

УДК 591.556.21:612.822:577.1

ИССЛЕДОВАНИЯ ПОВЕДЕНЧЕСКИХ И НЕЙРОФИЗИОЛОГИЧЕСКИХ ОСНОВ ПРОСОЦИАЛЬНЫХ И КООПЕРАТИВНЫХ ВЗАИМООТНОШЕНИЙ**Муртазина Е.П., Матюлько И.С., Журавлев Б.В.***ФГБНУ «НИИ нормальной физиологии им. П.К. Анохина», Москва, e-mail: e.murtazina@nphys.ru*

В работе рассмотрены данные научной литературы, которые касаются актуальной проблемы нейро-социологии – выяснения процессов и механизмов, обеспечивающих просоциальные и кооперативные взаимоотношения у животных и человека. Приведены результаты научных исследований, в которых выявлены некоторые поведенческие, нейрофизиологические, гормональные, нейрохимические и молекулярно-генетические механизмы, лежащие в основе просоциальных отношений, эмпатии и кооперации. Представлены работы, демонстрирующие влияние мотивационного состояния, когнитивных способностей, особенностей оценки подкрепляющих воздействий и принятия решений на процессы социальных взаимоотношений с положительными эффектами: аффилиативное поведение, эмпатия, взаимопомощь и кооперация. Подчеркивается важное значение таких форм поведения в популяциях для выживания сообществ в изменяющихся условиях окружающей среды и в целом для эволюции видов. Представленные результаты исследований свидетельствуют о взаимосвязях между различными сторонами зоосоциального и индивидуального поведения, сложных нейрофизиологических и нейрохимических механизмах социального поведения животных и человека. Эти данные, а также представленный широкий спектр используемых методов и подходов к исследованию социальности (от этологического до молекулярно-генетических) указывает на необходимость междисциплинарности и интегративности в изучении данной актуальной проблемы.

Ключевые слова: зоосоциальные взаимоотношения, кооперация, эмпатия, альтруизм, структуры мозга, нейромедиаторные системы

INVESTIGATION OF THE BEHAVIORAL AND NEUROPHYSIOLOGICAL BASIS FOR PROSOCIAL AND COOPERATIVE RELATIONSHIPS**Murtazina E.P., Matyulko I.S., Zhuravlev B.V.***P.K. Anokhin Institute of Normal Physiology, Moscow, e-mail: e.murtazina@nphys.ru*

The paper discusses the data relating to the actual problem of neuro- socioetology – the investigation of the processes and mechanisms underlying prosocial and cooperative relationships in animals and humans. The results of the scientific studies in which some behavioral, neurophysiological, hormonal, neurochemical, and molecular genetic mechanisms which underlie empathy, prosocial and cooperative relationships are presented. The studies demonstrating the impact of motivational state, cognitive abilities, evaluation of the features of the reinforcing effects and effects of decision-making on the processes of social relationships with positive effects: affiliative behavior, empathy, mutual assistance and cooperation. The importance of such behaviors in populations for the survival of communities in changing environmental conditions and in general for the evolution of species is emphasized. The results of the studies presented demonstrate the relationship between various aspects of zoosocial and individual behaviors, complex neurophysiological and neurochemical mechanisms of the social behavior of animals and humans. These data, as well as the wide range of methods used and approaches to studying sociality (from ethological to molecular genetic), indicate the importance of the interdisciplinary and integrative approaches in the studies of this actual problem.

Keywords: zoosocial relationships, cooperation, empathy, altruism, brain structures, neurotransmitter systems

Исследование поведенческих и нейрофизиологических механизмов зоосоциальных взаимоотношений у животных является актуальной и современной научной проблемой физиологии высшей нервной деятельности млекопитающих и птиц, особенно тех популяций, которые ведут групповой и социальный образ обитания и приспособления к изменяющимся условиям окружающей среды. Показаны значение социального опыта в выборе брачных партнеров, родительском поведении, процессах обучения молодых особей новым навыкам, наилучшей адаптивности субпопуляций животных и человека, а в целом и большая роль в процессах эволюции отдельных видов. Процессы социального взаимодействия наиболее часто изучаются в этологических и экспе-

риментальных исследованиях на млекопитающих и птицах, а также у насекомых (муравьев и др.).

Цель данной работы заключалась в анализе и систематизации результатов современных научных исследований, посвященных изучению поведенческих и нейрофизиологических механизмов, включая нейрохимические, участвующие в обеспечении просоциальных и кооперативных взаимоотношений млекопитающих.

По данным многочисленных этологических и экспериментальных наблюдений выявлены различные формы зоосоциального поведения у животных: агрессивное, конкурентное, взаимовыгодное, иждивенческое, альтруистическое и другие. Показаны различия зоосоциальных форм поведения, их

выраженность у самцов и самок, а также животных, лишенных социального опыта (выращенных в изоляции) [1].

Ранее учёные показали, что у животных наблюдаются случаи взаимовыручки, которые были основаны на принципе «прямой взаимопомощи»: «Ты помог мне – я помогу тебе». Это отличается от общего сотрудничества, при котором акты благодеяния индивидуума не зависят от того, помогали ли ему ранее одариваемый субъект и поможет ли в будущем. Существование такого альтруизма ранее был доказан только для людей и человекообразных обезьян [2–4]. Впоследствии такое поведение открыто не только у приматов, но и у грызунов. Впервые Клаудиа Рутте и Михаэль Таборски установили [5], что крысы способны помогать совершенно незнакомым крысам, даже если те ранее не помогали им. В поставленных опытах крысы могли кормить своих соседей-крыс, нажимая на специальный рычаг. Подопытных животных поделили на две группы. Первой из них другие крысы выдавали пищу, второй такая помощь не оказывалась. После этого у подопытных крыс появлялась возможность самим выдавать пищу другим животным. Причём в качестве одариваемых особей выступали уже другие крысы, а не те, что ранее играли роль дарителей. Оказалось, что грызуны, которые на себе испытали помощь со стороны сородичей, более чем на 20% чаще сами также помогали получать пищу своим новым партнёрам, при том что видели их впервые. Те же крысы, которых ранее никто не одаривал, и сами не были склонны проявлять альтруизм.

Показано также, что помощь в уходе за телом и груминг другого животного (allogrooming и allogrooming) свойственны не только приматам, но и грызунам. При этом для таких взаимоотношений оказания «гигиенических услуг» было применено правило прямой взаимности: «помочь кому-то, кто помог вам раньше», а также наблюдалась их асимметрия в зависимости от ранга животного в группе [6]. Этот простой механизм прямой взаимности может способствовать эволюции сотрудничества и у других животных, между особями, не являющимися знакомыми и не являющимися родственниками, предполагают авторы эксперимента. Очевидно, такая взаимопомощь способствует выживанию вида.

Еще Дарвин отметил и привел многочисленные примеры соперничества и сочувствия у животных. Показано, что и крысы способны к «эмпатии» [7]. В частности, было показано, что они способны освобождать других крыс от стрессорных воздей-

ствий: например, открывать перегородку для того, чтобы другая крыса выбралась из отсека, наполненного водой, причем крысы делали это на 50–80% раньше, чем открывали отсек с лакомством [8]. В еще одном исследовании крысы отпирали дверку имобилизационного бокса, в котором другое животное подвергалось стрессу [9].

Выявлено, что успешность кооперативных действий может зависеть от уровня мотивационного возбуждения животных. В частности, показана зависимость эффективности кооперативных действий у крыс от длительности периода пищевой депривации перед экспериментами: более голодные животные проявляли меньший уровень сотрудничества [10]. Ряд авторов связывает эту зависимость с уровнем импульсивности животных, который может определяться как их мотивационным состоянием, так и индивидуальными качествами субъектов [11, 12]. Предварительное тестирование особей на импульсивность поведения выявило прямую взаимосвязь успешности последующих кооперативных действий у животных более способных к самоконтролируемым, а не импульсивным действиям при достижении пищевых подкреплений [13, 14].

Проводятся исследования кооперативного поведения с использованием инструментальных моделей обучения получению положительных подкреплений в диадах на различных животных: обезьянах [15, 16], слонах [17], собаках и волках [18], дельфинах [19–21], выдрах [22] и птицах [23–25]. Во многих этих экспериментальных исследованиях использовалась модель классической парадигмы кооперации, которая основывается на необходимости сотрудничества двух индивидов – координированно совместно тянуть за два конца веревки (лески и т.п.), чтобы получить пищевое подкрепление каждым субъектом взаимодействия. При этом индивидуальные действия не приводят и/или усложняют достижение результата. Перечисленные виды животных продемонстрировали способность к такой успешной кооперации. В некоторых исследованиях эту модель усложняли различными способами: добавляли перегородки, ограничивающие зрительные, обонятельные или тактильные взаимоотношения; применяли временные задержки. Последний вариант модели исключает возможность того, что успех достигается за счет случайных одномоментных действий субъектов. В частности, шимпанзе не только ждали партнера, но, в случае необходимости, могли выбрать партнеров и при этом основывались на критерии их компетентности/опытности [26]. Также в настоящее время показано, что кро-

ме шимпанзе только азиатские слоны, волки и попугаи Новой Зеландии могли ожидать партнера в течение длительного периода времени (до 45 с для слонов и 65 для попугаев), а домашние собаки – более короткий срок (2,2 с в среднем) [18, 23].

На крысах проведены исследования кооперативного поведения в автоматизированной установке для обучения синхронным перемещениям из стартового отсека экспериментального бокса к противоположному, оснащеному кормушками [27]. Авторы показали, что обучение крыс совместным перемещениям успешно прогрессировало и достоверно отличалось от индивидуальных сеансов латентными периодами. При смене партнеров число совместных действий снижалось не до первоначальных уровней и в дальнейшем быстро восстанавливалось. В этом же исследовании выявлено влияние характеристик перегородок между крысами (темные или прозрачные, сплошные или перфорированные) на способность к кооперативным действиям, что подчеркивает значимость сенсорных взаимодействий между крысами в процессе кооперации. Однако привнесение контекстных подсказок (различных полос на стенах отсеков в различных их зонах: стартовом, промежуточном или целевом) лишь снизило показатели кооперации, вероятно отнимая внимание крыс на дополнительные сигналы. Показаны гендерные различия – более высокие показатели кооперации у самок, которые коррелировали с их общей активностью, а не с показателями эффективности синхронизации.

В экспериментальных исследованиях Wood R.I. с соавторами [28] был использован классический тест сотрудничества («дилемма заключенного»), в котором два игрока получают различные вознаграждения в зависимости от сотрудничества или от его отказа на неродственных парах крыс обоих полов. Оперантные камеры были разделены сетчатым проволочным экраном, и каждая была оснащена выдвижным рычагом и дозатором пищевых гранул. При выдвинутых рычагах у крыс было 2 с на нажатие. В условиях взаимного сотрудничества вознаграждение составляло три гранулы каждой крысе, обоюдное отсутствие нажатий наказывалось отсутствием подкреплений, а при одностороннем действии крысе подавалось 5 гранул, в то время как его партнер ничего не получал. Было показано, что у самцов ограничение пищи существенно тормозит сотрудничество и, соответственно, количество полученных гранул, в отличие от самок. Не обнаружено влияние доминантности крыс обоих полов на кооперацию.

В условиях неограниченного количества пищи самцы и самки проявляли одинаковые показатели кооперативного поведения. Самки значительно чаще, чем самцы, проявляли «прямую взаимность» в тестах, когда крысы (доноры) могли предоставлять крысе-реципиенту 3 гранулы путем нажатия на свой рычаг. Для обоих полов было характерно снижение показателей донорства по отношению к незнакомым партнерам, которые никогда не отвечали взаимностью. Эти исследования доказывают способность крыс к сотрудничеству при добывании пищи и к прямой взаимности, а также подтверждают гендерные зоосоциальные различия. Этими же авторами недавно было показано [29], что согласованное поведение крыс-самцов и прямая взаимность зависит от знакомства индивидов (родственность или совместная группа) и кооперативных ответов партнера.

Для решения вопроса о способности крыс кооперировать и использовать для этого ультразвуковую коммуникацию В.В. Гаврилов [30] использовал модель инструментального пищедобывательного поведения, в которой предварительно обученные нажимать на педаль для получения порции пищи крысы должны были научиться одновременно нажимать на свои педали для получения пищи. Результаты этого исследования свидетельствуют о том, что крысы могут координировать свое поведение с поведением конспецифика в инструментальном поведении для совместного достижения результатов, а данные по ультразвуковой вокализации авторы трактуют как средство коммуникации при кооперации. Найдены различия в суммарной электрической активности мозга при реализации кооперативного поведения и индивидуального поведения, а также выявлены потенциалы, соответствующие появлению ультразвуков [31].

Некоторыми авторами проводились исследования взаимосвязи принятия решений в пищевом поведении в социальном контексте с выбором обычной или более вкусной пищи в различных боксах с отсутствием или присутствием другой крысы. Было показано, что у крыс с повреждением участков передней цингулярной области коры достоверно снижается потребление пищи по сравнению с контрольными животными в условиях социального взаимодействия и они переходят к приему менее ценной пищи без присутствия другой особи [32]. При этом в данном исследовании другие формы социальных взаимоотношений (агонистические или общие социальные контакты) не были изменены у экспериментальных животных

по сравнению с контрольными. Однако в другом исследовании было выявлено, что поражения цингулярной области коры влияют на использование социальной информации, уменьшают социальное поведение и социально стимулированную память [33].

Обнаружено долгосрочное снижение порога болевой чувствительности у животных – наблюдателей болевого состояния другой крысы после их 30-минутного взаимодействия [34]. В этом исследовании также показано участие медиальной префронтальной, передней цингулярной, пре- и инфра-лимбической областей коры в процессах, вызывающих эмпатию к болевым ощущениям другой особи.

Лабораторные модели животных для тестирования кооперативных взаимоотношений дают возможность манипулировать различными афферентными сигналами и социальным контекстом, а также проводить нейрохимические и электрофизиологические исследования, которые способствуют лучшему пониманию нейробиологии социального сотрудничества.

Поскольку субъекты в результате кооперативных взаимоотношений получают подкрепление и/или большее вознаграждение, было исследовано содержание моноаминов в мотивационных структурах головного мозга и областях, входящих в так называемую систему оценки положительных подкреплений. Выявлено, что у кооперирующих крыс значительно более высокие уровни норадреналина в гипоталамусе, серотонина в стриатуме. Различия в уровнях дофаминергических метаболитов наблюдались в правой области стриатума: по сравнению с крысами, индивидуально достигавшими подкреплений, у крыс, кооперировавших пищедобывательное поведение в парах выявлены значительно более высокие уровни метаболита дофамина (HVA – гомованилиновой кислоты) [35].

Сложность оценки преимуществ выбора стратегии кооперативного поведения над индивидуалистичным вызывает необходимость подключения более сложных когнитивных функций в процессах обучения взаимодействиям субъектов [36] и требует значительного объема рабочей памяти, которая обеспечивается функционированием кортико-гиппокампальных связей. Выявлено, что активность нейронов поля CA1 гиппокампа крыс и летучих мышей во время поиска пищевого подкрепления зависит от местоположения и взаимодействий с сородичами [37–39].

Сотрудничество, кроме того, включает в себя дополнительный социальный аспект, который затрагивает взаимосвязи основных

систем принятия решений и оценки вознаграждения. Показано, что для принятия сложных социальных решений необходимо взаимосвязанное функционирование прилежащей и префронтальной коры головного мозга, большую роль в котором играет дофаминергическая система [40].

Показано, что нейромодуляторы окситоцин и вазопрессин способствуют affiliативному поведению у животных [41], так же как и повышению уровня доверия у людей [42]. Эти факты можно объяснить активацией мезолимбической дофаминовой системы окситоцин-продуцирующими нейронами паравентрикулярного ядра гипоталамуса в процессе кооперативных взаимоотношений.

Социальные взаимоотношения формируются у индивидов с самого рождения. В процессе развития люди и животные приобретают широкий спектр социальных моделей поведения, которые повышают адаптивность индивидов, способствующую выживанию и размножению во взрослом возрасте. В первую очередь социальное поведение реализуется у детей и подростков в виде социальных игр. Социальные игры очень важны для выработки социальных, когнитивных и эмоциональных способностей, а также для развития обеспечивающих их нейрофизиологических процессов, нарушение которых в критические периоды может привести к психическим расстройствам во взрослом состоянии. Как у животных, так у людей показано, что социальное игровое поведение является результатом скоординированной деятельности сети кортиколимбических структур и ее моноаминовой, опиоидной и эндоканнабиноидной иннервации [43].

Подростковый возраст – это период развития, в котором мезолимбическая дофаминергическая «награда» мозга, включающая прилежащее ядро, подвергается значительной пластичности. Рецепторы дофамина в нем имеют решающее значение для социального поведения, но то, как эти рецепторы регулируются в подростковом возрасте, не совсем понятно. Недавние научные результаты [44] свидетельствуют о том, что микроглия и фагоцитарная активность в мозге влияют на развитие прилежащих ядер, элиминируя D1-дофаминовые рецепторы у мужских, но не у женских особей крыс подросткового возраста. Кроме того, выявлено, что иммуно-опосредованное исключение дофаминовых рецепторов требуется для естественных изменений в развитии мужского социального игрового поведения. Эти данные впервые демонстрируют, что микроглия и иммунная сигнализа-

ция участвуют в развитии мозга подростков с учетом половой специфики и могут быть одной из нейроиммунных причин измененной социальной игровой поведения. Эти данные имеют широкие последствия для понимания критических периодов развития подростков, молекулярных механизмов, лежащих в основе их социального поведения, и половых различий в формировании структур и функций головного мозга.

Заключение

Проведенный нами обзор результатов научных исследований зоосоциальных кооперативных отношений и поведения у животных позволяет говорить о наличии сложных многосторонних внутригрупповых взаимосвязей, касающихся организации различных форм социального поведения у животных (просоциальных, агонистических и кооперативных). Эти взаимоотношения обеспечивают лучшую приспособляемость социально организованных популяций к постоянно изменяющимся условиям окружающей среды. Выявленные взаимозависимости между различными сторонами зоосоциального и индивидуального поведения, нейрофизиологическими и нейрохимическими механизмами, а также широкий спектр используемых методов и подходов к исследованию социального поведения животных и человека (от этологического до молекулярно-генетических) указывает на необходимость междисциплинарности и интегративности в изучении данной актуальной проблемы. Кроме того, поскольку социальное поведение субъектов определяется и их мотивационными состояниями, когнитивными способностями, индивидуальными особенностями оценки результатов деятельности и принятия решений, требуется всесторонний их системный анализ на новом уровне, с разработкой новых принципов организации би- и поли-субъектных функциональных систем.

Список литературы

1. Шабанов П.Д., Русановский В.В., Лебедев А.А. Зоосоциальное поведение млекопитающих. СПб.: Элби-СПб, 2006. 160 с.
2. Bartlett M.Y., DeSteno D. Gratitude and prosocial behavior. 2006. *Psychol Sci.* 17. P. 319–325.
3. Berkowitz L., Daniels L. Affecting the social responsibility norm: Effects of past help on the response to dependency relationships. 1964. *J Abnorm Soc Psychol.* 68. P. 275–281.
4. Fischbacher U., Gächter S., Fehr E. Are people conditionally cooperative? Evidence from a public goods experiment. *Econ Lett.* 2001. № 71. P. 397–404.
5. Rutte C., Taborsky M. Generalized Reciprocity in Rats. *PLOS Biology.* 2007. 5(7): e196.
6. Schweinfurth M. K., Stieger B., Taborsky M. Experimental evidence for reciprocity in allogrooming among wild-type Norway rats. *Scientific Reports.* 2017. № 7. P. 4010. DOI: 10.1038/s41598-017-03841-3.
7. Meyza K.Z., Bartal I.B., Monfils M.H., Panksepp J.B., Knapska E. The roots of empathy: Through the lens of rodent models. *Neurosci Biobehav Rev.* 2017. № 76(Pt B). P. 216–234.
8. Sato N., Tan L., Tate K. et al. Rats demonstrate helping behavior toward a soaked conspecific. *Anim. Cogn.* 2015. № 18. P. 1039–1047.
9. Bartal I.B., Decety J., Mason P. Helping a cagemate in need: empathy and pro-social behavior in rats. *Science (New York, NY).* 2011. 334(6061). P. 1427–1430.
10. Viana D.S., Gordo I., Sucena É., Moita M. A. P. Cognitive and Motivational Requirements for the Emergence of Cooperation in a Rat Social Game. *PLoS ONE.* 2010. № 5 (1), e8483.
11. Stephens D.W., McLinn C.M., Stevens J.R. Discounting and reciprocity in an iterated prisoner's dilemma. *Science.* 2002. № 298. P. 2216–2218.
12. Baker F., Rachlin H. Self-control by pigeons in the prisoner's dilemma. *Psych Bull Rev.* 2002. № 9. P. 482–488.
13. Chia C., Dubois F. Impulsiveness does not prevent cooperation from emerging but reduces its occurrence: an experiment with zebra finches. *Scientific Reports.* 2017. № 7. P. 8544.
14. Stephens D.W., McLinn C.M., Stevens J.R. Effects of temporal clumping and payoff accumulation on impulsiveness and cooperation. *Behav Proc.* 2006. № 71. P. 29–40.
15. Bullinger A.F., Melis A.P., Tomasello M. Chimpanzees (Pan troglodytes) instrumentally help but do not communicate in a mutualistic cooperative task. *Journal of Comparative Psychology.* 2014. № 128 (3). P. 251–260.
16. Duguid S., Wyman E., Bullinger A.F., Herfurth-Majstorovic K., Tomasello M. Coordination strategies of chimpanzees and human children in a Stag Hunt game. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences.* 2014. № 281 (1796). P. 1973.
17. Plotnik J.M., Lair R., Suphachoksakun W., de Waal F.B. Elephants know when they need a helping trunk in a cooperative task. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA.* 2011. № 108. P. 5116–5121.
18. Marshall-Pescini S., Jonas F.L., Schwarz, Inga Kostelnik, Zsófia Virányi, Friederike Range. Importance of a species' socioecology: Wolves outperform dogs in a conspecific cooperation task. *PNAS.* 2017. № 114 (44). P. 11793–11798.
19. Connor R.C., Watson-Capps J.J., Sherwin W.B., Krützen M. A new level of complexity in the male alliance networks of Indian Ocean bottlenose dolphins (*Tursiops sp.*). *Biol Lett.* 2011. № 7 (4). P. 623–626.
20. Daura-Jorge F.G., Cantor M., Ingram S.N., Lusseau D., Simões-Lopes P.C. The structure of a bottlenose dolphin society is coupled to a unique foraging cooperation with artisanal fishermen. *Biology Letters.* 2012. № 8 (5). P. 702–705.
21. Eskelinen H.C., Winship K.A., Jones B.L. Acoustic behavior associated with cooperative task success in bottlenose dolphins (*Tursiops truncatus*). *Anim Cogn.* 2016. № 19. P. 789.
22. Schmelz M., Duguid S., Bohn M., Volter C.J. Cooperative problem solving in giant otters (*Pteronurabrazilensis*) and Asian small-clawed otters (*Aonyx cinerea*). *Animal Cognition.* 2017. № 20 (6). P. 1107–1114.
23. Heaney M., Gray R.D., Taylor A.H. Keas Perform Similarly to Chimpanzees and Elephants when Solving Collaborative Tasks. *PLoS ONE.* 2017. № 12 (2), e0169799.
24. Massen J.J., Ritter C., Bugnyar T. Tolerance and reward equity predict cooperation in ravens (*Corvus corax*). *Sci Rep.* 2015. № 5. P. 15021.
25. Seed A.M., Clayton N.S., Emery N.J. Cooperative problem solving in rooks (*Corvus frugilegus*). *Proc. Biol. Sci.* 2008. № 275. P. 1421–1429.
26. Melis A.P., Hare B., Tomasello M. Chimpanzees recruit the best collaborators. *Science.* 2006. № 311 (5765). P. 1297–1300.
27. Avital A., Aga-Mizrachi S., Zubedat S. Evidence for social cooperation in rodents by automated maze. *Scientific Reports.* 2016. № 6. P. 29517.

28. Wood R.I., Kim J.Y., Li G.R. Cooperation in rats playing the iterated Prisoner's Dilemma game. *Animal Behaviour*. 2016. № 114. P. 27–35.
29. Li G., Wood R.I. Male rats play a repeated donation game. *Physiol Behav*. 2017. Т. 15. № 174. P. 95–103.
30. Гаврилов В.В., Арутюнова К.Р. Формирование индивидуального опыта в модели кооперативного поведения у крыс. // Эволюционная и сравнительная психология в России: традиции и перспективы. М.: ИП РАН, 2013. С. 106–112.
31. Гаврилов В.В., Косяков Н.Н. Brain activity in cooperating rats // Нейронаука для медицины и психологии. Одиннадцатый международный междисциплинарный конгресс. 2015. С. 122–123.
32. Zhong X., Deng S., Ma W., et al. Anterior cingulate cortex involved in social food-foraging decision-making strategies of rats. *Brain Behav*. 2017. 7: e00768.
33. Rudebeck P. H., Walton M. E., Millette B. H. et al. M. Distinct contributions of frontal areas to emotion and social behaviour in the rat. *European Journal of Neuroscience*. 2007. № 26. P. 2315–2326.
34. Chen J., Li Z., Lv Y.F. et al., Empathy for pain: A novel bio-psychosocial-behavioral laboratory animal model. *Acta Physiologica Sinica*. 2015. № 67 (6). P. 561–570.
35. Tsoory M.M., Youdim M.B., Schuster R. Social-cooperation differs from individual behavior in hypothalamic and striatal monoamine function: evidence from a laboratory rat model. *Behav. Brain Res*. 2012. № 232. P. 252–263.
36. Morozov A. Behavioral Modulation by Social Experiences in Rodent Models. *Curr Protoc Neurosci*. 2018. № 84 (1):e50.
37. Danjo T., Toyozumi T., Fujisawa S. Spatial representations of self and other in the hippocampus. *Science*. 2018. № 359(6372). P. 213–218.
38. de Cothi W., Spiers H.J. Spatial Cognition: Goal-Vector Cells in the Bat Hippocampus. *Curr. Biol*. 2017. № 27 (6). P. 239–241.
39. Sarel A., Finkelstein A., Las L., Ulanovsky N. Vectorial representation of spatial goals in the hippocampus of bats. *Science*. 2017. № 355 (6321). P. 176–180.
40. Floresco S.B. Prefrontal dopamine and behavioral flexibility: shifting from an «inverted-U» toward a family of functions. *Frontiers in Neuroscience*. 2013. № 7. P. 62.
41. Carter C.S. The Role of Oxytocin and Vasopressin in Attachment. *Psychodyn Psychiatry*. 2017. № 45 (4). P. 499–517.
42. Torres N., Martins D., Santos A.J., Prata D., Verissimo M. How do hypothalamic nonapeptides shape youth's sociality? A systematic review on oxytocin, vasopressin and human socio-emotional development. *Neurosci Biobehav Rev*. 2018. № 90. P. 309–331.
43. Vanderschuren L.J.M.J., Achterberg E.J.M., Trezza V. The neurobiology of social play and its rewarding value in rats. *Neuroscience and Biobehavioral Reviews*. 2016. № 70. P. 86–105.
44. Kopec A.M., Smith C.J., Ayre N.R., Sweat S.C., Bilbo S.D. Microglial dopamine receptor elimination defines sex-specific nucleus accumbens development and social behavior in adolescent rats. *Nature Communications*. 2018. № 9. P. 3769.