behavior*, vol. 93, pp. 72–81. <https://doi.org/10.1016/j.yhbeh.2017.05.002> (In English)
- Singer, T., Seymour, B., O'Doherty, J. et al. (2004) Empathy for pain involves the affective but not sensory components of pain. *Science*, vol. 303, no. 5661, pp. 1157–1162. <https://doi.org/10.1126/science.1093535> (In English)
- Singer, T., Seymour, B., O'Doherty, J. et al. (2006) Empathic neural responses are modulated by the perceived fairness of others. *Nature*, vol. 439, pp. 466–469. <https://doi.org/10.1038/nature04271> (In English)
- Smith, K. D., Keating, J. P., Stotland, E. (1989) Altruism reconsidered: The effect of denying feedback on a victim's status to empathic witnesses. *Journal of Personality and Social Psychology*, vol. 57, no. 4, pp. 641–650. <https://doi.org/10.1037/0022-3514.57.4.641> (In English)
- Sober, E., Wilson, D. S. (1998) *Unto others: The evolution and psychology of unselfish behavior*. Cambridge: Harvard University Press, 394 p. (In English)
- Song, J., Zhao, Z., Jiao, Z. et al. (2023) Subliminal perception of others' physical pain induces personal distress rather than empathic concern. *BMC Psychology*, vol. 11, article 276. <https://doi.org/10.1186/s40359-023-01310-3> (In English)
- Sonne, J. W. H., Gash, D. M. (2018) Psychopathy to altruism: Neurobiology of the selfish–selfless spectrum. *Frontiers in Psychology*, vol. 9, article 575. <https://doi.org/10.3389/fpsyg.2018.00575> (In English)
- Soutschek, A., Burke, C. J., Raja Beharelle, A. et al. (2017) The dopaminergic reward system underpins gender differences in social preferences. *Nature Human Behaviour*, vol. 1, pp. 819–827. <https://doi.org/10.1038/s41562-017-0226-y> (In English)
- Sparrow, E. P., Armstrong, B. A., Fiocco, A. J., Spaniol, J. (2019) Acute stress and altruism in younger and older adults. *Psychoneuroendocrinology*, vol. 100, pp. 10–17. <https://doi.org/10.1016/j.psyneuen.2018.09.025> (In English)
- Starcke, K., Polzer, C., Wolf, O. T., Brand, M. (2011) Does stress alter everyday moral decision-making? *Psychoneuroendocrinology*, vol. 36, no. 2, pp. 210–219. <https://doi.org/10.1016/j.psyneuen.2010.07.010> (In English)
- Stevens, F., Taber, K. (2021) The neuroscience of empathy and compassion in pro-social behavior. *Neuropsychologia*, vol. 159, article 107925. <https://doi.org/10.1016/j.neuropsychologia.2021.107925> (In English)
- Strelzyk, F., Hermes, M., Naumann, E. et al. (2012) Tune it down to live it up? Rapid, nongenomic effects of cortisol on the human brain. *Journal of Neuroscience*, vol. 32, no. 2, pp. 616–625. <https://doi.org/10.1523/JNEUROSCI.2384-11.2012> (In English)
- Strobel, A., Zimmermann, J., Schmitz, A. et al. (2011) Beyond revenge: Neural and genetic bases of altruistic punishment. *NeuroImage*, vol. 54, no. 1, pp. 671–680. <https://doi.org/10.1016/j.neuroimage.2010.07.051> (In English)
- Tang, Z., Qu, C., Benistant, J. et al. (2023) Strengths of social ties modulate brain computations for third-party punishment. *Scientific Reports*, vol. 13, article 10510. <https://doi.org/10.1038/s41598-023-37286-8> (In English)
- Thorndike, E. L. (1927) The law of effect. *The American Journal of Psychology*, vol. 39, no. 1/4, pp. 212–222. <https://doi.org/10.2307/1415413> (In English)
- Trivers, R. L. (1971) The evolution of reciprocal altruism. *Quarterly Review of Biology*, vol. 46, no. 1, pp. 35–57. <https://doi.org/10.1086/406755> (In English)
- Tse, W. S., Bond, A. J. (2002) Serotonergic intervention affects both social dominance and affiliative behaviour. *Psychopharmacology*, vol. 161, pp. 324–330. <https://doi.org/10.1007/s00213-002-1049-7> (In English)
- Valsala, P., Menon, P. (2023) Psychospiritual basis of altruism: a review. *Journal of Humanistic Psychology*, vol. 63, no. 3, pp. 344–363. <https://doi.org/10.1177/0022167819830517> (In English)
- Vlerick, M. (2021) Explaining human altruism. *Synthese*, vol. 199, pp. 2395–2413. <https://doi.org/10.1007/s11229-020-02890-y> (In English)

- Wallach, L., Wallach, M. A. (1991) Why altruism, even though it exists, cannot be demonstrated by social psychological experiments. *Psychological Inquiry*, vol. 2, no. 2, pp. 153–155. https://doi.org/10.1207/s15327965pli0202_15 (In English)
- Walter, H., Abler, B., Ciaramidaro, A., Erk, S. (2005) Motivating forces of human actions: Neuroimaging reward and social interaction. *Brain Research Bulletin*, vol. 67, no. 5, pp. 368–381. <https://doi.org/10.1016/j.brainresbull.2005.06.016> (In English)
- Wang, Y., Ge, J., Zhang, H. et al. (2020) Altruistic behaviors relieve physical pain. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, vol. 117, no. 2, pp. 950–958. <https://doi.org/10.1073/pnas.1911861117> (In English)
- Weiner, H. (1977) An operant analysis of human altruistic responding. *Journal of the Experimental Analysis of Behavior*, vol. 27, no. 3, pp. 515–528. <https://doi.org/10.1901/jeab.1977.27-515> (In English)
- Wildeboer, A., Thijssen, S., Muetzel, R. L. et al. (2018) Neuroanatomical correlates of donating behavior in middle childhood. *Social Neuroscience*, vol. 13, no. 5, pp. 541–552. <https://doi.org/10.1080/17470919.2017.1361864> (In English)
- Wilkinson, G. (1984) Reciprocal food sharing in the vampire bat. *Nature*, vol. 308, pp. 181–184. <https://doi.org/10.1038/308181a0> (In English)
- Wilson, D. S. (1975) A theory of group selection. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, vol. 72, no. 1, pp. 143–146. <https://doi.org/10.1073/pnas.72.1.143> (In English)
- Windmann, S., Hein, G. (2018) Altruism from the perspective of the social neurosciences. *e-Neuroforum*, vol. 24, no. 1, pp. A11–A18. <https://doi.org/10.1515/nf-2017-A047> (In English)
- Wood, R., Rilling, J., Sanfey, A. et al. (2006) Effects of tryptophan depletion on the performance of an iterated prisoner's dilemma game in healthy adults. *Neuropsychopharmacology*, vol. 31, pp. 1075–1084. <https://doi.org/10.1038/sj.npp.1300932> (In English)
- Wu, Y. E., Hong, W. (2022) Neural basis of prosocial behavior. *Trends in Neurosciences*, vol. 45, no. 10, pp. 749–762. <https://doi.org/10.1016/j.tins.2022.06.008> (In English)
- Wyss, A. M., Knoch, D. (2022) Neuroscientific approaches to study prosociality. *Current Opinion in Psychology*, vol. 44, pp. 38–43. <https://doi.org/10.1016/j.copsyc.2021.08.028> (In English)
- Zhang, Q., Ma, J., Nater, U. M. (2019) How cortisol reactivity influences prosocial decision-making: The moderating role of sex and empathic concern. *Frontiers in Human Neuroscience*, vol. 13, article 415. <https://doi.org/10.3389/fnhum.2019.00415> (In English)
- Zhong, S., Israel, S., Shalev, I. et al. (2010) Dopamine D4 receptor gene associated with fairness preference in ultimatum game. *PLOS ONE*, vol. 5, no. 11, article e13765. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0013765> (In English)