БИОЛОГИЧЕСКИЕ НАУКИ

УДК 591.556.22:612.82

ОБЗОР ПОВЕДЕНЧЕСКИХ И НЕЙРОФИЗИОЛОГИЧЕСКИХ ИССЛЕДОВАНИЙ ЗООСОЦИАЛЬНЫХ ИЕРАРХИЧЕСКИХ ВЗАИМООТНОШЕНИЙ

Матюлько И.С., Муртазина Е.П., Журавлев Б.В.

ФГБНУ «НИИ нормальной физиологии им. П.К. Анохина», Москва, e-mail: iralemar@mail.ru

В работе проведен сравнительный анализ моделей и методов исследования зоосоциальных иерархических взаимоотношений у животных, в частности грызунов, которые основываются на агонистических (конкурентных) взаимодействиях субъектов. Рассмотрены некоторые поведенческие, нейрофизиологические, гормональные, нейрохимические и молекулярно-генетические механизмы, лежащие в основе социальных взаимоотношений. Представлены работы, демонстрирующие влияние иерархической организации и статуса индивида в группе на его психоэмоциональное состояние, которое проявляется в уровнях стресса и тревожности и выражается в изменениях гормонального фона, в частности в активации адренокортикотропной системы. Подчеркивается необходимость междисциплинарного интегративного подхода при проведении нейросоциоэтологических исследований, который должен включать различные методические уровни: популяционно-видовой, поведенческий, когнитивный, нейрофизиологический, нейрохимический и молекулярно-генетический. Многие из приведенных работ свидетельствуют о важности учета индивидуальных характеристик субъектов взаимоотношений и социального контекста. Отмечается практическая значимость исследований механизмов взаимодействия субъектов для разработки эффективных методов поведенческой и фармакологической профилактики и коррекции нарушений социального поведения. Результаты системного изучения и анализа социобиологических процессов позволят разработать методы и подходы для оптимизации социальных взаимоотношений людей в повседневной жизни и профессиональной деятельности, включая командную работу и, как следствие, посредством снижения стрессорных факторов, улучшить психоэмоциональное состояние и здоровье индивидов.

Ключевые слова: зоосоциальные взаимоотношения, иерархия, доминантность, стресс, тревожность, нейромедиаторные системы

REVIEW OF THE BEHAVIORAL AND NEUROPHYSIOLOGICAL STUDIES OF THE ZOOSOCIAL HIERACHICAL INTERACTIONS

Matyulko I.S., Murtazina E.P., Zhuravlev B.V.

P.K. Anokhin Institute of Normal Physiology, Moscow, e-mail: iralemar@mail.ru

The comparative analysis of the models and methods for studying zoosocial hierarchical relationships in animals, and in rodents in particular, which are based on the agonistic (competitive) interactions between subjects has been performed. Sever behavioral, neurophysiological, hormonal, neurochemical, and molecular and genetic mechanisms underlying social relationships between individuals are investigated. The studies observing the influence of the hierarchical organization and the status of the individual in the group on his psychoemotional state determined by stress and anxiety levels and defined as the changes in the hormonal status, particularly activation of the adrenocorticotropic system, are demonstrated. The emphasis is made on the necessity of the intradisciplinary integrative approach in performing neurosocioetology studies which have to include different methodological levels, such as populational, behavioral, cognitive, neurophysiological, neurochemical, and molecular and genetic. Many of the studies demonstrated indicate the importance of considering the individual characteristics of the interacting subjects and social context. The practical significance of the studies on the mechanisms of intrasubject interaction for the development of effective methods of the behavioral and pharmacological prophylaxis and correction of social behavior disorders is discussed. The results of the systemic investigation and analysis of sociobiological processes allow the development of the methods and approaches to optimization of social interactions of people in their everyday life and professional activities, including teamwork, and, as the result, to improve the psychoemotional state and overall health of the individuals by reducing stress factors.

Keywords: zoosocial interactions, hierarchy, dominance, stress, anxiety, neurotransmitters

В человеческой популяции уровень обучаемости, способность к принятию решений, исследовательская и социальная активность индивидуумов могут зависеть от окружающей их социальной обстановки и мнения коллектива [1]. Поскольку социальная организация характерна не только для человеческого общества, но для многих популяций животных [2, 3], а нейрофизиологические механизмы регуляции поведения сходны среди млекопитающих, зоосоциальные исследования на животных позволяют в той или иной степени экстраполировать полученные результаты на процессы, определяющие функционирование человеческих сообществ. Модельные исследования на животных могут способствовать разработке новых методов и подходов к работе с людьми с теми или иными формами асоциального поведения. Подобные исследования позволяют взглянуть более широко на формирование и устройство различных

социальных групп людей, например школьников и детей в детских садах, где между детьми уже в раннем возрасте устанавливается определенная внутригрупповая иерархия [4], а также понять, как влияет социальная обстановка вокруг индивидуума на когнитивные способности и психоэмоциональное состояние.

Целью данного исследование было провести комплексный анализ литературных данных о методах определения зоосоциального статуса животного в группе и результатах поведенческих и нейрофизиологических исследований механизмов, лежащих в основе зоосоциальных и иерархических взаимоотношений.

Одной из характерных черт устройства групп социальных животных является наличие иерархической структуры, которая подразумевает различия в степени доступа к тем или иным ресурсам, уровне активности и, в некоторых случаях, распределении обязанностей между особями [5, 6]. В связи с этим представляется актуальным сравнительный анализ методов определения иерархического статуса субъектов в группах, а также результатов исследований влияния социальных взаимодействий на психофизиологические и нейрохимические процессы.

В научной литературе существует большое количество публикаций, в которых зоосоцильное поведение различных животных исследовалось в естественной среде обитания или приближенных к ней условиях (зоопарки, питомники). Однако в таких исследованиях практически невозможны регистрация индивидуальных физиологических показателей, внешние влияния на межсубъектные взаимоотношения, а также экспериментальные манипуляции с объектами (генетические, фармакологические, социальные и другие воздействия). В связи с этим для изучения нейрофизиологических и поведенческих механизмов, лежащих в основе зоосоциальных взаимодействий, необходимо их моделирование в лабораторных условиях, где наиболее удобными объектами для изучения, как правило, являются грызуны (крысы, мыши).

Социальная иерархия в группах животных устанавливается в результате прямых контактов между особями, т.е. агонистических контактов, завершающихся победой одних (в будущем доминантных) и поражением других особей [7]. Наиболее простым методом является «Стандартный тест оппонентов» (Standard Opponent Test), в котором оценивается уровень агрессии и социальной доминантности крысы, на определенное время помещенной в нейтральную среду (клетка или другое новое пространство) с незнакомой особью своего вида. В подобных тестах, как правило, одна крыса выбирается для тестирования и определения степени доминантности, в то время как вторую особь (оппонента) выбирают из линии животных с заранее известно низким или высоким уровнем агрессивности. В тесте оценивают реакцию обнюхивания тела и гениталий, слежение, преследование, встряхивание хвостом, количество и локализация укусов [8].

Одной из модификаций стандартного теста оппонентов является тест, в котором самцы грызунов содержатся в одиночных камерах в течение определенного времени (около четырех недель), после чего их помещают в одну клетку с неизвестной особью. Предварительно изолированное животное, как правило, проявляет больше агрессии и характеризуется увеличением частоты конфликтов и атак в отношении неизвестной особи (Isolation-Induced Fighting). В другой модификации теста (Resident-Intruder Test) в домашнюю клетку крысы помещают незнакомую особь. Вторжение нового животного вызывает агрессию у самца. Если самец находится с самкой и/или ее пометом, то уровень агрессии будет выше. Однако, чтобы самка сама не проявляла агрессию в отношении к незнакомцу, ее отделяют от области конфликта двух самцов [8].

В тесте «Труба» (Tube-Test for Social Dominance) исследуют доминантное/подчиненное поведение мышей без допущения конфликта между ними. Двух особей одного пола помещают на двух разных концах прозрачной цилиндрической трубы, что позволяет им исследовать установку, двигаясь по направлению к центру. В точке встречи двух животных подчиненная мышь будет иметь склонность к движению назад (пятиться), в то время как доминантный субъект будет продолжать двигаться вперед. Мышь, которая первая покинет трубу, то есть будет вытолкнута другою, является подчиненной, а оставшаяся – доминантной [9].

Для определения иерархического статуса крыс исследователи часто используют «Систему открытой норы» (Visible Burrow System, VBS), состоящей из нескольких камер, соединенных коридорами, аналогично норам крыс в естественных условиях. При тестировании оценивают время, проведенное вне установки (на поверхности), потерю веса, степень ранения животных и количество конфликтов между самцами в диадах в процессе установления доминантности. При этом некоторые исследователи проводят определение уровней кортикостерона или кортизола в плазме, слюне или (реже) фекалиях [10].

Часто для исследования доминантности используют естественные физиологические подкрепляющие стимулы, такие как привлекательная пища или сладкая вода, на фоне пищевой или питьевой депривации. Пищу помещают в контейнер так, чтобы только одна особь за раз могла получить доступ к пище. Сессии записывают на видеокамеру и далее подсчитывают количество времени, которое каждая крыса провела у еды. Доминантной считается та особь, которая в среднем ест 70 % от общего времени эксперимента [11].

В работе Иванова с соавторами социальный статус крыс в триадах определяли также в условиях конкурирования за воду после 24-часовой питьевой депривации. По истечении срока депривации поилку с водой помещали прямо в кормовой короб домашней клетки и регистрировали латентное время первого подхода, число подходов к поилке и длительность питьевого поведения в течение 8 минут. При этом для каждого животного регистрировали число эпизодов, в которых оно отгоняло других особей от поилки и когда, наоборот, отгоняли его [7].

В работе П.Д. Шабанова и А.А. Лебедева способность крыс к конкуренции за подкрепление, которая является одним из проявлений иерархического статуса особи, исследовали по взаимодействию крыс из разных домашних групп, помещенных в одну экспериментальную камеру. К особи в клетку подсаживали 5 крыс из одного сообщества и далее регистрировали такие показатели, как подъемы на лестницу, стойки с упорами на лестницу и площадку с поилкой, а также акты межсубъектных взаимодействий [12].

Социальное окружение животного и его антагонистические взаимодействия с другими представителями группы в процессе установления иерархической организации и, в том числе, занятия доминантных позиций некоторыми особями и их подавляющее поведение, могут рассматриваться как стрессовые факторы [13, 14]. Доминантные особи, как правило, характеризуются повышенной агрессивностью, в то время как субординантные особи, помимо сниженного уровня агрессии по отношению к доминантным, демонстрируют снижение количества социальных контактов и уровня установления связей с другими членами группы [12].

В исследовании Иванова и др. между доминантами, субдоминантами и субординантами не было выявлено различий в горизонтальной и вертикальной двигательной активностях, хотя количество актов груминга и количество дефекаций и, как следствие, степень эмоциональности поведения и уровень тревожности были выше у субординантов [7]. Доминанты, в свою очередь, были склонны к более активному исследованию окружающей среды.

Однако существуют гормональные факторы, способные влиять на социальность животных. Так, нейропептид окситоцин в литературе интерпретируется как «просоциальный» нейропептид. У людей и макак резус, интраназальное введение окситоцина усиливает просоциальное поведение. У самцов макак резус интраназальное введение окситоцина с помощью аэрозоля облегчает социальное взаимодействие между особями, уменьшая поведенческие различия между доминантными и субординантными особями. Вследствие этого снижается линейность иерархической организации в группе. Интересно, что аргинин вазопрессин полностью воспроизводит эффекты окситоцина, особенно при прямом введение в переднюю цингулярную кору, которая относится к «социальной» системе мозга и отвечает за проявление эмпатии и установление социальных взаимоотношений между индивидами [15]. Однако эффект этих гормонов зависит от социального контекста (насколько знакомы индивидуумы и какова степень доверия между субъектами), пола, индивидуально-типологических особенностей личности, характера межсубъектных взаимоотношений, гормонального статуса [16, 17].

Повышение уровня тревожности у крыс ассоциируется со снижением гиппокамп-опосредованного обучения в заданиях, связанных с пространственным ориентированием животного в таких установках, как классический и радиальный водный лабиринт [18]. По данным Kozorovitskiy и Gould [19], в период формирования иерархии у доминантных самцов обнаруживается большее число нейронов в зубчатой извилине по сравнению с субординантными особями, а уровень кортикостерона, масса тимуса, надпочечников и вес тела не различаются у доминантных и субординантных особей как на базальном уровне (до стрессогенного воздействия), так и во время установления иерархии.

В других исследованиях было показано, что у самцов, занимающих субординационную позицию, уменьшается масса тела, увеличивается базальный уровень кортикостерона [10, 20] и снижается уровень тестостерона в крови [20] по сравнению с доминантными самцами и самцами контрольной группы, содержащихся в условиях одиночной камеры. Предполагают, что данный эффект является результатом снижения

активности клеток Лейдига и их способности компенсировать усиленное действие глюкокортикоидов во время стрессорного воздействия, что, как следствие снижения активности 11-бета-гидроксистероид дегидрогеназы в стрессовых условиях, ведет к стресс-опосредованному уменьшению секреции тестостерона, а ингибирование всей репродуктивной оси происходит на уровне гипофиза [20]. Также было показано, что введение антагониста D2-дофаминовых рецепторов мышам и макакам, занимающим доминантную позицию в группе, приводит к снижению выраженности социальной доминантности, что говорит о роли дофамина в установлении и поддержании социальной иерархии животных [21].

В исследованиях Horii было показано, что после формирования социальной иерархии в группе мышей, у субординантных особей, проявляющих депрессивное и тревожное поведение, увеличивалась экспрессия кортикотропин-рилизинг гормона в гипоталамусе и экспрессия генов серотониновых рецепторов в гиппокампе [22].

Социальное подавление, обнаруженное в малых и больших группах особей, может вызывать депрессивные состояния [23], одной из причин которых является изменение активности нейронов и процессов нейрогенеза в гиппокампе на фоне хронического социального стресса и пролонгированного социального конфликта [11]. Кроме того, в ответ на хроническое стрессорное воздействие происходит активация гипоталамо-гипофизарно-адренокортикотропной оси и, как следствие, временное увеличение уровня циркулирующих глюкокортикоидов [24].

Заключение

Таким образом, уровень тревожности может предсказывать степень восприимчивости и устойчивости особи к социальному подавлению в момент, когда животное встречает другую особь из группы. В работе Hollis было показано, что крысы с высоким уровнем тревожности были склонны к принятию субординационной позиции в группе во время столкновения с особью с низким уровнем тревожности и борьбы за установления социального иерархического статуса на новой территории [25]. Следовательно, животные с более высоким уровнем тревожности являются более уязвимыми к социальным конфликтам в новой обстановке. Люди также демонстрируют снижение уверенности в соревнованиях социального характера в стрессовой обстановке [26, 27].

Исследования, проведенные на древесных землеройках, для которых характерно проявление агрессии в борьбе за территорию, показали, что у самцов субординантной позиции, подверженных повторяющимся атакам со стороны доминантных особей, развивались негативные поведенческие и физиологические реакции, включая снижение пролиферации клеток в зубчатой извилине гиппокампа [11, 22, 28]. Однако важно учитывать, что, помимо социального стресса, животные, занимающие субординантные позиции, также подвергаются стрессу от ограничений в пищевых ресурсах и ранений, полученных вследствие борьбы между особями в ходе эксперимента [17].

Среди нейрохимических изменений, происходящих в мозге животных в условиях социального подавления, можно выделить увеличение высвобождения дофамина в прилежащем ядре [29, 30]. В дополнение к краткосрочным эффектам социальное подавление индуцирует долгосрочные изменения в активности прилежащего ядра [31, 32] и вентральной тегментальной области, в которой наблюдается увеличение уровня экспрессии генов и увеличение уровня белка нейротрофического фактора мозга [33]. Увеличение уровня серотонина и продукта его метаболизма 5-гидроксииндол ацетиловой кислоты во многих структурах мозга крыс и мышей, занимающих субординантное положение, свидетельствует об активации серотонинергической системы во время установления их иерархического статуса [33–35]. У субординантных особей также выявлено увеличение экспрессии гена тирозингидроксилазы (фермента, лимитирующего синтез катехоламинов) в норадренергических структурах головного мозга, таких как голубое пятно [36], но не в дофаминергических, что приводит к увеличению синтеза норадреналина и подтверждает состояние стресса.

Социальный статус и социальный стресс также рассматриваются как факторы, способствующие инициации, усилению и рецидивированию наркозависимости [31, 37, 38]. Социальное подавление в группах крыс увеличивает количество эпизодов самовведения кокаина и усиливает мотивацию к поиску и получению наркотика у субординантных особей, в то время как для доминантов такого эффекта отмечено не было. Интересно, что при эпизодическом социальном подавлении у крыс, помещенных в клетку к чужим особям, самовведение кокаина увеличивается, в то время как у особей, продолжительное время занимающих субординационную позицию, потребление кокаина подавляется [39]. Следовательно, социальный стресс может рассматриваться как один из основополагающих факторов, способствующих увеличению уровня нар-

козависимости среди лиц, имеющих «низкий» социальный статус, или лиц, подверженных социальному подавлению [40].

Рассмотренные нами работы из области нейросоциоэтологии демонстрируют необходимость междисциплинарных подходов и методов исследований сложных социальных взаимоотношений в популяциях животных и в человеческих сообществах. Такой междисциплинарный подход позволит приблизиться к пониманию процессов и механизмов, лежащих в основе формирования и функционирования социумов, включая интеграцию популяционно-видового, поведенческого, когнитивного, нейрофизиологического, нейрохимического и молекулярно-генетического уровней. Результаты подобных исследований позволят разрабатывать эффективные методы поведенческой и фармакологической профилактики и коррекции нарушений социального поведения, которые наблюдаются при расстройствах аутистического спектра, шизофрении, маниакально-депрессивных расстройствах и др. Практическая значимость этих исследований состоит в возможности оптимизировать социальные взаимоотношения людей в повседневной жизни и профессиональной деятельности, включая командную работу и, как следствие, посредством снижения стрессорных факторов, улучшить психоэмоциональное состояние и здоровье индивидов.

Список литературы

1. Maxwell S., Reynolds K.J., Lee E., Subasic E., Bromhead D. The Impact of School Climate and School Identification on Academic Achievement: Multilevel Modeling with Student and Teacher Data. Front Psychol. 2017. vol. 8. P. 2069.

2. Miller N., Garnier S., Hartnett A.T., Couzin I.D. Both information and social cohesion determine collective decisions in animal groups. Proc Natl Acad Sci U S A. 2013. vol. 110 (13). P. 5263–5268.

3. Sueur C., Mery F. Editorial: Social Interaction in Animals: Linking Experimental Approach and Social Network Analysis. Front. Psychol. 2017. vol. 8. P. 35.

4. Pattiselanno K., Dijkstra J.K., Steglich C., Vollebergh W., Veenstra R. Structure Matters: The Role of Clique Hierarchy in the Relationship Between Adolescent Social Status and Aggression and Prosociality. J. Youth Adolesc. 2015. vol. 44. no. 12. P. 2257–2274.

5. Shimoji H., Abe M.S., Tsuji K., Masuda N. Global network structure of dominance hierarchy of ant workers. J. R. Soc. Interface. 2014. Vol. 11. P. 20140599–20140599. DOI: 10.1098/rsif.2014.0599.

6. Franz M., McLean E., Tung J., Altmann J., Alberts S.C. Self-organizing dominance hierarchies in a wild primate population. Proceedings. Biol. Sci. 2015. vol. 282. no. 1814.

7. Иванов Д.Г., Семёнов Н.А., Зайцева М.С. Методика определения социального статуса самцов крыс в триадах // Успехи современного естествознания. 2014. № 9–1. С. 43–46.

8. JuP B. et al. Social dominance in rats: effects on cocaine self-administration. novelty reactivity and dopamine receptor binding and content in the striatum. Psychopharmacology (Berl). 2016. vol. 233. no. 4. P. 579–89.

9. Lindzey G., Winston H., Manosevitz M. Social Dominance in Inbred Mouse Strains. Nature. 1961. vol. 191. no. 4787. P. 474–476.

10. Herman J.P., Tamashiro K.L. The visible burrow system: A view from across the hall. Physiol Behav. 2017. vol. 178. P. 103–109.

11. Hoshaw B.A., Evans J.C., Mueller B., Valentino R.J., Lucki I. Social competition in rats: cell proliferation and behavior. Behav. Brain Res. 2006. vol. 175. no. 2. P. 343–351.

12. Шабанов П.Д., Лебедев А.А. Зоосоциальное поведение крыс // Обзоры по клинической фармакологии и лекарственной терапии. 2007. Т. 5. С. 31.

13. Beery A.K., Kaufer D. Stress. social behavior. and resilience: insights from rodents. Neurobiol. Stress. 2015. vol. 1. P. 116–127.

14. Koolhaas J.M., de Boer S.F., Buwalda B., Meerlo P. Social stress models in rodents: Towards enhanced validity. 2017. Neurobiol. Stress. vol. 6. P. 104–112.

15. Jiang Y., Platt M.L. Oxytocin and vasopressin flatten dominance hierarchy and enhance behavioral synchrony in part via anterior cingulate cortex. Sci. Rep. 2018. vol. 8. no. 1. P. 8201.

16. Declerck C.H., Boone C., Kiyonari T. Oxytocin and cooperation under conditions of uncertainty: The modulating role of incentives and social information. Horm. Behav. 2010. vol. 57. no. 3. P. 368–374.

17. Leknes S., Wessberg J., Ellingsen D.M., Chelnokova O., Olausson H., Laeng B. Oxytocin enhances pupil dilation and sensitivity to 'hidden' emotional expressions. Soc. Cogn. Affect. Neurosci. 2013. vol. 8. no. 7. P. 741–749.

18. Davidson R.J., McEwen B.S. Social influences on neuroplasticity: stress and interventions to promote well-being. Nat. Neurosci. 2012. vol. 15. no. 5. P. 689–695.

19. Kozorovitskiy Y., Gould E. Dominance Hierarchy Influences Adult Neurogenesis in the Dentate Gyrus. J. Neurosci. 2004. vol. 24. no. 30. P. 6755–6759.

20. Hardy M.P. et al. Trends of reproductive hormones in male rats during psychosocial stress: role of glucocorticoid metabolism in behavioral dominance. Biol. Reprod. 2002. vol. 67. no. 6. P. 1750–1755.

21. Yamaguchi Y., Lee Y.-A., Kato A., Jas E., Goto Y. The Roles of Dopamine D2 Receptor in the Social Hierarchy of Rodents and Primates. Sci Rep. 2017. vol. 7. P. 43348.

22. Horii Y. et al. Hierarchy in the home cage affects behaviour and gene expression in group-housed C57BL/6 male mice. Sci. Rep. 2017. vol. 7. no. 1. p. 6991.

23. Hollis F., Kabbaj M. Social Defeat as an Animal Model for Depression. ILAR J. 2014. vol. 55. no. 2. P. 221–232.

24. Wolf T.E., Bennett N. C., Burroughs R., Ganswindt A. The impact of age-class and social context on fecal glucocorticoid metabolite levels in free-ranging male giraffes. Gen. Comp. Endocrinol. 2018. vol. 255. P. 26–31.

25. Hollis F., van der Kooij M. A., Zanoletti O., Lozano L., Canto C., Sandi C. Mitochondrial function in the brain links anxiety with social subordination. Proc. Natl. Acad. Sci. 2015. vol. 112. no. 50. P. 15486–15491.

26. Beery A.K., Kaufer D. Stress. social behavior. and resilience: insights from rodents. Neurobiol. Stress. 2015. vol. 1. P. 116–127.

27. Goette L., Bendahan S., Thoresen J., Hollis F., Sandi C. Stress pulls us apart: Anxiety leads to differences in competitive confidence under stress. Psychoneuroendocrinology. 2015. vol. 54. P. 115–123.

28. Fuchs E. Social stress in tree shrews as an animal model of depression: an example of a behavioral model of a CNS disorder. CNS Spectr. 2005. vol. 10. no. 3. P. 182–190.

29. Louilot A., Le Moal M., Simon H. Differential reactivity of dopaminergic neurons in the nucleus accumbens in response to different behavioral situations. An in vivo voltam-

metric study in free moving rats. Brain Res. 1986. vol. 397. no. 2. P. 395–400.

30. Tidey J.W., Miczek K.A. Social defeat stress selectively alters mesocorticolimbic dopamine release: an in vivo microdialysis study. Brain Res. 1996. vol. 721. no. 1–2. P. 140–149.

31. Miczek K.A., Yap J.J., Covington H.E. Social stress. therapeutics and drug abuse: preclinical models of escalated and depressed intake. Pharmacol. Ther. 2008. vol. 120. no. 2. P. 102–128.

32. Boyson C.O. et al. Social stress and CRF-dopamine interactions in the VTA: role in long-term escalation of cocaine self-administration. J. Neurosci. 2014. vol. 34. no. 19. P. 6659–6667.

33. Berton O., Aguerre S., Sarrieau A., Mormede P., Chaouloff F. Differential effects of social stress on central serotonergic activity and emotional reactivity in Lewis and spontaneously hypertensive rats. Neuroscience. 1998. vol. 82. no. 1. P. 147–159.

34. Blanchard D.C. et al. Serotonin. but not dopamine. metabolites are increased in selected brain regions of subordinate male rats in a colony environment. Brain Res. 1991. vol. 568. no. 1–2. P. 61–66.

35. Watanabe N., Yamamoto M. Neural mechanisms of social dominance. Front Neurosci. 2015. vol. 9. P. 154.

36. Blanchard R.J., McKittrick C.R., Blanchard D.C. Animal models of social stress: effects on behavior and brain neurochemical systems. Physiol. Behav. 2001. vol. 73. no. 3. P. 261–271.

37. Nader M.A. et al. Social dominance in female monkeys: dopamine receptor function and cocaine reinforcement. Biol. Psychiatry. 2012. vol. 72. no. 5. P. 414–421.

38. Calcaterra S., Beaty B., Mueller S.R., Min S-J., Binswanger A. The Association between Social Stressors and Drug Use/Hazardous Drinking among Former Prison Inmates. J. Subst Abuse Treat. 2014. vol. 47(1). P. 41–49.

39. Miczek K.A., Nikulina E.M., Shimamoto A., Covington H. E. Escalated or supressed cocaine reward. tegmental BDNF. and accumbal dopamine caused by episodic versus continuous social stress in rats. J. Neurosci. 2011. vol. 31. no. 27. P. 9848–9857.

40. Hassanbeigi A., Askari J., Hassanbeigi D., Pourmovahed Z. The Relationship between Stress and Addiction. Procedia – Social and Behavioral Sciences. 2013. vol. 84. P. 1333–1340.